

<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v73iS1.63715>

Estructura comunitaria de ecosistemas coralinos en sitios de importancia para la conservación de la biodiversidad marina del Pacífico Norte de Costa Rica

Sebastián Mena^{1*};  <https://orcid.org/0000-0002-1403-5533>
Fabio Quesada-Perez¹;  <https://orcid.org/0009-0009-6097-2972>
Celeste Sánchez-Noguera¹;  <https://orcid.org/0000-0002-9541-4788>
Carolina Salas-Moya¹;  <https://orcid.org/0000-0002-3781-8127>
Juan José Alvarado^{1,2,3};  <https://orcid.org/0000-0002-2620-9115>
Andrés López-Garro⁴;  <https://orcid.org/0000-0001-7834-5306>
Ilena Zanella⁴;  <https://orcid.org/0000-0002-3820-7643>
Mauricio Méndez Venegas⁵;  <https://orcid.org/0000-0003-4855-3731>
Rotney Piedra-Chacón⁵;  <https://orcid.org/0000-0001-9602-2586>
Lara Anderson Rana⁵;  <https://orcid.org/0009-0005-1270-6734>
Luis Fonseca López⁶;  <https://orcid.org/0000-0002-8778-4412>

1. Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica, San Pedro, San José 11501-2060, Costa Rica; sebastian.mena@ucr.ac.cr (*correspondencia), celeste.sancheznoguera@ucr.ac.cr, fabio.29.qp@gmail.com; caro.salasm@gmail.com
2. Centro de Investigación en Biodiversidad y Ecología Tropical (CIBET), Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San Pedro, San José 11501-2060, Costa Rica. juan.alvarado@ucr.ac.cr
3. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San Pedro, San José 11501-2060, Costa Rica.
4. Asociación Conservacionista Misión Tiburón, Playas del Coco, Guanacaste, Costa Rica; alopez@misiontiburon.org; izanella@misiontiburon.org
5. Ministerio de Ambiente y Energía, Sistema Nacional de Áreas de Conservación, Costa Rica; mauricio.mendez@sinac.go.cr; rotney.piedra@sinac.go.cr; lara.anderson@sinac.go.cr
6. Asociación Costa Rica por Siempre; San Pedro de Montes de Oca, San José 11501, Costa Rica; lfonseca@costaricaporsiempre.org

Recibido 30-IX-2024. Corregido 23-I-2025. Aceptado 03-II-2025.

ABSTRACT

Community Structure of coral ecosystems in sites of importance for the conservation of marine biodiversity in the North Pacific of Costa Rica

Introduction: The North Pacific of Costa Rica is a very dynamic region in oceanographic terms and has been identified as an important site for coral environments, with abundant coral communities and some of the most developed coral reefs on the Costa Rican Pacific coast. Nevertheless, these ecosystems have suffered degradation in the last years, a product of events of natural and anthropogenic origin.

Objective: This study determines the ecological state of the coralline ecosystems located in the Sites of Interest for the Conservation Golfo de Papagayo and Punta Gorda - Punta Pargos.



Methods: The coastline and geological formations (islands and islets) located in these SICs were explored, and rapid ecological evaluations were carried out, which included the characterization of the benthic, macroinvertebrate, and fish communities of each site.

Results: In 46 surveyed sites, three were identified as living coral reefs, 14 as dead coral reefs, and 29 as coral communities upon basalts, highlighting a low coverage of live coral (4.3 %) and a predominance of algae mats (64 %). A total of 79 fish species and 40 macroinvertebrate species were recorded, with significant variations in the community composition of these organisms between the three types of coral ecosystems characterized. Matapalo and Jícaro stand out as bright spots of reef development in the region.

Conclusions: This evaluation sheds light on the continuous alteration of these ecosystems over the last decades, without signs of significant improvements in their state. This reality underlines the urgency of taking effective measures of conservation and management to preserve and restore these coral and rocky reefs, in order to guarantee the sustainability of these valuable marine resources in the region.

Key words: coral; fishes; macroinvertebrates; coverage; infralittoral; reefs.

RESUMEN

Introducción: El Pacífico norte de Costa Rica es una región muy dinámica en términos oceanográficos y ha sido identificado como un sitio importante para los ambientes coralinos, con presencia de abundantes comunidades coralinas y algunos de los arrecifes de coral más desarrollados de la costa Pacífica costarricense. Sin embargo, estos ecosistemas han sufrido degradación en los últimos años, producto de eventos de origen natural y antropogénico.

Objetivo: Este estudio determina el estado ecológico de ecosistemas coralinos ubicados en los Sitios de Interés para la Conservación Golfo de Papagayo y Punta Gorda - Punta Pargos.

Métodos: Se exploró la línea de costa y las formaciones geológicas (islas e islotes) ubicadas en estos SIC, y se efectuaron evaluaciones ecológicas rápidas, que incluyeron la caracterización de las comunidades bentónicas, de macroinvertebrados y de peces de cada sitio.

Resultados: En 46 sitios visitados, se encontraron tres arrecifes de coral vivos, 14 muertos y 29 comunidades coralinas sobre basaltos, destacando una baja cobertura de coral vivo (4.3 %) y un predominio de tapetes algales (64 %). Se registraron 79 especies de peces y 40 especies de macroinvertebrados, con variaciones significativas en la composición de las comunidades de estos organismos entre los tres tipos de ecosistemas coralinos caracterizados. Matapalo y Jícaro se destacan como puntos brillantes de desarrollo arrecifal en la región.

Conclusiones: Esta evaluación arroja luz sobre la continua alteración de estos ecosistemas a lo largo de las últimas décadas, sin indicios de mejoras significativas en su estado. Esta realidad subraya la urgencia de tomar medidas efectivas de conservación y gestión para preservar y restaurar estos arrecifes coralinos y rocosos, a fin de garantizar la sostenibilidad de estos valiosos recursos marinos en la región.

Palabras clave: coral; peces; macroinvertebrados; cobertura; infralitoral; arrecifes.

INTRODUCCIÓN

Históricamente se ha descrito el Pacífico norte de Costa Rica como una zona relevante en términos de ecosistemas coralinos, con presencia de abundantes comunidades y arrecifes de coral (Cortés & Jiménez, 2003; Cortés & Murillo, 1985). Entre estas formaciones destacan los arrecifes construidos por corales masivos de las especies *Pavona gigantea* y *Pavona clavus*, y por corales ramificados del género *Pocillopora* sp. (Glynn et al., 2017; Jiménez, 2001; Jiménez & Cortés, 2003). Asimismo, era una de las pocas zonas del Pacífico Tropical

Oriental con agregaciones de los corales *Leptoseris papyracea* y *Fungia (Cycloseris) curvata* (Cortés & Jiménez, 2003). Dentro de esta región, la localidad mejor estudiada a nivel ecológico y de biodiversidad ha sido Bahía Culebra (Arias-Godínez et al., 2021; Cortés, 2012; Cortés & Jiménez, 2003; Salas-Moya et al., 2021; Sánchez-Noguera, 2012).

El resto de las zonas dentro del Pacífico Norte han recibido diferentes esfuerzos que han permitido mejorar la descripción de la composición y estado de conservación de los ecosistemas arrecifales (Alvarado et al., 2018; Alvarado et al., 2021; Cortés & Joyce, 2020;

Fernández-García et al., 2021). En la zona se identifican dos Sitios de Importancia para la Conservación (SIC); por un lado Golfo de Papagayo (179 km²), donde el esfuerzo de investigación ha permitido identificar y caracterizar diversos sistemas ecológicos, sin embargo 70 % del área se encuentra fuera de Áreas Silvestres Protegidas (ASP); por otro lado Punta Gorda - Punta Pargos (247 km²), cuyo esfuerzo de investigación ha sido considerablemente menor y el vacío de conservación alcanza el 90 % del área (Alvarado et al., 2011). Cabe resaltar que las ASP que se encuentran en estas zonas responden a objetivos de conservación distintos a las formaciones coralinas.

Aunado a estos vacíos de información, en las últimas décadas se ha documentado un proceso de degradación ecológica en los arrecifes de coral de esta zona, con reducciones en las coberturas de coral vivo e incluso la desaparición de algunos arrecifes (Alvarado et al., 2018; Arias-Godínez et al., 2021; Méndez-Venegas et al., 2021; Salas-Moya et al., 2021). Estos cambios a nivel ecológico promueven la necesidad de realizar una evaluación del estado de los arrecifes coralinos y rocosos ubicados dentro de estos SIC.

