

Variation in cell densities and pigment concentrations of symbiotic dinoflagellates in the coral *Pavona clavus* in the eastern Pacific (Costa Rica)

Variación en la densidad de células y en las concentraciones de pigmentos de los dinoflagelados simbióticos del coral *Pavona clavus* en el Pacífico oriental (Costa Rica)

S Sunagawa^{1,3}, J Cortés², C Jiménez^{2,3}, R Lara³

¹ School of Natural Sciences, University of California Merced, P.O. Box 2039, Merced, CA. 95344, USA.
E-mail: ssunagawa@ucmerced.edu

² Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Ciudad de la Investigación, Universidad de Costa Rica, San Pedro, Apdo. 2060-1000, Costa Rica.

³ Center for Marine Tropical Ecology (ZMT), Fahrenheitstr. 6, 28359 Bremen, Germany.

Abstract

The density and chlorophyll concentrations of symbiotic dinoflagellates (zooxanthellae) in the eastern Pacific coral *Pavona clavus* were monitored over the transitional period from rainy to dry season in a seasonal upwelling region and in a non-upwelling region of the Costa Rican Pacific coast. The temporal patterns of algal chlorophyll *a* and *c* concentrations displayed a negative correlation with light availability, irrespective of the study site, while the cell densities followed a dissimilar pattern. Correlations with water temperature, rainfall, and salinity indicated that a decrease in the density of zooxanthellae was probably associated with a decrease in water temperature due to seasonal cooling in the upwelling region and the negative effects of terrestrial runoff during the rainy season in the non-upwelling region (i.e., low salinity and high turbidity). The results of this study suggest that correlations between zooxanthellae density and water temperature (negative), light intensity (negative), or nutrients (positive), as proposed in previous studies, might not be applicable for regions where seasonal upwelling and strong influence of terrestrial runoff represent important features.

Key words: Costa Rica, *Pavona clavus*, terrestrial runoff, upwelling, zooxanthellae.

Resumen

Se monitoreó la densidad y la concentración de clorofila de los dinoflagelados del coral del Pacífico oriental *Pavona clavus* durante el periodo de transición entre la estación lluviosa y la seca. El monitoreo se llevó a cabo en la costa del Pacífico de Costa Rica, en una región de afloramiento estacional, y en una región donde no se presenta afloramiento. Los patrones temporales de concentraciones de clorofila *a* y *c* mostraron una correlación negativa con la disponibilidad de la luz, independientemente del sitio; la densidad de células, en cambio, siguieron un patrón distinto. Las correlaciones con la temperatura del agua, la precipitación y la salinidad, indican que el descenso en la densidad de zooxantelas está probablemente asociado al descenso en la temperatura del agua debido al enfriamiento estacional de la zona de afloramiento, y con los efectos negativos de la escorrentía durante la estación lluviosa en las zonas donde no hay afloramiento; es decir, debido a las bajas salinidades y una alta turbidez. Los resultados de este estudio sugieren que las correlaciones negativas entre densidad de zooxantelas y temperatura del agua e intensidad de luz, así como la positiva con los nutrientes, pueden no ser aplicables para las zonas donde el afloramiento estacional y la escorrentía son significativos.

Palabras clave: Costa Rica, *Pavona clavus*, escorrentía, afloramiento, zooxantela.

Introduction

A number of studies worldwide have shown that the density of symbiotic dinoflagellates (zooxanthellae, *Symbiodinium* spp.) living in the tissue of scleractinian corals varies with the season (Stimson 1997, Brown *et al.* 1999, Fagoonee *et al.* 1999, Fitt *et al.* 2000, Costa *et al.* 2005). These variations are supposed to represent adjustments to changes in the environment in order to optimize the physiological performance of the symbiotic association. In a number of experimental studies, exposure of corals to higher than normal temperature and/or

Introducción

Diversos estudios realizados a nivel mundial han demostrado que la densidad de los dinoflagelados simbióticos (zooxantelas, *Symbiodinium* spp.) que viven en el tejido de los corales escleractinios varía según la estación del año (Stimson 1997, Brown *et al.* 1999, Fagoonee *et al.* 1999, Fitt *et al.* 2000, Costa *et al.* 2005). Se ha sugerido que estas variaciones representan ajustes a los cambios en el entorno con el fin de optimizar la actividad fisiológica de la asociación simbiótica. En una serie de estudios experimentales se encontró que la exposición

light/UV irradiance has been shown to reduce algal cell density and/or pigment concentrations per cell (e.g., Hoegh-Guldberg and Smith 1989, Glynn and D'Croz 1990), but also low temperature stress has been associated with decreased zooxanthellae densities and changes in chlorophyll concentrations (Saxby *et al.* 2003). In addition, increases in ambient nutrient concentrations have been shown to increase the cell density (Hoegh-Guldberg 1994), while the synergistic effect of nutrient enrichment and lower temperature reduced zooxanthellae densities in the massive eastern Pacific coral *Porites lobata* (Schlöder and D'Croz 2004).

Despite the progress made based on these experimental results, the relevance and effect of these factors under gradual seasonal changes as they occur in the natural environment have been more difficult to investigate. Only a few studies have reported a relation between seasonal changes of physical environmental parameters like seawater temperature, solar radiation, or nutrient availability and zooxanthellae densities. Studying *Pocillopora damicornis* from Hawaii, Stimson (1997) reported a positive correlation between zooxanthellae density and dissolved inorganic nitrate concentration, and a negative one with solar radiation, but no correlation was found with seawater temperature. A long-term study by Fagoonee *et al.* (1999) in Mauritius working with the coral *Acropora formosa* suggested a positive correlation between cell density and nitrate concentrations, while Brown *et al.* (1999) demonstrated a negative correlation with sea temperature and solar radiation. Fitt *et al.* (2000), working with five Caribbean species, hypothesized that the density of zooxanthellae was highest during the winter season and lowest during late summer-fall periods, coinciding with lowest and highest seawater temperatures, respectively. It is not known, however, whether the findings of these studies are also valid for regions where turbidity, temperature, or nutrient levels may become periodically elevated due to increased levels of terrestrial runoff during periods of high precipitation, or seasonal variation in seawater temperature and nutrient concentrations during periods of coastal upwelling.

The Gulf of Papagayo (fig. 1), in the northern coastal region of the Costa Rican Pacific, is one of the three areas in the central eastern Pacific where seasonal, wind-driven upwelling of cool, nutrient-enriched waters occurs (Legeckis 1988, McCreary *et al.* 1989). The influence of seasonal upwelling extends from December to April and has been studied with respect to coral growth and community patterns (Jiménez 2001, Jiménez and Cortés 2003), and in relation to the impact of the 1997/98 El Niño event (Jiménez *et al.* 2001). For the non-upwelling region of the central Pacific coast, reduced densities and chlorophyll concentrations of zooxanthellae in the massive coral *Porites lobata* have been attributed to the 1991/92 El Niño bleaching event (Jiménez and Cortés 2001). Ballena Marine National Park (fig. 1), also in this region, is known to be under the impact of low salinities and

de los corales a una temperatura mayor a la normal y/o a una mayor cantidad de luz o rayos ultravioleta, produce una reducción en la densidad de las células de las algas y/o en las concentraciones de pigmentos por célula (e.g., Hoegh-Guldberg y Smith 1989, Glynn y D'Croz 1990). Sin embargo, el estrés producido por las bajas temperaturas también está asociado con el descenso en las densidades de las zooxantelas y con los cambios en las concentraciones de clorofila (Saxby *et al.* 2003). Además, los aumentos en las concentraciones de nutrientes incrementan la densidad de células (Hoegh-Guldberg 1994), mientras que el efecto sinérgico del enriquecimiento de nutrientes y las bajas temperaturas reduce las densidades de zooxantelas en el coral masivo del Pacífico oriental, *Porites lobata* (Schlöder y D'Croz 2004).

