

Comunidades y arrecifes coralinos del Parque Nacional Marino Ballena, costa del Pacífico de Costa Rica

Coral communities and reefs of Ballena Marine National Park, Pacific coast of Costa Rica

Juan José Alvarado^{1*}

Jorge Cortés^{1, 2}

Cindy Fernández¹

Jaime Nivia¹

¹ Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR)

² Escuela de Biología

Universidad de Costa Rica

San Pedro, San José 2060, Costa Rica

* E-mail: jualanva@biologia.ucr.ac.cr

Recibido en diciembre de 2004; aceptado en mayo de 2005

Resumen

Se estudiaron las comunidades y arrecifes coralinos del Parque Nacional Marino Ballena (PNMB), en el Pacífico sur de Costa Rica, mediante tres transectos por sitio, de 10 m de largo cada uno y paralelos a la costa, utilizando una cuadrícula de 1 m². Se encontró un total de 15 especies de corales (11 hermatípticas y 4 ahermatípticas), las que sumadas a informes previos para el parque hacen un total de 18 especies. El coral *Porites lobata* presentó la mayor cobertura coralina ($36.5 \pm 3.7\%$) y fue el único presente en todos los sitios. Las otras especies de coral presentaron bajas coberturas ($<10\%$) y sólo fueron observadas en pocos sitios. El porcentaje de coral muerto fue de $1.8 \pm 0.6\%$ y el porcentaje de blanqueamiento ($0.7 \pm 0.2\%$) está dado por *P. lobata* en un solo sitio. El PNMB y la Isla del Caño poseen el mayor número de especies de coral (18 especies) de la región sur de Costa Rica; sin embargo, difieren en su composición. La baja diversidad y la baja cobertura coralina de varios sitios del parque se atribuyen al impacto del fenómeno de El Niño en los últimos años, a la sedimentación y a la dilución de las aguas en época de lluvias. Se sugiere la necesidad de realizar un monitoreo a largo plazo sobre estos ecosistemas y determinar futuras estrategias de manejo y conservación.

Palabras clave: Pacífico oriental, corales, diversidad, sedimentación, Costa Rica.

Abstract

The coral communities and reefs at Ballena Marine National Park, on the southern Pacific coast of Costa Rica, were studied using three 10-m long transects per site, parallel to the coast, with 1-m² quadrants. A total of 15 species of corals (11 hermatypic and 4 ahermatypic) were found, which when added to previous reports for the park makes a total of 18 species. *Porites lobata* showed the highest coral cover ($36.5 \pm 3.7\%$) and was the only species present at all sites. The other coral species had low coverage ($<10\%$) and were observed in a few places. Dead coral had a cover of $1.8 \pm 0.6\%$ and the percent of bleached coral ($0.7 \pm 0.2\%$) was due to *P. lobata* at only one site. This park and Caño Island have the highest number of coral species (18 species) in the southern region of Costa Rica, but they differ in composition. The low diversity and low coral cover in the park is attributed to the impact of the El Niño phenomenon in recent years, to sedimentation and to the dilution of waters during the rainy season. We suggest that a long-term monitoring program of this ecosystem is needed to determine future management and conservation strategies.

Key words: Eastern Pacific, coral, diversity, sedimentation, Costa Rica.

Introducción

El estudio de los corales del Pacífico oriental ha tomando auge en los últimos 20 años debido a su importancia biogeográfica, historia geológica, distribución y diversidad (Cortés, 1997; Glynn, 1997; Medina-Rosas *et al.*, 2005). Las condiciones físicas de la región aparentemente no deberían favorecer el desarrollo de arrecifes coralinos debido a las bajas

Introduction

The study of coral reefs in the eastern Pacific has increased in the last 20 years as a result of their biogeographic importance, geological history, distribution and diversity (Cortés, 1997; Glynn, 1997; Medina-Rosas *et al.*, 2005). The physical conditions of the region would not seem to favor the development of coral reefs, the low temperatures, low salinity and high

temperaturas, baja salinidad y altas descargas de nutrientes, ubicándolos en condiciones de desarrollo muy restringidas (Glynn *et al.*, 1983). Se ha determinado que los arrecifes coralinos se desarrollan mejor a lo largo de las costas protegidas por montañas altas que reducen el viento que causa el afloramiento de aguas frías (Glynn *et al.*, 1983; Cortés, 1997), siendo Panamá y Costa Rica los sitios con la mayor diversidad y desarrollo de corales del Pacífico de América (Guzmán y Cortés, 1993).

Glynn *et al.* (1983) presentan la primera visión sobre los arrecifes del Pacífico de Costa Rica, encontrando 44 formaciones arrecifales a lo largo de la costa, de tamaño pequeño, a profundidades de 5 a 15 m y con pocas especies de corales. Hasta el momento se han identificado en los arrecifes del Pacífico de Costa Rica 22 especies de corales formadores de arrecifes (Cortés y Guzmán, 1998), 27 especies de corales ahermatípicos (Cairns, 1991a; Cortés, 1996/1997) y 5 especies de hidrocorales en Isla del Coco (Cairns, 1991b).

El Parque Nacional Marino Ballena (PNMB) está ubicado en el Pacífico sur de Costa Rica (fig. 1). Glynn *et al.* (1983) señalan la presencia de comunidades arrecifales en Punta Uvita. Cortés y Murillo (1985) mencionan los problemas de sedimentación de la zona e informan de tres especies de corales para ese mismo sitio: *Porites lobata*, *Pocillopora damicornis* y *Dendrophyllia gracilis*. Soto y Bermúdez (1990) amplían la lista de especies, incluyendo *Tubastrea coccinea* y restos de *Psammocora* spp. Jiménez (1995) hace la primera descripción de las comunidades arrecifales del parque encontrando un total de ocho especies de corales, sumando *Pocillopora elegans*, *Psammocora stellata*, *Psammocora superficiales*, *Pavona gigantea*, *Pavona clavus*, *Pavona varians* y *Oulangia bradleyi* a la lista. Finalmente, Cortés (1996/1997) señala que en una sección del parque se ha observado al coral *Pavona maldivensis*, obteniendo un total de doce especies de corales (nueve hermatípicos y tres ahermatípicos). Asimismo, Jiménez (1995) indica que la cobertura de corales es baja y que el coral *Porites lobata* domina en todas las profundidades.

Las comunidades arrecifales del PNMB están muy alteradas debido al aporte de sedimentos por los ríos cercanos (Cortés y Murillo, 1985) y al calentamiento de las aguas producto del fenómeno de El Niño (Jiménez y Cortés, 2003). El Niño de 1991–1992 produjo en promedio un 57% de blanqueamiento y 9% de mortalidad en las colonias existentes en el parque, siendo los géneros *Pocillopora* y *Psammocora* los más afectados (Jiménez y Cortés, 2001). En 1997–1998 otro evento de El Niño causó blanqueamiento y mortalidad de corales, lo que ha resultado en una disminución progresiva en la cobertura de coral vivo (Jiménez y Cortés, 2003).

Los objetivos principales del presente trabajo fueron describir las comunidades y arrecifes coralinos, su distribución y abundancia en el PNMB, así como determinar la cobertura de coral vivo, muerto y blanqueado, comparar dichos resultados con los de años anteriores y señalar cuáles son los procesos que están mediando en el desarrollo de los ambientes coralinos del parque.

nutrient discharges providing restrictive developmental environments (Glynn *et al.*, 1983). The best coral reef development is found along the coasts and islands that are protected by high mountains, which reduce the wind that causes upwelling of cold waters (Cortés, 1997). Panama and Costa Rica are the regions with greatest diversity and coral reef development on the American Pacific coast (Guzmán and Cortés, 1993).