Este trabajo realiza una reevaluación de ambos SIC, utilizando una metodología estandarizada, con la cual se puede comparar cambios en la cobertura y composición en aquellos sitios que ya poseían un registro previo, y establecer una línea base para los nuevos visitados. De esta manera se espera que la información presentada sirva para desarrollar y fortalecer las acciones de conservación y gestión en los SIC Golfo de Papagayo y Punta Pargos - Punta Gorda.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: La región de estudio forma parte de dos Sitios de Importancia para la Conservación (SIC) (Papagayo y Punta Pargos - Punta Gorda) en el Pacífico Norte de Costa Rica (Alvarado et al., 2011; Sistema Nacional de Áreas de Conservación, 2008). La zona está inmersa en las Áreas de Conservación

Guanacaste (ACG) y Tempisque (ACT). El ACT abarca toda la Península de Nicoya y es el área de conservación con mayor cantidad de Áreas Marinas Protegidas (AMP) de Costa Rica. Debido al escaso conocimiento que hay sobre los ecosistemas marinos del área, el ACT se destacó por ser el área de conservación con menos SIC (Alvarado et al., 2011). Caso similar ocurrió en ACG, donde gran parte del sector marino del Parque Nacional Santa Rosa quedó sin SIC debido a la falta de información.

La recopilación de datos de campo se llevó a cabo principalmente entre julio 2022 y abril 2023. Durante este periodo, se evaluaron 41 sitios, distribuidos desde el sector conocido como Los Mangos al NE de Punta Cabuyal (en las afueras de Bahía Culebra) hasta las inmediaciones de Punta Pargos (10°12'35"-10°39'49" N & 85°40'8"-85°50'47" W) (Fig. 1). La evaluación se enfocó en los ecosistemas coralinos, incluidas comunidades coralinas sobre basaltos y arrecifes de coral (vivos y muertos). Adicionalmente, en este trabajo se incluyen datos de censos arrecifales realizados en el 2019 en cinco arrecifes de coral de la región que no se visitaron en el periodo de recopilación de datos del 2022-2023. En total, se reporta sobre el estado de 46 sitios de desarrollo coralino entre 2 m y 12 m de profundidad (Fig. 1).

Metodología de campo: La determinación del estado de los ambientes coralinos localizados dentro de los límites de los SIC se efectuó mediante la metodología estándar para monitoreo de arrecifes coralinos (Alvarado et al., 2015a; Alvarado et al., 2016; Alvarado et al., 2018). En cada sitio se realizó un censo arrecifal en el que se delimitaron tres transectos lineales de 10 m en los que se caracterizó: (1) la cobertura del sustrato, (2) la composición de la comunidad de peces arrecifales, (3) la composición de la comunidad de macroinvertebrados y (4) la rugosidad del sustrato.

Para cuantificar la cobertura del sustrato se empleó un cuadrante de 1 m², subdividido en cuadrículas de 0.01 m². En cada transecto, se colocó el cuadrante de forma sucesiva a cada uno de los 10 metros y, para cada categoría de

sustrato, se registró el taxón (a nivel de especie, cuando fue posible) y el área que ocupaba. Las categorías de sustrato se agruparon de la siguiente manera: coral vivo, alga calcárea costrosa, macroalga, tapete algal o “turf”, roca, arena, cascajo y otros. En la categoría de otros se incluyeron esponjas, anémonas, ascidias, briozoos, cianobacterias, hidrozoarios, octocorales, zoántidos, algas costrosas no calcáreas y corales muertos.

Para determinar la composición de peces arrecifales, se registró el taxón (a nivel de especie, cuando fue posible), se cuantificó y se estimó la longitud total de todos los peces que se observaron dentro de un túnel imaginario de 5 m de alto por 5 m de ancho a lo largo de transectos lineales de 10 m. La longitud total de los peces se estimó visualmente utilizando las siguientes categorías: < 5, 5-10, 11-15, 16-20, 21-25, 26-50, 51-100, 101-150, 151-200, 201-250, 251-300 cm. Posteriormente, se calculó la biomasa de las especies por transecto de acuerdo con su relación longitud y peso. Para ello, se usó la ecuación $WT = a \times L^b$, en donde, WT es el peso total del pez en gramos, a es una constante de regresión, L es la longitud total en centímetros y b es el coeficiente de crecimiento de la regresión. Los parámetros a y b se recopilaron de Fishbase (<https://www.fishbase.de/search.php>).

Para determinar la composición de la comunidad de macroinvertebrados se contabilizaron los taxones (a nivel de especie, cuando fue posible) de equinodermos, moluscos y crustáceos con un tamaño superior a 2.5 cm que se observaron a 1 m de distancia hacia ambos lados de cada transecto lineal de 10 m. A partir de su abundancia, se estimó la densidad (número de individuos * m⁻²) de cada uno de los taxones observados.

Para determinar la rugosidad (R) del sustrato, se extendió una cadena de 10 m de longitud siguiendo el contorno del fondo a lo largo de cada transecto. Posteriormente, se midió la distancia total en línea recta del punto de inicio al punto final de la cadena. El índice de rugosidad se calculó restando uno a la relación entre la distancia recorrida por la cadena sobre

el fondo y la distancia total de la cadena (10 m); donde un valor de 0 indica una superficie plana y valores más cercanos a 1 indican una mayor rugosidad.

Análisis de datos: Respecto a la cobertura del sustrato, se estimó el promedio de cobertura general y por sitio de las ocho categorías de sustrato descritas anteriormente. Basado en Smith et al. (2016), se emplearon relaciones de Pearson para determinar si existía una relación negativa entre la cobertura de constructores de arrecifes (corales duros + ACC) y la de algas carnosas (macroalgas carnosas + tapete algal). Dependiendo del promedio de cobertura de cada sitio, estos se clasificaron en si estaban dominados (> 50 % de cobertura) por formadores de arrecifes o por algas carnosas. Los sitios se clasificaron en arrecifes de coral vivos, arrecifes de coral muertos y comunidades coralinas sobre basaltos dependiendo de la composición del sustrato arrecifal. Los arrecifes de coral vivos se definieron como ambientes donde se desarrollan formaciones arrecifales cuyo basamento está conformado principalmente por corales pétreos y donde la cobertura de coral vivo supera el 5 %. Para los arrecifes de coral muertos, se usó una definición similar, con la distinción de que la cobertura de coral vivo no supera el 5 %. Las comunidades coralinas sobre basaltos se definieron como hábitats conformados principalmente por formaciones rocosas de basaltos sobre las que se crecen corales dispersos (Jiménez, 2001). Para evaluar variaciones en la composición de la cobertura de sustrato entre los tres tipos de ecosistemas arrecifales, se realizaron pruebas NMDS y PERMANOVA.

Respecto a las comunidades de peces arrecifales y macroinvertebrados, se llevó a cabo un análisis de acumulación de especies para determinar si el esfuerzo de muestreo fue suficiente para alcanzar los valores reales de riqueza de especies de la región. Las curvas de acumulación de especies se construyeron utilizando la función “specaccum” del paquete vegan en R, empleando el método aleatorio de acumulación, el cual permite considerar la variabilidad en la riqueza de especies debido al orden de



muestreo aleatorio y calcular la desviación estándar asociada a cada nivel de esfuerzo de muestreo (Oksanen et al., 2022). Se realizó un análisis de dominancia específica basado en la densidad promedio y la ocurrencia en cada sitio, como lo hace Alvarado et al. (2016). Esto permitió clasificar las especies de peces y macroinvertebrados en predominantes (densidad y ocurrencia sobre el promedio), comunes (ocurrencia por encima del promedio), ocasionales (densidad por encima del promedio) y raras (ocurrencia y densidad por debajo del promedio). Para este análisis, se emplearon transformaciones de raíz cuadrada para las variables de densidad y ocurrencia. Se realizaron pruebas NMDS, PERMANOVA y SIMPER para evaluar variaciones en la composición de las comunidades de peces y macroinvertebrados entre los tres tipos de ecosistemas arrecifales visitados. Las especies de peces arrecifales se clasificaron en seis grupos alimenticios: herbívoros detritívoros, herbívoros de macroalgas, peces que comen invertebrados, omnívoros, planctívoros y piscívoros (Quimbayo et al., 2017). Las especies de macroinvertebrados se clasificaron en ocho grupos; erizos, estrellas, pepinos, caracoles, babosas, bivalvos, pulpos y crustáceos. Para determinar si existían diferencias significativas entre los tres tipos de ecosistemas arrecifales en la biomasa y densidad promedio de cada uno de estos grupos funcionales de peces y macroinvertebrados, respectivamente, se realizaron pruebas Kruskal-Wallis y de Wilcoxon.

