

<https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop..v73iS2.64689>

Efecto del terremoto de Limón (1991) en la biodiversidad de macroalgas marinas según registros del Herbario USJ para el Caribe Sur de Costa Rica

Laura Amador-Salas^{1, 2};  <https://orcid.org/0009-0006-0730-6418>

Mariana Mena-Morales^{1, 2, 3};  <https://orcid.org/0009-0009-2822-5555>

Mónica Leandro-Arroyo^{1, 2};  <https://orcid.org/0009-0005-3475-9247>

Andrés Molina-Bolaños^{1, 2};  <https://orcid.org/0009-0006-1540-9142>

Cindy Fernández-García^{1, 2, 3, 4};  <http://orcid.org/0000-0003-2808-4093>

1. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica; andres.molinabolanos@ucr.ac.cr, anamonica.leandro@ucr.ac.cr
2. Herbario de la Universidad de Costa Rica; laura.amador@ucr.ac.cr
3. Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad de Costa Rica, San Pedro, 2060-1000 San José, Costa Rica; mariana.menamoraes@ucr.ac.cr, cindy.fernandezgarcia@ucr.ac.cr
4. Centro de Investigación en Biodiversidad y Ecología Tropical (CIBET), Universidad de Costa Rica, San Pedro, 2060-1000 San José, Costa Rica.

Recibido 20-XII-2024. Corregido 07-III-2025. Aceptado 25-III-2025.

ABSTRACT

Effect of the Limón earthquake (1991) on the biodiversity of marine macroalgae according to records from the USJ Herbarium for the Southern Caribbean of Costa Rica

Introduction: On April 22, 1991, the third strongest recorded earthquake in the history of Costa Rica wreaked havoc on communities in the Limón province. Along with a great cost to human life and the economy of the region, the earthquake had another interesting effect: the uplift of the coastline. The ecological consequences of this event are considered some of the most impactful of the Limón earthquake, however, little is known about the true changes that occurred within communities of aquatic organisms, including marine macroalgae in the aftermath of this event.

Objective: To determine if there was an effect of the 1991 Limón earthquake on the composition of algal communities in the region extending from Limón to Manzanillo.

Methods: Data of algal specimens collected in three Caribbean localities (Limón, Cahuita, Manzanillo) between 1962-2021 was analyzed from the USJ Herbarium database. Intervals of five years were used to evaluate disturbances before and after the 1991 earthquake. Geographic-temporal differences were assessed using Bray-Curtis index based on the transformed data. The matrix was analyzed implementing a nMDS and a PERMANOVA. A SIMPER test was applied to determine the families with most variation followed by an ANOSIM to describe it.

Results: A total of 1086 algal specimens were analyzed. Among the sites, Punta Cahuita had the highest diversity and Punta Uva the lowest. The nMDS indicates that there is a difference in the composition of the algal communities in the locations consulted in the five year interval after the phenomenon compared to the other temporal periods. The Gracilariaceae family presented the most variation between sites.

Conclusions: The changes found in the composition of the algal community in the Caribbean region cannot be attributed only to the natural phenomenon described previously. There are several other environmental or anthropogenic components that should be considered, as they might influence the dynamics seen within the community, causing changes individually or in interaction with other factors.

Keywords: phycology, ecology, disturbance, regeneration, coastline uplift, biological collections.



RESUMEN

Introducción: El 22 de abril de 1991, comunidades en Limón fueron devastadas por el tercer terremoto más fuerte registrado en la historia de Costa Rica. Además de las pérdidas humanas y económicas, el terremoto tuvo otro efecto sorprendente: el levantamiento de la línea de costa. El impacto ecológico de este evento se considera como una de las consecuencias más notables del terremoto de Limón, sin embargo, no se conocen con certeza las repercusiones de este evento sobre comunidades de organismos acuáticos como las macroalgas marinas.

Objetivo: Determinar si existió un efecto del terremoto de Limón del año 1991 en la composición de las comunidades algales de la región que abarca desde Limón a Manzanillo.

Métodos: Se analizaron datos de especímenes de algas recolectados entre 1962 y 2021 en tres localidades (Limón, Cahuita, Manzanillo) utilizando registros de la base de datos del herbario USJ. Se utilizaron intervalos de 5 años para evaluar cambios antes y después del terremoto. Las diferencias geo-temporales fueron evaluadas utilizando el índice de Bray-Curtis basado en datos transformados. La matriz fue analizada implementando un nMDS y un PERMANOVA. La prueba SIMPER fue aplicada para determinar la familia con mayor variación seguida del comando ANOSIM.

Resultados: En total se analizaron datos de 1086 especímenes. Entre los sitios, Punta Cahuita tuvo la mayor diversidad y Punta Uva la menor. El nMDS sugiere que hubo una diferencia en la composición de las comunidades algales en las localidades posterior al terremoto. La familia Gracilariaceae tuvo la mayor variación entre sitios.

Conclusiones: A pesar de los resultados encontrados, no es posible atribuir estos cambios en la composición de las comunidades algales únicamente al evento descrito anteriormente, pues existen otros factores ecológicos o antropogénicos que pueden causar una alteración por sí solos o actuar de forma conjunta para generar las dinámicas observadas dentro de las comunidades.