Glynn *et al.* (1983) conducted the first synoptic study of the Pacific coral reefs of Costa Rica and found 44 small reef formations along the coast, at depths between 5 and 15 m and with few coral species. Since then, 22 species of reef-building corals (Cortés and Guzmán, 1998), 27 species of ahermatypic corals (Cairns, 1991a; Cortés, 1996/1997) and 5 species of hydrocorals from Cocos Island (Cairns, 1991b) have been reported for the Pacific reefs of Costa Rica.

Ballena Marine National Park (PNMB) is located in the southern region of Costa Rica (fig. 1). Glynn *et al.* (1983) indicated the presence of reef communities at Uvita Point. Cortés and Murillo (1985) mentioned the problems of sedimentation in the area and reported three species of corals for Uvita Point: *Porites lobata*, *Pocillopora damicornis* and *Dendrophyllia gracilis*. Soto and Bermúdez (1990) increased the list of species by including *Tubastrea coccinea* and *Psammocora* spp. Jiménez (1995) provided the first description of the park's reef communities and found a total of eight coral species, adding *Pocillopora elegans*, *Psammocora stellata*, *Psammocora superficiales*, *Pavona gigantea*, *Pavona clavus*, *Pavona varians* and *Oulangia bradleyi* to the list. Finally, Cortés (1996/1997) recorded the presence of *Pavona maldivensis* in some sections of the park, making a total of twelve coral species (nine hermatypic and three ahermatypic). Jiménez (1995) indicated that the coral coverage was low and that *Porites lobata* was the dominant coral at all depths.

The reef communities of PNMB are very degraded because of sedimentation from the rivers in the vicinity (Cortés and Murillo, 1985) and elevated water temperatures caused by El Niño (Jiménez and Cortés, 2003). The 1991–1992 El Niño produced a mean average bleaching of 57% and 9% mortality of coral in the park, *Pocillopora* and *Psammocora* being the most affected genera (Jiménez and Cortés, 2001). In 1997–1998 another El Niño event caused bleaching and mortality in corals, leading to a progressive reduction in live coral coverage (Jiménez and Cortés, 2003).

The main objective of the present study was to describe the coral reefs and coral communities, their distribution and abundance at PNMB. We also aimed to determine the live, dead, and bleached coral coverage, comparing these results with previous surveys in order to indicate which processes are mediating the development of the coral environments at PNMB.

Materials and methods

Ballena Marine National Park (9°03' N, 83°45' W) is located on the Pacific coast of Costa Rica (fig. 1), between the mouth of Higuera River and Piñuela Point. It has a terrestrial

Materiales y métodos

El PNMB (83°45' W, 9°03' N) se ubica en el litoral Pacífico de Costa Rica (fig. 1), entre la desembocadura del Río Higuierón y Punta Piñuela. Posee una extensión de 115 ha en tierra y de 5375 ha marinas (García, 1997). Se encuentra en un área de precipitación de moderada a fuerte con un promedio anual de 3000–3500 mm, posee un clima húmedo con una estación seca corta (diciembre a marzo) y una temperatura media anual entre 23°C y 27°C (Kappelle *et al.*, 2002). El estudio se realizó entre enero y junio de 2003 mediante visitas mensuales al campo.

Para determinar la presencia y distribución de los arrecifes y comunidades coralinas del PNMB se tomaron fotografías aéreas desde un avión ultraligero, y se realizaron arrastres manta (Rogers *et al.*, 2001), observaciones *in situ* y entrevistas a los pescadores y buzos de la zona. Se seleccionaron diez sitios de estudio (fig. 1). No se escogió ningún sitio en las zonas rocosas de la costa del parque debido a la poca visibilidad (menos de 1 m) derivada de la gran cantidad de sedimentos en resuspensión, al fuerte oleaje en ciertas partes y a la ausencia de colonias de coral.

En el presente estudio se consideraron arrecifes coralinos cuando se observó un crecimiento de colonias de coral sobre una estructura basal formada principalmente por esqueletos de coral, mientras que se consideraron comunidades coralinas cuando la estructura basal coralina estuvo ausente y el sustrato era arena o roca (Kleypas *et al.*, 1999; Harriott y Banks, 2002). Ésta es una distinción importante debido que permite conocer la contribución de los corales existentes en la construcción de las características topográficas y averiguar la vitalidad de los conjuntos coralinos a través del tiempo (Glynn y Wellington, 1983).

Para estudiar la composición, cobertura y abundancia de las especies de coral se realizaron tres transectos por sitio de estudio, de 10 m de largo cada uno, separados uno de otro por 5 m y paralelos a la costa, mediante una cuadrícula 1 m² (Weinberg, 1981). En cada cuadrícula se contaron todas las colonias de coral presentes y se tomó nota de su condición (vivas, muertas o blanqueadas), así como de otros organismos (octocorales, equinodermos, moluscos, esponjas, poliquetos y macroalgas).

Con el fin de determinar el aporte de sedimentos terrígenos a los arrecifes y comunidades coralinas del PNMB, se midió la fracción no carbonatada en los sedimentos de los sitios de muestreo. En cada sitio se tomaron tres muestras (>100 g) del fondo en el borde de las comunidades y arrecifes coralinos, y se procesaron según Cortés (1981) y Jiménez (1998).

Se realizaron pruebas de análisis de varianza (Daniel, 1982) utilizando la cobertura coralina, algal, de octocorales y la fracción no carbonatada, con los datos sin transformar ya que cumplen con los principios de normalidad, con el fin de determinar si existen diferencias entre los sitios estudiados. Se realizó una prueba *a posteriori* de Tukey a cada análisis, con el fin de determinar cuales estaciones son distintas entre sí con base en los datos analizados. Se calculó el índice de similitud

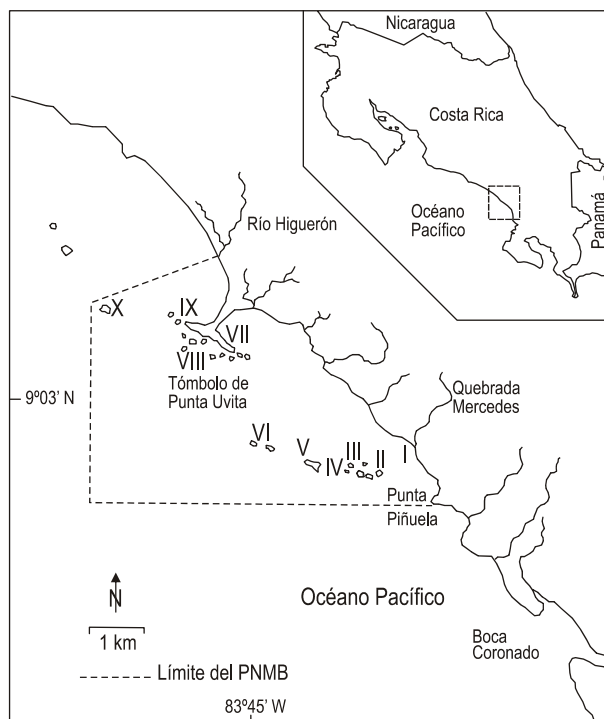


Figura 1. Localización del Parque Nacional Marino Ballena (Costa Rica) y de los sitios de estudio: I = Playa Ballena; II = Rocas las Tres Hermanas; III = Bajo cerca de las Tres Hermanas; IV = Isla Ballena noreste; V = Isla Ballena noroeste; VI = Bajo Ballena; VII = Tómbolo noreste; VIII = Tómbolo sur; IX = Tómbolo noroeste; X = Roca la Viuda.

