

HISTORIA NATURAL

DEL

ISTMO DE PANAMÁ

Félix A. Rodríguez Mejía
Aaron O'Dea



Canada

Estados Unidos

Mexico

Cuba

Antillas Mayores

Antillas Menores

MAR CARIBE

Costa Rica

Panamá

Venezuela

Colombia

OCÉANO ATLÁNTICO



Ecuador

Brasil

Perú

Argentina

Chile

Islas Galápagos

OCÉANO PACÍFICO

Fecha de edición: Abril 2015
TOPPAN LEEFUNG PRINTING LIMITED
Hong Kong

HISTORIA NATURAL

DEL

ISTMO DE PANAMÁ

Félix A. Rodríguez Mejía
Aaron O'Dea



Smithsonian



Dedicatoria

Los editores desean dedicar este libro a tres reconocidos científicos, por su trayectoria, pasión a la ciencia y por su contribución en sus decenas de artículos y libros, al entendimiento de la paleoecología en la América Tropical. Nos referimos a:

Dr. Orangel A. Aguilera Socorro

Profesor emérito de la Universidad Federal Fluminense en Brasil. En el ámbito profesional es paleontólogo. En su natal Venezuela ocupó varias direcciones, entre ella se destaca la dirección del Museo de Antropología y Paleontología del Municipio Falcón. Ha publicado decenas de manuscritos especializados y en revistas prestigiosas. Autor de tres libros: Tesoros Paleontológicos de Venezuela: Urumaco, Patrimonio Natural de la Humanidad; Tesoros Paleontológicos de Venezuela: El Cuaternario del Estado Falcón, y Peces Fósiles del Caribe de Venezuela. Los cuales son joyas de la literatura latinoamericana, además ha sido autor de varios capítulos, el más reciente (2013) Venezuela Paleontológica, editado por Marcelo Sánchez-Villagra.

Ha sido mentor de diversos estudiantes a nivel de pregrado, maestrías y doctorados. Su vocación, disciplina y facilidad para transmitir sus ideas lo hacen merecedor del apodo: “maestro de maestros”. Orangel, es un científico modelo, ha sabido conjugar la ciencia con su familia. Dione de Aguilera su esposa, es además su colega de trabajo y su mano derecha, junto con ella ha publicado y realizado sus trabajos de laboratorio. Las investigaciones de Orangel, se centran en América Tropical tanto en peces modernos como fósiles. Su gran pasión son los otolitos (estructura calcificada en el oído interno de los peces), mediante estos estudios ha llegado a conocer gran parte de América Latina, Europa y Asia. Es hoy día uno de los pocos especialistas alfa taxónomo experto en otolitos fósiles. Sin duda alguna, la trayectoria y el arduo trabajo del Dr. Orangel son objeto de inspiración.

Dr. Jeremy B. Jackson

Hablar de Jeremy Jackson es sinónimo de éxito, es como la antigua alquimia. En este caso no convirtiendo los metales en oro, sino haciendo de sus proyectos científicos y de sus estudiantes exitosos. No en vano Jeremy ha publicado más de cien artículos y un porcentaje de estos en la afamada revista Science. Su artículo en la revista Science 2001, ha recibido las mejores críticas de la comunidad científica, siendo uno de los trabajos más citados, ya que se conjuga la historia con la ciencia, haciendo un llamado de atención sobre la conservación de los ecosistemas marinos. Jeremy se le puede considerar el Jack Cousteau del siglo XXI; es el mítico Poseidón encarnado, que con voz de trueno, sus escritos, su elocuencia e historias de vida marina; busca convencer hasta el más escéptico, en cuanto a la importancia de proteger los océanos y las criaturas que en este viven.

En ese afán por conservar los océanos, Jeremy se ha hecho merecedor de galardones y premios. Recibiendo en el 2006 incluso de manos del príncipe de Asturias, el premio por la conservación de la Biodiversidad. Es un interesantísimo científico y modelo de perseverancia.

Dr. Anthony G. Coates

Científico emérito del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. Tony como muchos le conocen, es en todo el sentido de la frase “el caballero de la ciencia”. Hace recordar a los caballeros ingleses de antaño con su trato cortés, elegante, refinado y amable. Un hombre que inspira confianza y respeto.

Su gran pasión, la geología, de esta ciencia de la tierra se derivan sus libros y manuscritos. Destacándose libros como: Central America: A Natural and Cultural History el cual fue reproducido al español, bajo el título de “Paseo Pantera” por su alto valor cultural dentro de la comunidad centroamericana.

Tony, ha contribuido enormemente al conocimiento de la geología en la América Tropical, recorriendo los parajes más recónditos de Panamá, Centro América, Sudamérica y el Gran Caribe. Para de esta manera unir las piezas del complejo rompecabezas que resulta el istmo Centroamericano.

En 1992, Tony junto a colegas y amigos publica: “Closure of the Isthmus of Panama: the nearshore marine record of western Panama and Costa Rica”. Artículo emblemático y ampliamente difundido. Los noventa marca el inicio propiamente dicho de las aventuras de Tony en la geología panameña, contribuyendo por más de dos décadas ininterrumpidas a esta

fascinante disciplina. Sin duda alguna, Tony Coates ha dejado su impronta en el istmo de Panamá, la cual perdurará por muchas generaciones.

Es un placer y un honor el haber compartido junto a estos tres distinguidos científicos, trabajos de campo y autorías en revistas científicas. Esta modesta pero significativa obra es un homenaje a sus interesantes carreras.



Agradecimiento

Este libro no hubiese sido posible, sin la valiosa colaboración de un número importante de amigos, colegas y familiares. Agradecemos en primera instancia a Violetta Cumberbatch, Milva Samudio y Doris Quiel del Senacyt, quienes siempre estuvieron pendientes y animando para que esta obra fuera una realidad.

Deseamos expresar nuestro más sincero agradecimiento a Richard Schooley, quien fue una persona clave en las etapas finales del desarrollo de este proyecto. Desde nuestro primer acercamiento con él obtuvimos una buena recepción y un fantástico apoyo para el libro. Igualmente, agradecemos el enorme apoyo en cuanto a logística de parte de Oris Sanjur, Eldredge Bermigham, Bill Weislo, Ron Herzig, Xenia Guerra, Julia Vejas, Lina González, Juan Mate, Juan B. Del Rosario y Mirna Fernández. También agradecemos a Sean Mattson, Beth King y Sonia Tejada por la nota publicada en el STRI-News sobre los avances del libro.

Hay otro grupo de personas que han colaborado de una u otra manera en la realización de este libro ellos son: Maximina González, Moisés González y Jorge Ortega. A Stanley Heckadon-Moreno, Jorge Ventocilla, Luz Graciela Joly Adames, Brígida Degracia y Ana Méndez quienes hicieron críticas constructivas en el capítulo de geología. A los geólogos Vilma Viquez y Gustavo Pinilla gerentes de la cantera el Higo en San Carlos, por permitírnos tomar fotos en la cantera y por la amena conversación de geología que sostuvimos. También debemos agradecer a Adriana Sautú y Digna Caicedo del Biomuseo; al Instituto de Geociencias de la Universidad de Panamá; colaboradores de la Biblioteca Earl S. Tupper de STRI por facilitar material bibliográfico a varios de los autores, el cual fue un enorme respaldo para el desarrollo de los temas. Sobre todo con artículos muy antiguos y de difícil acceso.

Es un grato placer agradecer de una manera muy especial a nuestro amigo y colega Andrew Ugan, por las fantásticas y muy atinadas críticas

constructivas, durante las primeras versiones de los capítulos, sugerencias que ayudaron muchísimo en la evolución y edición futura de los capítulos.

Estamos infinitamente agradecidos con cada uno de los autores, pues aceptaron este reto el cual vemos hoy día cumplido, sin ustedes no hubiese sido posible este trabajo. Por supuesto, también a todos y cada uno de los revisores científicos que de una manera desinteresada aceptaron dar su granito de arena.

Por último, pero no menos importante, los editores desean expresar el más profundo agradecimiento a nuestros familiares por su apoyo incondicional, por soportar las ausencias y las horas de trabajo extras que no compartimos con ellos. A todos mil Gracias.

Este libro fue financiado por el SENACYT, bajo el programa de apoyo a las actividades de ciencia y tecnología. También recibió financiamiento del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. Aaron O’Dea tuvo soporte por el Sistema Nacional de Investigadores (SIN), Senacyt.

Créditos

Fotografías

Aaron O’Dea, Andrei Ostrovsky, Andrew Ugan, Carlos De Gracia, Carmen Schloeder, Félix Rodríguez, Gabriel Jácome, Jorge Alemán, Katie Cramer, Lionel Pérez Navarrete, Marcos Guerra, Maricela Salazar, Pamela Belding, Rafael Aizprúa, Sean Mattson, Thomas Duda Jr., Omar López

Dibujos

Carlos De Gracia, Lionel Pérez Navarrete, Félix Rodríguez

Diagramación

Ricardo Chong

Edición de imágenes

Ricardo Chong, Félix Rodríguez

Imágenes digitales

Aaron O’Dea, José Gudiño, Rita Giovanni

Corrección de estilo

Elizabeth E. Ríos, Betzabeth Ríos,

Traducciones

Sarah Spalding Elton, Andrew Ugan

Revisores científicos

Richard Cooke
Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales

Ivania Cerron

Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales

Tania Brenes Arguedas

Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales

Thomas F. Duda Jr.

Universidad de Michigan, E.U.A

Nelva Alvarado

Instituto Especializado de Análisis, Universidad de Panamá.

Carlos Vergara Chen

Sistema Nacional de Investigadores, SENACYT Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales

Jorge D. Carrillo-Briceño

Universidad de Zurich, Suiza

Katia Silvera

Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales

Humberto Díaz

Universidad de Duke, E.U.A

José-Abel Torres

Universidad de Salamanca, España

Jorge Vélez-Juarbe

Museo de Historia Natural de la Florida, Universidad de Florida



Prefacio

Historia Natural del Istmo de Panamá: raíces de un proyecto

Tierras Guna, Chocó, y Guaymí emergidas del mar como grandes colosos que serpentean en la Sierra de Tabasará, mostrando como majestuoso hito al volcán Barú, testimonio en roca de las titánicas colisiones entre las placas de Nazca, Cocos y Caribe.

Geografía caprichosa que desde la cima de sus montañas hasta su plataforma submarina e islas, albergan una exuberante flora y fauna tropical consideradas entre las más diversas del mundo, ciertamente en tierras aún poco exploradas.

Corredor marítimo a través del cual fluirían intensas corrientes transportando voluminosas masas de aguas cargadas de vida marina entre los Océanos Pacífico y Atlántico, sólo interrumpido por el surgimiento del monumental Istmo Centroamericano.

Tierra firme joven que conecta el puente natural para el libre paso de emigrantes ancestrales de las faunas continentales americanas, que precedieron el camino del hombre y sus primeros asentamientos prehistóricos.

Camino Real del oro en tiempos coloniales, cuyas huellas fueron borradas por el lodo, las intensas lluvias y la floresta tropical, persistiendo apenas aislados monumentos del pasado a lo largo del cual se erigirían rieles de acero, hasta que el ingenio creativo del hombre demarcaría la vía fluvial, dejando a su paso la memoria de la tenacidad cobrada en vida y aliento por una naturaleza casi infranqueable.

Nombres de nativos olvidados que apuntaron el camino cierto de los descubrimientos y entregaron a manos libres el tesoro en rocas de figuras prehistóricas y de biotas desconocidas por los exploradores pioneros.

La obra Historia Natural del Istmo de Panamá, aquí presentada por Félix Rodríguez y Aaron O’Dea es la herencia palpable de la presencia

voluntaria de científicos con visión universal, formadores de al menos cuatro generaciones de jóvenes emergentes en las diferentes disciplinas del saber.

Es absolutamente un inmenso resumen de la siembra de un proyecto, es la integración multidisciplinaria e interinstitucional del esfuerzo académico internacional de reconocidos científicos, estudiantes y técnicos, que desde el Camino Real, la vía Férrea y la vía interoceánica del Canal, abren paso a un nuevo canal del saber para la divulgación del conocimiento de esta tierra generosa y de diversidad cautivadora.

Orangel Antonio Aguilera Socorro
Universidade Federal Fluminense
Niterói, Rio de Janeiro, Brasil



Uno de los varios saltos de agua que se aprecian en la división continental Chiriquí-Bocas del Toro.



Prólogo

Félix Rodríguez

Historia Natural del Istmo de Panamá surge con la intención de dar a conocer y de divulgar las ciencias en un lenguaje sencillo, ameno y accesible a todo público; sin el rigor de estilo de escritura de prestigiosas revistas, pero con la misma pasión característica y no dejar de lado la calidad de la información, además de brindar la oportunidad a jóvenes científicos de desbordar su ingenio creativo.

El libro está dividido en capítulos que van desde paleoecología, geología, vulcanismo, pesquerías, conservación entre otros. Se detallan los aspectos más sobresalientes de la formación de los mares panameños, fundamentado en publicaciones muy recientes. Se describen los cambios ambientales que ocurrieron y pone de relieve las adaptaciones que las especies han tenido que sufrir para no extinguirse. Posteriormente presentamos cómo la elevación de grandes macizos montañosos a lo largo de América Central restringe el afloramiento, que millones de años atrás, hacía que nuestras zonas productivas se extendieran por todo el Caribe y el Pacífico Oriental tropical.

La Construcción del Canal, primero por parte de los franceses y luego a manos de los norteamericanos, atrajo la atención de muchos geólogos y paleontólogos quienes realizaron grandes aportes. Hoy, el Canal sigue atrayendo la atención de más estudiosos de las llamadas ciencias de la tierra, ya que la ampliación del Canal es una oportunidad única para realizar nuevas investigaciones. Durante estos trabajos se han hecho grandes descubrimientos con referencia a la fecha de la unión de las Américas creando gran revuelo dentro la comunidad científica, lo cual ha dado origen a lo que podría considerarse como el debate del siglo. Todos estos detalles son discutidos en uno de nuestros capítulos. El paisaje se transforma y se moldea natural o artificialmente y en esa transformación la geografía panameña se va modificando. Si Cristóbal Colón estuviese vivo y visitara nuevamente las costas panameñas, se sorprendería de los cambios que en estos ecosistemas han ocurrido en los últimos veinte años, solo por dar una

fecha. Se están destruyendo gran parte de la cobertura de manglares en ambas costas, y por ende, especies asociadas a este ecosistema peligran. Es común leer en revistas especializadas y diarios internacionales, cómo los pastos marinos son devastados para dar cabida a complejos turísticos, y cómo los arrecifes de corales están perdiendo su colorido y belleza a causa de efectos antropogénicos como el calentamiento global y la acidificación de los mares. Por otro lado, la sobrepesca amenaza la supervivencia de muchas especies marinas incluidos tortugas, tiburones y porque no, también algunos moluscos. Debatimos estos temas en varios de los capítulos con conclusiones puntuales, a la vez que realizamos importantes recomendaciones. Al final presentamos a consideración de los lectores varias citas bibliográficas para seguir ampliando los temas expuestos por cada uno de los autores.

El libro es también una especie de álbum pictórico donde se pueden deleitar con interesantes ilustraciones artísticas. Presentamos una hermosa recopilación fotográfica de paisajes de las costas, islas y panameños en faenas del diario vivir. Durante la documentación fotográfica para el libro, hemos visitado muchos lugares, desconocidos por la mayoría de los panameños, ya que en algunos casos son de difícil acceso y en otros, simplemente pasan desapercibidos. Lo cierto es que la obra puede ser utilizada también a manera de una guía de turismo local.

Esperamos que la manera en que hemos abordado los temas cumpla su misión de transmitir el amor por las ciencias en Panamá y que más jóvenes se interesen por seguir haciendo ciencia y divulgar el conocimiento.

Contenido

Capítulo 1 UN VISTAZO A LA GEOLOGÍA PANAMEÑA Maritza Moya	1
Capítulo 2 ¿QUÉ TAN VIEJO ES EL ISTMO DE PANAMÁ? Anthony G. Coates y Robert F. Stallard	17
Capítulo 3 HISTORIA NATURAL DE LOS MARES PANAMEÑOS Aaron O'Dea, Egbert Giles Leigh Jr y Geerat Jacobus Vermeij	29
Capítulo 4 PALEOCEANOGRAFÍA DEL PACÍFICO ESTE TROPICAL Y LA RESTRICCIÓN DEL AFLORAMIENTO EN LAS COSTAS DE PANAMÁ Carlos De Gracia	47
Capítulo 5 HISTORIA DEL IMPACTO HUMANO SOBRE LOS ECOSISTEMAS COSTEROS DEL CARIBE PANAMEÑO Katie Cramer	65
Capítulo 6 HISTORIA NATURAL DE LA VEGETACIÓN COSTERO- LITORAL DEL ISTMO DE PANAMÁ Jorge L. Lezcano y Omar R. López	83
Capítulo 7 SIGNIFICATIVO DOMINIO DE CRUSTACÉOS DECÁPODOS PARA PANAMÁ Gabriel E. Jácome	103
Capítulo 8 SINÓPSIS DE LA PESCA ARTESANAL Y ACUICULTURA EN LA REPÚBLICA DE PANAMÁ Ricaurte L. Pacheco Tack	121
Capítulo 9 CARACOLES Y ALMEJAS: USOS, CONSERVACIÓN Y ASPECTOS ECONÓMICOS EN PANAMÁ Félix A. Rodríguez Mejía	139
Glosario	155
Índice	161
Autores de Capítulos	167



Capítulo 1

UN VISTAZO A LA GEOLOGÍA PANAMEÑA

Maritza Moya

La composición, estructura y origen de la tierra son estudiados por una serie de disciplinas agrupadas dentro de la geología (del griego *geo*: tierra y *logía*: estudio); así pues, los encargados de estudiar estos fenómenos naturales son los geólogos. Son ellos uno de los principales investigadores que estudian el surgimiento del istmo de Panamá, evento que afectó la historia de la vida tanto en la tierra como en el mar ya que con su aparición, esta estrecha porción de tierra unió los grandes subcontinentes, Norte y Sur América a la vez que separó el océano Pacífico del Atlántico.

Cuando nos hablan de geólogos lo primero que nos viene a la mente son científicos que bajo el incesante sol, con un pico al hombro, excavan lo que para un ojo inexperto no es más que una simple roca. Sin embargo, las excavaciones y la búsqueda de los diferentes tipos de rocas y suelos que conforman la corteza terrestre es el primer paso de un proceso que nos llevará a conocer la historia del lugar.

Los geólogos elaboran mapas con los diferentes tipos de rocas y capas que encuentran en el lugar de estudio, trazan su ubicación y la orientación de cada una de estas. Con los datos se puede hacer una reconstrucción del suelo y establecer la secuencia de eventos que la formaron y modificaron; a esto se le llama estudio estratigráfico. Los geólogos también realizan estudios geofísicos para saber cuál era la posición original de la roca y ensayos de datación en los que calculan la edad de las rocas y el suelo.

Algunas veces, los geólogos se encuentran con restos de organismos preservados en roca o fósiles. Estos restos son estudiados por los paleontólogos (*paleo*: antiguo, *onto*: ser). Los fósiles pueden ser utilizados como referencia para establecer la edad de la tierra en diferentes lugares. ¿Cómo lo hacen? Primero recordemos que los fósiles son organismos completos o parcial de estos enterrados hace miles o millones de años. Gracias a diversos procesos físicos y químicos en el suelo, sus partes orgánicas han sido reemplazadas por minerales, conservando así, ya sea, una impresión o un molde del mismo. Además debemos recordar que el

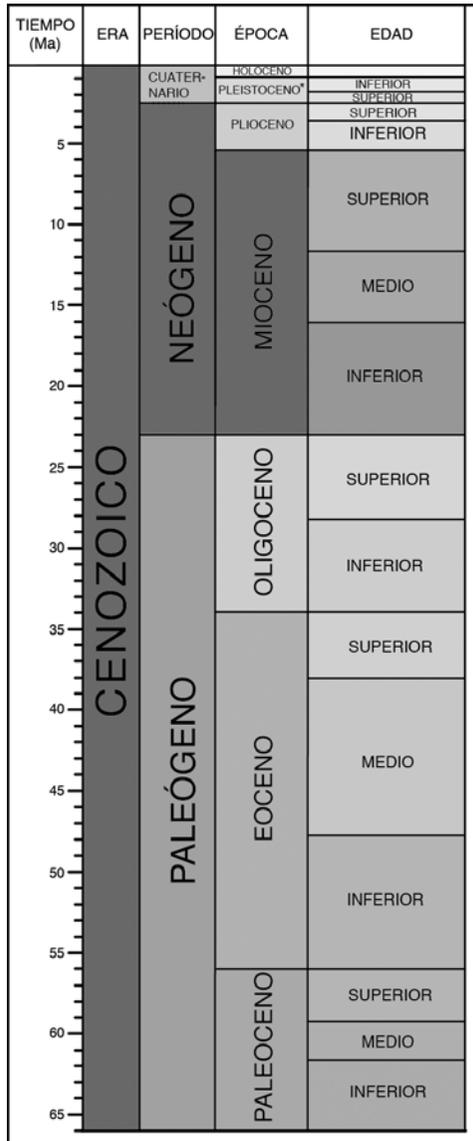
desarrollo de las especies involucra procesos de evolución y extinción, por ende, cada una tiene un periodo de ocurrencia que puede ser de pocos o muchos millones de años. Consideremos el siguiente caso, por ejemplo: Una roca en estudio contiene el fósil de un organismo “A” que sabemos vivió hace 15-10 millones de años atrás (Ma) y un fósil de un organismo “B” que solo vivió hace 17-12 Ma., quiere decir que “A” y “B” coexistieron por 3 millones de años (m.a.) hace 15-12 Ma. Entonces, el geólogo puede concluir que la edad de la roca es entre 15 y 12 Ma. Aquí mostramos un pequeño ejemplo de lo que geología y paleontología nos ayuda a entender. La paleontología es también una gran herramienta a la hora de resolver enigmas tan importantes como el surgimiento del istmo, y sus consecuencias a nivel regional y mundial.

Este capítulo está dedicado principalmente a la geología en Panamá. Haremos remembranza de los primeros geólogos investigadores en el istmo y sus hallazgos, luego, trataremos sobre la sismología, y después hablaremos un poco sobre volcanes. El conocimiento de estos aspectos es importante para entender con mayor claridad los conceptos sobre las exploraciones y descubrimientos que están revolucionando el mundo científico en la actualidad.

LAS PRIMERAS EXPLORACIONES GEOLÓGICAS EN EL ISTMO DE PANAMÁ

Las primeras aproximaciones a los estudios geológicos en Panamá se dieron con el inicio de la construcción del ferrocarril Panamá-Colón (1849-1855) gracias a la fiebre del oro de California, cuando aún era el istmo parte de Nueva Granada, un departamento de la Gran Colombia. La construcción del ferrocarril fue un evento de gran trascendencia que atrajo a miles de inmigrantes por las oportunidades de trabajo, y al mismo tiempo, a científicos interesados en realizar estudios en el istmo. Una vez terminada la construcción del ferrocarril los estudios continuaron, enfocados principalmente en la búsqueda de yacimientos de carbón en el área occidental del país. M. Wagner (1861) fue el primer científico, del que se tiene conocimiento, que realizó estudios geológicos en el istmo.

Años después, el gobierno de Estados Unidos de Norteamérica convence a la Nueva Granada de organizar una expedición para encontrar una ruta que permitiera la construcción de un canal interoceánico. Así se organiza una expedición científica que se extiende desde 1870-1873, dirigida por el Comandante Selfridge, con G. A. Maack como geólogo a cargo. En esta gira, Maack recorre la ciudad de Panamá, Paraíso, Chagres, la Comarca



Escala de tiempo geológico (modificado y derivado de la versión 4.0 Sociedad Geológica Americana, 2012)

Guna Yala, las costas de Colón y Darién.

Los hallazgos de Maack fueron muy importantes. Su análisis de las rocas del Golfo de San Miguel hasta Panamá indica que posiblemente sean las rocas sedimentarias más antiguas del istmo. A partir de sus exploraciones en el Cerro Ancón, sugiere que, debido a las grandes

erupciones volcánicas que se dieron en el área, los seres vivos o sus restos difícilmente se pudieron preservar en las rocas del istmo. En Paraíso y Emperador, Maack encontró basaltos columnares cerca del ferrocarril entre lo que es hoy el Jardín Botánico Summit y la cabecera del Río Grande, los cuales se formaron por el súbito enfriamiento de la lava. Comparando las rocas procedentes de Chagres y la Comarca Guna Yala, deduce que las rocas encontradas en la Comarca son más antiguas. En su expedición por Gatún encuentra gran cantidad de restos fósiles y concluye que es uno de los últimos depósitos del Terciario que se elevó lentamente. Para ese entonces, C. Moore (geólogo inglés) examinaba estratos rocosos con fósiles del Terciario Medio (35-25 Ma) provenientes de República Dominicana concluyendo que estos últimos eran muy semejantes a los que se encuentran actualmente en el Pacífico. Ya para la época de Maack, entre los geólogos rondaba la idea de que en el “primer período del Terciario las aguas del Atlántico y del Pacífico se mezclaban, que su actual separación se debía al resultado del surgimiento de rocas cristalinas, por ende, a la erosión causada por la acción del aire y del agua”.

Después del fallido intento francés de construir un canal interoceánico (1881-1897), llegaron geólogos y, por primera vez, paleontólogos. Recordemos que para fines del siglo XIX, se intensificaron las luchas por la separación de Panamá de Nueva Granada, los científicos tenían que realizar sus investigaciones en un ambiente en el que los disturbios y conflictos cada vez se agudizaban más.

Los objetivos de los científicos norteamericanos en cuanto a los estudios geológicos del istmo eran construir el canal, acrecentar el saber científico y buscar petróleo.

Hill (1898), quien sostenía que América Central, las Antillas Mayores, Antillas Menores, Venezuela, Colombia y Panamá alguna vez estuvieron unidas; y Axel Olsson y Wendel Woodring (entre 1920 - 1950) que hicieron grandes contribuciones al conocimiento de la geología y paleontología marina, principalmente a mediados del siglo pasado. Cabe resaltar que los estudios de la geología de Panamá no solo se concentraron en el área del Canal; científicos como Hershey (1901) y Sapper (1937) se trasladaron a Veraguas y Chiriquí, respectivamente, para realizar más estudios en el tema.

¿Algún panameño figuró por aquí?

No se tienen registros de algún geólogo panameño de esa época, pero un español de nacimiento y panameño de corazón hizo muy valiosos

aportes al conocimiento del suelo istmeño. El profesor y geógrafo Ángel Rubio Bocanegra también realizó estudios sobre la geografía y geología de Panamá. Arribó a Panamá en 1937 y a partir de 1949 publicó una serie de cuatro libros a los que llamó “Notas”, los cuales son una serie de estudios geológicos de la República de Panamá. Rubio efectuó todos sus aportes en colaboración con la Universidad de Panamá, donde fundó el Departamento de Geografía en el cual fungió como profesor. A lo largo de su carrera colaboró con los científicos Woodring y Olsson. En honor a su prolífica labor en Panamá, una escuela lleva su nombre.

SISMOS

Alfred Wegener (1912) fue el científico que expuso la Teoría de la Deriva Continental en la que propone que los continentes estuvieron agrupados en una sola masa llamada Pangea y que luego, por fuerzas desconocidas, se separó en placas formando así lo que hoy conocemos como continentes. En su momento esta teoría fue duramente criticada, pero en la actualidad es mundialmente aceptada. La teoría de la deriva continental o tectónica de placas unificó las Ciencias de la Tierra, ya que ayudaba a explicar una gran variedad de fenómenos. Mediante diversas investigaciones, los geólogos descubrieron que los lugares que presentaban mayor actividad sísmica estaban relacionados con aquellas regiones en donde las placas chocan.

En total existen 15 placas principales: Euroasiática, Filipina, Australiana, Juan de Fuca, Cocos, Nazca, Pacífica, Antártica, Norteamericana, Sudamericana, Escocesa, Caribe, Arábica, Africana e Índica. Es importante destacar que el Istmo de Panamá conforma lo que se llama la Microplaca de Panamá. Sí, Panamá tiene su propia microplaca. Su formación es reciente y se remonta a los tiempos en que surgió el istmo. Nuestra microplaca está en contacto con la Placa Nazca, Cocos, Caribe y sudamericana.

Las placas tienen movimiento y por eso pueden tener tres tipos de interacción:

- Placas de transformación: las placas se mueven paralelamente una respecto a la otra. Ejemplo de esto es la falla de San Andrés en California, Estado Unidos, producto del roce de las Placas Norteamericana y Pacífico.
- Placas convergentes: dos placas se mueven en direcciones opuestas y chocan. En este caso, una de las placas sigue su curso debajo de la otra y se dirige hacia las profundidades de la tierra fundiéndose poco a poco. Este fenómeno es conocido como subducción. Ejemplo, la placa Caribe se hace subducción bajo la Microplaca de Panamá.

- Placas divergentes: las placas se mueven en direcciones opuestas alejándose la una de la otra, y dejan un espacio entre ellas que es ocupado por el magma que asciende desde el manto. Este magma se enfría y se forma nuevo suelo oceánico. Un ejemplo de este fenómeno es la Dorsal Mesoatlántica en el Océano Atlántico.

En general, los sismólogos concuerdan en que la mayoría de los terremotos son producto del movimiento de las placas o fallas, ya sea por la actividad de los gases dentro del manto y la corteza o por el movimiento de las placas. Estos pueden ser “visibles” debido a los efectos que causan en el paisaje de la superficie terrestre o difícilmente perceptibles como en el caso de los microsismos (menores de 2.0 en la escala de Richter). Cuando la interacción de las placas es de transformación o convergente, grandes cantidades de energía son acumuladas y cuando esta supera la capacidad de resistencia de las rocas se libera ocasionando los sismos.

Las estimaciones indican que si las placas continúan moviéndose en la misma dirección, dentro de 200-50 Ma, América y Eurasia se agruparán y formarán una sola masa continental a la que los científicos han llamado Amasia. Así mismo, África y Australia se unirían al supercontinente Amasia asemejando a la Pangea de hace 300 m.a. Sin embargo, esta no sería la primera vez que se formara un supercontinente, de hecho, hay evidencia de que hubo más de una decena de éstos, entre ellos Ur, Nena, Columbia, Rodinia, Pannotia y Pangea, el más reciente. Más aun, estudios realizados por un grupo de científicos alemanes en el 2013, hallaron evidencia de fragmentos de un microcontinente sumergidos en el lecho marino del Océano Índico, bajo la Meseta de las Mascareñas y la isla de Mauricio. El microcontinente, al que llamaron Mauritia, estaba ubicado entre Madagascar y la India, y se separó de ellos al iniciarse el proceso de segregación del supercontinente Rodinia debido, una vez más, al movimiento de las placas tectónicas.

Actividad sísmica en el Istmo de Panamá

Muchos de nosotros en algún momento de nuestras vidas hemos sentido un movimiento sísmico. Los sismos que sacuden al istmo actualmente son de magnitudes relativamente bajas. Contrario a lo que muchos pensarían, Panamá ha sufrido de grandes terremotos causantes de deslizamientos de tierra, derrumbes de edificaciones y eventualmente de tsunamis. Algunos de los más impactantes son por ejemplo, el del 7 septiembre de 1882 frente a la costa de la Comarca Guna Yala que causó al menos 75 muertos y grandes daños; el del 22 de abril de 1991 que dejó daños en Bocas del

Toro, cerca de 25 muertos, heridos y pérdidas materiales.

Los científicos aún no han descubierto la manera de predecir eventos sísmicos. Lo que sí pueden hacer es monitorear con instrumentos de alta tecnología (satelital y radares) las áreas que tienen un historial sísmico importante, además de educar a las comunidades y poblaciones ubicadas en zonas vulnerables sobre las medidas que deben tomar ante un sismo.

El Instituto de Geociencias de Panamá ubicado en la Universidad de Panamá cuenta con el equipo de última generación para la detección y localización de los sismos que se puedan registrar en el territorio nacional. Afortunadamente, Panamá cuenta con una posición geográfica privilegiada, es por ello, que no sufrimos de intensos y frecuentes eventos sísmicos, exceptuando el área de Puerto Armuelles en Chiriquí, que por su cercanía con un sitio de convergencia de placas es el área más susceptible a sismos. La actividad sísmica disminuye hacia el centro del país, siendo los alrededores de Penonomé (Coclé) y La Chorrera (Panamá) las áreas con menor actividad sísmica.

¿Y qué tienen que ver los volcanes con todo esto?

Es sabido que debajo de la corteza terrestre, que como vimos está dividida en placas, se encuentra el manto en medio de la corteza y del núcleo; está formado por rocas de diferentes densidades lo que hace que se reconozcan dos áreas, el manto superior y el inferior, siendo este último más denso. La temperatura es muy alta y hace que el magma contenido se mueva y libere gases que generan una gran presión bajo la corteza terrestre. Llega un punto en que la presión es tan grande que los gases y el magma son empujados a través de la corteza terrestre por medio de fisuras o respiraderos hacia la superficie, lo que ocasiona un espectáculo vistoso que conocemos como erupción volcánica. Los volcanes son las montañas conformadas por materiales lanzados al exterior, durante una erupción. El material se vierte por las laderas como lava líquida o es expulsada violentamente como material piroclástico (fragmentos sólido y líquidos de varios materiales). Todos los volcanes activos también liberan sustancias volátiles y vapor de agua generalmente en cantidades asombrosas. Ocasionalmente, cuando la lava que está a muy altas temperaturas entra en contacto con grandes cuerpos de agua, hace que esta última se evapore muy rápidamente y este vapor se libera con gran fuerza junto con ceniza y piedras. A este fenómeno se le llama explosión freática.

Un “geological hotspot” o punto caliente es aquella región en donde la actividad volcánica es intensa. Son responsables de muchas de las

cadenas volcánicas que existen en el mundo. Constantemente expulsan lava, es decir, forman volcanes. Cuando la placa que lo contiene se mueve, el flujo de magma se interrumpe y al final este se extingue, lo que origina otro volcán en el punto donde aún fluye el magma y así sucesivamente.

Existen varios tipos de volcanes entre ellos:

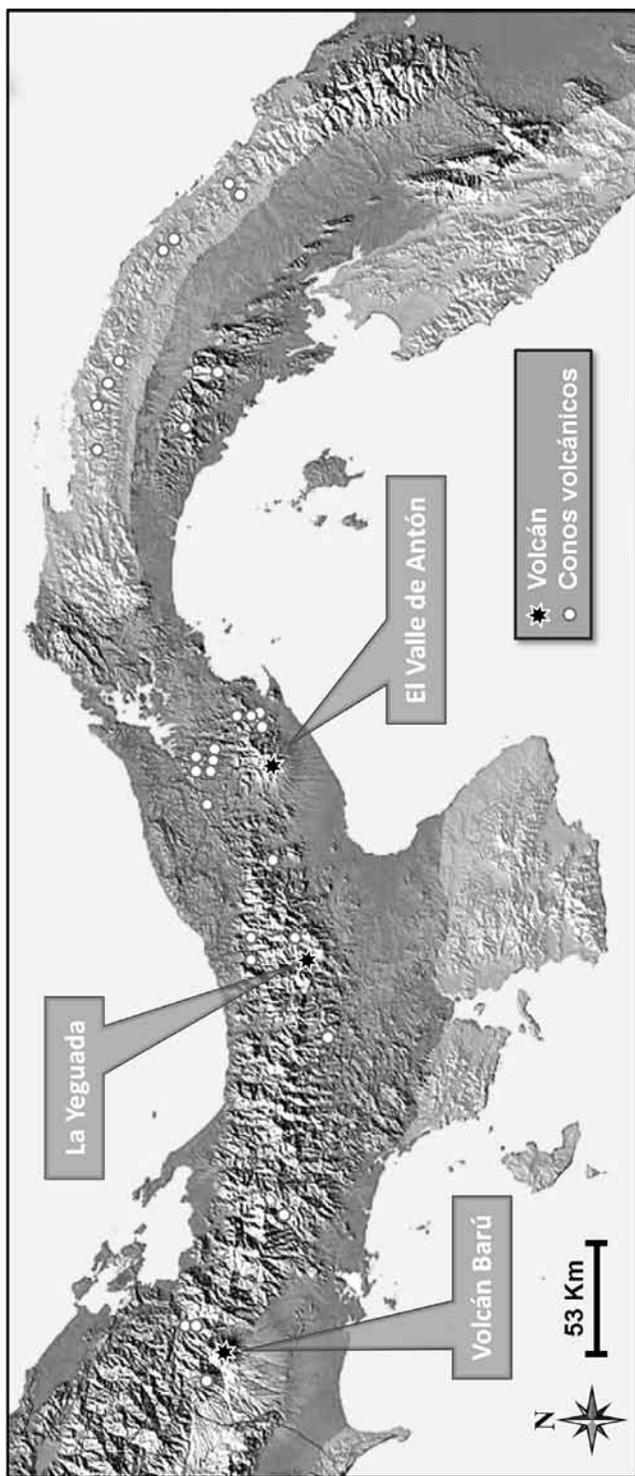
- **Caldera:** Son aquellos volcanes que tienen una depresión en su cúspide causada por la subducción de un depósito superficial de magma.
- **Volcanes escudo:** estos volcanes expulsan lava muy fluida que no se acumulan en el punto de explosión formando cerros aplanados o chatos. Los grandes volcanes del mundo son de este tipo.
- **Domos:** son volcanes formados por lava muy viscosa que se enfrió y cristalizó en el lugar formando un cerro con una cima redondeada.
- **Conos de ceniza:** son aquellos que se han formado cerca de respiraderos por la acumulación de cenizas, escoria y burbujas de gas que fueron liberadas durante la explosión y que luego se congelaron rápidamente.
- **Estratovolcán o cono compuesto:** es aquel formado por la erupción de lava viscosa y flujos piroclásticos a través de miles de años. Generalmente está compuesto por otros respiraderos, conos y domos.

VOLCANES EN PANAMÁ

En Panamá sabemos de la existencia de tres volcanes: La Yeguada, El Valle de Antón y Barú. De estos tres, solo el Barú y La Yeguada son activos, pero se han registrado muchos conos, domos y volcanes extintos a lo largo de la república.

El volcán Barú, se encuentra en la provincia de Chiriquí y es un estratovolcán cuya última erupción fue hace cerca de 1.550 años. Es el punto más alto de la República con 3.474 metros sobre el nivel del mar y sus fértiles laderas y agradable clima son aprovechados para la agricultura. Actualmente, se llevan a cabo estudios geotérmicos para determinar el potencial energético del volcán. Debido a que es un volcán activo y varios poblados se encuentran en sus faldas, se realizan investigaciones de susceptibilidad de las áreas y un mapa de áreas de amenaza. Como producto de estas investigaciones se indica que los poblados de Volcán, Dolega, Cerro Punta, Boquete y Alto Boquete serían los lugares más propensos a ser afectados por una erupción.

Otro nombre por el que se le conoce al volcán La Yeguada es Chitrá-



Mapa con volcanes, conos volcánicos y terrenos exóticos. El Barú, La Yeguada y El Valle son los volcanes más reconocidos de la República de Panamá. Sin embargo, en el pasado geológico de Panamá, existieron varios conos volcánicos, aquí se señalan los registrados en la literatura. Las áreas sombreadas, se consideran terrenos exóticos, es decir, se originaron en otro sitio.

Calobre, ubicado en la provincia de Veraguas, es un estratovolcán y su última erupción fue hace aproximadamente 45.000 años. En el cráter del volcán se encuentra la Laguna de La Yeguada que actualmente se utiliza para la pesca comercial y para la generación de electricidad. Aquí se realizan estudios para determinar la actividad geotermal del lugar.

El Valle de Antón, en la provincia de Coclé, era un estratovolcán que debido a subsecuentes modificaciones naturales se convirtió en una caldera. Tuvo actividad desde hace 10-5 Ma, luego quedo en un período de quiescencia o inactividad de 3.8 Ma. No se sabe a ciencia cierta cuando ocurrió la última erupción volcánica, pero se conoce que la última erupción freática (explosión de vapor de agua, ceniza, piedras etc.) se dio hace 13.000 años. La India Dormida, el Cerro Gaital, el Caracoral y el Pajita son restos de las paredes del volcán. El poblado de El Valle de Antón se encuentra ubicado en la caldera y es uno de los pocos volcanes en el mundo que está habitado.

En Panamá se realizan ingentes esfuerzos y se firman convenios de colaboración para monitorear con mayor eficiencia el comportamiento del Volcán Barú, debido a que es uno de los volcanes activos en el país, que podría causar terribles daños a la población aledaña si llegara a hacer erupción.

SITIO BARRILES

Aproximadamente 600 d.C. hubo un pequeño asentamiento humano situado a las faldas del Volcán Barú que fue despoblado muy probablemente por una erupción volcánica. Se encuentra dentro de la Zona Suroeste, una de las cinco zonas arqueológicas de la región de Volcán Barú y de las más extensas. Se cuenta que el hallazgo se dio luego de que huaqueros excavaran pozos en estos terrenos encontrando lo que para ellos eran urnas funerarias y metates. Luego de sucesivas excavaciones por parte de investigadores científicos se hallaron vasijas, metates, petroglifos, estatuas de personas que cargaban a otras en los hombros, morteros y cerámica de alto y bajo relieve. A este lugar se le dio el nombre de Sitio Barriles ya que una gran parte de los primeros artefactos que se encontraron tenían forma de barril. Como resultado de los estudios, se infirió que probablemente ese haya sido un centro con hasta 1.000 habitantes en el que se celebraban ceremonias. Se piensa que los pobladores de Barriles provenían del sureste Asiático debido a que los rasgos de las estatuas humanas encontradas presentan afinidad con etnias de esta área geográfica. Sorprendente es que en Barriles se tienen evidencias de posible influencia Maya, como

por ejemplo, un símbolo en una piedra que pudiera interpretarse como un número maya y los nombres de lugares cercanos a Barriles, que tienen la terminación –tun, vocablo maya que significa piedra. En la actualidad, el jardín temático denominado Sitio Barriles, de la familia Landau Haux, es reconocido como destino turístico y algunos de los hallazgos arqueológicos están alojados en el jardín temático y en el museo que se encuentra en la finca de la familia; las estatuas y partes de las estatuas, en el Museo del Colegio Félix Olivares Contreras en David, en el Museo del Parque Arqueológico de Nancito en Remedios y en depósitos del Instituto Nacional de Cultura en las ciudades de Panamá y David hasta que se reestablezcan las exposiciones en el Museo Reina Torres de Araúz en Curundú y el Museo José de Obaldía en David.

GEOLOGÍA, SISMOLOGÍA Y VULCANISMO PARA ESCLARECER LA FORMACIÓN DEL ISTMO

Desde finales del siglo antepasado, Panamá ha sido un lugar de mucho interés. Ya hablamos acerca de los primeros geólogos y paleontólogos que estudiaron el istmo; pero cabe resaltar que en 1986 los científicos Jeremy Jackson y Anthony Coates fundaron el PPP o Proyecto de Paleontología de Panamá cuyo objetivo fue estudiar la historia paleontológica de las costas del Istmo de Panamá. A raíz de los estudios realizados por parte de diversos científicos, se han formulado diferentes hipótesis.

Con respecto a la formación de Centroamérica y del istmo existen dos hipótesis. Una de ellas postula que el istmo era un archipiélago de islas volcánicas muy activas que poco a poco emergieron, se conectaron y finalmente colisionaron con Suramérica; esta teoría es apoyada por el estudio de sedimentos marinos y registros volcánicos. La segunda hipótesis supone que el istmo en sus inicios era una península, basándose en registros paleontológicos de vertebrados terrestres, ya que en el istmo se han encontrado fósiles de grandes mamíferos iguales a los encontrados en Norteamérica, lo que sugiere que hubo una continuidad en el terreno.

Por otra parte, acerca de la fecha aproximada en la que se dio la surgencia y cierre final del istmo, se tienen también dos hipótesis. Por un lado, una postula que el istmo emergió hace aproximadamente 15 Ma y el cierre del paso oceánico se dio hace unos 3.5 Ma. Esta teoría ha sido ampliamente aceptada desde sus inicios y numerosos estudios se basan en ella. Fue propuesta por Anthony Coates y Jorge Obando integrantes del Proyecto de Paleontología de Panamá.

El cierre del istmo trajo consigo el evento que se conoce como el Gran

Intercambio Biótico Americano (GIBA o GABI por sus siglas en inglés). Intercambio porque permitió el paso de especies terrestre de Sur a Norte y viceversa. Este cierre implicó la migración tanto de plantas como de animales terrestres hace 2.5 m.a. y está documentado que familias de plantas, felinos, ungulados (incluyendo camélidos, tapires y venados), cánidos y roedores migraron hacia el Sur y perezosos gigantes, aves carnívoras gigantes, notoungulados y capibaras migraron hacia el Norte.

Los cambios en el ámbito marino fueron igual de sorprendentes que en el terrestre. El cierre gradual de la circulación marina alteró las poblaciones. Antes del cierre del istmo, las condiciones marinas alrededor de Panamá eran más semejantes a las del actual Pacífico panameño, gran tasa de afloramiento y la mayoría de organismo heterótrofos. Con el gradual bloqueo del paso de las aguas, las comunidades de seres vivos se diferenciaron a cada lado del istmo. La situación en el Pacífico varió muy poco, pero para el Caribe ya no se daba el afloramiento y las comunidades, que en su conjunto eran heterótrofos, fueron reemplazadas por una mayoría de autótrofos y mixótrofos. Esto trajo consigo la extinción de una enorme cantidad de especies que no pudieron adaptarse a los rápidos cambios, como briozoarios, moluscos y esponjas. Las poblaciones de muchas especies quedaron divididas con individuos en el Pacífico y en el Caribe. Gracias al aislamiento geográfico y a las diferencias ambientales existentes entre los grupos a cada lado del istmo, no pudieron seguir el intercambio genético y cada una se fue separando hasta formar nuevas especies.

Científicos de todas partes del mundo han llegado a Panamá a realizar sus investigaciones y muchos de ellos se concentran en el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. En los últimos años, estudiosos como: Jeremy Jackson, Anthony Coates, Aaron O'Dea, Carlos Jaramillo, Camilo Montes, Michael Kirby y Bruce McFadden entre otros han producido valiosos aportes a la geología y paleontología de Panamá. En la actualidad, con los trabajos de la ampliación del Canal se tiene por primera vez en cien años una gran oportunidad de observar terrenos y de ver afloramientos que en otras circunstancias no hubiera sido posible, han hallado restos paleontológicos: fósiles de palmas, troncos de madera, semillas, frutos, restos de camellos, équidos, murciélagos, ratas canguros, ratones, ardillas voladoras, cocodrilos, tortugas y otros que datan del Mioceno (18 m.a.). La mayoría tienen afinidad con las especies del subcontinente Norteamericano.

