

Arrecifes y ambientes coralinos de Bahía Culebra, Pacífico de Costa Rica: aspectos biológicos, económico-recreativos y de manejo

Carlos Jiménez¹⁻²

¹Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica, 2060 San José, Costa Rica. Fax (506) 207 3280.

²Dirección actual: Zentrum für Marine Tropenökologie (ZMT), Universität Bremen, Fahrenheitstr. 6, D-28359 Bremen, Alemania. Fax (049) 0421-2380-030; Correo electrónico: carlos.jimenez@zmt.uni-bremen.de

(Recibido 09-II-2000. Corregido 30-X-2000. Aceptado 7-II-2001)

Abstract: The coral reefs (AC) and coral communities on basalts (CCB) or sand (CCA) of Bahía Culebra (Golfo de Papagayo, northern Pacific coast of Costa Rica), were compared with descriptors such as cover percentage, diversity, substrate topographical heterogeneity (I_H), associated organisms and frequency of recreational-commercial diving activities on them. Sea urchin abundance and I_H were similar among the three reefal environments. The AC had higher coral cover (ca. 40%) and total live cover (>50%). The CCB had higher macro and calcareous algae (>5%) and sponges (>2%). Associated organisms (>2%) and general diversity (0.6) were higher in the CCA. Branching coral species (*Pocillopora* spp.) accounted for >40% of total coral cover in the reefs, followed by massive species (ca. 30%). In the CCB, branching species contributed ca. 80% and massive ca. 19%, whilst in the CCA ca. 68% and ca. 29% respectively. These differences could be related with the substrate consolidation and ample depth range of coral communities. Most of the recreational dives were conducted at the CCB; only occasionally the CCA and AC are visited. Interviewed divers had a principal interest on fish and it is precisely at the CCB where highest fish diversity and biomass are observed. Commercial divers tend to prefer the CCB because of their abundance and distribution in the bay. At the outer littoral of Bahía Culebra, diversity of all taxa and live coral cover zonal distribution are generally higher. In addition to these descriptors, indexes that indicate the regional value of a particular reef or coral community is recommended. Coastal infrastructure is mainly concentrated at three areas of the bay; one of them harbors a rare *Leptoseris papyracea* reef (the only reported so far in the eastern Pacific) and the solely Costa Rican living population of the free living coral *Fungia* (*Cycloseris*) *curvata*. A resort marina will be built over this reef. A protection plan for this and other reefal environments of Bahía Culebra is urgent and must include the monitoring of environmental variables and coral health.

Key words: Corals, anthropogenic impact, management, eastern Pacific, Costa Rica, Guanacaste.

La determinación de la cobertura y diversidad de un ambiente coralino únicamente caracteriza o describe el estado en que se encuentra en ese momento, ya que son frecuentes los cambios o fluctuaciones naturales en las poblaciones, alterando dramáticamente la estructura de la comunidad de corales en espacios temporales muy variables (Hughes 1994, Done 1997, Pandolfi & Jackson 1997). Es necesario integrar otros aspectos con el fin de facilitar la diferenciación de los disturbios naturales de las actividades humanas. Esta

faena es complicada especialmente cuando no se cuenta con estudios previos al "cambio" y que sirvan de referencia o cuando no se puede identificar cuál es el estado óptimo que el ambiente debería tener (Brown 1987, Grigg & Dollar 1990, Done 1995a, Sheppard 1995, Wells 1995, Clark 1996).

Por lo anterior, en el estudio sobre los ambientes coralinos de una región es útil incluir otros descriptores tales como la abundancia de organismos asociados (depredadores, comensales), crecimiento (esclero-

cronología), aspectos físicos y químicos del ambiente (temperatura, sedimentos, corrientes, nutrimentos) y su distribución en el área de estudio. Adicionalmente, es importante relacionar los descriptores con el tipo de actividades humanas que se realizan y el tipo de uso (directo, indirecto) de los ambientes (Craig *et al.* 1990, Spurgeon 1992, Hawkins & Roberts 1992, 1994a,b).

En este estudio se relacionan varios descriptores (cobertura, diversidad, distribución, organismos asociados, heterogeneidad del sustrato) de los ambientes coralinos con algunas actividades humanas que se realizan en Bahía Culebra (construcción de un megaproyecto turístico, actividades subacuáticas) con la finalidad de identificar las áreas más importantes que deben ser protegidas y estudiadas para monitorear el estado de estos ambientes a través del tiempo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: Bahía Culebra (10° 35' N, 85° 40' W) se encuentra localizada en la región del Golfo de Papagayo (Pacífico Norte de Costa Rica), donde la plataforma continental es relativamente angosta permitiendo la influencia de aguas oceánicas en zonas costeras (Brenes *et al.* en prep.). La meteorología local es influenciada por la presencia de una brecha topográfica (ca. 70 km) entre la Cordillera Volcánica de Guanacaste y los grandes lagos de Nicaragua, que canaliza las masas de vientos provenientes del Caribe (Stumpf & Legedick 1977). Como resultado, se produce el desplazamiento de capas superficiales en las aguas del Golfo de Papagayo y el afloramiento de aguas frías y profundas (McCreary *et al.* 1989), disminuyendo la temperatura del agua de mar (<21°C) en Bahía Culebra, generalmente 5-9 días durante la época seca de la zona (Diciembre-Abril) (Jiménez 2001, en este volumen). Bahía Culebra (ca. 20 km², profundidad ≤ 35 m) está formada por una serie de ensenadas, playas, acantilados y estuarios que albergan recursos marinos de importancia económica que son aprovechados por diferentes sectores de la población local (e.g. turismo, pesca y buceo comerciales y recreativos), ocasionando, frecuentemente, conflictos de intereses (Ibarra 1996, Jiménez

1997, 1998, Dominici 1998).

Composición y abundancia de especies: Se realizaron 254 transectos lineales, paralelos a la costa, utilizando el método de transectos con cadena (Montebon 1992) -cadena de 10 m de longitud, eslabones 1.1 cm, cuatro transectos por profundidad (40 m profundidad⁻¹)- para estimar el porcentaje de cobertura de tres ambientes arrecifales de Bahía Culebra: arrecifes de coral (AC) y comunidades coralinas sobre basaltos (CCB) o arena (CCA) (Fig. 1). Además de la cobertura de corales vivos y muertos, esponjas, macroalgas, algas calcáreas, otros organismos (e.g. verméticos, tunicados, poliquetos), y sustrato libre (arena y roca), se determinaron la diversidad de corales (Shannon-Weiner, base 10) y el número de especies en los tres ambientes. Posteriormente, se calcularon los pseudovalores de *Jack-Knife* (Krebs 1984) recomendados para análisis de diversidad. Adicionalmente, se determinó la abundancia de erizos a un metro a cada lado del transecto (20 m²) y el índice de heterogeneidad topográfica del sustrato con el método descrito por Rogers *et al.* (1983), utilizando la misma cadena para medir cobertura. Los datos de los transectos fueron comparados (Kruskal-Wallis, U de Mann-Whitney) entre los tres ambientes utilizando los programas Systat[®], Statistica[®] y Statistix[®].

Actividades recreativas y comerciales en los ambientes coralinos: Con el objetivo de comparar el uso directo de las actividades recreativas y comerciales en los tres ambientes coralinos -ver Ibarra (1996) para usos indirectos-, se elaboró un formulario o bitácora para los instructores y guías de los cinco centros de buceo activos en la bahía durante el período 1995-1996, donde se les solicitó anotar diariamente los sitios de buceo que visitan, y si observaban actividades comerciales de extracción. Adicionalmente, se efectuaron observaciones directas en los sitios de buceo (Fig. 1) para corroborar la estimación obtenida a través de las bitácoras, además de 18 inmersiones con varios grupos de turistas y operarios de buceo para hacer anotaciones sobre las particularidades del recorrido bajo el agua y el comportamiento de los buzos y sus guías. Normalmente, los guías