Entre los sitios visitados, se identificaron “puntos brillantes” de nueve métricas ecosistémicas asociadas a funciones y servicios que proveen los ecosistemas arrecifales; (1) riqueza de corales, (2) cobertura de coral vivo, (3) cobertura de constructores, (4) rugosidad del sustrato, (5) riqueza de peces, (6) biomasa total de peces, (7) biomasa de peces herbívoros, (8) biomasa de peces de importancia comercial y (9) riqueza de macroinvertebrados. Para este análisis, los sitios se dividieron en dos grupos en base al tipo de ecosistema arrecifal que representaban; arrecifes de coral (vivos y muertos) y comunidades coralinas sobre basaltos.

Un sitio se categorizó como un “punto brillante” cuando, para alguna de las métricas ecosistémicas, el promedio estimado para el sitio era mayor al valor del percentil 90 estimado entre todos los sitios del mismo ecosistema arrecifal. Las nueve métricas ecosistémicas consideradas se describen en la siguiente sección:

1. Riqueza de corales: Número de especies de coral observadas cada 30 m².
2. Cobertura de coral vivo: Porcentaje de cobertura de corales pétreos vivos.
3. Cobertura de constructores: Sumatoria del porcentaje de cobertura de corales pétreos vivos y algas calcáreas costrosas.
4. Rugosidad del sustrato: Índice de Rugosidad (IR) entre 0 y 1.
5. Riqueza de peces: Número de especies de peces observadas cada 50 m².
6. Biomasa total de peces: Suma de la biomasa estimada de peces por área (g/m²).
7. Biomasa de peces herbívoros: Suma de la biomasa estimada para los peces herbívoros de macroalgas por área (g/m²). Las especies de peces herbívoros de macroalgas se definieron en base a Quimbayo et al. (2017).
8. Biomasa de peces de importancia comercial: Suma de la biomasa estimada para los peces de importancia comercial por área (g/m²). Esto en base a la lista de peces de importancia comercial propuesta por Villalobos-Rojas et al. (2014) para el pacífico norte de Costa Rica.
9. Riqueza de macroinvertebrados: Número de especies de equinodermos, crustáceos y moluscos observadas cada 20 m².

RESULTADOS

Cobertura del sustrato: De los 46 sitios visitados, tres se categorizaron como arrecifes de coral vivos, 14 como arrecifes de coral muertos y 29 como comunidades coralinas sobre basaltos (Fig. 1). El fondo estaba dominado por tapetes algales en la mayoría de los sitios, con una cobertura promedio (\pm DE) de 64 ± 26 % (Fig. 2). La cobertura promedio de corales vivos

fue $4.3 \pm 14 \%$ y de algas calcáreas costrosas (ACC) de $16 \pm 22\%$ (Fig. 2A). La cobertura de constructores de arrecife (corales vivos + ACC) presentó una relación negativa significativa con la cobertura de algas (tapetes algales + macroalgas) (cor = -0.76 , $P < 0.001$) (Fig. 2B). Solo en siete sitios se registraron coberturas de constructores de arrecife superiores al 50 %, mientras que la cobertura de algas fue mayor al 50 % en 36 sitios.

La cobertura del fondo varió significativamente entre los tres tipos de hábitats arrecifales visitados ($P = 0.001$) (Fig. 2C). Los arrecifes coralinos de Matapalo (mat) y Jícaro

(jic) estaban dominados por corales ramificados del género *Pocillopora*, con coberturas de coral vivo promedio de $85 \pm 13 \%$ y $51 \pm 19 \%$, respectivamente. En el arrecife coralino de Güiri (gui), la cobertura de coral vivo promedio fue de $6.9 \pm 2.3 \%$ y la especie de coral predominante fue el coral masivo *Pavona clavus*. El fondo de los arrecifes coralinos muertos estaba dominado por corales *Pocillopora* muertos cubiertos por tapetes algales, con una cobertura promedio de coral vivo de solo $0.2 \pm 0.3 \%$. En las comunidades coralinas sobre basaltos la cobertura promedio de coral vivo fue de $1.8 \pm 2.9 \%$ y las especies de coral predominantes

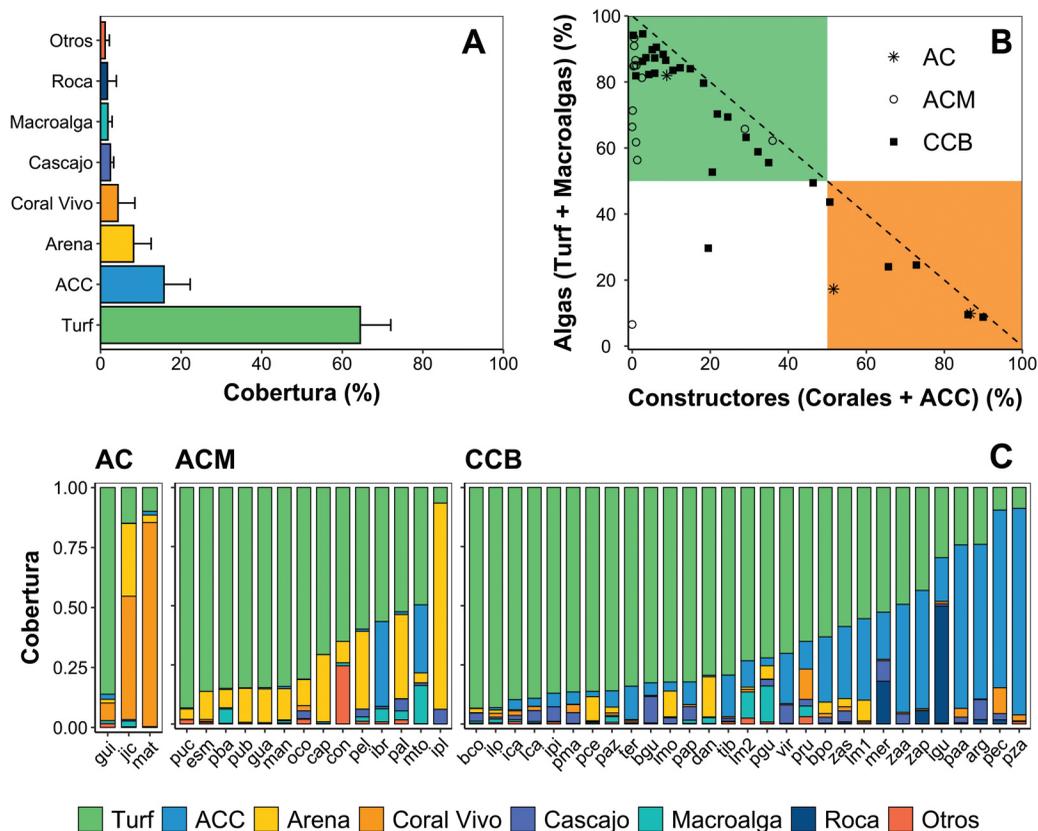


Fig. 2. A. Cobertura del fondo promedio (+ IC 95 %) de los sitios arrecifales visitados. ACC: algas coralinas costrosas. B. Relación entre la cobertura de constructores (corales y ACC) y algas (turf + macroalgas). C. Cobertura del fondo para cada uno de los sitios categorizados como arrecifes de coral vivos (AC), arrecifes de coral muertos (ACM) y comunidades coralinas sobre basaltos (CCB) visitados. / **Fig. 2.** A. Average bottom cover (+ 95 % CI) of the reef sites visited. ACC: crustose coralline algae. B. Relationship between builder cover (corals and ACC) and algae (turf + macroalgae). C. Bottom cover for each of the sites categorized as living coral reefs (AC), dead coral reefs (ACM) and coral communities on basalts (CCB) visited.

fueron *Porites lobata*, *Pocillopora* spp. y *Pavona gigantea*. En total se registraron nueve especies de corales escleractíneos (Apéndice 1).