Palabras clave: ficología, ecología, perturbación, regeneración, levantamiento tectónico, colecciones biológicas.

INTRODUCCIÓN

El terremoto de Limón ocurrió el 22 de abril de 1991, con una magnitud de 7.7 Mw, es uno de los terremotos de mayor intensidad en la historia de Costa Rica (Nishenko et al., 2021). El evento tuvo repercusiones en un 80% del territorio costarricense, donde la mayor afectación se dio en rutas vitales como el ferrocarril, carreteras y puertos (Quesada-Román, 2021). Por consecuencia del terremoto, se dieron cambios geomorfológicos como el levantamiento tectónico a lo largo de la costa, deslizamientos, aumento de la carga de sedimentos en cuencas fluviales y se considera que dicho evento tuvo impacto en la erosión costera (Nishenko et al., 2021; Quesada-Román, 2016; Quesada-Román, 2021).

El fenómeno sísmico tuvo un impacto sobre los organismos de la zona intermareal, sublitoral somero y los arrecifes coralinos (Cortés et al., 2011). Asimismo, el levantamiento de la línea de costa generó que los organismos marinos que quedaron expuestos murieran al poco tiempo (Cortés et al., 2011). Inclusive en el arrecife del Parque Nacional Cahuita se

dieron casos de corales quebrados, grietas en la estructura del arrecife, así como el desplome del frente de este, lo que causó cambios en la diversidad (Cortés et al., 2011).

En Costa Rica existen aproximadamente 396 especies de macroalgas bentónicas (Bernecker, 2009; Wehrtmann et al., 2009). Contrario a lo que ocurre con la mayoría de otros organismos marinos, donde la diversidad es mayor en el Pacífico costarricense, las macroalgas cuentan con 287 especies en el Caribe nacional (Wehrtmann et al., 2009). Es importante realizar estudios sobre los cambios en las comunidades algales debido a que estas pueden ayudar a entender las variaciones en el ecosistema luego del desastre (Meghraoui et al., 2004; Orchard et al., 2021). Su alteración repercute sobre la diversidad o composición de especies del ecosistema, por lo que pueden emplearse como indicadores biológicos (Barinova & Alster, 2021; Britton-Simmons, 2006; El Gamal, 2010; Weis et al., 2008). Además, las algas son una importante fuente de alimento y hábitat para una amplia variedad de organismos marinos (Weis et al., 2008).

El objetivo de esta investigación será determinar el impacto del terremoto de Limón del año 1991 en la biodiversidad de macroalgas marinas de la región Caribe Sur de Costa Rica empleando datos del Herbario USJ de la Universidad de Costa Rica. Se espera que existan cambios en las comunidades algales debido a la perturbación en el ecosistema inducida por el sismo (Aronson et al., 2012). Se predice que la diversidad de algas antes y después de 1991 será diferente y que algunas familias habrán desaparecido, mientras que otras han aumentado su número, debido a la colonización de los nichos de las familias eliminadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio: Los datos de las algas utilizadas en el estudio abarcan 1 086 sitios específicos de recolecta. Para efectos de este estudio,

se definieron tres regiones de colecta principales: La ciudad de Limón, Cahuita y Manzanillo. Estas regiones se encuentran aproximadamente a cinco msnm y presentan una temperatura del agua que oscila entre los 26 y 28 °C a lo largo del año (Flores, 1991). Al encontrarse en el Caribe, estas zonas se caracterizan por presentar en promedio 3 600 mm de precipitaciones, las cuales se distribuyen de manera casi uniforme durante el año puesto que no existen estaciones definidas (Muñoz-Simon et al., 2020).

Cahuita y Manzanillo son conocidas por sus playas de arena blanca y suave, rodeadas de bosque tropical, mientras que Limón es una zona más urbanizada, con playas de arena negra y bosques de manglar (Muñoz-Simon et al., 2020). Los tres sitios presentan patrones de marea similares, con una marea semi-diurna que alterna entre períodos regulares de inundación y exposición, lo cual influye en la ecología