Figure 1. Location of Ballena Marine National Park (Costa Rica) and the study sites: I = Ballena Beach; II = the Tres Hermanas rocks; III = shoal near Tres Hermanas; IV = NE Ballena Island; V = NW Ballena Island; VI = Bajo Ballena; VII = NE Uvita Point; VIII = S Uvita Point; IX = NW Uvita Point; X = La Viuda.

extension of 115 ha and a marine extension of 5375 ha (García, 1997). The area receives moderate to heavy precipitation, the mean annual average ranging from 3000 to 3500 mm; the climate is humid, with a mean annual temperature of 23°–27°C, and there is a short dry season from December to March (Kappelle *et al.*, 2002). In this study monthly field trips were carried out between January and June 2003.

The presence and distribution of the coral reefs and coral communities at PNMB were determined based on aerial photographs, manta tows (Rogers *et al.*, 2001), *in situ* observations, and interviews with local fishermen and divers. Ten sites were selected for the study (fig. 1). Rocky zones near the coast were not selected because of the low visibility (less than 1 m) due to the great amount of suspended sediments, strong waves and absence of coral colonies.

In the present study, when coral growth occurred on a basaltic structure formed primarily by coral skeletons it was considered a coral reef, but when this basaltic structure was absent and the substrate consisted of sand or rock it was considered a coral community (Kleypas *et al.*, 1999; Harriott and Banks, 2002). Through this important distinction it is possible to know the contribution of corals to the construction of the

de Pearson entre los sitios, un dendrograma jerárquico de unión simple utilizando distancia euclidiana y un análisis escalado multidimensional (MDS), utilizando las coberturas totales por sitio para todos los taxa. Asimismo, para cada sitio se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (usando como base $\log_{10}$) utilizando todos los taxa que aparecieron en los transectos (Krebs, 1989).

Resultados

Se observaron 15 especies de corales escleractinios (tabla 1), en cinco géneros de corales hermatípicos y tres géneros de corales ahermatípicos. Los corales *Astrangia equatorialis*, *Astrangia dentata*, *Gardineroseris planulata*, *Pavona frondifera*, *Psammocora superficialis* y *Psammocora obtusangula* son nuevos informes para el PNMB.

Los sitios II y III presentaron la mayor cobertura de coral vivo ($36.9 \pm 3.9\%$ y $10.8 \pm 4.9\%$, respectivamente), seguidos por Bajo Ballena (VI) ($8.6 \pm 1.5\%$). Las menores coberturas se encontraron en Roca la Viuda (X) ($0.5 \pm 0.3\%$) e Isla Ballena noroeste (V) ($0.2 \pm 0.1\%$). Asimismo, el mayor porcentaje de algas (tabla 2) se encontró en el sector noroeste de Isla Ballena (V), donde abundaron las algas del género *Padina*.

Porites lobata presentó el mayor porcentaje de cobertura de coral vivo (tabla 1) en la mayoría de los sitios. El único sitio en que fue más abundante otra especie de coral fue Bajo Ballena, donde *Pavona clavus* fue el constructor principal. Los corales de los géneros *Psammocora* y *Pocillopora* presentaron una baja cobertura (tabla 1).

Las coberturas de corales ($F_{9,20} = 8.5111$; $P < 0.05$), algas ($F_{9,20} = 76.028$; $P < 0.05$) y octocorales ($F_{9,20} = 12.281$; $P < 0.05$) fueron significativamente diferentes entre sitios. La prueba *a posteriori* de Tukey indicó que la cobertura de corales fue más alta en el sitio II, la de algas fue más alta en los sitios V y VI y la de octocorales fue más alta en los sitios VIII y X que en el resto.

El análisis de similitud y el MDS (figs. 2, 3) indicaron la presencia de tres grupos de sitios en el PNMB. Los sitios del grupo 1 (VIII y X) fueron los más diversos, presentando una fauna de octocorales rica, lo que los hace muy heterogéneos en cuanto a la composición del fondo.

El grupo 2 (sitios I, IV, V y VI) presentó diversidades de intermedias a altas y una menor cantidad de especies (tabla 2). Los sitios I y IV presentaron una cobertura intermedia de coral, una cobertura alta de algas y una serie de organismos asociados, que los hace bastante similares en cuanto a diversidad, aunque no en cuanto a composición, mientras que los sitios V y VI presentaron las coberturas de algas más altas del parque, aunque difieren en la composición coralina.

El grupo 3 (sitios II, III, VII y IX) tuvo las menores diversidades y cantidades de especies en el parque. Los sitios III y VII presentaron diversidad y equitatividad bajas y coberturas de coral (tabla 2) de intermedias a bajas, mientras que los sitios II y IX fueron los menos diversos y presentaron las equitatividades más bajas, estando compuestos prácticamente en toda su extensión por el coral *Porites lobata*.

topographic characteristics and to determine the vitality of the coral formations over time (Glynn and Wellington, 1983).

To study the composition and abundance of the coral species, three 10-m long transects, separated by 5 m, were surveyed per site. The transects were laid out parallel to the coast and sampled using 1-m² quadrants (Weinberg, 1981). We counted all the coral colonies in each quadrant, and determined their condition (live, dead or bleached) and other organisms (octocorals, echinoderms, mollusks, sponges, polychaetes and macroalgae).

To determine the contribution of terrigenous sediments to the coral reefs and communities of PNMB, we measured the noncarbonate fraction of the sediments at the study sites. At each site, three bottom-sediment samples (>100 g) were collected from the edge of the coral reefs and communities, and analyzed according to Cortés (1981) and Jiménez (1998).

Analyses of variance were performed (Daniel, 1982) using the coral, algal and octocoral coverage and the noncarbonate fraction, in order to determine differences between the study sites; raw data were used because they show a normal distribution. An *a posteriori* Tukey test was done for each analysis to determine which sites are different from each other based on the data analyzed. A Pearson similarity index among sites, a hierarchical cluster of single linkage using Euclidian distance analysis and a multidimensional scaling (MDS) were done, using the total coverages per sites for all the taxa. The Shannon-Wiener diversity (using $\log_{10}$) index was calculated using all the taxa that appeared in the transects (Krebs, 1989).

Results

Fifteen species of scleractinian corals (table 1), belonging to five genera of hermatypic corals and three genera of ahermatypic corals, were recorded during the study. The corals *Astrangia equatorialis*, *Astrangia dentata*, *Gardineroseris planulata*, *Pavona frondifera*, *Psammocora superficialis* and *Psammocora obtusangula* are new reports for PNMB.

Sites II and III had the highest live coral coverage ($36.9 \pm 3.9\%$ and $10.8 \pm 4.9\%$, respectively), followed by site VI ($8.6 \pm 1.5\%$). The lowest coverages were found at sites X and V ($0.5 \pm 0.3\%$ and $0.2 \pm 0.1\%$, respectively). Algal coverage was greatest (table 2) at site V, where algae of the genus *Padina* were very abundant.

Porites lobata had the highest live coral coverage at all the sites except for site VI, where *Pavona clavus* was the principal builder (table 1). Corals of the genera *Psammocora* and *Pocillopora* had low live cover.

Coral ($F_{9,20} = 8.5111$; $P < 0.05$), algal ($F_{9,20} = 76.028$; $P < 0.05$) and octocoral ($F_{9,20} = 12.281$; $P < 0.05$) cover were significantly different among sites. The Tukey test indicated that coverage was greater at sites II (for corals), V and VI (for algae), and VIII and X (for octocorals) than at the rest.