A pesar del avance logrado gracias a los resultados de los experimentos, la relevancia y el efecto de estos factores bajo cambios estacionales graduales, tal y como suceden en el ambiente natural, han sido más difíciles de investigar. Solamente unos cuantos estudios han reportado una relación entre los cambios estacionales de los parámetros del ambiente físico, como la temperatura del mar, la radiación solar o la disponibilidad de nutrientes, con las densidades de zooxantelas. Al estudiar la especie *Pocillopora damicornis* en Hawai, Stimson (1997) reportó una correlación positiva entre la densidad de las zooxantelas y las concentraciones de nitrato inorgánico disuelto, así como una correlación negativa con la radiación solar. No obstante, no se encontró ninguna correlación con la temperatura del mar. Un estudio a largo plazo, realizado por Fagoonee *et al.* (1999) en la Isla Mauricio, sugirió una correlación positiva en el coral *Acropora formosa* entre la densidad de células y las concentraciones de nitrato, mientras que Brown *et al.* (1999) demostraron una correlación negativa con la temperatura del mar y la radiación solar. Fitt *et al.* (2000), al trabajar con cinco especies del Caribe, propusieron la hipótesis de que la densidad de zooxantelas era mayor durante el invierno y menor durante los períodos a finales del verano y del otoño. Sin embargo, los resultados de estos estudios no certifican que éstos sean válidos para las regiones donde la turbidez, la temperatura o los niveles de nutrientes pueden aumentar periódicamente debido a altos niveles de escorrentía durante los períodos de fuerte precipitación, o a la variación en la temperatura del mar y las concentraciones de nutrientes durante períodos de afloramiento.

El Golfo de Papagayo (fig. 1), en la región norte de la costa del Pacífico de Costa Rica, es una de las tres regiones en el Pacífico oriental donde se produce un afloramiento estacional de aguas frías y ricas en nutrientes, ocasionado por el viento (Legeckis 1988, McCreary *et al.* 1989). La influencia del afloramiento estacional se extiende desde diciembre hasta abril, y ha sido estudiada en relación con los patrones de crecimiento del coral y sus comunidades (Jiménez 2001, Jiménez y Cortés 2003), y con el impacto del evento de El Niño 1997/98 (Jiménez *et al.* 2001). Para la región central de la costa del Pacífico, donde no hay afloramiento, la reducción de las densidades y las concentraciones de clorofila de las zooxantelas en

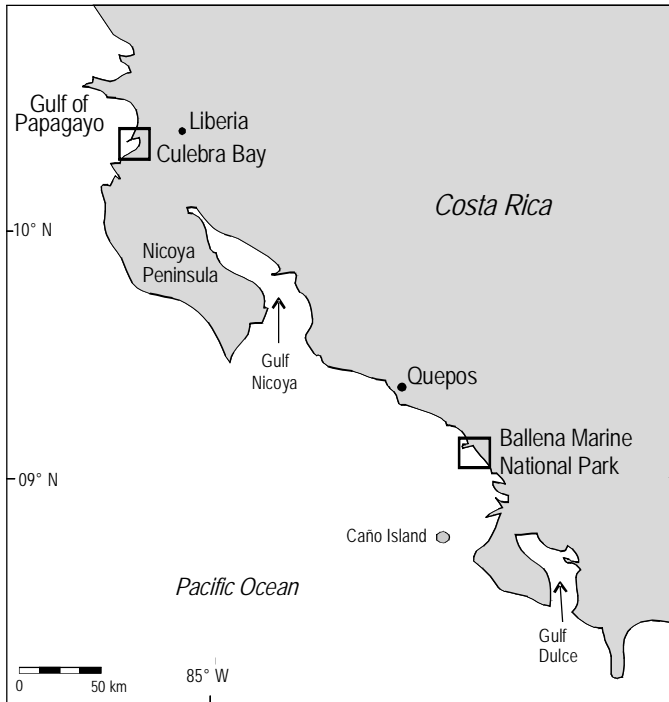


Figure 1. Location of the study sites, Culebra Bay as part of the Gulf of Papagayo in the northern section, and the Ballena Marine National Park in the central section of the Costa Rican Pacific coast.

Figura 1. Localización de los sitios de estudio en Bahía Culebra, Golfo de Papagayo, en el sector norte, y el Parque Nacional Marino Ballena en el sector central de la costa del Pacífico de Costa Rica.

high sedimentation due to terrestrial runoff during the rainy season, which has been considered to be responsible for the limited development of coral reefs (Alvarado *et al.* 2005, Alvarado 2006). Despite the current knowledge of the distinct seasonal environmental conditions at these two different sites of the Costa Rican Pacific coast, no studies have been conducted with respect to variations in the density and chlorophyll concentrations of zooxanthellae over longer temporal scales.

In the present study, variations in the density and chlorophyll concentrations of zooxanthellae were examined in one of the main reef-building coral species, *Pavona clavus*, over the transitional period from rainy to dry season in the upwelling region of Culebra Bay and in the non-upwelling region of Ballena Marine National Park. Environmental parameters such as dissolved inorganic nitrogen, salinity, and water temperature were monitored simultaneously and deployed in conjunction with meteorological data to reveal possible correlations with biological parameters.

Material and methods

Monthly replicate ($n = 5-9$) fragments ($5-10 \text{ cm}^2$) were chiseled off from non-shaded upper surfaces of *P. clavus* colonies at 7–9 m depth from the Güiri-Güiri coral reefs ($10^{\circ}36'50.4'' \text{ N}$, $85^{\circ}41'25.4'' \text{ W}$) in the seasonal upwelling region of Culebra Bay, and from Tres Hermanas

el coral masivo *Porites lobata*, ha sido atribuida al blanqueamiento producido por El Niño 1991/92 (Jiménez y Cortés 2001). El Parque Nacional Marino Ballena (fig. 1), que forma parte de esta región, está sujeto a bajas salinidades y alta sedimentación debido a la escorrentía durante la estación lluviosa, la cual se ha sugerido como responsable del limitado desarrollo de los arrecifes de coral (Alvarado *et al.* 2005, Alvarado 2006). A pesar del conocimiento actual de las distintas condiciones ambientales según la estación del año, en estas dos regiones de la costa del Pacífico de Costa Rica no se han realizado estudios de largo plazo en cuanto a las variaciones en la densidad y las concentraciones de clorofila de las zooxantelas.

En este estudio se examinaron las variaciones en la densidad y las concentraciones de clorofila de las zooxantelas en uno de los principales corales constructores de arrecifes, *Pavona clavus*, durante el período de transición entre la estación lluviosa y la seca, en la región de afloramiento, en Bahía Culebra, y en la región sin afloramiento, en el Parque Nacional Marino Ballena. Se monitorearon simultáneamente parámetros ambientales como el nitrógeno inorgánico disuelto, la salinidad y la temperatura del agua, y se analizaron en conjunción con datos meteorológicos, con el fin de revelar posibles correlaciones con los parámetros biológicos.