Peces arrecifales: Se registraron 79 especies de peces en total, distribuidas en 30 familias. De estas, 19 se clasificaron como especies predominantes, ocho como comunes, tres como ocasionales y 49 como raras (Apéndice 2). La curva de acumulación de especies muestra un crecimiento sostenido, lo que sugiere que se requiere mayor esfuerzo de muestreo para observar la riqueza real de especies de la región (Fig. 3). La composición de la comunidad de peces varió significativamente entre los tres hábitats arrecifales visitados (Fig. 4A; $P = 0.001$). Se observaron alrededor de diez, cuatro y ocho especies de peces cada 50 m² en los arrecifes de coral vivos, los arrecifes de coral muertos y las comunidades coralinas sobre basaltos, respectivamente. En los arrecifes coralinos vivos, las especies de peces con mayor biomasa promedio fueron el cirujano *Acanthurus xantherus*, el burro *Haemulon maculicauda*,

la castañeda *Azurina atrilobata* y la mariposa *Johnrandallia nigrirostris*. De acuerdo con el análisis SIMPER, estas especies fueron las que aportaron más a la disimilitud entre arrecifes de coral vivos y los otros ecosistemas coralinos (Apéndice 3). En los arrecifes coralinos muertos, los mayores valores de biomasa se estimaron para la castañeda *Azurina atrilobata*, la señorita *Halichoeres dispilus*, la jaqueta *Stegastes acapulcoensis* y la lisa *Mugil curema*. En las comunidades coralinas sobre basaltos, el sargento *Abudefduf troschelii*, el burro *Haemulon maculicauda*, la jaqueta *Stegastes acapulcoensis* y el pargo *Lutjanus argentiventris* fueron los peces óseos con mayor biomasa promedio. Además, se contabilizaron algunos tiburones nodriza *Ginglymostoma unami* y rayas *Hypanus longus* que representaron un porcentaje importante de la biomasa total estimada (Apéndice 2). La biomasa de peces herbívoros detritívoros, herbívoros de macroalgas, planctívoros, piscívoros y de los que alimentan de macroinvertebrados fue significativamente menor en los arrecifes de coral muertos (Fig. 4B).

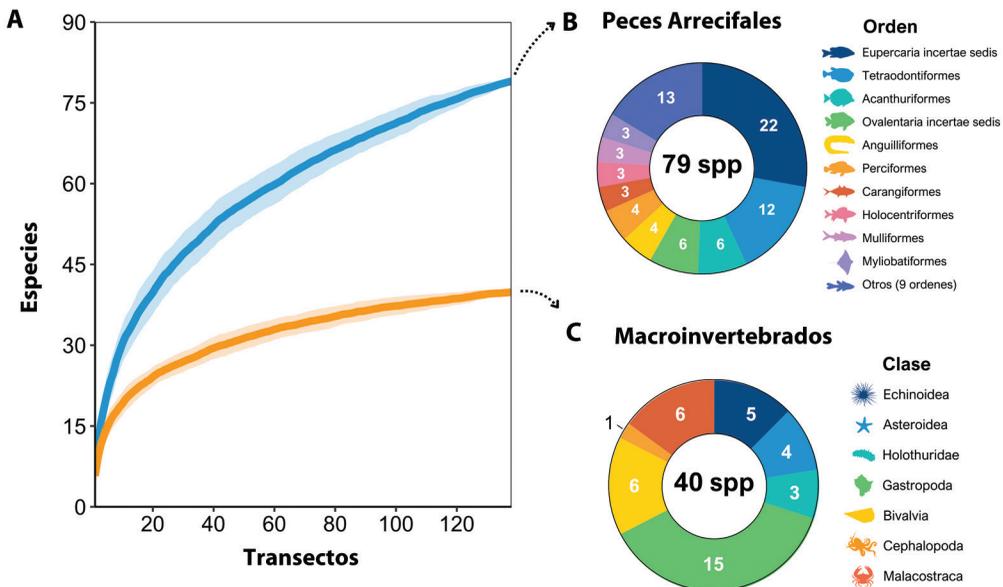


Fig. 3. A. Curva de acumulación de especies de peces arrecifales y macroinvertebrados registradas en los censos submarinos. **B.** Número de especies de peces observadas por Orden. **C.** Número de especies de macroinvertebrados observadas por Clase. / **Fig. 3. A.** Accumulation curve of reef fish and macroinvertebrate species recorded in the underwater surveys. **B.** Number of fish species observed by Order. **C.** Number of macroinvertebrate species observed by Class.

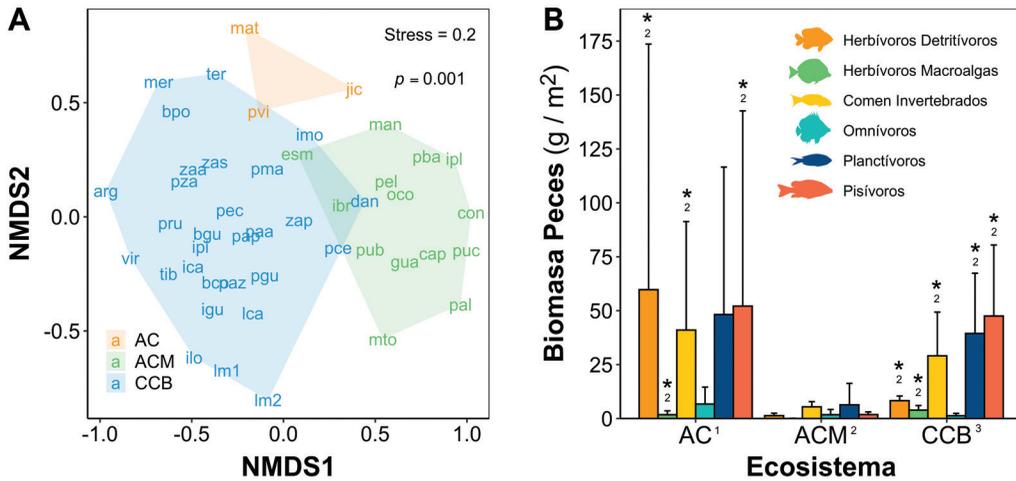


Fig. 4. A. NMDS de la composición de la comunidad de peces en los tres tipos de ecosistemas coralinos: (AC) arrecifes de coral vivos, (ACM) arrecifes de coral muertos, y (CCB) comunidades coralinas sobre basaltos. **B.** Biomasa promedio (+ IC 95%) de peces según su grupo alimenticio estimada para los tres tipos de ecosistemas arrecifales. Los asteriscos (*) indican diferencias significativas ($P < 0.005$) entre ecosistemas arrecifales específicos. / **Fig. 4. A.** NMDS of fish community composition in the three types of coral ecosystems: (AC) living coral reefs, (ACM) dead coral reefs, and (CCB) coral communities on basalts. **B.** Average biomass (+ 95% CI) of fish by food group estimated for the three reef ecosystem types. Asterisks (*) indicate significant differences ($P < 0.005$) between specific reef ecosystems.

Macroinvertebrados: Se registraron 21, 13 y seis especies de moluscos, equinodermos y crustáceos, respectivamente. De estas, 10 se clasificaron como especies predominantes, seis como comunes y 24 como raras (Apéndice 4). La curva de acumulación de especies muestra un crecimiento atenuado, lo que indica que el esfuerzo de muestreo ha permitido observar una aproximación de la riqueza de especies de estos grupos de macroinvertebrados (Fig. 3A). La composición de la comunidad de macroinvertebrados varió significativamente entre los arrecifes de coral y las comunidades coralinas sobre basaltos (Fig. 5A; $P = 0.001$). El erizo *Diadema mexicanum* fue la especie que aportó más a la disimilitud encontrada entre estos ecosistemas arrecifales (Apéndice 5). Los erizos fueron el grupo de macroinvertebrados más abundante en los tres tipos de ecosistemas arrecifales (Fig. 5B). La densidad promedio de crustáceos fue significativamente mayor en los arrecifes de coral vivos que en los otros ecosistemas arrecifales. Por otro lado, la densidad de caracoles, erizos, estrellas y pepinos de mar tendió a ser

mayor en las comunidades coralinas sobre basaltos (Fig. 5B).