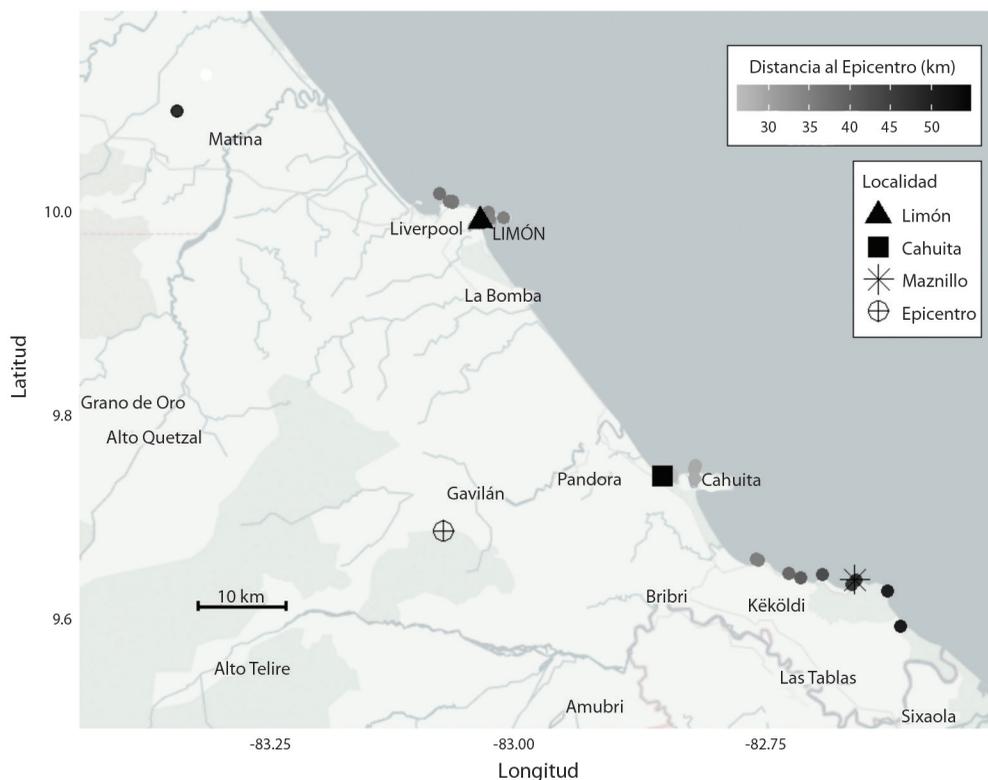


Fig. 1. Distribución de los puntos de colecta dentro de las localidades generales de muestreo. / **Fig. 1.** Distribution of collection points within the general sampling locations.



de las especies de sus zonas intermareales. El sustrato del fondo marino es variado en los tres sitios, abarcando desde zonas arenosas hasta zonas rocosas y arrecifes coralinos. En estas se crean las condiciones para albergar gran diversidad de especies. En Cahuita el arrecife está compuesto principalmente por corales duros que forman estructuras complejas, con sitios de arena fina. En Limón el sustrato incluye formaciones de roca volcánica, además de los arrecifes coralinos. Sin embargo, hay mayor actividad antropogénica, lo cual influye en la diversidad presente (Cortés & León, 2002). Por último, en Manzanillo el arrecife incluye corales blandos y duros, zonas rocosas y zonas arenosas (Museo Nacional de Costa Rica, 2022).

Datos empleados: Para esta investigación, se utilizó la base de datos del herbario USJ de la sección de algas. Se filtró la base para seleccionar únicamente las colectas realizadas en el Caribe entre los años 1962 y 2021. Debido a que la base de datos incluía entradas para las categorías taxonómicas desde filo hasta especie, se centraron los análisis a nivel de familia. Posteriormente, con el fin de generar un mapa para mostrar de forma más resumida las ubicaciones de las colectas, se colocó las coordenadas aproximadas a las que no tuvieran asignada alguna, basándose en la descripción de la ubicación brindada por la base de datos. El mapa (Fig. 1) fue elaborado en RStudio utilizando el paquete ggmap (Kahle & Wickham, 2013; R Core Team, 2023).

Para determinar si existía influencia del terremoto en la composición de las comunidades algales, se analizaron diferencias a nivel geográfico-temporal. Para lo anterior, primero se resumieron los 58 años de colectas en intervalos de cinco años debido a la falta de observaciones en algunos años. Además, para garantizar que dichos intervalos no incluyeran el año 1991 y poder ver un efecto del terremoto en los rangos de tiempo antes y después de dicho evento, fue seleccionado el año de 1961 como el valor mínimo para los intervalos

a pesar de que, cómo se mencionó, la base comienza en el año 1962.

Para el caso de los sitios, se estandarizó en tres zonas generales: Limón, Cahuita y Manzanillo. Aparte de esta estandarización, también se realizó una separación en zonas más específicas que incluyeron las siguientes nueve áreas: Cahuita, Puerto Vargas, Punta Cahuita, Isla Uvita, Portete, Puerto Limón, Manzanillo, Punta Cocles, y Punta Uva. Posterior al proceso de estandarización, se concatenó el sitio con el intervalo de cinco años correspondiente para dicha colecta.

Análisis estadístico: Para determinar diferencias a nivel geográfico-temporal en la composición de las comunidades algales se empleó el índice de disimilitud de Bray-Curtis, comparando el factor con los niveles concatenados (sitio/intervalo) y se aplicó una transformación logarítmica a su dato de abundancia asociado. Los patrones en la disimilitud en la composición se visualizaron con un dendrograma de tipo jerárquico con un método de unión promedio y con un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS). Se utilizaron valores de k igual a tres, para obtener un valor de estrés inferior a 0.2 (Clarke & Warwick, 2001).

Obtenida la matriz de disimilitud, se evaluó la presencia de cambios en la composición en las comunidades algales entre periodos, junto con el factor de localidad, mediante un PERMANOVA (comando `adonis` en `vegan` de R con 1 000 permutaciones). Por último, se aplicó una prueba ANOSIM para estimar la significancia de las diferencias de abundancia en las familias de macroalgas agrupadas como antes y después del fenómeno sísmico. Asimismo se empleó el test de SIMPER con el fin de identificar a las familias cuya abundancia varió en mayor grado antes y después del terremoto. Para el cálculo de los índices, generación de los dendrogramas, nMDS y ajuste de las variables se utilizó el paquete `vegan` versión 2.5-7 en el programa R studio (Oksanen et al., 2020; R Core Team, 2023).