Materiales y métodos

Se tomaron fragmentos ($n = 5-9$; $5-10 \text{ cm}^2$) de las superficies superiores no dañadas de las colonias de *P. clavus*, a una profundidad de 7–9 m, en los arrecifes de coral Güiri-Güiri ($10^{\circ}36'50.4'' \text{ N}$, $85^{\circ}41'25.4'' \text{ W}$) de la región de afloramiento estacional, en Bahía Culebra, y en Tres Hermanas ($09^{\circ}06'15.8'' \text{ N}$, $83^{\circ}42'23.1'' \text{ W}$) de la región sin afloramiento, en el Parque Nacional Marino Ballena, de septiembre de 2004 a enero de 2005. Las muestras fueron tomadas de distintas colonias que mostraban un aspecto saludable, y se evitó la recolección en las mismas colonias en los siguientes muestreos mensuales. Las muestras se transportaron en bolsas plásticas llenas de agua de mar al laboratorio de campo. Luego, se envolvieron en papel aluminio y se congelaron en nitrógeno líquido antes de ser transportadas, dentro de las siguientes 48 h, a los laboratorios del Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), de la Universidad de Costa Rica. Los tejidos de coral que contenían zooxantelas fueron despegados con un pincel de aire, utilizando un amortiguador (0.4 M de NaCl, 20 mM de EDTA, 20 mM de Tris-HCl, pH = 7.6, 4°C; según Seutin *et al.* 1991), y fueron almacenados en tubos de centrífuga de 10 mL. El precipitado fue homogenizado agregando una solución fría de Ditiotritol (DTT)/Tween 20 (100 mM de DTT y 0.05% (v/v) de Tween 20) y las zooxantelas fueron aisladas después de tres o cuatro tandas de centrifugado (4000 rpm, 15 min). El precipitado fue resuspendido en 5 mL de amortiguador. El número de células se determinó de una alícuota de 100 μL del precipitado, preservado con 10 μL de formol (~3.8%), con 16 réplicas en un hemocitómetro, y se expresó en células por cm^2 de superficie de coral, determinada por el método del papel de aluminio (Marsh 1970).

(09°06'15.8" N, 83°42'23.1" W) in the non-upwelling region of Ballena Marine National Park, from September 2004 to January 2005. Each sample was taken from distinct, healthy-looking colonies and collection from the same colonies was avoided in subsequent sampling months. The samples were transported in seawater-filled plastic bags to the field laboratory, wrapped in aluminum foil, and frozen in liquid nitrogen before they were transported within 48 h to the laboratories of the Limnology and Marine Science Research Center (CIMAR), University of Costa Rica. The coral tissue containing zooxanthellae was removed with an airbrush using a buffer (0.4 M NaCl, 20 mM EDTA, 20 mM Tris-HCl, pH = 7.6, 4°C; after Seutin *et al.* 1991) and collected in 10-mL centrifugation tubes. The slurry was homogenized by adding a cool dithiothreitol (DTT)/Tween 20 solution (final concentrations: 100 mM DTT and 0.05% (v/v) Tween 20), and zooxanthellae were isolated after three to four steps of centrifugation (4000 rpm, 15 min) and resuspension of the pellet in 5 mL buffer. The cell number was determined with a 100- μ L aliquot of the homogenate, preserved with 10 μ L of formalin (final: ~3.8%), by 16 replicate counts on a haemocytometer and expressed in cells per square centimeter coral surface area determined by the aluminum foil method (Marsh 1970).

The remaining algal cells were broken open during several cycles of freezing, grinding, and centrifuging (4000 rpm, 15 min) before the photosynthetic pigments were extracted overnight in darkness at -20°C in 10 mL acetone (100%). Chlorophyll *a* and *c* concentrations, expressed in pg per cell, were measured on a spectrophotometer using the equations of Jeffrey and Humphrey (1975).

Dissolved inorganic nitrogen (nitrate, nitrite, and ammonia) concentrations were determined from monthly seawater samples collected from the coral reefs at both study sites by colorimetric standard methods (Grasshoff *et al.* 1983). Seawater salinity was measured directly in the water samples using a conductivity meter. Seawater temperatures (7–8 m depth) were continuously recorded at both coral reefs with underwater temperature data loggers (HoboTemp, Onset Computer Corp.).

Meteorological data including rainfall, temperature, and sun hours from the closest stations to the study sites (Liberia: 10°35' N, 85°32' W; Damas: 09°29' N, 84°12' W) were provided by the Costa Rican National Meteorological Institute (IMN).

All statistical tests were computed using the SigmaStat software (ver. 3.11, Systat Software, Inc.). After testing the data for normality (Kolmogorov-Smirnov test), one-way analyses of variance (ANOVA) were conducted to test for differences in the mean density of zooxanthellae and mean chlorophyll concentrations between the sampling months. Significant differences between the monthly mean values were detected using Tukey's post-hoc test at a level of $P < 0.05$. The strength of association between cell density and chlorophyll concentrations with physical environmental factors were analyzed by Pearson's correlation.

El resto de las células algales se fragmentaron mediante varios ciclos de congelamiento, trituración y centrifugación (4000 rpm, 15 min) antes de extraer los pigmentos fotosintéticos en la oscuridad a -20°C en 10 mL de acetona (100%). Se midieron las concentraciones de clorofila *a* y *c* en un espectrofotómetro usando la ecuación de Jeffrey y Humphrey (1975), expresadas en pg por célula.

Las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto (nitrate, nitrite y amoniac) fueron determinadas en muestras de agua de mar recolectadas mensualmente en los arrecifes en los dos sitios de estudio mediante el método estándar de colorimetría (Grasshoff *et al.* 1983). La salinidad del agua fue medida directamente en las muestras usando un conductímetro. Las temperaturas (7–8 m de profundidad) se registraron en los dos arrecifes coralinos con sensores submarinos de registro continuo (HoboTemp, Onset Computer Corp.).

Los datos meteorológicos, incluyendo precipitación, temperatura y horas de sol de las estaciones más cercanas a los sitios de estudio (Liberia: 10°35' N, 85°32' W; Damas: 09°29' N, 84°12' W) se obtuvieron del Instituto Meteorológico Nacional (IMN) de Costa Rica.

Todas las pruebas estadísticas se realizaron usando el programa SigmaStat (ver. 3.11, Systat Software, Inc.). Después de probar la distribución de los datos (prueba de Kolmogorov-Smirnov), se realizaron análisis de varianza de una vía (ANOVAs) para probar las diferencias en la densidad media de zooxantelas y en las concentraciones medias de clorofila entre los meses de muestreo. Se detectaron diferencias significativas entre los promedios mensuales usando la prueba post-hoc de Tukey a un nivel de $P < 0.05$. La asociación entre densidad de células y las concentraciones de clorofila con los parámetros físicos se determinaron mediante la prueba de correlación de Pearson.

Resultados

En general, ambas regiones se caracterizan por una estación seca que se extiende de diciembre a abril y una estación lluviosa de mayo a noviembre. En la región de Bahía Culebra, la precipitación osciló entre 411 y 135 mm durante los meses lluviosos de septiembre a noviembre de 2004, y entre 0 y 10 mm durante los meses secos de diciembre de 2004 a enero de 2005. El promedio mensual de horas de sol por día mostró un patrón inverso, aumentando de 5.9 h d⁻¹ en septiembre de 2004 a 9.7 h d⁻¹ en enero de 2005 (tabla 1). En la región del Parque Nacional Marino Ballena, la precipitación fue mayor que en Bahía Culebra y tuvo su clímax en octubre de 2004 con 793 mm. Durante los meses secos, la precipitación osciló entre 35 y 62 mm. Las horas de sol por día fueron menos que en Bahía Culebra, entre 5.2 y 5.6 h d⁻¹ durante los meses lluviosos y entre 7.0 y 7.1 h d⁻¹ durante los meses secos (tabla 1).

De septiembre de 2004 a enero de 2005 el ítervalo de salinidades (21–31.5) fue mayor en el Parque Nacional Marino Ballena que en Bahía Culebra (31.7–33.7) (tabla 1). El promedio mensual de la temperatura del mar en el arrecife

Table 1. Dissolved inorganic nitrogen (DIN), salinity, water temperature (Temp.), monthly rainfall, and mean daily sun hours monitored at Culebra Bay and Ballena Marine National Park during the study period from September 2004 to January 2005.**Tabla 1.** Nitrógeno inorgánico disuelto (DIN), salinidad, temperatura del agua (Temp.), precipitación mensual y promedio de horas de sol monitoreadas en Bahía Culebra y en el Parque Nacional Marino Ballena durante el periodo de estudio de septiembre de 2004 a enero de 2005.