Puntos brillantes: Los arrecifes de coral de Matapalo (mat), Guiri (gui) y Jícaro (jic) se destacan como puntos brillantes de desarrollo arrecifal en la región (Fig. 6). En Matapalo se registraron los valores más altos de cobertura de coral vivo, cobertura de constructores, número de especies de peces por área, biomasa de peces y biomasa de peces comerciales de todos los arrecifes de coral visitados, tanto muertos como vivos. También se destaca el arrecife de Ocotál (oco) que, aunque presentó una baja cobertura de coral vivo (3.3 %), se caracterizó como un punto brillante en término de riqueza de especies de coral y de número de especies de macroinvertebrados por área. Entre las comunidades coralinas sobre basaltos, Pelonas Cordón (pec) se destaca como un punto brillante en términos de riqueza de especies de coral, cobertura de coral vivo, cobertura de constructores y biomasa de peces comerciales. El Bajo Meros también se destaca como

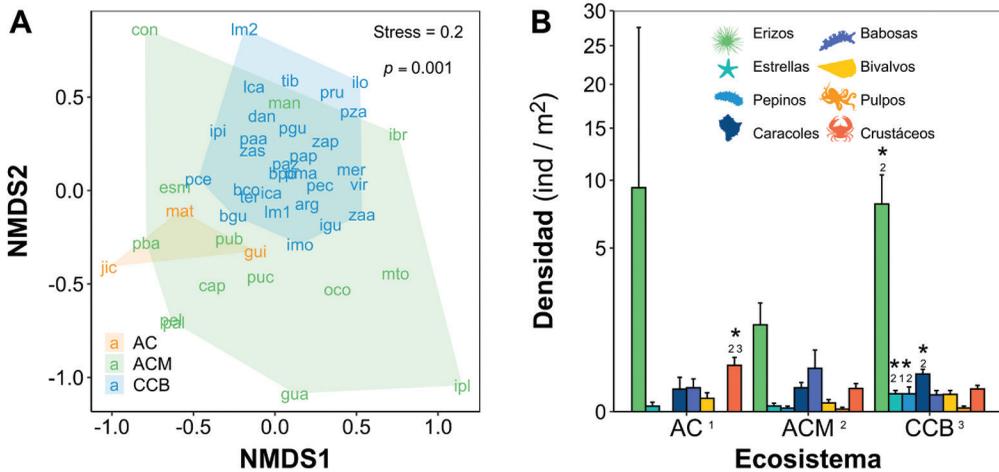


Fig. 5. A. NMDS de la composición de la comunidad de macroinvertebrados en los tres tipos de ecosistemas coralinos: (AC) arrecifes de coral vivos, (ACM) arrecifes de coral muertos, y (CCB) comunidades coralinas sobre basaltos. **B.** Densidad promedio (+ IC 95%) de grupos de macroinvertebrados estimada para los tres tipos de ecosistemas coralinos. Los asteriscos (*) indican diferencias significativas ($P < 0.005$) entre ecosistemas arrecifales específicos. / **Fig. 5. A.** NMDS of macroinvertebrate community composition in the three types of coral ecosystems: (AC) living coral reefs, (ACM) dead coral reefs, and (CCB) coral communities on basalts. **B.** Average density (+ 95% CI) of macroinvertebrate groups estimated for the three types of coral ecosystems. Asterisks (*) indicate significant differences ($P < 0.005$) between specific reef ecosystems.

un punto brillante en término de biomasa de peces, biomasa de peces comerciales y riqueza de macroinvertebrados.

DISCUSIÓN

Cobertura: La dominancia de tapetes algales y la baja cobertura de coral encontrada en la mayoría de los sitios visitados concuerda con lo reportado por Alvarado et al. (2018), quienes, basados en censos realizados en el 2010, estiman una cobertura general de tapetes algales de 13–39 % y de coral vivo de 2–5 % para los ecosistemas coralinos del Golfo de Papagayo y Punta Gorda. El parecido del promedio de cobertura de coral vivo estimado en esta evaluación (4.3 %) con el reportado por Alvarado et al. (2018), refleja que los ambientes coralinos de la región no se han podido recuperar tras las drásticas pérdidas de cobertura coralina que ocurrieron en la década de los 2000 (Sánchez-Noguera, 2012). En la región de Bahía Culebra, la cobertura promedio de coral vivo entre 1995 y 1996, era de 19.5 % en comunidades coralinas

sobre basaltos y 43.9 % en arrecifes coralinos. En este estudio, para la región de Bahía Culebra, se estimó una la cobertura promedio de coral vivo de sólo 2 % en comunidades coralinas sobre basaltos y de 6 % en arrecifes coralinos, incluyendo arrecifes categorizados como muertos y vivos.

El enriquecimiento de nutrientes se ha identificado como el factor más probable que explica el deterioro de los ecosistemas coralinos del Pacífico Norte de Costa Rica (Alvarado et al., 2018). Desde el año 2000, el Pacífico Norte de Costa Rica ha sido testigo de un acelerante proceso de alteración costera, lo que ha generado un aumento de las fuentes de nitrógeno de origen humano (Alvarado et al., 2018; Fernández-García, 2007; Sánchez-Noguera, 2012). Esta situación coincidió con un incremento en la frecuencia y magnitud de floraciones algales nocivas (Morales-Ramírez, 2001; Sánchez-Noguera, 2012), las cuales afectan negativamente a los corales (Bauman et al., 2010). Además, este aumento de nutrientes se correlacionó con aumentos significativos en

		Métricas asociadas a funciones ecológicas y servicios ecosistémicos									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Arrecifes de Coral	Promedio (± DE)	1 (± 1) spp 30m ²	8.7 (± 23) %	12 (± 24) %	0.13 (± 0.11) IR	5 (± 3) spp 50m ²	51 (± 96) g m ⁻²	0.3 (± 0.9) g m ⁻²	12 (± 36) g m ²	4 (± 2) spp 20m ²	
	Puntos Brillantes	oco	4							6	
		jic		51	52		9		2.2		
		mat		85	87	0.27	13	322		150	
		gui				0.50		281	3.1	16	6
Comunidades Coralinas sobre Basaltos	Promedio (± DE)	3 (± 1) spp	1.8 (± 2.9) %	24 (± 26) %	0.27 (± 0.07) IR	8 (± 2) spp 50m	130 (± 164) g m	3.9 (± 5.9) g m	33 (± 46) g m	7 (± 2) spp 20m	
	Puntos Brillantes (>percentil 90)	pru		13							
		paa		3.7	73						
		pza			90						
		pec	7	11	86					107	
		ter	5				12				
		pap					11				
		bgu					12				
		zas				0.36					
		tib				0.37				13	
		ilo				0.37		292			
		arg						370	21		
		ipi							20		
		mer						783		177	11
		bpo								121	

* **Arrecifes de Coral**
incluye arrecifes
vivos y muertos

1 Riqueza spp coral

4 Rugosidad sustrato

7 Biomasa peces herbívoros

2 Cobertura coral vivo

5 Riqueza spp peces

8 Biomasa peces comerciales

3 Cobertura constructores

6 Biomasa total peces

9 Riqueza spp macroinver.

Fig. 6. Sitios identificados como puntos brillantes para métricas asociadas a funciones ecológicas y servicios ecosistémicos. Para cada métrica ecosistémica, se muestra el valor promedio de cada arrecife de coral y comunidad coralina sobre basalto identificada como un punto brillante. / **Fig. 6.** Sites identified as bright spots for metrics associated with ecological functions and ecosystem services. For each ecosystem metric, the average value of each coral reef and coral community upon basalts identified as a bright spot is shown.

la cobertura de macroalgas y tapetes algales (Fernández-García et al., 2012), que compiten por espacio con los corales y limitan el reclutamiento coralino (Flower et al., 2017). El hecho de que la cobertura de algas (macroalgas + tapetes algales) fue superior al 50 % en 36 de los 46 sitios evaluados, es un indicador de que el enriquecimiento por nutrientes sigue siendo un importante estresor que probablemente está

limitando el desarrollo de organismos constructores de arrecife.

Olas de calor marinas asociadas a fenómenos de El Niño también han ocasionado el deterioro coralino en la región. En el evento de El Niño de 1997-1998, aproximadamente 32 % de las colonias de coral de los arrecifes del Pacífico Norte de Costa Rica se blanquearon (Alvarado et al., 2020). Además, poblaciones



del coral *Leptoseris papyracea* experimentaron mortalidades de hasta 90 %, una especie que, hasta nuestro conocimiento, ya no se desarrolla en la región (Alvarado et al., 2020). Desde entonces, han ocurrido múltiples olas de calor marinas que probablemente han impactado negativamente a los ecosistemas coralinos del Pacífico norte de Costa Rica, en especial las de los eventos de El Niño de 2015–2016 y de 2023 (Goreau & Haynes, 2024; Hughes et al., 2017).