C. Montes, en compañía de C. Jaramillo proponen una nueva hipótesis



Dr. Anthony Coates en la Formación Gatún.

para el cierre del istmo de Panamá: el surgimiento del istmo se dio hace aproximadamente 18-20 Ma. Para ello, indican que el istmo fue una cadena ininterrumpida sobre el nivel del mar desde el Eoceno tardío (37 Ma) al Mioceno tardío (11 Ma). Esta teoría ha causado un revuelo en la comunidad científica a nivel mundial, sin embargo, una de sus debilidades radica en que si el cierre se dio en esta fecha, no se explica por qué los restos fósiles de mamíferos que se están encontrando en el istmo son solo de origen Norteamericano, indicando que aún existía una barrera que no permitía que los de origen Suramericano arribaran. A medida que pasa el tiempo y continúan los estudios, nuevas evidencias surgirán que nos darán luces sobre cómo fue el proceso en realidad; mientras tanto, aún falta mucho por hacer.

Las teorías anteriores surgen para responder a la pregunta ¿cómo y cuándo se dio la unión de las Américas? Pero esta historia es más compleja aún. Muchos trabajos proponen que una porción de la península de Azuero, parte de la región del Darién, de la Comarca Guna Yala, la península de

Burica, y la isla de Coiba son terrenos “exóticos”, es decir, se originaron en otro sitio y debido a eventos de origen tectónico se movilaron hasta su posición actual. De los sitios mencionados, el que ha tenido un incremento reciente en la cantidad de estudios realizados en el área ha sido la península de Azuero. Se propone que su origen es uno de los “hotspots” o puntos calientes cerca de las islas Galápagos y que luego, gracias a los movimientos de la corteza terrestre, migró hasta chocar con lo que hoy es el istmo de Panamá. Esta característica es compartida con otros sitios (por ejm.: Burica, Soná y Coiba en Panamá; Osa y Quepo en Costa Rica) por lo que se piensa éste es el origen más probable de los terrenos exóticos.

CONSIDERACIONES FINALES

El debate sobre cuándo fue el cierre del istmo está en su mejor momento. Tanto las causas como las consecuencias del cierre del istmo son impactantes. Si bien es cierto que la evidencia geológica es muy precisa y provee datos muy interesantes, al punto de poner a prueba la actual hipótesis, son muchas las evidencias (moleculares, ecológicas, geológicas, paleontológicas) que apoyan la teoría del cierre del istmo alrededor de los 3.0 Ma.

Actualmente la teoría más aceptada es las de los 3.0 Ma como fecha para el cierre final del istmo. A su aparición se le atribuye, aparte del intercambio entre fauna y flora como hemos visto, el cambio en la circulación de las corrientes oceánicas, lo que elevó la temperatura de Europa propiciando un clima más benigno y previniendo la congelación de sus puertos durante el invierno. Se sugiere que contribuyó con la última era glacial e hizo que el clima del continente africano se hiciera más seco. Algunos sostienen que la pérdida de bosques en África puede haber fomentado que los ancestros de los humanos adoptaran una postura erguida y evolucionaran, originando a los humanos modernos. De lo que no hay duda es que desde el surgimiento del istmo de Panamá, se dieron cambios radicales en la manera en la que el planeta Tierra se desarrollaba.

Bibliografía sugerida

- Camacho, E. y Benito, M. B. (2009). Capítulo 11. Panamá. En “Amenazas sísmicas en América Central”. Ed. Benito, M. B. y Torres Fernández, Y. Entinema, 371 p.
- Collins, L. S., Coates, A. G., Berggren, W. A., Aubry, M. P., & Zhang, J. (1996). The late Miocene Panama isthmian strait. *Geology*, 24(8), 687-690.
- Hendy, A. J. (2013). Spatial and Stratigraphic variation of marine paleoenvironments in the middle-upper Miocene Gatun Formation, Isthmus of Panama. *Palaios*, 28(4), 210-227.
- Iglesias H., Carlos A., MSc., Director de Investigación, Universidad Autónoma de Chiriquí. (2008). “INVESTIGACIONES PUBLICADAS EN LA PÁGINA WEB www.unachi.ac.pa. Fechas por Radio Carbono de la excavación arqueológica en el sitio Barriles Bajo (BU-24-1), Chiriquí, Panamá”. En Boletín No. 4, página 29. David, Chiriquí: Universidad Autónoma de Chiriquí, Vicerrectoría de Investigación y Posgrado, Dirección de Investigación y Documentación Científica.
- Kirby, M. X., Jones, D. S., & MacFadden, B. J. (2008). Lower Miocene stratigraphy along the Panama Canal and its bearing on the Central American Peninsula. *PLoS One*, 3(7), e2791.
- Montes, C., Cardona, A., McFadden, R., Morón, S. E., Silva, C. A., Restrepo-Moreno, S., Ramírez, D.A., Hoyos, N., Wilson, J., Farris, D., Bayona, G.A., Jaramillo, C.A., Valencia, V., Bryan, J. & Flores, J. A. (2012). Evidence for middle Eocene and younger land emergence in central Panama: Implications for Isthmus closure. *Geological Society of America Bulletin*, 124(5-6), 780-799.
- Ventocilla, J. y Dillon, K. (2010). Gamboa: una guía para su patrimonio natural y cultural. 1era edición. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. 177p.



Capítulo 2

¿QUÉ TAN VIEJO ES EL ISTMO DE PANAMÁ?

Anthony G. Coates y Robert F. Stallard

La América tropical ha fascinado a los geólogos desde hace mucho tiempo debido a su compleja historia tectónica y al debate sobre el Caribe – que si se formó in situ o como un inserto de la corteza del Pacífico. Es igualmente importante para los biólogos y paleontólogos por su evolución biogeográfica y especialmente por los dramáticos cambios ambientales en tierra y en el mar, inducidos por la emergencia del Istmo de Panamá. El momento en que ocurrió este cierre es, por ende, de considerable importancia para muchos científicos, incluyendo biólogos y paleontólogos.

Al discutir la edad del Istmo de Panamá es importante primero definir si el sujeto es la colisión geológica de los diferentes tipos de roca y bloques tectónicos característicos de América del Sur o Central, o si es la paleogeografía de la tierra y el mar, definidos aquí como el momento en que se cerró el Istmo de Panamá. En este ensayo, comparamos dos modelos cuyos nombres hemos pirateado de un seminario dictado en 2012 por Carlos Jaramillo (científico del Smithsonian); 1) el **Modelo Estándar** el cual indica que el cierre sucedió hace alrededor de 4 a 3 Ma y utiliza sustitutos de sedimentos marinos y fósiles que documentan cambios en el mar y evidencias de tierra, y 2) el **Nuevo Modelo** el cual propone la fecha de cierre hace 15 Ma y usa sustitutos de rocas magmáticas del arco volcánico de América Central como evidencia de la emergencia, y luego rotaciones paleomagnéticas y anomalías geográficas que reubican los bloques estructurales del arco. Sugerimos que el Nuevo Modelo representa la colisión geológica de los elementos del Istmo de Panamá y el Modelo Estándar trata sobre los cambios en la tierra y el mar con un cierre gradual.

EL MODELO ESTÁNDAR

El Modelo Estándar del Cierre del Istmo fue impulsado por el trabajo de Lloyd Keigwin, quien propuso que el Istmo de Panamá se formó por completo en el Plioceno, aproximadamente hace 3 Ma. Su conclusión se basó en la bioestratigrafía y la paleogeografía isotópica de sedimentos

obtenidos mediante el Programa de Perforaciones en Aguas Marinas Profundas (DSDP por sus siglas en inglés) en los océanos Atlántico y Pacífico. Desde entonces ha surgido mucha información por investigaciones en múltiples disciplinas cuyos cálculos del cierre del Istmo de Panamá convergen en hace 4-3 Ma. Los principales argumentos del Modelo Estándar utilizan sedimentos marinos y secuencias de fósiles, vertebrados terrestres, biología molecular y las muestras de salinidad, temperatura, afloramiento y productividad. Los argumentos principales son:

1. Las condiciones ambientales oceánicas y costeras permanecieron casi idénticas en ambos lados del istmo hasta hace aproximadamente 4-3 Ma, cuando los ambientes del Caribe y el Pacífico Oriental Tropical divergieron de manera dramática.
2. En este momento, las últimas especies marinas que fueron separadas por el istmo empezaron a seguir caminos evolutivos separados, mientras que los grupos taxonómicos de agua dulce sufrieron rápida especiación y migración.
3. Diecinueve familias terrestres de mamíferos del sur cruzaron al norte y diecisiete mamíferos placentarios originarios del norte cruzaron al sur por el istmo hace 5-3 Ma en el Gran Intercambio Biótico Americano, pero solamente dos en los 15 Ma precedentes.

EL NUEVO MODELO

Bajo el Nuevo Modelo, el primer paso en la evolución del Arco Centroamericano ocurrió hace 24 Ma. David Farris (Universidad de la Florida) y sus colaboradores sugieren que una transición en la actividad volcánica panameña, desde un magmatismo derivado de cuña de manto hidratado, hacia un magmatismo de arco extensional localizado señala la iniciación de la colisión geológica entre Sudamérica y el Arco Centroamericano en aquel momento. Esto antecede a la interpretación de A.G. Coates y sus co-autores, basado en la transición de sedimentación biogénica a siliciclástica en los sedimentos del Darién, de una colisión geológica hace 14-12 Ma. En ninguno de los dos modelos hay evidencia de la posición del nivel del mar ni de la extensión de la tierra.

Siguiendo la dirección de Farris, Camilo Montes (geólogo de la Universidad de los Andes, Colombia) y otros que estudiaron la petrogénesis de las rocas magmáticas que yacen bajo el Macizo de Guna Yala, el Valle Mamóní, los altos del Valle del Río Chagres, y la Península de Azuero en Panamá, además de rocas en el país vecino Colombia. Proponen un único arco volcánico Cretáceo-Eoceno que se exhumó hace 47-42 Ma (con un

descenso de la temperatura de >200 a 70°C) y nuevamente hace 12-9 Ma (disminuyendo la temperatura muy por debajo de 40°C). Utilizando los eventos de enfriamiento como marcadores para la emergencia de la tierra, Montes y sus colegas proponen que hubo un arco continuo emergente desde finales del Cretáceo hasta principios del Mioceno, lo cual sugiere que alcanzó una distancia de unos 200 km de América del Sur.

Fósiles vertebrados terrestres de principios del Mioceno (aproximadamente hace 23 Ma) sugieren que el arco formó entonces una península conectada a Norteamérica. Hasta la fecha no se han encontrado vertebrados terrestres inequívocamente de esta era, con afinidades sudamericanas, en las muy extensas excavaciones que se realizan actualmente en el Canal de Panamá.

Montes y sus colegas utilizaron datos de seguimiento de fisión de zircón, identificación en el tiempo utilizando uranio/plomo, rotaciones paleomagnéticas y anomalías en el suelo marítimo del Atlántico para determinar la configuración del espacio de la serie de bloques tectónicos que forman el “más antiguo” arco Cretáceo-Eoceno. Utilizando el arco como marca de cepa, presentan reconstrucciones del istmo hace 38, 25, 20 Ma, y el presente. A partir de estas reconstrucciones, concluyen que desde el Mioceno Medio (aproximadamente hace 15 Ma) no hay espacio para una conexión de los océanos a través del istmo, aunque ninguno de los marcadores del Nuevo Modelo puede establecer cuál era el nivel del mar ni si había o no brechas marinas en el istmo.

UN ANÁLOGO MODERNO: EL ARCHIPIÉLAGO INDONESIO AUSTRALIANO (AIA)

Proponemos que la diferencia entre los Modelos Estándar y el Nuevo principalmente tiene que ver con la presencia o ausencia de conexiones marinas entre las unidades geológicas. Eventos de enfriamiento magmático bajo el Nuevo Modelo pueden interpretarse exclusivamente como enfriamiento post-magmático, pero Montes y otros prefieren interpretarlos como evidencia de la emergencia de bloques estructurales para formar tierra. Aún si aceptamos su interpretación, el marcador utilizado no ofrece más información sobre la altura del nivel del mar. El modelo AIA que proponemos demuestra que un arco volcánico casi totalmente emergido, con algunas estrechas brechas, puede sostener una importante conexión marina entre el Océano Pacífico y el Índico, y a la vez mantener límites claros entre dos enormes provincias de vertebrados terrestres. Consideramos que esta es una analogía reveladora para el Arco Centroamericano de hace 15 a 3 Ma.

Se pueden hacer comparaciones en las siguientes cuatro áreas:

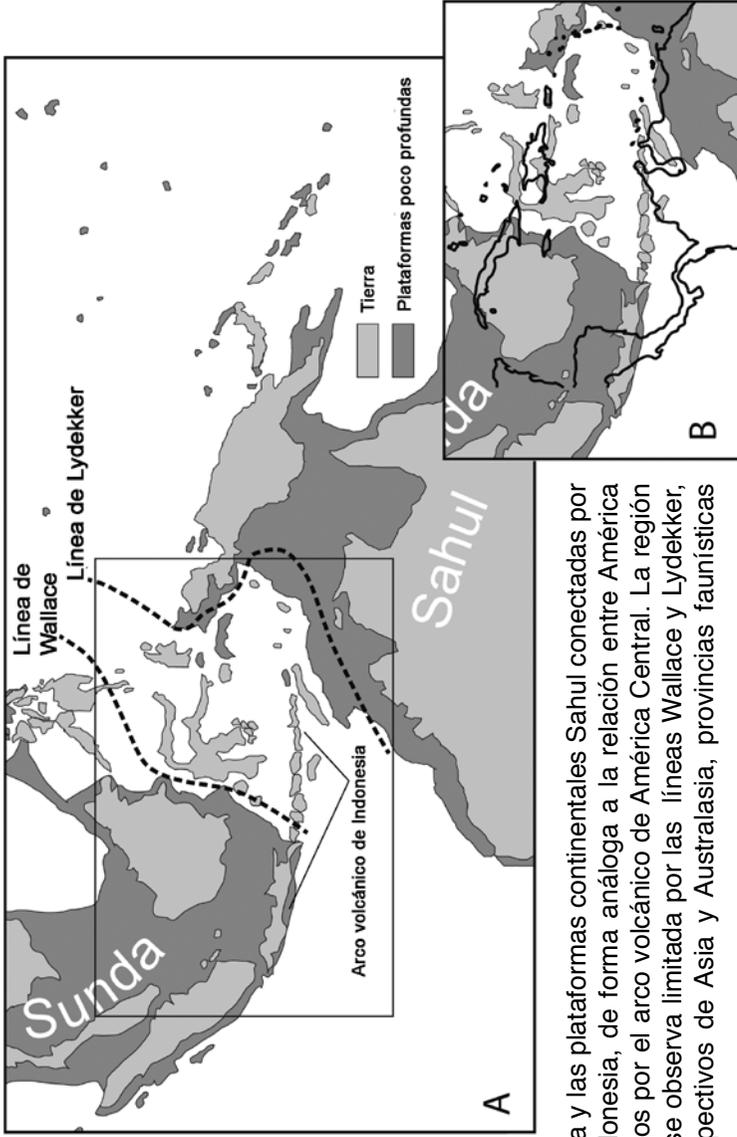
Biogeografía

La paleobiogeografía del Istmo de Panamá tiene un especial paralelo en la biogeografía de las regiones conocidas como Sunda (SE de Asia y la plataforma) y Sahul (Australia, Nueva Guinea y sus plataformas). El borde oriental de Sunda es la línea de Wallace que define el límite hacia el este de la mayor parte de mamíferos terrestres, muchas aves y otros grupos asiáticos. La Cuenca del Canal de Panamá (CCP) divide los bloques Chorotega-Panamá y puede considerarse como análogo con la Línea de Wallace ya que es el límite sur de la fauna terrestre norteamericana. La Línea de Lydekker define el límite occidental de la fauna terrestre de Australia/Nueva Guinea, Sahul. El análogo centroamericano es el Fallo de Uramita, que separa el Bloque Chocó y América del Sur, y que marca el límite norte de la fauna vertebrada terrestre pre-ístmica de Sudamérica. La zona entre las líneas Wallace y Lydekker, conocida como Wallacea, contiene muchas especies endémicas y migratorias en islas que, aún con los bajos niveles glaciales del mar, siempre estuvieron separadas de la tierra firme de Sunda y Sahul.

Caudal de paso

A pesar de los pocos y estrechos pasajes marinos en el Arco Indonesio, una gran cantidad de agua fluye a través de ellos del océano Pacífico al Índico. Uno de los principales pasajes es el Estrecho de Macasar que sólo mide 60 km de ancho y sin embargo tiene un caudal de paso de 8-9 Sverdrup (un Sverdrup es equivalente a 264 millones de galones por segundo). Este caudal luego se divide en tres principales caudales de paso; el canal de aguas profundas Ombai mide unos 20 km de ancho con un caudal de paso de 4.9 Sverdrup, el canal Timor mide unos 50 km de ancho y tiene un caudal de paso de 7.5 Sverdrup y la brecha de Lombok-Bali mide unos 35 km de ancho y tiene un caudal de paso de 2.6 Sverdrup. En su conjunto (15 Sverdrup) generan aproximadamente la mitad del volumen de flujo de agua que la Corriente del Golfo (30 Sverdrup).

Estas brechas son en la forma de pasajes profundos con puntos altos locales llamados alféizar que serían prácticamente imposibles de detectar en reconstrucciones geológicas de los bloques tectónicos. Hay tres tipos de brecha estrecha: (1) brechas entre islas en cadenas de islas aparentemente continuas (Bali-Lombok), (2) brechas pasivas entre isla y continente (Plataforma Sunda – Sulawesi) y (3) brechas entre isla y arco-continente



(A) Mapa que ilustra Sunda y las plataformas continentales Sahul conectadas por el arco volcánico de Indonesia, de forma análoga a la relación entre América del Norte y del Sur, unidos por el arco volcánico de América Central. La región intermedia de Wallace, se observa limitada por las líneas Wallace y Lydekker, que son los límites respectivos de Asia y Australasia, provincias faunísticas terrestres.

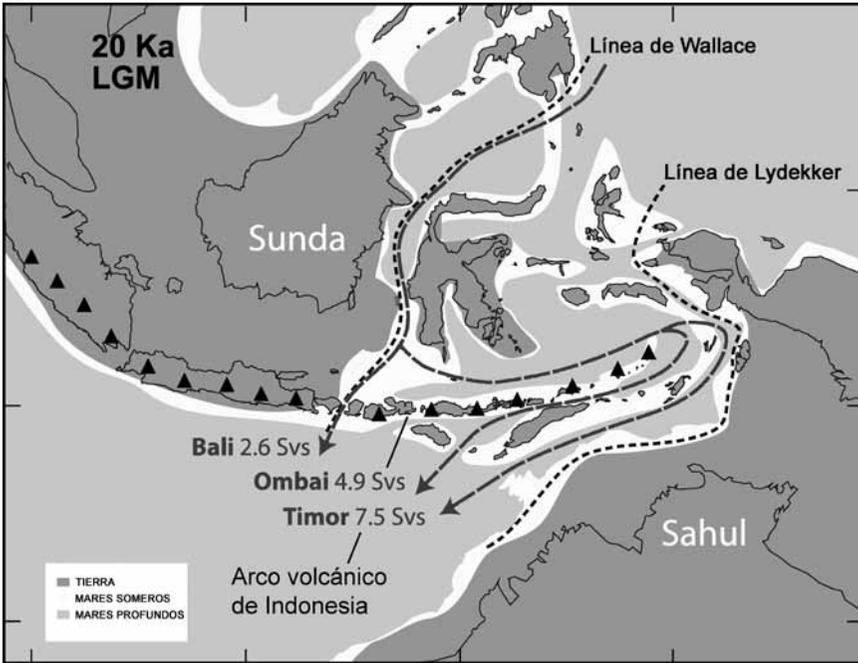
(B) Mapa que muestra la similitud de los elementos a escala y la tectónica entre Indonesia-Australia y el archipiélago Caribeño. La Cuenca del Caribe está sobrepuesta por la línea negra en el mapa del archipiélago Indonecio-Australiano.

que cruzan una trinchera formada por subducción activa (El Estrecho de Ombai entre las Islas Sunda y Timor y Australia). En el AIA, estos bordes tienen entre 800 y 2.000 m de profundidad. En épocas de bajos niveles del mar, las plataformas continental y de las islas en el AIA se expandían tremendamente, y todas las brechas se estrechaban considerablemente.

En el AIA, estudios de Krakatoa muestran que animales voladores pueden cruzar brechas tan angostas, y que el viento y los frugívoros voladores dispersan una gran variedad de plantas, pero formas ambulatorias no lo han hecho. Por ejemplo, Sulawesi y las Islas Sunda Menores de Wallacea tienen principalmente fauna de mamíferos endémicos, con ausencia de grandes carnívoros. Sin embargo, durante épocas de bajo nivel del mar en el Pleistoceno, Sulawesi queda separada de la expuesta Plataforma Sunda (Sundaland) solamente por una brecha de aguas profundas de 75 km de ancho, en el Estrecho de Macasar.

Esto demuestra que unas pocas brechas marinas angostas, tales como las existentes entre Bali y Lombok (la ubicación de la línea de Wallace), la brecha Ombai, y la Brecha de Timor, pueden producir un caudal de paso de aguas del Océano Pacífico al Índico que es suficiente para controlar los niveles medio y superficial de la columna de agua del Océano Índico y el clima de gran parte de su región oriental. A la vez, quedan sostenidas dos importantes provincias geográficas de vertebrados terrestres, es decir los vertebrados marsupiales de Australia/Nueva Guinea versus los vertebrados terrestres del Archipiélago del Sudeste Asiático e Indonesia, análogo al Istmo Centroamericano entre Norte y Sur América, hace 15 a 3 Ma.

La confirmación de que la Cuenca del Canal Panamá quizás haya servido como una brecha entre islas con un importante caudal de paso del Océano Pacífico al Atlántico, como la brecha Bali-Lombok, proviene de la Formación Chagres con aproximadamente 6 Ma. Ésta yace en la desembocadura Caribe del Canal de Panamá y el 55% de las especies de foraminíferos bentónicos encontrados en esta no ocurren en el Caribe. Depositada en agua con una profundidad de hasta 500 m, esta formación contiene los foraminíferos *Cassidulina corbyi* (9 a 25% de la fauna) que ocurre hoy en día en las profundas aguas del Pacífico y *Planulina charapotoensa* (hasta el 15% de la fauna) y *Cibicides culebraensis* (4 a 12% de la fauna) que solamente se conoce en la zona batial del Pacífico oriental. Laurel Collins y sus colegas interpretaron estas afinidades como evidencia de un Estrecho panameño que cruzara el Istmo. Trabajos más recientes han mostrado que una gran diversidad de peces de mar abierto y aguas profundas con afinidades al Pacífico también está preservada en



Reconstrucción paleogeográfica de hace 20.000 años para Sunda, el bloque Sahul y Wallacea (LGM = el último máximo glacial). Tenga en cuenta que incluso con el nivel más bajo del mar, las islas de Wallace, todavía están separadas por el agua, de las dos plataformas continentales de Sunda y Sahul, facilitando la evolución de las especies endémicas y de los híbridos. También se indican los caudales de agua marina, en Sverdrups, de Bali, Ombai y las lagunas Timor en el arco volcánico Indonesio. (Mapa proporcionado por R. Hall, University College, Universidad de Londres, modificado para su uso).

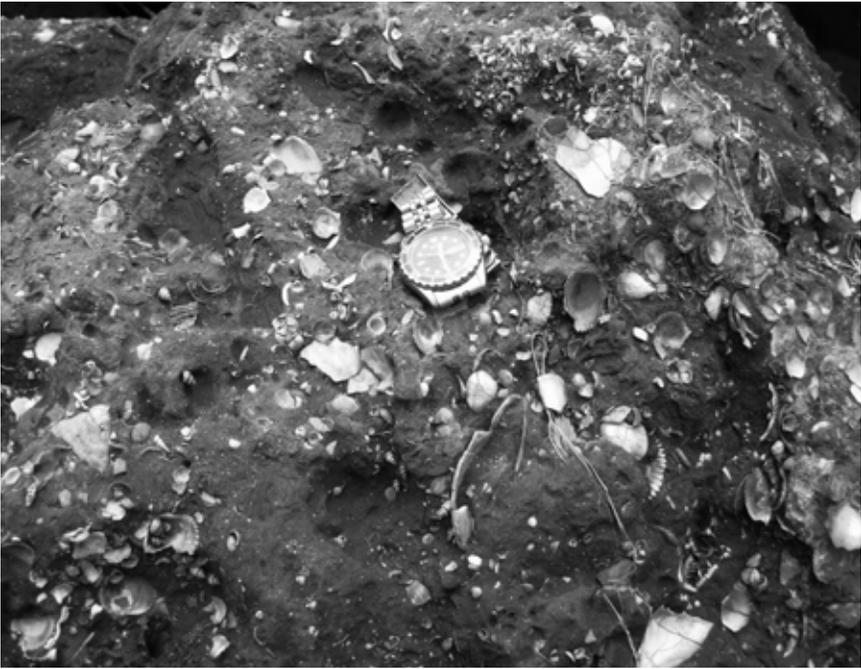
el Chagres, lo que indica una fuerte conexión marina entre los océanos Atlántico y Pacífico.

Marco tectónico

La figura muestra la increíble similitud de la escala del AIA y el Caribe; véase en particular la configuración de las zanjas de agua profunda del AIA entre Nueva Guinea y Australia, a lo largo del borde occidental del Mar de Arafura, que es muy similar al borde este de la placa Caribe en las Antillas Menores.

Dispersión oceánica

Varios autores, siguiendo una interpretación biogeográfica vicariante de



Roca con moluscos fósiles en Cayo Agua, Bocas del Toro.

la distribución de las especies, han sugerido o insinuado un cierre más temprano del Istmo de Panamá, basándose en registros moleculares y de fósiles. Por ejemplo, los osos perezosos terrestres cruzaron a Norteamérica hace 9 Ma y los mapaches hace 7.5 Ma. También se ha propuesto que las filogenias moleculares de las ranas túngara, las palmeras y algunas abejas “requieren” una conexión temprana que encaja con el Nuevo Modelo. Sin embargo, hay una resurgencia en el reconocimiento de la importancia de la dispersión oceánica por medio del uso de balsas. Cálculos moleculares de fechas en divergencias de linaje favorecen la dispersión oceánica más que la vicariante tectónica como una explicación de las distribuciones disyuntas para una gran variedad de grupos taxonómicos, desde ranas hasta escarabajos hasta árboles baobab. Más evidencia, como el importante flujo de genes entre las poblaciones isleñas de lagartijas *Anolis* también indica una inesperadamente alta frecuencia de lo que debe ser dispersión oceánica. Por ejemplo, las secuencias de DNA en los árboles “baobab” muestran una divergencia de grupo taxonómico entre Australia y África de hace 23-5 Ma, pero los continentes han estado separados desde hace 120 Ma. Otro grupo taxonómico para el cual cálculos moleculares de fecha han apoyado la dispersión oceánica por encima de la vicariante tectónica

incluyen teleósteos de agua dulce, carnívoros y lémures, monos, reptiles escamosos, ranas, insectos no voladores, y plantas que florecen. Estos ejemplos debilitan enormemente el argumento de que el pequeño número de grupos taxonómicos que cruzaron entre Norte y Sur América antes de hace 4-3 Ma era evidencia de un cierre temprano del Istmo de Panamá.

En resumen, el volcanismo, la escala, el contexto tectónico y los estudios biogeográficos del AIA y del Arco Centroamericano son notablemente similares. El modelo del AIA muestra cómo angostas conexiones marinas entre los océanos Pacífico e Índico están sustentadas mediante unidades geológicas estrechamente alineadas en una escala que no sería detectable en la escala de las reconstrucciones del Nuevo Modelo. A pesar de la escasez y la estrechez de las brechas marinas dentro del Arco Indonesio, las dos principales provincias geográficas de vertebrados terrestres de Sunda y Sahul claramente se mantienen, tal como lo notó por primera vez el gran naturalista británico Alfred Russel Wallace en 1869. Sugerimos que el AIA ofrece un excelente modelo para comprender la configuración del Istmo de Panamá entre las fechas sugeridas de cierre del Nuevo Modelo (hace 15 Ma) versus el Modelo Estándar (hace 4 a 3 Ma).

Se espera que tanta proximidad genere una zona de mezcla para ciertos tipos de grupo taxonómico (ej. artrópodos, tortugas, cocodrilos, aves, peces, etc.), además de algunos cruces maratónicos en balsa (por ejemplo, osos perezosos y prociónidos). En efecto, dada la frecuencia de vertebrados que viajaban largas distancias en balsas, es realmente sorprendente que haya tan pocos ejemplos de vertebrados que hayan cruzado los estrechos panameños hace más de 3 Ma.

CONCLUSIONES

El Modelo Estándar del cierre del istmo hace 4 a 3 Ma, utilizando el Arco Volcánico Indonesio como modelo, ahora puede incluir la configuración tectónica general, la proximidad, y gran parte de la emergencia del Nuevo Modelo, mientras que explica el registro de fósiles marinos, la evidencia molecular de la rápida especiación reciente, y el momento en el tiempo del Gran Intercambio Biótico Americano que el Nuevo Modelo deja sin explicar. El papel que juega la dispersión oceánica puede fácilmente incorporar la relativamente baja cantidad de cruces entre Norte y Sur América a principios del registro de fósiles para el periodo de hace 21 a 4-3 Ma, y los ejemplos de divergencia molecular más antigua observada en varios grupos taxonómicos modernos.

Sugerimos la siguiente secuencia de eventos; la colisión geológica

de América Central con Sudamérica hace unos 25 a 23 Ma, pero una importante vía marítima seguía conectando los océanos Atlántico y Pacífico. Ya hace 15 a 12 Ma la extendida poca profundidad del istmo por oroclinales había creado una paleogeografía muy similar a la del actual arco Indonesio donde unos cuantos pasajes marinos angostos y profundos, como la brecha entre islas Bali-Lombok (un modelo para la Cuenca del Canal de Panamá) mantiene una fuerte conexión marina entre los océanos Índico y Pacífico. Esto explica el registro de fósiles marinos transístmicos del Arco Volcánico Centroamericano hasta hace unos 4 Ma. De igual manera, las Líneas de Wallace y Lydekker, que separan dos importantes provincias de vertebrados terrestres (Sunda y Sahul), ofrecen un modelo para la separación de mamíferos placentarios en la fauna norteamericana y la fauna sudamericana compuesta principalmente de mamíferos marsupiales. Una continua fuerza oroclinal y el impulso hacia arriba generado por el forcejeo sudamericano eventualmente cerraron el istmo hace unos 3 Ma , proporcionando el puente de tierra continua por el que pudo suceder el Gran Intercambio Biótico Americano.

Bibliografía sugerida

- Coates, A. G. (2003). *La forja de Centroamérica. Paseo pantera: una historia de la naturaleza y cultura de Centroamérica*. Smithsonian Books, Washington, 1-40.
- Coates, A. G., & Obando, J. A. (1996). The geologic evolution of the Central American Isthmus. *Evolution and environment in tropical America*, 21-56.
- Jackson, J. B., Jung, P., Coates, A. G., & Collins, L. S. (1993). Diversity and extinction of tropical American mollusks and emergence of the Isthmus of Panama. *Science*, 260(5114), 1624-1626.
- Marynowski, S. "Paseo Pantera: the great American biotic interchange." *Wild Earth, Special Issue* (1992): 71-74.
- Whitmore Jr, F. C., & Stewart, R. H. (1965). Miocene mammals and Central American seaways.



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 “Pacíflos” 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 pacíflos 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 Turritélidos 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 pacíficos 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

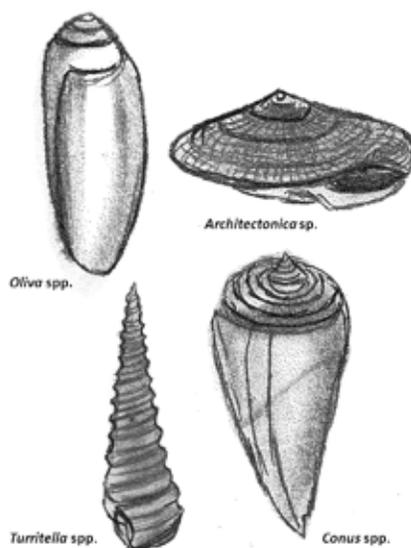
El surgimiento del istmo hizo que la biota del Atlántico y del Pacífico sea en la actualidad casi completamente distinta a nivel de especie. Entre los grupos de moluscos bien estudiados, solo dos especies de Bursas y seis de Ranélidos son comunes en ambas costas; gracias a sus etapas planctónicas de 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

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	Actinoptergios	1088	1233
	Elasmobranquios	78	58
Cnidaria	Corales duros	69	170
Equinodermata	Crinoideos	2	>50
	Ofiuroides	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	

son principalmente importados del IPO, donde la selección evolutiva es a 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



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).

depredación (por ejemplo, bajo las rocas), pueden ser más similares a los 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.



Capítulo 4

PALEOCEANOGRAFÍA DEL PACÍFICO ESTE TROPICAL Y LA RESTRICCIÓN DEL AFLORAMIENTO EN LAS COSTAS DE PANAMÁ

Carlos De Gracia

El clima en Panamá está controlado por la Zona de Convergencia Intertropical y por la influencia del Océano Pacífico y del Mar Caribe. Los vientos Alisios del noreste que atraviesan el istmo durante la época seca causan el fenómeno de Afloramiento en el Pacífico. Sin embargo, estas condiciones de fuertes surgencias marinas no ocurren de forma homogénea en todo el Pacífico Este Tropical (PET), ya que son limitadas por las elevaciones de la Cordillera de Talamanca y la Cordillera Centroamericana. En el golfo de Chiriquí, la Cordillera de Talamanca crea un área protegida de los vientos y favorecen el desarrollo de los mejores parches de arrecifes en el PET, en el área comprendida entre este golfo y la mayor parte de la costa Pacífica de Costa Rica. Este ambiente ha sido muy dinámico y durante los últimos 12 millones de años las condiciones en el PET han cambiado considerablemente de manera local y regional. En primera instancia, los cambios han sido atribuidos al cierre del Istmo de Panamá y a la reorganización del flujo de las corrientes marinas provocado por el cierre de la vía marina de Indonesia. De esta manera, el PET ha pasado por dos fases de calentamiento y dos fases de enfriamiento intercaladas que alteraron la ubicación de la termoclina durante los últimos 10 m.a. Durante los procesos de enfriamiento, las condiciones fueron de fuertes surgencias con una termoclina ubicada cerca de la superficie. Durante los periodos calientes, las condiciones fueron muy parecidas a las condiciones de El Niño con una termoclina estratificada y profunda. Por último, el choque y hundimiento de la Dorsal Asísmica de Cocos (DAC) debajo de Panamá causó la elevación de la cordillera del Talamanca durante el Pleistoceno. La joven cordillera terminó de elevarse en el Pleistoceno (0.46-0.26 m.a.) a velocidades record (8m/1.000 años) restringiendo el fenómeno de afloramiento en el Golfo de Chiriquí y gran parte del Pacífico de Costa Rica. La nueva cordillera limitó el afloramiento y creó una zona protegida donde se desarrollan los mejores parches de coral del PET.

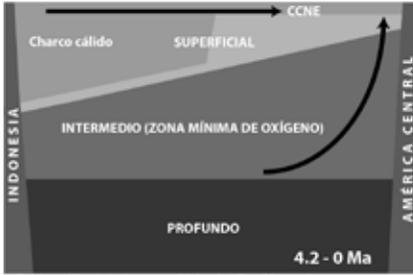
LA COSTA PACÍFICA: ECOLOGÍA Y AMBIENTES

Panamá tiene 1.160 km de línea de costa en la zona del Caribe y 1.697 km en la del Pacífico y es un territorio influenciado en gran medida por estas dos grandes masas oceánicas. La plataforma continental del PET es angosta y esta bordeada por la fosa centroamericana. Esto produce condiciones de aguas profundas a tan sólo 50 km de la costa a lo largo del Pacífico Oriental con excepción de la Bahía de Panamá. En el Pacífico, la variación de las mareas puede ser hasta más de 6 metros en un ciclo diurno regular, mientras que en el Caribe estas variaciones son menores a un metro.

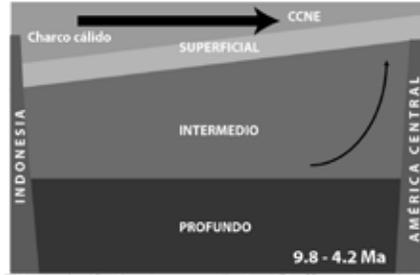
En referencia al clima general de Panamá, está controlado por la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT), que es un gran cinturón de nubes de baja presión formado por la interacción del choque de los vientos Alisios del noreste con los vientos Alisios del sureste y afecta considerablemente las condiciones oceanográficas en el Pacífico. La ZCIT tiene un desplazamiento latitudinal a lo largo del año y este movimiento controla las variaciones de precipitación entre la temporada de lluvias y la época seca en Panamá. Anualmente entre mediados de abril y principios de diciembre la ZCIT se desplaza hacia el norte quedando sobre la zona del istmo. Esto provoca lluvias que refrescan las aguas marinas circundantes a la zona costera. Sin embargo, entre mediados de diciembre y principios de abril la ZCIT se desplaza hacia el sur de Centroamérica y los vientos Alisios del noreste soplan y atraviesan el Istmo de Panamá dando como resultado la época seca. En este periodo, los vientos Alisios del noreste soplan en dirección Caribe–Pacífico. Los vientos chocan con la Cordillera de Talamanca (la cual se extiende desde el complejo volcánico Irazú-Turrialba en Costa Rica hasta el Valle de Antón en Panamá) atravesando depresiones topográficas menores a 500 m como las existentes en el Golfo de Panamá. En estas zonas bajas, los vientos pasan y empujan las aguas costeras superficiales hacia mar abierto, disminuyendo el nivel del mar en las costas y causando el fenómeno de afloramiento o surgencia de aguas profundas frías y ricas en nutrientes.

El océano Pacífico también experimenta fuertes variaciones de temperatura y productividad causadas por el Ciclo de Oscilación del Sur, conocida también como fenómeno “El Niño” (o ENSO por sus siglas en inglés). El fenómeno de El Niño ocurre a intervalos de cuatro a nueve años y causa un calentamiento del agua en el PET. Los cambios en intensidad y dirección de las corrientes de agua y aire provocan cambios en el clima global. Durante los años de El Niño, el afloramiento en el Pacífico Este

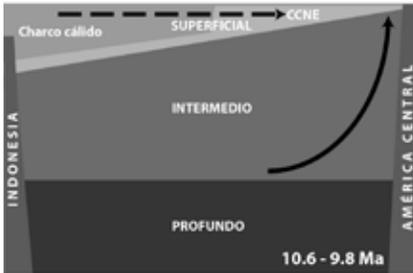
CAMBIOS EN LA ESTRUCTURA DE LA MASA DE AGUA EN EL PACÍFICO TROPICAL



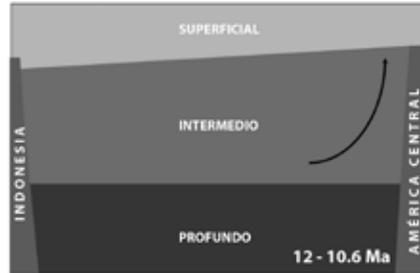
Reducción del charco cálido del Pacífico y la contra corriente ecuatorial norte. Incremento de afloramiento.



Entrada significativa de agua caliente al Pacífico este tropical, que incremento la contra corriente ecuatorial norte. Creando una condición permanente como el Fenómeno del Niño.



Posicionamiento superficial de la termoclina y fuerte afloramiento.



Columna de agua estratificada y termoclina muy debil.

Evolución de la columna de agua en el Pacífico Este Tropical y profundidad de la vía marina centroamericana durante los últimos 12 millones de años de acuerdo a datos obtenidos de radiolarios. (Modificado de Kamikuri *et al.* 2009).

Ecuatorial (PEC) y en el PET es reducido dramáticamente, resultando en un gradiente de temperatura vertical y horizontal menos pronunciada y en una menor productividad primaria comparado con los años normales. Las condiciones de El Niño causan reducción de las precipitaciones en el Norte de Australia, sureste de Asia y África e inundaciones a lo largo de los Andes. Los efectos más fuertes en las costas de Centroamérica son una prolongación de la estación seca, aumento de la temperatura del mar y colapso de afloramiento. En general, estas condiciones generan una considerable disminución en las poblaciones de animales marinos, trayendo repercusiones negativas en las actividades pesqueras.

OCEANOGRAFÍA DEL PACÍFICO ESTE TROPICAL

La circulación superficial en el PET es compleja, varía de acuerdo a los cambios por acción de los vientos Alisios y consiste en tres corrientes primarias: las Corrientes Ecuatorial Norte (CEN) y Sur (CES) y la corriente

Contra Corriente Ecuatorial Norte (CCNE) con flujos hacia el este. La CEN es un brazo del giro subtropical de la corriente del Pacífico Norte que fluye en dirección suroeste desde Baja California hasta los 10 a 20°N, donde gira hacia el Oeste a través del PET. La CES fluye en dirección noroeste y es la contraparte de la CEN y su flujo cambia hacia el oeste a través del PET. Ambas corrientes transportan cantidades masivas de aguas superficiales desde el PET al Pacífico Oeste. El agua caliente acumulada en el Pacífico Oeste eleva el nivel del mar entre 30 a 50 cm con respecto al PET. La elevación del nivel del mar crea un gradiente de presión directa que dirige la CCNE. Esta corriente fluye hacia América Central entre las CEN y CES en contra de los vientos que son característicos de la ZCIT.

La CCNE es caliente, pero su salinidad decrece a medida que viaja hacia el este debido a las intensas precipitaciones causadas por la ZCIT en el PET. La CCNE conecta los charcos cálidos del PET y el Pacífico Oeste. El charco cálido del PET es definido por temperaturas superficiales de 27.5°C desde el este hasta los 120° de longitud. El Charco Cálido del Pacífico es caracterizado por una termoclina fuertemente marcada a muy poca profundidad. El Pacífico ecuatorial moderno es caracterizado por un gradiente muy marcado de la termoclina en dirección que se ubica a 200 m de profundidad en el Oeste y tiene solo 50 m hacia el este. Este patrón controla la disponibilidad de nutrientes, ya que en el PET hay una



Esquema gráfico del fenómeno de afloramiento en el Pacífico Este Tropical. Cuando los vientos Alisios atraviesan el istmo desplazan la termoclina y este espacio es ocupado por las aguas profundas que son más frías. Este movimiento de las masas de agua causa que los nutrientes depositados en el fondo del océano queden disueltos y disponibles en las capas de agua superficiales, permitiendo que sean aprovechados por organismos marinos. (Imagen tomada y modificada de Coates 1999).

elevada concentración de nutrientes en las aguas superficiales que dirige la abundancia de fitoplancton que es causado por el afloramiento, mientras que en el Pacífico Oeste no ocurre este fenómeno.

ECOLOGÍA DEL FENÓMENO DE AFLORAMIENTO O SURGENCIAS MARINAS

Los vientos Alisios atraviesan el Istmo de Panamá con fuerza suficiente para empujar las aguas superficiales, que generalmente, son más cálidas y menos densas hacia mar abierto en las zonas donde la elevación no sobrepasa los 500 m. Como consecuencia del fenómeno arriba descrito, las aguas ricas en nutrientes colman la columna de agua. Por otro lado, al ascender el agua del fondo, las temperaturas superficiales descienden pudiendo llegar hasta los 15°C. Los nutrientes ahora disueltos en las aguas frías son aprovechados inmediatamente por el fitoplancton (microorganismos marinos) lo cual genera un aumento impresionante en la densidad de sus poblaciones. Los peces pequeños como sardinas y anchovetas que se alimentan directamente del plancton, mantienen poblaciones enormes en época de afloramiento, pudiéndose alcanzar hasta el medio millón de toneladas en pesca de este recurso cada año. Esta abundancia de sardinas y anchovetas favorece a especies depredadoras como atunes, delfines y aves marinas que se alimentan de ellos. Al mismo tiempo, en el fondo marino los moluscos filtradores son favorecidos por la abundancia de nutrientes y sus comunidades dominan en los fondos lodosos. Los altos niveles de nutrientes producen una relación positiva entre los moluscos, el plancton y los organismos pelágicos. Es por esta razón, que las aguas ricas en nutrientes en zonas de afloramiento soportan pesquerías de gran importancia comercial (leer más detalles de pesca en el capítulo 8).

La alta productividad pelágica derivada de la surgencia de los nutrientes del fondo no ocurre en todo el PET, sino que se encuentra en zonas específicas donde los vientos Alisios no son bloqueados por barreras geográficas como las montañas. A pesar de la alta productividad en las zonas de afloramiento marino, las extensas cadenas montañosas como la Cordillera Centroamericana y la Cordillera de Talamanca mantienen aislada la mayor parte de la costa del PET de la influencia de los vientos Alisios. Por este motivo, las zonas productivas solo se encuentran donde existen pasajes o depresiones geográficas que permitan el paso de los vientos Alisios con la fuerza suficiente para desplazar las aguas. Estos pasajes son el Canal de Panamá, el lago de Nicaragua y el Istmo de Tehuantepec (México). Consecuentemente, el afloramiento marino

solo ocurre en el Golfo de Panamá, el Golfo de Papagayo (Costa Rica) y el Golfo de Tehuantepec (México) y no a lo largo de toda la costa. Las condiciones oceanográficas entre las zonas con afloramiento marino y las zonas ausentes de este, pueden llegar a ser muy diferentes. Por esto, hay una marcada variación en las condiciones oceanográficas en el PET. Por ejemplo, en zonas sin afloramiento marino del PET, las temperaturas del agua no presentan variaciones estacionales tan altas y se mantienen relativamente cálidas durante todo el año. Estas condiciones permiten el desarrollo de las poblaciones más grandes de arrecifes de coral en el PET. Al contrario, en zonas con afloramiento como el Golfo de Panamá, la extensión de los arrecifes de coral es pequeña y está restringida a áreas protegidas de la acción de los vientos y de la influencia oceánica como el Archipiélago de las Perlas.