	Culebra Bay					Ballena Marine National Park				
	Rainy season			Dry season		Rainy season			Dry season	
	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	Jan.	Sep.	Oct.	Nov.	Dec.	Jan.
DIN (μM)	0.86	0.94	1.33	4.95	2.44	1.59	1.34	0.79	1.01	0.88
Salinity	32.5	31.7	31.8	33.3	33.7	26.8	21.0	24.6	29.3	31.5
Temp. mean ($^{\circ}\text{C}$)	28.8	28.4	27.3	26.5	25.8	28.5	27.7	28.0	29.1	30.0
Temp. maximum ($^{\circ}\text{C}$)	30.0	30.2	29.1	28.9	28.2	29.9	29.5	29.5	30.4	30.8
Temp. minimum ($^{\circ}\text{C}$)	25.4	24.1	23.1	19.8	19.3	26.5	25.3	26.1	27.8	29.00
Rainfall (mm)	411	169	135	10	0	582	793	337	62	35
Sun hours (h d^{-1})	5.9	6.9	7.5	9.1	9.7	5.5	5.6	5.2	7.0	7.1

Results

In general, both study sites are characterized by a dry season extending from December to April and a rainy season from May to November. In Culebra Bay, rainfall ranged from 411 to 135 mm during the rainy months from September to November 2004, and from 0 to 10 mm during the dry months of December 2004 and January 2005. Monthly mean sun hours per day showed an inverse pattern and increased steadily from 5.9 h d^{-1} in September 2004 to 9.7 h d^{-1} in January 2005 (table 1). In Ballena Marine National Park, rainfall was higher than at Culebra Bay and peaked in October 2004 with 793 mm. During the dry months, rainfall was between 35 and 62 mm. Sun hours per day were lower than at Culebra Bay, ranging from 5.2 to 5.6 h d^{-1} during the rainy months and from 7.0 to 7.1 h d^{-1} during the dry months (table 1).

From September 2004 to January 2005, the range of salinities (21–31.5) was substantially higher in Ballena Marine National Park than at Culebra Bay (31.7–33.7) (table 1). Mean monthly seawater temperatures at Güiri-Güiri reef (Culebra Bay) showed a decrease from $28.8 \pm 0.7^{\circ}\text{C}$ to $25.84 \pm 1.7^{\circ}\text{C}$, while standard deviations and the range of temperatures increased substantially towards the dry season, reaching minimum temperatures as low as 19.3°C (table 1). Contrary to Culebra Bay, the temperatures at Tres Hermanas reef (Ballena Marine National Park) first decreased from September ($28.5 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$) to October 2004 ($27.7 \pm 0.9^{\circ}\text{C}$), but then increased from November 2004 ($28.0 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$) to January 2005 ($29.9 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$).

At Güiri-Güiri reef (Culebra Bay), concentrations of dissolved inorganic nitrogen (DIN) were higher during the dry season (December 2004 and January 2005) compared with the rainy months (September to November 2004). In contrast, DIN concentrations in Ballena Marine National Park were higher during the months of highest rainfall (September and October) and lower during the dry months (December 2004 and January 2005) (table 1).

Güiri-Güiri (Bahía Culebra) mostró un descenso de $28.8 \pm 0.7^{\circ}\text{C}$ a $25.84 \pm 1.7^{\circ}\text{C}$, mientras que las desviaciones estándares y el ámbito de las temperaturas aumentaron notablemente en la época seca, alcanzando incluso un mínimo de 19.3°C (tabla 1). A diferencia de Bahía Culebra, las temperaturas en el arrecife Tres Hermanas (Parque Nacional Marino Ballena) primero descendieron de septiembre ($28.5 \pm 0.6^{\circ}\text{C}$) a octubre de 2004 ($27.7 \pm 0.9^{\circ}\text{C}$), pero luego aumentaron de noviembre de 2004 ($28.0 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$) a enero de 2005 ($29.9 \pm 0.3^{\circ}\text{C}$).

En el arrecife Güiri-Güiri (Bahía Culebra), las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto (DIN, por sus siglas en inglés) fueron mayores durante la época seca (diciembre de 2004 y enero de 2005) en comparación con los meses lluviosos (septiembre a noviembre de 2004). Por el contrario, las concentraciones de DIN en el Parque Nacional Marino Ballena fueron mayores durante los meses de mayor precipitación (septiembre y octubre) y menores durante los meses secos de diciembre de 2004 y enero de 2005 (tabla 1).

En ambas regiones se observaron diferencias significativas en la densidad de zooxantelas, así como en los contenidos de pigmentos (ANOVA, $P < 0.05$). En Bahía Culebra, la densidad de células se redujo notablemente en la época seca (i.e., afloramiento, enero de 2005) (fig. 2a). Con la excepción de la clorofila *a* en septiembre de 2004, las concentraciones de clorofila *a* y *c* (pg célula^{-1}) disminuyeron (ANOVA, $P < 0.05$) en los meses secos, en comparación con los meses lluviosos (fig. 2b–c). En el Parque Nacional Marino Ballena se observaron resultados similares, ya que las concentraciones de clorofila *a* y *c* fueron considerablemente mayores durante los meses lluviosos que durante los meses secos (fig. 2b–c). Sin embargo, la densidad de células, a diferencia de las observaciones realizadas en Bahía Culebra, fue mucho menor en los meses lluviosos de septiembre y octubre de 2004, que en los meses secos de diciembre de 2004 y enero de 2005 (fig. 2a).

En Bahía Culebra las correlaciones individuales entre los factores ambientales (DIN, salinidad, temperatura del mar,

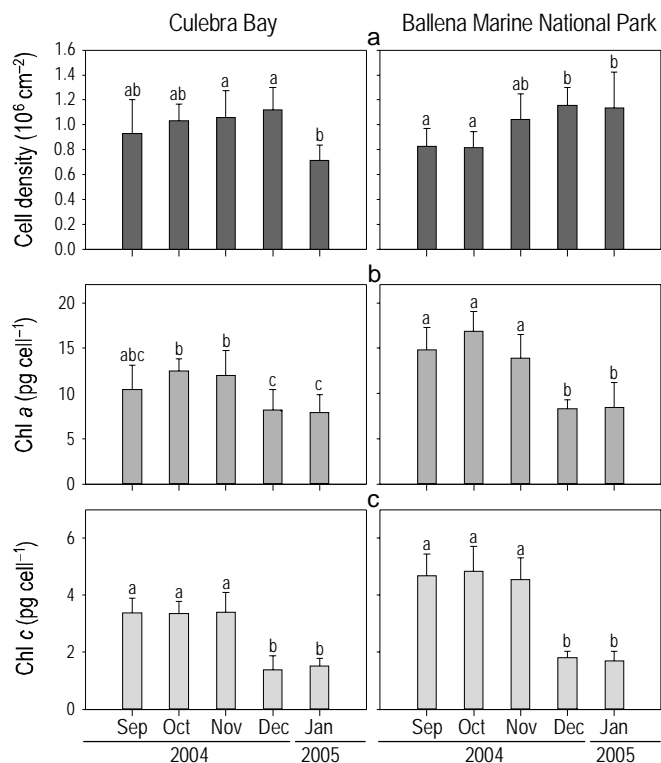


Figure 2. Mean cell densities (\pm SD) of symbiotic dinoflagellates (a) and their chlorophyll (Chl) a (b) and c (c) concentrations (\pm SD) in the coral *Pavona clavus* at the study sites, Culebra Bay (left) and Ballena Marine National Park (right), between September 2004 and January 2005. Means with different letters are significantly different at a level of $P < 0.05$ (Tukey's post-hoc test).