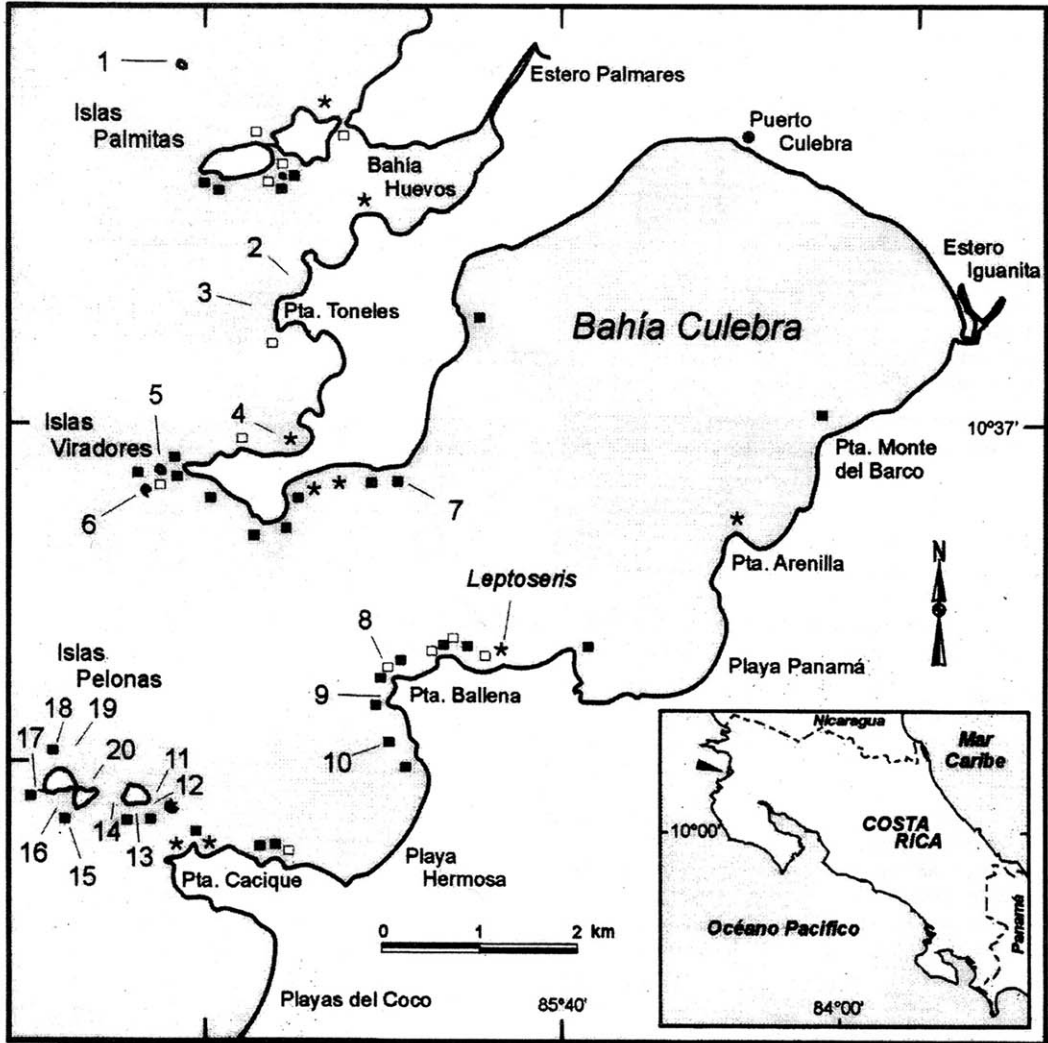


Fig. 1. Ubicación de los arrecifes (asteriscos) y comunidades coralinas sobre basaltos (cuadros negros) o arena (cuadros blancos) donde se realizaron los transectos de cobertura en Bahía Culebra, y distribución de los sitios de buceo (números 1-20) recreativo y comercial durante el período 1995-1996.

e instructores efectúan el recorrido siguiendo rumbos establecidos con anterioridad (la entrada y la salida son casi siempre en los mismos puntos); en sitios pequeños de poca extensión como son los utilizados en la bahía, la rutina varía esporádicamente (H. López com. pers. 1996, obs. pers.). Lo anterior facilitó establecer la fracción del tiempo de fondo o de inmersión que se invirtió en los distintos ambientes arrecifales presentes en el sitio. Se efectuaron observaciones similares en tres inmersiones con buzos que se dedican a extraer peces para acuario, langostas y otros

organismos, y se entrevistaron seis de ellos.

Distribución de la cobertura viva total, coral vivo y diversidad total: Considerando los tres ambientes arrecifales en conjunto, se promediaron la diversidad total de especies (organismos bentónicos presentes en los transectos), la cobertura de coral y la cobertura viva total de todos los táxones. Los resultados se agruparon en 10 zonas que comprenden las islas, bahías y puntas en el litoral externo e interno de Bahía Culebra, y se compararon (Kruskal-Wallis) entre zonas. Estos factores se

CUADRO 1

Porcentaje promedio de cobertura \pm error estándar de nueve descriptores en los tres ambientes coralinos de Bahía Culebra

Descriptores	AC (n= 52)	CCB (n= 156)	CCA (n=46)
Coral vivo *	43.9 \pm 3.3	19.5 \pm 1.1	21.5 \pm 2.3
Octocoral	-	1.3 \pm 0.5	0.02 \pm 0.01
Esponjas *	1.2 \pm 0.2	2.7 \pm 0.2	1.9 \pm 0.2
Macroalgas	4.3 \pm 0.7	5.4 \pm 0.5	3.9 \pm 0.3
Algas calcáreas *	3.0 \pm 0.6	5.1 \pm 0.3	3.9 \pm 0.3
Otros *	1.0 \pm 0.2	2.1 \pm 0.2	2.2 \pm 0.3
Cobertura viva total*	53.4 \pm 2.9	35.9 \pm 1.2	36.5 \pm 2.7
Substrato libre *	10.3 \pm 2.2	60.3 \pm 1.4	53.3 \pm 3.5
Coral muerto *	36.2 \pm 0.7	3.4 \pm 0.5	10.2 \pm 0.3

AC= arrecifes coralinos, CCB= comunidades coralinas sobre basaltos, CCA= comunidades coralinas sobre arena, n= cantidad de transectos. *Significativamente diferente entre ambientes ($p < 0.05$, Kruskal-Wallis).

CUADRO 2

Porcentaje promedio de cobertura \pm error estándar (No. transectos) de corales escleractíneos en los tres ambientes arrecifales de Bahía Culebra

Corales	AC	CCB	CCA
<i>Pocillopora damicornis</i> *	9.9 \pm 2.2 (40)	0.3 \pm 0.09 (68)	0.6 \pm 0.3 (12)
<i>Pocillopora elegans</i> **	8.4 \pm 2.2 (48)	12.8 \pm 1.1 (140)	13.0 \pm 1.8 (44)
<i>Pocillopora eydouxi</i> **	0.06 \pm 0.07 (4)	1.7 \pm 0.4 (84)	0.9 \pm 0.5 (8)
<i>Pocillopora meandrina</i>	0.06 \pm 0.01 (4)	0.2 \pm 0.1 (32)	0.04 \pm 0.2 (8)
<i>Pocillopora capitata</i>	-	0.5 \pm 0.2 (44)	0.1 \pm 0.03 (4)
<i>Pavona frondifera</i>	0.06 \pm 0.02 (12)	-	-
<i>Pavona clavus</i> *	13.0 \pm 3.6 (12)	0.8 \pm 0.3 (36)	5.7 \pm 1.9 (12)
<i>Pavona gigantea</i> **	0.04 \pm 0.06 (16)	1.6 \pm 0.3 (88)	0.4 \pm 0.02 (12)
<i>Pavona varians</i>	0.04 \pm 0.01 (12)	0.08 \pm 0.05 (12)	0.2 \pm 0.1 (4)
<i>Porites lobata</i>	0.2 \pm 0.1 (20)	1.4 \pm 0.5 (64)	0.2 \pm 0.1 (8)
<i>Porites panamensis</i> **	0.1 \pm 0.06 (4)	0.4 \pm 0.1 (40)	0.08 \pm 0.07 (4)
<i>Leptoseris papyracea</i>	13.6 \pm 5.3 (12)	-	-
<i>Psammocora superficialis</i> *	7.2 \pm 1.9 (32)	0.2 \pm 0.08 (40)	0.06 \pm 0.04 (12)
<i>Psammocora stellata</i> *	0.6 \pm 0.1 (16)	0.09 \pm 0.01 (20)	0.4 \pm 0.1 (12)
<i>Gardineroseris planulata</i>	-	-	0.08 \pm 0.08 (4)
<i>Fungia (Cycloseris) curvata</i>	0.05 \pm 0.05 (12)	-	-

AC= arrecifes coralinos, CCB= comunidades coralinas sobre basaltos, CCA= comunidades coralinas sobre arena.

*Significativamente diferente entre ambientes ($p < 0.01$, Kruskal-Wallis), ** $0.01 \leq p < 0.05$, Kruskal-Wallis.

vincularon con la infraestructura hotelera, habitacional y pública existente hasta el XII-1997 y con las cuatro marinas próximas a construir (Anónimo 1978, 1982).

RESULTADOS

Composición y abundancia de especies: La distribución y extensión de los arrecifes coralinos (AC) en Bahía Culebra proba-

blemente esta sujeta a la dirección del oleaje y la distribución de la temperatura durante la estación de afloramiento (Diciembre-Abril), por lo que están restringidos a las zonas protegidas especialmente del oleaje O, S y SO que produce la mayor parte de las marejadas en la zona (Brenes & Lizano 1993). En algunos sitios particulares, como por ejemplo, en el litoral sur de las Islas Pelonas y de Punta Arenilla (Fig. 1), los rasgos de la costa y la

batimetría provocan una refracción considerable en el oleaje O y SO permitiendo un desarrollo moderado de arrecifes. Por otro lado, las comunidades coralinas sobre basaltos (CCB) y sobre arena (CCA) se localizan por toda el área de estudio y no parecen seguir un patrón definido de distribución.

La distribución batimétrica de los transectos fue menor en los AC (3-15 m) que en las CCA (2-20 m) y CCB (2-30 m). El porcentaje promedio (\pm error estándar) de cobertura de algunas variables es diferente entre los tres ambientes (Cuadro 1): en los AC son mayores las coberturas de coral vivo ($44 \pm 3.3\%$), la cobertura viva total ($53.4 \pm 2.9\%$) y de coral muerto ($36.2 \pm 0.7\%$). Las coberturas de esponjas ($2.7 \pm 0.2\%$), algas calcáreas ($5.1 \pm 0.3\%$) y substrato libre ($60.3 \pm 1.4\%$) son mayores en las CCB, y únicamente la cobertura de la categoría "Otros" ($2.2 \pm 0.3\%$) es mayor en las CCA. Las diferencias entre ambientes no son significativas ($p > 0.05$) con respecto a las coberturas de octocorales y macroalgas.