LA ZONA RESGURDADA DEL GOLFO DE CHIRIQUÍ EN PANAMÁ

Usando la Península de Azuero como punto de referencia, podemos dividir el Pacífico panameño en dos grandes áreas semi abiertas. La zona con afloramiento marino del Golfo de Panamá (21.175 km²) y la zona sin afloramiento marino del Golfo de Chiriquí (13.119 km²). En el Golfo de Chiriquí, los vientos Alisios son bloqueados por la Cordillera de Talamanca y esto impide que se produzca el fenómeno de afloramiento marino. Bajas concentraciones de nutrientes disueltos como nitratos, fosfatos y clorofila imperan en las capas de agua superficiales durante la estación seca y lluviosa. En el Golfo de Chiriquí la plataforma continental es más estrecha y causa una interacción dinámica entre las masas de agua costeras y oceánicas, manteniendo las temperaturas cálidas y una salinidad más baja que en el Golfo de Panamá. Por ello, las condiciones de mar abierto y aguas cristalinas se pueden encontrar muy cerca de las costas.

Las condiciones oceanográficas modificadas en el Golfo de Chiriquí hacen que las comunidades bentónicas también respondan a estos cambios. Mientras en el Golfo de Panamá los corales tienen un pobre desarrollo, en el Golfo de Chiriquí se desarrollan los arrecifes de coral costeros más grandes del PET. El de mayor extensión está ubicado en la isla de Coiba y tiene 1.6 km². Las comunidades de moluscos que dominan el fondo del lugar son los gasterópodos, que por lo general tienen hábitos alimenticios variados y no son filtradores. La mayor abundancia de gasterópodos con respecto a bivalvos filtradores se debe a la ausencia de afloramiento marino y está asociada a la construcción de arrecifes como lo han demostrado resultados

de investigaciones a largo plazo. En el Golfo de Chiriquí, la excepción se encuentra en las costas que son dominadas por moluscos filtradores. Aunque, esta abundancia está asociada a la gran extensión de bosques de manglares que se desarrollan en la costa y no al fenómeno de afloramiento marino como ocurre en el Golfo de Panamá. Estos manglares mantienen sustratos lodosos y la materia orgánica que se genera en este ecosistema favorece el desarrollo de moluscos filtradores en zonas cercanas a la zona costera del lugar.

GEOLOGÍA Y PALEONTOLOGÍA DE LA PENÍNSULA BURICA

Al contrario de lo que ocurre en la zona del Caribe, las localidades fosilíferas del lado Pacífico de Panamá han sido muy poco exploradas y estudiadas hasta ahora. No obstante, existen algunas publicaciones sobre la geología de Darién, Azuero, el Lago Bayano y la Península Burica. De estas, las localidades más estudiadas han sido las de Península Burica, donde la fauna de moluscos en las diferentes localidades fosilíferas está compuesta de porcentajes por arriba del 40% de especies extintas, según las descripciones realizadas por Axel Olsson en 1942.

La Dorsal Asísmica de Cocos

La Península Burica se encuentra en el Pacífico y es el límite entre las fronteras de Panamá y Costa Rica. Esta península se ha originado a partir del choque y hundiendo, con mucha dificultad, de una cadena de montañas submarinas por debajo del Istmo de Panamá, la cual forma parte de la Placa Tectónica de Cocos. Esta cordillera es conocida como la Dorsal Asísmica de Cocos (DAC) y consiste en un ribete de corteza oceánica más ligera que el resto de la Placa. Esta tiene unos 2.000 metros de espesor y 200 km de ancho. Hace 3.5 m.a. colisionó con la micro placa de Panamá, hundiéndose (efecto de subducción) con ángulos de inclinación de 7° en la Península Nicoya y 4° en la Península Osa (Costa Rica). Pero en la Península Burica, el ángulo de subducción de la DAC es casi nulo. Estos ángulos tan agudos han causado que las montañas submarinas de la DAC se hundan en el manto con muchos problemas, generando un efecto impresionante en la formación de la Cordillera de Talamanca y las repercusiones oceanográficas que se generan en el presente y cuyo origen se explicará más adelante.

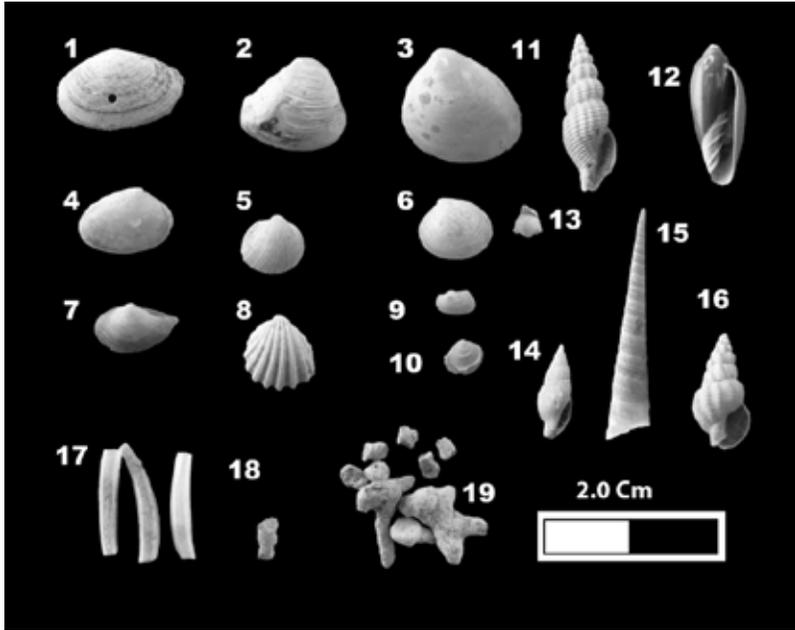
En algunos lugares de la Península Burica como Punta Burica y Punta la Peña (Costa Rica), se pueden observar rocas de basalto volcánico

que sobresalen y forman grandes paredes o puntas que se hundan bajo el mar. Estas rocas son parte del complejo de montañas submarinas de la DAC que no hicieron subducción bajo la microplaca de Panamá. Geológicamente, sobre estas rocas de basalto denominadas Complejo de Montañas Submarinas del Mesozoico, descansa una secuencia de antiguos sedimentos marinos que datan de aproximadamente 4.5 hasta 1.8 Ma. Estos sedimentos, según su litología y características, han sido divididos en tres formaciones geológicas que forman parte de un complejo denominado Grupo Charco Azul.

El Grupo Charco Azul de la Cuenca Sedimentaria de Osa-Burica

Los sedimentos que conforman el Grupo Charco Azul forman parte de la cuenca sedimentaria de Osa-Burica y consisten en una secuencia de sedimentos de poco más o menos 4.370 m de espesor que han sido acumulados desde el Plioceno Temprano aproximadamente 5.3 Ma. Estos sedimentos están mejor expuestos en las penínsulas de Burica y Osa, pero están en gran parte cubiertos o sumergidos en el Golfo Dulce y en los planos aluviales de las penínsulas Burica y Osa. Los sedimentos del Neógeno de la cuenca de Osa-Burica consisten en tres formaciones geológicas. La más antigua es la Formación Peñita con una edad media mayor a 3.5 Ma. Esta consta de casi 1.200 m de espesor que están depositados sobre el complejo de montañas submarinas del Mesozoico. Los afloramientos portadores de fósiles que han sido georeferenciados para esta unidad geológica, se encuentran en el Río La Peña, así como en el cauce y en la desembocadura de la quebrada Peñita. Los paleoambientes de esta formación indican que los sedimentos se depositaron en aguas poco profundas y que la base de la formación se depositó alrededor de una isla o montaña submarina con el ambiente marino marginal.

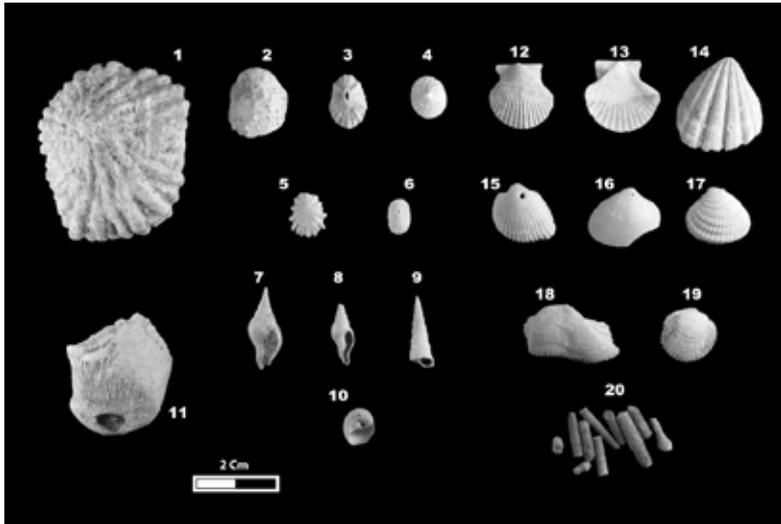
Sobre la Formación Peñita está depositada la Formación Burica con una edad media de 2.7 Ma y consta de 2.800 m de espesor. La Formación Burica está subdividida en dos secciones. El Miembro Inferior, el cual data del Plioceno Tardío, está compuesto por turbiditas proximales de grano grueso y que fueron depositadas entre 2.000 y 2.400 m de profundidad. El Miembro Superior data del Pleistoceno Temprano y está constituido de turbiditas distales de grano fino con conglomerados ricos en fósiles de aguas someras. Las exposiciones de la Formación Burica se encuentran en una impresionante sección de 20 km en el lado este de la Península Burica, donde se pueden observar las capas de turbiditas inclinadas por los efectos



Los fósiles representativos de la Formación Burica son una mezcla de fauna de aguas someras con fauna de aguas profundas. 1) *Tellina* sp1., 2) *Nucula* sp., 3) *Laevicardium* sp. 4) *Tellina* sp.2, 5) *Lyrocardium* sp., 6) *Mactra* sp. 7) *Saccella phyctaena*, 8) *Americardia* sp. 9) *Barbatia* sp., 10) *Chione* sp., 11) *Anthilophos gaudens*, 12) *Prunum woldriingei*, 13) *Cavolina* sp., 14) *Cosmioconcha redheri*, 15) *Turritella* sp., 16) *Phos cf. fusoides*, 17) *Cadulus* sp. 18) coral ahermatípico, 19) algas calcáreas.

de la subducción de la DAC. Fósiles de aguas profundas como moluscos y otolitos de peces se pueden encontrar en el punto 08°7.575' N - 082°52.328' W. Otros sitios de esta formación ricos en macrofósiles, pertenecen al Miembro Superior y están representados por mezcla de fauna de aguas profundas con aguas someras en la desembocadura de la quebrada Corotú en Puerto Armuelles. En la Quebrada Calabazo los fósiles también son abundantes, pero la fauna es completamente de aguas someras al igual que en el punto 08°7.759' N - 082°52.305' W, donde afloran conglomerados con abundante fauna de moluscos y ocasionalmente dientes de tiburones. La Formación Burica pasa gradualmente por una transición desde aguas profundas en el Miembro Inferior a aguas someras en el Miembro Superior.

Por último, la formación más joven es la Formación Armuelles, la cual está depositada sobre la Formación Burica. Para la Formación Armuelles se ha determinado una edad media de 1.7 Ma y esta consiste en un depósito



La fauna representativa de la Formación Montezuma se caracteriza por la abundancia de gasterópodos típicos de ambientes rocosos combinados con horizontes lodosos de la zona eulitoral. **Gasterópodos:** 1) *Crucibulum scutellatum*, 2) *Crepidula aculeata*, 3) *Diodora* sp. 4) *Crucibulum spinosum*, 5) *Acmea* sp., 6) *Diodora saturnalis*, 7) *Strombina colpoica*, 8) *Strombina* sp., 9) *Turritella banski*, 10) *Natica* sp. **Crustáceos:** 11) *Tetraclita* sp. **Bivalvos:** 12) *Argopecten* sp., 13) *Euvola perulus*, 14) *Glycymeris inaequalis*, 15) *Anadara* sp., 16) *Macra* sp., 17) *Chione* sp., 18) *Arca pacifica*, 19) *Lucinisca nuttalli*. **Equinodermos:** 20) *Eucidaris* sp.

de sedimentos de 370 m de espesor. Los afloramientos con fósiles que han sido georeferenciados se encuentran en el Río Rabo de Puerco, a lo largo de la carretera en el pueblo de Puerto Armuelles, como también, 3 km río arriba de este lugar. Estas localidades son muy fosilíferas y en ellas se pueden encontrar grandes agregaciones de moluscos como la Concha hacha (*Pinna* spp.) en posición de vida. En esta formación se han reportado 130 especies de moluscos fósiles.

La abundancia de estos ejemplares de gran tamaño está asociada a ambientes con alta disponibilidad de nutrientes y aguas someras, como ocurre actualmente en áreas del Golfo de Panamá.

A estas tres formaciones descritas arriba y que forman parte de la cuenca sedimentaria de Osa-Burica, se pueden encontrar fósiles justo debajo del puente sobre el Río Corredores. Este río está ubicado en Costa Rica, a unos quince minutos después de pasar la frontera en Paso Canoas, siguiendo la carretera Interamericana antes de llegar al pueblo de Ciudad

Neyli. Los fósiles que ahí se encuentran pertenecen a la Formación Curré con una edad media aproximada de 8.2 Ma y forman parte de la cuenca sedimentaria de Terraba.

HISTORIA ECOLÓGICA DEL PACÍFICO DURANTE EL CIERRE DEL ISTMO

A través del estudio de las rocas y fósiles, los paleontólogos y geólogos pueden entender los dinamismos de las faunas fósiles y las condiciones ambientales que imperaron en el pasado. Las rocas y fósiles ubicados en la Península Burica, así como los núcleos de sedimentos extraídos por el Programa de Perforaciones Oceánicas (Ocean Drilling Program), han permitido conocer y comprender las condiciones paleoceanográficas imperantes en la zona del PET. Otros recursos tecnológicos como el uso de modelos de corrientes marinas, la aplicación de isótopos y los estudios de los sedimentos, han permitido estimaciones de las paleotemperaturas y cambios en los patrones de circulación de las corrientes marinas del pasado en el PET. Toda esta información ha sido posible integrarla a estudios recientes de paleoecología de la zona, para tratar de comprender el efecto que tuvo la formación del Istmo de Panamá sobre las condiciones oceanográficas y la fauna marina de ese entonces.

La reorganización de los Océanos, la glaciación del hemisferio norte y las lluvias causadas por la Zona de convergencia intertropical

El Océano Pacífico al igual que el Caribe ha sufrido muchos cambios en los últimos 10 Ma. La escasez de fósiles como hemos explicado, puede ser el mayor obstáculo para entenderlos. Sin embargo, los estudios realizados a núcleos de sedimentos y a microfósiles han permitido entender los cambios ocurridos en la oceanografía del Pacífico. Iniciando esta historia, entre 10.6 y 9.8 Ma, cuando la profundidad de la termoclina había disminuido gradualmente en el PET, el afloramiento en los mares fue intenso y los sedimentos del fondo del mar se enriquecieron con materia orgánica y carbono. Lo que conllevó a un ambiente de alta disponibilidad de nutrientes y esto permitió un aumento de las poblaciones de diatomeas, foraminíferos y radiolarios típicos de ambientes de afloramientos. Esta condición en el mar fue probablemente inducida por el cierre parcial de la vía marina de Indonesia, cuando inició la colisión entre Australia y el arco de Banda (Indonesia). Posteriormente entre 9.5 y 7 Ma, ocurrió un cambio dramático, cuando Australia siguió moviéndose hacia el norte y los mares

profundos en el Indo-Pacífico paulatinamente se hicieron muy someros causando cambios en la circulación. El descenso de las profundidades provocó que un flujo significativo de agua caliente comenzara moverse hacia el PET desde el Indo-Pacífico. Cuando esto sucedió, la Corriente Contra Ecuatorial Norte se intensificó dando como resultado la formación del Charco Cálido del Pacífico y la profundización de la termoclina debilitó el afloramiento marino. El afloramiento colapsó por completo y las condiciones en el mar eran similares a las que ocurren cuando se da el Fenómeno de El Niño. Esto ha sido llamado por los investigadores el calentamiento del Mioceno Medio.

Luego del calentamiento, entre 7 y 4.5 Ma, ocurre un enfriamiento global que está relacionado con la reaparición de las fuertes surgencias en todo el Pacífico. Durante este periodo, alrededor de 5 Ma, las placas tectónicas de Norteamérica, Suramérica y el Caribe estaban convergiendo. La Corriente del Golfo comenzó a intensificarse en el Caribe. La disminución del nivel de mar en Centroamérica a causa de la formación del Istmo de Panamá, empezó a restringir el intercambio de agua entre ambos océanos. La salinidad y temperatura en ambos lados del istmo fueron diferenciándose gradualmente y se dio una reorganización de las corrientes marinas que marcó el inicio del establecimiento de las condiciones oceanográficas modernas. Esta impactante reorganización de los océanos comenzó hace 4.6 Ma, mientras el Istmo de Panamá se elevaba desde las profundidades. La Corriente del Golfo empezó a evaporar las aguas del Atlántico Tropical y del Caribe. El vapor de agua produjo el calentamiento del Plioceno Medio 5.5-3 Ma y llevó a las aguas caribeñas a ser cada vez más saladas. Durante este periodo, en el PET la columna de agua se estratificó y generó nuevamente condiciones permanentes de El Niño. Para esta fecha el afloramiento había disminuido drásticamente en el Caribe, como lo indican análisis de isótopos; pero en el Pacífico datos oceánicos de la región de Burica en Panamá, indican que existió un afloramiento marino moderado.

El vapor de agua incrementaría progresivamente la humedad y el aporte de agua dulce derivada de los ríos de Siberia hacia el Ártico. Esto provocó la glaciación en el hemisferio norte. Hace unos 3 Ma, este aumento de agua dulce aisló la capacidad térmica del océano ártico y facilitó la formación de hielo marino. Al mismo tiempo, actuó como una retroalimentación negativa al calor generado por la cinta transportadora oceánica en el Ártico. Todo el vapor que se generaba por la Corriente del Golfo también empezaron a ser transportada por los vientos Alisios del noreste. Es así como se estableció el patrón moderno de precipitaciones y las lluvias

que comenzaron a ser depositadas en el PET. Las fuertes surgencias se restablecieron, ya que el Charco Cálido del Pacífico desapareció cuando las lluvias refrescaron el agua superficial y controlaron los niveles de salinidad dando como resultado las condiciones oceanográficas modernas en el PET.

LA EVOLUCIÓN DEL PACÍFICO ESTE TROPICAL EN PANAMÁ

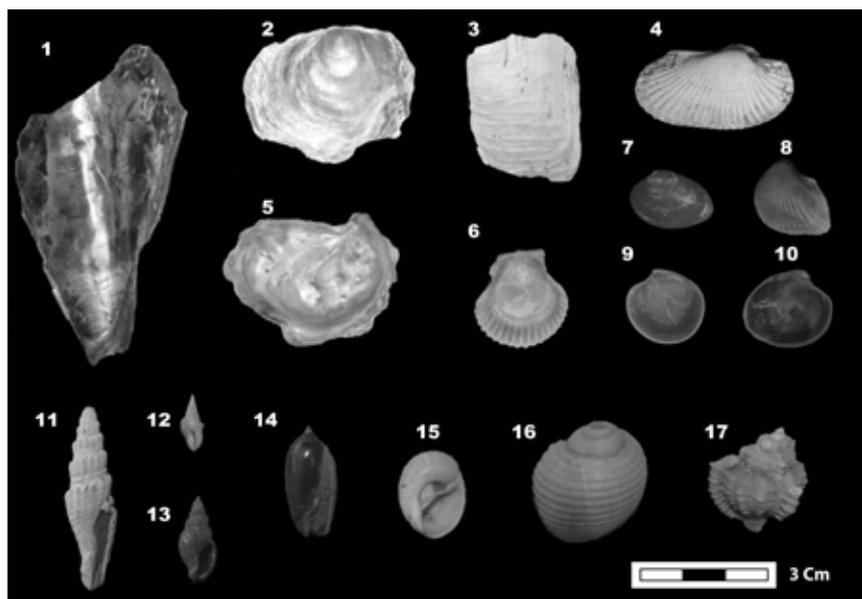
Cuando el Istmo de Panamá completó su formación hace 3.5 Ma, tenía una baja elevación en la parte oeste y se habían establecido los patrones de precipitación anual que existen en la actualidad. Los afloramientos marinos producidos por el efecto de los vientos Alisios mantenían una alta productividad y las condiciones paleoceanográficas eran homogéneas en toda la costa del Pacífico de Panamá. Es decir, que ocurría afloramiento marino en el Golfo de Chiriquí y en el Golfo de Panamá. Sin embargo, hace 3.6 Ma la colisión de la DAC con la micro placa de Panamá provocó el levantamiento de la Cordillera de Talamanca. Este cambio geológico provocó una diferenciación paleoceanográfica, estableciendo de manera definitiva las condiciones ambientales y oceanográficas que imperan actualmente.

La diferenciación del Pacífico panameño

El choque de la DAC y su progresiva subducción durante el Plioceno Temprano comenzó inmediatamente a elevar el fondo marino en la región de Burica. Las aguas que en Burica tenían en ese entonces una profundidad de aproximadamente 2.400 m pasaron a ser aguas más someras de unos 40 m en tan sólo 1 Ma. La precipitación seguía refrescando el PET y se redujo la extensión del Charco Cálido del Pacífico y la intensidad de la Contracorriente Ecuatorial Norte. Las variaciones estacionales, causadas por la Zona de Convergencia Intertropical, intensificaban el afloramiento marino en mar abierto. Sin embargo, en la región que se extiende desde Burica hasta en Golfo Dulce en Costa Rica, se habían formado muchas islas pequeñas por las diferencias de elevación del fondo marino. Esto creó áreas protegidas de la influencia de las condiciones oceanográficas de mar abierto y limitó el afloramiento marino en las zonas costeras de Burica durante el Plioceno Tardío (~2.7 Ma). Acumulaciones de algas y fragmentos de corales fósiles que sólo se encuentran en la parte superior de la Formación Burica indican lo mismo. Al continuar la subducción y la elevación del fondo marino, las pequeñas islas se fusionaron gradualmente

por causa del choque de la DAC hasta que desaparecieron y formaron el Golfo Dulce y las Penínsulas de Osa y Burica. El afloramiento marino regresó a las costas durante el Pleistoceno Temprano, tal como lo indican fósiles de moluscos de la Formación Armuelles.

Durante el Pleistoceno Medio las velocidades de subducción aumentaron y causaron un segundo proceso de levantamiento acelerado. Las aguas ya eran someras y el levantamiento cuya velocidad fue de 8 m/1.000 años, hasta hace aproximadamente 0.46 m.a., provocó la elevación del perfil topográfico. La Cordillera de Talamanca alcanzó casi 3.400 m de altura hasta su cúspide. Este proceso de levantamiento acelerado ha sido asociado con los ángulos de subducción tan bajos de la Placa Cocos y a la dificultad con la que estos sedimentos se hunden en el manto. La actividad tectónica y volcánica se evidencia también en los sedimentos de la Formación Armuelles, ya que los sedimentos volcanoclásticos muestran transporte al mismo tiempo. En cuanto a los efectos geológicos de la subducción de



Fauna bentónica representativa de la Formación Armuelles de 1.7 m.a. La fauna típica es de zonas sublitoral y fondos arenoso – lodosos. 1) *Pinna* sp., 2) *Placuanomia panamensis*, 3) *Solen* sp., 4) *Anadara* sp., 5) *Ostrea* sp., 6) *Pecten* sp., 7) *Macrocallista traftoni*, 8) *Noetia reversa*, 9) *Luciplota panamensis*, 10) *Pitar* sp., 11) *Clathrodrilla* sp., 12) *Strombina dorsata*, 13) *Phos veraguensis*, 14) *Oliva polpasta*, 15) *Stigmaulax* sp., 16) *Malea ringens*, 17) *Murex recurvirostris*.

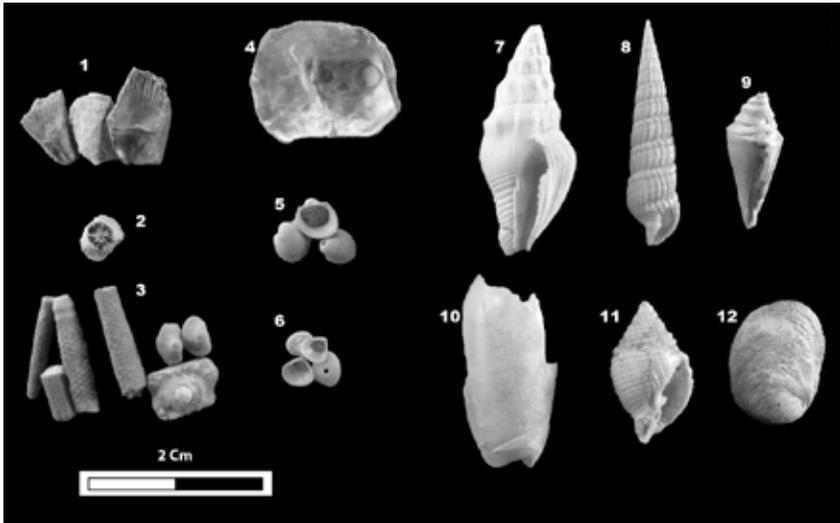
la DAC, vale la pena mencionar que han tenido mucha influencia sobre el perfil de la plataforma continental en el Golfo de Chiriquí. Esta es más pronunciada y estrecha que la del Golfo de Panamá, lo que permitió la construcción del antiguo Puerto en Armuelles, donde en el pasado anclaban barcos de gran calado a distancias muy próximas al litoral.

Las costas de Burica contiene fosas muy profundas que en geología se conocen como vacíos estructurales, los cuales se formaron por la subducción de la DAC. Desde la colisión hace 3.6 Ma, el hundimiento de la DAC continúa y ha causado la formación de una zona de alta tensión en Burica. Esto quiere decir, que el movimiento de subducción es el responsable de los constantes movimientos telúricos que se registran en la provincia de Chiriquí como consecuencia de la constante elevación a la que está sometida la cordillera.

CONSIDERACIONES FINALES

Las condiciones oceanográficas del PET han variado mucho en los últimos 10 Ma al igual que en el Caribe. Sin embargo, en el Pacífico los cambios son mejor reflejados en la naturaleza de las condiciones oceanográficas y la microfauna indicadora de alta productividad. Por el contrario, en el Caribe han sido mejor comprendidos a través de los cambios ecológicos reflejados en el registro fósil. Las corrientes marinas antiguas mantenían una termoclina ubicada cerca de la superficie que permitía una alta productividad. El inicio de la colisión de Australia con Asia comenzó a desplazar esta gran masa de tierra hacia el norte. Este desplazamiento de Australia provocó un drenaje de agua en el Indopacífico donde las aguas que antes fueron muy profundas pasaron a ser aguas someras. Estos movimientos y la disminución de la profundidad bloquearon el pasaje marino de Indonesia, que conllevó a un cambio en el flujo de las corrientes marinas, lo que ocasionó la formación de los charcos cálidos del Pacífico y la intensificación de la Contracorriente Ecuatorial Norte. Los flujos de aguas cálidas provocaron que la termoclina se desplazara hacia las profundidades, aumentando las temperaturas en todo el Océano Pacífico, lo cual resultó en el afloramiento marino limitado. Del mismo modo, el cierre del Istmo de Panamá contribuyó a la disminución gradual en el intercambio de aguas entre el Mar Caribe y el Océano Pacífico e inició a una reorganización global de los patrones de circulación oceánica.

Hace unos 5 Ma la corriente del Golfo comenzó a tomar intensidad y desplazó grandes cantidades de agua caliente hacia latitudes norte. Esto causó un aumento severo en las cantidades de vapor de agua que se



Fósiles representativos de la Formación Peñita, se caracterizan por ser de ambiente rocoso – lodoso en la zona eulitoral. 1) Cirrípedos, 2) coral ahermatípico, 3) erizo *Eucidaris* sp., 4) *Anomia peruviana*, 5) *Anadara* sp., 6) *Crassinella* sp., 7) *Strombina recurva*, 8) *Terebra armillata*, 9) *Conus scalaris*, 10) *Oliva splendidula*, 11) *Cancellaria albida*, 12) *Crepidula* sp.

trasladó a la atmosfera, dando como resultado el calentamiento global del Plioceno Medio y la glaciación del hemisferio norte. La evaporación ocurrida en el Caribe y el Atlántico los hizo más calientes y salados, mientras que la humedad fue transportada por los vientos Alisios hacia el Pacífico, donde la precipitación generó un refrescamiento de estas aguas. Los Charcos cálidos del Pacífico y la contracorriente Ecuatorial del Norte disminuyeron en su extensión e intensidad respectivamente.

El transporte de humedad por los Alisios también ocasionó el establecimiento de los patrones de variación estacional que imperan en Panamá. El Istmo de Panamá recién formado, tenía una baja elevación y los vientos Alisios provocaban afloramientos marinos a lo largo de toda la costa. Sin embargo, el levantamiento de la cordillera de Talamanca causado por la subducción de la DAC bloqueó estos vientos por 175 km de barrera geográfica, poniendo fin al afloramiento marino en el Golfo de Chiriquí. De esta manera, las aguas se tornaron un poco más cálidas y con menos variabilidad estacional, lo que permitió el desarrollo de los arrecifes de coral como los que se encuentran en la actualidad en la zona de Coiba.

Bibliografía sugerida

- De Gracia C. (2009). Estructura de las comunidades bentónicas entre la costa pacífica de Panamá y Costa Rica durante la formación del Istmo centroamericano. Tesis de Bachillerato, Universidad de Panamá, Panamá.
- De Gracia, C., O’Dea, A., Rodríguez, F., & D’Croz, L. (2012). Respuesta ambiental en el Pacífico frente a la subducción de la dorsal asísmica de Cocos (Panamá y Costa Rica). *Rev. Biol. Trop.*, 60(2), 893-908.
- Driscoll, N. W., & Haug, G. H. (1998). A short circuit in thermohaline circulation: A cause for northern hemisphere glaciation?. *Science*, 282(5388), 436-438.
- Gaina, C., & Müller, D. (2007). Cenozoic tectonic and depth/age evolution of the Indonesian gateway and associated back-arc basins. *Earth-Science Reviews*, 83(3), 177-203.
- Haug, G. H., & Tiedemann, R. (1998). Influence of Panamanian isthmus formation on Atlantic Ocean thermohaline circulation. *Nature*, 393, 673-676.
- Kamikuri, S. I., Motoyama, I., Nishi, H., & Iwai, M. (2009). Evolution of Eastern Pacific Warm Pool and upwelling processes since the middle Miocene based on analysis of radiolarian assemblages: Response to Indonesian and Central American Seaways. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 280(3), 469-479.



Capítulo 5

HISTORIA DEL IMPACTO HUMANO SOBRE LOS ECOSISTEMAS COSTEROS DEL CARIBE PANAMEÑO

Katie Cramer

Los humanos han influido profundamente sobre el ambiente natural de América Latina desde su llegada hace 11.000 años. La extinción de la megafauna terrestre, que ocurrió en América Central poco después de la llegada de los humanos, ha sido atribuida a la caza prehistórica. La quema de bosques, en el último milenio, ha producido los paisajes alterados que caracterizan la región hoy en día. La influencia de los humanos sobre los ambientes marinos en América Central también ha sido significativa. La cacería y pesca excesiva han reducido o extirpado la megafauna de los arrecifes, incluyendo focas monje, tortugas marinas, manatíes y peces grandes.

Actualmente, los arrecifes de coral del Caribe están en crisis debido a la extensa destrucción de los mismos. Para comprender las causas primordiales, es importante que estos cambios sean considerados dentro de un contexto histórico. A continuación se presenta la historia humana del Caribe panameño, prestando especial atención a las regiones de Bocas del Toro y Costa Arriba en la provincia de Colón.

EMPLAZAMIENTO

La costa caribeña de Panamá está compuesta por numerosas islas, estuarios y playas. Hay arrecifes de coral en lugares muy diversos, desde lagunas protegidas hasta áreas costeras de mar abierto. Tanto Bocas del Toro como la Costa Arriba se caracterizan por su clima “caribeño” típicamente húmedo, pero tienen condiciones ligeramente diferentes por su geografía y topografía. Bocas del Toro está menos expuesto a los vientos alisios que la Costa Arriba y, por ello, no tiene una temporada seca como la hay en la Costa Arriba.

El archipiélago de Bocas del Toro está dividido en dos lagunas semi-encerradas: la Laguna de Chiriquí, fuertemente influenciada por varios ríos grandes, y la Bahía de Almirante, que es más pequeña y se ve menos afectada por la escorrentía de los ríos. El intercambio de aguas con el Mar

Caribe está más restringido en la Laguna de Chiriquí que en la Bahía de Almirante, y un río grande, el Cricamola, la alimenta directamente. Ambas lagunas tienen una mayor concentración de nutrientes, clorofila y biomasa de zooplancton que el Mar Caribe abierto. Los arrecifes coralinos de Bocas del Toro contienen el 87% de las especies de coral que crean arrecifes registrados para todo el Caribe panameño. La formación de arrecifes y la diversidad de corales son mayores dentro de la Bahía de Almirante que en la Laguna de Chiriquí, probablemente debido a una mejor calidad del agua.

En comparación, la Costa Arriba contiene relativamente menos cayos, ensenadas e islotes y tiene menor grado de desarrollo de arrecifes que Bocas del Toro. Las áreas protegidas están bordeadas de manglares, los cuales colindan con los arrecifes que albergan fondo de hierbas marinas. Dos grandes lagunas están moderadamente protegidas del viento y de la acción de las olas: Bahía Las Minas en la parte occidental de la región y la bahía de Portobelo. Los arrecifes coralinos de la Costa Arriba contienen el 77% de las especies de coral registradas para Panamá.

HISTORIA DE LOS HUMANOS

La historia de los humanos de Bocas del Toro y la Costa Arriba se divide en tres periodos marcados por grandes cambios en sus formas de subsistencia, patrones de asentamiento y en la población: (1) previo al contacto (~9200BC-1502AD), (2) colonial español (1502-1800AD), y (3) post-colonial (1800 al presente).

PERIODO PREVIO AL CONTACTO

Los humanos han estado modificando los paisajes tropicales de América Central durante por lo menos 11.000 años. En aquella época, el clima era un poco más frío y seco, y el bosque natural era más abierto que los densos bosques de hoy. Esto permitió que grupos de cazadores y recolectores recorrieran grandes distancias en búsqueda de recursos alimenticios, utilizando el fuego para asistir en la labor de desbrozar el área para la caza y los primeros cultivos.

En Panamá, el lado Pacífico de la divisoria continental tiene una larga historia de asentamiento humano continuo y limpieza del terreno que del lado Caribe. Un análisis del sedimento arqueológico del lago La Yeguada, localizado tierra adentro del Pacífico panameño, muestra evidencia de alteración de terrenos por quemaduras que data de aproximadamente 9000 a.C. Este se intensificó alrededor de 5000-3000 a.C., seguido de la aparición del

maíz entre 3000-2000 a.C., con un pico en las actividades de agricultura cerca de 2000 a.C., y por último, la subsiguiente disminución en la alteración de la vegetación. También hubo antiguos asentamientos y alteraciones del paisaje en el lado caribeño de Panamá. Sedimentos arqueológicos del valle del Río Chagres, en el área central del Caribe panameño, muestran que hubo cazadores-recolectores entre 9200-7000 a.C. Las personas empezaron a cortar el bosque, quemar lotes y cultivar maíz alrededor del 2900-2050 a.C., y se intensificaron los cultivos aproximadamente en el 1350 a.C. Los asentamientos se expandieron mucho por la costa caribeña durante 800 a.C.-750 d.C., a medida que los pueblos cultivadores de maíz inmigraron del Pacífico.

Los asentamientos costeros del lado Caribe parecen haberse caracterizado por sus pequeños poblados temporales, lo cual tuvo como resultado relativamente poco impacto ambiental, ya que no empleaban agricultura extensa al estilo de tala y quema. Los estilos de vida contrastantes de los habitantes de los lados Pacífico y Caribe tenían que ver con el clima menos amigable del lado Caribe, donde la rápida reforestación de campos no utilizados dificultaba la agricultura intensiva. Además, las grandes extensiones de llanuras aluviales, marismas y zonas de afloramiento, que son los sistemas más productivos para la agricultura y la pesca, están presentes en el Pacífico, pero generalmente ausentes del lado caribeño.

Bocas del Toro

Olga Linares y sus colegas excavaron en el sitio arqueológico Cerro Brujo en la península de Aguacate en Bocas del Toro. Entorno a 600-700 d.C., los habitantes del sitio practicaban un patrón de asentamiento de relativamente bajo impacto, que se basaba en la “agricultura del bosque” (mediante una selección de especies forestales de árbol, arbusto o hierba, utilizando un sistema de agricultura de corte y cobertura) y la caza de fauna silvestre. Cerro Brujo fue abandonado durante más de dos siglos y luego nuevamente poblado alrededor del 900 d.C. por un pequeño grupo de personas que dependía mucho de los recursos costero marinos, principalmente de los cercanos hábitats de hierbas marinas, manglares y arrecifes coralinos. Haciendo una extrapolación en base a los cálculos de densidad para este sitio (tres a cuatro personas por km²) se calcula una población de unas 32.000 personas para toda la región de Bocas del Toro. Antiguos depósitos de basura muestran que los animales marinos de mayor consumo eran bivalvos, peces, tortugas y manatíes. Los restos de plantas muestran que el uso de la tierra se basaba en la plantación de raíces de

cultivo y árboles frutales, por lo que se mantenía la cobertura vegetal del suelo, y había relativamente bajas tasas de erosión del suelo.

En el año 2003, Thomas Wake (arqueólogo de la Universidad de los Ángeles en California) y sus colegas empezaron a excavar un sitio llamado Sitio Drago en Isla Colón, que se calcula data del 750 a 1450 d.C. y sugiere que Bocas del Toro pre-colombino estaba más densamente poblado y era más socialmente compleja. Artefactos de cerámica indican que sus habitantes participaban de un comercio a larga distancia con varias regiones en Centroamérica conectadas con el noroeste de Costa Rica y el lado Pacífico del occidente panameño.

A pesar de que Sitio Drago estaba más densamente poblado y era más socialmente complejo que Cerro Brujo, el patrón de subsistencia, basado en el cultivo de raíces y árboles, la cacería, y la pesca era probablemente similar. Los basureros muestran que localmente se consumían animales marinos similares. En ambos sitios se encuentran bivalvos, manatíes y tortugas, pero hay más gasterópodos, incluyendo concha, en el Sitio Drago.

Datos históricos de exploradores europeos corroboran la teoría sobre el uso del terreno de relativamente bajo impacto que practicaban los pueblos originarios de Bocas del Toro, pero sugieren que esta región estuvo más densamente poblada y fue más sofisticada económicamente así lo muestran los datos arqueológicos. Apuntes del viaje de Colón a la costa del entonces “Veragua” (un área que iba desde Nicaragua hasta el Río Belén, al este de la provincia de Bocas del Toro) durante su último viaje al Nuevo Mundo en 1502-1503 indica que un “número considerable pero disperso, vive en pequeñas comunidades cercanas a los arroyos y ríos pequeños, esto caracteriza la zona central de Bocas del Toro en torno a la Bahía de Almirante”. Hay evidencia de que grupos viajaron a Bocas del Toro para obtener zarzaparrilla, piel de manatí, cacao y carapachos de tortuga, indicando que Bocas del Toro era naturalmente rico en estos recursos.

Estudios etnográficos de los descendientes actuales del grupo cultural que pobló Cerro Brujo, los Ngäbe, muestran que el asentamiento indígena y los patrones de subsistencia han cambiado poco en Bocas del Toro en el último milenio. Los Ngäbe que viven fuera de áreas desarrolladas, continúan organizándose en pequeños grupos móviles y dispersos, que practican una agricultura de bajo impacto utilizando el método de corte y roce con largos periodos de descanso, y pesca en manglares y arrecifes.

Costa Arriba

Registros arqueológicos y paleontológicos muestran que los valles fluviales tierra adentro y las tierras bajas costeras de la Costa Arriba tenían mucha población hace miles de años. Herramientas de piedra utilizadas para procesar maíz, que datan de alrededor de 1 a.d. son muestra de la antigüedad de los pueblos cuyo enfoque es el cultivo del maíz. Los primeros habitantes probablemente practicaban una forma más intensiva de agricultura del maíz, que hubiera incluido la quema periódica en terrazas, tierras en pendiente y llanuras aluviales. Una extensa distribución de herramientas para talar bosques sugiere que la mayor parte de zonas aledañas a los ríos estaban densamente pobladas hasta el periodo de contacto. La presencia de otros artefactos muestra que los asentamientos del siglo XVI estaban organizados en cacicazgos cuyos movimientos y patrones de asentamiento territorial tenían como objetivo aumentar el acceso a buena tierra para la agricultura, lo cual indica una alta densidad de población.

Los grupos en tierras bajas explotaban los recursos marinos costeros, como lo muestra la presencia de pesas para redes de pesca y pesas marcadas para la captura de tortugas en mar abierto. En los basureros hay abundancia de un caracol que vive cerca de la costa, el burgao (*Cittarium pica*), lo cual indica una dependencia de los hábitats coralinos para los alimentos. No obstante, la mayor concentración de artefactos en los valles fluviales tierra adentro y la prevalencia de artículos relacionados con el maíz sugieren que los habitantes pre-colombinos en el este de la Costa Arriba eran más agricultores que pescadores. Datos históricos confirman que la Costa Arriba estaba más densamente poblada y que el ambiente terrestre estaba más visiblemente alterado que en Bocas del Toro. El más antiguo documento sobre los asentamientos en la Costa Arriba contiene escritos de Fernando Colón en 1502-1503, quien describió la bahía cerca de Portobelo como “tierra muy grande, hermosa y numerosa con muchos cultivos” y declaró que “la región que se encuentra alrededor del puerto no es salvaje, pero hay cultivos y está llena de casas, a una distancia entre sí, semejante al lanzamiento de una piedra o un tiro de una ballesta. Parece la escena de una pintura de las más bellas que existe”.

Otras observaciones por parte del grupo de Colón documentan que toda la costa desde Bocas del Toro hasta la Costa Arriba y el Caribe oriental de Panamá era un área de intercambio de bienes indígenas y que “a lo largo de la costa eran cinco localidades de comercio activo”. En la parte oriental de la Costa Arriba, cerca de lo que hoy se conoce como Isla Grande, se

comentó que el terreno estaba cubierto de hierba corta con pocos árboles, indicando mucha agricultura. Otros informes sobre el periodo de la conquista indican que los centros de población se concentraban en fértiles valles aluviales, alejados de la costa, que constituían los mejores terrenos para la agricultura en el área.

PERIODO COLONIAL

La conquista española de América Central tuvo como resultado la exterminación de hasta el 99% de la población indígena en un periodo de cuarenta a cincuenta años después del primer contacto español, al principio del siglo XVI. Gran parte de la población indígena que no murió por enfermedades introducidas, guerra o conflictos internos fue transportada a Norte o Sur América para ser vendida como esclavos. De modo que, un número considerable de habitantes de América Central, incluido Panamá, quedó muy despoblado en la primera mitad del siglo XVI. Los pueblos indígenas en Panamá pasaron de unos cuantos millones a varios cientos de miles, y muchos de los sobrevivientes se retiraron a regiones montañosas de bosque.

En el lado Caribe de Panamá, la pérdida de población indígena no fue compensada por un aumento de europeos ni otros inmigrantes. Aunque tenía importancia estratégica y económica como un centro de tránsito, el lado Caribe no era un significativo centro de población del imperio español. Durante esta época, gran parte del bosque caribeño, que había sido alterado por los efectos acumulados de milenios de agricultura indígena, empezó a regenerarse.

Aunque la presión de los humanos sobre los recursos terrestres se redujo claramente después de la conquista de los españoles, la presión sobre los recursos marinos puede haber aumentado. Hubo una explosión de comercio basado en el océano en la costa caribeña de Panamá durante los siglos XVI y XVII, debido a la ubicación de Panamá entre Norte y Sur América. Informes escritos por exploradores y comerciantes del Caribe revelan la enorme cantidad de megafauna marina, como manatíes, tortugas y focas monje, que fue extraída de las aguas caribeñas en esta época.

Bocas del Toro

Bocas del Toro estaba en la periferia de la sociedad y la economía españolas. En esta época se mantenía una pequeña, pero continúa presencia indígena con una reputación de defenderse ferozmente contra la agresión de los españoles. La región fue visitada frecuentemente por los ingleses

y otros piratas, corsarios y mercenarios, quienes aprovecharon las aguas protegidas de la Bahía de Almirante y la Laguna de Chiriquí para reparar barcos y cazar tortugas y manatíes.

A lo largo del siglo XVIII, los indios Misquito de Nicaragua atacaban a los pueblos Ngäbe para capturar esclavos, quienes serían vendidos a los colonos ingleses en Jamaica. En 1722, las autoridades españolas se quejaron de la “caza de esclavos” que los Misquito había capturado más de dos mil indios de la costa caribeña de Costa Rica y Bocas del Toro, y se piensa que esto fue una causa importante de la despoblación en la región.

Para principios del siglo XIX, los asentamientos indígenas costeros se redujeron aún más por causa de enfermedades. Un comerciante inglés de Jamaica pasó varios meses en un asentamiento Ngäbe ubicado en el valle de los altos del Río Cricamola, aproximadamente, 12 km tierra adentro de la Laguna de Chiriquí. Él describió Bocas del Toro como una región remota y de escasa población: “las riberas de muchos de los ríos que desembocan en estas lagunas están ahora completamente abandonadas; aunque, en su momento, el país tenía una población numerosa con varias tribus, algunas de ellas, calculando en base a los aparentes restos de sus antiguos asentamientos, de considerable antigüedad”. Aunque no había grandes asentamientos indígenas en la costa, grupos más pequeños de pueblos tierra adentro, como los Teribe, viajaban hacia o habitaban temporalmente las áreas costeras para cazar tortugas para el comercio, después de haber observado el éxito de los Ngäbe en esta industria.

A principios del siglo XX, Bocas del Toro era una provincia abandonada en la recientemente independizada República de Panamá, una zona interior boscosa que estaba separada del resto de Panamá por una gran cordillera montañosa. El comercio era principalmente de tortugas marinas y otros recursos marinos.