Figura 2. Densidades medias de células (\pm DE) de dinoflagelados simbiotes (a) y sus concentraciones (\pm DE) de clorofila (Chl) a (b) y c (c) en el coral *Pavona clavus* en Bahía Culebra (izquierda) y en el Parque nacional Marino Ballena (derecha) entre setiembre de 2004 y enero de 2005. Los promedios con letras diferentes son significativamente diferentes al nivel de $P < 0.05$ (prueba post-hoc de Tukey).

precipitación y horas de sol) y la densidad de células fueron bajas; no obstante, con las concentraciones de clorofila fueron mayores (tabla 2). Tanto la clorofila a como la c estuvieron correlacionadas negativamente con las horas de sol (concomitante a su vez con una mayor salinidad en el agua), aunque sólo con la clorofila c fueron estadísticamente significativas ($P < 0.05$). En el arrecife Tres Hermanas (Parque Nacional Marino Ballena), en cambio, las densidades de células presentaron una correlación negativa ($P < 0.01$) con la precipitación (tabla 2) mientras que las concentraciones de clorofila a y c presentaron una correlación positiva ($P < 0.01$, $P < 0.05$) con ese mismo parámetro. Además, se observaron correlaciones negativas entre la temperatura del agua y los contenidos de clorofila a y c en las zooxantelas ($P < 0.05$).

Discusión

La transición de época seca a lluviosa se refleja en nuestras series de datos de los parámetros ambientales, los cuales fueron tomados de septiembre de 2004 a enero de 2005. En Bahía Culebra, el descenso en las temperaturas del agua y el aumento en el DIN, tal y como se observó en el período estudiado, se debieron lo más probablemente a mayores frecuencias en los eventos de afloramiento. Éstos son el resultado de un incremento en la velocidad de los vientos mar adentro durante la época seca, como ya ha sido previamente sugerido para esta (Jiménez 2001) y otras zonas de afloramiento (D'Croz y Robertson 1997). En comparación con Bahía Culebra, el aumento de las temperaturas del mar en el Parque Nacional Marino Ballena durante la época seca puede ser explicado por la disminución de la cobertura de nubes y una reducción en la velocidad de los vientos (datos del IMN, no presentados), lo que a su vez incrementa las temperaturas del aire y del mar, ya que el afloramiento estacional no está presente como fuente de aguas frías (y ricas en nutrientes) en la región central de la costa del Pacífico de Costa Rica. Además, se observaron bajas

Table 2. Correlations between the biological parameters cell density (cells cm^{-2}) and chlorophyll (Chl) concentrations (pg cell^{-1}), and the environmental parameters dissolved inorganic nitrogen (DIN), salinity, water temperature (Temp.), rainfall, and sun hours. The probability of correlation is indicated by asterisks (Pearson: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$).

Tabla 2. Correlaciones entre los parámetros biológicos, densidad de las células (células cm^{-2}) y las concentraciones de clorofila (Chl, pg célula⁻¹), y los parámetros ambientales nitrógeno inorgánico disuelto (DIN), salinidad, temperatura del agua (Temp.), precipitación mensual y promedio de horas de sol. La probabilidad de una correlación está marcada con asteriscos (Pearson: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$).

Parameter	Culebra Bay			Ballena Marine National Park		
	Cells	Chl a	Chl c	Cells	Chl a	Chl c
DIN (μM)	0.22	-0.75	-0.87	-0.84	0.58	0.52
Salinity	-0.52	-1.00**	-0.92*	0.74	-0.91*	-0.87
Temp. mean ($^{\circ}\text{C}$)	0.34	0.74	0.86	0.70	-0.89*	-0.90*
Temp. maximum ($^{\circ}\text{C}$)	0.45	0.75	0.78	0.66	-0.89*	-0.91*
Temp. minimum ($^{\circ}\text{C}$)	0.27	0.81	0.95*	0.78	-0.93*	-0.92*
Rainfall (mm)	0.08	0.51	0.76	-0.97**	0.97**	0.90*
Sun hours (h d^{-1})	-0.31	-0.76	-0.91*	0.73	-0.91*	-0.97**

At both sites, significant differences were observed in the cell density of zooxanthellae as well as in the pigment contents (ANOVA, $P < 0.05$). At Culebra Bay, the cell density was significantly reduced in the dry season (i.e., upwelling, January 2005) (fig. 2a). Except for chlorophyll *a* in September 2004, chlorophyll *a* and *c* concentrations ($\mu\text{g cell}^{-1}$) were lower (ANOVA, $P < 0.05$) in the dry months compared with the rainy months (fig. 2b–c). Similar results were observed for Ballena Marine National Park, where chlorophyll *a* and *c* concentrations were significantly higher in the rainy months than in the dry months (fig. 2b–c), whereas cell density, contrary to the observations made at Culebra Bay, was significantly lower in the rainy months (September and October 2004) than in the dry months (December 2004 and January 2005) (fig. 2a).

At Culebra Bay, individual correlations between the environmental factors (DIN, salinity, seawater temperature, rainfall, and sun hours) and cell density were low, but they were stronger with chlorophyll concentrations (table 2). Both chlorophyll *a* and *c* were negatively correlated with sun hours (concomitant with higher seawater salinities), although statistical significance was only observed for chlorophyll *c* ($P < 0.05$). At Tres Hermanas reef (Ballena Marine National Park), however, cell densities correlated negatively ($P < 0.01$) and chlorophyll *a* and *c* concentrations positively ($P < 0.01$, $P < 0.05$) with rainfall (table 2). Furthermore, negative correlations were observed between seawater temperature and chlorophyll *a* and *c* contents of zooxanthellae ($P < 0.05$).

Discussion

The transition from dry to rainy season is reflected in our data sets of environmental parameters that were recorded from September 2004 to January 2005. For Culebra Bay, the decrease in water temperatures and the increase in DIN observed for this study period were most probably due to higher frequencies of upwelling events, resulting from increased offshore wind speeds during the dry season, as has been previously suggested for this (Jiménez 2001) and other upwelling regions (D’Croz and Robertson 1997). Compared with Culebra Bay, the increase in seawater temperatures in Ballena Marine National Park during the dry season can probably best be explained by the parallel decrease in cloud cover and reduced wind speeds (IMN data, not shown), which in turn increases ambient air and seawater temperatures, since seasonal upwelling as a source of cool (and nutrient-enriched) waters is absent on the central Pacific coast of Costa Rica. Additionally, reduced surface water salinities that were close or even below the suggested lower limit (25 psu) for corals (Coles and Jokiel 1992) were observed as a consequence of high rainfall and associated terrestrial runoff during the rainy season. Together with high sedimentation rates and the related side-effects (e.g., reduced light penetration and elevated nutrient concentrations), these factors represent stressful conditions for the coral reef communities in Ballena Marine National Park (Alvarado *et al.* 2005, Alvarado 2006).

salinidades superficiales del mar, cercanas o incluso debajo del límite inferior (25 psu) sugerido para los corales (Coles y Jokiel 1992), como consecuencia de la alta precipitación y asociadas con la escorrentía durante la estación lluviosa. Estos factores, junto con las altas tasas de sedimentación y sus efectos secundarios (e.g., reducida penetración de luz y elevadas concentraciones de nutrientes), representan condiciones estresantes para las comunidades de arrecifes coralinos del Parque Nacional Marino Ballena (Alvarado *et al.* 2005, Alvarado 2006).

A pesar de las afirmaciones, a menudo contradictorias, de que la densidad de zooxantelas depende de los niveles de radiación (ver Stimson 1997), generalmente se acepta que las concentraciones de clorofila *a* y *c* por cm^{-2} y por célula, aumentan con el descenso de los niveles de irradiación (e.g., Dustan 1979, Titlyanov *et al.* 1980, Falkowski y Dubinsky 1981). En este estudio, los contenidos de clorofila por célula fueron menores durante la estación seca que durante la estación lluviosa, en todos los sitios por igual. En ambas regiones, la radiación solar fue mayor durante la época seca, y también se sabe que la turbidez del agua en el Parque Nacional Marino Ballena es más baja durante esa época del año (J. Alvarado, com. pers. 2005). Además, nuestros resultados del análisis de correlación apoyan esta explicación, ya que las concentraciones de clorofila por célula son inversamente correlativas a la disponibilidad de luz.