Algunas especies de corales hermatípicos presentan variaciones significativas ($p < 0.05$) entre los tres ambientes (Cuadro 2): en los AC son mayores las coberturas de *Pocillopora damicornis* ($9.9 \pm 2.2\%$), *Pavona clavus* ($13 \pm 3.6\%$), *Psammocora superficialis* ($7.2 \pm 1.9\%$) y *Psammocora stellata* ($0.6 \pm 0.1\%$); las especies *Leptoseris papyracea* ($13.6 \pm 5.3\%$), *Pavona frondifera* ($0.06 \pm 0.02\%$) y *Fungia (Cycloseris) curvata* ($0.05 \pm 0.05\%$) son exclusivas de este ambiente. Las mayores coberturas en las CCB las presentan *Pocillopora eydouxi* ($1.7 \pm 0.4\%$), *Pocillopora meandrina* ($0.2 \pm 0.1\%$), *Pocillopora capitata* ($0.5 \pm 0.2\%$), *Pavona gigantea* ($1.6 \pm 0.3\%$) y *Porites panamensis* ($0.4 \pm 0.1\%$). Únicamente la cobertura de *Pocillopora elegans* ($13 \pm 1.8\%$) es mayor en las CCA. *Gardineroseris planulata* ($0.08 \pm 0.08\%$) estuvo restringida a los transectos de las CCA pero se encuentra también en un AC de *P. clavus* (No. 4, Fig. 1). Las coberturas promedio de *Pavona varians* y *Porites lobata* no varían significativamente entre los tres ambientes.

El número total de especies de organismos (e.g. corales, verméticos, tunicados, poliquetos) en los transectos es diferente entre los tres ambientes (Cuadro 3); la cantidad mayor se encuentra en las CCA (7.8 ± 0.4 especies).

No hay diferencias significativas con respecto a la cantidad de erizos (ca. 0.2 erizos m^{-2}) y el I_H (ca. 1.3). La diversidad de especies (Cuadro 3) varió significativamente entre los ambientes ($g_1 = 2$, $H = 31.6$, $p < 0.001$, Kruskal-Wallis); fue mayor en las CCA (0.6 ± 0.02) y las CCB (0.58 ± 0.01) que en los arrecifes (0.43 ± 0.03). La equitatividad no es significativamente diferente entre los tres ambientes ($g_1 = 2$, $H = 2.82$, $p > 0.05$).

Actividades recreativas y comerciales en los ambientes coralinos: Los ambientes arrecifales de Bahía Culebra son utilizados directamente con diferentes niveles de intensidad por los operarios de buceo recreativo y por los buzos que extraen recursos. De un total de 619 buceos informados en 21 sitios de la bahía (Fig. 1, Cuadro 4), el 75.9% fueron con fines recreativos y se llevaron a cabo en lugares donde frecuentemente hay los dos tipos de comunidades coralinas juntas y ocasionalmente arrecifes (únicamente en el sitio No. 4 el buceo se realiza exclusivamente en el arrecife).

En un arrecife de *Leptoseris papyracea* (Fig. 1) los buzos invirtieron la mayor parte del tiempo de fondo en la zona arrecifal (Jiménez 1997, y en prep.). En el sitio No. 16 visitaron ocasionalmente el pequeño arrecife que se encuentra en un canal. En cinco de los sitios las inmersiones se realizan exclusivamente en las CCB a pesar de que en dos de ellos (Nos. 3, 15) hay CCA en las cercanías. De igual manera, en 13 sitios con dos o tres ambientes arrecifales (Cuadro 4), los buzos invierten la mayor parte del tiempo de fondo en las CCB.

La mayoría de los buceos en las CCA son de un tiempo de fondo relativamente corto ($< 15\%$ del tiempo total). Estas visitas a las CCA generalmente suceden al inicio o al final del buceo, en los puntos de entrada o salida respectivamente. Únicamente en los sitios No. 11 y 12 se invierte aproximadamente el mismo tiempo que en las CCB, y en el sitio No. 9, el tiempo en las CCA es mayor que en las CCB. Esto obedece a que el objetivo principal del buceo es observar los restos de un pequeño naufragio que yacen en un área arenosa un poco alejada de la zona rocosa, o bien, para observar comunidades de la anguila de jardín *Heteroconger* sp.

CUADRO 3

Promedio \pm error estándar de cinco descriptores en los tres ambientes coralinos de Bahía Culebra

Descriptores	AC (n= 52)	CCB (n= 156)	CCA (n= 46)
Erizos m ⁻²	0.2 \pm 0.02	0.2 \pm 0.1	0.2 \pm 0.02
<i>I_H</i>	1.3 \pm 0.2	1.3 \pm 0.1	1.3 \pm 0.1
Cantidad especies *	6.6 \pm 0.3	7.7 \pm 0.2	7.8 \pm 0.4
Diversidad *	0.43 \pm 0.03	0.58 \pm 0.03	0.61 \pm 0.02
Equitatividad	0.55 \pm 0.03	0.66 \pm 0.01	0.65 \pm 0.01

AC= arrecifes coralinos, CCB= comunidades coralinas sobre basaltos, CCA= comunidades coralinas sobre arena, n= cantidad de transectos, *I_H*= índice de heterogeneidad topográfica del substrato.

*Significativamente diferente entre ambientes ($p < 0.05$, Kruskal-Wallis)

CUADRO 4

Cantidad de inmersiones recreativas y comerciales (1995-96) realizadas en 21 sitios en los tres ambientes coralinos de Bahía Culebra

Sitio	AC	CCB	CCA	Buceos		Total Buceos
				Recreativos	Comerciales	
1	-	Ma	Me	7	1	8
2	-	Ma	Me	2	0	2
3	-	To	-	1	1	2
4	To	-	-	1	0	1
5	-	Ma	Me	46	14	60
6	-	Ma	Me	1	0	1
7	-	To	--	97	24	121
<i>Leptoseris</i>	Ma	Me	Me	3	9	12
8	-	Ma	Me	15	2	17
9	-	Me	Ma	1	0	1
10	-	Ma	Me	5	0	5
11	-	Ma	Ma	3	2	5
12	-	Ma	Ma	39	7	46
13	-	Ma	Me	51	17	68
14	-	Ma	Me	13	2	15
15	-	To	--	7	0	7
16	Me	Ma	Me	7	4	11
17	-	Ma	Me	94	29	123
18	-	To	-	74	36	110
19	-	To	-	2	1	3
20	-	Ma	Me	1	0	1
Total To	1	5	0	•	•	•
Total Ma	1	13	3	•	•	•
Total Me	1	2	12	•	•	•
Total Buceos	•	•	•	470 (75.9%)	149 (24.1%)	619

AC= arrecifes coralinos, CCB= comunidades coralinas sobre basaltos, CCA= comunidades coralinas sobre arena, To= totalidad del tiempo de fondo, Ma= mayor parte, Me= menor parte. *Leptoseris*= Datos tomados de Jiménez (1997).

Con respecto a los buceos comerciales, la forma en que se invierte el tiempo de fondo en los tres ambientes arrecifales está estrechamente ligado al recurso que se busca. Esto sucede cuando el objetivo principal es la extracción de algún tipo particular de pez ornamental, por ejemplo, las especies

conocidas como "Caminante" (*Antennarius avalonis* Jordan & Starks 1907) en fondos arenosos, y "Narizón" (*Oxycirrhites typus* Bleeker 1857) en octocorales y coral negro, el buceo se realizará entonces en los ambientes donde la especie buscada es abundante. Por otro lado, en algunas especies el adulto y el

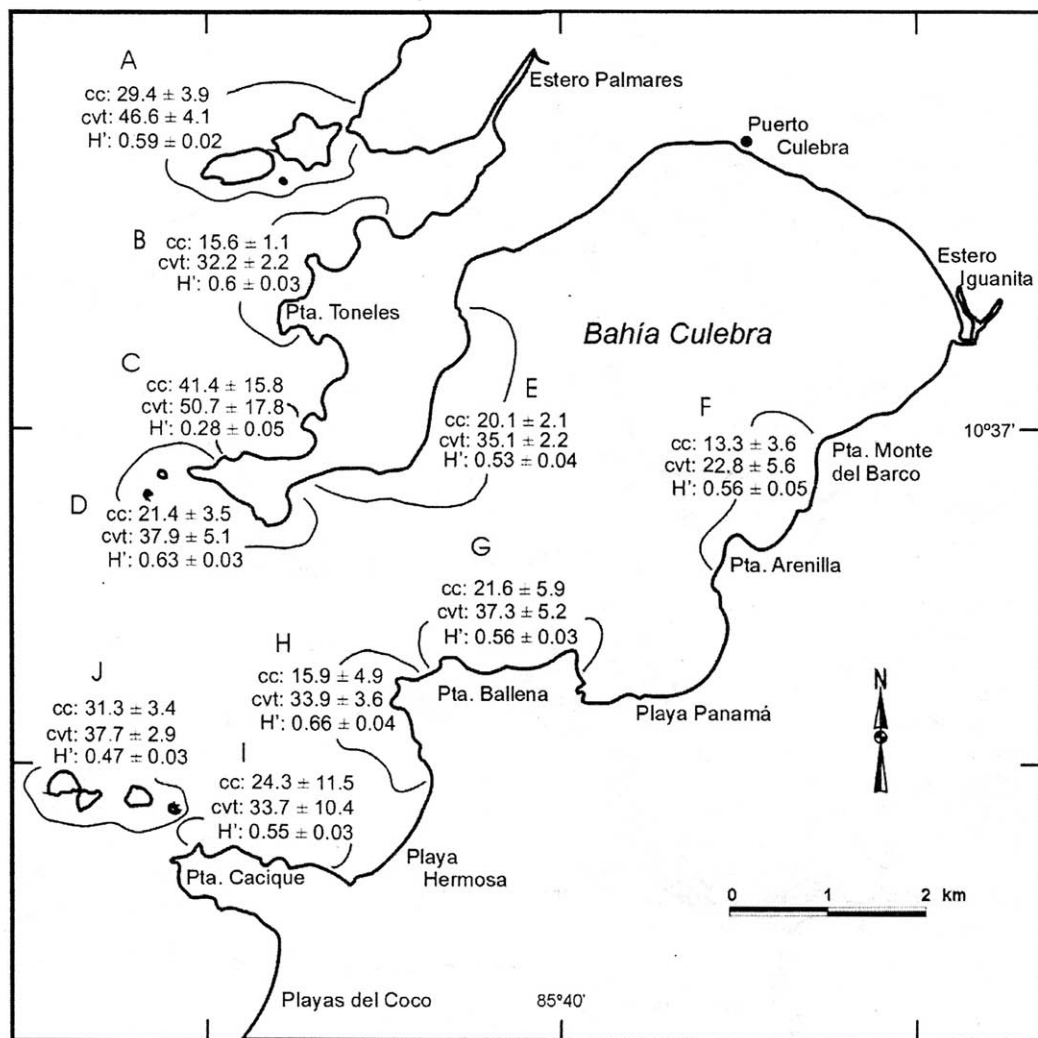


Fig. 2. Cobertura \pm error estándar de corales escleractíneos (cc), cobertura viva total (cvt) y diversidad (H'), de acuerdo a las 10 zonas (A-J) en que se agruparon los transectos realizados en Bahía Culebra. A= 36 transectos, B= 8, C= 16, D= 44, E= 28, F=8, G= 44, H= 20, I= 24, J= 32.