Costa Arriba

La Costa Arriba, en cambio, fue una región económica y políticamente estratégica a lo largo del periodo colonial, con dos puertos importantes y un camino transísmico, que cargaba el 60% de todos los metales preciosos que entraban a España desde el Nuevo Mundo. Durante los siglos XVI y XVIII, los españoles utilizaron el valle del Río Chagres como una ruta terrestre para el transporte de bienes entre los océanos. Los pueblos de Nombre de Dios (fundado en 1537) y Portobelo (fundado en 1597) fueron los centros principales de comercio y transporte del imperio español en el Caribe.

Portobelo experimentó una escasez de trabajadores a finales del siglo XVI debido a la presencia de malaria y fiebre amarilla y porque los europeos evitaban el área. Esto sugiere que los habitantes originarios fueron completamente extirpados del área para finales del siglo XVI. Los registros históricos confirman la pequeña población permanente de Portobelo (aproximadamente de ocho a trece casas), desde fines del siglo XVI hasta principios del XVII. Para finales del siglo XVII, la importancia de Portobelo como puerto mercantil fue disminuyendo a medida que los españoles empezaron a transportar los tesoros entre las colonias americanas y España pasando por el Cabo de Hornos, para evitar los incesantes ataques piratas. Para principios del siglo XVIII, se reporta que Nombre de Dios y Portobelo estaban básicamente abandonados, cubiertos de vegetación y en estado de ruina.

A pesar de que la población costera de la Costa Arriba era relativamente baja durante el periodo colonial, el impacto de la construcción de las fortificaciones de Nombre de Dios, Portobelo y San Lorenzo sobre los cercanos ecosistemas de arrecife coralino debe haber sido enorme. Los fuertes fueron construidos con esqueletos de enormes colonias de coral, extraídos de arrecifes de más de doscientos años y se calcula que se minaron unos 70.000 m³ de coral para construirlos.

PERIODO POST-COLONIAL

El periodo post-colonial fue un tiempo de gran transformación en la economía, población, y ambiente de América Central. La era empezó con un periodo de agitación política y económica en el siglo XIX, que culminó con la creación de repúblicas independientes, cada una enfocada en marcar su propio nicho económico. Mientras el siglo después de independizarse de España, América Central continuó siendo una región de escasa población y relativamente poco desarrollo. Durante el periodo colonial de trescientos años, la población de españoles y mestizos creció lentamente, con un periodo aproximado de cien años para doblarse en cantidad. No fue hasta la revolución demográfica en América Central durante el siglo XX que la población humana empezó a superar los niveles previos al contacto. El tiempo para doblar la población se redujo a 25-30 años, y la población aumentó de unos tres millones a principios del siglo hasta más de treinta millones para el año 1990. La más rápida tasa de crecimiento de población fue en la segunda mitad del siglo XX, cuando aumentó más de tres veces. En este tiempo, el área de cobertura boscosa de América Central se redujo del 75 al 30%. Con este crecimiento de población vino un aumento en la

colonización y la explotación de áreas de Centroamérica que anteriormente era remoto y salvaje, particularmente del húmedo y boscoso lado Caribe.

En el Caribe panameño, los impactos más importantes sobre la población post-colonial y el crecimiento económico ocurrieron en los siglos XIX y XX con la construcción del ferrocarril transístmico y el Canal de Panamá y la introducción del cultivo de bananas. Mientras que el canal ha sido el principal catalizador de cambio ambiental en la parte occidental de la Costa Abajo, la industria bananera ha sido el catalizador en Bocas del Toro. Tanto el canal como la industria bananera requirieron grandes inversiones en la infraestructura de transporte y energía de Panamá, aumentando el acceso y el desplazamiento de las personas del más densamente poblado lado Pacífico hacia el lado caribeño. Decenas de miles de trabajadores, principalmente extranjeros de origen antillano, fueron empleados para construir el Canal y para sembrar y cosechar en las plantaciones de banana. Más recientemente, el gobierno panameño ha implementado estrategias de desarrollo para transformar los bosques caribeños en tierras económicamente productivas. Todos estos factores han hecho que el lado Caribe de Panamá sea una nueva “frontera de colonización”. En consecuencia, los ecosistemas terrestres y marinos de la costa caribeña han sido sujetos a impactos humanos que van en aumento desde el siglo XIX.

Bocas del Toro

Durante la mayor parte del siglo XIX, Bocas del Toro siguió siendo un lugar olvidado, habitado por dispersos grupos indígenas, concentrados en las secciones tierra adentro de los valles fluviales y ocasionalmente visitados por comerciantes viajeros y buscadores de fortunas. En la primera mitad del siglo, los comerciantes ingleses empezaron a explorar el área en busca de tortugas marinas, cocos, cacao, zarzaparrilla y vainilla.

Algunos de estos comerciantes se establecieron permanentemente en las islas más grandes. En la segunda mitad del siglo XIX, parcelas de bosque tropical lluvioso de tierras bajas costeras en Bocas del Toro fueron plantadas con bananas para ser exportadas a Norteamérica. Una pequeña porción del terreno fue cortado en la Laguna de Chiriquí en 1880, y las plantaciones de banana empezaron a expandirse desde la región costera de la laguna hacia la Península de Aguacate y las islas principales dentro de la Bahía de Almirante y la Laguna de Chiriquí. Llegaron otros intereses bananeros, llevando a la eventual expansión de las plantaciones en la parte noroeste de la provincia dentro de las llanuras aluviales de los Ríos Changuinola

y Sixaola. Los intereses bananeros independientes se consolidaron en el United Fruit Company en 1905, que supervisaba la continua expansión de las operaciones desde una oficina en el pueblo de Bocas del Toro en Isla Colón.

El siglo XX fue el inicio de un tremendo auge económico para Bocas del Toro que radicalmente transformó su ambiente natural y la población humana. A medida que la producción bananera se expandió hacia el oeste, a las bajas llanuras alrededor de la Bahía de Almirante, la producción y transporte de las frutas se fue alejando de la Laguna de Chiriquí. El pueblo de Bocas del Toro sufrió una rápida expansión en su población y contenido geográfico que necesitó el drenaje y relleno del manglar sobre el cual se había fundado originalmente. En 1903, se excavó un canal desde el Río Changuinola hasta la parte noroeste de la Bahía de Almirante, para facilitar el transporte de bananas desde las grandes plantaciones en Changuinola hasta el lugar donde podían ser cargados en grandes embarcaciones a mar abierto. La producción de bananas siguió aumentando mientras más áreas costeras de bosque y humedales fueron desbrozadas para sembrar más plantaciones. En 1909, se construyó el nuevo puerto de Almirante en la sección trasera de la Bahía de Almirante y se abandonó el canal de Changuinola.

Las primeras décadas del siglo XX vieron el pico de la producción bananera y el consecuente desarrollo en Bocas del Toro. Miles de trabajadores antillanos vinieron a trabajar y establecerse en las tierras bajas costeras de Bocas del Toro. En los años mil novecientos, asentamientos de antillanos y criollos surgieron y se dispersaron en las islas y lagunas del archipiélago. La deforestación probablemente aumentó a medida que esos pobladores practicaban agricultura a pequeña escala. Los ecosistemas marinos posiblemente fueron afectados, ya que los pobladores dependían de las tortugas marinas y peces para subsistir y comerciar.

Desde 1910 hasta 1915, la United Fruit Company tuvo aproximadamente seis mil quinientos empleados, disminuyendo en los años veinte debido a hongos y enfermedades bacterianas que más atacaban a las plantas de banano. Las viejas plantaciones fueron abandonadas en busca de nuevas áreas con suelos no infectados, lo cual conllevó al desplazamiento de plantaciones más hacia el oeste y hacia tierra adentro, esto condujo a la tala de más bosques en tierra firme alrededor de la Bahía de Almirante.

Hacia 1930 y 1940, las enfermedades del banano destruyeron la mayor parte de las plantaciones y muchos campos fueron abandonados o convertidos en plantaciones de cacao o abacá. La reducción en la

producción de banano produjo una disminución en la población a medida que los trabajadores desempleados emigraron, y algunos campos de banano abandonados volvieron a su estado de bosque. La industria bananera se volvió a levantar en los años cincuenta, con la introducción de una variedad resistente a enfermedades y al uso de agroquímicos sintéticos. La segunda mitad del siglo XX fue el inicio de un aumento marcado en la población, alcanzando cifras superiores a las existentes previas al contacto, una tendencia que continúa hasta el presente, y está alimentada en parte por el rápido crecimiento de la población Ngäbe, quienes empezaron a regresar a las regiones costeras de las lagunas de Bocas del Toro luego de haberse retirado hacia los valles fluviales tierra adentro a principios del siglo.

Empezando la década de 1950, las plantaciones fueron rociadas cada vez más con los pesticidas DDT, dieldrina y clorpirifos. Ya en los años ochenta, la cantidad de pestes se había vuelto tan problemática que se rociaban las plantaciones con fungicidas por vía aérea en cinco aviones separados, y los campos eran rociados hasta cincuenta veces al año. Este método de dispersión inadvertidamente depositó químicos directamente sobre las vías acuáticas que eventualmente desembocaban en el océano. También, en este periodo, aumentó el uso de fertilizantes en la forma de compuestos de potasio y nitrógeno aplicados al suelo. El efecto del aumento en el uso de agroquímicos sobre el ambiente marino costero fue probablemente sustancial, ya que estos químicos tienen efectos demostrablemente negativos sobre la vida marina.

La “domesticación” de los humedales y bosques de tierras bajas por parte de la industria bananera literalmente asfaltó el camino para una segunda fase de desarrollo e inmigración en los años ochenta. En 1982 se completó un oleoducto para transportar petróleo crudo de Alaska atravesando el istmo hasta llegar al pueblo de Chiriquí Grande en la Laguna de Chiriquí, donde había una terminal petrolera que recibía grandes buques petroleros y estaba plagada por frecuentes derrames de petróleo. La construcción del oleoducto facilitó que se completara en 1984 la primera carretera asfaltada que cruzó la divisoria continental, conectando Bocas con el lado Pacífico. Con esta nueva carretera vinieron miles de pobladores del lado Pacífico en busca de tierras para ganado y agricultura.

Desde los años noventa, Bocas del Toro ha tenido un aumento en el desarrollo y la alteración ambiental gracias al turismo y la especulación de tierras. La tala y el desarrollo en áreas costeras han aumentado y los terrenos han sido parcelados en pequeños lotes sin considerar los impactos negativos ambientales o socioeconómicos. Durante este periodo se



Puerto de Manzanillo, Ciudad de Colón, Panamá.

estableció la Comarca Ngäbe Buglé.

Los ecosistemas costeros de Bocas del Toro hoy muestran una seria degradación ecológica. Una evaluación de los arrecifes reveló hasta un 10% de disminución en la cobertura coralina a finales de los años noventa y principios del año dos mil, aunque algunos arrecifes bordeantes tienen cobertura de coral vivo de hasta 50%-90%. Los esqueletos de coral y conchas de molusco excavadas a 5 m de profundidad en grandes fosas cavadas debajo de arrecifes modernos, revelaron que hubo cambios dramáticos en las comunidades de arrecifes de coral y de moluscos en las lagunas costeras antes de 1960, y que estos continuaron desde la fecha antes citada hasta el presente en los arrecifes no costeros. Los cambios incluyeron la desaparición del antes dominante coral cuerno de ciervo y de la ostra *Dendostrea frons* que vive adherida a los corales gorgonáceos y cuerno de ciervo; además de la reducción en el tamaño y la simplificación de la estructura trófica del gasterópodo en los bivalvos, indicando un aumento en el estrés ambiental sobre los arrecifes. Las comunidades de coral superficial sufrieron una transición hacia especies más tolerantes en un agua de menor calidad, pasando del dominio del coral cuerno de ciervo

al coral dedo y luego al coral lechuga. En los arrecifes de las lagunas, estos cambios sucedieron por lo menos decenas de años antes de las epidemias de enfermedades coralinas y blanqueamiento de corales que ocurrieron en los años ochenta, las cuales son frecuentemente citadas como la causa de la mortalidad del coral en el Caribe. La identificación de cambios en los corales de arrecifes y las comunidades de moluscos en años anteriores incrimina a los disturbios históricos, como la tala de cobertura vegetal y la pesca, como factores en el reciente colapso de los arrecifes en Bocas del Toro.

El aumento en las cantidades de sedimentos y contaminantes que se detectan en estas lagunas se atribuye a las plantaciones de banano, el tráfico de embarcaciones y a la terminal petrolera. Aunque gran parte de la tira costera de tierra que bordea las lagunas está aún cubierta de manglar y bosques de pino, la deforestación se está acercando al área costera.

Los ecosistemas de arrecifes en Bocas del Toro parecen estar agotados por la pesca de subsistencia. Varias especies de concha han sido explotadas históricamente, y los pepinos marinos fueron seriamente reducidos en pocos meses de cultivo solamente en 1997. En los años cincuenta se pescaban comúnmente peces grandes tales como jurel, barracuda y robalo en la Bahía de Almirante y la Laguna de Chiriquí, pero hoy día es muy raro. Las langostas comunes del Caribe se hicieron cada vez más escasas en los años cincuenta y sesenta, y las tortugas verde y carey fueron muy explotadas por su carne, huevos y carapachos, tanto para consumo local como para exportación. Los grandes animales marinos que fueron importantes en épocas pre-colombina y coloniales, tales como tortugas, manatíes, meros, pargos y la desaparecida foca monje, son escasos o están ausentes actualmente.

Costa Arriba

La porción occidental de la Costa Arriba siguió siendo utilizada como la principal ruta de transporte a través del Istmo con la construcción del Ferrocarril de Panamá a mediados del siglo XIX, y el Canal de Panamá durante la segunda mitad del siglo XIX. Anterior al 1850, la parte occidental de la Costa Arriba estaba poco poblada por familias que practicaban agricultura de subsistencia. Desde el periodo colonial hasta el inicio del ferrocarril en 1850, la población de la Cuenca del Canal probablemente no ascendía a más de mil quinientas personas. Los niveles de población aumentaron en tres olas: a mediados de los 1800 durante la construcción del ferrocarril, en los años 1880 a 1890 durante la fallida construcción del canal

francés, y en 1904 a 1914 durante la finalización del Canal de Panamá por parte de Estados Unidos. La mayoría de los inmigrantes eran trabajadores antillanos que se establecieron en la floreciente ciudad de Colón, ubicada en el lado este de la entrada al canal. Antes de transformarse en el puerto Atlántico de Panamá en torno a 1850, esta parte de la costa era descrita como una inmensa extensión de manglar pantanoso e islas “insalubres”, habitadas principalmente por cocodrilos, mosquitos y chitras.

El ambiente costero se transformó dramáticamente después de 1850 con la tala, relleno y drenaje de manglares para crear tierra firme sobre la cual construir Colón, y la ciudad creció durante la época de la fiebre de oro del Oeste Norteamericano. La población y el área de Colón siguieron creciendo durante la construcción del Canal de Panamá: para principios del siglo XX, la población de la Costa Arriba occidental alcanzaba los cuarenta mil, superando los niveles previos al contacto. Hoy día la mayoría de la población de Costa Arriba se concentra en la fuertemente urbanizada ciudad de Colón, que ahora tiene más de doscientos mil habitantes.

El efecto general de las actividades relacionadas con el canal sobre los sistemas costeros de Costa Arriba ha sido enorme. Grandes cantidades de arrecife de coral fueron excavados para hacer un camino para el tráfico de embarcaciones y para rellenar los manglares sobre los cuales luego construirían bases militares, ciudades y aeropuertos. Los arrecifes también fueron dragados repetidamente para extraer corales para la construcción de rompeolas en la entrada del canal. El dragado de los arrecifes del área se extendió hacia el oeste hasta el Río Chagres y Bahía Las Minas hacia el este, y continuó en los años setenta para los rellenos utilizados para construir más bases militares de los Estados Unidos, además de la refinería de petróleo en Bahía Las Minas. El resultado final de este enorme proyecto de ingeniería es una zona costera severamente alterada, con grandes extensiones de manglares, hierbas marinas, y arrecifes coralinos completamente destruidos.

Los ecosistemas costeros en la parte oeste de Costa Arriba han seguido sufriendo severos disturbios ambientales. Desde la finalización de la refinería de petróleo en Bahía Las Minas en los años sesenta, derrames de petróleo crónicos (más notablemente en 1968 y 1986) han destruido los ecosistemas costeros, y la proximidad con el Canal de Panamá expone a la región a una contaminación crónica. Los corales ahora tienen niveles elevados de contaminantes en sus tejidos.

Una larga historia de alteración de los ambientes costeros por parte de los humanos, ha tenido como resultado arrecifes severamente degradados

en comparación con Bocas del Toro. El porcentaje de cobertura de coral viviente es bajo, y Bahía Las Minas tiene la menor cobertura de coral vivo en toda la costa caribeña. Al igual que en Bocas del Toro, las tortugas, manatíes y grandes peces de arrecife son escasos o están totalmente ausentes en los arrecifes costeros de la región.

EN RESUMEN

Los ecosistemas marinos terrestre y costero del Caribe panameño tienen una larga historia de disturbios humanos que se remonta a miles de años. Las condiciones ambientales del lado caribeño son menos aptas para la agricultura intensiva, que permite mantener a grandes poblaciones, que las del lado Pacífico. No obstante, los humanos dejaron su huella en los ambientes caribeños mediante la tala de tierras y la pesca durante los últimos mil quinientos años. En el momento del contacto español, hace más de quinientos años, las poblaciones costeras de Bocas del Toro y Costa Arriba eran suficientemente grandes como para alterar los ambientes costeros de manera notable. Datos arqueológicos sugieren que los arrecifes de coral, los campos de algas marinas, los manglares, y los animales más grandes en esta época, ya habían sido exterminados, resaltando la antigüedad de los impactos humanos sobre los ambientes terrestres y los costeros.

A pesar de estas degradaciones tempranas, los mayores impactos sobre los ambientes costeros, incluyendo la sobrepesca, sin duda, ocurrieron durante los dos últimos siglos cuando las poblaciones aumentaron rápidamente a los niveles previos al contacto. El estado más degradado de los arrecifes coralinos en la Costa Arriba refleja la historia más larga de alteraciones ambientales por la intensa actividad humana. Costa Arriba probablemente siempre ha soportado una alta densidad de personas debido a su topografía menos extrema y a las estaciones más claramente definidas. Este patrón fue consistente a lo largo del periodo colonial y continúa hasta nuestros días. Mientras que en Costa Arriba el crecimiento de la población humana y el desarrollo de tierras y costas aumentaron dramáticamente en el siglo XIX, esto no ocurrió hasta principios del siglo XX en Bocas del Toro. Sin embargo, ambas regiones actualmente están atravesando aumentos en la población aún más rápidos, ya que las personas migran del lado Pacífico al caribeño en búsqueda de terreno.

La larga historia de explotación y daños a los ambientes caribeños establece el contexto para la degradación histórica de los arrecifes coralinos en estas regiones. Análisis paleontológicos recientes de las comunidades de arrecifes de Bocas del Toro y Costa Arriba sostienen fuertemente

la hipótesis de que la pesca histórica y tala de tierras contribuyeron al declive de los arrecifes en estas regiones, antes de que ocurrieran las enfermedades y el blanqueamiento de los corales en los años ochenta. El momento en que inició la degradación de los arrecifes en Bocas del Toro y Costa Arriba estuvo influenciado por las diferentes geografías y climas de estas regiones, que a su vez, afectaron las relativas intensidades del uso histórico de los recursos marinos y terrestres.

Bibliografía sugerida

- Chirchikova, M., Chaussard, M., & Low-Décarie, E. (2006). The Fishermen of La Playita, Colón: Ecotourism in Threatened Coastal Ecosystems. McGill University.
- Cramer, K. L. (2013). History of human occupation and environmental change in western and central Caribbean Panama. *Bulletin of Marine Science*, 89(4), 955-982.
- Heckadon-Moreno, S. (1998). Naturalistas del istmo de Panamá. Un siglo de historia natural sobre el puente biológico de las Américas. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Fundación Santillana para Iberoamérica, 89-102.
- Heckadon, M. S. (2001). Panamá Puente Biológico. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales.
- Kappelle, M. (2008). Diccionario de la Biodiversidad. INBio.
- Stephens, C. S., de Motta, M., & Moreno, S. H. (1987). Bosquejo histórico del cultivo del banano en la provincia de Bocas del Toro (1880-1980). Impretex.



Capítulo 6

HISTORIA NATURAL DE LA VEGETACIÓN COSTERO- LITORAL DEL ISTMO DE PANAMÁ

Jorge L. Lezcano y Omar R. López

El surgimiento y formación del Istmo de Panamá es el resultado de una actividad geológica relativamente reciente en términos generales. En los primeros capítulos de este libro se han abordado los aspectos que conllevaron a este interesante acontecimiento, por lo cual no ahondaremos en detalles. Pero el lector debe estar anuente de que el movimiento de las placas tectónicas produjo el afloramiento del Istmo Centroamericano desde el lecho marino formando un puente biológico y cultural que une las masas continentales de Norte y Sur América. Este suceso cambio los patrones del clima global, al alterar las corrientes oceánicas, e impuso una barrera geográfica definiendo condiciones contrastantes entre el mar Caribe y el océano Pacífico. Aunque la distancia entre el Caribe y el Pacífico no supera los 80 kilómetros en la parte más angosta del Istmo de Panamá, existen importantes diferencias en las condiciones ambientales y geomorfológicas propias de cada litoral. Por ejemplo, la precipitación pluvial anual en el Caribe puede ser hasta dos veces mayor que la registrada en la costa Pacífica. Unos 3.500 milímetros en laderas cercanas a la ciudad de Colón vs 1.750 milímetros de precipitación anual en la ciudad de Panamá. Además de la precipitación, en la costa Caribe la variación de las mareas es pequeña, con solo 60 cm de diferencia vertical entre baja y pleamar, mientras que en el Pacífico puede alcanzar hasta los cinco metros. No obstante, la geomorfología del istmo también incide en la diferenciación y disponibilidad de hábitats entre ambas costas. La disposición del cordón montañoso que recorre el istmo de oeste a este, en al menos 60% de su extensión, se encuentra más próximo al litoral Caribe. Por consiguiente, la distancia y área entre la costa, la divisoria continental permite un mejor desarrollo de llanuras aluviales y escorrentía de los ríos en la vertiente Pacífica. En conjunto, estas características demarcan el medio físico-ambiental de las costas de Panamá, así como la diversidad y estructura de las comunidades vegetales que en ellas prosperan.

Desde un punto de vista evolutivo, la diferenciación geomorfológica de

las costas, como resultado de la formación del Istmo de Panamá, propició la aparición de nuevos ambientes y ecosistemas costeros-litorales. Estos nuevos “espacios” o “nichos ecológicos” fueron invadidos por diferentes especies, dando cabida a distintivos arreglos de composición de la flora y la fauna. Este hecho acentuó la especialización y evolución de las comunidades vegetales, cuyo abordaje en esta ocasión nos acerca a un mejor entendimiento de uno de los hábitats más vulnerables y menos estudiados del Neotrópico: las comunidades vegetales costero-litorales. Describir la composición florística de las áreas costeras de Panamá demanda un extenso análisis sistemático que escapa al objetivo de este capítulo. Aquí se pretende brindar una visión amplia de los hábitats costero-litorales más conspicuos y definidos por sus características abióticas y composición vegetal única. De modo que cada hábitat puede clasificarse por sus características físico-ambientales como los son: la salinidad, periodicidad de la inundación, tipo de sustrato y disponibilidad de agua dulce y la estructura de la vegetación.

Más allá de la diferenciación biológica y geomorfológica, a raíz del surgimiento del istmo, está el aspecto humano que impactó y sigue incidiendo en el uso y conservación de los hábitats costero-litorales de Panamá. El desarrollo y establecimiento de grupos humanos a lo largo del Istmo de Panamá ha sido históricamente asimétrico. Asentamientos humanos como los atestiguados en El Caño y en Sarigua, en las provincias de Coclé y Herrera, respectivamente, dan evidencia de una larga historia de uso de hábitats costeros en el Pacífico Panameño. Posterior al descubrimiento del istmo, el establecimiento de poblados en la época colonial también favoreció diferencialmente la costa Pacífica. Hoy esta historia no es distinta.

A pesar de los innumerables servicios ambientales y riqueza paisajista que brindan los ecosistemas costero-litorales, p.ej. refugio de especies pelágicas de importancia económica, diversidad biológica, protección de ecosistemas terrestres y de arrecifes de coral, etc., la presión hacia estos va en aumento. Megaproyectos exclusivos, desarrollo inmobiliario y portuario, así como el avance de la frontera agrícola y la acuicultura transforman los hábitats costero-litorales sin tomar en consideración su importancia biológica, ecosistémica y socio-económica. En particular, la frontera agrícola y la acuicultura, mayoritariamente representadas en la vertiente Pacífico, siguen transformando los ecosistemas de manglar en sistemas inoperantes ante tormentas, oleajes, aumento de la salinidad y otros fenómenos naturales (p.ej. tsunamis, e inundaciones). No obstante,

este panorama es parte de una manifestación y problemática global, donde los sistemas costeros-litorales están bajo constante amenaza.

Los hábitats costero-litorales requieren de mejores y mayores esfuerzos para su manejo y conservación. A nivel global, la iniciativa mundial para amortizar los efectos del cambio climático mediante una disminución de los niveles de CO₂ vía el secuestro de carbono (p.ej. REDD+, Protocolo de Kioto, Organización de las Naciones Unidas) augura un mejor horizonte para los hábitats costero marinos. Estudios recientes proponen una nueva y mayor relevancia a la conservación y manejo de los ecosistemas vegetales costeros. En específico, los pastos marinos, manglares y humedales herbáceos de marismas podrían “secuestrar” mucho más, y de manera permanente, dióxido de carbono que los ecosistemas terrestres. En particular, los manglares podrían secuestrar hasta cinco veces más dióxido de carbono que cualquier bosque de tierra firme. Así, la interesante iniciativa llamada “Blue Carbon” podría incluir ecosistemas costero-litorales y marinos, en particular; manglares, humedales costeros, bosques inundables litorales y pastos marinos incrementando su valorización y promoviendo su conservación. Sin embargo, dada la heterogeneidad espacial y temporal de los sistemas costeros, se requieren de más estudios para comprender y manejar su potencial como sumideros de carbono.

Aquí abordamos los sistemas costero-litorales con las características físicas más sobresalientes que los definen y que en consecuencia delimitan y moldean las diferentes comunidades vegetales. No podríamos abandonar este interesante tema sin realzar el papel ambiental que juegan estos hábitats y hacer hincapié en su manejo y conservación de cara al cambio climático.

EL ENTORNO FÍSICO-AMBIENTAL EN HÁBITATS COSTERO-LITORALES Y SUS COMUNIDADES VEGETALES

La fisionomía y composición de las comunidades vegetales en los hábitats costero-litorales es definida por la interacción de factores como la orografía y la hidrología. La orografía, o aspecto topográfico, define la elevación del terreno en relación al nivel del mar. Por lo tanto, un incremento en la topografía influye directamente en la exposición de la comunidad vegetal a la salinidad y fuerza eólica. Un abrupto incremento en la topografía cerca de la línea de pleamar permite la formación de comunidades vegetales más propias de bosques secos con especies características como lo son: *Bursera simarouba* (indio desnudo), *Pseudobomax septenatum* (barrigón),

Plumeria alba (caracucha), *Sterculia apetala* (árbol Panamá) y *Capparis* sp., en el caso del Pacífico. En el Caribe, la vegetación es más típica de bosque húmedo tropical con especies como: *Luehea semannii* (guácimo), *Cordia alliodora* (laurel), *Anacardium excelsum* (espave) y arbustos de *Morinda citrifolia* y *Palicourea* sp. La asociación de tipo bosque seco es distinguible en acantilados costeros, de islotes o promontorios rocosos marinos en el Pacífico, mientras que en el Caribe, como bosque húmedo tropical, es visible en costas donde la elevación del terreno se da cerca de la línea de pleamar. Es decir, la inmediata o súbita elevación del terreno minimiza la generación de un gradiente topográfico y, por lo tanto, la acumulación de sedimentos. Por el contrario, un paulatino incremento de la topografía permite la formación de comunidades propias de playa o dunas.

El estudio de las condiciones y patrones hidrológicos de los ecosistemas costeros, también debe considerar la prevalencia de agua “dulce” o “salada” como un factor ambiental que influye en la composición de la vegetación. La escasez de agua dulce provoca estrés hídrico y en casos extremos la sequía, por lo que la disponibilidad del agua libre de sal es de vital importancia para su utilización en el intercambio gaseoso por ejemplo, fotosíntesis y consecuentemente el crecimiento. Adicionalmente, cabe mencionar, que en sistemas costeros existe una variable estrechamente relacionada con la salinidad y es la radiación por la escasez de cobertura vegetal. Estas variables, en conjunto, definen la composición y la estructura de las comunidades vegetales de plantas vasculares que han colonizado los ecosistemas costeros-litorales del istmo. Por ejemplo, entre los efectos de la salinidad y la radiación se observa que la diversidad y abundancia de árboles, arbustos y hierbas disminuye conforme aumenta la sequía fisiológica y la temperatura. Dicho de otro modo, conforme nos acercamos al mar aumenta la salinidad y la radiación solar, con una disminución en la cantidad y número de especies de plantas vasculares. Las plantas que han logrado colonizar estos ecosistemas han desarrollado adaptaciones anatómicas para tolerar la escasez de agua dulce y las altas temperaturas, como lo son el desarrollo de gruesas cutículas en las hojas para evitar el exceso de transpiración y alta tolerancia a la salinidad.

Playas y dunas litorales

En costas donde la pendiente es suave y la acción del oleaje permite la acumulación de sedimentos finos (grava y arena) es posible la formación de playas. Las playas en Panamá pueden ser de varios tipos siendo las

Zonificación y caracterización de las comunidades vegetales costero-litorales más conspicuas. Cada hábitat es descrito dentro de un rango de características físicas propias (substrato y ambiente), pero que en ocasiones puede ser más amplio debido a la interacción o efecto del aspecto topográfico.

Tipo de Comunidad Vegetal	Tipo de substrato	Características Físico-ambientales dominantes	Especies emblemáticas
Playa	Arena de origen lítico-terrestre u orgánico	<ul style="list-style-type: none"> • Substratos inestables • Fuerte oleaje y viento • Intrusión salina frecuente • Aerosoles marinos • Altas temperaturas e irradiación 	<ul style="list-style-type: none"> Frijol de Playa Bejuco de Playa Cocoteros Almendro de Playa Papo de playa
Dunas	Arena	<ul style="list-style-type: none"> • Substrato inestable • Fuertes vientos • Sequía estacional y diaria 	<ul style="list-style-type: none"> Espino carbón Ciruela Mostrenco
Manglares	Sedimentos finos inestables o finos estables	<ul style="list-style-type: none"> • Inundación diaria y estacional • Alternancia salina estacional • Sequia estacional 	<ul style="list-style-type: none"> Mangle negro Mangle piñuelo Mangle Rojo Mangle botoncillo
Bosques inundables	Sedimentos firmes Materia orgánica entera	<ul style="list-style-type: none"> • Inundación estacional (Pacífico) o cuasi permanente (Caribe) • Inundación estacional (Pacífico) • Baja salinidad (?) • Sequia estacional (Pacífico) 	<ul style="list-style-type: none"> Cativo Sangrillo Tangaré Orey Corocillo

más comunes las terrígenas o aquellas donde el substrato es de origen lítico, lo que da origen a playas con arenas grises, oscuras hasta negras (ej. Coronado, Riomar, Farallón). En las playas biogénicas, el substrato es de origen biológico con arenas compuestas por fragmentos de coral y otros organismos constituyendo playas de arena blanca o cremosa (ej., playa Isla Iguana, Granito de Oro, Isla Pelicano y la mayoría de playas insulares en Guna Yala). Independientemente de su origen, la formación de asociaciones vegetales se da desde la línea de pleamar hacia el interior. En este hábitat, la vegetación está expuesta a una recurrente deposición de sales por efecto de las mareas o aerosoles, a una inestabilidad física del suelo por la frecuencia del oleaje y vientos, a alta radiación, temperaturas y sequía. Cerca de la línea de pleamar, por lo general, la vegetación es de baja estatura. Aquí la comunidad de plantas es comúnmente postrada y dominada por bejuco rastreros de *Canavalia rosea* (frijol de playa) e *Ipomoea pes-caprae* (bejuco de playa). En playas con alto contenido de sedimentos terrígeno-arcilloso se encuentra en ocasiones *Sesuvium portulacastrum* (verdolaga), una planta suculenta comestible que también es común en marismas. Atrás de la línea de pleamar puede aparecer vegetación de mayor estatura con especies de distribución pantropical características de playas, como lo son *Cocos nucifera* (cocotero) y *Terminalia catappa* (almendro de playa).

En el litoral de Panamá, también es posible encontrar dunas. La duna es un relieve arenoso formado por la continua acumulación de arena por efecto eólico en la parte más interna de la playa. Sin embargo, la mayoría de las dunas litorales encontradas en el istmo son de primer orden (“foredune” por su nombre en inglés), o sea, montículos arenosos móviles que pueden alcanzar hasta unos dos a tres metros de alto, pero sujetos a la acción permanente del viento, aerosoles salinos y alta irradiación. En dunas o playas más “estables” se puede observar *Uniola paniculata* (avena de playa). Esta gramínea es de gran importancia en la estabilización del substrato de playa ante oleajes y marejadas ocasionadas por tormentas, al igual que *Spartina spartinae* (“gulf cordgrass” por su nombre común en inglés) otra gramínea común en las costas, islotes y/o bancos de arena ubicados a lo largo del Pacífico de Panamá. La vegetación alta, compuesta de arbustos y arbolitos, se da donde los sedimentos y el substrato es más firme, por lo general, en la parte interna de la duna. En ella se pueden encontrar especies características como lo son: *Thespesia populnea* (papo de playa), *Talipariti tilaceum* (majaguillo de playa), *Crysobalanus icaco* (icaco) y *Cocoloba uvifera* (uva de playa).

En el caso de dunas litorales bien establecidas promontorios de tres a seis metros de arena se pueden encontrar especies como: *Pithecellobium unguiscati* (espino carbón), *Spondias purpurea* (ciruela traqueadora), *Gliricidia sepium* (balo), enmarañados por el bejuco *Dalbergia brownnei* (mostrenco) y ocasionalmente el árbol Panamá *Sterculia apetala*, “guázimo” *Guazuma ulmifolia* y otras especies arbustivas. Las dunas litorales panameñas son observables en particular en el arco seco o Golfo de Parita y la costa oriental de la provincia de Azuero. En esta región los vientos alisios magnificados por el Golfo de Panamá en la época seca (enero a marzo), han permitido la formación de dunas, p.ej., el Salao de Aguadulce en Coclé y en playa el Arenal en Pedasí, Los Santos. Dependiendo de la topografía, detrás de estas dunas o bancos de arena de litoral se da la formación de albinas, que son importantes en la producción de sal artesanal y también en la acuicultura, en particular, la cría de camarones en estanques.

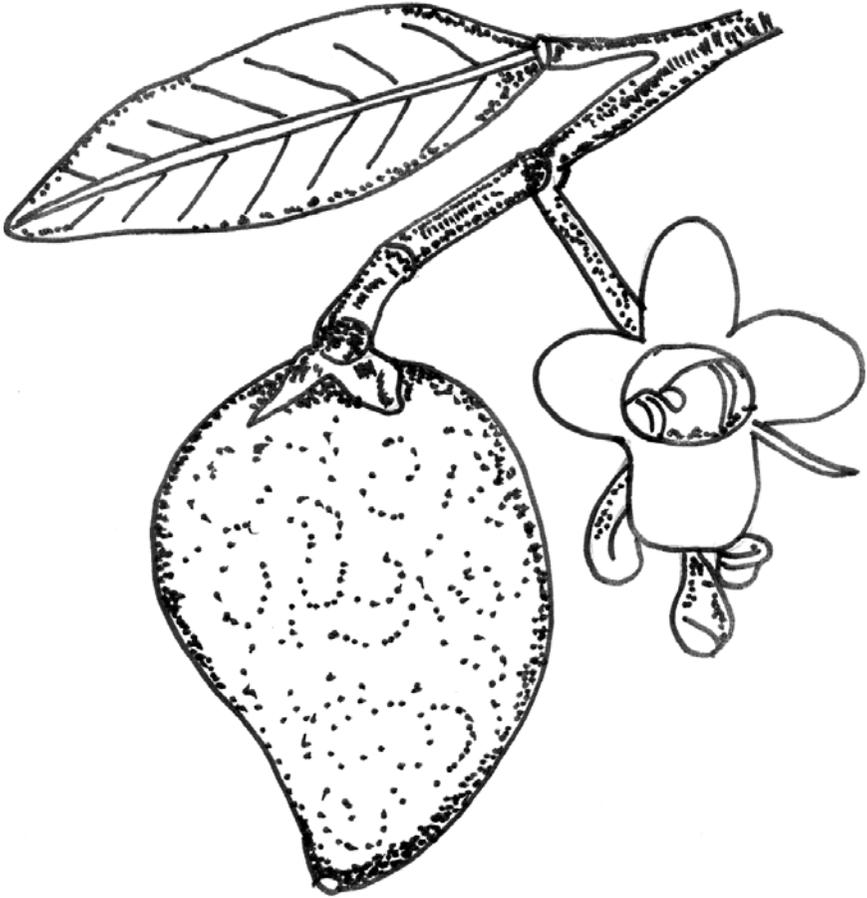
Las comunidades de manglar

En conjunto, los procesos hidrográficos y orográficos definen la redistribución de sedimentos provenientes de la corteza terrestre. La hidrología de los ríos moldea y define la costa y en su punto de interacción con el mar se forjan zonas de estuarios, propicias para el desarrollo de manglares. Las comunidades de manglar son comunidades boscosas con una amplia tolerancia a la inundación y condiciones salinas (hasta 35 partes por millón). Se caracterizan por encontrarse en la zona inter-mareal donde el sustrato (suelo) es principalmente de origen terrígeno, de arcillas finas y suaves; muchas veces escasos en oxígeno y ácidos. En general, este tipo de sustrato se encuentra asociado a procesos hidrográficos, por lo que la presencia de manglares es propia de las zonas bajas de humedales costeros, desembocaduras de ríos y en playones de sedimentos finos con oleajes suaves. Por ejemplo, se encuentran extensas áreas de manglar asociadas a la desembocadura de los ríos Chucunaque; en el Golfo de San Miguel, en la Bahía de Chame y de Panamá, todos en el Pacífico. En el Caribe, además de una alta prominencia de manglares insulares, podemos mencionar aquellos en las desembocaduras del río Chagres y el río Cricamola donde se han registrado especímenes de *Pelliciera rhizophorae*, especie típicamente distribuida en el Pacífico. En los manglares la elevación del terreno también juega un papel importante. Un incremento en la topografía excluye el sustrato de la deposición de sedimentos finos y de su exposición a la marea. Estos procesos hidrológicos y orográficos son

entonces importantes en la formación y estructura de los manglares. En la costa Pacífica la formación y extensión del manglar es más pronunciada en comparación con la costa Caribe y alcanzan mayor estatura comparados con los del Caribe.

Florísticamente, los manglares están conformados por un grupo ecológico de especies filogenéticas y funcionalmente diverso que se caracterizan por su convergencia en tolerar condiciones de salinidad, inundación y acción del oleaje. Entre las especies más comunes de manglar en el Istmo tenemos: el mangle rojo (*Rhizophora mangle*), mangle blanco (*Laguncularia racemosa*), mangle negro (*Avicenia germinans*), y mangle botoncillo (*Conocarpus erectus*). No obstante, existe un grado de diferenciación en términos del número de especies y/o de abundancia de estas especies entre el Pacífico y Caribe. Por ejemplo, el mangle piñuelo (*Pelliciera rhizophorae*) es predominante en las costas del Pacífico y con escasa representatividad en el Caribe. En el caso del género *Avicenia* y *Rhizophora* existen dos especies más en el lado Pacífico *A. bicolor* y *R. racemosa*.

La hibridación es un proceso importante en los manglares. Existe evidencia genética que indica que *A. germinans* y *A. bicolor* hibridaron en el pasado. Esto ha resultado en una altísima diversidad genética que se observa actualmente en *A. germinans* de la costa Pacífica de Centroamérica. Sin embargo, no hay evidencia actual de hibridación. En comparación, en el género *Rhizophora* la historia es más complicada. La evidencia genética indica que *R. mangle* y *R. racemosa* hibridaron en el pasado y continúan hibridando en el presente. Este proceso ha generado híbridos que son fértiles y que pueden retrocruzarse con las especies parentales generando zonas híbridas con individuos con distintos niveles de introgresión (movimiento de genes de una especie a otra). Este proceso de hibridación e introgresión genera individuos morfológicamente intermedios que históricamente se clasificaban como una tercera especie denominada *Rhizophora harrisonii*. No obstante, estudios recientes indican que los individuos clasificados como *R. harrisonii* no son más que la expresión morfológica/fenotípica del proceso de hibridación e introgresión entre *R. mangle* y *R. racemosa*, pero que no muestran una variación propia que los identifique como especie separada. La existencia de zonas híbridas es importante en los procesos de evolución de las especies puesto que puede generar variación adaptativa. Por lo tanto, es imperante que planes de conservación y manejo de manglares consideren como prioritario la inclusión de las zonas de hibridación entre *R. mangle* y *R. racemosa*.



Semilla y flor de mangle negro

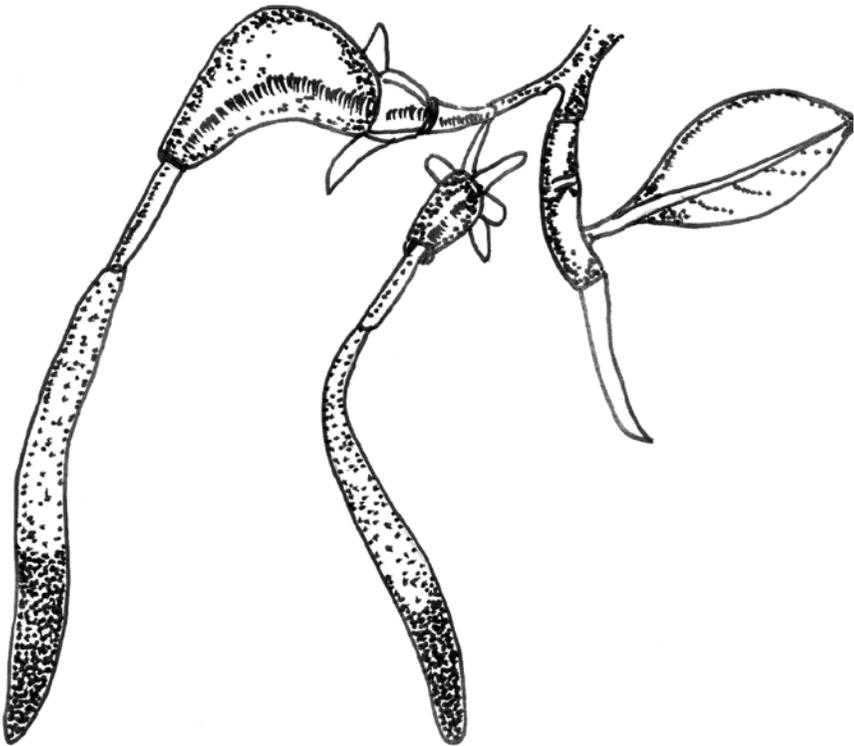
Existen muchas otras especies que se encuentran intrínsecamente asociadas a las comunidades de manglar, como por ejemplo, el helecho negra jorra (*Acrosticum aureum*), muy común en el sotobosque de manglar. Otras especie interesantes son; *Dalbergia brownei*, una enredadera abundante en las periferias del manglar y el castaño (*Montrcardia arborescens*) habitual en los bordes y claros del bosque de manglar donde los sedimentos son finos. Las especies arbóreas conocidas como sangrillo (*Pterocarpus officinalis*), tangaré (*Carapa guianensi*), anona de manglar (*Annona glabra*) y alcornoque (*Mora oleífera*) son frecuentes en áreas de manglar pudiendo formar pequeños rodales. *Amphitecna latifolia*, una

Especies de manglar de las zonas costero litorales del Istmo de Panamá.

Nombre científico	Nombre común, usos y ecología	Distribución en el neotrópico
<i>Avicennia bicolor</i>	Mangle salado, mangle negro. La madera es utilizada para obtener carbón. Prefiere terrenos anegados por la marea y con altos niveles de salinidad.	Común en el Golfo de Panamá. Restringida al Pacífico. Desde El Salvador hasta Panamá.
<i>Avicennia germinans</i>	Mangle salado, mangle negro. La madera es utilizada para obtener carbón. Es la especie de mangle con mayor resistencia a la salinidad. Se encuentra en sitios anegados por la marea.	Común en ambas costas del Istmo. En el Pacífico se distribuye desde México hasta Ecuador, excepto las islas Galápagos, y desde la Florida (EE. UU), a través de las Antillas, hasta las Guayanas en el Atlántico. También se han registrado especímenes en Brasil y Argentina.
<i>Conocarpus erectus</i>	Mangle botón. La madera es utilizada para obtener carbón. Es un árbol típico de bancos arenosos y se encuentra en el borde del manglar, próximo al área donde la vegetación proplamente terrestre comienza a dominar.	Común en el Golfo de Panamá y en las áreas de manglar de la provincia de Colón. Ampliamente distribuida en el Neotrópico. En el Pacífico desde México hasta Ecuador, excepto en islas Galápagos, y en el Atlántico desde el archipiélago de las Bahamas (EE. UU), a través de las Antillas, hasta Brasil.
<i>Laguncularia racemosa</i>	Mangle blanco. La madera es utilizada para obtener taminos para curtir pieles. Común en las áreas de manglares.	Se encuentra en ambas costas del Istmo. En el Pacífico se distribuye desde México hasta Ecuador, incluyendo las Islas Galápagos, y en el Atlántico desde la Florida (EE. UU), a través de las Antillas, hasta Brasil.
<i>Pelluciera rhizophorae</i>	Mangle piñuelo. La madera es utilizada para obtener taminos para curtir pieles. Común en áreas de manglar de las costas del Istmo.	En el Istmo se distribuye principalmente en el Pacífico aunque existen registros del Caribe. En el Pacífico se encuentra desde Costa Rica hasta Colombia, y en el Atlántico desde Nicaragua hasta Colombia.
<i>Rhizophora harrisonii</i>		En el Istmo solo ha sido registrada en la Bahía de Panamá y en el Archipiélago de las Perlas. Es una especie poco común. En el Pacífico se distribuye desde Honduras hasta Ecuador, sin incluir las Islas Galápagos, y en el Atlántico se ha registrado en Venezuela, Trinidad y Tobago, Surinam y Brasil.
<i>Rhizophora mangle</i>	Mangle rojo. La madera es utilizada para obtener carbón y taminos para curtir pieles. Común en áreas costeras, principalmente en planicies fangosas de la desembocadura de los ríos, bahías y esteros, formando rodales muy homogéneos.	Común en todas las costas del Istmo. Ampliamente distribuida en el Neotrópico. En el Pacífico se encuentra desde México hasta Ecuador, incluyendo las Islas Galápagos, y desde en el Atlántico desde las Islas Bermudas (EE. UU), a través de las Antillas, hasta Brasil.
<i>Rhizophora racemosa</i>		En el Istmo se ha registrado en la Bahía de Panamá. Poco frecuente en el Neotrópico. En el Pacífico se distribuye desde El Salvador hasta Ecuador, incluyendo las Islas Galápagos, y en el Atlántico desde Venezuela hasta La Guyana Francesa, incluyendo Trinidad y Tobago.

especie parecida al calabazo (Familia Bignoniaceae), en ocasiones aparece en la transición de manglar a bosque inundable o manglar a bosque húmedo tropical. Otra de las especies asociadas al manglar y que habita la costa Pacífica es el llamado mangle marica (*Tabebuia palustris*) la cual se encuentra en categoría de “vulnerable” en la lista roja de especies en peligro de extinción.