La densidad de zooxantelas en el coral *P. clavus* del Pacífico oriental (Golfo de Panamá) ha sido reportada en experimentos de blanqueamiento (Hueerkamp *et al.* 2001) o en observaciones de campo relacionadas con el evento de El Niño 1997/98 (Glynn *et al.* 2001); sin embargo, este estudio es el primero en comparar las variaciones temporales en dos sitios con regímenes hidrológicos distintos. Encontramos que el promedio mensual de las densidades de zooxantelas en el coral *P. clavus*, en los sitios de estudio de Bahía Culebra y el Parque Nacional Marino Ballena, oscilaba entre 0.7 y 1.2×10^6 células cm^{-2} , lo que es casi una orden de magnitud menor que lo reportado por Hueerkamp *et al.* (2001), pero dentro del mismo ámbito reportado por Glynn *et al.* (2001). Ya que las densidades de zooxantelas de muchas otras especies de coral que forman arrecifes varían entre 0.5 y 5×10^6 células cm^{-2} (Drew 1972, Glynn 1996), las diferencias con los reportes de Hueerkamp *et al.* (2001) se deben probablemente a diferencias en la metodología.

Hay evidencia de los sitios de estudio, así como de estudios experimentales, de que la alta temperatura tiene una correlación negativa con las densidades de zooxantelas (Glynn y D’Croz 1990, Brown *et al.* 1999, Fitt *et al.* 2000). De manera similar, la correlación positiva entre las concentraciones de nutrientes y las densidades de zooxantelas fue demostrada por medio de estudios realizados tanto en el campo (Stimson 1997, Fagoonee *et al.* 1999) como en el laboratorio (Muscatine *et al.* 1989). Los resultados de nuestro estudio contradicen estas observaciones. No obstante, Saxby *et al.* (2003) observó una

Despite the often contradictory statements regarding the dependence of zooxanthellae density on the level of irradiance (reviewed in Stimson 1997), it is generally accepted that chlorophyll *a* and *c* concentrations per square centimeter and per cell increase with decreasing irradiance levels (e.g., Dustan 1979, Titlyanov *et al.* 1980, Falkowski and Dubinsky 1981). In the present study, chlorophyll contents per cell were lower during the dry season than during the rainy season, irrespective of the study area. At both sites, solar radiation was higher during the dry season, and the underwater turbidity is also known to be lower in Ballena Marine National Park during this period of the year (J Alvarado, pers. comm. 2005). Furthermore, our results from the correlation analysis support the explanation that chlorophyll concentrations per cell are inversely correlated with light availability.

Zooxanthellae densities in *P. clavus* from the eastern Pacific (Gulf of Panama) have previously been reported in experimental bleaching experiments (Hueerkamp *et al.* 2001) or field observations related to the 1997/98 El Niño event (Glynn *et al.* 2001), but the present study is the first to compare temporal variations at two sites differing in hydrological regimes. We found that mean monthly zooxanthellae densities in *P. clavus* at Culebra Bay and Ballena Marine National Park ranged from 0.7 to 1.2×10^6 cells cm^{-2} , which is about one order of magnitude lower than that reported by Hueerkamp *et al.* (2001), but within the same range as that reported by Glynn *et al.* (2001). Since zooxanthellae densities for many other species of reef-building corals have been shown to range from 0.5 to 5×10^6 cells cm^{-2} (Drew 1972, Glynn 1996), the differences with that reported by Hueerkamp *et al.* (2001) are probably due to methodological variations.

Field as well as experimental studies have provided some evidence that increasing temperature is negatively correlated with zooxanthellae densities (Glynn and D'Croz 1990, Brown *et al.* 1999, Fitt *et al.* 2000). Similarly, positive correlations between nutrient concentrations and zooxanthellae densities were reported from field (Stimson 1997, Fagoonee *et al.* 1999) as well as manipulative studies (Muscatine *et al.* 1989). The results of our study contradict these observations. However, Saxby *et al.* (2003) observed a significant reduction of zooxanthellae densities in the coral *Montipora digitata* after exposure to 14°C (26°C = ambient condition) under natural light conditions. Likewise, Schlöder and D'Croz (2004), working with the eastern Pacific coral *Porites lobata*, reported reduced cell densities at lower (23.8°C) than ambient (29.1°C) temperatures, also under increased nutrient concentrations resembling the natural condition during the upwelling season. Thus, cold-water stress seems to be the best explanation for the situation observed in Culebra Bay, where lower temperatures reduced zooxanthellae densities in January 2005, despite increased nutrient concentrations.

In Ballena Marine National Park, terrestrial runoff concomitant with extremely low salinities and high turbidity characterize the oceanographic conditions during the rainy season (Alvarado *et al.* 2005, Alvarado 2006) and are thought to

reducción significativa en las densidades de zooxantelas del coral *Montipora digitata*, luego de haber sido expuesto a una temperatura de 14°C (26°C = condición natural), en condiciones de luz naturales. Del mismo modo, Schlöder y D'Croz (2004), al trabajar con el coral del Pacífico oriental, *Porites lobata*, reportaron una reducción en las densidades de células a una temperatura inferior (23.8°C) a la ambiente (29.1°C), también en condiciones de concentraciones elevadas de nutrientes, lo que es similar a la situación natural que se da durante el período de afloramiento. Por lo tanto, el estrés ocasionado por las aguas frías parece ser la explicación más razonable para la situación observada en Bahía Culebra, donde en enero de 2005 las bajas temperaturas disminuían las densidades a pesar del incremento en las concentraciones de nutrientes.

En el Parque Nacional Marino Ballena, la escorrentía, junto con las salinidades extremadamente bajas y la alta turbidez, caracterizan las condiciones oceanográficas de la estación lluviosa (Alvarado *et al.* 2005, Alvarado 2006), y son consideradas como el mayor factor de estrés sobre los corales de la región. Ésta es también la causa de la reducción en las densidades de las células que se observó en los meses lluviosos, en septiembre y octubre de 2004. Se han sugerido 25 y 37 como los límites de tolerancia a la salinidad de los corales. En un estudio realizado por Marcus y Thorhaug (1981) a una salinidad de 20 se observaron signos de estrés casi letal, tales como producción de mucosa y blanqueamiento. En este estudio la precipitación fue la única que presentó una correlación significativa con la densidad de las células ($P < 0.01$), y durante los meses lluviosos el nivel de salinidad estuvo cerca o incluso debajo de 25 (tabla 1). La reducción en la densidad de las células debida al descenso en la disponibilidad de la luz puede ser un mecanismo de adaptación para reducir el efecto de auto-sombreado cuando aumentan las concentraciones de pigmentos (McCloskey y Muscatine 1984, Gattuso 1985), al igual a lo observado en este estudio (fig. 2b–c). El aumento en la densidad de células en la época seca se debió probablemente a las condiciones menos estresantes durante la época de lluvias en el Parque Nacional Marino Ballena.