Peces arrecifales: Las diferencias encontradas entre las comunidades de peces en arrecifes coralinos vivos y muertos refleja que la pérdida de la cobertura coralina y los cambios en la comunidad bentónica han provocado cambios significativos en la estructura de la comunidad de peces arrecifales, que concuerda con lo reportado por otros estudios en la región (Arias-Godínez et al., 2021). La composición de la comunidad de peces en Bahía Culebra ha experimentado alteraciones significativas en las últimas décadas debido a cambios estructurales en los arrecifes coralinos (Arias-Godínez et al., 2021). En 1995, esta comunidad estaba dominada por especies de interés comercial y turístico de tamaño mediano, como pargos (*Lutjanus guttatus*), burros (*Haemulon steindachneri* y *H. maculicauda*) y mariposas (*Chaetodon humeralis*). Sin embargo, para el 2016, la composición de comunidad había cambiado hacia la dominancia de especies oportunistas y herbívoras, como damiselas (*Stegastes acapulcoensis*), peces globo (*Diodon holocanthus*), peces loro (*Scarus ghobban*) y chanchos (*Sufflamen verres*) (Arias-Godínez et al., 2021). Estas transformaciones en la comunidad de peces fueron consecuencia de modificaciones en la estructura tridimensional de los arrecifes, ya que los peces utilizan diversos espacios dentro de los arrecifes para buscar refugio, alimentarse y reproducirse (Hein et al., 2020).

En esta evaluación, especies como *L. guttatus*, *H. steindachneri*, *H. maculicauda*, *C. humeralis*, *S. acapulcoensis* y *S. verres* fueron predominantes, *D. holocanthus* fué común y *S. ghobban* fue ocasional. Esto sugiere que la comunidad de peces ha experimentado

cambios en su composición desde 1995 e incluso después del 2016, y con ella las funciones que desempeñan. También, se destaca la baja abundancia de peces herbívoros de macroalgas en los ecosistemas coralinos visitados, lo que podría estar relacionada con las altas coberturas de tapetes algales (Roth et al., 2015). En este sentido es prudente realizar evaluaciones de diversidad funcional de forma continua (monitoreo) para obtener una aproximación detallada y actualizada de las funciones de la comunidad (Arriaga Madrigal, 2023). Además, es apremiante la necesidad de estudios de biología reproductiva en la zona que funcionen como línea base y permitan identificar la temporada reproductiva y la talla de madurez sexual de las especies clasificadas de interés pesquero (Durán et al., 2020). A pesar de que se cuenta con algunas investigaciones al respecto, estas se enfocan en pocas especies y su alcance temporal y espacial es limitado (Correa-Herrera & Jiménez-Segura, 2013; Durán et al., 2020; Rojas, 1996). Además, se deben aplicar evaluaciones que permitan determinar la eficiencia de las áreas silvestres protegidas, así como de las medidas de gestión que se dan en otras áreas de manejo mixto (Beita-Jiménez et al., 2019).

Macroinvertebrados: Los erizos fueron el grupo de macroinvertebrados más abundante en los ecosistemas arrecifales, especialmente *Diadema mexicanum*, lo cual coincide con hallazgos previos en la región (Alvarado et al., 2018). Previo al 2000, las poblaciones del erizo *D. mexicanum* en Bahía Culebra fueron inferiores a 1 ind m⁻², pero luego aumentaron hasta 8 ind m⁻² para el 2009, lo cual implicó una intensa actividad erosiva (Alvarado et al., 2012; Alvarado et al., 2015b). En esta evaluación se estimaron densidades de *D. mexicanum* de alrededor de 6 ind m⁻² para toda la región, que indica que estos ecosistemas siguen sufriendo una intensa actividad erosiva.

Estudios anteriores subrayan la importancia de monitorear de cerca las especies de interés comercial que enfrentan amenazas significativas en la zona (Alvarado et al., 2018). Entre estas especies se encuentran el cambute

(*Titanostrombus galeatus*), varias especies de pepinos de mar y la langosta del Pacífico (*Panulirus gracilis*), cuyas poblaciones han estado al borde del colapso durante más de una década (Naranjo-Madrigal, 2011). Es preocupante que, durante esta evaluación, se registró un número muy bajo de langostas, con solo 3 ejemplares, así como 4 individuos de *Isostichopus fuscus*, una especie de pepino de mar amenazada. Además, no se registró la presencia de ningún ejemplar de cambute. Estos resultados indican una situación crítica en la población de especies de macroinvertebrados comerciales, tanto las tradicionales (langosta del Pacífico *Panulirus*) como las nuevas especies (pepino *I. fuscus*). Esta última, a pesar de parecer estar amenazada en la zona de estudio, ha sido incluida en la Reforma lista de especies de interés acuícola por el Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura (INCOPECA) (Acuerdo 057, Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura, 2023). La falta de registros de cambutes es particularmente preocupante, ya que esta especie se encuentra en una situación altamente delicada. Esto subraya la urgente necesidad de tomar medidas concretas de conservación y gestión para proteger y restaurar estas poblaciones y garantizar la sostenibilidad de los recursos marinos en la región.

Puntos brillantes de conservación: En noviembre del 2021 se establece por acuerdo de la Junta directiva del Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura (INCOPECA), el Área Marina de Pesca Responsable (AMPR) Papagayo (AJDIP/255-2021) entre el Parque Nacional Marino Las Baulas y Cabo Velas hasta el Parque Nacional Santa Rosa, con área de 793 km² (Grupo de Trabajo AMPR Golfo de Papagayo, 2021), cubriendo gran parte de los SIC's de la presente investigación. Dicha AMPR responde a la solicitud de la cámara de pescadores de Guanacaste por resguardar los recursos pesqueros y manejarlos desde una perspectiva de gestión integrada. Asimismo, responde a la fuerte interacción que existe entre el avistamiento de cetáceos y tortugas en la zona, la presencia de

buceo recreativo y de pesca deportiva y recreativa (Acuerdo N°AJDIP/255-2021, 2021).

Dentro del plan de ordenamiento pesquero y acuícola (POPA) del AMPR Papagayo, se establecen 24 puntos de interés para actividades pesqueras y turísticas, entre los cuales solo se incluye uno de los arrecifes coralinos que identificamos como un punto brillante (Matapalo). Güiri y Jícaro no fueron incluidos en el POPA a pesar de poseer un alto valor ecológico para la zona de estudio y para el AMPR. Debido a su importancia, estos tres sitios merecen un manejo especial dentro del POP del AMPR, y podrían ser declarados áreas núcleo de valor biológico o ecológico. Además, están inmersos en procesos de restauración ecológica orientados a la recuperación de servicios ecosistémicos esenciales para la región (Comillet et al., 2022; Fabregat-Malé et al., 2023; Fabregat-Malé et al., 2024). En este sentido, deberían ser considerados puntos de no extracción comercial, destinados para actividades recreativas y científicas bajo las normas de manejo y conservación correspondientes.

Un “sitio brillante” es un lugar seguro para la biodiversidad, donde los ecosistemas se encuentran en mejores condiciones comparado con otros sitios cercanos (Cinner et al., 2016). Además, son sitios donde las poblaciones humanas y el uso de los recursos del ecosistema son altos, lo que potencialmente proporciona información sobre cómo las comunidades han enfrentado con éxito fuertes impulsores del cambio (Cinner et al., 2016). En este contexto, Jícaro es de especial interés, ya que es un sitio altamente utilizado por compañías turísticas y boteros de varias comunidades costeras locales (Lopez et al., in prep.).

En este estudio se observó que el deterioro de la cobertura coralina en la zona es evidente. La predominancia de tapetes algales y macroalgas sugiere que la competencia por el espacio es intensa y dificulta la regeneración de los corales. En este contexto, las estrategias de restauración, junto con la gestión adecuada del espacio y del uso de los recursos, podrían integrar de manera efectiva actividades recreativas, turísticas y de conservación, lo que potencialmente



contribuiría con la recuperación y mejora de la cobertura coralina.

El enriquecimiento de nutrientes figura como uno de los factores principales detrás del deterioro de los ecosistemas coralinos. Este fenómeno vinculado con el aumento de las floraciones algales nocivas y la proliferación de tapetes algales ha sido un factor clave en la reducción de la cobertura coralina. Para mitigar este impacto, es crucial la gestión eficaz de aguas residuales y el control sobre el uso de agroquímicos en la zona, con el fin de reducir el ingreso excesivo de estas sustancias al océano.

Las olas de calor asociadas con los eventos de El Niño han causado blanqueamiento y muerte masiva de los corales en la región. La detección temprana del aumento en la temperatura del mar puede funcionar como una alarma, sin embargo, son los actores gubernamentales junto con las organizaciones civiles locales las que potencialmente pueden aplicar acciones de mitigación y adaptación, tal como ha funcionado con los proyectos de restauración arrecifal.