juvenil pueden estar estacionalmente en zonas diferentes, y su búsqueda implicará la visita a más de un ambiente coralino (e.g. "Paser", *Holacanthus passer* Valenciennes 1846 en zonas rocosas y arenosas). Sin embargo, en la mayoría de los buceos para capturar peces se buscan más de 30 especies diferentes (Gutiérrez 1994, Fournier & Vítola 1994) distribuidas en los tres ambientes coralinos.

Por lo general, en las embarcaciones autorizadas para capturar únicamente peces para acuario se extraen otros organismos, exten-

diéndose el tiempo de fondo a los tres ambientes arrecifales. No obstante, los pescadores entrevistados coinciden en manifestar una ligera preferencia a realizar la mayoría de los buceos en el siguiente orden: CCB \gg CCA $>$ AC. Pero enfatizan que esta secuencia está sujeta a las variaciones estacionales en la abundancia de las especies y su demanda en el mercado, las condiciones climáticas, la experiencia de los miembros del grupo, y al capitán de la embarcación.

Con base en las consideraciones anteriores,

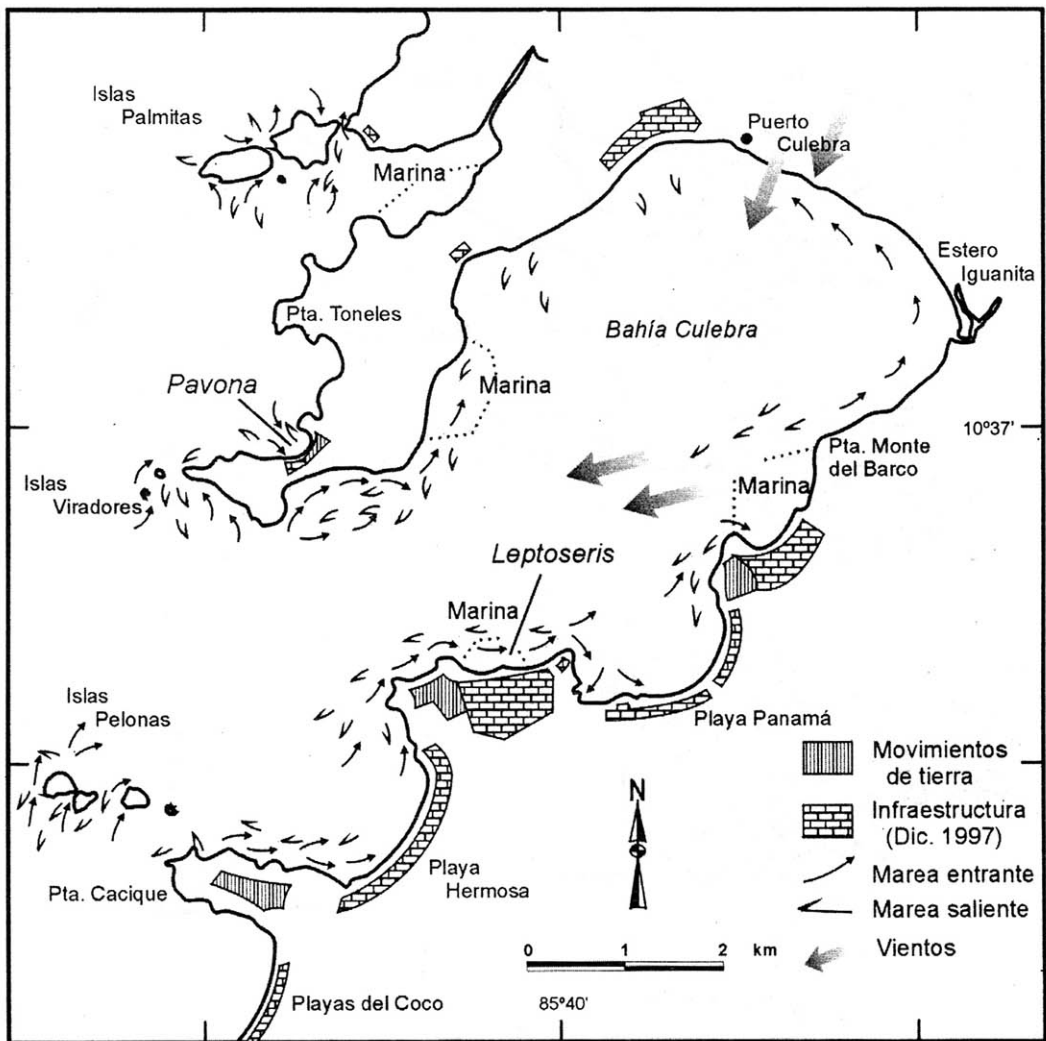


Fig. 3. Distribución aproximada de la infraestructura costera (diciembre 1997), dirección de las corrientes marinas y vientos predominantes durante la época seca en Bahía Culebra determinadas a partir de las observaciones de campo. Se indica la posición de dos arrecifes (*Pavona*, *Leptoseris*) y la ubicación de las cuatro marinas propuestas.

a los buceos comerciales se les asignó un tiempo de fondo mayor en las CCB, a pesar de que los organismos recolectados incluyen peces e invertebrados con una amplia distribución en las comunidades coralinas y en los arrecifes.

Distribución de la cobertura viva total, coral vivo y diversidad total: Considerando en conjunto los tres ambientes coralinos y con base en la distribución de los transectos realizados, se agrupó el índice de diversidad

H' (corales y otros organismos presentes en los transectos) en 10 zonas diferentes de la bahía (Fig. 2). La mayor diversidad ($H' \geq 0.59$) se encuentra en el litoral externo norte (zonas A, B, D) y alrededor de Punta Ballena (H). Hay una disminución del H' en el litoral interno de la bahía (E, F, G), en Punta Cacique (I) y en las Islas Pelonas (J). La menor diversidad de todas las zonas ($H' < 0.3$) se encuentra en el litoral externo de la sección más angosta de la Península de Nacascolo (C).

Con respecto a la cobertura de coral y la

cobertura viva total (Fig. 2), las mayores coberturas del primero (>25%) están en las zonas C, J y A (en orden decreciente), localizadas en el litoral externo norte y sur de la bahía; las menores ($\leq 16\%$) en las zonas H, B y F (litoral externo e interno). La cobertura viva total fue significativamente mayor (>40 %) en las zonas C y A (litoral externo norte), y menor en las zonas D, J, G, E y F.

Los ambientes coralinos comprendidos en las 10 zonas mencionadas anteriormente, difieren en cuanto a su exposición a las actividades de construcción y la infraestructura hotelera y habitacional presente en las costas de la bahía. Por ejemplo, en el año 1998, entre las zonas F-I (desde Punta Monte del Barco hasta Punta Cacique) se llevaban a cabo la mayoría de los movimientos considerables de tierra, y es adonde existe la mayor cantidad de infraestructura turística y habitacional (Fig. 3). La infraestructura en las zonas A y C es de pequeñas dimensiones, y en esta última las instalaciones se abandonaron en 1997. La construcción de tres de las cuatro marinas en Bahía Culebra ocurrirá en las zonas E, F y G; la cuarta se ubicará en Bahía Huevos, entre las zonas A y B (Fig. 3).

La dirección de las corrientes en estas zonas (Fig. 3) se determinó con base en observaciones constantes durante el período 1993-97 de la deriva de basura, troncos y del bote inflable con que se realizó la investigación. A pesar de ser una estimación del patrón de corrientes en la bahía, muestra como las zonas presentan una continuidad producto de la dirección de las corrientes, por lo que zonas de baja diversidad y alta cobertura de coral están unidas con otras zonas de alta diversidad y baja cobertura de corales. Adicionalmente, la dirección predominante de los vientos (Fig. 3) durante la época de afloramiento añade otro factor a la conectividad de los sitios, ya que en algunas ocasiones son vientos sostenidos de hasta 80 km hr^{-1} , modificando la dirección de algunas corrientes y el transporte de sedimentos por aire durante los movimientos de tierra.