El arreglo espacial de las especies de manglar en relación a la línea de pleamar o “zonación del manglar” es variable y depende de la salinidad, periodicidad de la inundación y de aspectos geomorfológicos. Por lo general, *R. mangle* es la especie más próxima al mar y coloniza nuevos sedimentos, pero dependiendo del substrato su forma de crecimiento varía y así también su nombre vernacular. En sedimentos finos e inestables, o



Semilla y flor de mangle rojo

donde la corriente del estero es más fuerte, *R. mangle* crece de manera rastrera recibiendo así el nombre de “mangle gateador”, y en sedimentos más firmes, donde es más erecta, recibe el nombre de “mangle rojo”. El “mangle piñuelo”, en ocasiones aparece junto con *R. mangle* compitiendo en sitios cercanos al agua, pero generalmente se le encuentra en los meandros de los esteros y ríos en la parte alta del manglar.

Conforme se aleja la zona de influencia de la marea disminuye la inundación, pero dependiendo de las condiciones hidrológicas y climáticas varía la salinidad. Durante la época lluviosa, cualquier intrusión salina es rápidamente diluida por las abundantes lluvias y la escorrentía. Por lo tanto, la época seca y el aumento de la evapotranspiración traen un aumento de salinidad y sequía. A lo interno del manglar, donde la salinidad es relativamente más baja, aparecen las especies *A. germinans*, *L. racemosa* y alguna vegetación de sotobosque que incluye especies de lirios como *Himmenocalis littoralis* y *Crinum erubescens*. El tipo de vegetación que se desarrolla en lo profundo del manglar, es decir, en la zona más distante de la influencia de marea, depende de la topografía. En casos donde esta zona colinda con áreas de albinas o salitrales, comienza aparecer con mayor frecuencia *A. germinans* y posteriormente *C. erectus*. *A. germinans* puede tolerar altas concentraciones salinas gracias a que logra secretar cristales de sal por sus hojas. No obstante, para *C. erectus* altas concentraciones salinas en el suelo provocan un cambio en el hábito de crecimiento, pasando a ser más arbustivo. En sitios donde la influencia de agua de mar es mínima y los procesos hidrodinámicos han dado como resultado depresiones, el límite interno del manglar es suplantado por vegetación de bosques inundables litorales (siguiente sección). Los manglares más extensos del país se sitúan en las cuencas bajas de los ríos que forman grandes sistemas deltaicos como el Golfo de Chiriquí, Montijo, Parita, Panamá y San Miguel en el Pacífico. Sin embargo, pequeños ríos así como sistemas insulares con poca influencia de oleaje también pueden propiciar la formación de manglares, claro de menor tamaño, como es el caso de los manglares en el Caribe.

Los manglares y estuarios, en particular los del Pacífico, han sido por milenios, uno de los ecosistemas más productivos de los hábitats costero-litorales. Hasta hace unas décadas, los manglares y estuarios costeros constituyeron el sostén principal en la alimentación de los pueblos indígenas y grupos humanos cercanos a la costa (p.ej., el caso de Cerro Mangote en la Bahía de Parita). El grupo de investigación del Dr. Richard Cooke (en el Smithsonian) ha logrado demostrar empíricamente que en

la pesca de las comunidades cercanas a la costa (manglares y estuarios asociados a las desembocaduras de los ríos Grande, Santa María, Parita, La Villa) eran aprovechadas más de cien especies de peces. Además, el fácil acceso a estos estuarios permitía el uso de trasmallos y corrales con los cuales eran capaces de atrapar una fauna mayor, incluyendo tortugas marinas. En adición a los peces, otros organismos de los manglares eran aprovechados en tiempos prehispánicos, como cangrejos (principalmente *Cardisoma crassum*), aves costeras (como los escolopácidos) y mapaches (*Procyon lotor*), una especie que abunda en los manglares del Pacífico, pero que contrario a la creencia popular no es el mapache cangrejero (*P. cancrivorus*). Una gran diversidad de moluscos también proporcionaba y aún proporciona un porcentaje significativo de la dieta de los pueblos costeros (caso de la concha negra *Anadara tuberculosa* y concha pata de burro *Grandiarca grandis* (más detalles en el capítulo 9). Por otro lado, existe evidencia que esta diversidad y el tamaño de algunas especies de moluscos ha disminuido a lo largo de los años. Es preciso entonces que se evalué rigurosamente el aporte de los manglares y estuarios asociados como fuente de alimento a las comunidades aledañas.

Los manglares son un hábitat muy presionado por el desarrollo inmobiliario e industrial. En el Caribe, muy próximo a la ciudad de Colón, en bahía Las Minas, se encuentra un notable remanente de bosque de manglar de buena altura, algo no comúnmente observable en la costa Caribe. No obstante, este manglar está amenazado por el creciente desarrollo de plataformas portuarias y los cambios hidrológicos producto de la construcción de diques y alcantarillas. El manglar no solo provee refugio y sitio de desove para cientos de especies marinas, es un ecosistema de una fauna única y que soporta el albergue temporal y permanente de aves. Dada la importancia del ecosistema de manglar en el sostenimiento de la fauna, la Bahía de Panamá, al igual que el área de Montijo, en Veraguas, han sido declarados áreas protegidas bajo la convención de RAMSAR (Convención relativa a los Humedales de Importancia Internacional) como hábitats de aves acuáticas migratorias. Estas áreas destacan como una de las más extensas y vitales para la migración de aves en todo el continente.

Los manglares constituyen un ecosistema de gran valor económico como fuente de productos maderables, taninos para la curtiembre de cueros y sobre todo por su papel en la pesquería. De las especies de manglar, *R. mangle* es la de mayor importancia económica en comunidades costeras por su utilización en la producción de carbón vegetal, como estructura de soporte en construcciones de ranchos y casas (ej., horcones y varas)

y también para la extracción de taninos destinados para curtir pieles. Por ejemplo, en el Pacífico, los manglares de Pedregal en David Chiriquí continúan proveyendo la materia prima (taninos) para la tenería y los de Chame en Panamá, el carbón vegetal. Más recientemente, el desarrollo urbanístico y la creación de megaproyectos han transformado y alterado los regímenes hidrológicos de los manglares de Juan Díaz, en la Bahía de Panamá.

Bosques litorales estacionalmente inundables

Los bosques litorales estacionalmente inundables (BLEI) ocurren en planicies aluviales contiguas a los grandes ríos y sistemas deltaicos o detrás del ecosistema de manglar, y están sujetos a eventos de inundación periódica o estacional. No obstante, su extensión, composición florística y fisionomía varía de una costa a la otra. En la costa Pacífica, los BLEI están mucho mejor representados en las llanuras aluviales del Darién, específicamente en las riberas de los ríos Chucunaque, Balsas, Marea y Sambú. En la provincia de Veraguas, próximo a Soná en la desembocadura del río San Pablo y en Isla Coiba donde se pueden observar este tipo de bosque bien desarrollado y en estado prístino. En la vertiente del Caribe, el desarrollo de planicies aluviales es mucho más limitado debido a las características geomorfológicas anteriormente descritas. Aunque existe un pobre desarrollo de bosques litorales inundables, en el Caribe hay algunos ejemplos. Las planicies aluviales asociadas a los ríos Sixaola, San San y Changuinola junto con el humedal de San San Pond Sak (Humedal de Importancia Internacional de RAMSAR), provincia de Bocas del Toro, propician la formación más extensa de BLEI en la costa Caribe.

A pesar de compartir condiciones inundables, los BLEI difieren significativamente de una costa a la otra según la estacionalidad. En el Pacífico, durante la época lluviosa los BLEI experimentan inundación debido al pobre drenaje de los suelos aluviales, aunado a un aumento en la precipitación lluviosa y al desborde de los ríos. Sin embargo, la estación seca es extensa como en los bosques adyacentes de tierra firme, por lo que ésta condición ejerce una gran influencia en la dinámica de estos hábitats. En contraste, y debido a las características ambientales de la vertiente del Caribe, las planicies aluviales, y en particular aquellas en el litoral de Bocas del Toro, no experimentan una estación seca marcada. En el Pacífico, la alternancia de condiciones de inundación a sequía que resulta en la transición de la estación lluviosa a la seca representa un reto para la fisiología de las plantas, ya que conlleva el ajuste a dos condiciones

ambientales extremas en un tiempo relativamente corto. Sumado a esto, la diferencia de mareas, y dependiendo de la distancia del bosque de la zona intermareal, pueden ocurrir niveles de inundación extrema (mayor a un metro) cuando convergen una alta descarga hídrica de los ríos y altas mareas.

Por consiguiente, existe un marcado contraste florístico en los bosques inundables de ambas costas. Florísticamente, en la vertiente Pacífica, los BLEI están, por lo general dominados por la especie *Prioria copaifera* (Caesalpineaceae). Esta es el principal grupo maderable para la fabricación de contrachapado “playwood” nacional, formando rodales donde más del 85% de los tallos son de esta especie, y que en términos ecológicos se denomina dominancia monoespecífica, localmente llamados Cativales. De manera similar, pero en la costa Caribe, *Camposperma panamensis* (Anacardiaceae), mejor conocido como “Orey”, es capaz de alcanzar una dominancia monoespecífica ligeramente superior al 60%. Es posible encontrar rodales de Catival cercanos a las desembocaduras del río Chagres, cerca de la ciudad de Colón, y en otros ríos de la costa arriba, en el Caribe, pero estos son de menor extensión.

¿Qué factores influyen en la formación y mantenimiento de dichos bosques mono específicos?, es una interesante pregunta que todavía no cuenta con una respuesta concreta. Más aún cuando dichos bosques monoespecíficos ocurren rodeados de alta diversidad. Sin embargo, parte de la respuesta reposa quizá en el grado de alternancia de las condiciones ambientales. En los Cativales del Pacífico, las condiciones de inundación en alternancia con sequía dejan poco espacio para adaptaciones que conlleven ventajas competitivas para lidiar con ambas condiciones. Por el contrario, la ausencia de una estación seca marcada, hace que los bosques de Orey en el Caribe experimentan condiciones continuas de inundación. Entonces, desde una perspectiva general los bosques de Cativo y Orey son ecológicamente análogos. Ambos muestran ser mono-específicos, pero su origen y dinámica divergen en relación a las condiciones físicas asociadas a la geomorfología de cada una de las costas.

A pesar de su dominancia, los BLEI cuentan con otras especies de importancia, que bajo distintas circunstancias también logran formar rodales mono-específicos. En Darién es posible encontrar grandes árboles de *Carapa guianensis* y *Pterocarpus officinalis*. No obstante *P. officinalis* es capaz de formar rodales mono-específicos o de ocurrir entremezclado con especies de manglar dada su alta tolerancia a la salinidad (manglares de Pedregal, en David Chiriquí, observación personal). En la costa Caribe

de Panamá *P. officinalis* es notable por encontrarse en ocasiones a borde de playa.

RETOS PARA LA CONSERVACIÓN DE LAS COMUNIDADES VEGETALES COSTERO-LITORALES DE PANAMÁ

Panamá cuenta con el 3% de su territorio influenciado por la inundación y la mayor parte de este ocurre a lo largo de los 2.500 km de su costa. Los servicios ecosistémicos que brindan los hábitats costero-litorales son amplios y diversos y van, desde riqueza paisajista, usos recreativos y sitios de anidación de aves y tortugas (playas), protección ante marejadas e inundaciones (manglares), sostenibilidad de sistemas pesqueros (manglar), hasta recurso forestal (BLEI de Cativo y Orey). Ahora bien, la susceptibilidad de estas comunidades vegetales litorales está ligada a la geomorfología del istmo, a los procesos hidrodinámicos, la topografía y condiciones ambientales y socio-culturales que rigen cada hábitat, manglar o bosque inundable. En general existe un alto grado de susceptibilidad de los sistemas costero-litorales ante los efectos del cambio climático como lo son el aumento del nivel del mar y oleaje (salinidad) y erosión por el incremento de tormentas (pérdida de costa y suelo), pero por otro lado las presiones humanas son distintos en diferentes áreas. Así, los procesos o acciones que alteran la hidrología de la costa (ej. urbanismo, camaroneras, canalización, hidroeléctricas) tendrá como resultado profundos cambios en la dinámica ecosistémica, en particular del manglar. En tanto que las actividades de extracción (p.ej., varas, corteza para taninos, concha y maderera) impacta la capacidad de regeneración y de retorno de estos servicios. A pesar de su gran importancia económica y ecológica los hábitats litorales son subvalorados como áreas protegidas o de manejo. Es preciso incrementar recursos y elevar el estatus de protección de estas áreas sobre todo aquellas manejadas por municipios (p.ej., Manglares de Pedregal, en David, Bahía de Chame, Reserva Pablo Barrios en Azuero, Playa la Barqueta en Chiriquí y Punta Galeta en Colón) e integrarlas al desarrollo ecoturístico. De manera similar, es importante destacar el papel que las dunas de playa juegan en la estabilización y equilibrio ecológico de los ambientes costeros. La modificación de estas dunas y bancos de arenas provoca cambios físicos significativos, en cuanto a la exposición a oleaje y vientos, de comunidades vegetales tierra adentro al incrementar su exposición a aerosoles salinos. Un ejemplo similar de este fenómeno es observable en la albina de Sarigua, donde la transformación de la



La basura es un serio problema que afecta no solo a las ciudades, sino a las comunidades costeras; ya que se acumula en las playas y manglares.

vegetación costera provocó un paulatino incremento de la salinidad de los pastizales, potreros y sitios agrícolas interiores.

Por consiguiente, la conservación de los ecosistemas costeros-litorales del Istmo de Panamá presenta un gran reto para su manejo sustentable, no solo por su heterogeneidad y complejidad de factores ambientales que interactúan en su ecología y diversidad, sino también por su alto valor socio-cultural y económico. Para afrontar estos retos, se requiere de la formulación e implementación de planes de manejo costero-litorales

integrales. Dichos planes deben incorporar una valorización de los servicios socioeconómicos, culturales y ecosistémicos que estos hábitats brindan. No obstante, ante los nuevos desafíos y presiones se requiere que dicha valorización sea retroalimentada mediante una cuantificación de su vulnerabilidad y fragilidad.

EN RESUMEN

Los hábitats litorales de playa, manglar y bosques inundables litorales representan un ecosistema único de importancia y valor ecológico irremplazable. Es preciso entonces, la reconsideración de estos tipos de hábitats como sitios de importancia crítica en la sostenibilidad y desarrollo del país (p.ej., pesca artesanal y turismo), para así dirimir políticas y estrategias de manejo y conservación adaptables, que garanticen su permanencia y los beneficios ecosistémicos que estos nos brindan.

Bibliografía sugerida

- Bridgham, S. D., Megonigal, J. P., Keller, J. K., Bliss, N. B., & Trettin, C. (2006). The carbon balance of North American wetlands. *Wetlands*, 26(4), 889-916.
- Cerón-Souza, I., Bermingham, E., McMillan, W. O., & Jones, F. A. (2012). Comparative genetic structure of two mangrove species in Caribbean and Pacific estuaries of Panama. *BMC evolutionary biology*, 12(1), 205.
- Osorio, O. (1994). Situación de los manglares de Panamá. *El Ecosistema de Manglar en América Latina y la Cuenca del Caribe: su manejo y conservación*. Rosenthal School of Marine and Atmospheric Science, Universidad de Miami, Miami y The Tinker Foundation, New York, 176-193.
- Martínez, M. L. (2008). Dunas costeras. *Investigación y ciencia*, (383), 26-35.
- Webb, S. D. (1976). Mammalian faunal dynamics of the great American interchange. *Paleobiology*, 220-234



Capítulo 7

SIGNIFICATIVO DOMINIO DE CRUSTACÉOS DECÁPODOS PARA PANAMÁ

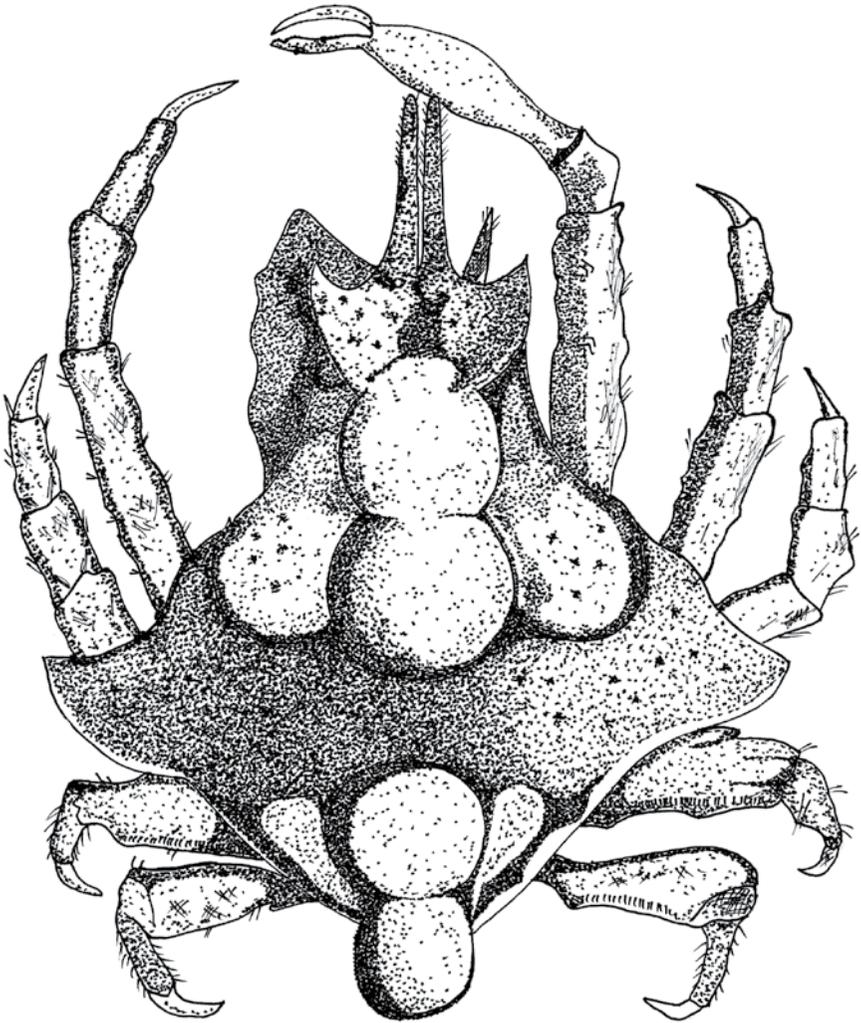
Gabriel E. Jácome

Las langostas, cangrejos y camarones, todos ellos, corresponden al sub-fílum Crustáceos, que a su vez son parte del fílum Artrópodos. Se caracterizan por el hecho de poseer un esqueleto externo que aparenta un cuerpo escudado o acorazado, el mismo se presenta con un abdomen segmentado al igual que las extremidades. Su cuerpo puede ser alargado, ovalado o con formas diversas, del cual sobresale un par de ojos compuestos, incrustados o pedunculados (alargados); patas segmentadas, antenas y/o anténulas simples o birramadas. Poseen una mandíbula carenada compuesta de otros artejos conocidos como máxilas y maxilípedos. No tienen cuello ni alas, reptan con la ayuda de extremidades ambulatorias, son hábiles en el nado, con ayuda de patas especializadas y adaptadas para tal fin. Poseen una cubierta o cutícula que protege su cuerpo. Son en su mayoría filtradores, es decir, se alimentan de partículas en suspensión, ayudados de saetas localizadas en la mandíbula que recoge sus alimentos. El cuerpo puede ser deprimido dorso-ventral o lateralmente. Pueden ser tan pequeños, como los llamados copépodos menores a un milímetro o tan grandes como los cangrejos del Norte, los cuales alcanzan tallas de más de tres metros de envergadura y tienen formas diversas, en algunos casos, dan la impresión de tener formas de arañas o estrellas.

La mayoría de los organismos que componen este grupo son acuáticos o semi-acuáticos, ya sea dulceacuícolas o marinos. Respiran por medio de branquias o por la piel a través de la cutícula o epitelio vascular ampliado. Se les encuentra a lo largo y ancho a del globo terráqueo, distribuidos en los polos y las alturas de las grandes cordilleras, pueden vivir desde 0 hasta más de 900 m de profundidad.

Son animales que conforman diversas asociaciones, tanto negativas como positivas. Es común el parasitismo en peces y sus propios congéneres. Pueden convertirse en serios problemas para el hombre, como el caso de los cirrípedos (volcancitos), que causan grandes obstrucciones en tuberías y cubren los cascos de los botes mermando su capacidad de flotación y

velocidad; por otro lado, pueden causar problemas en la acuicultura. Pero igual son protectores importantes de otros organismos, tal es el caso de algunos comensales que ayudan a su hospedero a contener a depredadores, por ejemplo los Porcelánidos (cangrejos porcelanas) y algunas asociadas a colonias de coral o anémonas que se benefician con pequeños camarones multicolores, como los *Periclimenes* spp. Los crustáceos sirven de



Cangrejo araña esponjoso (*Macroeloma trispinosum*)

alimento para muchos peces y representan rubros importantes en los programas pesqueros. Además, aportan grandes divisas a los países, con la acuicultura y la pesca del camarón o de langostas.

Desde el punto de vista ecológico muchos crustáceos están ubicados en la base de la pirámide alimenticia. Si estos son retirados, una gran cantidad de seres acuáticos perecerían, ya que los crustáceos representan uno de los alimentos principales en los océanos. Por ejemplo, tenemos el krill, un crustáceo del orden Eufausiáceos, un camarón que se constituye en un alimento esencial en zonas epipelágicas u oceánicas, y que en los recorridos de las transeúntes ballenas Azules representa un grupo importante del zooplancton del cual esta se alimenta.

El capítulo se desarrolla con el propósito, de introducir al lector en el tema de los crustáceos, y de proveer herramientas robustas que le permitan al público entender mejor la biología, la ecología y la importancia comercial de tan extenso grupo de organismos. El tema abarca a camarones y cangrejos, con mayor énfasis en estos últimos, por ser tema de trabajo de mi experiencia como investigador.

GENERALIDADES

El nombre Decápodos, se deriva de la palabra griega deca= diez y podo=pies, de aquí que literalmente se traduce en diez patas o pies. El grupo lo conforman unas diez mil especies, las cuales constituyen el 25% de las especies conocidas del sub-fílum. Representa el grupo de los verdaderos camarones, langostas, cangrejos porcelanas, cangrejos y centollos. Presentan branquias y un sistema sensorial importante, la glándula del equilibrio. Tienen ojos compuestos pedunculados que les permite una excelente visión. A menudo alcanzan un tamaño considerable y poseen un sistema nervioso bastante complejo. Tienen bien desarrollado el sentido del olfato y el gusto, lo que les permite identificar su alimento, así también una posible pareja. Comprende un grupo de animales que se halla dividido en Subórdenes como son los Macruras (Supersección Natantia y Reptantia), Anomuras y Braquiuras de los cuales trataremos a lo largo de este capítulo.

La evolución de los crustáceos es bien compleja, pero sus fósiles aparecen desde el periodo Cámbrico (590 Ma), por otro lado, el fósil de decápodos más antiguo conocido es el *Palaeopalaemon newberry*, del Devónico Superior americano (490 Ma).

Los decápodos recogen importantes especies comerciales. Representan industrias que por medio de la acuicultura comprometen altos indicadores

de inversión y constituyen ingresos significativos en el producto interno de muchos países. Panamá cuenta con una importante industria de pesca y acuicultura de esta clase de organismos. Son una excelente fuente de alimento, y también se usan para elaborar artículos decorativos con su exoesqueleto. Del mismo modo, actúan como importantes indicadores de condiciones oceánicas, y desde el punto de vista ecológico son muy valiosos en la degradación de detritos. Por otra parte, su peculiar manera de desplazarse los hace ampliamente reconocidos.

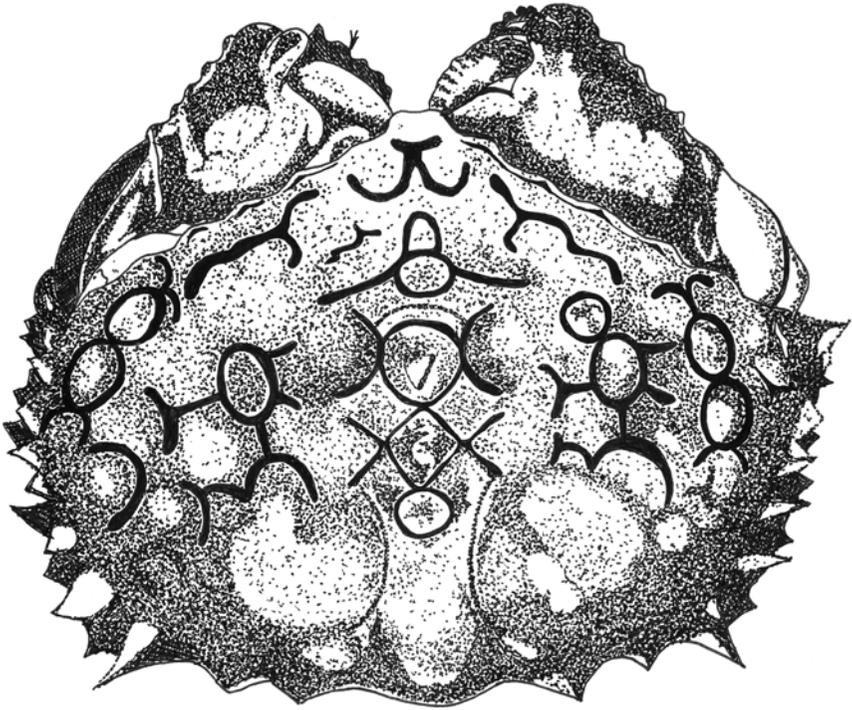
CONSIDERACIONES MORFOLÓGICAS ENTRE GRUPOS DE DECÁPODOS

Los Decápodos poseen artejos o coyunturas que distinguen un cuerpo articulado y segmentado. Es común dentro de esta supersección, que la cabeza y el tórax estén fusionados, mientras que el abdomen se encuentra segmentado y se compone de ocho somitas o pleuras. Los camarones agrupados en la sección Penaeidos y Carideos, principalmente se distinguen, uno de los otros, por el segundo somita abdominal, ya que en los Carideos esta superpuesto sobre el primero y tercero. El abdomen termina en un aparato caudal que conforma el telso, que se haya a su vez formado por el urópodo, compuesto de las escamas nadadores o timoneles. Esta condición del abdomen, por la presencia o ausencia del tropo caudal, asocia los organismos de esta supersección en tres Subórdenes, que ya hemos mencionado: Los Macruras, que agrupan camarones o langostas, los Anomura que constituyen el grupo de ermitaños y Porcelánidos y la Braquiura que compone la mayoría de los cangrejos tanto acuáticos como semiterrestres.

CRUSTÁCEOS DECÁPODOS: LOS FÓSILES PANAMEÑOS

Los decápodos son prácticamente acorazados que ocupan amplios hábitats marinos y semi-terrestres. Características distintivas únicas como sus patas, caparazón quitinoso, y gracias a su cuerpo compuesto de carbonatos, se han podido identificar un número significativo de fósiles.

En Panamá existen importantes sitios de depósitos de estos individuos que han sido identificados como cangrejos del Mioceno medio al Pleistoceno temprano. Lugares como Cayo Agua, Escudo de Veraguas al igual que muchos otros puntos en Bocas del Toro, así también en excavaciones en el canal se han evidenciado la presencia de estos organismos, gracias al hallazgo de caparazones, pinzas, y partes de estos decápodos. En



Cangrejo caja (*Calappa* spp)

publicaciones recientes, por ejemplo, se habla de la identificación de 30 grupos a nivel de especies donde 25 son descritas ampliamente gracias a formas y claves de identificación morfológica se han podido ubicar. De estas 30 especies, nueve especies son fósiles de origen transístmico, de los cuales cinco especies fueron halladas en el Pacífico Oriental que existieron en el Pleistoceno, confirmando períodos de elevación relacionados con el surgimiento del Istmo de Panamá.

CONSIDERACIONES ANATÓMICAS Y FISIOLÓGICAS

Los Decápodos se distribuyen a lo largo del globo terráqueo de arriba abajo. Se les encuentra tan alto como una cordillera hasta lo más profundo

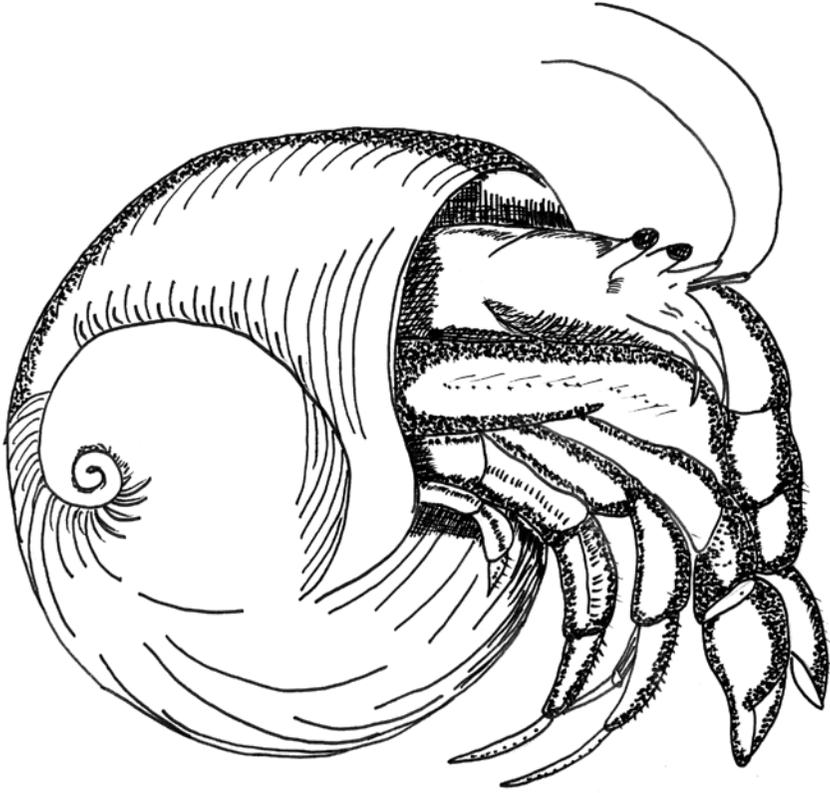
del mar. Esto implica que estos organismos tengan una variedad de condiciones adaptativas que van desde respirar lejos de la presencia del agua, como el resistir altas presiones, diversos ambientes con diferentes fuentes de alimentación y un sin número de habilidades, que representa un desarrollo complejo anatómico y fisiológico. Aunque podemos distinguir estrategias de un grupo a otro presentaremos las generalidades que consideramos más importantes.

Así respiran los crustáceos

Respiran por medio de branquias o por adaptación de la cámara branquial que se cubre de un epitelio vascular. Las branquias se encuentran franqueadas dentro del caparazón en pares laterales. Por lo general, compuesta de 38 branquias dispuestas paralelamente, pueden ser laminar o accesorias que aumentan la superficie de absorción. Los Decápodos ocupan diversos ambientes, tanto marinos ya sea eurohalinos (salinidad variable) o isohalinos (salinidad estable), como también, hay grupos dulceacuícolas y semiterrestres, con formas y condiciones osmóticas diversas. Las branquias pueden estar ligeramente expuestas permitiendo un área de entrada de la corriente de agua accediendo con recirculación y, por ende, el intercambio de gases. Con algunos movimientos de las maxilas crean corrientes o desvíos que permiten el flujo del agua a través de conductos aferentes que permiten dicha recirculación. Esta le da alto grado de resistencia a los decápodos, que en condiciones semiterrestres, pueden mantener las branquias húmedas gracias a la humedad del suelo o del aire. Hay comportamientos asociados a su respiración que ayudan a mantener la humedad necesaria para realizar el intercambio gaseoso, como por ejemplo, extender sus patas elevando el cuerpo y permitiendo oxigenar sus branquias bajo las entradas de la base de sus patas. Hay muchos de estos organismos que toleran estar fuera del agua por ratos o periodos de tiempo largos, manejan el intercambio de gases con mucha habilidad, permitiéndose ocupar diversos hábitats acuáticos así como terrestres.

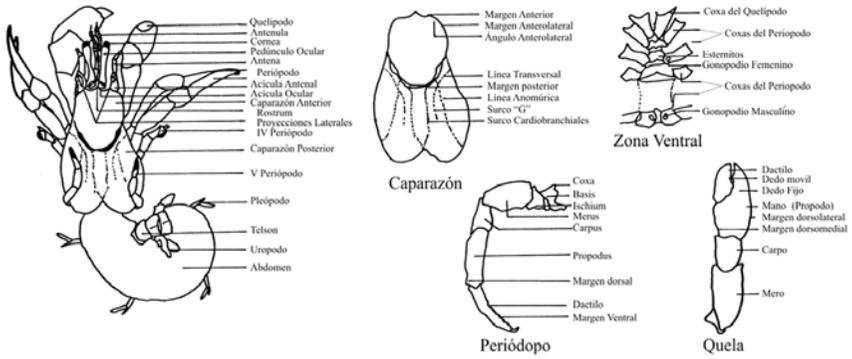
¿Qué comen los cangrejos decápodos?

La mayoría de los decápodo se alimentan de detritos y carroña, igualmente los hay herbívoros o filtradores, puede variar su hábito de acuerdo el medio donde habitan. Hay quienes se alimentan de diatomeas y algas que se adhieren al coral o a las hojas de pastos marinos. Recogen de la arena un sinnúmero de nutrientes en donde se desarrolla y acumulan hongos,

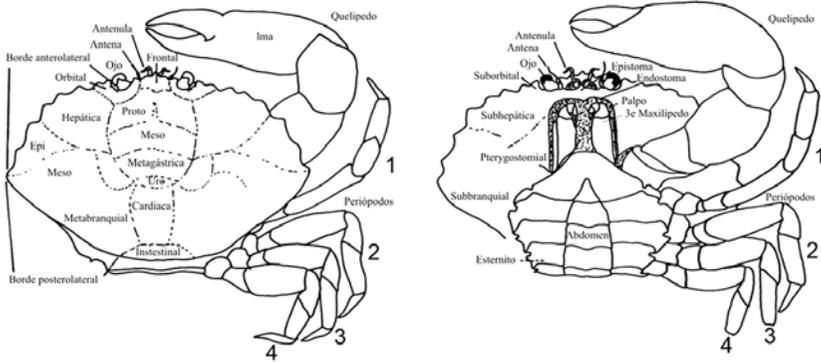


Cangrejo ermitaño (*Pagurus* spp)

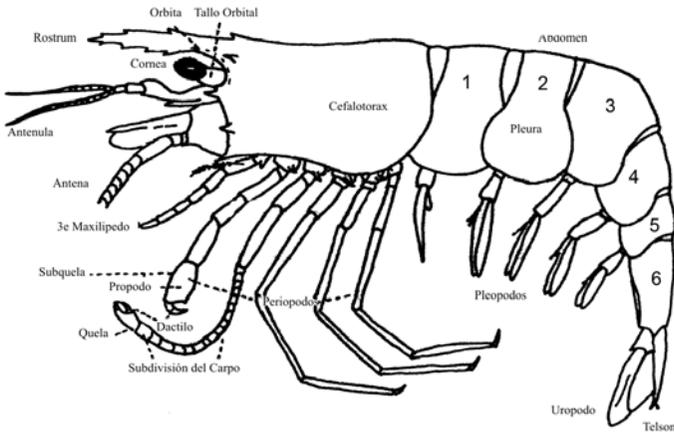
bacterias, cianobacterias, así mismo otros pequeños organismos los cuales no son visibles a simple vista. También se alimentan de desechos orgánicos. Los cangrejos pueden vivir esculcando entre la hojarasca de las zonas de manglar, como por ejemplo los Sesármidos, buscando alimentarse de insectos u hongos, del mismo modo, se pueden alimentar de las semillas del bosque. Los hay omnívoros como filtradores del plancton. En el caso de las langostas y camarones, estas se alimentan de la carroña que cae al fondo del mar como peces muertos, erizos, y hasta de algunas clases de esponjas; de igual forma se convierten en depredadores sagaces gracias a sus potentes quelas. Portúnidos o Xantidos con sus quelas robustas y armadas de dientes, atrapan peces u otros crustáceos, pero principalmente se les conoce por romper conchas de ostras o mejillones y se convierten para los cultivos de este tipo de organismos, en serias plagas.



ANOMURA



BRAQUIURA



MACRURA

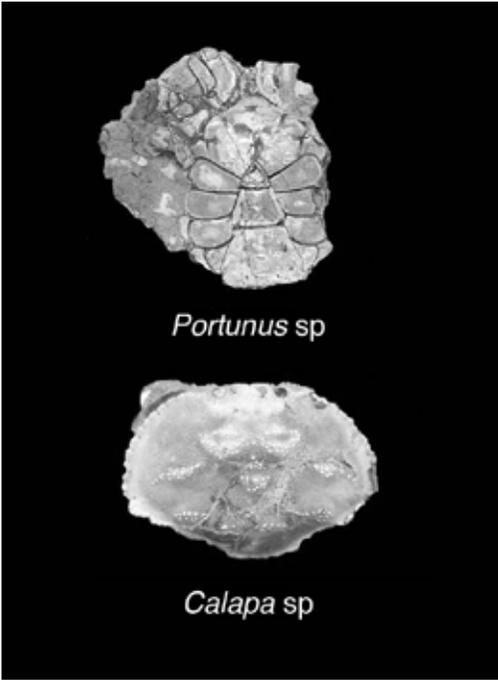
Representación esquemática de las estructuras morfológicas de Anomura, Braquiura y Macrura

¿Cómo se reproducen?

Los cangrejos son de sexo separado, es decir hay hembras y machos y su distinción está en que el aparato reproductor. Se representa en un poro o receptáculo ovárico en hembras y machos con un rudimento o pene. Se puede apreciar un dimorfismo sexual donde, generalmente, el macho desarrolla las pinzas prensiles para adherir a la hembra y depositar el esperma en su receptáculo reproductivo. Se encuentra en los Macruras y Anomuras entre la segunda y tercera pleura abdominal. En la mayoría de los braquiuros se distinguen los machos de las hembras por la forma triangular de su abdomen retraído, bajo el cual se encuentra los pleópodos que en las hembras cumplen funciones de retención de las masas de huevos, en machos estos conforman un par de gonopodios.

El cortejo de cruzamiento en la reproducción de los Decápodos puede catalogarse por diversos patrones como lo describen algunos investigadores. La rama en cortejos cortos con interacciones entre macho y hembra o pueden tener una pre-copulación donde el macho custodia por días la hembra, ambos por lo general son procesos que ocurren en espacios con hábitos independientes. Otros se manejan con altas agregaciones de individuos, así como se les encuentra en parejas. Se realiza la copulación ya sea dentro de sus madrigueras o dentro de hospederos o libres. En los que ocupan hospederos es el caso de esponjas, conchas o anémonas cuentan con reproductores o hembras que cumplen funciones específicas para esto, por ejemplo, en las hormigas y abejas que tienen sistemas sociales organizados. En otras ocasiones se puede practicar la monogamia o pueden realizar múltiples copulaciones durante los períodos de maduración de los ovocitos. Es posible también observar cortejos llenos de señales o movimientos rítmicos asociados a periodos lunares o mareas, de esta manera se comunican hembras con machos o viceversa, este es el caso de los cangrejos violinistas del género *Uca*, que con su pinza (brazo) más desarrollada llaman a la hembra, donde existe un cortejo visual. Hay distintas formas en que cangrejos se ocupan de realizar su proceso de fecundación que termina en la deposición de los machos de la esperma en saco o receptáculo seminal, que la hembra retiene hasta que se realiza la fecundación externa de los huevos, en tal sincronía dispuesta en diversas acciones dadas en el aparato reproductivo de la hembra.

El sistema reproductivo en los machos es simple con testículos pareados a nivel del tórax. Las hembras poseen un ovario que termina en una vagina y el receptáculo seminal donde se produce la eyaculación. Cuando los huevos estén maduros pasan a través del saco seminal y a su paso los



1. Carapacho en vista ventral (Crustáceo fósil, Formación Culebra 19 Ma):
2. Carapacho en vista dorsal (Isla Dedo, Bocas del Toro 6.9 Ma).

huevos se van fecundando. En camarones y langosta existe un parche que se le conoce como el espermatóforo. Al madurar los huevos la hembra con su tercer par de patas raspa o remueve sobre el petazma (parte externa del oviducto) el parche para que se dé la fecundación de los huevos con la liberación del espermatozoide. En el caso de los huevos en camarones estos son liberados al medio, y en el resto del grupo de crustáceos son retenidos en los pleópodos. En langostas como en muchos cangrejos se observa estas masas de huevos que son rojizas o parduscas, donde se desarrolla el embrión.

En especies como *Mithraculus forcep* pueden depositar entre treinta a cinco mil huevecillos, pero este número de huevos puede variar de millones a cientos, dependiendo de la especie y los mismos una vez liberados en el mar recorren cientos de kilómetros en estado larval, incluso meses hasta que alcanzan sus habitas originales. Por lo general, la reproducción se da a todo lo largo del año, hay algunas estacionalidades como en ciertos cangrejos terrestres, que migran de tierra adentro hacia la zonas de inter-marea para la deposición de las larvas en aguas marinas, produciendo grandes hordas de individuos que invaden las playas chasqueando su abdomen para liberar sus crías. La langosta Espinosa, por ejemplo, presenta dos periodos de estacionalidad clara de arribos de post-puerulos

para los meses de mayo y septiembre en la región del Caribe, y en el Pacífico los aguajes de mareas más altas elevan el número de camarones que se empozan en los manglares y ciénagas del Pacífico.

Crecimiento

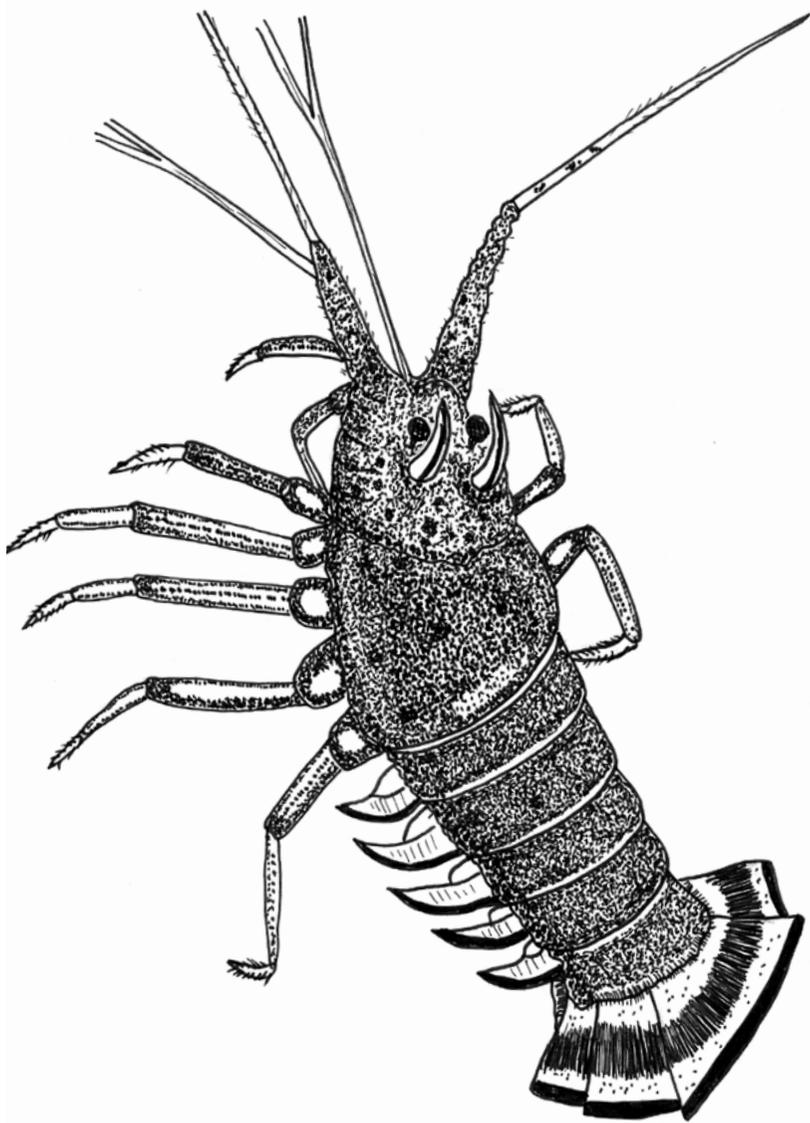
Es común observar que estos organismos remueven su exoesqueleto por medio del proceso de reabsorción de algunas proteínas y del epitelio cuticular del esqueleto, que comprende el reciclaje de estos elementos que componen su esqueleto en un 90% del mismo. El proceso conocido como ecdisis es la forma en que estos organismos desarrollan el crecimiento. El proceso va acompañado de un sin número de eventos físicos como son la ingestión de agua o aire para quebrar el esqueleto, así como la estimulación por medio de hormonas, como la ecdisona que es segregada por la glándula X, localizada en el pedúnculo ocular. Durante el proceso el animal se recubre de un epitelio externo no endurecido que lleva un término de días que varía entre los grupos. Esto causa un debilitamiento del organismo que exponen y vulneran el animal ante depredadores y otras, para lo cual el individuo permanece escondido hasta que el caparazón se endurece nuevamente. En la medida en que el organismo envejece el proceso se hace menos frecuente y su crecimiento es casi nulo, a diferencia de los estadios tempranos.