RESULTADOS

Se tomaron en cuenta 1 280 especímenes colectados de 56 familias diferentes. De las nueve localidades delimitadas en el sitio de estudio, Punta Cahuita fue la más diversa en cuanto a la cantidad de familias presentes. En dicha zona, se registraron colectas de 44 de las 56 familias de macroalgas disponibles en la base de datos; mientras que Isla Uvita contaba únicamente con diez de las 56 familias en la

región. Es importante advertir que el esfuerzo de muestreo en el área del Caribe costarricense se concentró en el Parque Nacional Cahuita, por lo que existe una mayor representación de especímenes en esta localidad.

El dendrograma sugiere que Isla Uvita en la época de 1981 a 1985 es la localidad más aislada en cuanto a diversidad de familias y abundancia de especímenes por familia (Fig. 2). El intervalo de tiempo comprendido entre 1992 y 1996 para las regiones de Manzanillo y Portete forman

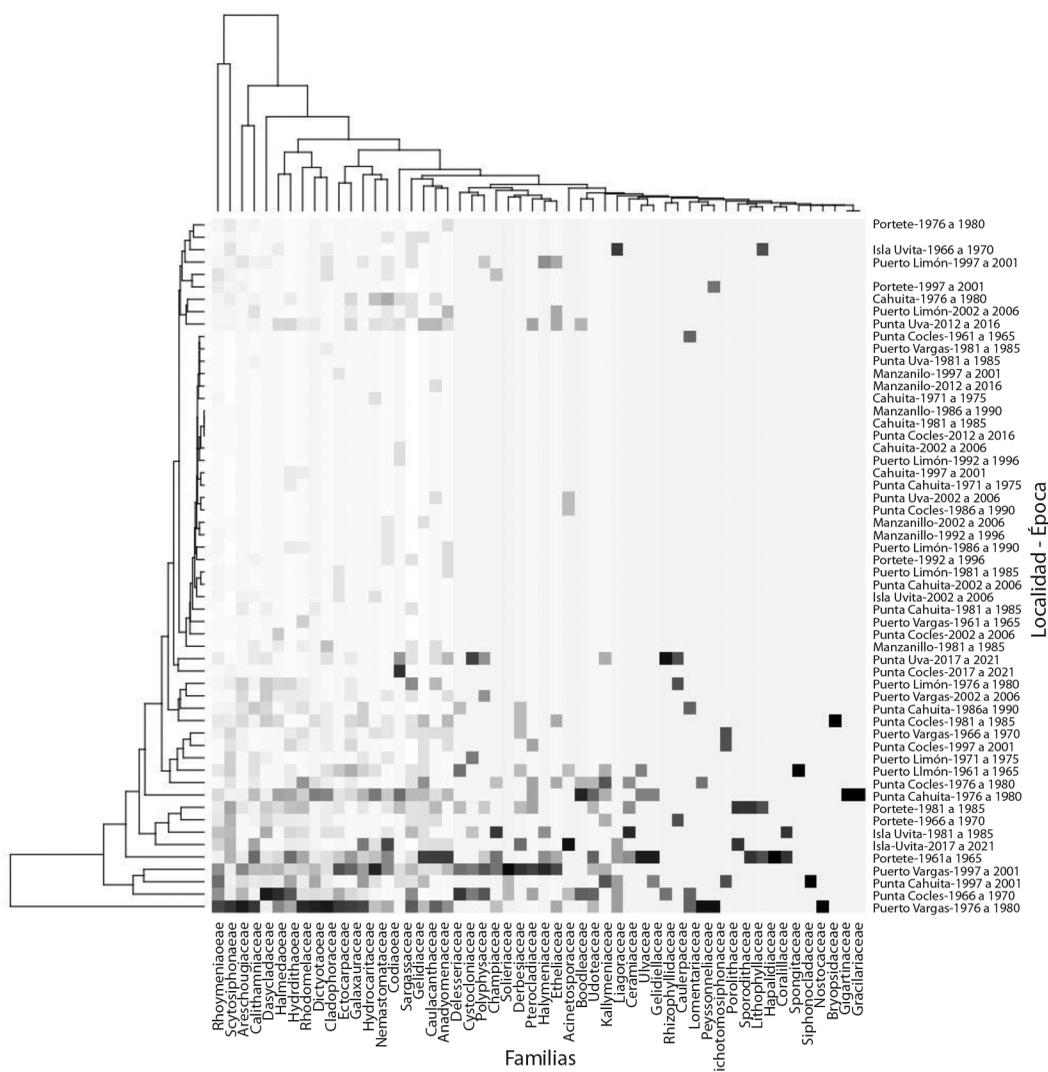


Fig. 2. Mapa de calor para la Localidad-Periodo según la abundancia de especímenes por familia. Las distancias están basadas en el índice de Bray con un método de unión promedio. /**Fig. 2.** Heat map for the Locality-Period according to the abundance of specimens per family. Distances are based on the Bray index with a mean-matching method.

una agrupación, lo cual respalda su similitud en cuanto a composición de comunidades macroalgales en la época consecutiva al fenómeno. Las localidades con periodos correspondientes entre 1970 a 1990 tienden a agruparse según su diversidad y abundancia con las localidades con periodos entre 1997 y 2021. Por ende, se observa una agrupación entre las localidades que sugiere una diferencia en la composición algal antes y después del terremoto de 1991.