La pérdida de coral vivo ha alterado significativamente la estructura y función de las comunidades de peces y macroinvertebrados, donde las especies de interés turístico y pesquero han sido reemplazadas por oportunistas y herbívoros. La administración del AMPR Papagayo debe apoyarse en el aparato estatal y en las instituciones académicas para identificar sitios claves (algunos señalados en este estudio), establecer vedas y tallas de captura, así como ejercer control y vigilancia efectivo sobre la zona.

Declaración de ética: los autores declaran que todos están de acuerdo con esta publicación y que han hecho aportes que justifican su autoría; que no hay conflicto de interés de ningún tipo; y que han cumplido con todos los requisitos y procedimientos éticos y legales pertinentes. Todas las fuentes de financiamiento se detallan plena y claramente en la sección de agradecimientos. El respectivo documento legal firmado se encuentra en los archivos de la revista.

Ver material suplementario
a14v73s1-suppl1

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos especialmente al Capitán Allan García por pilotear la Legend y a Sergio Verdugo por apoyo de campo. Este estudio se financió principalmente con el Fideicomiso Costa Rica por Siempre, bajo el proyecto “Estudios biológicos del sitio de importancia para la conservación Papagayo y Punta Pargos - Punta Gorda, Áreas de Conservación Tempisque”, bajo la asesoría técnica del Sistema Nacional de Áreas de Conservación y ejecutado por la Asociación Conservacionista Misión Tiburón. Además, recibió apoyo económico parcial de la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica bajo el proyecto 98527.

REFERENCIAS

- Acuerdo 057 de 2023 [Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura]. Reforma lista de especies de interés pesquero y acuícola. 28 de marzo del 2023. Diario la Gaceta. http://www.pgrweb.go.cr/scij/Busqueda/Normativa/Normas/nrm_texto_completo.aspx?para_m1=NRTC&nValor1=1&nValor2=99313&nValor3=136124&strTipM=TC
- Acuerdo N°AJDIP/255-2021. (2021). *Creación del Área Marina de Pesca Responsable Papagayo y su Plan de Ordenamiento Pesquero*. Acuerdo de Junta Directiva INCOPECA. https://www.incopeca.go.cr/pesca/pesca_responsable/ampr_papagayo/archivos/AJDIP-255-2021_aprueba_AMPR_papagayo.pdf
- Alvarado, J. J., Azofeifa-Solano, J. C., Beita-Jiménez, A., Cortés, J., Mena, S., Salas-Moya, C., & Fernández-García, C. (2021). Reef environments of Murciélago Islands and Santa Elena Peninsula, Guanacaste Conservation Area, Costa Rican Pacific. *Scientia Insularum-Islands Science*, 4(1), 45–61. <https://doi.org/10.25145/j.SI.2021.04.03>
- Alvarado, J. J., Beita-Jiménez, A., Mena, S., Fernández, C., Cortés, J., Sánchez-Noguera, C., Jiménez, C., & Guzmán-Mora, A. G. (2018). Cuando la conservación no puede seguir el ritmo del desarrollo: Estado de salud de los ecosistemas coralinos del Pacífico Norte de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 66(Suppl. 1), S280–S308. <https://doi.org/10.15517/rbt.v66i1.33300>

- Alvarado, J. J., Beita-Jiménez, A., Mena, S., Fernández-García, C., & Guzmán-Mora, A. G. (2015a). Ecosistemas coralinos del Área de Conservación Osa, Costa Rica: estructura y necesidades de conservación. *Revista de Biología Tropical*, 63, 219–259.
- Alvarado, J. J., Beita-Jiménez, A., Mena, S., Fernández-García, C., Guzman-Mora, A. G., & Cortés, J. (2016). Ecosistemas coralinos del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica: Estructura y comparación 1987–2014. *Revista de Biología Tropical*, 64(1), S153–S175. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i1.23423>
- Alvarado, J. J., Cortés, J., & Reyes-Bonilla, H. (2012). Reconstruction of *Diadema mexicanum* bioerosion impact on three Costa Rican Pacific coral reefs. *Revista de Biología Tropical*, 60, 121–132. <https://dx.doi.org/10.15517/rbt.v60i2.19975>
- Alvarado, J. J., Herrera, B., Corrales, L., Asch, J., & Paaby, P. (2011). Identificación de las prioridades de conservación de la biodiversidad marina y costera en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 59(2), 829–842. <https://doi.org/10.15517/rbt.v0i0.3143>
- Alvarado, J. J., Reyes-Bonilla, H., & Benítez-Villalobos, F. (2015b). *Diadema mexicanum*, erizo de mar clave en los arrecifes coralinos del Pacífico Tropical Oriental: lo que sabemos y perspectivas futuras (Diadematoidea: Diademataidae). *Revista de Biología Tropical*, 63(Suppl. 2), 135–157. <https://dx.doi.org/10.15517/rbt.v63i2.23140>
- Alvarado, J. J., Sánchez-Noguera, C., Arias-Godínez, G., Araya, T., Fernández-García, C., & Guzmán, A. G. (2020). Impacto del fenómeno El Niño 2015–2016 en arrecifes coralinos del Pacífico de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 68(Suppl. 1), 271–283. <https://doi.org/10.15517/rbt.v68iS1.41190>
- Arias-Godínez, G., Jiménez, C., Gamboa, C., Cortés, J., Espinoza, M., Beita-Jiménez, A., & Alvarado, J. J. (2021). The effect of coral reef degradation on the trophic structure of reef fishes from Bahía Culebra, North Pacific coast of Costa Rica. *Journal of Coastal Conservation*, 25, 8. <https://doi.org/10.1007/s11852-021-00802-x>
- Arriaga Madrigal, A. Y. (2023). *Diversidad funcional de peces herbívoros arrecifales en el Pacífico Tropical Oriental* [Tesis de Maestría]. Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
- Bauman, A. G., Burt, J. A., Feary, D. A., Marquis, E., & Usseglio, P. (2010). Tropical harmful algal blooms: An emerging threat to coral reef communities? *Marine Pollution Bulletin*, 60, 2117–2122. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.08.015>
- Beita-Jiménez, A., Alvarado, J. J., Mena, S., & Guzmán-Mora, A. G. (2019). Benefits of protection on reef fish assemblages in a human impacted region in Costa Rica. *Ocean & Coastal Management*, 169, 165–170. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2018.12.023>
- Cinner, J. E., Huchery, C., MacNeil, M. A., Graham, N. A., McClanahan, T. R., Maina, J., Maire, E., Kittinger, J. N., Hicks, C. C., Mora, C., Allison, E. H., D'Agata, S., Hoey, A., Feary, D. A., Crowder, L., Williams, I. D., Kulbicki, M., Vigliola, L., Wantiez, L., ... Mouillot, D. (2016). Bright spots among the world's coral reefs. *Nature*, 535(7612), 416–419. <https://doi.org/10.1038/nature18607>
- Combillet, L., Fabregat-Malé, S., Mena, S., Marín-Moraga, J. A., Gutierrez, M., & Alvarado, J. J. (2022). *Pocillopora* spp. growth analysis on restoration structures in an Eastern Tropical Pacific upwelling area. *PeerJ*, 10, e13248. <https://doi.org/10.7717/peerj.13248>
- Correa-Herrera, T., & Jiménez-Segura, L. F. (2013). Biología reproductiva de *Lutjanus guttatus* (Perciformes: Lutjanidae) en el Parque Nacional Natural Utría, Pacífico colombiano. *Revista de Biología Tropical*, 61(2), 829–840. <https://doi.org/10.15517/rbt.v61i2.11226>
- Cortés, J. (2012). Bibliography on marine organisms, environments, and oceanographic and atmospheric processes in Bahía Culebra, north Pacific, Costa Rica (1922–2012). *Revista de Biología Tropical*, 60 (Suppl. 2), 231–242. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i2.20009>
- Cortés, J., & 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* (pp. 361–367). Elsevier Science. <https://doi.org/10.1016/B978-044451388-5/50017-5>
- Cortés, J., & Joyce, F. (2020). BioMar ACG: A successful partnership to inventory and promulgate marine biodiversity. *Biotropica*, 52(6), 1103–1106. <https://doi.org/10.1111/btp.12841>
- Cortés, J., & Murillo, M. M. (1985). Comunidades coralinas y arrecifes del Pacífico de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 33, 197–202.
- Durán, I. L., Gómez, V. A., Goti, I., & Gómez, J. A. (2020). Biología reproductiva del pargo de la mancha *Lutjanus guttatus* (Teleostei: Lutjanidae) de la ensenada de Búcaro, borde externo de la ecorregión Panamá. *AquaTechnica*, 2(3), 137–149.
- Fabregat-Malé, S., Mena, S., & Alvarado, J. J. (2023). Nursery-reared coral outplanting success in an upwelling-influenced area in Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 71(Suppl. 1), e54879. <https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v71iS1.54879>
- Fabregat-Malé, S., Mena-González, S., Quesada-Perez, F., & Alvarado, J. J. (2024). Testing the feasibility of coral nurseries in an upwelling area in the North Pacific of Costa Rica. *Frontiers in Marine Science*, 11, 1400026. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1400026>
- Fernández-García, C. (2007). *Propagación del alga Caulerpa sertularioides (Chlorophyta) en bahía Culebra, golfo de Papagayo, Pacífico norte de Costa Rica* [Tesis de Maestría]. Universidad de Costa Rica, Costa Rica.