The similarity analysis and MDS (figs. 2, 3) indicated the presence of three groups of sites at PNMB. The first group included sites VIII and X. These sites were the most diverse

Tabla 1. Porcentaje medio de cobertura ($\pm$ desviación estándar) de las especie de corales hermatípicos y ahermatípicos presentes en los transeptos realizados en el Parque Nacional Marino Ballena (tres transectos/sito), número de especies observadas, profundidad máxima (metros), y porcentaje medio de la fracción no carbonatada del sedimento (% FNC).**Table 1.** Mean percent cover ($\pm$ standard deviation) of the hermatypic and ahermatypic coral species present in the transects at Ballena Marine National Park (three transects/site), number of species observed, maximum depth (meters), and mean percent of sediment noncarbonate fractions (% FNC).

	Zonas									
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Hermatípicos										
<i>Gardineroseris planulata</i> (Dana, 1846)	–	0.5 $\pm$ 0.3	–	0.2 $\pm$ 0.1	–	7.2 $\pm$ 1.6	–	0.2 $\pm$ 0.1	–	–
<i>Pavona clavus</i> Dana, 1846	–	–	–	–	–	–	–	<0.1	–	–
<i>Pavona gigantea</i> Verrill, 1864	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pavona frondifera</i> (Lamarck, 1816)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pocillopora damicornis</i> (Linnaeus, 1758)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Pocillopora elegans</i> (Dana, 1846)	–	–	–	1.1 $\pm$ 0.4	0.2 $\pm$ 0.1	<0.1	–	–	–	–
<i>Porites lobata</i> Dana, 1846	3 $\pm$ 0.8	36.5 $\pm$ 3.7	10.8 $\pm$ 4.9	1 $\pm$ 0.3	<0.1	1.2 $\pm$ 0.6	5.9 $\pm$ 0.9	1.2 $\pm$ 0.2	5.5 $\pm$ 1.9	0.5 $\pm$ 0.3
<i>Porites panamensis</i> Verrill, 1866	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Psammocora obtusangula</i> (Lamarck, 1816)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Psammocora stellata</i> Verrill, 1864	–	–	–	–	–	–	–	0.2 $\pm$ 0.1	–	–
<i>Psammocora superficialis</i> (Gardiner, 1898)	–	–	–	–	–	0.1 $\pm$ 0.1	–	–	–	–
Ahermatípicos										
<i>Astrangia dentata</i> Verrill, 1866	–	–	–	–	–	–	–	–	–	<0.1
<i>Astrangia equatorialis</i> Durham & Barnard, 1952	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Oulangia bradleyi</i> Verrill, 1866	–	–	–	–	–	–	–	–	–	<0.1
<i>Tubastrea coccinea</i> Lesson, 1829	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Número de especies observadas	1	8	4	7	2	9	7	5	3	7
Profundidad máxima (m)	5.5	9	5.5	7.5	8.5	12	4.5	7.5	3.5	11
% FNC	82.5 $\pm$ 5.8	23.6 $\pm$ 7.7	42.8 $\pm$ 1.3	16.0 $\pm$ 2.0	17.8 $\pm$ 0.8	10.0 $\pm$ 1.1	8.2 $\pm$ 0.5	19.0 $\pm$ 0.6	21.5 $\pm$ 1.4	12.3 $\pm$ 1.1

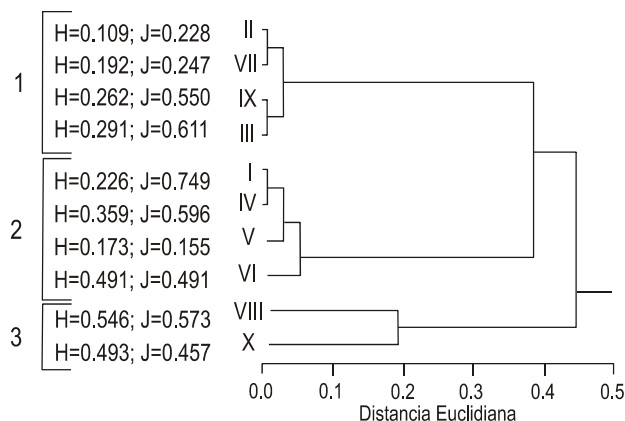


Figura 2. Dendrograma de unión simple basado en el índice de similitud de Pearson de la cobertura total de todos los taxa por sitio estudiados en el Parque Nacional Marino Ballena. Se indica la diversidad y la equitatividad de cada sitio.

Figure 2. Cluster diagram based on the Pearson similarity index using the total coverage of all taxa per site at Ballena Marine National Park. The diversity and equitability are indicated for each site.

Los datos de los transeptos indican que los arrecifes y comunidades coralinas del PNMB se encuentran en buen estado en este momento (poca mortalidad y blanqueamiento). Prácticamente no se observó coral muerto en los parches estudiados ni blanqueamiento, con excepción del sitio VII donde se obtuvo el porcentaje más alto de coral muerto y de blanqueamiento (tabla 2). También se observó coral muerto en los sitios II, IV, VI, VII y VIII.

Las fracciones no carbonatadas (FNC) (tabla 1) fueron significativamente diferentes entre los sitios ($F_{9,20} = 35.633$; $P < 0.05$). Las pruebas *a posteriori* indicaron que el sitio I explica la diferencia, siendo el que poseía el mayor porcentaje de FNC ($82.5 \pm 5.8\%$) probablemente debido a su cercanía con la desembocadura de Quebrada Mercedes, que acarrea muchos sedimentos de origen terrestre.

Discusión

En el PNMB se encontraron diez sitios (dos arrecifes y ocho comunidades) con presencia de corales, compuestos en su mayoría por cuatro especies formadoras de arrecifes: *Porites lobata*, *Pavona clavus*, *Pocillopora elegans* y *Psammocora stellata*. Estas cuatro especies son bastante comunes en todo Costa Rica (Cortés y Guzmán, 1998), y se encuentran en varias zonas del Pacífico central y sur del país (Guzmán y Cortés, 1989; Cortés, 1992; Cortés y Jiménez, 1996; Jiménez y Cortés, 2003).

El total de 18 especies de corales (13 hermatípicos y 5 ahermatípicos) que ocurren en el PNMB (Cortés y Murillo, 1985; Soto y Bermúdez, 1990; Jiménez, 1995; Cortés 1996/1997; este estudio) lo convierte, junto con la Isla del Caño que también posee 18 especies (15 hermatípicos y 3 ahermatípicos) Cortés y Guzmán, 1998; Cortés y Jiménez, 2003), en una de las zonas del Pacífico central-sur de Costa Rica con mayor número

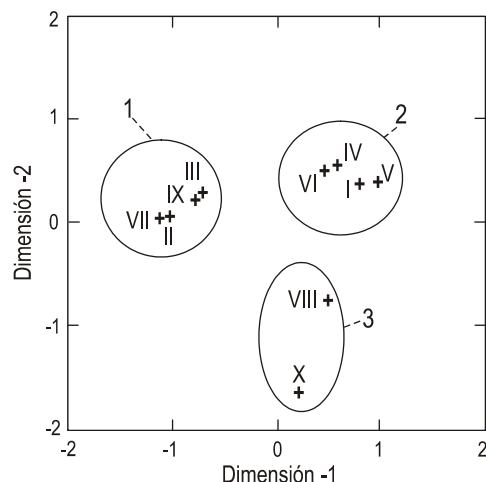


Figura 3. Análisis de escalamiento multidimensional (MDS) basado en el índice de similitud de Pearson usando la cobertura de todos los taxa por sitio estudiados en el PNMB (nivel de estrés = 0.03).

Figure 3. Multidimensional scaling based on the Pearson similarity index using the percent cover of all taxa per site at Ballena Marine National Park (stress level = 0.03).

and had a rich octocoral fauna, making them very heterogeneous in composition.

The second group comprised sites I, IV, V and VI, which had intermediate to high diversities and a lower number of species (table 2). Sites I and IV showed intermediate coral cover, high algal cover and a series of associated organisms, making them very similar in diversity but not in composition. Sites V and VI had the greatest algal cover in the park, but differed in coral composition.