El nMDS (Fig. 3) indica que existe una aproximación entre los periodos posteriores y más próximos al terremoto. No obstante, los rangos cercanos a la década de 1960 y de 2020 se alejan de dichos periodos, lo que evidencia su diferencia en composición. De tal modo, los periodos más cercanos y más lejanos al terremoto son los que presentan distinciones en comparación con las localidades entre sí. La prueba de PERMANOVA ($P = 0.03$) indica que existe un efecto por parte del terremoto y la localidad sobre la composición de las comunidades algales a lo largo de los periodos de cinco años.

De modo similar, la prueba ANOSIM establece diferencias, aunque de baja magnitud, entre la cantidad de individuos por familia en los grupos previos y posteriores al terremoto ($R=0.06$, $p=0.01$). Por último, el test de SIMPER resalta una mayor variación en la cantidad de

especímenes colectados para la familia Gracilariaceae (Rhodophyta) ($P = 0.03$), la cual es responsable de las diferencias de baja magnitud encontradas por la prueba ANOSIM.

DISCUSIÓN

Se obtuvo que en algunas localidades se tienen más datos que para otras, lo mismo pasa en el caso de los años, ya que algunos tienen pocos datos. Principalmente, el esfuerzo de muestreo para la zona de Cahuita fue mayor que en las otras. Esta preferencia por Cahuita en general puede ser debido a que es en donde se encuentra el arrecife coralino mejor desarrollado del Caribe de Costa Rica (Alvarado et al. 2006). En el caso de los años se obtuvo este resultado ya que estos datos dependen de la cantidad de investigadores que están muestreando algas en el Caribe en ese momento, lo cual varía al ser un rango amplio de años.

El análisis del dendrograma muestra que Isla Uvita, en el periodo de 1981 a 1985, es la localidad más aislada en términos de diversidad de familias y abundancia. Esto podría indicar características ecológicas particulares de esa zona antes del terremoto de 1991. La agrupación entre las comunidades de Manzanillo y Portete de 1992 a 1996 refuerza la hipótesis de

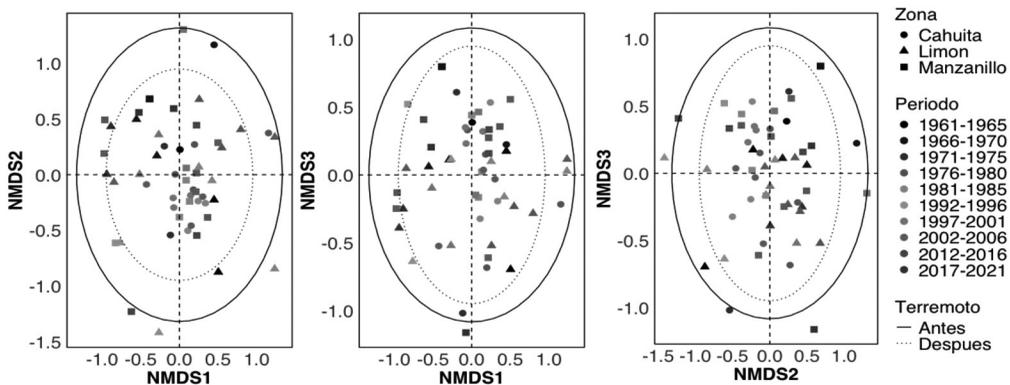


Fig. 3. NMDS basado en la distancia de Bray-Curtis para las dimensiones (a) nMDS1 y nMDS2, (b) nMDS1 y nMDS3, y (c) nMDS2 y nMDS3. En la figura se muestran las localidades generales, junto a su periodo de cinco años establecido de 1962 a 2021, y elipses del 0.05 que encierran los periodos anteriores y posteriores al terremoto de 1991. /**Fig. 3.** NMDS based on the Bray-Curtis distance for the dimensions (a) nMDS1 and nMDS2, (b) nMDS1 and nMDS3, and (c) nMDS2 and nMDS3. The figure shows the general localities, along with their established five-year period from 1962 to 2021, and 0.05 ellipses enclosing the periods before and after the 1991 earthquake.

que la perturbación generada en la zona afectó la composición. Esto coincide con otros estudios que han documentado cómo los eventos tectónicos, como el levantamiento del fondo marino, alteran la ecología de diversas especies marinas (Evelpidou et al., 2021; Meghraoui et al., 2004; Ramírez-Herrera & Zamorano-Orozco, 2002; Schiel et al., 2021).