- Fernández-García, C., Cortés, J., Alvarado, J. J., & Nivia-Ruiz, J. (2012). Physical factors contributing to the benthic dominance of the alga *Caulerpa sertularioides* (Caulerpaceae, Chlorophyta) in the upwelling Bahía Culebra, North Pacific of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 60(Supl. 2), 93–107. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i2.19970>
- Fernández-García, C., Salas-Moya, C., Mena, S., Azofeifa-Solano, J. C., & Alvarado, J. J. (2021). Diversidad de los hábitats submareales de la Península de Santa Elena e Islas Murciélagos, Pacífico Norte, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 69, 160–179. <https://doi.org/10.15517/rbt.v69i52.48774>
- Flower, J., Ortíz, J. C., Chollet, I., Abdullah, S., Castro-Sanguino, C., Hock, K., Lam, V., & Mumby, P. J. (2017). Interpreting coral reef monitoring data: a guide for improved management decisions. *Ecological Indicators*, 72, 848–869. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.09.003>
- Glynn, P. W., Alvarado, J. J., Banks, S., Cortés, J., Feingold, J. S., Jiménez, C., Maragos, J. E., Martínez, P., Maté, J. L., Moanga, D. A., Navarrete, S., Reyes-Bonilla, H., Riegl, B., Rivera, F., Vargas-Ángel, B., Wieters, E. A., & Zapata, F. A. (2017). Eastern Pacific coral reef provinces, coral community structure and composition: an overview. In P. W. Glynn, D. Manzello, & I. Enochs (Eds.), *Coral reefs of the Eastern Pacific: Persistence and loss in a dynamic environment* (pp. 107–176). Springer Science+Business Media. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4_5
- Goreau, T. J., & Hayes, R. L. (2024). 2023 Record marine heat waves: coral reef bleaching HotSpot maps reveal global sea surface temperature extremes, coral mortality, and ocean circulation changes. *Oxford Open Climate Change*, 4(1), kgae005. <https://doi.org/10.1093/oxfclm/kgae005>
- Grupo de Trabajo AMPR Golfo de Papagayo. (2021). *Plan de ordenamiento pesquero y acuícola Área Marina de Pesca Responsable Papagayo* [Plan de Manejo]. Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura, Cámara de Pescadores de Guanacaste, Servicio Nacional de Guardacostas, Asociación de Pescadores Artesanales del Coco, Sistema Nacional de Áreas de Conservación, Asociación de Pescadores de Pesca Turística de Flamingo Guanacaste, Buzos Artesanales Comerciales, Asociación Náutica de Tamarindo; Costa Rica. https://www.incopesca.go.cr/pesca/pesca_responsable/ampr_papagayo/archivos/pop_papagayo_.pdf
- Hein, M. Y., Beeden, R., Birtles, R. A., Chase, T. J., Couther, F., Haskin, E., Marshall, N., Ripple, K., Terry, L., Willis, B. L., Willis, R., & Gardiner, N. M. (2020). Effects of coral restoration on fish communities: Snapshots of long-term, multiregional responses and implications for practice. *Restoration Ecology*, 28(5), 1158–1171. <https://doi.org/10.1111/rec.13177>
- Hughes, T. P., Kerry, J. T., Álvarez-Noriega, M., Álvarez-Romero, J. G., Anderson, K. D., Baird, A. H., Babcock, R. C., Beger, M., Bellwood, D. R., Berkelmans, R., Bridge, T. C., Butler, I. R., Byrne, M., Cantin, N. E., Comeau, S., Connolly, S. R., Cumming, G. S., Dalton, S. J., Diaz-Pulido, G., ... Wilson, S. K. (2017). Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature*, 543(7645), 373–377. <https://doi.org/10.1038/nature21707>
- Jiménez, C. E. (2001). Arrecifes y ambientes coralinos de Bahía Culebra, Pacífico de Costa Rica: aspectos biológicos, económico-recreativos y de manejo. *Revista de Biología Tropical*, 49, 215–231.
- Jiménez, C. E., & Cortés, J. (2003). Growth of seven species of scleractinian corals in an upwelling environment of the eastern Pacific (Golfo de Papagayo, Costa Rica). *Bulletin of Marine Science*, 72(1), 187–198.
- Méndez-Venegas, M., Jiménez, C., Bassey-Fallas, G., & Cortés, J. (2021). Condición del arrecife coralino de Playa Blanca, Punta Gorda, uno de los arrecifes más extensos de la costa Pacífica de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 69(Suppl. 2), S194–S207. <https://doi.org/10.15517/rbt.v69i52.48742>
- Morales-Ramírez, A., Víquez, R., Rodríguez, K., & Vargas, M. (2001). Marea roja producida por *Lingulodinium polyedrum* (Peridiniales, Dinophyceae) en Bahía Culebra, Golfo de Papagayo, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 49(Supl. 2), 19–23.
- Naranjo-Madriral, H. (2011). Biología pesquera de la langosta *Panulirus gracilis* en Playa Lagarto, Guanacaste, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 59(2), 619–633.
- Oksanen, J., Simpson, G., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, R., Solymos, P., Stevens, M., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward, M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., ... Weedon, J. (2022). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.6-4, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Quimbayo, J. P., Mendes, T. C., Kulbicki, M., Floeter, S. R., & Zapata, F. A. (2017). Unusual reef fish biomass and functional richness at Malpelo, a remote island in the Tropical Eastern Pacific. *Environmental Biology of Fishes*, 100, 149–162.
- Rojas, J. R. (1996). Fecundidad y épocas de reproducción del “pargo mancha” *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 44(3B), 477–487.
- Roth, F., Stuhldreier, I., Sánchez-Noguera, C., Morales-Ramírez, A., & Wild, C. (2015). Effects of simulated overfishing on the succession of benthic algae and invertebrates in an upwelling-influenced coral reef of Pacific Costa Rica. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 468, 55–66. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.03.018>

- Salas-Moya, C., Fabregat-Malé, S., Vargas-Castillo, R., Valverde, J. M., Vásquez-Fallas, E., Sibaja-Cordero, J., & Alvarado, J. J. (2021). *Pocillopora* cryptofauna and their response to host coral mortality. *Symbiosis*, 84, 91–103. <https://doi.org/10.1007/s13199-021-00771-7>
- Sánchez-Noguera, C. (2012). *Cambios socioeconómicos y ambientales en Bahía Culebra, Guanacaste, Costa Rica: implicaciones para su gestión* [MSc Thesis]. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Sistema Nacional de Áreas de Conservación. (2008). *Grúas II. Propuesta de ordenamiento territorial para la conservación de la biodiversidad de Costa Rica. Análisis de vacíos de conservación en Costa Rica* (Vol III: Vacíos en la representatividad e integridad de la biodiversidad marina y costera). Asociación Conservación de la Naturaleza.
- Smith, J. E., Brainard, R., Carter, A., Grillo, S., Edwards, C., Harris, J., Lewis, L., Obura, D., Rohwer, F., Sala, E., Vroom, P. S. & Sandin, S. (2016). Re-evaluating the health of coral reef communities: baselines and evidence for human impacts across the central Pacific. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1822), 20151985. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1985>
- Villalobos-Rojas, F., Herrera-Correal, J., Garita-Alvarado, C., Clarke, T., & Beita-Jiménez, A. (2014). Actividades pesqueras dependientes de la ictiofauna del Pacífico Norte de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 62(Supl. 4), 119–138.