

Zonación vertical de epifauna y algas en litorales rocosos del Golfo de Nicoya, Costa Rica

Jeffrey Alejandro Sibaja-Cordero^{1,2} & José A. Vargas-Zamora^{1,3}

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

2 jeffro@costarricense.cr

3 javargas@cariari.ucr.ac.cr

Recibido 11-VII-2005. Corregido 06-IV-2006. Aceptado 30-IV-2006.

Abstract: The vertical zonation of epifauna and algae on rocky substrates of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. The vertical distribution of epifaunal and algal species was studied at five intertidal rocky shore sites on the Gulf de Nicoya estuary, Pacific coast of Costa Rica. Each site was visited once during low tide, between April and July 2004. Two sampling sites were located on each side of the mouth of the estuary (Montezuma and Punta Agujas), one in the middle zone (Caldera), and two in the inner zone (Cocorocas, and Yuca island), the latter close to the mouth of the Tempisque river. Sites were selected to measure variation in the vertical distribution of intertidal organisms in relation to the estuarine gradient. Nine horizontal strata were sampled at each locality. Each stratum had 5 quadrats of 25 x 25 cm. Percent live coverage on the rock surface was estimated by digital image analysis. Classification (cluster analysis) and ordination (multidimensional scaling, and principal component analysis) techniques were applied. A total of 42 species was found: 16 mollusks, 10 algae, eight barnacles, three anemones, two polychaetes, two crustaceans, and one sponge. The vertical zonation is caused by exposure during low tide. The high, mid and low intertidal belts were dominated by the snails *Nodilittorina aspera*, and *N. modesta* (high); the barnacle, *Chthamalus panamensis* (mid), and an algal assemblage (low). At the Agujas site the infralittoral zone was bare rock. Multiple Discriminant Analysis (MDA) was also applied and showed that the supralittoral zone had a high similarity in percent live cover and identity with other localities. The mid section had moderate differences in barnacle cover. The coverage of *C. panamensis* was high in Caldera and Cocorocas, and decreased abruptly at Yuca island, where *Balanus inexpectatus* was important in the infralittoral zone. The species diversity increased from the high intertidal zone to the lowest zones. Different species were found on the infralittoral zones of the localities. The possible main causes of this spatial trend are the low salinity, high turbidity, and sedimentation of the estuarine inner zone (Yuca island). Tidal mixing and river discharges, increased the density of suspended matter, and this might explain the high coverage of suspension feeders (Cocorocas and Caldera). The combination of strong wave force and rock type may cause the presence (Montezuma) or absence (Agujas) of certain species. Rev. Biol. Trop. 54 (Suppl. 1): 49-67. Epub 2006 Sept. 30.

Key words: epifauna, zonation, rocky intertidal, estuary, Golfo de Nicoya, digital image analysis, multivariate statistics.

Un gradiente ambiental, como el asociado al tiempo de exposición de los organismos durante la marea baja, hace que éstos se distribuyan en bandas horizontales a veces visibles a simple vista. Esto se conoce como zonación vertical y es típico de costas rocosas de entremareas alrededor del mundo. Los organismos más tolerantes al gradiente ocupan las bandas

superiores y los menos tolerantes ocupan las bandas inferiores (Tait y De Santo 1972). En las zonas rocosas entre mareas se da un cambio entre el ambiente marino y el terrestre. Ellis (2003), menciona que la zona media del litoral representa un ecosistema distinto y los límites infralitoral y supralitoral son ecotonos hacia el mar y la tierra respectivamente. Este concepto

ha sido tradicionalmente aplicado a escala mundial, pero existen variaciones en las condiciones costeras que forman zonas adicionales (Stephenson y Stephenson 1949).

Para muchas regiones la zonación anterior es una simplificación, ya que la presencia de una especie se da en varias zonas y pocas son las especies con la misma distribución vertical (Lawson 1956, Little y Kitching 1996). La naturaleza espacial donde ocurre el gradiente de distribución (de metros a decenas de metros) hace a estos patrones apreciables a simple vista (Underwood 2000). Esto ocurre cuando los organismos dominantes, ya sea por abundancia o cobertura a cierto nivel, forman bandas horizontales (Little y Kitching 1996, Ellis 2003). A las especies que presentan dicha zonación, se les ha llamado "ecológicamente importantes", debido a que su presencia y abundancia puede usarse como indicadores de las condiciones ambientales que caracterizan las zonas rocosas (Lawson 1956, Underwood 2000).