The third group included sites II, III, VII and IX, which had the lowest diversity and number of species in the park. Sites III and VII had low diversity and equitability, and intermediate to low coral cover (table 2), while sites II and IX were the least diverse and had the lowest equitability because of the presence of only one coral species, *Porites lobata*.

The transect data indicated that the coral reefs at PNMB are in relatively good condition (little mortality and bleaching). Dead corals or bleaching were practically not observed at the sites sampled. The highest percent of dead coral and bleaching was obtained at site VII (table 2), and dead corals were also found at sites II, IV, VI, VII and VIII.

The noncarbonate fractions (table 1) were significantly different among sites ($F_{9,20} = 35.633$; $P < 0.05$). The *a posteriori* test indicated that site I explains the difference, since it is the site with the highest percent of noncarbonate sediments ($82.5 \pm 5.8\%$), probably because of its proximity to the mouth of Quebrada Mercedes, which carries large amounts of sediments of terrestrial origin.

Discussion

The corals at the ten sites (two reefs and eight communities) studied at PNMB consisted mainly of four reef-building

Table 2. Porcentaje medio de cobertura ($\pm$ desviación estándar) de los organismos presentes en los transeptos realizados en el PNMB (tres transectos/sitio).
Table 2. Mean percent cover ($\pm$ standard deviation) of the organisms present in the transects at Ballena Marine National Park (three transects/site).

Organismos	Zonas									
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X
Algas (<i>algae</i>)	11.1 $\pm$ 0.8	1.8 $\pm$ 0.5	5.2 $\pm$ 0.9	6.0 $\pm$ 0.7	33.2 $\pm$ 0.7	14.4 $\pm$ 1.0	0.7 $\pm$ 0.4	3.2 $\pm$ 0.7	2.0 $\pm$ 0.5	0.3 $\pm$ 0.2
Corales (<i>corals</i>)	3.0 $\pm$ 0.8	36.9 $\pm$ 3.9	10.8 $\pm$ 4.9	2.3 $\pm$ 0.2	0.2 $\pm$ 0.1	8.6 $\pm$ 1.5	5.9 $\pm$ 0.9	1.6 $\pm$ 0.3	5.5 $\pm$ 1.9	0.5 $\pm$ 0.3
Octocorales (<i>octocorals</i>)	0.5 $\pm$ 0.1	–	–	0.4 $\pm$ 0.1	1.6 $\pm$ 0.3	1.1 $\pm$ 0.3	<0.1	4.8 $\pm$ 0.7	<0.1	7.0 $\pm$ 1.0
Erizos (<i>sea urchins</i>)	–	–	–	–	0.2 $\pm$ 0	0.4 $\pm$ 0.1	–	–	–	–
Pepinos de mar (<i>sea cucumbers</i>)	–	–	–	–	<0.1	–	–	–	–	–
<i>Pinctada mazatlanica</i>	–	–	–	–	<0.1	<0.1	<0.1	–	–	<0.1
<i>Strombus galeatus</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	<0.1
Esponjas (<i>sponges</i>)	–	–	–	–	0.3 $\pm$ 0.1	<0.1	<0.1	0.2 $\pm$ 0.1	–	0.2 $\pm$ 0.1
Tunicados (<i>tunicates</i>)	–	–	–	–	0.4 $\pm$ 0.1	<0.1	<0.1	<0.1	–	<0.1
Poliquetos (<i>polychaetes</i>)	–	–	–	–	<0.1	–	–	–	–	–
Coral blanqueado (<i>bleached coral</i>)	–	–	–	–	–	–	0.7 $\pm$ 0.2	–	–	–
Coral muerto (<i>dead coral</i>)	–	1.8 $\pm$ 0.6	–	0.1 $\pm$ 0.1	–	<0.1	1.5 $\pm$ 0.5	0.3 $\pm$ 0.2	–	–
Arena (<i>sand</i>)	–	1.1 $\pm$ 0.3	–	0.6 $\pm$ 0.2	11.4 $\pm$ 0.9	2.0 $\pm$ 0.4	2.2 $\pm$ 0.7	1.9 $\pm$ 1.1	0.3 $\pm$ 0.2	10.2 $\pm$ 3.9
Roca/arena (<i>rock/sand</i>)	–	–	81.3 $\pm$ 4.1	–	–	–	–	–	–	–
Roca/alga (<i>rock/alga</i>)	85.1 $\pm$ 1.5	60.3 $\pm$ 3.9	–	90.7 $\pm$ 0.8	51.9 $\pm$ 0.7	73.1 $\pm$ 1.2	88.9 $\pm$ 2.2	88.1 $\pm$ 1.2	92.3 $\pm$ 2.4	81.6 $\pm$ 2.7

de especies. A estas dos zonas les sigue, en riqueza de especies, el Parque Nacional Corcovado con 11 especies de corales hermatípicos (Cortés y Jiménez, 1996) y Golfo Dulce con 9 especies (6 hermatípicos y 3 ahermatípicos) (Cortés, 1992).

Las zonas estudiadas del PNMB estuvieron dominadas por *Porites lobata*, la cual se encontró en todos los tipos de sustrato estudiados, arena y piedra, formando parte de todas las comunidades coralinas y siendo el principal constructor del arrecife coralino de Rocas las Tres Hermanas. El segundo coral más abundante en el PNMB fue *Pavona clavus*, el cual es el principal constructor del arrecife de Bajo Ballena y el segundo en importancia en el arrecife de Rocas las Tres Hermanas.

A lo largo de la costa Pacífica de América es común encontrar arrecifes monoespecíficos (Cortés, 1997; Glynn, 2001). De manera general, los arrecifes de *P. clavus* se encuentran en hábitats expuestos a corrientes (Veron, 2000). En la Isla de Malpelo (Colombia), esta especie se encuentra a profundidades entre 14 y 20 m y con una cobertura media de 11.88% (Garzón-Ferreira y Pinzón, 1999). En el Pacífico norte de Costa Rica, en Bahía Culebra, se encuentra el arrecife coralino más grande del país construido por *P. clavus*, cubriendo un área de 1100 m² y alcanzando una profundidad máxima de 13 m (Jiménez, 1998, 2001).

En otras zonas del Pacífico oriental como la Isla de Malpelo (Colombia), el coral más abundante es *Porites lobata* que se desarrolla entre los 14 y 30 m de profundidad y con una cobertura media de 26.25% (Garzón-Ferreira y Pinzón, 1999). En Hawai esta especie es la más abundante en todos los sectores surorientales de los archipiélagos, alcanzando coberturas de hasta un 50% del sustrato (Grigg, 1983).

Porites lobata es una de las especies más tolerantes a oleaje fuerte (Grigg, 1983), bajas salinidades (Marcus y Thorhaug, 1981) e impacto de tormentas (Dollar y Tribble, 1993), y su reproducción por fragmentación aumenta su reclutamiento (Glynn *et al.*, 1994). En la costa occidental de México se ha observado que esta especie posee mayor proporción de cobertura en sitios que reciben descargas abundantes o frecuentes de sedimento (Reyes-Bonilla *et al.*, 1999), posiblemente debido a que su morfología impide la acumulación de sedimentos sobre el coral (Cortés, 1990). Además, la acumulación de material sobre el fondo no causa daños a las colonias puesto que sus bases están desprovistas de tejido vivo (DeVantier y Endean, 1989).

A lo largo de la costa Pacífica de América la mayoría de las comunidades coralinas y arrecifes coralinos están contruidos o formados por especies ramificadas (Glynn, 2001) del género *Pocillopora*. Específicamente en la zona del Pacífico sur de Costa Rica se describió un arrecife compuesto exclusivamente por *P. damicornis* que cubre un área de 250 m² en el Parque Nacional Corcovado (Cortés y Jiménez, 1996), y en la Isla del Caño se han descrito cinco terrazas arrecifales contruidas principalmente por *Pocillopora* spp. (Guzmán y Cortés, 1989).