ECOLOGÍA Y DISTRIBUCIÓN EN PANAMÁ

Si trazamos un perfil altitudinal desde el nivel del mar hacia las grandes montañas encontramos ocupando en nuestras playas cangrejos fantasma *Ocypode quadrata* en el Mar Caribe y *Ocypode gaudichaudi* en el Pacífico, *Emerita analoga* (cangrejo ermitaño) en las playas arenosas del Pacífico.

Se pueden ver en los manglares trepando por las raíces, es el caso de *Aratus pisonii*, que sube y baja por el tronco, ramas y raíces de los diferentes tipos de mangle en la región en ambas costas. Del mismo modo la especie *Goniopsis cruentata* en el Atlántico se mueven entre las raíces sumergida, igual lo hace su contraparte *Goniopsis pulchra* en el Pacífico Oriental. De igual manera, el *Geograpsus lividus* recorre las zonas rocosas y pantanosas escondiéndose bajo estas en manglares del Caribe panameño, mientras en el Pacífico se encuentra principalmente en zonas rocosas. A medida que avanzamos por el territorio observaremos Grapsidos, Gecarcínidos, Pseudotelfúsidos y Tricodactílidos, estos dos últimos corresponden a la mayoría de los cangrejos dulceacuícolas y semiterrestres que alcanzan a vivir en alturas más allá de los dos mil metros.

Langostia espinosa (*Panulirus argus*)



Al remontar un río o riachuelo podemos hallar diversas especies de camarones de colores atractivos con rostro reducido de la Familia Palaemonidos y Atyidos principalmente. Especies del género *Atya* por ejemplo, han sido reportadas en Panamá seis especies de 11 conocidas para Centro América, un 55% de las especies identificadas en ambas costas del país, en zonas de cascajales o rocas en ríos y riachuelos. Mientras en los esteros o desembocaduras de los ríos en el mar encontramos una amplia diversidad de camarones y cangrejos, con la atención en los camarones Panaeidos por ser de interés comercial, así como cangrejos pastelera o Jaiva del género *Callinectes* al igual el *Cardisoma ghunomi* o *Cardisoma armatum* (cangrejos azules).

Refugios: crustáceos decápodos

La construcción de madrigueras en sedimentos blandos está muy difundida entre muchos crustáceos decápodos, y algunos como los de la familia Talasínidos, los cuales poseen una mayor adaptación morfológica para este tipo de vida. Existe un sin número de estudios o reportes con este tipo de comportamiento entre los decápodos. Sin embargo, hay muy pocas investigaciones detalladas sobre la forma de las excavaciones, y los métodos utilizados en la construcción de las madrigueras. Por ejemplo, los hábitos de enterrarse de *U. occidentalis* casi no es conocido, únicamente se han observado los refugios ya construidos en el ecosistema del manglar. Las madrigueras que edifica *U. occidentalis*, no tienen ribetes como ocurre con las cuevas construidas por otras especies de cangrejos terrestres. El tamaño de la entrada de las madrigueras está relacionado con el sexo del individuo; y por lo general, la de las hembras es de menor tamaño que la de los machos. Estas en su primera sección son verticales (20 a 30 cm), y luego se sesgan para alcanzar dimensiones que pueden llegar hasta dos metros. La profundidad de las madrigueras depende de algunos factores; en general, se ha observado que la hembra pernocta en madrigueras más hondas. La profundidad de las madrigueras puede estimarse en función de la cantidad de sedimento, que ha arrojado el cangrejo a su exterior.

Como consecuencia de este tipo de vida, *U. occidentalis*, ha desarrollado un mecanismo de adaptación, el cual consiste en reducir el número de branquias a diez, encontrándose cinco en cada cámara branquial. Es posible esta disminución en virtud de que el aire posee mayor cantidad de oxígeno disuelto que el agua, por unidad de volumen. La reducción es ventajosa por que disminuye la pérdida de agua por las branquias, debido a la evaporación. Otra adaptación fisiológica dada en el cangrejo violinista

se produce por la necesidad de tomar aire como medio de intercambio de gases, aumentando la capacidad de la cámara branquial, lo cual se hace presente en esta especie de cangrejo.

Las agrupaciones de madrigueras se localizan en tierras bajas, construidas debajo de los árboles y troncos de los manglares con abundante fronda, que proporciona sombra a las madrigueras. El comportamiento de *U. occidentalis* en la construcción de madrigueras, al parecer está determinado por:

- Las cercanías al mar u otra fuente de agua
- El tipo de vegetación circundante
- La naturaleza del sustrato o del sedimento

Otro tipo de conducta, tal como el de tapar las entradas de las madrigueras con una cubierta de lodo, es fácilmente observable durante todo el año. Está asociado con hábitos de protección ante eventos naturales tales como fuertes aguajes o desecación, o al ataque de depredadores naturales.

En las playas arenosas del pacífico es común distinguir en horas de la penumbra o al amanecer, cangrejos conocidos como fantasmas (*Ocypode* spp), las cangrejas pasteleras subiendo por los manglares, el cangrejo azul recorriendo nuestras calles, y así sucesos van y vienen con estos organismos. Ocupan la mínima grieta de una colonia de coral que le permita llevar una vida útil, ya sea como un depredador o un comensal más. Si nos detenemos a observar las hojas de coral lechuga (*Agaricia tenuifolia*), muy común en aguas someras del litoral en el Caribe, encontraremos pequeños cangrejos verdosos o parduscos del género *Mithrax* realizando la limpieza de los pólipos del coral de algas y otros organismos. Es solo levantar una piedra en un río o en el mar y debajo encontramos muchos de estos organismos. En playas como Gorgona, Aguadulce, Santa Catalina, en las islas del Golfo de Chiriquí de formación basáltica, cuando la marea baja, solo observe por un rato y vera el movimiento de cangrejos desplazándose entre las pozas de marea, cangrejos nadadores, cangrejos ermitaños y podrá distinguir una fauna rica en organismos decápodos. En los manglares son diversos estos organismos, camarones y jaibas son extraídos a diario de los canales que se forman en este ecosistema. También en horas de la noche los cangrejos azules salen como entes que surgen de sus guaridas a recorrer el entorno en busca de alimentos. *Panilurus gracilis* presente en toda la costa del Pacífico Oriental hasta Perú es una de las especies de langosta que se encuentra viviendo en las áreas de rocas en Panamá, muy atractiva para la pesca aunque menor que la del Caribe, igual la *Panilurus penicillatus*.

SU IMPORTANCIA ECONÓMICA, BIODIVERSIDAD Y DATOS HISTÓRICOS

En Panamá un buen plato de camarones o langostinos o por qué no una rica langosta, son recursos que se pueden obtener fácilmente. A diario a los puertos y aeropuertos llegan los surtidos de mariscos que abastecen a la ciudad y al mercado de exportación. A la mar salen diariamente durante los periodos de pesca la flota de barcos camaroneros a echar redes para la captura de camarones tigres (*Trachypenaeus* spp), titi (*Xiphopenaus riveti*), langostinos (*Litopenaeus vannamei*, *L. stylirostris*, *L. occidentali*), entre otras variedades. La mayoría son camarones de la familia Penaeidos un grupo altamente comercial. Mientras esto sucede en torno a las costas del Pacífico. De la misma forma pero en el Caribe, se preparan los grupos de indígenas Gunas y Ngäbes acompañados de ladinos que salen a la pesca de langostas, jaibas y centollos así, como de otros recursos marinos, para su venta en el mercado nacional e internacional. En Cricamola, Bocas del Toro, los indígenas a punta de atarraya capturan camarones *Atya*, *Macrobrachium* y hasta cangrejos que utilizan dentro de su dieta.

La riqueza de los recursos marinos para Panamá comprende sus dos costas y la diversidad de hábitats que da albergue a un sin número de especies, en el caso particular de los decápodos llegan a más de 1.400. Los cuales se encuentran principalmente en arrecifes y manglares en toda la cuenca continental a profundidades que van más allá de 500 metros. Expediciones como Albatros en 1891, St. Georges en 1924-25, Velero III en 1938, incursionaron en aguas panameñas encontrando decápodos para zonas profundas, solo en el Golfo de Panamá se identificaron más de sesenta especies, en Montijo treinta especies y en Punta Galera catorce especies entre 100 y los 2.000 metros de profundidad. Aportes procedentes de instituciones que han explorado los mares de nuestras costas han contribuido ampliamente al conocimiento de la fauna que compone los crustáceos en Panamá; por ejemplo de cangrejos violinistas, el cual para Panamá representan catorce especies reportadas para el Pacífico Panameño y cuatro para el Caribe, de las 97 especies que han sido descritas a nivel mundial. Existen estudios con publicaciones de diversos intereses científicos que han identificado la distribución a lo largo de nuestro país. Especies terrestres como Pseudotelfúsidos y las especies *Ptychophallus uncinatus* y *P. kuna* que componen la fauna de un total de trece especies entre Panamá y Costa Rica.

De igual manera, se han hecho investigaciones en Fortuna a lo largo de ríos y riachuelos. Casi siempre existe un nuevo reporte, así como también

en ambas costas es común encontrar géneros que están representados en sendas vertientes como *Goniopsis*, *Sesarma*, *Aratus pisonii* el único arbóreo y común en manglares; *Cardisoma*, *Ucides*, *Gecarcinus*, *Ocypode* el cual comprende los cangrejos fantasmas; y los cangrejos violinistas tan conspicuos con sus brazos levantados y miles de ellos luego de bajar la marea.

EL Dr. Willard Van Name en 1926 visitó el Canal de Panamá e islas de las Perlas describiendo 21 especies de decápoda de los cuales cuatro fueron nuevos reportes. Organismos del género *Alpheus* solo para el Pacífico Oriental se reportan 53 especies, de estas 18 especies en corales, 29 en zonas rocosas, tres en manglares y para playas lodosas de intermareal 21 especies, del total 33 son reconocidas como parte de la fauna de Panamá y Costa Rica. En el Parque Nacional Coiba, del Pacífico panameño se han identificado 35 especies de estos crustáceos, de las cuales 27 constituyen nuevos registros para esta área.

CONSIDERACIONES FINALES

No hay duda de que los Decápodos agrupan un número importante de organismos que se distribuyen a lo largo de los continentes, medios acuíferos y marinos. La característica de su esqueleto no le da ventaja para pasar desapercibido, podemos confundirnos con su ubicación dentro de las familias que la constituyen, pero después de escudriñar este capítulo estamos seguros que el habido lector sabrá distinguir un camarón de un cangrejo ermitaño.

Son importantes en la dieta de los panameños, como una considerable fuente económica; igualmente, son indispensables para la ecología de los hábitats que ocupan.

Por tal razón, la pérdida de sus hábitats es la pérdida de la biodiversidad y la riqueza económica de un país. Conservar estos organismos y muchos otros es dar la oportunidad a las futuras generaciones de conocer el entorno natural de Panamá.

Bibliografía sugerida

- Abele, L. G. (1974). Species diversity of decapod crustaceans in marine habitats. *Ecology*, 156-161.
- Abele, L. G., & Kim, W. (1989). The decapod crustaceans of the Panama Canal (No. 482). Smithsonian Institution Press.
- Collins, J. S. H., Portell, R. W., & Donovan, S. K. (2009). Decapod crustaceans from the Neogene of the Caribbean: diversity, distribution and prospectus. *Scripta Geologica*, 138, 55-111.
- Ortiz, M., Lalana, R., Varela, C., & Capa, M. (2003). Nuevos datos sobre Stomatopoda y Decapoda, excepto Anomura (Crustacea), del Parque Nacional de Coiba, Pacífico de Panamá. *Graellsia*, 59(1), 87-90.
- Roche, D. G., & Torchin, M. E. (2007). Established population of the North American Harris mud crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould 1841) (Crustacea: Brachyura: Xanthidae) in the Panama Canal. *Aquatic Invasions*, 2(3), 155-161.
- Todd, J. A., & Collins, J. S. (2005). Neogene and Quaternary crabs (Crustacea, Decapoda) collected from Costa Rica and Panama by members of the Panama Paleontology Project. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum*, 32, 53-85.
- Vargas, R., & Wehrtmann, I. S. (2009). Decapod crustaceans. In *Marine biodiversity of Costa Rica, Central America* (pp. 209-228). Springer Netherlands.



Capítulo 8

SINOPSIS DE LA PESCA ARTESANAL Y ACUICULTURA EN LA REPÚBLICA DE PANAMÁ

Ricaurte L. Pacheco Tack

Los productos de escamas para consumo interno proceden en gran medida de la pesca artesanal como así también de la fauna acompañante del camarón, pero como hemos leído en el capítulo tres de este libro, las condiciones oceanográficas y climáticas son diferentes en ambas costas de la República de Panamá. Lo indicado explica de por sí la importancia del Golfo de Panamá para el sector pesquero, ya que aproximadamente el 95% de la actividad se desarrolla en el litoral pacífico, mientras que en el Caribe las mareas son diurnas de poca amplitud e irregulares y además, no ocurre el fenómeno de afloramiento. Por otro lado, la temperatura del agua permanece constante todo el año alrededor de los 27°C.

Se estima que para el año 2007 en Panamá había 3.893.606 km² de manglares que equivalen al 5,6 % del territorio. Estos valores han ido cambiando dramáticamente con la tala indiscriminada, el uso de suelo para construcciones y aunado a esto la contaminación.

Los manglares brindan refugio a estadios juveniles de numerosas especies de peces de valor comercial como: pargos, corvinas, meros, arenques y anchoas entre otros especies. Este autor determinó mediante estudio, que en los manglares de la Bahía de Chame se da la presencia de 89 especies de peces cuyas longitudes medias (en el 62% de los casos) eran inferiores a las citadas por otros autores, evidenciando individuos juveniles. Lo indicado permite considerar que la conservación de este tipo particular de hábitat se traduce en una mayor sobrevivencia de las post-larvas de camarones, juveniles de peces y, por lo tanto, a una mayor tasa de reclutamiento que permitirá el mantenimiento de la reserva génica y pesquera.

La producción de la pesca artesanal en las costas del Caribe es muy inferior a la del litoral pacífico (alrededor del 4%). No obstante, ante un incremento futuro de la pesca se debe evitar la perturbación de las formaciones coralinas y de las praderas de fanerógamas marinas en ellas localizadas.

Las formaciones coralinas, son altamente productivas y como el manglar en el Pacífico, brindan protección a las costas. En el Caribe existen unas 68 especies de corales duros siendo las zonas más ricas la provincia de Colón entre la isla Margarita y Bahía Las Minas, Bocas del Toro y la comarca de Guna Yala.

En el caso del Pacífico las áreas con mayores formaciones coralinas se localizan en la región oriental del territorio: islas Secas, Contreras, Paridas y Bahía Honda.

Este capítulo busca resaltar los aspectos más sobresalientes de la pesca artesanal, su importancia en el ámbito nacional y, por otra parte, nos referiremos a la acuicultura en Panamá.

LA PESCA ARTESANAL

Los pescadores artesanales representan los principales proveedores de productos de escama al mercado interno, aunque también le venden a las plantas procesadoras especies de interés para la exportación (p. e j. pargos, meros, chernas, cabrillas y langostas). Se estima que para el año 1995 el subsector artesanal contaba con 11.596 pescadores.

En la costa Caribe la pesca artesanal se dedica básicamente a la captura de la langosta, la Cambombia (*Lobatus gigas*), el pulpo (*Octopus sp.*) y



Pescador guna en alta mar. En la actualidad, aún varios pescadores navegan grandes distancias con una pequeña embarcación de madera e impulsado por el viento.

los cangrejos centollos o “King Crab”. La langosta se captura por buceo en apnea con la ayuda de una vara y un lazo. Debido a una drástica disminución en las poblaciones y tallas de langostas y centollos, el Congreso General Guna hace varios años estableció una veda para estos productos del mar. Además, Panamá ha participado en dos ocasiones de vedas regionales, de cuatro meses cada una, acordadas por los países del istmo centroamericano a través de la Organización del Sector Pesquero y Acuícola del Istmo Centroamericano (OSPESCA).

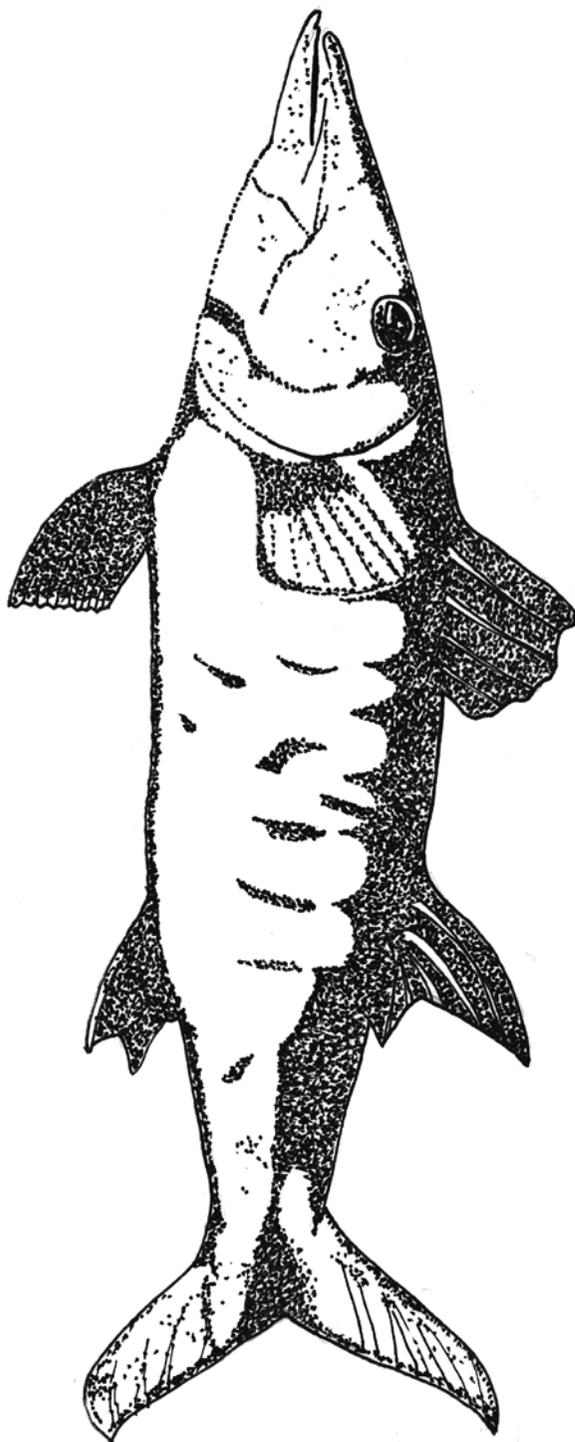
En 1995, el subsector artesanal contaba con un total de 4.744 embarcaciones. Hoy esa cifra se ha incrementado a 10.945. Asumiendo que la relación entre el número de pescadores y la cantidad de embarcaciones (2.44) para 1995 no ha cambiado sustancialmente, se puede estimar que hay en todo el país al menos unos 26.755 pescadores artesanales. Es interesante acotar que la población de pescadores artesanales se puede catalogar como joven-adulta entre los 21 a 40 años con un nivel educativo medianamente aceptable, ya que cerca de un 40% completa sus estudios primarios y solo un 7% la escuela secundaria.

Las principales artes empleadas por los pescadores artesanales son: las redes de enmalle o agalleras, trasmallos, palangre (longline), sedal y atarraya. Las redes de enmalle de acuerdo a las normas actuales, deben tener una apertura de malla de tres o más pulgadas y son empleadas, en la captura de una gran variedad de peces salvo el pargo. Debido a las reglamentaciones existentes, los pargos (Lutjánidos) y chernas (Serránidos), solo se pueden capturar con cuerda y palangre. La atarraya se usa normalmente cerca de la costa para la captura de carnada y el uso de los “atajos” está prohibido y penalizado por ley. Este arte, confeccionado con redes que tienen una luz de malla inferior a $\frac{3}{4}$ de pulgada, se emplea furtivamente en estuarios para la pesca de camarones.

En el país existen más de 250 sitios de desembarque de los cuales son considerados los más relevantes. El 90% de la pesca se desarrolla en el litoral Pacífico. Los sitios más importantes son el puerto pesquero de Vacamonte donde desembarca principalmente la flota camaronera, puerto Caimito y el puerto de Isla Taboguilla donde descarga la flota bolichera (anchoveta y arenque), con algunas excepciones como en el caso de la Bahía de Panamá, puerto Mutis, puerto Pedregal en donde también descargan algunos barcos industriales. El resto de los sitios de desembarque corresponde a la pesca artesanal. En líneas generales la actividad se realiza, principalmente, en las provincias centrales (Herrera, los Santos) y Chiriquí.

Entre 1995 y 2010 las condiciones de los sitios de desembarque no han

Gran barracuda (*Sphyaena* spp)



variado mucho, un 35% de las comunidades de pescadores artesanales poseen puestos de acopio de alguna clase. La pesca artesanal se ha ido incrementando debido a que las especies obtenidas por los pescadores artesanales son codiciadas y alcanzan precios muy atractivos tanto en el mercado nacional como en el extranjero. Por lo tanto, varias empresas particulares han incursionado en el mercado internacional, especialmente en la costa oeste de Estados Unidos. Las principales familias de peces comercializadas corresponden a los Lutjánidos (pargos), Sciaénidos (corvinas), y en los últimos años los Serránidos (meros, chernas, cabrillas). La actividad representa en el ámbito comunitario una importante fuente de ocupación. La producción pesquera artesanal, estimada en 2010, alcanzó un volumen de 26.343 Toneladas métricas por un valor de más de 52 millones de balboas. Estas cifras permiten considerar en firme la posibilidad de incrementar la actividad, junto con la acuicultura, en el marco de una pesca responsable y ecosistémica que impulse la organización y participación de los pescadores artesanales.

En cuanto a la captura de langostas cerca del 90% procede del archipiélago de Guna Yala y de Bocas del Toro. Hacia la mitad de la década de 1980, la extracción se mantuvo alrededor de 75 Toneladas métricas (Tm). En el periodo 2003-2010 las capturas han venido declinando desde 624 a 142 Tm (una disminución del 77.24%). Esta última cifra, se puede atribuir a la pesca excesiva a raíz del aumento de la demanda interna y en especial del sector hotelero.

Se debe indicar, que en Panamá no existe una flota especializada en la extracción de un determinado grupo de especies comerciales. La mayoría del pescado para el consumo interno o para la exportación procede de la pesca artesanal o de la fauna acompañante del camarón (FAC).

En la actualidad, la actividad pesquera artesanal carece de un sistema adecuado de recopilación de datos, que posibilitan el empleo de métodos de evaluación de uso corriente en la Biología Pesquera. En términos generales, la pesca artesanal puede ser catalogada en dos tipos: 1) de subsistencia y 2) la dedicada a la extracción a pequeña escala para ser vendida a intermediarios de las localidades próximas a los sitios de desembarque.

Los principales centros de pesca artesanal se tienen en los puertos: Mutis, Pedregal, Mensabe, Pedasí, Boca Parita y Veracruz. Solo el 4% de las comunidades pesqueras cuenta con oficinas de pesca, lo cual permite considerar la necesidad de incrementar y capacitar al personal técnico y científico de la Autoridad de los Recursos Acuáticos y Pesqueros (ARAP),

para una eficaz toma y análisis de los datos de captura aportados por los pescadores artesanales. Se debe recordar que en la base de toda evaluación pesquera, es necesario contar con un sólido sistema de captación de datos cuyo análisis histórico permita inferir el comportamiento del recurso.

Existen reglamentaciones para operar en parques marinos y áreas protegidas; es prohibido por ley la captura de especímenes de *Panilurus gracilis* (langosta barbona del Pacífico) y *P. argus* (langosta barbona del Atlántico) con una talla de cefalotórax inferior a 6 cm. Igualmente, está vedada la pesca de hembras grávidas. Con respecto a las artes de pesca, es ilegal pescar langostas con uso de redes de tres paños, objetos punzantes y con ayudas de tanques de buceo. En la comarca Guna Yala las autoridades locales han puesto una veda que es respaldada por las autoridades nacionales. Sin embargo, esta veda carece de un estudio científico en cuanto a la época de reproducción de estas especies.

Con relación a la extracción de poliquetos, empleados en la nutrición de reproductores, existen limitaciones en cuanto al número de extractores y de concesiones de extracción. Se deciden vedas por áreas de acuerdo con las tendencias del recurso.

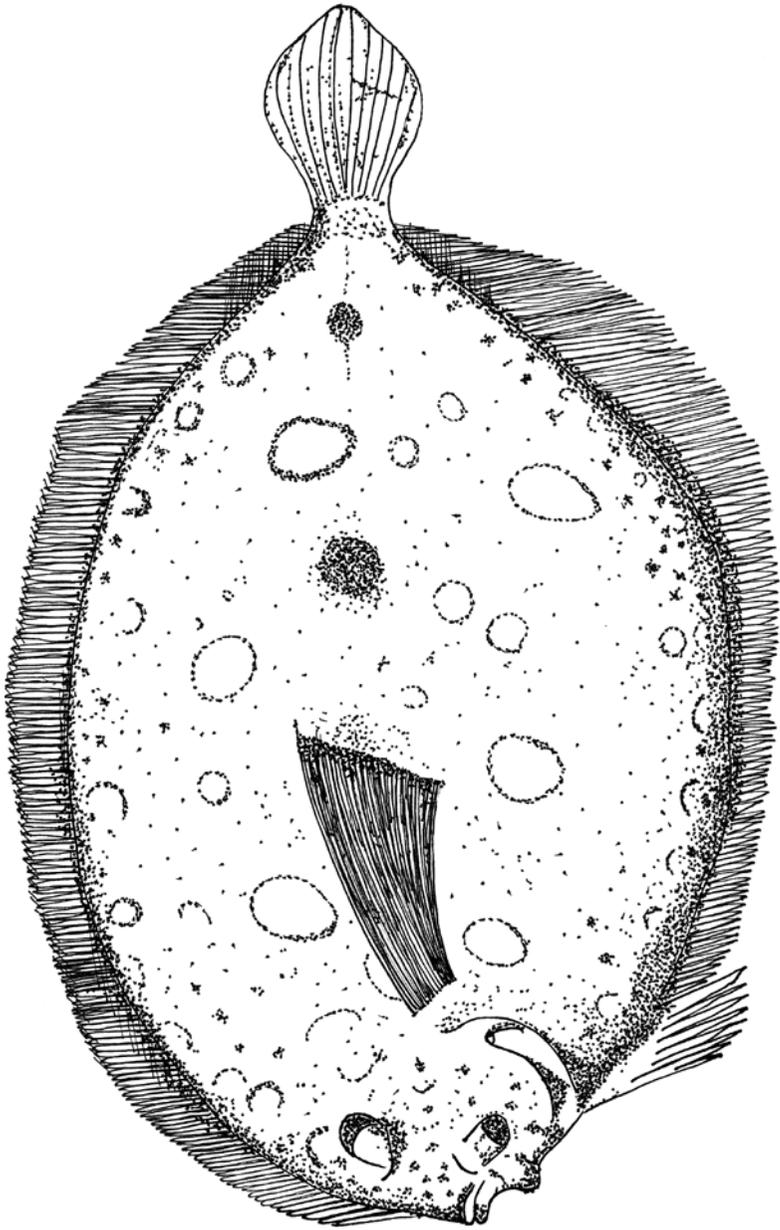
En el caso de la captura de tortugas marinas es ilegal en todo el territorio nacional. Existe una veda, que va desde el 1 de Mayo al 30 de septiembre de cada año, para la recolección y venta de huevos de tortugas marinas. Desde hace unos cinco años la “World Wildlife Fund” (WWF por sus siglas en inglés), ha venido desarrollando un programa de intercambio de anzuelos en “J” por circulares, para disminuir la pesca incidental de Tortugas por parte de los palangreros. En el año 2010 se promulga un Decreto Ejecutivo, por el cual, se restringe el uso del palangre en las aguas jurisdiccionales. Este decreto ha sido rechazado por las comunidades de pescadores afectados por carecer de bases científicas.

PESCA CONTINENTAL

Los embalses de mayor importancia son el Gatún (450 km²) y Alajuela (45 km²) que suministran agua para las operaciones del canal y a las ciudades de Panamá y Colón. En la provincia de Veraguas, se halla el embalse de La Yeguada con 1 km². Al este de la provincia de Panamá está la represa Ascanio Villalaz (Lago Bayano) con 350 km² y en el oeste del país, en la provincia de Chiriquí, el embalse Fortuna de 10 km².

Las artes de pesca más utilizadas son: el anzuelo (cordel y caña), red agallera, trasmallo (tendido y arpón), atarrayas y red pequeña (chayos).

Dentro de las especies de peces que se capturan, se cuenta con algunas



Pez Lenguado (PLEURONECTIFORMES)



Durante el Afloramiento de la Bahía de Panamá, las aves marinas aprovechan la bonanza que les provee el mar, grandes cardúmenes de sardinas son comunes en esta época del año.

de abolengo marino como: pargos (Lutjánidos), corvinas (Sciaénidos), jureles (Carángidos) y el sábalo real (*Megalops atlanticus*). En el caso de las especies dulceacuícolas endémicas, se tienen las sardinas o mojarras del género *Astianax* (Carácidos), los parivivos o come mosquitos (Poecílidos), los peje perro (Eritrínidos), los chogorro (Cíclidos), las viejas (Locáridos) y el sábalo pipón (*Brycon argenteus*); entre las especies exóticas sobresalen la carpa común (*Cyprinus carpio*), diferentes clases de tilapias (*Oreochromis*), el pez oscar (*Astronotus ocellatus*), el sargento (*Cichla ocellaris*), y el pacú (*Colossoma*). La pesca se usa en el consumo familiar y una parte es comercializada a nivel local, rural y urbano. En el caso del embalse Ascanio Villalaz, el principal volumen de captura se destina a la exportación.

No obstante, tal como sucede en el medio marino, la pesca continental no está fundamentada en criterios de manejos científicos y técnicos

resultantes de las investigaciones sobre los recursos explotados. Es preciso que se establezcan programas de integración comunitaria y empresarial que posibiliten el desarrollo armónico de la actividad pesquera y acuícola sostenible en nuestras aguas. Hoy más que nunca, ante la escasa probabilidad de cumplir cabalmente con los objetivos de la Declaración del Milenio, (firmada por los representantes de 189 estados miembros de la ONU el 8 de septiembre del 2000), en lo que se refiere a la erradicación de la pobreza y el hambre, la pesca continental y la piscicultura deben incentivarse para fortalecer la seguridad alimentaria. Por otro lado, la cría de peces representa una alternativa valiosa para ser tomada en cuenta por parte de los carcinocultores ante la posibilidad de brotes de enfermedades que comprometan el uso efectivo de los estanques instalados (p. ej. virus de la necrosis hipodérmica y hematopoyética o IHNV el de la mancha blanca o WSSV y la afección bacteriana NHP o hepatopancreatitis necrotizante) con un incremento desmesurado de los costos de producción.

De acuerdo con legislación vigente relacionada con la pesca deportiva, no se requiere tener licencia para practicar esta actividad ya sea marina o continental. Debido al auge del turismo náutico, en los últimos años, la pesca deportiva se ha incrementado. En la actualidad no existen registros confiables del número de embarcaciones dedicadas a la pesca deportiva, ni de sus capturas (excepto en los torneos oficiales) y sus efectos en las poblaciones de peces. Por otro lado hay que tener presente, que la mayoría de las especies objetivo en la pesca deportiva son también capturadas por las pesquerías artesanales e industriales. Además, varias son migratorias o altamente migratorias, razón por la cual es conveniente establecer un marco de gestión integrado entre los países vecinos.

LA ACUICULTURA EN PANAMÁ

La República de Panamá dispone de una variedad de ambientes acuáticos adecuados para el emprendimiento de cultivos de diversas especies y así mismo, cuenta con un personal capacitado que se desempeña en seis estaciones acuícolas estatales, que tienen como objetivo la producción de semillas, investigación aplicada al desarrollo de tecnología de producción y capacitación. Estas estaciones son:

- La estación dulceacuícola de Divisa, que suple la demanda de tilapia, *Colossoma* y carpas.
- La estación experimental Ing. Enrique Enseñat, en Aguadulce, dedicada a la investigación de especies de camarones marinos nativos, que igualmente brinda asistencia técnica a los productores

del área. Unos años atrás desarrolló un programa de mejoramiento genético para la obtención de reproductores de *Litopenaeus vannamei* resistentes al virus de la mancha blanca.

- La estación de Maricultura del Pacífico, ubicada en Vacamonte, que investiga fundamentalmente las técnicas de producción de larvas de camarones Peneidos, del camarón de agua dulce *Macrobrachium rosenbergii* (camarón gigante de Malasia) y al cultivo de la conchuela con semillas traídas de México y Chile.
- La estación experimental de Gualaca, la cual hace énfasis en los cultivos comerciales de tilapia.

La acuicultura en Panamá se desarrolla en dos sentidos: la acuicultura comercial, realizada por la empresa privada y cuya principal línea rubro de producción, consiste en la cría de camarones Penaeidos, y la acuicultura de subsistencia o semi-comercial, donde destaca la piscicultura en aguas continentales, con una orientación eminentemente social, al ser dirigida fundamentalmente a las poblaciones de recursos limitados como medio de obtención de proteína animal a bajo costo.

Cultivo de camarón

Desde sus inicios, en la década de los ochenta, la producción de camarones en estanques artificiales, se ha ido incrementando gradualmente siendo *Litopenaeus vannamei* la especie que más éxito ha tenido comercialmente y la que mejor resiste el manejo en cautiverio. También se efectuaron cultivos de *L. stylirostris* antes de la llegada del virus que causa la mancha blanca en 1998.

En 1982, el volumen de producción de las fincas camaroneras fue de 565 Tm y para 1995 alcanzó las 6.105 Tm, cifra cercana al volumen de la captura obtenida por la flota camaronera en dicho año (6.240 Tm). En el 2009 había unas 7.413 ha en producción y 1.187 estanques. A pesar de la importancia de la actividad, no todas las empresas dedicadas a la cría de camarones, cuentan con laboratorios de producción de semillas, de tal manera que la mayoría utiliza el recurso de la naturaleza, de ahí que la producción no sea la esperada. En el año 2010, el volumen de producción de las granjas camaroneras (6.105 Tm), superó con creces el volumen de captura de la flota camaronera (1.907 Tm).

La provincia de Coclé encabeza las estadísticas de cultivo de camarones tanto en hectáreas cultivadas (64,91%) como en estanques de producción, seguida por Herrera y Los Santos (25,64%) y por último, Panamá y Veraguas (9,44%). Igualmente, las mayores cosechas y ventas, ya sea



Niño jugando con langosta, comunidad de Ustupu, Guna Yala (Foto cortesía de los archivos del Instituto Smithsonian).

camarón entero, colas o pelados, corresponden a Coclé.

En general, la cosecha se lleva a cabo a los 160 días a partir de la fecha de la siembra, cuando el camarón alcanza un peso de 12 a 13 gramos, y empieza a disminuir su crecimiento tanto en longitud como en peso, a pesar de las condiciones óptimas de manejo. Para la cosecha, los estanques son drenados durante la noche y los camarones son recogidos en las compuertas mediante el uso de redes cónicas tipo “king bonded” con una luz de malla de 3/8 de pulgadas.

La cosecha es colocada en tinas con hielo y agua para su traslado a las plantas de procesamiento donde se lavan, clasifican por talla y finalmente se empaican en cajas de cartón parafinado de 5 libras de capacidad. En comparación con el camarón pescado en el mar, las tallas del camarón de cultivo son menores.

En abril de 1999, se propagó el virus que produce la enfermedad conocida como mancha blanca, decayendo la producción de camarones en poco más de cinco mil millones de libras, lo que llevó al cierre de operaciones de varios laboratorios y fincas dedicadas a la camaronicultura. En el año 2000, la cosecha siguió mermando hasta alcanzar el menor valor de la década tres mil millones de libras con un valor de 10,4 millones de balboas.



Otolitos de peces, en las imágenes algunas familias representativas.

Para el 2001, la sobrevivencia de los camarones pasó de 5 a un 50%, alcanzando la productividad media de 304 libras por hectárea y la actividad repuntó a 6,6 millones de libras como producto de la aplicación de resultado del mejoramiento genético aplicado con la ayuda del Gobierno japonés.

Las cosechas se fueron incrementando hasta el 2006, año en que se alcanzó la mayor producción y valor en toda la década. A partir de dicho año, las cosechas fueron disminuyendo hasta alcanzar el valor de 13,4 millones de libras en el 2010.

En la década de 1980, el entusiasmo por la actividad y la proliferación de estanques para la cría de camarones marinos, condujo a la destrucción de amplias zonas de manglar como también, a la pérdida de acceso a las áreas de pesca artesanal.

Se debe señalar que la forma en que se lleva a cabo la colecta de semillas es muy perjudicial, debido a la mortandad indiscriminada de formas juveniles de distintas taxas (incluyendo peces de interés comercial), que caen en las redes o chayos.

El entusiasmo inicial en el subsector, se ha visto reducido por los altos costos de manejo debido principalmente:

- Escasez de semillas de la naturaleza de buena calidad aunque la tendencia actual es, después de la llegada de la mancha blanca, el uso de semillas producidas en laboratorio.
- Deterioro del fondo de los estanques, debido al incremento de la

carga orgánica y bacteriana que conduce a un aumento de la tasa de mortalidad, disminución del volumen de las cosechas, incremento de los costos de producción y por lo tanto, pérdidas en el negocio.

- Contaminación de las aguas estuarinas y la incidencia de fenómenos climáticos como el Niño, son la causa principal del estrés que sufren los camarones en los cultivos, y que los hace susceptibles a enfermedades infecciosas como la vibriosis.
- Contaminación por pesticidas y agroquímicos de los estanques. Ej. Aldrin, Lindano, Diazinon, Mirex, Toxafeno, Clordano, Malation, Paration, etc., que son altamente tóxicos para los organismos acuáticos en cultivo y peligrosos para la salud humana.
- Estabilidad y duración de los alimentos en el agua y uniformidad en la calidad de los mismos.

Con relación a los camarones de agua dulce, se ha trabajado con la especie nativa *Macrobrachium tenellum*, y posteriormente se introdujo el *M. rosenbergii* (camarón gigante de Malasia) y *M. amazonicum* que a pesar de que no alcanza una buena talla, completa su ciclo de vida en el estanque.

Piscicultura

En comparación con el cultivo del camarón, la piscicultura en Panamá es una actividad poco desarrollada. Así en el inventario de los cuerpos de agua continentales del 2005 realizado por el Ministerio de desarrollo agropecuario (MIDA), solo se identificó un proyecto acuícola de cultivo de peces en 50 jaulas flotantes con un volumen aproximado de 800 m³ para una producción anual de 27.372 kilogramos de tilapia al año.

Con relación al cultivo de peces en granjas marinas, en el 2004 se instaló en el Golfo de Chiriquí una empresa, subsidiaria de un grupo de inversores españoles, con el propósito de llevar a cabo, el engorde de atún en jaulas. En abril de 2009 se presentó un proyecto impulsado por una empresa particular para el cultivo de la cobia (*Rachycentron canadum*) en Puerto Lindo, provincia de Colón. En la península de Azuero, una empresa de capital privado, está desarrollando un proyecto que tiene como objetivo la crianza y comercialización de atún en jaula, y para ello tiene un acuerdo de investigación con el laboratorio de Achotine.

COMERCIALIZACIÓN Y CONSUMO

En Panamá, la pesca no recibe subsidios. No obstante, hasta el 2006, existía el Certificado de Abono Tributario (CAT) que devolvía a las empresas

procesadoras y exportadoras de productos del mar basadas en Panamá, un porcentaje del valor de las exportaciones. Este certificado excluía en consecuencia, la pesca por parte de los barcos de registro internacional. Los nuevos proyectos e inversiones están relacionados, tal como se indicó anteriormente, con la cría de peces en jaula marinas.

El consumo de productos de mar en el mercado interno, depende principalmente de la pesca artesanal. Según la encuesta regional llevada a cabo por el PRADEPESCA en 1994 el consumo per cápita estuvo en el orden de 11,79 kg. Durante el período 2005-2009, el consumo de pescados y mariscos se incrementó a 17,18 kg por persona. Los rubros más consumidos correspondieron, al pescado fresco (10,62 kg) y a las sardinas enlatadas (1,64 kg). Estos números indican que el precio del camarón (y otros crustáceos) al igual que los moluscos es prohibitivo para la mayor parte de la población.

En Panamá, la gama de preferencia de peces para consumo es bastante restringida, y en ella se tienen principalmente: las corvinas, róbalo, cojinúa, sierra y jurel; incluso especies de alto valor como los lenguados, debido a su aspecto, y truchas, no son demandados en el mercado interno salvo por el sector hotelero y restaurantes de lujo. En la gastronomía panameña no existe una gran variedad de recetas para la preparación de pescados y mariscos, de allí que la mayoría de la población consume principalmente pescados fritos y en una variedad limitada de guisos.

CONSIDERACIONES FINALES

El sector de la pesca aportó, en el último lustro, en promedio, 353.22 millones de dólares al producto interno bruto (PIB) lo que refleja su importancia en la economía del país.

Por otro lado, los cambios ambientales, la contaminación por agroquímicos en la zona costera y la pérdida de extensas áreas de manglar como áreas de refugio de larvas pueden estar incrementando la tasa de mortalidad de estos pequeños pelágicos.

Los pescadores artesanales son los principales proveedores de productos de escama al mercado interno aunque también, venden especies de interés para la exportación a las plantas procesadoras.

De las distintas especies de peces introducidas para cultivo, *Oreochromis niloticus* (tilapia del Nilo), es la principal especie del programa de piscicultura.

La planificación de la pesca ha obedecido, principalmente, a los intereses de los distintos grupos de presión que a un proceso ordenado de medidas

orientadas a la pesca responsable. Por otra parte, la administración pesquera carece de un presupuesto adecuado y en consecuencia, del número de técnicos necesarios para cumplir sus objetivos con la mayor eficiencia.

En Panamá a pesar de la importancia del Sector Pesca, es acentuada la falta de estudios de base acerca la Biología Pesquera de las especies de interés comercial que permitan comprender la dinámica de las poblaciones bajo explotación o potencialmente explotables, lo cual constituye un serio escollo para el desarrollo de la actividad. El sistema de recolección de datos de captura presenta debilidades, ya que en las estadísticas no se discrimina, salvo pocas excepciones en el caso de la pesca artesanal, las capturas por especies.

RECOMENDACIONES

El desarrollo integral de la Pesca implica tomar medidas, en diferentes niveles y direcciones, que conduzcan a la armonización de intereses de los distintos protagonistas. De manera integral, consideramos adecuadas las recomendaciones siguientes:

Localmente

- Instruir a las comunidades asentadas en la zona costera en los usos adecuados de los recursos marinos y costeros en ella identificados.
- Estimular mediante un sistema de premios comunitarios (ej.: becas de estudios y asistencia técnica) la conservación de los ambientes marinos y costeros.
- Fomentar la extensión pesquera, la instauración de estanques comunitarios para la obtención de proteína animal de calidad y bajo costo como refuerzo a la seguridad alimentaria.
- Apoyar la creación de cooperativas y asociaciones de pescadores con el objeto de disminuir la intermediación, que conduce al alza de los precios de los productos de la pesca.

A nivel Nacional

- Diseñar e implementar un amplio programa de educación, a partir de la instrucción básica, para crear conciencia de vocación ecológica, que permita valorar y preservar los ecosistemas marinos y costeros.
- Identificar los hábitats costeros críticos para el establecimiento de medidas para la preservación de la biodiversidad y funcionalidad de los ecosistemas. (p. ej., restringir y exigir el cumplimiento las

normas para la extracción de arenas y el uso de agroquímicos en zonas costeras).

- Diversificar la oferta de la acuicultura y de la industria, con la explotación responsable de nuevos recursos que posibiliten la elaboración de productos nuevos de bajo costo con el objeto de reforzar la seguridad alimentaria.
- Incrementar el valor agregado de las capturas para el logro de mejores precios de mercado.
- Rediseñar el turismo costero para alcanzar el máximo beneficio social y económico sin alterar los ecosistemas marinos y costeros, el valor del paisaje ni los patrones culturales.
- Reconocer las múltiples tareas que desempeñan las mujeres en todas las áreas del sector de la pesca e integrarlas en igualdad de condiciones.

En el ámbito regional

Es necesario propiciar la formación de redes académicas y de investigación, al menos en la región mesoamericana, para el estudio de las poblaciones de stocks compartidos y especies transfronterizas.

Las recomendaciones propuestas deben conducir hacia:

- La participación de la sociedad civil en el planeamiento e implementación de los programas de manejo y la reducción de la pesca ilegal.
- Un aumento sustancial de la participación con equidad de la mujer en la pesca.
- La disminución de la pobreza y el incremento de la calidad de vida.

En el plano de la investigación pesquera se debe contemplar a corto plazo, la creación de un moderno Instituto de Desarrollo e Investigación Pesquera, tal como sucede en otros países de América Latina, subsidiado en parte por los usuarios que en última instancia, son los destinatarios del resultado de las investigaciones.

En ese sentido, las Universidades, en especial la de Panamá, están llamadas a efectuar una sinergia y llevar a cabo estudios conjuntos con instituciones como el STRI y la SENACYT que permitan un desarrollo de una pesca responsable y ecosistémica en aguas panameñas.

De seguir en el estado actual, no se podrá asegurar a corto plazo, el suministro de productos de la pesca en forma responsable lo que conducirá a la declinación del sector y a un incremento de la inestabilidad social.