Según Kensler (1967), la principal causa de la zonación es la desecación. Así, las especies móviles menos resistentes a la desecación buscan refugios, como grietas, al bajar la marea. El efecto de la desecación hace que disminuyan las interacciones entre los organismos, contrario a lo que ocurre en la marea alta. La situación anterior se nota al comparar la complejidad de las cadenas tróficas, que sufren una reducción en el número de eslabones hacia las zonas tropicales (Paine 1966). Villalobos (1980a) comenta que la poca diversidad de algas (entre el Pacífico comparado con el Caribe costarricense), se debe a que las mareas tienen una variación más amplia en el Pacífico, aumentando la desecación en la costa. Spight (1977), al comparar las zonas rocosas entre Washington (EEUU, clima templado) y Playas del Coco (Costa Rica, clima tropical), encontró menos especies de gastrópodos en la parte superior de la zona rocosa tropical (con más desecación) y un número similar en la parte baja de ambas regiones. De esta manera las especies que logren sobrevivir en regiones de gran desecación, también estarán evitando una mayor depredación (Robles 1987, Menge y Farrell 1989, Villalobos 1980a,b).

Otros factores determinan la composición en la zona rocosa entre mareas. Entre éstos se encuentra la exposición de la costa y el oleaje (Menge y Farrell 1989, Little y Kitching 1996). El efecto del oleaje fue estudiado por Spight (1978) en playas del Coco en el Pacífico norte de Costa Rica. En esta investigación varias especies de caracoles tenían tamaños poblacionales mayores en la zona con menor oleaje. La inclinación de la roca y el tipo de sustrato son otros factores que también influyen sobre la epifauna (Fischer 1981). La influencia del medio es apreciable en los promontorios rocosos intermareales de esteros. Según su posición en el cuerpo de agua, el número de especies declina conforme disminuye la salinidad o se acumula material fino sobre la roca (Little 2000). Para los organismos sésiles estas condiciones son casi invariables desde su asentamiento como larvas (Fraschetti *et al.* 2003).

El Golfo de Nicoya ha sido objeto de un intenso programa de investigación desde 1979 (ver resumen en Vargas 1995). Este estuario está sujeto a varios usos conflictivos de sus recursos (Vargas 1996, Vargas y Mata 2004), por lo que es prioritaria la evaluación de las comunidades de organismos asociadas a sustratos duros en la zona de entre-mareas.

Este trabajo tiene como objetivos describir la distribución vertical que presenta la epifauna y las algas de las zonas rocosas entre mareas en el estuario del Golfo de Nicoya, en el Pacífico costarricense. Además, se buscó determinar en que medida los diferentes niveles de exposición al oleaje y el carácter estuarino que presenta el Golfo de Nicoya, explican las diferencias en la distribución vertical de la epifauna.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El Golfo de Nicoya, tiene una estación seca (diciembre-abril) y una lluviosa (mayo-noviembre). La marea (semi-diurna) puede variar entre 2 a 3 m. Cuenta con una distancia de 80 km desde su boca hasta la desembocadura del río Tempisque (Lizano y Vargas 1993). Amplias secciones de la costa

son rocosas, con basaltos del “Complejo de Nicoya” (Fischer 1981). En la región externa dominan las costas de erosión con material rocoso y playas arenosas. Las islas e islotes de la parte interna presentan costas rocosas erosionadas y la costa interna del Golfo está bordeada por manglar (Denyer y Kussmaul 2000).

En el Golfo de Nicoya el oleaje es mayor cerca de la boca, donde además, la columna de agua mantiene una estratificación vertical térmica (Voorhis *et al.* 1983). El agua superficial muestra un gradiente horizontal de salinidad, con valores bajos cerca del río Tempisque y altos en la boca del estuario. La parte interna mantiene una estratificación salina producto de la descarga del río Tempisque (mayor en la estación lluviosa) (Lizano y Vargas 1993, Lizano 1998).

El movimiento de agua, muestra que la región occidental y por el fondo de la oriental, cercanas a la boca tienen un flujo entrante desde el mar; mientras en el sector oriental el flujo superficial es saliente con menor salinidad y mayor turbidez, debido a la descarga de varios ríos (Voorhis *et al.* 1983, Lizano y Vargas 1993, Wolff *et al.* 1998). Además, la distribución de nutrientes y temperatura muestran ser diferentes entre la parte interna y externa del Golfo (Epifanio *et al.* 1983). El sedimento acarreado por los ríos tiende a depositarse más en la región interna del Golfo (Lizano 1998). Todas estas características producen un gradiente, acorde con la definición de estuario de Pickard y Emery (1982): cuerpo de agua en una costa semicerrada, con conexión a mar abierto, donde el agua salada es diluida por agua dulce, procedente de los drenajes aledaños.

Metodología: Se visitó cinco zonas rocosas del Golfo de Nicoya (Fig. 1): Montezuma, descrita en Villalobos (1980a): un promontorio rocoso en Cocorocas, zona descrita en general en Dittmann y Vargas (2001); Isla Yuca, cercana a la Isla de Chira; los rompeolas de roca en Caldera y Punta Agujas. Se hizo el muestreo, durante las mareas matutinas más bajas entre Abril y Julio del 2004.