A pesar de que el PNMB agrupa varias condiciones para el desarrollo de los corales pertenecientes al género *Pocillopora*, como costas rocosas protegidas de mar abierto (Glynn, 2001),

species: *Porites lobata*, *Pavona clavus*, *Pocillopora elegans* and *Psammocora stellata*. These four species are common in Costa Rican reefs (Cortés and Guzmán, 1998) and occur in several areas off the central and southern Pacific coasts of the country (Guzmán and Cortés, 1989; Cortés, 1992; Cortés and Jiménez, 1996; Jiménez and Cortés, 2003).

A total of 18 species of corals (13 hermatypic and 5 ahermatypic) have been found at PNMB (Cortés and Murillo, 1985; Soto and Bermúdez, 1990; Jiménez, 1995; Cortés 1996/1997; this study). This park and Caño Island, which also has 18 species (15 hermatypic and 3 ahermatypic) (Cortés and Guzmán, 1998; Cortés and Jiménez, 2003), are the two areas with the highest number of coral species on the central-southern Pacific coast of Costa Rica. They are followed in species richness by Corcovado National Park, with 11 species of hermatypic corals (Cortés and Jiménez, 1996), and Dulce Gulf, with 9 species (6 hermatypic and 3 ahermatypic; Cortés, 1992).

The sites studied at PNMB were dominated by *Porites lobata*. This species occurred in all the coral communities, on both sandy and rocky substrates, and was the main builder of the coral reef at site II. *Pavona clavus* was the second most abundant species; it was the main reef-builder at site VI and the second in importance at site II.

Monospecific reef formations are common along the Pacific coast of the American continent (Cortés, 1997; Glynn, 2001). *Pavona clavus* reefs have been found in habitats exposed to currents (Veron, 2000). At Malpelo Island (Colombia), *P. clavus* was found at depths between 14 and 20 m and had a mean average cover of 11.88% (Garzón-Ferreira and Pinzón, 1999). In Costa Rica, the largest coral reef built by this species is found in Culebra Bay, on the northern Pacific coast; it covers an area of 1100 m² and reaches a maximum depth of 13 m (Jiménez, 1998, 2001).

In other regions of the eastern Pacific, like Mapelo Island (Colombia), the most abundant coral is *Porites lobata*, found at depths between 14 and 30 m, with a mean average cover of 26.25% (Garzón-Ferreira and Pinzón, 1999). In Hawaii, this species is the most abundant at all the southeastern sites of the archipelago, covering up to 50% of the substrate (Grigg, 1983).

Porites lobata is one of the species most tolerant to heavy waves (Grigg, 1983), low salinities (Marcus and Thorhaug, 1981) and the impact of storms (Dollar and Tribble, 1993), and its reproduction by fragmentation improves its recruitment (Glynn *et al.*, 1994). On the west coast of Mexico, this species had greatest coverage in places that received high and frequent discharges of sediments (Reyes-Bonilla *et al.*, 1999), possibly because of its morphology, which prevents the accumulation of sediments over the coral (Cortés, 1990). Also, the accumulation of sediments on the bottom does not harm the colonies since their bases lack live tissue (DeVantier and Endean, 1989).

Along the American Pacific coast many of the coral reefs and coral communities are composed of branching species (Cortés, 1997; Glynn, 2001) of the genus *Pocillopora*. Off the southern Pacific coast of Costa Rica, Cortés and Jiménez

las colonias son escasas y presentan poca cobertura. Probablemente, esto se debe a varios factores ambientales imperantes en el PNMB. Primero, los corales pocilopóridos requieren altas intensidades lumínicas para su metabolismo y no habitan en lugares donde la luz incidente sea menor al 40% de la que llega a la superficie (Spencer-Davies, 1991; Titlyanov y Latypov, 1991). Esto no ocurre durante todo el año en el PNMB, debido a la alta sedimentación y las lluvias. La turbidez afecta el desarrollo de esta especie, como observó Wellington (1982) en Panamá. Segundo, este género tienen bajas tasas de reclutamiento larval en el Pacífico oriental (Glynn *et al.*, 1991), y las plánulas no se asientan en zonas con sedimento fino, aunque el espacio esté disponible (Hodgson, 1990). Esto, sumado a la disminución de cobertura viva en los últimos años por el impacto de El Niño (Jiménez y Cortés, 2003), hace que poco a poco las colonias de *Pocillopora* del PNMB sean escasas. Sin embargo, en el pasado, en las cercanías de Rocas las Tres Hermanas existió un arrecife construido principalmente por *Pocillopora* que cubría una gran extensión (0.87 ha). Se han encontrado arrecifes de *Pocillopora* muertos en otras regiones del Pacífico de Costa Rica, específicamente en la zona de norte (Glynn *et al.*, 1983). Glynn *et al.* (1983) encontraron seis arrecifes muertos en esta región y propusieron que la muerte de éstos fue posiblemente el resultado de las bajas temperaturas del agua debido a una intensificación del afloramiento costero como resultado de la migración de fuertes vientos durante la Pequeña Edad del Hielo (1675–1800); también mencionan que un incremento en las lluvias y en la escorrentía provocó un aumento en la turbidez y en la sedimentación, y que estos factores también son posibles causas posibles de estas muertes. Sin embargo, ellos no encontraron evidencia de esto último. En el caso del PNMB, al encontrarse en una zona donde no se presentan surgencias costeras, es difícil imaginar un impacto debido a la disminución en las temperaturas del agua, sin embargo, un incremento en la cantidad de lluvias y en la escorrentía podrían haber provocado esta muerte. Según lo observado en este estudio, la sedimentación y la turbidez son factores determinantes en el desarrollo de los arrecifes, por lo que ésta podría ser la causa más factible de la muerte del arrecife de *Pocillopora* en el PNMB.

El sector noreste del tómbolo de Punta Uvita ha sido bastante afectado por los últimos eventos de El Niño (Jiménez y Cortés, 2001, 2003) (tabla 2). Durante el evento de 1991–1992, se observó un blanqueamiento de cerca de 50% de las colonias de coral, pero solamente se observó un 9% de mortalidad, porcentaje menor al de eventos anteriores (Jiménez y Cortés, 2001). Durante los años siguientes se observó una disminución en cuanto al porcentaje de cobertura de coral vivo de ciertas especies en el tómbolo de Punta Uvita (tabla 3). Las dos especies más importantes de esta comunidad coralina, *Porites lobata* y *Pocillopora elegans*, han disminuido su porcentaje de cobertura de coral vivo. En el presente estudio no se encontraron en los transectos *P. elegans*, *Psammocora stellata* o *Pavona clavus*, lo que hace pensar que sus poblaciones se han visto sumamente diezmadas en los últimos años, a pesar de que se pueden observar en otras secciones de la comunidad.

(1996) described a reef built exclusively by *Pocillopora damicornis*, covering an area of 250 m² in Corcovado National Park, while Guzmán and Cortés (1989) reported the presence of five reef platforms mainly built by *Pocillopora* spp. at Caño Island.