Además de las explicaciones dadas anteriormente, la alimentación heterotrófica de materia orgánica suspendida pudo haber jugado un papel adicional en la reducción en las densidades de zooxantelas que se observaron durante enero de 2005 en Bahía Culebra y durante la época lluviosa en el Parque Nacional Marino Ballena. De hecho, durante la época de afloramiento en Bahía Culebra se observó que los tentáculos del coral *P. clavus* estaban extendidos incluso durante el día, mientras que durante la época lluviosa, este hecho se observó solamente durante la noche (B. Bezy, com. pers. 2005). Parece probable que el crecimiento de las poblaciones de zooxantelas fuera inhibido por diferentes factores de estrés, tal como se discutió anteriormente, pero además, las densidades de zooxantelas pueden haberse visto activamente reducidas por el propio coral que las hospeda, ya que la alimentación heterotrófica representaba una fuente de energía adicional.

be major stress factors for the resident corals. This also seems to be the reason for the reduced cell densities that were observed in the rainy months (September and October 2004). The salinity limits of corals are considered to be around 25 and 37, while at 20, sub-lethal stress signs, such as mucus production and bleaching (i.e., loss of symbiotic dinoflagellates) were observed in studies by Marcus and Thorhaug (1981). In the present study, only rainfall correlated significantly with cell density ($P < 0.01$) and, during the rainy months, salinities were close to or even below the lower limit of 25 (table 1). Reduced cell density due to decreased light availability has also been suggested to be an adaptive mechanism to reduce the effect of self-shading when pigment concentrations are increased (McCloskey and Muscatine 1984, Gattuso 1985), as was observed in this study (fig. 2b–c). Consequently, the increase in cell density towards the dry season was probably due to less stressful conditions in Ballena Marine National Park during the rainy season.

Although the explanations given here may best explain the reduced zooxanthellae densities that were observed in January 2005 at Culebra Bay and during the rainy season in Ballena Marine National Park, increased heterotrophic feeding on suspended organic matter may have played an additional role. In fact, during the upwelling season at Culebra Bay, the tentacles of *P. clavus* were observed to be extended also during the daytime, while during the rainy season, this was only observed at night (B Bezy, pers. comm. 2005). It seems probable that the growth of the zooxanthellae populations was inhibited by different stress factors as was discussed above, but zooxanthellae densities may have been actively reduced by their coral hosts, because energy may have been supplied in surplus due to additional heterotrophic feeding.

Studies dealing with the effect of seasonality on zooxanthellae densities have been conducted at high latitude sites in Hawaii (Stimson 1997), Mauritius (Fagoonee *et al.* 1999), and the Bahamas (Fitt *et al.* 2000), and one closer to the equator in Thailand (Brown *et al.* 1999). Nevertheless, none of these study sites were located in areas where seasonal upwelling or high terrestrial runoff dominates the seasonal dynamics of nutrients and water temperatures, as is the case in the present study. Our results presented here support the concept of a negative correlation between chlorophyll concentrations and light availability, but they are not consistent with previous studies on the dependency between the density of zooxanthellae and variations in the environmental factors (temperature, light availability, and nutrient concentrations). We suggest that the results and conclusions drawn from former studies on the effect of seasonality on zooxanthellae densities may not apply when regional oceanographic characteristics such as seasonal upwelling or strong influence of terrestrial runoff become predominant features.

According to our findings, we suggest that future studies should further address deviations from generalizations regarding the seasonal variability in zooxanthellae densities. Coastal regions of the Mexican Tropical Pacific may represent an

Los estudios sobre el efecto de la estacionalidad en las densidades de zooxantelas sea han realizado en latitudes altas, tales como Hawai (Stimson 1997), Mauricio (Fagoonee *et al.* 1999) y las Bahamas (Fitt *et al.* 2000), y en uno más cercano al ecuador en Tailandia (Brown *et al.* 1999). Sin embargo, ninguno de ellos se llevó a cabo en un área en donde el afloramiento estacional o la escorrentía dominaran las dinámicas estacionales de nutrientes y temperaturas del mar, tal como sucede en la zona de estudio. Los resultados aquí presentados apoyan el concepto de una correlación negativa entre las concentraciones de clorofila y la disponibilidad de luz, pero no concuerdan con los estudios previos realizados sobre la dependencia de la densidad de zooxantelas de variaciones entre factores ambientales como la temperatura, la disponibilidad de luz y las concentraciones de nutrientes. Esto sugiere que los resultados y conclusiones obtenidos en estudios anteriores en cuanto al efecto de estacionalidad en las densidades de zooxantelas, no es aplicable para zonas en las que las características oceanográficas regionales, tales como el afloramiento estacionario y la fuerte influencia de la escorrentía, juegan un papel primordial.

De acuerdo con nuestros resultados, sugerimos que los estudios futuros se enfoquen en las discrepancias de las generalizaciones en cuanto a la variabilidad estacionaria de las densidades de zooxantelas. Las regiones costeras del Pacífico tropical mexicano representan un excelente lugar de estudio para futuras investigaciones, ya que incluyen el Golfo de Tehuantepec, que es una región de afloramiento. Además, han sido caracterizadas ampliamente, tanto en términos de estacionalidad oceanográfica (e.g., López-Calderón *et al.* 2006, Barocio-León *et al.* 2007) como en términos de abundancia de coral (e.g., Reyes-Bonilla y Leyte-Morales 1998, Pérez-Vivar *et al.* 2007).

Agradecimientos

Este estudio se llevó a cabo como una colaboración entre el Centro de Ecología Marina Tropical (ZMT) de Bremen, Alemania, y el Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial del programa de maestría “Estudios Internacionales en Ecología Acuática Tropical - ISATEC” de la Universidad de Bremen, Alemania. Los autores quieren agradecer al ICT (Instituto Costarricense de Turismo) y al Área de Conservación de Osa (ACOSA) por su apoyo en los sitios de trabajo, al programa de monitoreo del CIMAR por los datos de los sitios en Culebra, y al Instituto Meteorológico Nacional (IMN) por habernos brindado la información meteorológica utilizada en este estudio. Estamos en deuda con JJ Alvarado, B Bezy, C Fernández, J Nivia, D Morera y C Roder por su apoyo durante el trabajo de campo y con J Acuña, M Birkicht y D Peterke por su asistencia técnica en los laboratorios. Las sugerencias de revisores anónimos contribuyeron al mejoramiento de este manuscrito. El primer autor recibió apoyo financiero de DAAD (Servicio de Intercambio Académico Alemán).

excellent area for future studies, since they include the Gulf of Tehuantepec, an upwelling region. Furthermore, they have been well characterized in terms of both oceanographical seasonality (e.g., López-Calderón *et al.* 2006, Barocio-Leon *et al.* 2007) and coral abundance (e.g., Reyes-Bonilla and Leyte-Morales 1998, Pérez-Vivar *et al.* 2006).

Acknowledgements

This study was conducted in collaboration between the Center for Tropical Marine Ecology (ZMT), Bremen, Germany, and the Limnology and Marine Science Research Center (CIMAR), University of Costa Rica, as partial requirement of the M.Sc. program “International Studies in Aquatic Tropical Ecology” of the University of Bremen, Germany. The authors would like to thank the Costa Rican Institute of Tourism (ICT) and Osa Conservation Area (ACOSA) for their support at the study sites, CIMAR Monitoring for the data of the Culebra sites, and the National Meteorological Institute of Costa Rica (IMN) for providing the meteorological data used in this study. We are greatly indebted to JJ Alvarado, B Bezy, C Fernández, J Nivia, D Morera, and C Roder for their support during the field work, and J Acuña, M Birkicht, and D Peterke for their technical laboratory assistance. Suggestions by anonymous reviewers contributed to an improvement of this manuscript. Financial support was granted by the German Academic Exchange Service (DAAD) to the first author.