La lejanía entre los concatenados de localidad y periodo sugiere que, previo al acontecimiento, se encontraban ciertas diferencias entre las comunidades de macroalgas. Posterior al terremoto, se observa un aumento en la similitud en cuanto a composición entre las localidades. No obstante, estas diferencias no permiten aislar los concatenados hasta volverlos excluyentes. Por ende, pese a las perturbaciones ocasionadas por el fenómeno en 1991, la comunidad macroalgal se encaminó a un periodo de regeneración que la restableció a un estado similar al previo. Aunque no está documentado específicamente para algas en estos estudios, perturbaciones como los terremotos generan alteraciones en las comunidades marinas, afectando la estructura ecológica (Kawamura et al., 2014; Muraoka et al., 2017). Este tipo de eventos puede resultar en cambios prolongados en las dinámicas de reclutamiento y dominancia, lo que podría explicar algunas de las diferencias en las familias entre periodos (Thomsen et al., 2021).

El análisis de los nMDS muestra una similitud en la composición de algas entre la década de los 60 y los años 2020. Esto puede darse gracias a un proceso de regeneración facilitado por el retorno a condiciones ecológicas previas al terremoto. A pesar de que se conoce que muchas especies marinas, incluyendo algas, murieron producto del levantamiento de la costa, ciertas especies regresaron a niveles normales poco después del terremoto (Coll et al., 2001). Las condiciones que provocaron un cambio inicial en la composición de algas pueden propiciar condiciones para el establecimiento de nuevas comunidades. Por ejemplo, el surgimiento de nuevos sustratos y hábitats debido a cambios en la profundidad, disponibilidad de luz, patrones de llegada de nutrientes,

entre otros, favorecen nuevamente el establecimiento natural de especies en la zona (Cortés et al., 2011). A pesar de esto, se ha demostrado anteriormente que la recuperación de comunidades de macroalgas posterior a un levantamiento de costa puede tardar varios años y existen condiciones que aplazan el proceso aún más (Thomsen et al., 2021).

Por ejemplo, en el caso del terremoto de Limón, se observó la deposición acelerada de capas de sedimentos entre los años 1992 y 1998, lo cual produjo un cambio en la línea de costa (Barrantes et al., 2021). La llegada masiva de troncos y otros sedimentos a la costa (producto de derrumbes) parece haber tenido un efecto sobre las comunidades a largo plazo (Cortés et al., 2011). Sin embargo, se ha registrado un retorno de condiciones geomorfológicas a los niveles previos al terremoto, lo cual puede beneficiar la regeneración de estas comunidades (Barrantes et al., 2021).

La variación obtenida para la familia Gracilariaceae (Rhodophyta) pudo ocurrir debido a que las algas de esta familia dependen de condiciones estables de luz y temperatura (Terada et al., 2013). El levantamiento del fondo marino modificó la profundidad en la que estas algas se encontraban, lo que pudo haber alterado dichos parámetros. La baja magnitud en el valor de R en la prueba ANOSIM sugiere que se requieren de más estudios para poder establecer una correlación más sólida entre los efectos del terremoto y los cambios en estas comunidades.

Los cambios en la composición de las comunidades algales observados para los periodos de 5 años no pueden atribuirse únicamente al terremoto de 1991, debido a que han ocurrido otros eventos que han contribuido a la alteración. Por ejemplo, entre 2003 y 2005, un evento de calentamiento oceánico provocó un blanqueamiento masivo de corales en la zona de Cahuita, afectando tanto a las algas coralinas como a las no coralinas (Cortés et al., 2010). Aunque este estudio se enfoca en corales, es posible que las algas también se hayan visto afectadas por los cambios en el ecosistema.

Además, es fundamental tomar en cuenta que factores como la contaminación, el cambio



climático y las actividades humanas han ejercido una presión significativa sobre los ecosistemas marinos, lo que probablemente contribuye a cambios en las comunidades algales a largo plazo. Aunque estos factores no se centran exclusivamente en las algas, es razonable suponer que su impacto sobre el entorno marino también afecta la composición de estas comunidades (Cortés & Jiménez, 2003).

En conclusión, si bien al comparar las comunidades macroalgales del Caribe Sur de Costa Rica antes y después del terremoto se encontraron diferencias, estas parecen ser más sutiles de lo esperado. Las alteraciones recaen sobre la familia Gracilariaceae (Rhodophyta), cuyas comunidades se ven afectadas al experimentar un cambio de profundidad brusco a causa del levantamiento de la costa. Adicionalmente, se evidencian otros factores de ruido que añaden variabilidad a la composición de las demás familias dentro de la comunidad. Perturbaciones tales como el cambio climático y el efecto antropogénico pueden generar alteraciones en las familias presentes en las localidades. Ahora bien, al considerar la importancia de las macroalgas en los ecosistemas marinos, es necesario elaborar más estudios de su ecología a nivel nacional para identificar posibles riesgos que pueden enfrentar las macroalgas del Caribe a futuro.

Como recomendación, se desea equilibrar las muestras extraídas por zona y explorar nuevos sitios de colecta dentro del área para la colección del Herbario USJ. Con ello se espera llevar un registro homogéneo de la composición de macroalgas en el sector del Caribe nacional. Por otro lado, se planea incluir más eventos a parte del terremoto que hayan podido generar una perturbación en las localidades de estudio. Por último, es crucial realizar un esfuerzo conjunto entre investigadores y encargados del herbario para estandarizar los métodos de colecta. Esto permitiría realizar más estudios de las variaciones a largo plazo de la biodiversidad algal.