Even though several of the requirements for the development of corals belonging to the genus *Pocillopora* are found at PNMB, such as rocky coasts protected from the open sea (Glynn, 2001), the colonies were scarce and had low coverage. This was probably due to prevailing environmental factors at PNMB. First, pocilloporid corals require high light intensities for their metabolism and they do not inhabit places where the incidence of light is less than 40% of the surface intensity (Spencer-Davies, 1991; Titlyanov and Latypov, 1991). At PNMB, light levels are low during most of the year because of the considerable sedimentation and rainfall. Turbidity affects the development of the pocilloporids, as was observed by Wellington (1982) in Panama. Second, this genus has low larval recruitment rates in the eastern Pacific (Glynn *et al.*, 1991) and planulae do not settle in zones with fine sediment, even if the space is available (Hodgson, 1990). These effects, added to the reduction of live coral coverage in recent years due to El Niño (Jiménez and Cortés, 2003), probably resulted in the scarcity of *Pocillopora* at PNMB. Nevertheless, in the past, a relatively large reef (0.87 ha) built mainly by *Pocillopora* used to exist near the rocks known as Tres Hermanas. Dead *Pocillopora* reefs have been found in other areas on the Pacific coast of Costa Rica, particularly in the north (Glynn *et al.*, 1983). Glynn *et al.* (1983) found six dead reefs in that area and proposed that the possible cause of death was the low water temperatures due to the intensification of upwelling during the Little Ice Age (1675–1800). They also mentioned that increased rainfall and run-off produced greater turbidity and sedimentation, and that these factors may have also caused coral mortality; however, they did not find evidence of this.

In the case of PNMB, since it is located in a non-upwelling zone it is difficult to envision an impact due to low water temperatures, but an increase in rainfall and run-off may have caused the death of the corals. According to that observed in this study, sedimentation and turbidity are determining factors in the development of reefs, this last possibility being the possible cause of death of the *Pocillopora* reef at PNMB.

The northeastern section of Uvita Point was seriously affected by the last El Niño events (Jiménez and Cortés, 2001, 2003) (table 2). During the 1991–1992 event, bleaching of 50% of the coral colonies was observed, but there was only 9% mortality, a lower percentage than in previous events (Jiménez and Cortés, 2001, 2003). During the following years, a reduction in live coral cover of some species was observed at Uvita Point (table 3). The live coverage of the two most important species of this coral community, *Porites lobata* and *Pocillopora elegans*, decreased. In this study, we did not find *P. elegans*, *Psammocora stellata* or *Pavona clavus* in the transects, possibly due to serious decimations in recent years, but they still occur in a few sections of the park.

Tabla 3. Porcentaje de cobertura promedio de coral vivo ($\pm$ desviación estándar) de cuatro especies de corales en el sector tómbolo de Punta Uvita (sitio VII), Parque Nacional Marino Ballena, 1992-2003. n = total de transectos realizados. t = número de transectos donde se encontró la especie. Transectos con cadena (1992, 1994, 2001: Jiménez and Cortés 2001, 2003), transectos con cuadrícula de 1 m² (2003: este trabajo).

Table 3. Mean percent live coral cover ($\pm$ standard deviation) of four species at site VII, Ballena Marine National Park, 1992-2003; n = total number of transects and t = number of transects where the species was found. Transects using chains (1992, 1994, 2001: Jiménez and Cortés, 2001, 2003), and transects using 1 m² quadrants (2003: this study).

Coral	Año			
	1992 $n = 20$	1994 $n = 20$	2001 $n = 20$	2003 $n = 3$
<i>Porites lobata</i>	20.3 $\pm$ 17.9 $t = 20/20$	26.7 $\pm$ 13.8 $t = 19/20$	13.3 $\pm$ 6.2 $t = 20/20$	5.9 $\pm$ 0.9 $t = 3/3$
<i>Pocillopora elegans</i>	1.1 $t = 1/20$	0.3 $\pm$ 0.1 $t = 6/20$	0.5 $\pm$ 0.3 $t = 4/20$	0
<i>Psammocora stellata</i>	0.6 $\pm$ 0.6 $t = 3/20$	0.5 $\pm$ 0.5 $t = 10/20$	0.8 $\pm$ 0.6 $t = 5/20$	0
<i>Pavona clavus</i>	0	0.3 $\pm$ 0.1 $t = 2/20$	0.2 $\pm$ 0.2 $t = 2/20$	0

Los factores que parecieran tener un impacto importante en el desarrollo de los ambientes coralinos del PNMB son la sedimentación, el calentamiento de las aguas por eventos de El Niño y la baja salinidad debida al aporte de los ríos y al agua de lluvia (20–24% de agosto a octubre de 2003). Estos factores hacen evidente que el PNMB está sujeto frecuentemente a diferentes tipos de perturbaciones, con muy poco tiempo para recuperarse entre éstas, lo que hace necesario tomar medidas urgentes en el PNMB para tratar de controlar en cierta medida ciertas perturbaciones y poder conservar estos ecosistemas coralinos tan valiosos. Para ello se sugiere elaborar un plan de monitoreo de los diferentes ambientes coralinos del PNMB con el fin de identificar los factores que determinan en mayor medida su desarrollo, y en que épocas del año son éstos más susceptibles, dando como resultado herramientas para poder elaborar estrategias de manejo y conservación.

Agradecimientos

Se agradece a la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica el financiamiento parcial a través de los proyectos 808-96-601 y 808-98-013. Agradecemos la colaboración en el campo y en el laboratorio a Davis Morera, Odalisca Breedy, Raúl Rojas, Jenaro Acuña y a los guardaparques del PNMB. El manuscrito fue enriquecido con los comentarios de Carlos Jiménez y Gerardo Umaña. Agradecemos especialmente la revisión del texto en inglés a Paul Hanson.

Referencias

Cairns, S.D. (1991a). A revision of the ahermatypic Scleractinia of the Galápagos and Cocos Island. *Smithson. Contrib. Zool.*, 504: 1–45.

The factors that appear to have had an important impact on the development of coral reefs at PNMB are sedimentation, the warming of the water during El Niño and the low salinity due to river input and rainfall (20–24%, August–October 2003). This marine park is frequently subject to different types of disturbances, with very short recovery times. These findings indicate that management strategies are urgently needed to try to control, in some measure, certain disturbances at PNMB and try to conserve these valuable coral ecosystems for the area and the country. We suggest that a monitoring program of the different coral ecosystems should be implemented at PNMB in order to identify which factors have a greater influence on their development and in which season of the year they are more susceptible, thus providing the tools to elaborate management and conservation strategies.

Acknowledgements

We thank the University of Costa Rica for partial financial support through projects 808-96-601 and 808-98-013. We are grateful to Davis Morera, Odalisca Breedy, Raúl Rojas, Jenaro Acuña and the rangers at PNMB for their collaboration in the field and in the laboratory. The manuscript was enriched by the comments made by Carlos Jiménez and Gerardo Umaña. We thank Paul Hanson for revising the English text.

English translation by the authors.

Cairns, S.D. (1991b). New records of Stylasteridae (Hydrozoa: Hydroida) from the Galápagos and Cocos Islands. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 104: 209–228.

Cortés, J. (1981). The coral reef at Cahuita, Costa Rica: A reef under stress. M.Sc. thesis, McMaster University, Hamilton, Ontario, Canada, 176 pp.