References

- Alvarado JJ. 2006. Factores físico-químicos y biológicos que median en el desarrollo de los arrecifes y comunidades coralinas del Parque Nacional Marino Ballena, Pacífico sur, Costa Rica. Tesis de maestría, Universidad de Costa Rica, San Pedro, 88 pp.
- Alvarado JJ, Cortés J, Fernández C, Nivia J. 2005. Coral communities and reefs of Ballena Marine National Park, Pacific coast of Costa Rica. *Cienc. Mar.* 31: 641–651.
- Barocio-León OA, Millán-Núñez R, Santamaría-del-Ángel E, González-Silvera A. 2007. Phytoplankton primary productivity in the euphotic zone of the California Current System estimated from CZCS imagery. *Cienc. Mar.* 33: 59–72.
- Brown BE, Dunne RP, Ambarsari I, Le Tissier MDA, Satapoomin U. 1999. Seasonal fluctuations in environmental factors and variations in symbiotic algae and chlorophyll pigments in four Indo-Pacific coral species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 191: 53–69.
- Coles SL, Jokiel P. 1992. Effects of salinity on coral reefs. In: Connell D, Hawker D (eds.), *Pollution in Tropical Aquatic Systems*. CRC Press, Boca Raton, Florida, pp. 147–166.
- Costa CF, Sassi R, Amaral FD. 2005. Annual cycle of symbiotic dinoflagellates from three species of Scleractinian corals from coastal reefs of northeastern Brazil. *Coral Reefs* 24: 191–193.
- D’Croz L, Robertson DR. 1997. Coastal oceanographic conditions affecting coral reefs on both sides of the Isthmus of Panama. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.* Panama 2: 2053–2058.
- Drew EA. 1972. The biology and physiology of algal invertebrate symbiosis. II. The density of algal cells in a number of hermatypic hard corals and alcyonarians from various depths. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 9: 71–75.
- Dustan P. 1979. Distribution of zooxanthellae and photosynthetic chloroplast pigments of the reef-building coral *Montastrea annularis* (Ellis and Solander) in relation to depth on a West Indian coral reef. *Bull. Mar. Sci.* 29: 79–95.
- Fagoonee I, Wilson HB, Hassell MP, Turner JR. 1999. The dynamics of zooxanthellae populations: A long-term study in the field. *Science* 283: 843–845.
- Falkowski PG, Dubinsky Z. 1981. Light-shade adaptation of *Stylophora pistillata*, a hermatypic coral from the Gulf of Eilat. *Nature* 289: 172–174.
- Fitt WK, McFarland FK, Warner ME, Chilcoat GC. 2000. Seasonal patterns of tissue biomass and densities of symbiotic dinoflagellates in reef corals and relation to coral bleaching. *Limnol. Oceanogr.* 45: 677–685.
- Gattuso JP. 1985. Features of depth effects of *Stylophora pistillata* on hermatypic coral in the Gulf of Aquaba. *Proc. 5th Int. Coral Reef Cong.* Tahiti 6: 95–100.
- Glynn PW. 1996. Coral reef bleaching: Facts, hypothesis and implications. *Global Change Biol.* 2: 495–509.
- Glynn PW, D’Croz L. 1990. Experimental evidence for high temperature stress as the cause of El Niño coincident coral mortality. *Coral Reefs* 8: 181–191.
- Glynn PW, Maté JL, Baker AC, Calderón MO. 2001. Coral bleaching and mortality in Panama and Ecuador during the 1997–1998 El Niño–Southern Oscillation event: Spatial/temporal patterns and comparisons with the 1982–1983 event. *Bull. Mar. Sci.* 69: 79–109.
- Grasshoff K, Erhardt M, Kremling K, Almgren T. 1983. *Methods of Seawater Analysis*. Verlag Chemie, Weinheim, Germany, 419 pp.
- Hoegh-Guldberg O. 1994. Population dynamics of symbiotic zooxanthellae in the coral *Pocillopora damicornis* exposed to elevated ammonium [(NH₄)₂SO₄] concentrations. *Pac. Sci.* 48: 263–272.
- Hoegh-Guldberg O, Smith GJ. 1989. The effect of sudden changes in temperature, irradiance and salinity on the population density and export of zooxanthellae from the reef corals *Stylophora pistillata* (Esper 1797) and *Seriatopora hystrix* (Dana 1846). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 129: 279–303.
- Hueerkamp C, Glynn PW, D’Croz L, Maté JL, Colley SB. 2001. Bleaching and recovery of five eastern Pacific corals in an El Niño-related temperature experiment. *Bull. Mar. Sci.* 69: 215–236.
- Jeffrey SW, Humphrey GF. 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c1* and *c2* in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanz.* 167: 191–194.
- Jiménez C. 2001. Seawater temperature measured at the surface and at two depths (7 and 14 m) in one coral reef at Culebra Bay, Gulf of Papagayo, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 49 (Suppl. 2): 153–161.
- Jiménez C, Cortés J. 2001. Effects of the 1991–92 El Niño on scleractinian corals of the Costa Rican central Pacific coast. *Rev. Biol. Trop.* 48 (Suppl. 2): 239–250.
- Jiménez C, Cortés J. 2003. Growth of seven species of scleractinian corals in an upwelling environment of the eastern Pacific (Golfo de Papagayo, Costa Rica). *Bull. Mar. Sci.* 72: 187–198.
- Jiménez C, Cortés J, León A, Ruíz E. 2001. Coral bleaching and mortality associated with the 1997–1998 El Niño event in an upwelling environment at the eastern Pacific (Gulf of Papagayo, Costa Rica). *Bull. Mar. Sci.* 68: 151–169.
- Legeckis R. 1988. Upwelling off the gulfs of Panamá and Papagayo in the tropical Pacific during March 1985. *J. Geophys. Res.* 93: 15489.
- López-Calderón J, Manzo-Monroy H, Santamaría-del-Ángel E, Castro R, González-Silvera A, Millán-Núñez R. 2006. Mesoscale variability of the Mexican Tropical Pacific using TOPEX and SeaWiFS data. *Cienc. Mar.* 32: 539–549.

- Marcus J, Thorhaug A. 1981. Pacific versus Atlantic responses of the subtropical hermatypic coral *Porites* spp. to temperature and salinity effects. Proc. 4th Int. Coral Reef Symp. Manila 2: 15–20.
- Marsh JA. 1970. Primary productivity of reef-building calcareous red algae. Ecology 51: 255–263.
- McCloskey LR, Muscatine L. 1984. Production and respiration in the Red Sea coral *Stylophora pistillata* as a function of depth. Proc. R. Soc. (Ser. B) 222: 215–230.
- McCreary J, Lee H, Enfield D. 1989. The response of the coastal ocean to strong offshore winds: with application to circulations in the gulfs of Tehuantepec and Papagayo. J. Mar. Res. 47: 81–109.
- Muscatine L, Falkowski PG, Dubinsky Z, Cook PA, McCloskey LR. 1989. The effect of external nutrient resources on the population dynamics of zooxanthellae in a reef coral. Proc. R. Soc. (Ser. B) 236: 311–324.
- Pérez-Vivar TL, Reyes-Bonilla H, Padilla C. 2006. Stony corals (Scleractinia) from the Marías Islands, Mexican Pacific. Cienc. Mar. 32: 259–270.
- Reyes-Bonilla H, Leyte-Morales GE. 1998. Corals and coral reefs of the Puerto Angel region, west coast of Mexico. Rev. Biol. Trop. 46: 679–681.
- Saxby T, Dennison WC, Hoegh-Guldberg O. 2003. Photosynthetic responses of the coral *Montipora digitata* to cold temperature stress. Mar. Ecol. Prog. Ser. 248: 85–97.
- Schlöder C, D’Croz L. 2004. Responses of massive and branching coral species to the combined effects of water temperature and nitrate enrichment. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 313: 255–268.
- Seutin G, White BN, Boag PT. 1991. Preservation of avian blood and tissue samples for DNA analyses. Can. J. Zool./Rev. Can. Zool. 69: 82–90.
- Stimson J. 1997. The annual cycle of density of zooxanthellae in the tissues of field and laboratory-held *Pocillopora damicornis* (Linnaeus). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 214: 35–48.
- Titlyanov EA, Shaposhnikova MG, Zvalinskii VI. 1980. Photosynthesis and adaptation of corals to irradiance. 1. Contents and native state of photosynthetic pigments in symbiotic microalgae. Photosynthetica 14: 413–421.

*Recibido en marzo de 2007;
aceptado en febrero de 2008*