DISCUSIÓN

Composición y abundancia de especies: Los arrecifes y comunidades coralinas de Bahía Culebra difieren en su distribución, en la

cobertura de la mayoría de los organismos, coral muerto, sustrato libre, diversidad de corales y la cantidad de especies. No hay diferencias significativas con respecto a la abundancia de erizos y la heterogeneidad topográfica. La distribución de los arrecifes está limitada por la exposición de los sitios al oleaje de fondo y probablemente por el efecto directo del afloramiento estacional de aguas frías, como se ha informado para otros arrecifes (Glynn & Stewart 1973, Glynn & Wellington 1983, Glynn & Maté 1997). Las CCB y CCA se encuentran por toda el área de estudio aunque su abundancia disminuye en los sitios con descarga de agua dulce y sedimentos de manglares y estuarios.

Las mayores coberturas de coral vivo, muerto y cobertura viva total en los arrecifes, puede relacionarse con la protección de los sitios al oleaje y efectos directos del afloramiento mencionados anteriormente, favoreciéndose el crecimiento y abundancia de corales. Las especies ramificadas (*Pocillopora* spp.) y masivas (*P. clavus*, *P. gigantea* y *P. lobata*) en Bahía Culebra tienen un aporte importante a la cobertura viva de corales, el 42% y 30% respectivamente. En otros arrecifes del Pacífico oriental es mayor el aporte de *Pocillopora* spp.: >95% en I. Iguana (Guzmán *et al.* 1991b) y en la Ensenada de Utría (Vargas-Angel 1996), y ca. 80% en I. Contadora (Wellington 1982). Por otro lado, los corales masivos (*P. lobata*, *P. clavus* y *G. planulata*) tienen la mayor contribución en las islas del Caño (ca. 70%, Guzmán 1986) y del Coco (ca. 80%, Guzmán & Cortés 1992), zonas sin la influencia de afloramientos estacionales. En Bahía Culebra la situación no es tan polarizada debido a la presencia de varios arrecifes dominados por ambos tipos de corales (Jiménez 1997, 1998). Adicionalmente, hay otras dos especies con una contribución importante al porcentaje total de cobertura viva de corales: *P. superficialis* (16%) y *L. papyracea* (12%), este último con coberturas de ca. 40% en algunos transectos (Jiménez 1998).

La dominancia de corales en los arrecifes se refleja en la menor diversidad y bajo número de especies de organismos bentónicos con respecto a las comunidades coralinas. La mayor cobertura de coral muerto se debe a que los corales son los formadores del sustrato en

los arrecifes y sobre el cual se asientan los demás organismos; por esta razón habrá una mayor cantidad de coral muerto y una menor cantidad de sustrato libre (basaltos, arena). Esto se comprueba en las CCB donde los corales crecen sobre basaltos, y por lo tanto es donde hay la mayor cobertura de sustrato libre (basaltos, arena). Además, la mayoría de los arrecifes actuales están establecidos sobre arrecifes antiguos que murieron probablemente durante la Pequeña Edad de Hielo (Glynn *et al.* 1983), aumentando la cobertura de coral muerto en los transectos.

Las CCB presentan las mayores coberturas de esponjas, algas calcáreas y sustrato libre, y las menores de coral vivo y muerto. La mayor cobertura de esponjas puede deberse a que estas comunidades tienen un mayor ámbito de profundidad que los otros dos ambientes coralinos, y porque la abundancia y tamaño de las esponjas tiende a incrementarse con la profundidad (Jiménez 1998). Varias de las CCB se encuentran en sitios expuestos a corrientes y oleaje, ambientes en que las algas calcáreas por lo general son más abundantes (Littler & Littler 1984). Adicionalmente, en los basaltos las algas calcáreas se extienden formando parches grandes en tanto que son menores en los AC y CCA, probablemente por la poca disponibilidad de sustrato consolidado. A pesar de que en las CCB la cobertura de octocorales y macroalgas no fueron significativamente mayores, hay comunidades donde las coberturas de ambos grupos son mayores (>20%) que los corales, indicando su importancia local y su impacto potencial en los corales al competir por el sustrato (Tanner 1995). La poca abundancia de corales en estas comunidades también se puede relacionar con la mayor exposición de los sitios al oleaje y corrientes, factores que periódicamente fragmentan colonias y afectan el reclutamiento y sobrevivencia de los fragmentos alterando la estructura de la comunidad (Highsmith 1982, Lewis 1989, Riegl & Riegl 1996a,b). Sin embargo, en este ambiente el aporte de *Pocillopora* spp. a la cobertura de coral vivo es ca. 80%, particularmente por la gran abundancia de *P. elegans* en las comunidades más protegidas del oleaje y en los transectos someros (≤ 10 m de profundidad). Las especies masivas (*P. gigantea* > *P. lobata* > *P. clavus*) tienen una menor contribución (ca. 19%) ya

que se encuentran en pocas CCB y sus coberturas promedio son bajas. En las CCB de la Ensenada de Utría (Vargas-Angel 1996), la composición de especies y su aporte a la cobertura viva total es similar a las comunidades de Bahía Culebra: *Pocillopora* spp. contribuye con ca. 86%, y las especies masivas (*P. lobata* > *P. clavus* > *P. gigantea*) con ca. 11%. Es probable que el mayor aporte de *P. gigantea* en Bahía Culebra esté relacionado con una mayor tolerancia de esta especie a las bajas temperaturas, ya que es el coral más abundante en las Islas Murciélagos en las zonas más expuestas a la influencia del afloramiento estacional de Papagayo (Jiménez & Cortés en prep.), e inclusive se informa de un pequeño arrecife de esta especie en un islote expuesto al afloramiento (Cortés 1996-1997). La menor dominancia de corales en las CCB se refleja en el aumento de la diversidad total y cantidad de especies con respecto a los arrecifes.

Los porcentajes de cobertura en las CCA tienen tendencias similares a lo observado para las CCB, especialmente en la cobertura de coral vivo, cobertura viva total, sustrato libre y coral muerto. Sin embargo tienen una mayor cobertura de los organismos dentro de la categoría "Otros" y la mayor diversidad total de los tres ambientes coralinos. Es posible que los factores ambientales mencionados anteriormente (exposición al oleaje, temperatura, tipo de sustrato) están influyendo en la abundancia de los organismos en las CCA. En las CCA la contribución de los corales ramificados es menor (ca. 68%, particularmente *P. elegans*) en tanto que los masivos (ca. 29%, *P. clavus* » *P. gigantea* > *P. lobata*) son más importantes comparados con las CCB. Lo anterior indica que el ambiente en las CCA es menos propicio para el asentamiento de corales ramificados (Glynn 1976) o la sobrevivencia de fragmentos es menor en sustratos poco consolidados con una mayor cantidad de sedimentos en resuspensión que producen una mayor abrasión del tejido (Jiménez sin publ.). Lo contrario ocurre con algunas especies masivas cuyas características estructurales le permiten a los reclutas y fragmentos estar en ambientes arenosos o poco consolidados, aumentando la sobrevivencia con el tamaño (Glynn 1974, Lewis 1989). Es posible observar en algunas

CCA dominadas por *P. clavus* como la acumulación de fragmentos de corales, algas calcáreas y conchas, contribuyen a la estabilización del sedimento y se inicia el crecimiento de colonias sobre este estrato. Es posible que algunos arrecifes de la bahía se iniciaran a partir de comunidades coralinas sobre arena.

La diversidad total y cobertura de otros organismos en los transectos de las CCA son mayores a lo informado para los otros ambientes coralinos, y esto está relacionado con la abundancia de los siguientes grupos: poliquetos » anémonas » briozoarios > bivalvos. El grupo de los poliquetos filtradores es abundante y en varias oportunidades dominaba varios m² del fondo. Por último, es necesario considerar que los patrones de la cobertura en los tres ambientes coralinos pueden estar controladas también por factores biológicos como la depredación, competencia, reclutamiento y patógenos. En arrecifes coralinos donde hay una zonación definida (plataforma, talud, base), los factores físicos y biológicos actúan diferencialmente de acuerdo a la zona. Por ejemplo, en las zonas someras las corrientes, mareas, oleaje y turbulencia son los principales agentes reguladores de la estructura de la comunidad, en tanto que en las zonas profundas su importancia disminuye y son los factores biológicos como la competencia, depredación y reclutamiento los que moldean la estructura (Glynn 1972, 1977, 1982, Wellington 1982a, Glynn & Wellington 1983, Guzmán & Cortés 1989a, 1993). En Bahía Culebra, la combinación de los aspectos físicos y biológicos con sus cambios estacionales de acuerdo a la época de afloramiento pueden estar actuando sobre los corales y organismos asociados.

Actividades recreativas y comerciales en los ambientes coralinos: De acuerdo a la distribución de la visitación y al tiempo de fondo en los tres ambientes coralinos de la bahía, las CCB son el ambiente más importante para la realización de los buceos recreativos. En más del 80% de los sitios se utiliza la mayor parte o todo el tiempo de fondo en las CCB. Los AC y las CCA se visitan ocasionalmente, aunque hay una tendencia a permanecer más tiempo en las CCA. La razón de la preferencia por las CCB se

relaciona con dos factores principalmente. Primero, la mayoría de los buzos (>60%, n=745) que respondieron un formulario sobre los motivos e intereses durante las inmersiones en los sitios de la bahía (Jiménez en prep.), indican que la observación de peces (incluyendo pelágicos, tiburones y mantas) es el objetivo principal del buceo; corales y otros invertebrados se clasifican en cuarto lugar. De los tres ambientes coralinos de la bahía, es precisamente en las CCB donde se informa de la mayor diversidad y biomasa de peces (Dominici 1998, Jiménez & Gamboa en prep.). Por esta misma razón es que ocasionalmente se prolongan los tiempos de fondo en las CCA, ya que observan otros tipos de peces que sólo allí se encuentran. La mayor visitación en las CCB se ha relacionado con la mayor abundancia de colonias de coral con daños físicos (fragmentación, raspados, desprendimientos), los cuales son menores en las CCA y AC (Jiménez 1997). Las anclas, poca experiencia de los buzos, y el comportamiento de algunos guías, producen daños considerables en los corales: un buzo con poco control de la flotabilidad, destruyó ca. 0.3 m² de un parche de *P. damicornis* (Jiménez en prep.), daño, muy inferior, al que ocasionan los buzos comerciales al extraer peces de los corales y moluscos de los arrecifes (>25 m², Jiménez 1997). Sin embargo, en ninguno de los casos se encontró una disminución de la cobertura a pesar del daño físico de las colonias (Jiménez 1998). Resultados similares se han informado en otros arrecifes impactados por las actividades de buceo, pero documentan el efecto del tamaño de los fragmentos en la sobrevivencia y los cambios en la estructura de la comunidad (Tilmant & Schmahl 1981, Liddle & Kay 1987, Talge 1992, Hawkins & Roberts 1994a, Allison 1996, Riegl & Riegl 1996a,b). A pesar de que los buzos comerciales probablemente utilicen el tiempo de fondo por igual en los tres ambientes coralinos, las CCB son más importantes para sus actividades por la razón de que son más abundantes en la bahía.