Bibliografía sugerida

- Araúz, D. (2008). Caracterización de las pesquerías industrial y artesanal del camarón y langosta en Panamá. Proyecto GCP/RLC/150/SWE. OSPESCA-FAO-SUECIA. 47pp. In [www. arap. gob. pa](http://www.arap.gob.pa).
- Breton, Y. (Ed.). (2006). Manejo de recursos costeros en el Gran Caribe: resiliencia, adaptación y diversidad comunitaria. IDRC.
- Castillo, A. (1992). Análisis de la pesca actual de langosta espinosa (*Panulirus argus*) y otras langostas en Kuna Yala, Panamá. Informe técnico, Oficina de Educación y Conservación, Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Panama City. Panama. Mimeograph.
- Cubit, J., Batista de Yee, G., Román, A., & Batista, V. (1984). El valor de los manglares y de los arrecifes de franja como recurso natural en la provincia de Colón.; Importance of mangroves and fringing coral reefs as natural resource in the Province of Colon. *Rev. méd. Panamá*, 9(1), 56-67.
- D’Croz, L., & Kwiecinski, B. (1980). Contribución de los manglares a las pesquerías de la Bahía de Panamá. *Rev. Biol. Trop*, 28(1), 13-29.
- Duran Oliva, I. L. (2004). Diagnóstico pesquero y socio-económico de la pesca artesanal en la comunidad de Búcaro, Rep. de Panamá: con recomendaciones para el manejo de la familia Lutjanidae (Doctoral dissertation, Tesis de Maestría en Gestión Integrada de Áreas Costeras Tropicales, Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica).
- Turriago, B. CS 2001. Promoción de la ordenación de la pesca costera. 2. Aspectos socioeconómicos y técnicos de la pesca artesanal en El salvador, Costa Rica, Panamá, Ecuador y Colombia. *FAO Circular de Pesca*, (957/2).



Capítulo 9

CARACOLES Y ALMEJAS: USOS, CONSERVACIÓN Y ASPECTOS ECONÓMICOS EN PANAMÁ

Félix A. Rodríguez Mejía

La República de Panamá es privilegiada por su posición geográfica, bañada por las aguas del Mar Caribe y del Océano Pacífico, lo que resulta en un paraíso tropical. Las condiciones atmosféricas y climatológicas propician un excelente ambiente para un sin número de especies marinas, de entre las cuales destacamos el grupo de los moluscos.

Los moluscos contabilizan el segundo grupo con mayor diversidad, y sin lugar a dudas, los invertebrados más notables y con gran popularidad entre las personas; ya sea por la belleza y colorido de su concha, así también por su apreciada carne. Los moluscos son, después de los insectos, el grupo más extendido sobre el planeta, del cual se han clasificado aproximadamente doscientos mil especies. Desde antes de la llegada de los conquistadores, los primeros pueblos indígenas apostados en el Istmo ya hacían uso de las conchas, evidencia que puede ser observada en sus entierros y asentamientos. Es importante, sin duda, destacar el estudio de los moluscos en el registro fósil de hace millones de años, y el aporte significativo de los geólogos Wendel Woodring y Axel Olsson quienes se dedicaron a explorar gran parte del territorio panameño en busca de fósiles de moluscos. (Más detalles ver capítulo 1)

Algunos investigadores afirman que hay evidencia de que en la antigüedad el hombre de Neandertal (100.000-135.000 años), consumía habitualmente caracoles, además de utilizarlos para hacer cuentas de collares. Para el Paleolítico Superior (40.000-13.000 años), el consumo de moluscos continua, y como dato interesante es que estos caracoles eran recolectados a través de cientos de kilómetros del campamento o el asentamiento habitual.

Al correr de los tiempos los moluscos se fueron incorporando a la dieta humana, aumentando el consumo de algunos de ellos, como las ostras, los ostiones, las almejas y los pulpos, entre otros; sin embargo, en la mayoría de los casos su explotación fue artesanal y para consumo doméstico. En épocas recientes se inició la utilización industrial de algunos moluscos,

como las ostras y los mejillones, sobre todo, desde que se desarrollaron la ostricultura y la mitilicultura prácticas que se intensificaron a finales del siglo XIX e inicios del siglo XX.

En Panamá los moluscos nos cuentan la historia marina; la cual quedó plasmada en cientos de caracoles fósiles, y que hoy día son objeto de estudio de paleontólogos de diversas partes del mundo.

En nuestro país como en otras latitudes, los moluscos son una fuente importante de sustento, que aporta miles de dólares en exportaciones y provee trabajo a cientos de lugareños. Este capítulo busca resaltar las especies de moluscos más representativas que actualmente son utilizadas para consumo local. Por otro lado, se describen las artes o métodos que se utilizan en la recolección de caracoles y de alguna manera contribuir en la conservación y buen aprovechamiento del recurso.

En el presente trabajo hacemos mayor énfasis en ambientes marinos costeros, entre estos tenemos especies de moluscos recolectados en litoral areno-rocoso de playas del pacífico. Del mismo modo, recopilamos información de algunos de los caracoles mayormente consumidos y utilizados para bisutería en la actualidad, en todo el Caribe panameño. El capítulo se enfoca principalmente en los gasterópodos y bivalvos.

ANTECEDENTES HISTÓRICOS

Datos antropológicos y arqueológicos indican que desde el paleolítico, el hombre primitivo (nuestros ancestros) utilizaba los moluscos como fuente de alimentación. Hecho que ha sido corroborado con abundantes restos de conchas de moluscos encontrados en cavernas en España, sitios que sirvieron como refugios de los primeros pobladores. De esta manera los moluscos se fueron introduciendo en la dieta de los seres humanos.

En Panamá, la evidencia más antigua del uso de los moluscos en la alimentación, es a partir de 8.000 años atrás. Estas muestras las podemos encontrar en Cerro Mangote, Cueva de los Ladrones y el Abrigo de Aguadulce. Vale la pena destacar que para el caso de Cueva de los Ladrones, este sitio quedaba a 20 km del litoral marino, lo que presume la importancia del recurso marino costero en la dieta de este pueblo.

Trabajos arqueológicos liderados por Juan Martín Rincón (profesor de la Universidad de Antioquia, Colombia) y Richard Cooke en el Archipiélago de las Perlas, durante la primera década del presente siglo, apuntan a un sitio pre-cerámico fechado en 6.000 años. Es un hallazgo importante, ya que no se tenía evidencia contundente del poblamiento temprano de estas islas y, por otro lado, arroja un pantallazo en cuanto a la fauna originaria

de este sitio. Mayormente los moluscos asociados a la dieta de estos primeros pobladores estaban basados en el gasterópodo *Hexaplex* (caracol espinoso), y los bivalvos *Argopecten*, (conchuela), *Chione* (Almeja) y *Megapitaria*. Sin duda alguna, los moluscos para esta zona son diversos, no obstante, lo que se refleja en los datos obtenidos por los arqueólogos es selectividad del producto alimentario.

Más reciente (2.500 años atrás) la Bahía de Parita estuvo muy poblada, así lo describen las crónicas españolas. Cerro Juan Díaz (2.200-400 a.p.) que formó parte de este conjunto podría ser a nuestro juicio uno de los sitios arqueológicos en Panamá mejor estudiado hasta el momento. Así por el ejemplo, el taller artesanal descubierto por la arqueóloga Julia Mayo y en donde la materia prima para la elaboración de artefactos decorativos, lo fueron las conchas de los moluscos marinos *Strombus galeatus*, *Spondylus* spp, *Grandiarca grandis* y *Pinctada mazatlanica*.

Con el avistamiento español del mar de Sur (Pacífico), en septiembre de 1513 por Vasco Núñez de Balboa, los españoles llegan a las islas que hoy conocemos como Archipiélago de las Perlas. Estas islas eran habitadas por nativos indígenas quienes se dedicaban a la extracción de *Pinctada mazatlanica* (ostra perlera del Pacífico). Los españoles ya habían explotado las costas caribeñas de Venezuela del molusco bivalvo *Pinctada imbricata* (ostra perlera del Caribe), extrayendo toneladas de perlas y llevando al molusco casi al exterminio. Esta nueva ruta trajo un flamante comercio. Datos históricos revelan la avaricia de Balboa que en solo cuatro días ya habían extraído 96 onzas de perlas. El cronista español Fernando de Oviedo relata en uno de sus escritos: “Los indígenas no entendían por qué el hombre blanco le interesaba la joya, si esta no se podía comer”. Sin embargo, en Cerro Juan Díaz en estudios realizados por el arqueólogo Richard Cooke se encontraron perlas horadadas en algunos entierros, lo que indica que los indígenas, por lo menos en este lugar, sí hacían uso de estas para adornos.

Durante el proceso de conquista los indígenas fueron utilizados en la extracción de perlas. Esta mano de obra autóctona disminuye drásticamente a un tercio de la población a mediados del siglo XVI, por lo cual fue necesario exportar seiscientos esclavos indígenas de pesquerías del litoral venezolano para suplir la demanda local. Se estima que para 1575 prácticamente solo esclavos negros buceadores se dedicaban a la actividad. Finalmente, un decreto real prohibió el uso de los indígenas como esclavos (25 de junio 1585). En poco tiempo las perlas panameñas por su alta calidad y abundancia inundaron los mercados Europeos,

convirtiéndose en un comercio lucrativo de las familias acaudaladas de la ciudad de Panamá.

Es una historia conocida que la perla más grande del mundo fue hallada por un esclavo negro en Panamá. Dicha perla fue a parar a manos de la corona española. Posteriormente, recorrió Francia e Irlanda hasta retornar al nuevo mundo y quedar en posesión de la actriz Elizabeth Taylor. En el 2012 “La Peregrina” como se le conoce a esta perla panameña fue subastada tras la muerte de la actriz, y se vendió en Nueva York por 11, 8 millones de dólares.

La extracción o recolecta de perlas panameñas llega a un colapso en las postrimerías de la segunda Guerra Mundial. En la actualidad, en el Archipiélago de las Perlas, descendientes de este primer grupo de esclavos negros traídos por los españoles, aún se dedican a extraer perlas, pero estas no son ni la sombra de lo que fueron sus congéneres.

En cuanto a los datos históricos de la pesca artesanal de moluscos en el Caribe panameño ir al capítulo dos de este libro.

En la actualidad los moluscos se siguen aprovechando como fuente de alimento en ambas costas de Panamá. También se utilizan las conchas vacías para realizar adornos decorativos, bisuterías o simplemente la concha al natural como un bello objeto decorativo.

A continuación describiremos los moluscos más vernaculares de Panamá, los cuales tienen importancia artesanal y/o doméstica, y comercial en algunos casos, así como otros usos alternos.

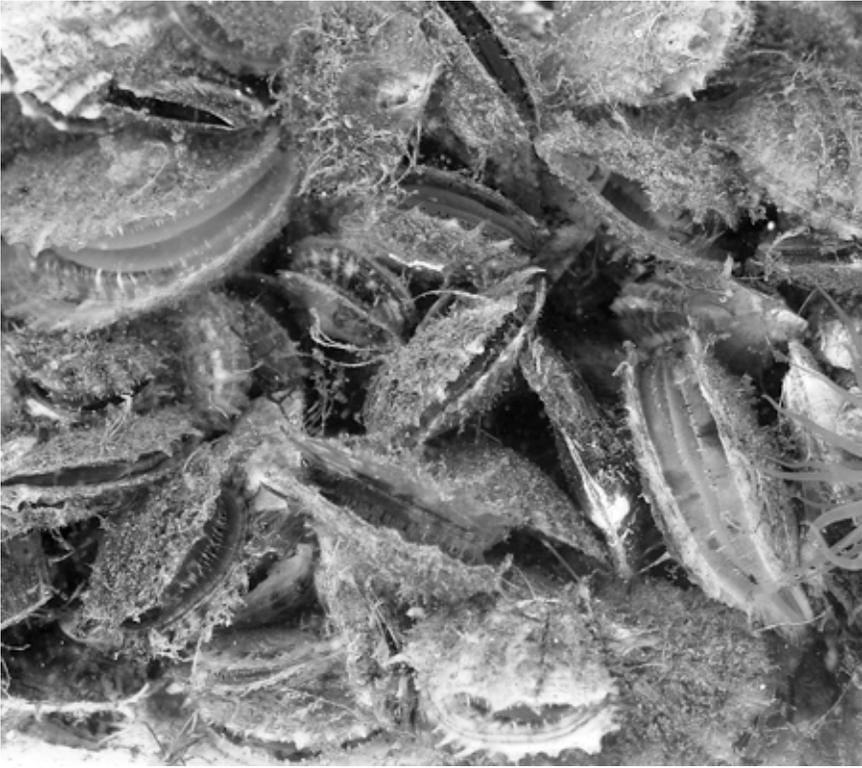
GASTERÓPODOS DE IMPORTANCIA ALIMENTARIA Y OTROS USOS

***Lobatus* y *Strombus* spp.¹**

La literatura reporta una amplia lista de moluscos gasterópodos comestibles; de hecho en 1986 la FAO (Food and Agriculture Organization- por sus siglas en inglés) reporta unas 16.000 toneladas de carne de molusco, como el año de mayor consumo en la historia desde que se comenzó a tomar estos registros.

De entre los caracoles emblemáticos del Caribe panameño podemos destacar el *Lobatus gigas* (cambute, cambombia, caracol rosa), su carne es muy apreciada y apetecida. Se le atribuye efectos afrodisíacos, pero

¹La familia Strombidae recientemente sufrió modificaciones taxonómicas en varios géneros, así por ejemplo, en lo que respecta a las especies de América Tropical tenemos: *Strombus* cambia a *Lobatus*. Solo se mantiene el género *Strombus* para las especies *pugilis* y *alatus*. Por tal motivo, este texto adecua la nueva nomenclatura científica.



Racimos de *Pinctada imbricata* (concha perlera del Caribe).

estudios realizados sobre el valor nutricional de su carne indican que este molusco tiene un alto porcentaje de colesterol y el mismo es más elevado en hembras de esta especie en estados de reproducción.

La cambomba puede vivir entre veinte a veinticinco años y su etapa reproductiva se da entre los cuatro y cinco primeros años, esto es antes de formar la porción de la concha que se conoce como el labio. Estos moluscos pasan gran parte de su vida solitarios, pero se pueden observar en grupos cuando es la época de apareamiento a profundidades de hasta 18m. Sin embargo, hay reportes en Cuba de agregaciones o concentraciones de adultos de *L. gigas* a 40 m. Las hembras ponen sus huevos en aguas someras (0,5 m), cercanas a las praderas de pastos marinos, donde las masas de huevos gelatinosas son mezcladas con arena a modo de camuflaje. Al eclosionar de los huevecillos salen unos 750 mil larvas nadadoras que formarán parte del plancton, de estos, solo llegarán a la etapa adulta menos de un tercio.

La captura de *L. gigas* no requiere gran demanda: chapaletas, máscaras y



Caracoles, conchas y pulseras con cuentas de chaquiras son vendidos en varias islas de Guna Yala. Las figurillas de madera se conocen como “Nochus”, según los gunas son espíritus protectores.

sifón para respirar o simplemente realizando caminatas en las zonas donde habitan estos moluscos.

En todo el Caribe en la década de los noventa la captura de *L. gigas* rondaba cerca de las 6.500 a 7.500 toneladas y en las postrimerías del siglo **XXI** estas capturas disminuyeron dramáticamente a 3.100 toneladas por el consumo excesivo y destrucción del hábitat. En 2003, la Convención Internacional de Especies en Peligro de Extinción (CITES) prohíbe las exportaciones de *L. gigas* provenientes de R. Dominicana, Haití y Honduras. Durante ese mismo año, científicos del Instituto Smithsonian en Panamá liderados por el Dr. Héctor Guzmán, realizan investigaciones relacionadas con la densidad y distribución del *L. gigas* en la provincia de Bocas del Toro. Obtienen datos no muy alentadores para este caracol, por lo cual, se decretó en diciembre del 2003 una veda de cinco años para todas las especies de *Strombus* spp. en aguas jurisdiccionales de la República de Panamá. Por consenso se decidió extender la veda a otros cinco años. No obstante, durante el tiempo de la vigencia de la veda se siguió extrayendo moluscos de esta especie. Sus carnes eran vendidas y consumidas por familias como uso doméstico y en restaurantes en Bocas del Toro, Colón

y en la costa pacíficas de Panamá. Las especies de *Lobatus* propias del lugar (*L. peruvianus*, *L. galeatus*), también se estuvieron consumiendo, de estas especies hablaremos más adelante.

Según informes de la Autoridad de los Recursos Acuáticos de Panamá (ARAP), se han localizado dos focos importantes de personas que se dedican a recolectar cambutes (*Lobatus*), en el Caribe: la provincia de Bocas del Toro, aéreas aledañas al archipiélago, en la Isla Escudo de Veraguas, Cayo de Agua, Bahía Azul y Península Valiente. Para el Pacífico tenemos zonas como: el Archipiélago de las Perlas, específicamente en San Miguel y La Esmeralda. Sin embargo, en observaciones hechas por el autor de este capítulo, en la Provincia de Colón también se extrae *L. gigas* específicamente en la costa arriba en sitios como isla Grande, Buena Ventura, Miramar, Viento Frio y más poblados. Otro de los puntos importantes del Caribe panameño es el Archipiélago de Guna Yala, donde este recurso lo extraen expertos buceadores, que pueden sumergirse hasta profundidades de 20 m, usando solo una máscara de buceo y mediante inmersiones autónomas, es decir, a pulmón.

Existen otras especies de Strómbidos menos conocidas que se recolectan como uso doméstico en el Caribe panameño. Por ejemplo, en Cayo de Agua, Carenero, Isla Tigre y Boca del Drago se recolecta *Strombus pugilis* (caracol peleador, durita) caracol que puede medir hasta 5 pulgadas de largo, es de color naranja brillante y se considera el ratón de mar, ya que vive en agregaciones de cientos y es muy apetecido por los grupos indígenas del lugar. Tenemos también al *L. raninus*, usualmente los caracoles de este grupo andan solos no en agregaciones o comunidades, la concha es de color amarillo con blanco y parches verdes y chocolates; llega a medir hasta cinco pulgadas de largo, y es residente de las zonas de pastos marinos. El *L. costatus* gasterópodo Strómbido que encontramos en el Caribe panameño, puede medir hasta seis pulgadas de largo, su concha es robusta y de color crema a blanquecina, de aquí que le llamen comúnmente concha de leche.

Otro de los usos que se le da a los caracoles de esta familia es en la bisutería, por ejemplo, fragmentos de la concha de *S. pugilis* son usados para realizar dijes, colgantes o pendientes o simplemente se pulen y se vende la concha como souvenir. En el caso de *L. gigas* se realizan lámparas muy bellas con la concha, al igual es muy valorada y apreciada por turistas, no solo en Panamá, sino en todo el Caribe.

La contraparte del *L. gigas* en el Pacífico es el *L. galeatus* conocido popularmente en Panamá como cambute, es un caracol de gran tamaño y

al igual que su congénere (*L. gigas*) es altamente valorado por su carne. Roberto Cipriani, Héctor Guzmán y colaboradores en el Smithsonian reportan densidades poblacionales para *L. galeatus* muy bajas en el Archipiélago de las Perlas y Coiba en comparación con sitios estudiados en Costa Rica. Por tal motivo, urge una verdadera protección para estos caracoles.

Existen otros sitios en el pacífico panameño donde también hemos observado la recolecta de *L. peruvianus* y *L. galeatus*; en la península de Azuero sitios como: Playa Cambutal, Playa Pedasí y Playa Guánico. En la Provincia de Veraguas en Santa Catalina y zonas aledañas y en la Provincia de Chiriquí en Puerto Armuelles, playa Punta Piedra y Punta Burica. El recurso es extraído por pescadores mediante buceo autónomo y usando botes con motores fuera de borda para acceder a los sitios de recolecta y, en algunos casos, se puede recolectar cambutes durante aguajes o mareas negativas, en este caso suelen ser animales inmaduros.

Cittarium pica

Este gasterópodo que habita el intermareal rocoso en el Caribe, es sin duda uno de los más llamativos por su tamaño y por la belleza de su concha nacarada en su interior, conocido por los lugareños como “burgao” o “cigua”. Este caracol tiene una larga historia la cual se remonta hasta tiempos precolombinos, fue muy apetecido y su concha usada por indígenas Tainos que habitaban todo el Caribe.

C. pica ocupa el segundo lugar en importancia económica después de *L. gigas* en todas las Antillas. *C. pica* vive usualmente sobre sustratos rocosos de distinta naturaleza, y prefiere sitios expuestos a resguardados, ya que la exposición excesiva deteriora las conchas y expone al molusco a los depredadores. Estudios realizados en Colombia sobre *C. pica* demuestran que esta especie en el Caribe continental colombiano hay preferencia de este molusco sobre las rocas sedimentarias bioclásticas consolidadas, las cuales favorecen una mayor densidad poblacional que las rocas sedimentarias litoclásticas y las metamórficas. Según el estudio, este hecho puede deberse a la forma cómo se erosionan las rocas calcáreas por acción de los vientos, el oleaje y bioerosión, lo que conlleva a una textura más rugosa con fisuras que ayudan al molusco para resguardo, sombra y humedad. El burgao es una especie herbívora que gusta de alimentarse de noche y en las primeras horas de la mañana, el resto del día el animal presenta poca actividad. En cuanto a su reproducción, *C. pica* es una especie dioica; no existe un órgano reproductivo para el macho, por lo

cual la fecundación es externa. Tampoco es posible distinguir hembras de machos solo con la morfología de la concha.

En Panamá, a pesar de que *C. pica* es una especie bien conocida, sobre todo en las provincias de Colón y en la Comarca Guna Yala, no existe o hay muy poca literatura por no decir nada sobre estudios de esta especie. La literatura existente en Panamá es extrapolada de países vecinos como Costa Rica y Colombia. Se carece de datos estadísticos de la cantidad de moluscos de esta especie que son recolectados. Sin embargo, este recurso es altamente consumido y recolectado por pescadores de Isla Grande, Buena Ventura, Miramar y María Chiquita en Colón, así como en Los Cayos Holandeses, Narganá, Playon Chico y otras islas de la Comarca Guna Yala.

Los recolectores de burgao equipados con lámparas o linternas de mano recogen los caracoles que están pegados a las rocas alimentándose durante la noche. Algunos recolectores prefieren salir durante los días de luna llena ya que la recolección se hace más fácil, pues no necesitan de lámparas de mano. Es interesante acotar que tanto en Guna Yala como en Colón los patrones o la forma recolectar este molusco es la misma. Información recopilada por el autor en los puntos arriba mencionados.

Murícidos

Este grupo corresponde a gasterópodos con conchas muy ornamentadas a maneras de espinas, el grupo es considerado caracoles depredadores, ya que se alimentan de otros moluscos, y de sus congéneres. Son animales muy activos y habitan aguas poco profundas. Dentro del grupo el puyudo (*Muricanthus radix*) que vive en el litoral rocoso del pacífico es altamente apreciado y apetecido por los recolectores. En la Playa de Veracruz en el corregimiento de Arraiján, se puede observar durante las mareas bajas a familias enteras dedicarse a la recolección de este caracol, el cual extraen simplemente levantando rocas. Al concluir una faena los recolectores se retiran de la playa con cubos llenos de puyudos. Este molusco tiene un uso doméstico y en algunas ocasiones la carne es vendida a los restaurantes de la zona para hacer ceviches mixtos (camarones, pescados y caracoles). Las redes de arrastres de bolicheros y camareros en el Pacífico, no solamente atrapan peces y camarones, sino también moluscos como es el caso del caracol piña (*Hexaplex brasica*) y el caracol rosado (*Hexaplex erythrostomus*), ambos representantes de los Murícidos, que habitan fondos rocosos y rara vez se les puede encontrar en la zona intermareal.

En cuanto al Caribe panameño, en la actualidad los representantes

de caracoles de los Murícidos no son consumidos. Sin embargo, en comunicación personal con el arqueólogo Thomas Wake, en el Sitio Drago es común encontrar en los basureros arqueológicos especímenes del caracol *Phyllonotus pomun* (roca antillana), el cual presumiblemente por la abundancia era consumido por los indígenas. De hecho, en otras regiones del Caribe aún es muy apreciado y tiene un uso doméstico, se come solo hervido y con sal. Las conchas de estos moluscos son empleadas como objetos decorativos, ya sea solo la concha o se fabrican bellos objetos con formas de animales.

¿Y qué otros caracoles están siendo aprovechados?

Generalmente, lo que más llama la atención a los recolectores de conchas o moluscos es la abundancia y el tamaño. En este sentido podemos mencionar en cuanto al tamaño a *Turbinella angulata* (concha caballo, caracol tomburro), un gasterópodo que puede alcanzar en estado natural hasta 14 pulgadas de largo, tiene una concha muy robusta y fuerte. La *Turbinella* habita en fondos limo-arenoso, en manglares y pastos marinos, también se le puede encontrar en la zona litoral hasta 25 m de profundidad.

Para los pescadores es un plato exquisito y apreciado, ya que por su tamaño, recolectar dos o tres de estos caracoles provee suficiente carne para una familia. La manera de recolectarlo a veces es muy sencilla, solo basta con recorrer los sitios con pastos marinos y zonas lagunares bordeadas por manglares, en otras ocasiones se requiere usar máscaras y chapaletas para recolectarlo en zonas más profundas.

Por considerarse un caracol depredador cumple una función importante al mantener el equilibrio en la cadena trófica, su pesca indiscriminada pone en riesgo este balance. Es muy poco lo que en Panamá se conoce de este gasterópodo, no hay datos sobre las poblaciones, tiempo de vida (longevidad), o sus periodos reproductivos. Otros usos que se le da: la concha se vende como objeto decorativo, ya que la parte frontal del caracol tiene un bello color crema a blanquecino muy brillante, lo cual lo hace muy llamativo.

Existen otros caracoles grandes que están siendo recolectados o pescados actualmente en el Caribe panameño como por ejemplo: *Melongena melongena* (concha corona), *Cassis tuberosa* (casco real), *Cassis madagascariensis* (concha emperador), y *Charonia tritonis* (caracol trompeta). No solo se usan como alimentos, también en el caso de *Cassis* son conchas muy apreciadas por joyeros para realizar camafeos. Los indígenas Gunas usan la *Charonia* para hacer instrumentos de viento,

a manera de cuerno o trompetas de aquí el nombre común.

BAJO ESTE ESCENARIO: QUÉ PAPEL JUEGAN LOS BIVALVOS

Como hemos presentado en los antecedentes históricos, los moluscos bivalvos han jugado un papel protagónico en la alimentación de varias culturas, principalmente, por el hecho de concentrarse estos moluscos en grandes poblaciones. Muestra de esto lo podemos observar en los concheros o basureros arqueológicos tanto en el Pacífico como los del Caribe de Panamá y otras latitudes.

Los grupos mejor aprovechados de moluscos bivalvos lo constituyen sin duda los Veneridos, grupo que encierra varias especies como *Chione*, *Protothaca*, *Periglypta*, *Megapitaria*, entre otras. Estas almejas se les pueden encontrar en fondos areno-rocosos. Son más comunes y abundantes en términos generales en el Pacífico, y es muy frecuente observar recolectores durante las mareas bajas en playas del sector oeste de Panamá como por ejemplo: Bique y El Chumical.

Los pescadores utilizan cuchillos viejos, machetes y en algunos casos fabrican objetos metálicos a manera de varillas para, con esto, hurgar el sedimento y extraer las almejas que depositan en pequeños cubos. El producto es utilizado para consumo local, pero también es una valiosa fuente de ingresos para las familias en estas zonas, ya que intermediarios compran las almejas que luego son vendidas a compañías empacadoras y a restaurantes en la capital.

No solo en las playas arriba mencionadas se dedican a extraer estos Veneridos, en casi toda la costa pacífica panameña sucede de la misma forma y con iguales fines. Algunos indígenas de la etnia Guna aprovechan las conchas de estos moluscos y fabrican hermosos adornos, figurillas y cuanto se les ocurra, siendo muy creativos, y posteriormente los venden en tiendas improvisadas en las playas a turistas extranjeros y nacionales.

Otro grupo de moluscos bivalvos que merece atención son los Árcidos, de aquí podemos mencionar *Anadara tuberculosa* (concha prieta), y *Grandiarca grandis* (casco de burro).

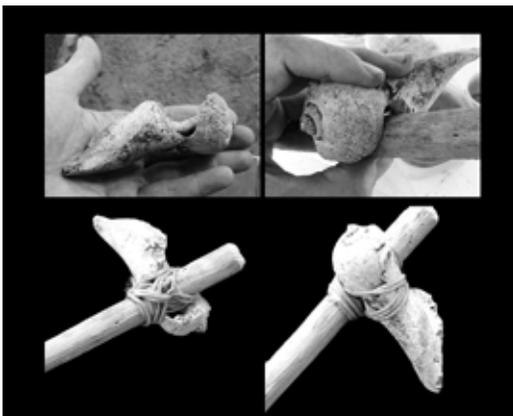
Hacia el sector Oeste del Golfo de Panamá está localizada la Bahía de Chame, que es un área rica en manglares. Los habitantes de esta región se dedican a la extracción de mangle para la producción de carbón. Un beneficio extra que les ofrece el manglar es la recolección de concha negra (*Anadara tuberculosa*). La concha negra es una de las especies de moluscos de importancia comercial cuyas poblaciones son abundantes

en los manglares del Pacífico centroamericano y la misma es explotada de manera regular en países como Colombia, Costa Rica, Nicaragua y Panamá. Este bivalvo habita en sedimento fino, entre las raíces del mangle *Rhizophora* spp, el cual le proporciona un hábitat favorable como refugio y alimento.

Durante la marea baja se forman pequeñas pozas y canales que son aprovechados por *Anadara* y otros organismos para evitar la desecación. Este fenómeno es bien conocido por los recolectores de concha negra, quienes extraen de entre las raíces del manglar las conchas. Un trabajo de por sí riesgoso y difícil, ya que tienen que introducir la mano en el fango hasta el codo en muchos casos, soportar los mosquitos y las chitras que están por miles en los manglares. Sin embargo, actualmente en nuestro país no existe un documento o norma que regule la extracción descontrolada de este recurso. En estudios realizados para esta especie en el Golfo de Montijo se estimó que en algunos sitios las tallas promedios de los individuos capturados estaba por debajo de la norma establecida por la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y Agricultura (FAO por sus siglas en inglés), que es de 47milímetros. Lo cual pone en riesgo este recurso.

Por otro lado, es aplaudido el hecho de que los recolectores o concheros como se hacen llamar, por lo menos, en zonas como puerto Pedregal, en Chiriquí están tomando conciencia del riesgo de perder este valioso recurso. Para ello, han sido capacitados por grupos organizados como la Fundación Mar Viva.

No obstante, se requiere de mayores esfuerzos no solo de la empresa privada, sino de las autoridades de gobierno y universidades para que este molusco no llegue al colapso.



Reconstrucción de lo que pudo ser un azadón utilizando la concha manopla (*Melongena melongena*) por indígenas. Sitio Drago, Bocas del Toro. Cortesía de Douglas R. Doughty profesor del Instituto de Ecología y Conservación, USA.

Los recolectores de concha negra y casco de burro son muy distintivos, ya que colocan sus puestos de venta a orillas de la carretera interamericana, así nos encontraremos con ellos en el área de Chame y posteriormente llegando a Chiriquí en las comarcas Ngäbe-Buglé.

¿Qué otros aspectos de la vida del hombre se ven involucrados los moluscos?

Hasta el momento hemos visto y aprendido la importancia de los moluscos como fuente de alimentación y, en algunos casos, su uso como objetos decorativos y de bisutería.

En la antigüedad, culturas ancestrales como Los Mochica y Sicán en Perú solo por mencionar algunos, hacían uso de conchas de *Conus fergusonii* y *Spondylus princeps* para adornar sus deidades (dioses). Se han encontrado obeliscos tallados con representaciones de la concha de *Spondylus*, y se piensa que su uso en estas culturas estaba destinado exclusivamente a personajes de alta jerarquía. Es interesante acotar, que estos caracoles representaron un concepto mítico, religioso y hasta sexual. En este caso, el carácter sagrado de *Spondylus* se vincula con la fertilidad, la cual se asocia a la morfología de los bivalvos y por ende a la feminidad. Por otro lado, también relacionaron la masculinidad con grandes gasterópodos como *Strombus* y *Conus* símbolos de virilidad.

En Panamá, el uso de conchas de *Spondylus* y *Conus* por parte de las diversas culturas precolombinas fueron distintas, estos grupos indígenas realizaron hermosísimos ajuares con conchas labradas de *Spondylus*, pecheras, figurillas de animales como ranas, lagartos y otros. Se presume que en el caso de la concha de *Conus* estas se trabajaron para usar como copas.

Como dato curioso, el cronista español Fernando de Oviedo, en una de sus notas relata: “*Indios de Cueva...andan desnudos, y en su miembro viril un caracol de pescado ó un cañuto de madera, é los testigos de fuera*”.

Se puede interpretar el uso conchas de conos, a manera de cubre penes por parte de los indígenas. Apreciación que también es compartida y difundida por el reconocido arqueólogo Richard Cooke.

CONSIDERACIONES FINALES

Los moluscos han sido un recurso alimentario desde tiempo antiguos. El hombre aprendió a recolectar y sacar provecho del recurso, pero el descontrol y la sobre pesca han llevado a varias especies a disminuir sus poblaciones, como el caso de *Lobatus* y *Cittarium*. Tanto es así, que son

uno de los pocos moluscos incluidos en listas internacionales especiales para su protección y manejo. Por otro lado, los hábitats naturales están siendo amenazados y destruidos rápidamente. El caso de *Cittarium pica*, que no cuenta con estudios en Panamá, es más peligroso, ya que muchos de los sitios habituales donde vive o habita este molusco en la Provincia de Colón están siendo vendidos para dar paso a gigantescas construcciones de cadenas hoteleras. En cuanto a Guna Yala, la sobrepesca puede ser un factor de riesgo, ya que para satisfacer el apetito de miles de turistas que visitan las hermosas y paradisíacas islas de la comarca, se extraen cada vez más y más caracoles sin importar el grado de madurez del animal, poniendo en aprietos las poblaciones futuras de estos moluscos. Se debe revisar la actual veda (1 marzo al 30 mayo de cada año) decretada por el Congreso General Guna, para la comarca e incluir otras especies marinas, con el fin de proteger otros recursos entre estos los moluscos.

Existen más de tres mil especies de moluscos en la República de Panamá, pero de estos solo un puñado conocemos, en este capítulo solo hemos aprendido un poco de los más representativos.

Los moluscos son excelentes como biomarcadores de contaminación, tienen uso en la medicina, como el caso de los Conidos, Terebras y Turridos que están provistos con glándulas de venenos, de los que ya existen investigaciones en otros países, sobre el uso de analgésicos, pero en Panamá carecemos de estudios. También la industria cosmetológica se podría beneficiar en Panamá, ya que los moluscos tienen glándulas regeneradoras.

RECOMENDACIONES

- Estimular la investigación sobre las especies de moluscos de importancia comercial en Panamá.
- Cuando se decreta una veda esta debe ir acompañada de un seguimiento por parte de las autoridades, para dar fe de lo establecido.
- Se necesita más funcionarios especializados en malacología u áreas afines de la ARAP o ANAM, que monitoreen o estén vigilantes de las comunidades donde se extraen recursos marinos.
- Alentar a las comunidades de zonas costeras o estuarinas a crear granjas o cooperativas sostenibles enfocadas en recursos pesqueros, como por ejemplo, los moluscos.

Bibliografía sugerida

- Avilés, M. C. (2007). Catálogo de moluscos gasterópodos actuales y fósiles de la República de Panamá. Museo de Malacología, Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Universidad de Panamá.
- Camargo, M. (1983). La pesquería de perlas y conchas madreperla en Panamá. *Revista Lotería*, (326-327).
- Cipriani, R., Guzman, H. M., Vega, A. J., & Lopez, M. (2008). Population assessment of the conch *Strombus galeatus* (Gastropoda, Strombidae) in Pacific Panama. *Journal of Shellfish Research*, 27(4), 889-896.
- Cooke, R., Herrera, L. A. S., & Carvajal, D. R. (2003). Los pueblos indígenas de Panamá durante el siglo XVI: transformaciones sociales y culturales. *Mesoamérica*, 24(45), 1-34.
- Martín, J. G., & Rodríguez, F. (2006). Los Moluscos Marinos de Panamá Viejo. Selectividad de Recursos desde una Perspectiva de Larga Duración. *Canto Rodado*, 1, 85100.
- Mellado, M. E. (2010). Buscando las perlas: Aproximación al fenómeno del turismo como proceso social y cultural en el archipiélago de Las Perlas, Panamá. *Canto Rodado: Revista especializada en patrimonio*, (5), 145-184.
- Theile, S. T. E. P. H. A. N. I. E. (2005). Status of the queen conch *Strombus gigas* stocks, management and trade in the Caribbean: A CITES review. In *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* (Vol. 56, pp. 675-695).



Glosario

ANTROPOGÉNICO: que es de origen humano o provocado por la acción humana.

ANDESITA: roca volcánica usualmente gris, más o menos rica en cristales de plagioclasa y con cantidades variables de minerales ferromagnesianos. Comúnmente posee piroxenos, tanto en la matriz como en fenocristales.

ANDESITA BASÁLTICA: roca volcánica con plagioclasa como mineral esencial.

ALUVIÓN: acumulación de tierra producida por una corriente de agua o sus desbordamientos.

BENTOS: organismos que viven adheridos o sueltos en el fondo de ríos, lagos o mares.

BIODIVERSIDAD: variabilidad entre los organismos vivos de toda procedencia, incluidos los terrestres y los acuáticos, así como los complejos ecológicos de los cuales forman parte.

BIOESTRATIGRAFÍA: técnica que estudia la distribución de los fósiles presentes en los

diferentes estratos geológicos de un sitio determinado.

BLUE CARBON: Blue Carbon es una iniciativa propuesta por el Programa Ambiental de la Naciones Unidas que busca fomentar una alianza mundial para un mejor manejo de los sistemas costero-litorales a manera de garantizar su capacidad de secuestro y almacenaje de carbono, así como sus funciones ecosistémicas ante el cambio climático. UNEP 2011.

CARNÍVORO: animal que se alimenta de carne.

CARROÑERO: animal que se alimenta de animales que encuentra muertos.

CONSERVACIÓN: es una actividad positiva que incluye la preservación, el mantenimiento, el uso sostenible, la restauración y el mejoramiento de ambiente natural.

CUTÍCULA: cubierta protectora orgánica no celular, secretada por la epidermis.

ECOFISIOLOGÍA: estudio de las adaptaciones fisiológicas de los organismos a un hábitat o a una condición ambiental determinada.

ECOSISTEMA: complejo dinámico de comunidades de plantas, animales y microorganismos y el ambiente abiótico con el que interactúan y forman una unidad funcional.

ECOTONO: zona de transición entre comunidades vegetales.

ESPECIACIÓN: proceso de formación de nuevas especies biológicas, a partir de una sola población.

ESTOMA: poro de las hojas de las plantas por el cual transpiran, pasando vapor de agua a la atmosfera.

ESTRATIGRAFÍA: estudio de los datos de origen y la secuencia de las rocas.

FALLA GEOLÓGICA: fractura superficial de la corteza terrestre debido a movimientos de las placas tectónicas.

FALLA TECTÓNICA: ruptura en las rocas con desplazamiento detectable, a causa del movimiento de las placas tectónicas.

FAUNA: conjunto de todas las especies de animales en un área determinada.

FISIONOMÍA: carácter morfológico de un tipo de vegetación o ecosistema,

según la forma de crecimiento predominante.

FÓSIL: restos mineralizados de un organismo desaparecido hace mucho tiempo.

GEOMORFOLOGÍA: rama de la geografía o la geología que estudia, describe y explica las formas del relieve terrestre.

GONOPORO: salida del aparato reproductor por donde pasan los gametos.

HÁBITAT: ambiente en el cual vive un organismo. Comprende los recursos y las condiciones presentes en una zona determinada que permiten su presencia, supervivencia y reproducción.

HERBÍVORO: animal que se alimenta de plantas.

HIDROLOGÍA: ciencia que estudia las aguas de la geósfera, sus formas de existencia, su circulación y distribución en el planeta, sus propiedades físicas y químicas, la correspondencia que existe entre ellas y el medio ambiente y sus variaciones debidas a la actividad de la civilización.

ISTMO: puente terrestre que conecta dos grandes masas de tierra.

ÍGNEAS: conjunto de rocas que se han formado directamente a partir del enfriamiento de un magma. Si se solidifica en profundidades es plutónica

o intrusiva, y si lo hace en superficie, volcánica.

INTRUSIÓN: una gran masa de roca que se forma bajo tierra cuando se inyecta magma y después se enfría lentamente y se solidifica.

LAVA: magma interior que aflora sobre superficie terrestre.

LITOLOGÍA: parte de la geología que estudia las características generales, la constitución y la textura de los estratos geológicos.

LITOSFERA: capa exterior y rígida de la Tierra, compuesta por la corteza y el manto superior.

M.A: abreviatura usada para definir la duración de un intervalo de tiempo geológico.

MA o MYS: son abreviaciones de una unidad de tiempo muy usadas en geología y paleontología, equivalente a un millón de años.

MANTO: la capa de la Tierra comprendida entre la corteza y el núcleo externo. Incluye el manto superior y el manto inferior.

MAGMA: mezcla usualmente silicatada, fundida, compuesta de óxidos y elementos volátiles que se encuentra en las zonas más profundas de la corteza terrestre. Puede ascender a la superficie o quedar aprisionada por movimientos de la corteza.

MUDA: desprendimiento de toda la cubierta externa de un organismo o de parte de ella; en los artrópodos, cambio periódico de exoesqueleto que permite el aumento del tamaño.

NEÓGENO: periodo del Terciario inferior, que incluye las épocas del Mioceno y Plioceno.

NEOLÍTICO: época durante la cual los seres humanos empezaron a domesticar animales y cultivar la tierra.

NICHO ECOLÓGICO: hábitat compartido por varias especies.

NUTRIENTES: elementos químicos esenciales para la vida. Por ejemplo: carbono, el oxígeno, el nitrógeno, el azufre, el fósforo, el magnesio y el potasio.

OMNÍVORO: ser vivo que se alimenta de plantas y animales.

OROGRAFÍA: parte de la geografía física que describe el relieve, en este caso la orografía describe los montes, las montañas. Conjunto de montes de una región, país, etc.

OTOLITO: material sólido que se encuentra en el sistema vestibular en muchos organismos; estructura calcárea que se encuentra en el oído interno de los peces.

PALEOLÍTICO: época geológica caracterizada por la aparición del ser humano y su uso de herramientas de piedra.

PALEONTOLOGÍA: estudio de los seres que pertenecieron a otras épocas geológicas.

PALINOLOGÍA: estudio de las relaciones del polen y las esporas con sus condiciones físicas, ambientales y ecológicas, en determinado espacio y época.

PENÍNSULA: extensión de tierra rodeada de agua por todas partes, excepto por una zona estrecha con la que se une a otro territorio mayor.

PIROCLASTO: fragmento de roca volcánica producto de una explosión (erupción volcánica).

PLANCTON: conjunto de diminutos seres vivos, plantas (fitoplancton) o animales (zooplancton), que habitan en suspensión tanto en aguas dulces como de mar.

PLEAMAR: nivel más alto alcanzado por el mar al culminar el flujo de marea alta.

PREDADOR: organismo que se alimenta de otros seres vivos.

QUELÍCERO: primer par de apéndices en los cangrejos, arañas de mar y arácnidos; habitualmente adopta la forma de pinzas o colmillos.

QUITINA: polisacárido rígido y resistente que contiene nitrógeno, presente en el exoesqueleto de los artrópodos u otras estructuras superficiales de muchos invertebrados, y también en las paredes celulares de los hongos.

REPRODUCCIÓN ASEXUAL: cualquier proceso reproductor, como la gemación o la división de una célula o de un organismo en dos o más partes aproximadamente iguales, en que no interviene la unión de gametos.

REPRODUCCIÓN SEXUAL: reproducción en que intervienen la meiosis y fecundación.

ROCA MAGMÁTICA: roca que se forma cuando el magma se enfría y se solidifica.

ROCA METAMÓRFICA: roca resultante de la modificación de la presión y temperatura de rocas ígneas y de rocas sedimentarias.

ROCA SEDIMENTARIA: roca que se forma por la acumulación de sedimentos que, sometidos a procesos físicos y químicos, resultan en un material compacto y consolidado. Pueden formarse a orillas de los ríos, en el fondo de barrancos, valles, lagos y mares. Se hallan dispuestas formando capas o estratos.

SEDIMENTOS: fragmentos de rocas o restos de plantas o animales depositados en el fondo de ríos, lagos u océanos por el agua, el viento o el hielo.

SUSTRATO: lugar o soporte que sirve de asiento a un organismo fijo.

TAXÓN: unidad de clasificación taxonómica a la cual se asignan los organismos.

TAXONOMÍA: estudio de los principios de la clasificación científica. Ordenación y denominación de los organismos.

TERMOCLINA: zona de disminución gradual de la temperatura entre el agua superficial más caliente y el agua profunda más fría, en un lago, rebalse mar u océano.

TERREMOTO: liberación de energía y vibración repentina y violenta de la Tierra que generalmente se produce en los extremos de las placas tectónicas.

TRADE-OFF: el principio “trade-off” (en inglés) esta aplicado ampliamente en la ecología para describir los beneficios y perjuicios que involucran la suma de adaptaciones a una condición dada; un par de características o capacidades, la mejora de uno de los cuales disminuye necesariamente la otra. Un ejemplo sencillo sería un árbol que crece muy alto recibe beneficios de más luz pero si crece demasiado corre un riesgo mayor de caer en fuertes vientos. En este ejemplo, el “trade-off” es entre luz y resistencia estructural, lo que permite la sobrevivencia de una gran variedad de alturas diferentes de árboles y por lo tanto, la promoción de la biodiversidad.

TURBIDITA: sedimentos transportados y depositados por una corriente marina generada por la inestabilidad en la distribución de densidad del flujo de agua debida al contenido irregular de sedimento en suspensión.

VEDA: periodo legal durante el cual se prohíbe la caza o extracción de una determinada especie.

VETA: fractura que corta las rocas y que se encuentra rellena por algún mineral.

VIENTOS ALISIOS: vientos dominantes y persistentes que soplan generalmente de norte a este en el hemisferio norte y de sur a este en el hemisferio sur.