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.

See supplementary material
a21v73s2-suppl1

AGRADECIMIENTOS

Para la elaboración de este estudio fue crucial el apoyo del Herbario USJ y la implementación de sus bases de datos para tener un registro de la composición de las comunidades de macroalgas a través del tiempo. Agradecemos el apoyo de la Escuela de Biología y la Universidad de Costa Rica por brindar acceso a estos recursos. Asimismo, ofrecemos una mención especial a Jeffrey Sibaja y Gerardo Ávalos por su contribución como guía en el desarrollo del análisis estadístico. Por último, agradecemos al CIBET por abrir un espacio en el que se dé la oportunidad de comunicar formalmente sobre investigaciones que emplean como pilar el esfuerzo integrado de investigadores, profesores y estudiantes en las colecciones biológicas.

REFERENCIAS

- Alvarado, J. J., Fernández, C., & Nielsen, V. (2006). Arrecifes y comunidades coralinas. En V. Nielsen-Muñoz & M. A. Quesada-Alpizar (Eds.), *Ambientes marino costeros de Costa Rica* (pp. 51–67). Comisión Interdisciplinaria Marino Costera de la ZEE de Costa Rica, Informe Técnico. CIMAR, CI, TNC.
- Aronson, R. B., Precht, W. F., Macintyre, I. G., & Toth, L. T. (2012). Catastrophe and the life span of coral reefs. *Ecology*, 93(2), 303–313. <https://doi.org/10.1890/11-1037.1>
- Barinova, S., & Alster, A. (2021). Algae and cyanobacteria diversity and bioindication of long-term changes in the Hula Nature Reserve, Israel. *Diversity*, 13(11), 2–20. <https://doi.org/10.3390/d13110583>

- Barrantes, G., Vahrson, W. G., & Mora, S. (2021). Cambios geomorfológicos e hidrológicos inducidos por el terremoto (Mw 7, 7) del 22 de abril de 1991 en la provincia de Limón, Costa Rica. *Revista Geológica de América Central*, 65, 396–415. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/geologica/article/view/46881>
- Bernecker, A. (2009). Marine Benthic Algae. En I. S. Wehrtmann & J. Cortés (Eds.), *Marine biodiversity of Costa Rica, Central America* (Vol. 86, pp. 109–117). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8278-8_5
- Britton-Simmons, K. H. (2006). Functional group diversity, resource preemption and the genesis of invasion resistance in a community of marine algae. *Oikos*, 113(3), 395–401. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14203.x>
- Clarke, K. R., & Warwick, R. M. (2001). *Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation* (2nd ed.). PRIMER-E.
- Coll, M., Fonseca, A. C., & Cortés, J. (2001). El manglar y otras asociaciones vegetales de la laguna de Gandoca, Limón, Costa Rica. *Revista de biología tropical*, 49(Supl. 2), 321–329. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/26338>
- Cortés, J., & Jiménez, C. (2003). Past, present and future of the coral reefs of the Caribbean coast of Costa Rica. En J. Cortés (Ed.), *Latin American coral reefs* (pp. 223–239). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/b978-044451388-5/50011-4>
- Cortés, J., & León, A. (2002). *Arrecifes coralinos del Caribe de Costa Rica*. Editorial INBio.
- Cortés, J., Fonseca, A.C., Nivia-Ruiz, J., Nielsen-Muñoz, V., Samper-Villarreal, J., Salas, E., Martínez, S., & Zamora-Trejos, P. (2010). Monitoring coral reefs, seagrasses and mangroves in Costa Rica (CARICOMP). *Revista de Biología Tropical*, 58(Supl. 3), 1–22. <https://doi.org/10.15517/rbt.v58i0.20036>
- Cortés, J., Soto, R., & Jiménez, C. (2011). Efectos ecológicos del terremoto de Limón. *Revista Geológica de América Central, (Especial)*, 187–192. <https://doi.org/10.15517/rgac.v0i0.13450>
- El Gamal, A. A. (2010). Biological importance of marine algae. *Saudi Pharmaceutical Journal*, 18(1), 1–25. <https://doi.org/10.1016/j.jsps.2009.12.001>
- Evelpidou, N., Karkani, A., & Kampolis, I. (2021). Relative Sea Level Changes and Morphotectonic Implications Triggered by the Samos Earthquake of 30th October 2020. *Journal of Marine Science and Engineering*, 9(1), 40. <https://doi.org/10.3390/jmse9010040>
- Flores, E. S. (1991). *Geografía de Costa Rica*. Euned.
- Kahle, D., & Wickham, H. (2013). ggmap: Spatial visualization with ggplot2. *The R Journal*, 5(1), 144–161. <https://journal.r-project.org/archive/2013-1/kahle-wickham.pdf>
- Kawamura, T., Takami, H., Hayakawa, J., Won, N.-I., Muraoka, D., & Kurita, Y. (2014). Changes in abalone and sea urchin populations in rocky reef ecosystems on the Sanriku coast damaged by the massive tsunami and other environmental changes associated with the Great East Japan Earthquake in 2011. *Global Environmental Research*, 18, 47–56. <https://doi.org/10.1111/fog.12191>
- Meghraoui, M., Maouche, S., Chemaa, B., Cakir, Z., Aoudia, A., Harbi, A., Alasset, P.-J., Ayadi, A., Bouhadad, Y., & Benhamouda, F. (2004). Coastal uplift and thrust faulting associated with the Mw = 6.8 Zemmouri (Algeria) earthquake of 21 May, 2003. *Geophysical Research Letters*, 31(19), L19605. <https://doi.org/10.1029/2004gl020466>
- Muñoz-Simon, N., Piedra-Castro, L., Jiménez-Montealegre, R., Pereira-Chaves, J., Guevara-Mora, M., & Piedra-Marin, G. (2020). Efecto de las descargas del emisario submarino de aguas residuales de la ciudad de Limón sobre la calidad del agua, abundancia y diversidad del fitoplancton en los alrededores de isla Uvita, Costa Rica. *Revista de Ciencias Marinas y Costeras*, 12(2), 115–141. <https://doi.org/10.15359/revmar.12-2.6>
- Muraoka, D., Tamaki, H., Takami, H., Kurita, Y., & Kawamura, T. (2017). Effects of the 2011 Great East Japan Earthquake and tsunami on two kelp bed communities on the Sanriku coast. *Fisheries Oceanography*, 26(2), 128–140. <https://doi.org/10.1111/fog.12198>
- Museo Nacional de Costa Rica. (2022). *Descripción de Cahuita*. En Ecosistema Cahuita – Historia Natural – Investigaciones. <https://www.museocostarica.go.cr/nuestro-trabajo/investigaciones/historia-natural/cahuita/informacion/>
- Nishenko, S., Camacho, E., Astorga, A., Morales, L. D., & Preuss, J. (2021). The 22 April 1991 Limón, Costa Rica tsunami field survey. *Revista Geológica de América Central*, 65, 1–16. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/geologica/article/view/47001>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G., Solymos, P., Stevens, H., Szoecs, E. & Wagner, H. (2020). *Vegan: Community ecology package* (Version 2.5-7) [Paquete R]. <https://github.com/vegandevs/vegan>
- Orchard, S., Fischman, H. S., Gerrity, S., Alestra, T., Dunmore, R., & Schiel, D. R. (2021). Threshold effects of relative sea-level change in intertidal ecosystems: Empirical evidence from earthquake-induced uplift on a rocky coast. *GeoHazards*, 2(4), 302–320. <https://doi.org/10.3390/geohazards2040016>
- Quesada-Román, A. (2016). Impactos geomorfológicos del Terremoto de Limón (1991; ms= 7.5) y consideraciones para la prevención de riesgos asociados en Costa