Los resultados indican que las CCB son el ambiente coralino más importante para las actividades de buceo recreativo y comercial en Bahía Culebra. Tradicionalmente se han realizado estudios de esta naturaleza únicamente en zonas donde los arrecifes son el

ambiente coralino más abundante (e.g. Pendleton 1994, 1995, Blair *et al.* 1996), pero el presente trabajo demuestra que se deben considerar otros ambientes coralinos generalmente poco estudiados. Además, complementa otros trabajos donde se estudian las actividades comerciales en los ambientes de la bahía y se relacionan las características de la población de usuarios (recreativos y comerciales) con diversos aspectos biológicos de los ambientes utilizados (Ibarra 1996, Jiménez 1997, 1998, Dominici 1998).

Distribución de la cobertura viva total, coral vivo y diversidad total: Las zonas en que se dividió la bahía presentan patrones interesantes, especialmente cuando se asocian los descriptores para identificar áreas de particular interés. Las zonas con las menores diversidades por lo general tienen las mayores coberturas de coral vivo y viva total, y las mayores diversidades corresponden a las menores coberturas. Esto indica la relación inversa entre la diversidad y cobertura, ya que al dominar los corales el sustrato generalmente la diversidad de otros organismos bentónicos disminuye. Los sitios dentro de la zona F, donde se presentan las mayores diversidades, son los de menor cobertura viva y la mayor de coral muerto. Además, seleccionando el criterio de las mayores diversidades como la base para identificar las zonas de interés científico o para la conservación, se podrían ignorar los sitios con las mayores coberturas de coral y tal vez con atributos únicos, este es el caso de las zonas C y G. La zona C tiene la menor diversidad total de Bahía Culebra pero con la mayor cobertura de coral vivo en el arrecife de "Güiri-Güiri", uno de los pocos arrecifes construidos por *P. clavus* en Costa Rica (Jiménez 1998, Jiménez & Cortés en prep.). La zona G tiene una diversidad y cobertura bajas pero con el arrecife de "Esmeralda", el único arrecife construido por *L. papyracea* informado para el Pacífico oriental (Jiménez 1997, 1998, en prep.). Las consideraciones anteriores indican que para establecer prioridades para la conservación de ambientes coralinos, los descriptores diversidad, cobertura de coral vivo y cobertura viva total, deben ser complemento de otros como por ejemplo los Valores de Construcción (V_c) y Biodiversidad

(V_b) -sensu Done (1995b)-, que no implican un mayor trabajo en el campo. El V_c indica la presencia de corales con tamaños considerables, y por lo tanto, de importancia estructural para el arrecife, en tanto que el V_b es sensible a la proporción de especies de coral raras o nuevas con respecto a las comunes. Jiménez (1997, 1998, en prep.) determinó el V_c del arrecife de *P. clavus* y el V_b del arrecife de *L. papyracea*, obteniendo los valores más altos en la costa Pacífica de Costa Rica (156 y 703.42 respectivamente) que indican la particularidad e importancia regional de estos arrecifes.

De acuerdo a los sitios informados en el Cuadro 4, las actividades de buceo recreativo tienden a realizarse en seis de las zonas definidas anteriormente (B, C, D, E, H, J, Fig. 2), aunque cerca del 60% de los buceos informados ($n=470$) se concentran en la zona J (Islas Pelonas), y el sitio más popular de buceo (No. 7, >20% de las inmersiones) se ubica en la zona E. Por lo tanto, las zonas de mayor importancia para los buzos recreativos son dos: zona J (baja diversidad y altas coberturas) y zona E (baja diversidad y cobertura). Las actividades de buceo comercial (extracción intensiva de organismos utilizando compresor de aire) se realizan en todas las zonas, excepto en algunos puntos de la zona E que son visitadas con más frecuencia por un grupo de buzos que no utilizan compresor, y por lo tanto, la extracción es menor (Jiménez en prep.). La intensidad y frecuencia de las visitas en cada zona esta asociada a factores como las condiciones climáticas y la distancia al puerto principal de embarque (Playas del Coco). Por ejemplo, cuando las condiciones no son favorables para la navegación o el buceo (vientos fuertes y temperaturas muy bajas), generalmente disminuyen las visitas a las zonas en el litoral externo y se limitan a los sitios protegidos del efecto directo del afloramiento (ensenadas someras), y se reducen los tiempos de fondo. Pero esto solo ocurre durante eventos de afloramiento máximos que no suelen prolongarse por muchos días -de 3 a 10 días (McCreary *et al.* 1989, Jiménez 2001 en este volumen)- y que por lo general aumentan de intensidad hacia el medio día (obser. pers.).

La importancia de las zonas considerando los intereses de ambos usuarios, los buzos

recreativos y comerciales, es más definida en los primeros y coincide con el descriptor de cobertura de coral vivo en indicar la importancia de la zona J (la segunda cobertura más alta de las 10 zonas). Con respecto a los buzos comerciales, la mayoría de las zonas tienen una importancia similar debido a la variación en los criterios o circunstancias para utilizarlas, con la excepción de la zona F y el litoral interno norte de la bahía, áreas que no son óptimas para la extracción de los recursos utilizados. Por esta razón los criterios con base en los descriptores diversidad y cobertura pueden ser utilizados para designar las zonas de importancia para estas actividades subacuáticas.

Actualmente la distribución de la infraestructura y los movimientos de tierra en la bahía está concentrada entre las zonas F-I (Fig. 3), aunque eventualmente el desarrollo turístico en Bahía Culebra se extenderá alrededor de la bahía (áreas verdes, campos de golf, estructura habitacional, carreteras), incluyendo el litoral externo (Anónimo 1978, 1982, C. Ugalde com. pers. 1996). Por esta razón, es necesario considerar el carácter continuo de los ambientes marinos debido a que las corrientes facilitan la comunicación y conectividad entre zonas distantes (Charnock 1996, Roberts 1997). La dirección de las corrientes determinadas en este trabajo (Fig. 3) -ver Anónimo (1978) para otras corrientes-, potencialmente puede facilitar el transporte de una zona a otra de los efectos de la construcción y del funcionamiento de la infraestructura habitacional y las marinas (e.g. sedimentos, aguas residuales, desechos sólidos, combustibles y lubricantes). Por ejemplo, durante la realización del presente estudio, un pequeño parche arrecifal de *P. gigantea* fue parcialmente sepultado por los sedimentos de una construcción en la zona G, ocasionando ca. 84% de mortalidad (Jiménez 1997), y en el arrecife de Güiri-Güiri (zona C), se observó cómo los sedimentos de una carretera fueron transportados hacia el arrecife aunque no se observaron daños apreciables en los corales (Jiménez 1998). En diciembre 1996, se observó una disminución considerable en la visibilidad del agua y aumento de sedimentos en suspensión en el arrecife construido por *L. papyracea* (zona G, Fig. 3), y una mortalidad localizada (<8%) de este coral en varias secciones del arrecife

(Jiménez sin publ.). Lo anterior fue coincidente con grandes movimientos de tierra en el extremo norte de playa Panamá y Punta Ballena, y fuertes vientos NE-E durante diciembre y enero. Posteriormente en 1997, el arrecife de *Leptoseris* fue afectado dramáticamente (>90% mortalidad) por el calentamiento asociado a El Niño 1997-98 (Jiménez *et al.* 2001).

La difusión por corrientes de elementos en solución como nutrientes, metales y sustancias químicas es mayor que los sedimentos, y ocurre por distancias y períodos de tiempo considerables (e.g. Guzmán & Jiménez 1992, Deslarzes *et al.* 1995, Guzmán & Jarvis 1996, Walker & Brunskill 1997). La dirección de las corrientes en la bahía potencialmente pueden transportar las aguas residuales ricas en nutrientes de una zona a otra; también los combustibles y lubricantes que se derramen en las marinas pueden alcanzar ambientes arrecifales lejos de la marina misma. Los efectos de ambos contaminantes (particularmente el petróleo y sus derivados) en las comunidades coralinas son muy variados e incluyen: la proliferación de otros organismos como las algas que compiten con los corales por el espacio, reducción en la penetración de la luz, efectos subletales en la reproducción y crecimiento, disminución del reclutamiento y capacidad de reparación del tejido dañado (Brown & Howard 1985, Hallock & Schlager 1986, Guzmán *et al.* 1991a, 1994, Guzmán & Holst 1993, Grigg 1995, Lapointe *et al.* 1997). Adicionalmente, se ha demostrado que los nutrientes causan mortalidades en los corales cuando se asocian con temperaturas mayores de 28°C durante varios días (Maté 1997). En la bahía, temperaturas superiores a la anterior son frecuentes durante todo el año y hasta 12 m de profundidad por varios días (Jiménez 2001. en este volumen), aumentando las posibilidades de actuar sinérgicamente con los nutrientes. Esto es importante si se toma en cuenta que las aguas tratadas y utilizadas para la irrigación de zonas verdes (campos de golf) pueden percolarse por el suelo y filtrarse hacia el mar, como se ha observado en ambientes rocosos y áridos de la Península de Sinaí (Hawkins & Roberts 1994b).