Indice

A

Acanthaster 40
Acmea 56
Acropora 42
Acrosticum aureum 91
Agaricia 43
Agaricia tenuifolia 116
Alpheus 118
Americardia 55
Amphitecna latifolia 91
Anacardiaceae 97
Anacardium excelsum 86
Anadara 56, 60, 62
Anadara tuberculosa 95, 149
Annona glabra 91
Anomia peruviana 62
Anomura 105, 106, 111
Anthilophos gaudens 55
Aratus pisonii 113, 118
Arca pacifica 56
Árcidos 31
Argopecten 56, 141
Arothron 40
Artrópodos 103
Astianax 128
Astronotus ocellatus 128
Atya 115, 117
Atyidos 115
Avicenia 90

bicolor 90
germinans 90, 94

B

Barbatia 55
Bignoniaceae 93
Braquiura 105, 106
Brycon argenteus 128
Buccínidos 31, 39
Bursera simarouba 85

C

Cadulus 55
Caesalpineaceae 97
Calappa 107
Callinectes 115
Camposperma panamensis 97
Canavalia rosea 88
Cancellaria albida 62
Cancellaria cancellata 31
Cancellaria erosa 31
Capparis 86
Carácidos 128
Carángidos 128
Carapa guianensi 91, 97
Cardisoma 118
 armatum 115
 ghunomi 115
Cardisoma crassum 95

Carideos 106
Casídidos 39
Cassidulina corbyi 22
Cassis 32, 148
 madagascariensis 148
 tuberosa 148
Cavolina 55
Charonia tritonis 148
Chione 55, 56, 141, 149
Chione pailasana 31
Chionine 32, 35
Chiton 38
Cibicides culebraensis 22
Cichla ocellaris 128
Cíclidos 128
Cirrípedos 62
Cittarium 69, 146, 151
 pica 69, 146, 147, 152
Clathrodrilla 60
Cocoloba uvifera 88
Cocos nucifera 88
Colossoma 128, 129
Columbélidos 31, 37
Conocarpus 90
 erectus 90, 94
Conus 151
 fergusoni 151
Conus ermineus 31
Conus scalaris 62
Coraliofilinios 39
Corbúlidos 35, 38
Cordia alliodora 86
Cosmioconcha redheri 55
Crassinella 62
Crassostrea virginica 34
Crepidula 62
Crepidula aculeata 56
Crinum erubescens 94

Crucibulum scutellatum 56
Crucibulum spinosum 56
Crustáceos 103
Cryobalanus icaco 88
Cupuladria 33, 34
cupuládridos 32, 34
Cyprinus carpio 128

D

Dalbergia brownei 89, 91
Decápodos 105, 106, 107, 108,
 111
Dendostrea frons 76
Diodora 56
Diodora saturnalis 56
Donácidos 38

E

Eburnea 35
Emerita analoga 113
Eritrínidos 128
escolopácidos 95
Eucidaris 56, 62
Eufausiacideos 105
Eupleura 32
 pectinata 31
 thompsoni 31
Euvola 32
Euvola perulus 56

F

Fasciolarinae 37
foraminíferos bentónicos 33

G

Gecarcínidos 113
Gecarcinus 118
Geograpsus lividus 113

Gliricidia sepium 89
Glycymeris inaequalis 56
Goniopsis 118
 cruentata 113
 pulchra 113
Grandiarca grandis 95, 141, 149
Grapsidos 113
Guazuma ulmifolia 89

H

Harpa crenata 31
Hertleinia 31
Hesperisternia 32
Hexaplex 141
 brasica 147
 erythrostomus 147
Himmenocalis littoralis 94

I

Ipomoea pes-caprae 88

J

Jenneria 32

L

Laevicardium 55
Laguncularia 90
 racemosa 90, 94
Leochlamys 32
Litopenaeus 117, 130
 occidentali 117
 stylirostris 117
 vannamei 117, 130
Litorinas 37
Littorinidos 37
Lobatus 142, 145, 151
 costatus 145
 galeatus 145, 146

gigas 142, 143, 144, 145, 146
 peruvianus 145, 146
 raninus 145

Lucinisca nuttalli 56
Luciploma panamensis 60
Luehea semannii 86
Lutjanidae 137
Lutjánidos 123, 125, 128
Lyrocardium 55

M

Macrobrachium 117, 130
 amazonicum 133
 rosenbergii 130, 133
 tenellum 133
Macrocallista traftoni 60
Macrocypraea cervus 31
Macrocypraea zebra 31
Macroeloma trispinosum 104
Macron 32
Macruras 105, 106, 111
Mactra 55, 56
Malea ringens 31, 60
Megalops atlanticus 128
Megapitaria 141, 149
Melongena melongena 148, 150
Millepora 43
Mithraculus forcep 112
Mithrax 116
Monachus tropicalis 43
Montricardia arborescens 91
Mora oleifera 91
Morinda citrifolia 86
Muracypraea 35
Murex recurvirostris 60
Muricanthus radix 147
Murícidos 32, 39
Muricopsis zeteki 32

N

Nasáridos 37
 Natantia 105
Natica 56
Neorapana 32
Nicema 31
Nodipecten 32
Noetia reversa 60
Northia 31
Nucula 55

O

Ocenebrine 37
Ocypode 116, 118
 cuadrata 113
 gaudichaudi 113
Oliva polpasta 60
Oliva splendidula 62
Oreochromis 128
 niloticus 134
Ostrea 60

P

Pagurus 109
 Palaemonidos 115
Palaeopalaemon newberry 105
Palicurea 86
Panilurus 116, 126
 argus 114, 126, 137
 gracilis 116, 126
 penicillatus 116
Pecten 60
 Pectínidos 38
Pelliciera rhizophorae 89, 90
 Penaeidos 106
Periclimenes 104
Periglypta 149

Peristerninae 37
Persististrombus 32
Persististrombus granulatus 31
Phos cf. fusoides 55
Phos veraguensis 60
Phyllonotus pomun 148
Pinctada 141
 imbricata 141, 143
 mazatlanica 141
Pinna 56
Pitar 60
Pithecellobium unguiscati 89
Placuanomia panamensis 60
Planulina charapotoensa 22
 PLEURONECTIFORMES 127
Plumeria alba 86
 Poecílicos 128
 Porcelánidos 104, 106
Porites 42
 Portúnidos 109
Prioria copaifera 97
Procyon 95
 cancrivorus 95
 lotor 95
Protothaca 149
Prunum woldringei 55
Pseudobomax septenatum 85
Pseudotelfúsidos 113
Pterocarpus officinalis 91, 97
Pterorytis 32
Ptychophallus 117
 kuna 117
 uncinatus 117
Purpurellus 32

R

Rachycentron canadum 133
 Ranélicos 37

Rapanine 37
Reptantia 105
Rhizophora 90, 150
 harrisonii 90
 mangle 90, 93, 94
 racemosa 90

S

Saccella phyctaena 55
Scalina brunneopicta 31
Sciaénidos 125, 128
Semélidos 38
Serránidos 123
Sesarma 118
Sesármidos 109
Sesuvium portulacastrum 88
Solen 60
Spartina spartinae 88
Spathopecten 32
Sphyraena 124
Spondias purpurea 89
Spondylus 141, 151
 princeps 151
Sterculia apetala 86, 89
Stigmaulax 60
Stramonita biserialis 31
Strombina 31, 56
Strombina colpoica 56
Strombina dorsata 60
Strombina recurva 62
strombinidos 32
Strombus 142, 144, 151
 galeatus 141, 153
 pugilis 145

T

Tabebuia palustris 93
Talasínidos 115

Talipariti tilaceum 88
Tegulíneos 37
Telínidos 38
Tellina 55
Terebra armillata 62
Terminalia catappa 88
Tetraclita 56
Thespesia populnea 88
Trachypenaeus 117
Tricodactílicos 113
Turbinella 35
Turbinella angulata 148
Turritélidos 35
Turritella 34, 55
Turritella banski 56

U

Uca 111
 occidentalis 115, 116
Ucides 118
Uniola paniculata 88

V

Veneridos 32, 149

X

Xantidos 109
Xiphopenaus riveti 117



Autores de Capítulos



Aaron O'Dea

Instituto Smithsonian de Investigaciones
Tropicales
Sistema Nacional de Investigadores-SENACYT
Correspondencia: *aaronodea@gmail.com*



Anthony G. Coates

Instituto Smithsonian de Investigaciones
Tropicales
Correspondencia: *coatesag@si.edu*



Carlos De Gracia

Instituto Smithsonian de Investigaciones
Tropicales
Correspondencia: *degraciac@gmail.com*



Egbert Leigh

Instituto Smithsonian de Investigaciones
Tropicales
Correspondencia: *leighe@si.edu*



Félix Abdiel Rodríguez Mejía

Instituto Smithsonian de Investigaciones
Tropicales

Correspondencia: *felixabdiel@yahoo.com*



Gabriel Jacome

Instituto Smithsonian de Investigaciones
Tropicales

Correspondencia: *gabriel.e.jacome@gmail.com*



Geerat J. Vermeij

UC Davis Earth and Planetary Sciences

Correspondencia: *gjvermeij@ucdavis.edu*



Jorge Lezcano

Universidad de Arizona

Correspondencia: *jorgelezcano26@gmail.com*



Katie Cramer

MarineGEO, Smithsonian Institution
Visiting Scholar, Scripps Institution of
Oceanography, UCSD

Correspondencia: *katie.cramer@gmail.com*



Maritza Moya

Proyecto del Corredor Biológico
Mesoamericano del Atlántico Panameño

Correspondencia: *maritza.moya@gmail.com*



Omar R. López

Sistema Nacional de Investigadores-Senacyt
Centro de Ciencias Ambientales y Ecología
Aplicada -INDICASAT

Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales

Correspondencia: *prioria@yahoo.com*



Ricaurte L. Pacheco Tack

Universidad de Panamá, Centro regional de
Santiago

Correspondencia: *ricaurte@gmail.com*



Robert F. Stallard

Universidad de Colorado

Instituto Smithsonian de Investigaciones

Tropicales

Correspondencia: *stallard@colorado.edu*



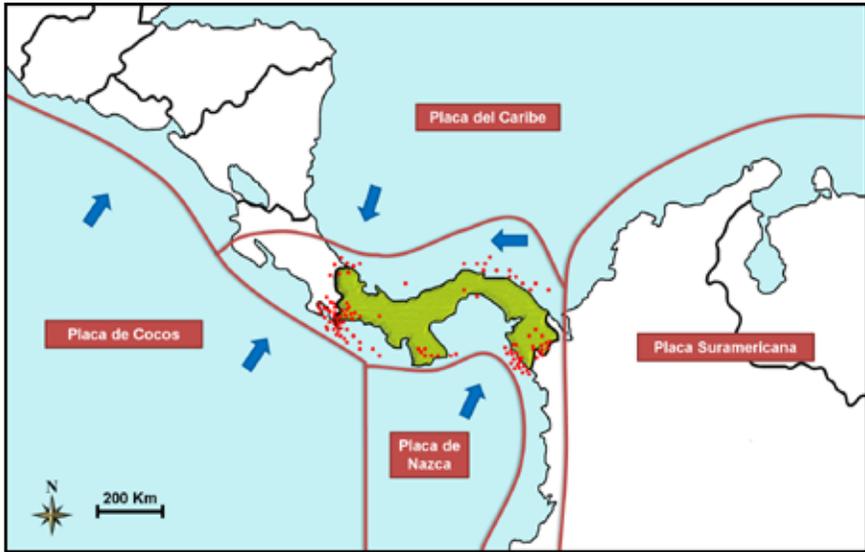
Exclusas de Gatún, ampliación del Canal de Panamá.



Rocas volcánicas (Formación Cobachón), Azuero.



Rocas volcánicas (basalto columnar) Boquete, Chiriquí.



Microplaca de Panamá y sus fronteras. Las flechas indican la dirección en la cual se mueven las placas. Los puntos rojos indican las áreas de mayor actividad sísmica en la República de Panamá.



Vista panorámica del volcán Barú.



Rocas volcánicas (andesitas El Higo, San Carlos, Panamá.



Rocas volcánicas (basalto almohadilla) Cabo Tiburón, Guna Yala.



Dr. Orangel Aguilera recolectando fósiles en isla Dedo (Finger island), Bocas del Toro, Panamá.



Isla Escudo de Veraguas, Bocas del Toro. Es un paisaje poco perturbado en el Caribe de Panamá.



Playas y cordillera en el Golfo de los Mosquitos (Caribe panameño). Este golfo se extiende desde el este de la península Valiente, pasando por la costa norte de Veraguas hasta llegar a la desembocadura del río Coclé del Norte.



El cierre del Istmo de Panamá. Interpretaciones paleogeográficas de tierra (en color verde), mares poco profundos (azul claro) y mares profundos (azul oscuro) en América Central a 22 m.a., 12 m.a., 6 m.a. y 3 m.a. La posición y la forma del arco volcánico se deriva de Coates et al. (2003, 2004), Farris et al. (2011) y Montes et al. (2012) y la forma de la tierra emergente fue interpretado por evidencia presentada en Coates et al. (2003, 2004), Kirby et al. (2008) y O’Dea et al. (2012).



Brígida Degracia (técnica de investigación en el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales) recolectando turrítelas fósiles en la Formación Gatún.



Islote en Guna Yala



Bahía de Panamá.



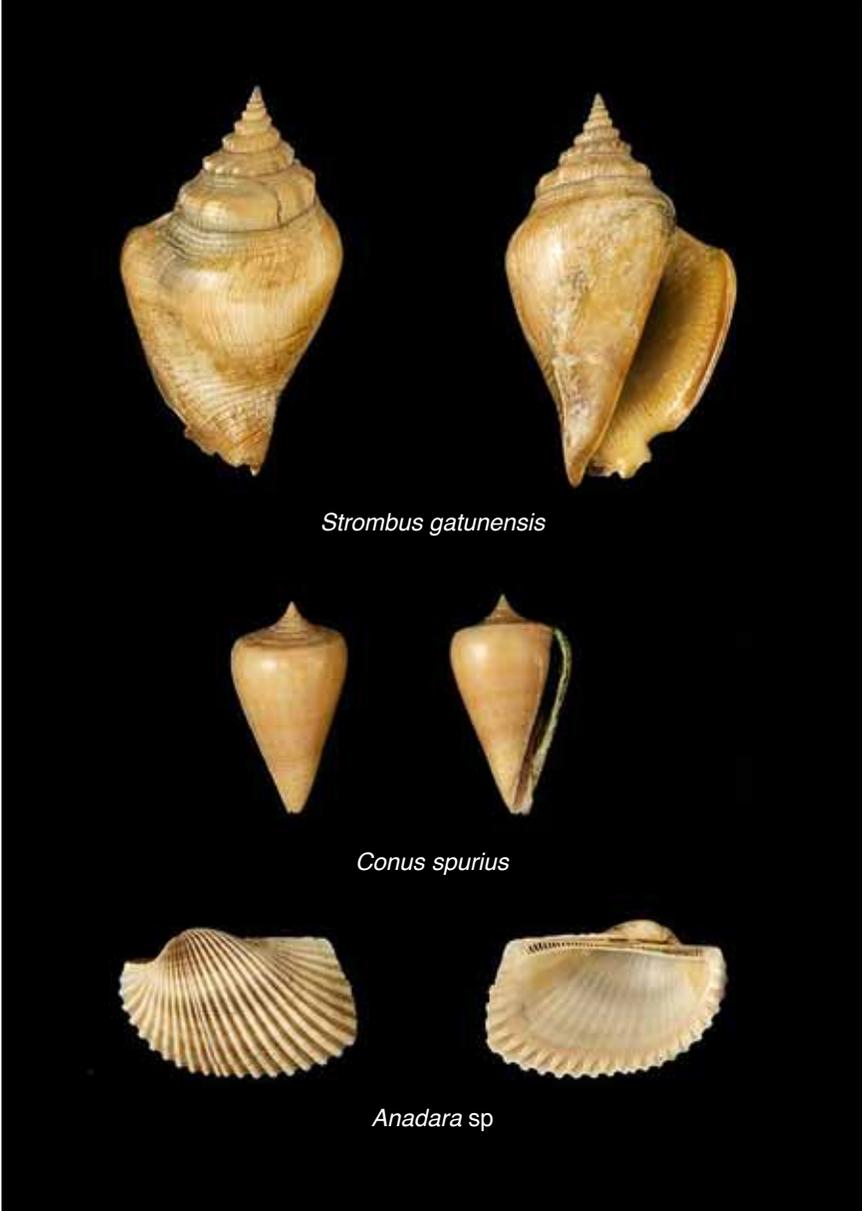
Monachus tropicalis (foca monje del Caribe, especie extinta).



Comunidad de Nargana en Guna Yala, Caribe panameño (Nótese lo densamente poblada de esta pequeña isla).



Atardecer en una de las paradisíacas islas de Guna Yala.



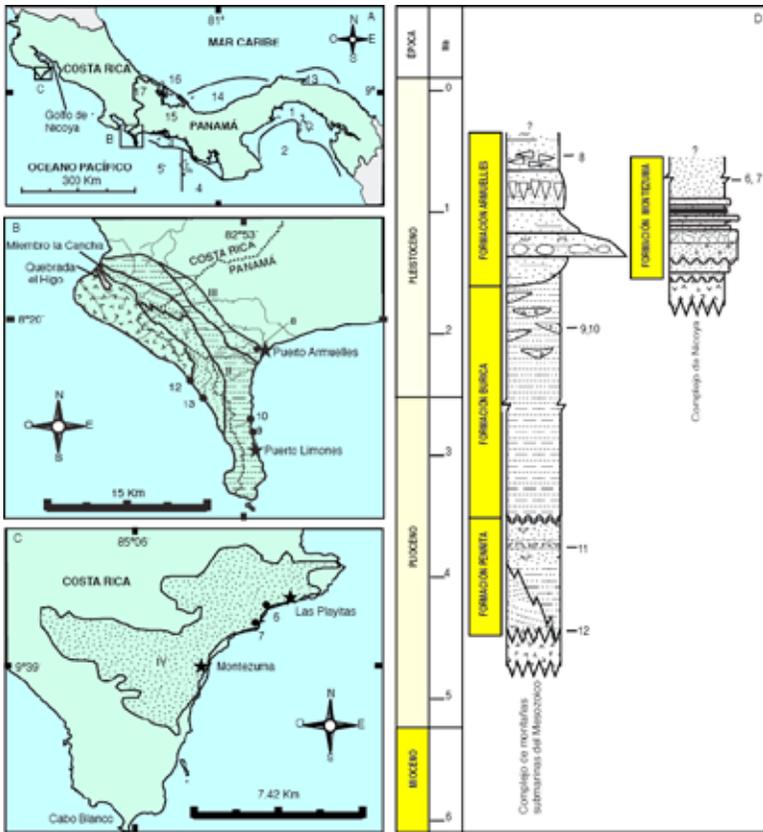
Strombus gatunensis

Conus spurius

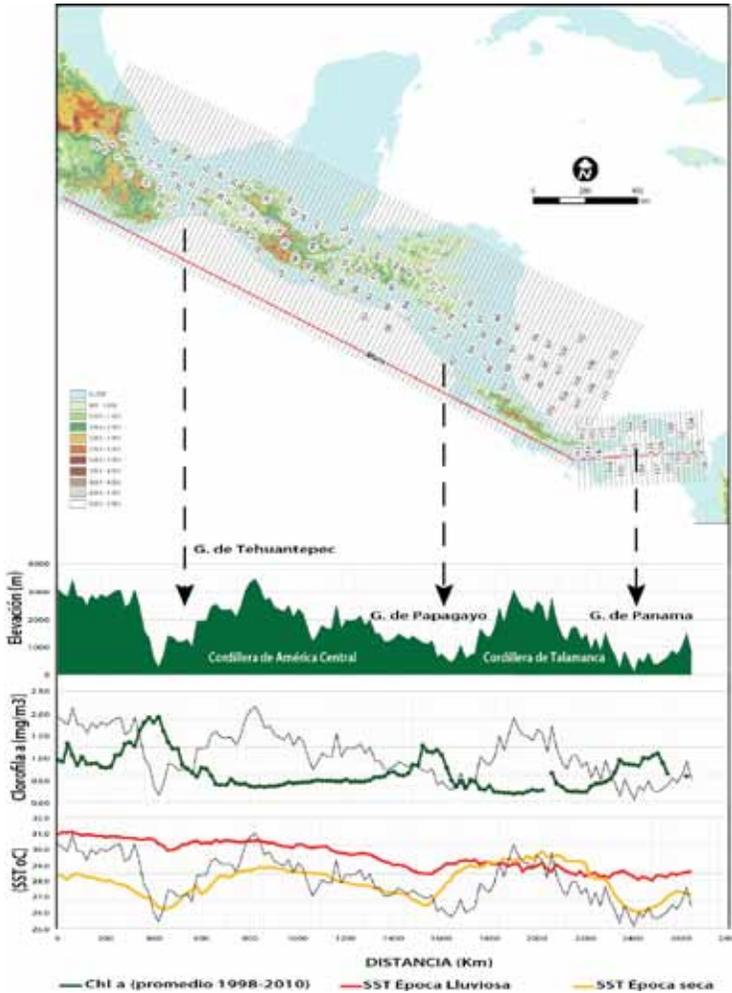
Anadara sp

Moluscos fósiles, Escudo de Veraguas.

PALEOCEANOGRAFÍA DEL PACÍFICO ESTE TROPICAL Y LA RESTRICCIÓN DEL AFLORAMIENTO EN LAS COSTAS DE PANAMÁ



Ubicación de las áreas mencionadas en este capítulo, los recuadros muestran los sitios de las localidades fósiles en las penínsulas de Nicoya y Burica. (B) Ampliación de la península Burica con la ubicación de las localidades de la Formación Peñita, Burica y Armuelles. (C) Ampliación de la parte sureste de la península Nicoya donde se encuentra las localidades de la Formación Montezuma. (D) Columnas estratigráficas de las formaciones geológicas. Formación Peñita (I), Formación Burica (II), Formación Armuelles (III), Formación Montezuma (IV). 1) Río Rabo de Puerco, 2) Quebrada Corotú, 3) Quebrada Calabazo, 4) Río la Peña, 5) Quebrada la Peñita, 6-7) Playa Cocalito (Tomado y modificado de De Gracia *et al.* 2012).



Relieve del istmo centroamericano, el cual muestra la altura de las montañas y su correlación con las condiciones oceanográficas en el Pacífico Este Tropical, modelado a lo largo de transectos en dirección noroeste - sureste. A) elevación máxima del istmo tomada a partir del punto más alto en las líneas perpendiculares dibujadas cada 20km. Están marcadas las ubicaciones relativas de los golfos de Tehuantepec, Papagayo y Panamá. B) Promedio de clorofila en las masas de agua entre los años 2001 – 2010 (2008 no incluido) para el mes de febrero a lo largo de los transectos. C) Promedio de la temperatura superficial del agua entre 2001 a 2011 (2009 no incluido). En rojo promedio para época seca y en amarillo promedio para época lluviosa. En los puntos donde la cordillera es menor a 500 m como el Golfo de Tehuantepec, el Golfo de Papagayo y el Golfo de Panamá, los vientos Alisios pueden pasar y provocan el afloramiento. Pero la cordillera de Talamanca y la cordillera Centroamericana, bloquean el paso de los vientos en la mayor parte de América Central. (Tomado y modificado de O’Dea *et al.* 2012 y De Gracia *et al.* 2012).



Depósitos de turbiditas de aproximadamente 20 km a lo largo del lado oriental de la península Burica. Evidencia de la colisión de la Dorsal Asísmica de la Placa Tectónica de Cocos con la microplaca de Panamá.



Paleontólogos recolectando moluscos fósiles en la Formación Armuelles en el río Rabo de Puerco, Puerto Armuelles, Provincia de Chiriquí, Panamá. Los afloramientos en este río solo son accesibles en época seca y tienen una antigüedad de 1.7 millones de años.

HISTORIA DEL IMPACTO HUMANO SOBRE LOS ECOSISTEMAS COSTEROS DEL CARIBE PANAMEÑO



Arrecife degradado en Buena Ventura, Costa arriba de Colón.



Arrecife con buena salud en Cayo Zapatillas, Bocas del Toro.



Vista parcial del archipiélago de Bocas del Toro.



Vista aérea de isla Colón, Bocas del Toro.

HISTORIA NATURAL DE LA VEGETACIÓN COSTERO-LITORAL DEL ISTMO DE PANAMÁ



Bejuco de playa (*Canavalia rosea*).



Espiga de la hierba avena de playa (*Uniola paniculata*).



Vista panorámica de la formación de playa (margen izquierdo) y una duna frontal estable (3 metros) en playa el Salao en Aguadulce, Coclé. En la parte anterior se observa la hierba avena de playa (*Uniola paniculata*), al fondo se aprecia la duna estabilizada, principalmente dominada por espino carbón (*Pithecellobium unguis-cati*).



Colonización por *Rizophora mangle* en un hábitat insular del Caribe panameño. (Nótese la baja estatura de los árboles.)



Vista interna de un bosque monodominante de *Prioria copaifera*, mejor conocido como “Cativo” en el área de río Balsas, Darién.



Vista interna de un bosque de *Camptosperma panamensis*, mejor conocido como “Orey” en el área de San San Pond Sak, Almirante, Bocas del Toro.



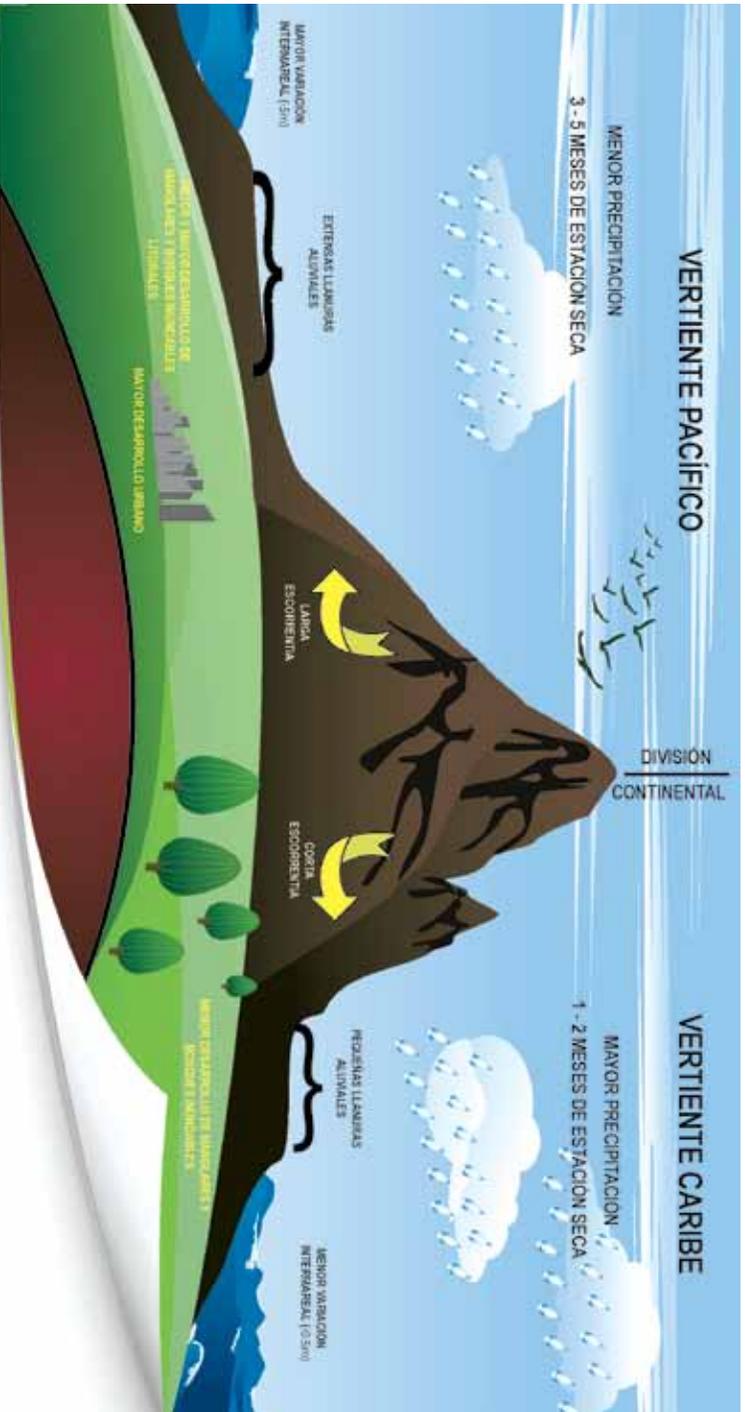
Alteración de la línea e hidrología de la playa por acción mecánica. Estas acciones repercuten en la dinámica fluvial de nuestras playas, dunas y esteros.



Bosque de Sangrillo (*Pterocarpus officinalis*) creciendo a orilla de playa en el área de Bocas del Toro.



Bosque de maglar en Guna Yala.



Representación esquemática de la asimetría geomorfológica del Istmo de Panamá y su incidencia en la disponibilidad de hábitats costeros, (llanuras aluviales) entre las costas Pacífico y Caribe.

**SIGNIFICATIVO DOMINIO DE CRUSTACÉOS DECÁPODOS
PARA PANAMÁ**



Cangrejo fantasma del género *Ocypode* spp. en playa Bucaro, Azuero.



Cangrejos en la bajamar.



Goniopsis cruentata (cangrejo rojo de manglar).



Jaiba pastelera del Caribe (*Callinectes* spp.).



Cangrejo violinista (*Uca* spp.) en su madriguera, Bocas del Toro.



Cangrejo centollo.



Langosta verde del Pacífico (*Panulirus regius*).



Cangrejo azul de manglar, recolectores de Punta Chame.



Cangrejo Halloween (*Gecarcinus quadratus*). Cangrejo terrestre distribuido a lo largo de la costa Pacífica desde México hasta Perú.

Capítulo 8

SINOPSIS DE LA PESCA ARTESANAL Y ACUICULTURA EN LA REPÚBLICA DE PANAMÁ



Pescador guna mostrando un cangrejo centollo.



Pescador artesanal en faena de pesca, Cobachon, Azuero.



Pescador artesanal en Piña (a la izquierda del observador un gran mero), Costa Abajo de Colón.



En playa Cobachon, Azuero, diversos peces son pescados.



Autoridad Marítima en la Provincia de Los Santos.



Puerto de Mensabé, Los Santos.



Cooperativa de pescadores artesanales de playa Bique, Arraiján, Panamá.



Mercado de mariscos en Río Hato, Coclé.



Pesca típica del Caribe.



Pescador artesanal y un gran pez conocido como "Dorado".



Promontorio rocoso en isla Pacheca (archipiélago de Las Perlas, Panamá) con nicho de la Virgen del Carmen, patrona de los pescadores.



El pez León (*Pterois antennata*) es un depredador invasor, que puede alterar la cadena ecológica de los arrecifes caribeños, también la pesca artesanal, recreativa y comercial. Una de las medidas que se utilizan en otras regiones del Caribe como República Dominicana (mostrado en la foto), es pescar y consumir su carne para tratar de disminuir sus poblaciones.



Desembocadura de río Indio, puerto de pescadores artesanales. Costa Abajo de Colón.



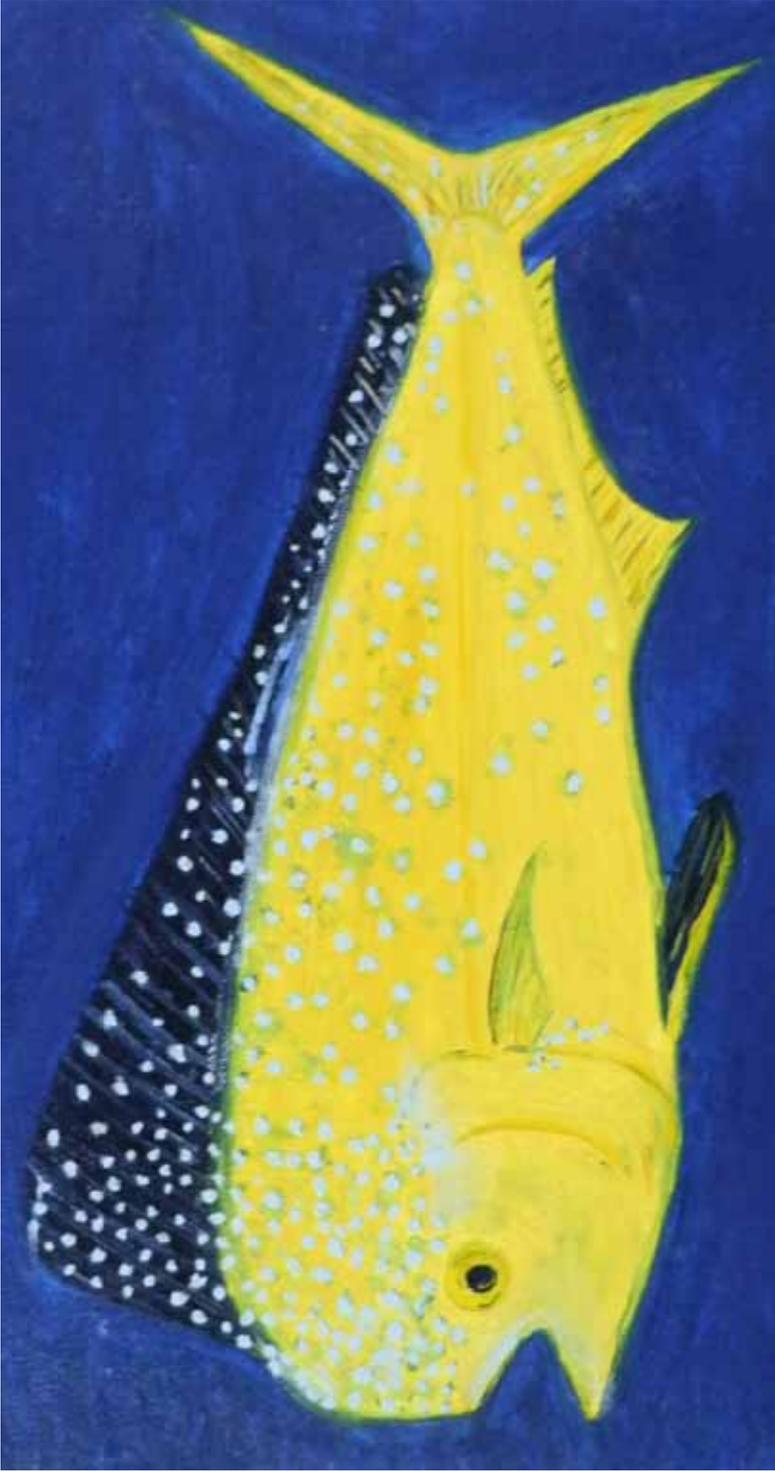
Botes palangreros en playa San Carlos, Panamá.



Pueblo de pescadores artesanales en La Esmeralda, Isla del Rey, archipiélago de Las Perlas.



Ave marina alimentándose, *Phalacrocorax* spp (óleo sobre tela).

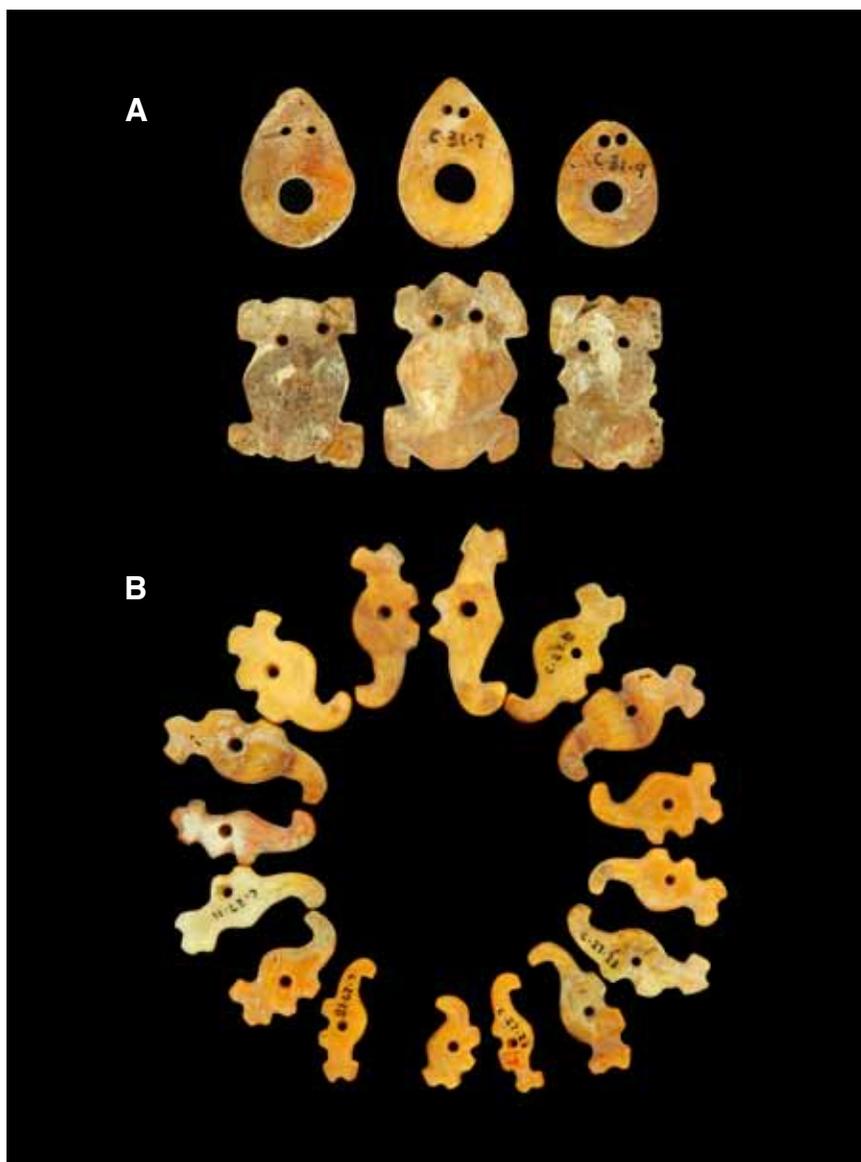


Coryphaena hippurus, (dorado, mahí mahí) una especie de pesca deportiva, comercial y también es pescado artesanalmente por intrépidos pescadores. (Óleo sobre tela).



Pescador guna. Mucha de la pesca en este sector de Panamá es de subsistencia como se muestra en la imagen.

CARACOLES Y ALMEJAS: USOS, CONSERVACIÓN Y ASPECTOS ECONÓMICOS EN PANAMÁ



Figurillas talladas en conchas de *Spondylus* por indígenas precolombinos: A) Cuentas de collar y ranitas, B) tallado en forma de lagartos.



Mujer guna preparando un plato típico con caracoles “burgao” .



Recolector de almejas en playa Bique.



Recolector de ostras en playa Venado, Arraiján, Panamá.



Mesa con caracoles caribeños para venta a turistas.



Animales recreados usando caracoles y conchas de almejas.



Recolector de cambutes en playa Punta Piedra, Puerto Armuelles, Chiriquí. (Nótese que los caracoles son animales juveniles y en la botella plástica lleva pulpos).



Ceviche de caracol *Strombus pugilis* (caracol peleador).



Almejas de arena (*Donax* spp.).



Pescador guna buscando cambutes en los pastos marinos (óleo sobre tela).



Playa Bique al bajar la marea. Una de las principales playas para la recolección de almejas cercanas a la capital.



Casa de un pescador guna adornando su portal con cambutes.



Anadara tubeculosa



Leukoma columbiensis



Cittarium pica



Lobatus costatus



Argopecten ventricosus



Lobatus peruvianus



Lobatus gigas



Phyllonotus regius



Siphonaria gigas



Muracypraea sp (concha
fósil de la formación Gatún
10 m.a.)



Nodipecten subnodosus



Conus vittatus



Hysteroconcha multispinosus



Trachycardium procerum



Northia northia



Solena rudis



Tellina rubescens



Oliva polpasta



Tellina radiata



Recolector de longorón, playa Venado, Veracruz.



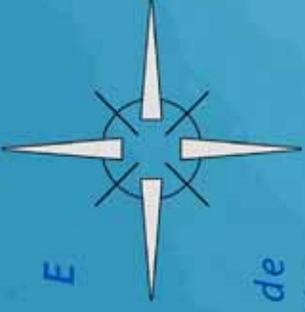
Cubeta con la recolecta de longorón después de un día de trabajo.



Conchas de *Pinctada mazatlántica* (ostra perlera) adornan el nicho, isla de Taboga, Panamá.



N



M A R C A R I B E

Cuenca de Colombia

Cuenca de Clark

Isla San Andrés

Bahía Punta Gorda

San José • Limón

Costa Rica

Archipiélago Bocas del Toro

Volcan Barú

Golfo de los mosquitos

Valle de Antón

Colón

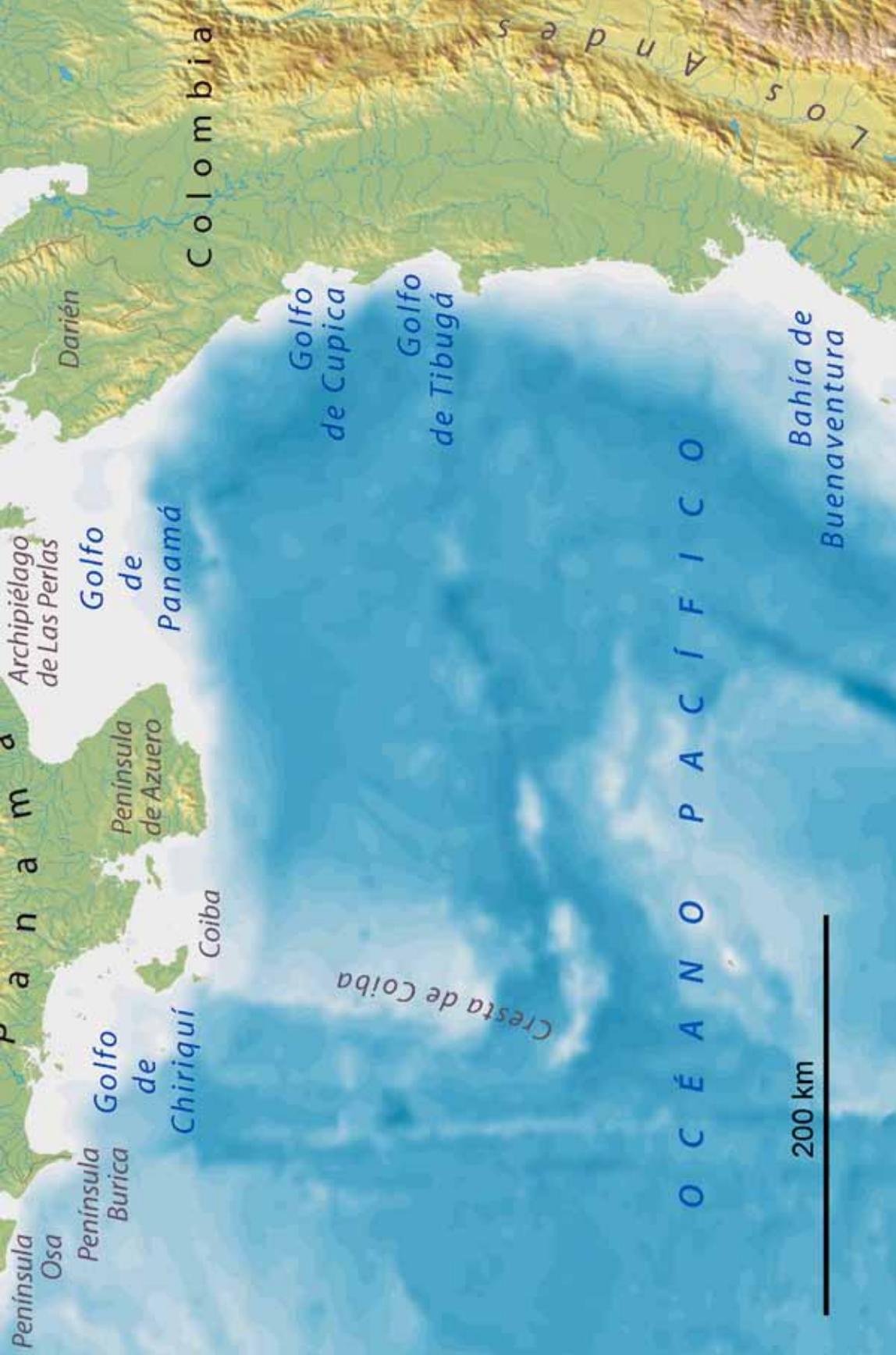
Canal de Panamá

Panamá

Archipiélago Guna Yala

Golfo de Urabá

Nicaragua



Península Osa

Península Burica

Golfo de Chiriquí

Coiba

Cresta de Coiba

Península de Azuero

Península de Azuero

Archipiélago de Las Perlas

Golfo de Panamá

Darién

Colombia

Golfo de Cupica

Golfo de Tibugá

Bahía de Buenaventura

Los Andes

O C É A N O P A C Í F I C O

200 km

“Historia natural del Istmo de Panamá”. Bajo esta premisa se redescubren las bellezas del paisaje panameño, muchas veces desapercibido por las tribulaciones del día a día. Es imperativo para las actuales y futuras generaciones de hombres y mujeres valorar nuestro entorno, conservarlo y protegerlo. Para ello, es necesario saber de dónde venimos y hacia dónde vamos. Es así, como el libro: Historia Natural del Istmo de Panamá, trasporta al lector al corazón mismo, a los orígenes del istmo; recorriendo sus antiguos mares llenos de exuberante colorido y diversidad de especies. ¿Qué tan viejo es el Istmo de Panamá? ¿Cómo era el Istmo de Panamá antes de conectar Norte y Suramérica?, ¿Qué papel juegan las corrientes marinas en el clima?, ¿Qué tienen que ver los volcanes y la subducción en la formación del Istmo de Panamá?, ¿Por qué la vegetación costero litoral son distintas en ambos lados del Istmo de Panamá?, ¿Qué papel juega la pesca artesanal en el desarrollo de una nación?, ¿Qué diferencia un camarón de un cangrejo ermitaño? Si ambos son crustáceos... ¿Qué aprovechamiento se le está dando a los moluscos en Panamá? Todas estas preguntas o interrogantes han encontrado respuestas y muchas más. Las mismas han sido abordadas de una manera muy amena y sencilla, pero con mucho profesionalismo en cada uno de los capítulos presentados en este libro.



Smithsonian

ISBN 978-9962-05-682-9