- Cortés, J. (1990). The coral reefs of Golfo Dulce, Costa Rica: Distribution and community structure. *Atoll Res. Bull.*, 334: 1–37.
- Cortés, J. (1992). Los arrecifes coralinos de Golfo Dulce, Costa Rica: Aspectos ecológicos. *Rev. Biol. Trop.*, 40: 19–26.
- Cortés, J. (1996/1997). Biodiversidad marina de Costa Rica: Filo Cnidaria. *Rev. Biol. Trop.*, 44/45: 323–334.
- Cortés, J. (1997). Biology and geology of eastern Pacific coral reefs. *Coral Reefs*, 16: S39–S46.
- Cortés, J. y Murillo, M.M. (1985). Comunidades coralinas y arrecifes del Pacífico de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 33: 197–202.
- Cortés, J. and Jiménez, C. (1996). Coastal-marine environments of Parque Nacional Corcovado, Puntarenas, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 44 (Suppl. 3): 35–40.
- Cortés, J. y Guzmán, H.M. (1998). Organismos de los arrecifes coralinos de Costa Rica: Descripción, distribución geográfica e historia natural de los corales zooxantelados (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico. *Rev. Biol. Trop.*, 46: 55–91.
- Cortés, J. and Jiménez, C. (2003). Corals and coral reefs of the Pacific of Costa Rica: History, research and status. In: J. Cortés (ed.), *Latin American Coral Reefs*. Elsevier Science, Amsterdam, pp. 361–385.
- Daniel, W.W. (1982). *Bioestadística: Base para el análisis de las ciencias de la salud*. Ed. Limusa, México, 485 pp.
- DeVantier, L.M. and Endean, R. (1989). Observations of colony fission following ledge formation in massive reef corals of the genus *Porites*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 58: 191–195.
- Dollar, S.J. and Tribble, G.W. (1993). Recurrent storm disturbances and recovery: A long-term study of coral communities in Hawaii. *Coral Reefs*, 12: 223–233.
- García, R. (1997). *Biología de la conservación y áreas silvestres protegidas: Situación actual y perspectivas en Costa Rica*. Editorial INBio, Santo Domingo de Heredia, 64 pp.
- Garzón-Ferreira, J. y Pinzón, J.H. (1999). Evaluación rápida de estructuras y salud de las formaciones coralinas en la Isla de Malpelo (Pacífico colombiano). *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 28: 137–154.
- Glynn, P.W. (1997). Eastern Pacific reef coral biogeography and faunal flux: Durham's dilemma revisited. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, 1: 371–378.
- Glynn, P.W. (2001). Eastern Pacific coral reef ecosystem. In: U. Seeliger and B. Kjerfve (eds.), *Coastal Marine Ecosystems of Latin America*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 281–305.
- Glynn, P.W. and Wellington, G. M. (1983). Corals and Coral Reefs of the Galápagos Islands. Univ. California Press, Berkeley, 330 pp.
- Glynn, P.W., Druffel, E.M. and Dunbar, R.B. (1983). A dead Central American coral reef tract: Possible link with the Little Ice Age. *J. Mar. Res.*, 41: 605–637.
- Glynn, P.W., Gassman, N.J., Eakin, C.M., Cortés, J., Smith D.B and Guzmán, H.M. (1991). Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panamá, and Galápagos Islands (Ecuador). I. Pocilloporidae. *Mar. Biol.*, 109: 355–368.
- Glynn, P.W., Colley, S.B., Eakin, C.M., Smith, D.B., Cortés, J., Gassman, N.J., Guzmán, H.M., del Rosario, J.B. and Feingold, J.S. (1994). Reef coral reproduction in the eastern Pacific: Costa Rica, Panamá, and Galápagos Islands (Ecuador). II. Poritidae. *Mar. Biol.*, 118: 191–208.
- Grigg, R.W. (1983). Community structure, succession and development of coral reefs in Hawaii. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 11: 1–14.
- Guzmán, H.M. and Cortés, J. (1989). Coral reef community structure at Caño Island, Pacific Costa Rica. *PSZN I: Mar. Ecol.*, 10: 23–41.
- Guzmán, H.M. y Cortés, J. (1993). Arrecifes coralinos del Pacífico oriental tropical: Revisión y perspectivas. *Rev. Biol. Trop.*, 41: 535–557.
- Harriott, V.J. and Banks, S.A. (2002). Latitudinal variation in coral communities in eastern Australia: A qualitative biophysical model of factors regulating coral reefs. *Coral Reefs*, 21: 83–94.
- Hodgson, G. (1990). Sediment and the settlement of larvae of the reef coral *Pocillopora damicornis*. *Coral Reefs*, 9: 41–43.
- Jiménez, C.E. (1995). Capítulo 4: Ambientes marino-costeros. En: Plan General de Manejo, Área de Conservación Osa, Anexo 1, Sondeo Ecológico Rápido. Tomo 2. SPN, FUNDEVI, PROAMBI, ICT, pp. 31–39.
- Jiménez, C.E. (1998). Arrecifes y comunidades coralinas de Bahía Culebra, Pacífico Norte de Costa Rica (Golfo de Papagayo). Tesis de maestría, Universidad de Costa Rica, San Pedro, 218 pp.
- Jiménez, C.E. (2001). Arrecifes y ambientes coralinos de Bahía Culebra, Pacífico de Costa Rica: Aspectos biológicos, económico-recreativos y de manejo. *Rev. Biol. Trop.*, 49 (Supl. 2): 215–231.
- Jiménez, C.E. and Cortés, J. (2001). Effects of the 1991–92 El Niño on scleractinian corals of the Costa Rican Pacific coast. *Rev. Biol. Trop.*, 49: 239–250.
- Jiménez, C.E. and Cortés, J. (2003). Coral cover change associated to El Niño, central Pacific coast of Costa Rica, 1992–2001. *PSZN: Mar. Ecol.*, 24: 179–192.
- Kappelle, M., Castro, M., Acevedo, H., González, L. y Monge, H. (2002). Ecosistemas del Área de Conservación Osa (ACOSA). Editorial INBio, Santo Domingo de Heredia, 500 pp.
- Kleypas, J.A., McManus, J.W. and Meñez, L.A.B. (1999). Environmental limits to coral reef development: Where do we draw the line? *Am. Zool.*, 39: 146–159.
- Krebs, C. (1989). *Ecological Methodology*. Harper and Row, New York, 653 pp.
- Marcus, J. and Thorhaug, A. (1981). Pacific versus Atlantic responses of the subtropical hermatypic coral *Porites* spp. to temperature and salinity effects. *Proc. 4th Int. Coral Reef Symp.*, 2: 15–20.
- Medina-Rosas, P., Carriquiry, J.D., y Cupul-Magaña, A.L. (2005). Reclutamiento de *Porites* (Scleractinia) sobre sustrato artificial en arrecifes afectados por El Niño 1997–98 en Bahía de Banderas, Pacífico mexicano. *Cienc. Mar.*, 31(1): 103–109.
- Reyes-Bonilla, H., Pérez-Vivar, T.L. y Ketchum-Mejía, J.T. (1999). Distribución geográfica y depredación de *Porites lobata* (Anthozoa: Scleractinia) en la costa occidental de México. *Rev. Biol. Trop.*, 47: 273–279.
- Rogers, C.S., Garrison, G., Grober, R., Hillis, Z.M. y Franke, M.A. (2001). Manual para el monitoreo de arrecifes de coral en el Caribe y el Atlántico occidental. TNC y WWF, Islas Vírgenes, EUA, 49 pp.
- Soto, R. y Bermúdez, M. (1990). Parque Nacional Marino Ballena: Plan de desarrollo. MINAE, San José, 125 pp.
- Spencer-Davies, P. (1991). Effects of daylight variations on the energy budgets of shallow-water corals. *Mar. Biol.*, 108: 137–144.
- Tytlyanov, E.A. and Latypov, Y.V. (1991). Light dependence in the scleractinian distribution in the sublittoral zone of south China Sea islands. *Coral Reefs*, 10: 133–138.
- Veron, J.E.N. (2000). *Corals of the World*. Vol. 2. Australian Institute of Marine Sciences and CRR Qld Pty Ltd., Townsville, Queensland, 429 pp.
- Weinberg, S. (1981). A comparison of coral reef survey methods. *Bijdr. Dierk.*, 51: 199–218.
- Wellington, G.M. (1982). An experimental analysis of the effects of light and zooplankton on coral zonation. *Oecologia*, 52: 311–320.