Por último, la construcción de tres de las cuatro marinas en Bahía Culebra, coincide con la ubicación de arrecifes en las zonas B, F y G

(Fig. 3). Las dos primeras zonas tienen una alta diversidad total ($H' \geq 0.56$) y las coberturas más bajas de coral vivo y viva total (<16% y <32% respectivamente). En la tercer zona, a pesar de tener una baja diversidad y una cobertura de coral moderada ($H' = 0.56$ y ca. 22% respectivamente), se encuentra el único arrecife de *L. papyracea* del Pacífico oriental (aunque severamente impactado por El Niño 1997-98) y la única población viva del coral *Fungia (Cycloseris) curvata* de Costa Rica (Jiménez 1998). Por lo tanto, la construcción de la marina en la zona G es la que podría ocasionar el mayor daño directo en un arrecife de coral, sin considerar el transporte de contaminantes disueltos hacia otros ambientes arrecifales.

De acuerdo a estas consideraciones, si se desea iniciar un plan de protección de los ambientes coralinos de la bahía, las zonas C, G, I, J (Fig. 2) presentan características particulares que las clasifican como las de mayor interés. Sin embargo, dado que el uso de esos ambientes irá incrementándose con el desarrollo turístico de la zona (e.g. Proyecto Turístico Papagayo), es necesario iniciar un programa de control mediante el cual se minimice el efecto de ese incremento, como por ejemplo, asignar la categoría de protección absoluta a los arrecifes de *P. clavus* y *L. papyracea*. Adicionalmente, se deben realizar estudios de corrientes, monitoreo de la calidad de agua, nutrientes e hidrocarburos en la bahía y relacionarlos con el estado de los corales. La protección efectiva de estas zonas implica controlar las posibles fuentes de contaminantes que se encuentren en zonas vecinas y que por el transporte de las corrientes pueden afectar los ambientes dentro del área de protección. Estas zonas de protección van a servir como fuentes de larvas de coral y que puedan ser dispersadas por las corrientes hacia otras zonas que no estén protegidas (Roberts 1997).

Resumiendo las conclusiones de este trabajo: 1-En Bahía Culebra, los arrecifes coralinos presentan la mayor cobertura de corales vivos y cobertura viva total, pero la menor diversidad total y cantidad de especies. La abundancia de otros organismos incluyendo erizos, es mayor en las comunidades coralinas, especialmente en las comunidades coralinas sobre basaltos. 2-Con respecto a las actividades de buceo recreativas y comerciales, las comunidades

coralinas sobre basalto son más importantes para ambas actividades que los otros dos ambientes coralinos, y se refleja en la mayor cantidad de corales con daños físicos comparado a los otros ambientes. 3-La distribución zonal de la diversidad en la bahía y de la cobertura de coral vivo y viva total, no es un buen descriptor para seleccionar ambientes importantes para la conservación en la bahía. Se deben utilizar junto con otros descriptores como la zonación de las actividades humanas e índices (como el de biodiversidad) que expresen el valor regional del ambiente o zona en consideración. 4-La protección de las zonas deberá contemplar la dirección de las corrientes y la probable difusión de contaminantes hacia ellas, además de considerar el potencial de exportar larvas desde las áreas protegidas. 5-El programa de protección debe incluir el monitoreo constante de los ambientes coralinos de la bahía, para observar los cambios a través del tiempo, que facilite la distinción entre disturbios naturales y antropogénicos.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a E. Ruíz, C. Gamboa, J. Mateo, E. Estrada, S. Eder, M. Abarca y J. Peña por la ayuda en el campo; J. Bolaños (ICT) por facilitar el uso de instalaciones en Playa Panamá y acceso a la información del proyecto Papagayo; J. Vargas y C. Durán (CIMAR, UCR) por el uso de equipo y laboratorios. J. Cortés, H. Guzmán, R. Soto, F. Bolaños y A. León comentaron versiones anteriores de este trabajo. Se recibió ayuda económica parcial de la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica (proyectos 808-92-557 y 808-92-237), CONICIT (proyecto 90-326 BID), Sistema de Estudios de Posgrado (SEP-UCR), y el autor.

RESUMEN

Los arrecifes coralinos (AC) y las comunidades coralinas sobre basaltos (CCB) o arena (CCA) de Bahía Culebra (Pacífico de Costa Rica), se estudiaron considerando varios descriptores. Los AC tienen las mayores coberturas de coral vivo (ca. 40%) y cobertura viva total (>50%). Las CCB tienen las mayores coberturas de esponjas, macroalgas y algas calcáreas (2-5%). Las CCA tienen la mayor

cobertura de organismos asociados (>2%) y diversidad de los tres ambientes ($H' = 0.6$). La abundancia de erizos (ca. 0.2 m⁻²) y heterogeneidad del sustrato (ca. 1.3) fueron similares en los tres ambientes. Las especies ramificadas (*Pocillopora* spp.) aportan la mayoría (>40%) de la cobertura viva de corales, seguidas por las especies masivas. Las actividades de buceo recreativo se desarrollan mayoritariamente en las CCB; los buceos comerciales con compresor se realizan en todos los ambientes coralinos. La distribución zonal de la diversidad total y coberturas de coral vivo y cobertura viva total indican que los mayores valores por lo general se encuentran en el litoral externo. Actualmente, la infraestructura costera y los mayores movimientos de tierra se concentran en tres zonas de la bahía; en una de ellas se localiza el único arrecife construido por *Leptoseris papyracea* informado hasta el momento en el Pacífico oriental, y la única población viva que se conoce en Costa Rica del coral de vida libre *Fungia* (*Cyloseris*) *curvata*. En este sitio se construirá una de las cuatro marinas previstas para Bahía Culebra. Es necesario iniciar un plan de protección y legislación de los ambientes coralinos de la bahía, simultáneamente con estudios de monitoreo a largo plazo de variables ambientales y el estado de los corales.

REFERENCIAS

- Allison, W. 1996. Snorkeler damage to reef corals in the Maldive Islands. *Coral Reefs* 15: 215-218.
- Anónimo. 1978. Proyecto turístico en Bahía Culebra: estudio de factibilidad, económico y financiero, plan maestro y diseño preliminar (resumen). Instituto Costarricense de Turismo, San José, Costa Rica. 167 p.
- Anónimo. 1982. Papagayo Gulf Project. Instituto Costarricense de Turismo. San José, Costa Rica. 40 p.
- Blair, N., C. Geraghty, G. Gund & B. James. 1996. An economic evaluation of Cahuita National Park: establishing the economic value of an environmental asset. Kellogg Graduate School of Management, Chicago. 24 p. Sin publicar.
- Brenes, C. & O. Lizano. 1994. Estudio sobre características del oleaje en el interior de Bahía Culebra. 45 p. Sin publicar.
- Brown, B. & L. Howard. 1985. Assessing the effects of stress on reef corals. *Adv. Mar. Biol.* 22: 1-63.
- Brown, B. 1987. Worldwide death of corals - natural cyclical events or man-made pollution? *Mar. Poll. Bull.* 18:9-13.
- Charnock, H. 1996. The atmosphere and the ocean, p. 27-40. In C. Summerhayes & S. Thorpe (eds.). *Oceanography*. Willey, Nueva York.
- Clark, D. 1996. Abolishing virginity. *J. Trop. Ecol.* 12: 735-739.
- Cortés, J. 1996-1997. Comunidades coralinas y arrecifes del Area de Conservación Guanacaste, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44/45: 623-625.
- Craik, W., R. Kenchington & G. Kelleher. 1990. Coral-reef management. p. 453-467. In Z. Dubinsky (ed.). *Ecosystems of the world, Coral Reefs*. Elsevier, Amsterdam.
- Deslarzes, K., P. Boothe, B. Presley & G. Steinmetz. 1995. Historical incorporation of barium in the reef building coral *Montastraea annularis* at the Flower Gardens Banks, North-West Gulf of Mexico. *Mar. Poll. Bull.* 30: 718-722.
- Dominici, A. 1998. Estructura poblacional de los peces de arrecife del Golfo de Papagayo, Guanacaste, Costa Rica, con énfasis en las especies de mayor importancia comercial como ornamentales. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Done, T. 1995a. Remediation of degraded coral reefs: the need for broad focus. *Mar. Poll. Bull.* 30:686-688.
- Done, T. 1995b. Ecological criteria for evaluating coral reefs and their implications for managers and researchers. *Coral Reefs* 14: 183-192.
- Done, T. 1997. Decadal changes in reef-building communities: implications for reef growth and monitoring programs. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp., Panamá* 1:411-416.
- Fournier, M. & M. Vitola. 1994. La explotación de peces ornamentales marinos en Costa Rica. INCOPESCA. San José, Costa Rica. 28 p.
- Glynn, P. W. 1972. Observations on the ecology of the Caribbean and Pacific coast of Panamá. *Bull. Biol. Soc. Wash.* 2: 13-20.
- Glynn, P. W. 1974. Rolling stones among the Scleractinia: mobile coralloliths in the Gulf of Panamá. *Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp., Australia* 2: 183-198.
- Glynn, P. W. 1976. Some physical and biological determinants of coral community structure in the eastern Pacific. *Ecol. Monogr.* 46: 431-456.
- Glynn, P. W. 1977. Coral growth in upwelling and non-