- Rica. *Revista Geográfica de América Central*, 1(56), 93–111. <https://doi.org/10.15359/rgac.1-56.4>
- Quesada-Román, A. (2021). Revisión de los efectos geomorfológicos del terremoto de Limón en 1991. *Revista Geológica de América Central*, 65, 1–13. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/geologica/article/view/46697>
- R Core Team. (2023). *R: A language and environment for statistical computing*. (Versión 4.3.2) [Software]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Ramírez-Herrera, M. T., & Zamorano-Orozco, J. J. (2002). Coastal uplift and mortality of coralline algae caused by a 6.3Mw earthquake, Oaxaca, Mexico. *Journal of Coastal Research*, 18(1), 75–81. <http://www.jstor.org/stable/4299055>
- Schiel, D. R., Gerrity, S., Orchard, S., Alestra, T., Dunmore, R. A., Falconer, T., Thomsen, M. S., & Tait, L. W. (2021). Cataclysmic disturbances to an intertidal ecosystem: Loss of ecological infrastructure slows recovery of biogenic habitats and diversity. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 9, 767548. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.767548>
- Terada, R., Inoue, S., & Nishihara, G. N. (2013). The effect of light and temperature on the growth and photosynthesis of *Gracilariopsis chorda* (Gracilariales, Rhodophyta) from geographically separated locations of Japan. *Journal of Applied Phycology*, 25(6), 1863–1872. <https://doi.org/10.1007/s10811-013-0030-7>
- Thomsen, M. S., Mondardini, L., Thoralf, F., Gerber, D., Montie, S., South, P. M., Orchard, S., Alestra, T., & Schiel, D. R. (2021). Cascading impacts of earthquakes and extreme heatwaves have destroyed populations of an iconic marine foundation species. *Diversity and Distributions*, 27(12), 2369–2383. <https://doi.org/10.1111/ddi.13407>
- Wehrtmann, I. S., Cortés, J., & Echeverría-Sáenz, S. (2009). Marine biodiversity of Costa Rica: Perspectives and conclusions. En I. S. Wehrtmann & J. Cortés (Eds.), *Marine biodiversity of Costa Rica, Central America* (Vol. 86, pp. 467–482). Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8278-8_49
- Weis, J. J., Madrigal, D. S., & Cardinale, B. J. (2008). Effects of algal diversity on the production of biomass in homogeneous and heterogeneous nutrient environments: a microcosm experiment. *PloS one*, 3(7), e2825. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002825>