- upwelling areas off the Pacific coast of Panamá. *J. Mar. Res.* 35: 567-585.
- Glynn, P. W. & J. Maté. 1997. Field guide to the Pacific coral reefs of Panamá. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp., Panamá 1*: 145-166.
- Glynn, P. W. & R. Steward. 1973. Distribution of coral reefs in the Pearl Islands (Gulf of Panamá) in relation to thermal conditions. *Limnol. Oceanogr.* 18: 367-379.
- Glynn, P. W. & G. Wellington. 1983. Corals and coral reefs of the Galápagos Islands. (With annotated list of the scleractinian corals of the Galápagos by J. W. Wells). University California, Berkeley. 330 p.
- Glynn, P. W., E. Druffel & R. Dunbar. 1983. A dead Central American coral reef tract: possible link with the Little Ice Age. *J. Mar. Res.* 41: 605-637.
- Grigg, R. 1995. Coral reefs in an urban embayment in Hawaii: a complex case history controlled by natural and anthropogenic stress. *Coral Reefs* 14: 253-266.
- Grigg, R. & S. Dollar. 1990. Natural and anthropogenic disturbance on coral reefs, p. 439-452. *In* Z. Dubinsky (ed.). *Ecosystems of the world, Coral Reefs*. Elsevier, Amsterdam.
- Gutiérrez, R. 1994. Peces ornamentales de Guanacaste, informe técnico. Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura, Guanacaste, Costa Rica. 60 p.
- Guzmán, H. M. 1986. Estructura de la comunidad arrecifal de la Isla del Caño, Costa Rica y el efecto de perturbaciones naturales severas. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Guzmán, H. M. & J. Cortés. 1989. Coral reef community structure at Caño Island, Pacific Costa Rica. *P.S.Z.N.I.: Mar. Ecol.* 10: 23-41.
- Guzmán, H. M. & J. Cortés. 1992. Cocos Island (Pacific of Costa Rica) coral reefs after the 1982-83 El Niño disturbance. *Rev. Biol. Trop.* 40: 309-324.
- Guzmán, H. M. & J. Cortés. 1993. Arrecifes coralinos del Pacífico oriental tropical: revisión y perspectivas. *Rev. Biol. Trop.* 41: 535-557.
- Guzmán H. M. & I. Holtz. 1993. Effects of chronic oil-sediment pollution on the reproduction of the Caribbean reef coral *Siderastrea siderea*. *Mar. Poll. Bull.* 26: 276-282.
- Guzmán, H. M. & C. Jiménez. 1992. Contamination of coral reefs by heavy metals along the Caribbean coast of Central America (Costa Rica and Panamá). *Mar. Poll. Bull.* 24: 554-561.
- Guzmán, H. M. & K. Jarvis. 1996. Vanadium century record from Caribbean reef corals: a tracer of oil pollution in Panama. *Ambio* 25: 523-526.
- Guzmán, H. M., J. Jackson & E. Weil. 1991a. Short-term ecological consequences of a major oil spill on Panamanian subtidal reef corals. *Coral Reefs* 10: 1-12.
- Guzmán, H. M., R. Robertson & M. Díaz. 1991b. Distribución y abundancia de corales en el arrecife de Isla Iguana, Panamá. *Rev. Biol. Trop.* 39: 225-231.
- Guzmán, H. M., D. Burns & J. Jackson. 1994. Injury, regeneration and growth of Caribbean reef coral after a major oil spill in Panamá. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 105: 231-241.
- Hallock, P. & W. Schlager. 1986. Nutrient excess and the demise of coral reefs and carbonate platforms. *Palaios* 1: 389-398.
- Hawkins, J. & C. Roberts. 1992. Can Egypt's coral reefs support ambitious plans for diving tourism?. *Proc. 7th Int. Coral Reef Symp., Guam 2*: 1007-1013.
- Hawkins, J. & C. Roberts 1994a. Effects of recreational SCUBA diving on fore-reef slope communities of coral reefs. *Biol. Conserv.* 62: 171-178.
- Hawkins, J. & C. Roberts. 1994b. The growth of coastal tourism in the Red Sea: present and future effects on coral reefs. *Ambio* 23: 503-508.
- Highsmith, R. 1982. Reproduction by fragmentation in corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 7: 207-226.
- Hughes, T. 1994. Catastrophes, phase shifts and large scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science* 265: 1547-1551.
- Ibarra, E. 1996. El valor de uso del paisaje submarino en el Golfo de Papagayo: comparación de la industria de buceo recreativo con la industria de extracción de peces para acuario. Tesis de Licenciatura, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Jiménez, C. 1997. Corals and coral reefs of Culebra Bay, Pacific coast of Costa Rica: anarchy in the reef. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp., Panamá 1*: 329-334.
- Jiménez, C. 1998. Arrecifes y comunidades coralinas de Bahía Culebra, Pacífico Norte de Costa Rica (Golfo de Papagayo). Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Jiménez, C. 1999. Seawater temperature measured at the surface and at two depths (7 and 14 m) in one coral reef at Culebra Bay, Gulf of Papagayo, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 49. Supl. 2: 153-161.
- Jiménez, C., J. Cortés, A. León & E. Ruiz. 2001. Coral bleaching and mortality associated with the 1997/98 El Niño event in an upwelling environment at the eastern Pacific (Gulf of Papagayo, Costa Rica). *Bull. Mar. Sci.* 69(1): 151-169.

- Krebs, C. 1989. Ecological methodology. Harper, Nueva York. 653 p.
- Lapointe, B., M. Littler & D. Littler. 1997. Macroalgal overgrowth of fringing coral reefs at Discovery Bay, Jamaica: bottom-up versus top-down control. Proc. 8th Int. Coral Reef Symp., Panamá 1: 927-932.
- Lewis, J. 1989. Spherical growth in the Caribbean coral *Siderastrea radians* (Pallas) and its survival in disturbed habitats. Coral Reefs 7: 161-167.
- Liddle, M. & A. Kay. 1987. Resistance, survival and recovery of trampled coral on the Great Barrier Reef. Biol. Conserv. 42: 1-18.
- Littler, M. & D. Littler. 1984. Models of tropical reef biogenesis: the contribution of algae. Prog. Phycol. Res. 3: 323-364.
- Maté, J. 1997. Experimental responses of Panamanian reef corals to high temperature and nutrients. Proc. 8th Int. Coral Reef Symp., Panamá 1: 515-520.
- McCreary, J., H. Lee & D. Enfield. 1989. The response of the coastal ocean to strong offshore winds: with application to circulations in the Gulfs of Tehuantepec and Papagayo. J. Mar. Res. 47: 81-109.
- Montebon, A. 1992. Use of the line intercept technique to determine trends in benthic cover. Proc. 7th Int. Coral Reef Symp., Guam 1: 151-155.
- Pandolfi, J. & J. Jackson. 1997. The maintenance of diversity on coral reefs: examples from the fossil record. Proc. 8th Int. Coral Reef Symp., Panamá 1: 397-404.
- Pendleton, L. 1994. Environmental quality and recreation demand in a Caribbean coral reef. Coast. Managm. 22: 399-404.
- Pendleton, L. 1995. Valuing coral reef protection. Ocean Coast. Managm. 26: 119-131.
- Riegl, B & A. Riegl. 1996a. How episodic coral breakage can determine community structure: a South African coral reef example. Mar. Ecol. 17: 399-410.
- Riegl, B & A. Riegl. 1996b. Studies on coral community structure and damage as a basis for zoning marine reserves. Biol. Conserv. 77: 269-277.
- Roberts, C. 1997. Connectivity and management of Caribbean coral reefs. Science 278: 1454-1457.
- Rogers, C., M. Gilmack & C. Fitz. 1983. Monitoring of coral reefs with linear transects: a study of storm damage. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 66: 285-300.
- Sheppard, C. 1995. The shifting baseline syndrome. Mar. Poll. Bull. 30: 766-767.
- Spurgeon, J. 1992. The economic valuation of coral reefs. Mar. Poll. Bull. 24: 529-530.
- Stumpf, H. & R. Legeckis. 1977. Satellite observations of mesoscale eddy dynamics in the eastern equatorial Pacific. J. Phys. Oceanogr. 7: 648-658.
- Talge, H. 1992. Impact of recreational divers on Scleractinian corals at Looe Key, Florida. Proc. 7th Int. Coral Reef Symp., Guam 2: 1077-1082.
- Tanner, J. 1995. Competition between scleractinian corals and macroalgae: an experimental investigation of coral growth, survival and reproduction. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 190: 151-168.
- Tilman, J. & G. Schmahl. 1981. A comparative analysis of coral damage on recreationally used reefs within Biscayne National Park, Florida. Proc. 4th Int. Coral Reef Symp., Manila 1: 187-192.
- Vargas-Angel, B. 1996. Distribution and community structure of the reef corals of Ensenada de Utria, Pacific coast of Colombia. Rev. Biol. Trop. 44: 643-651.
- Walker, G. & G. Bruskill. 1997. A history of anthropogenic mercury input into the Great Barrier Reef Lagoon, Australia. Proc. 8th Int. Coral Reef Symp., Panamá 2: 1889-1892.
- Wellington, G. 1982. Depth zonation of corals in the Gulf of Panamá: control and facilitation by resident reef fishes. Ecol. Monogr. 52: 223-241.
- Wells, S. 1995. Science and management of coral reefs: problems and prospects. Coral Reefs 14: 177-181.