En cada zona rocosa se establecieron nueve estratos, respecto a la línea de marea

baja en cada zona entre mareas, con el objetivo de abarcar la totalidad del espacio donde se da la distribución de los organismos (Fig. 2). Se anotó la altura de los estratos, para comparar después las zonas. En cada estrato se dispuso horizontalmente, cinco cuadrículas de 25 por 25 cm, espaciadas entre sí, aproximadamente, cada 2 m (Fig. 2). De las cuadrículas anteriores, se tomó una fotografía digital con una cámara de 4 megapíxeles, en formato JPEG de alta calidad (dos estrellas), modo macro en luz de día (Balance



Fig. 1. Localidades que se visitaron para la toma de fotografías y recolección de muestras, en las áreas rocosas entre mareas del Golfo de Nicoya, 2004.

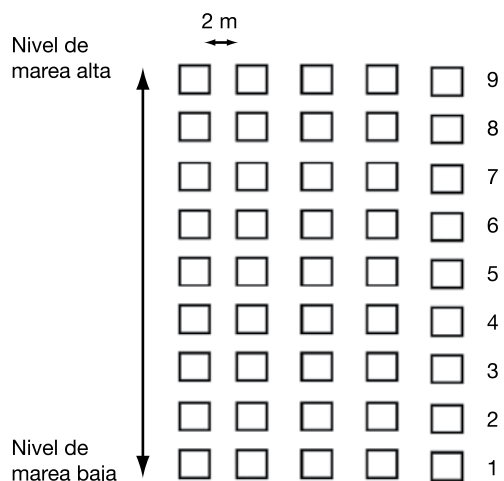


Fig. 2. Distribución esquemática de los nueve estratos de cinco cuadrículas de 25 por 25 cm, en la amplitud de la zona entre mareas.

de blancos), de 1 600 por 1 200 píxeles; con el "zoom" y el "flash" apagado. La cuadrícula se encuadró en la pantalla de la cámara por tres de sus lados minimizando así distorsiones en la toma de la fotografía.

Se colectó y preservó un grupo de ejemplares de cada especie diferente, tanto de la epifauna (en alcohol al 70 %) como de los tipos de algas (en agua de mar con formalina al 10 %, con 1 g de bicarbonato de sodio), para su respectiva identificación. Los moluscos se identificaron según Keen (1971). Las algas fueron identificadas según los criterios en Taylor (1945) y Littler y Littler (2000). Los cirripedios según Laguna (1985). Se tomó una muestra de la roca en cada localidad para identificarla. Además, se tomó una muestra de agua durante la visita, a la que se le midió la salinidad (‰) con un refractómetro y la turbidez (ntu) con un turbidímetro portátil.

Análisis digital de imágenes: Para un píxel en una imagen digital, la gama y la saturación representan la cromaticidad, el brillo, su intensidad y la textura es la distribución espacial de los píxeles por su intensidad (Soriano *et al.* 2001). De esta forma, es posible resaltar y opacar píxeles específicos de la escala de colores en una imagen, utilizando filtros para crear imágenes más simples, con menos tonalidades y obtener datos cuantitativos.

En corales se ha estimado cobertura, utilizado en imágenes aisladas de video (Marcos *et al.* 2000) y en zonas rocosas entre mareas, por fotografías digitales de la epifauna (Pech *et al.* 2004). En este trabajo la cobertura de cada especie en las cuadrículas se estimó por medio de análisis digital de imágenes, empleando el programa UTHSCSA Image Tool (desarrollado por: University of Texas Health Science Center of San Antonio, Texas, disponible en Internet en <ftp://maxrad6.uthscsa.edu>). Además, se utilizaron algunos filtros.

Los datos se obtuvieron por tres procedimientos los cuales se aplicaron por separado o en conjunto según lo requiriera cada fotografía. El primero es una medida directa del área de un organismo en la imagen; se logra al bordear el perímetro de éste con la herramienta de Image

Tool, la cual devuelve la lectura con base a una escala espacial (en este caso 25 cm). Dicha área o la sumatoria, cuando se tuvieron varias lecturas, se expresaron como un porcentaje basándose en el área total de la cuadrícula. Este procedimiento se decidió emplear para organismos no agrupados y con baja densidad (<100 individuos en una cuadrícula de 25 por 25 cm) o en parches homogéneos en textura o color como: caracoles, anémonas o colonias de poliquetos.

El segundo de los procedimientos se logra al convertir la fotografía a tonos grises y por segmentación manual del umbral de color (Image Tool), se seleccionaron los píxeles correspondientes a la categoría de interés. El resultado es una imagen binaria (blanco y negro) donde la categoría de interés se muestra con alguno de los dos colores. Finalmente, se le solicitó al programa hacer el conteo del porcentaje que ocupaban estos píxeles en la imagen. Este procedimiento se aplicó a parches irregulares de organismos (especies distintas dentro de un mismo parche) y posibles de aislar en la escala de grises, por producir tonos contrastantes con el resto, como: cirripedios, mejillones.

El tercer procedimiento se utilizó para organismos que por su coloración no son aislables en la escala de grises. Fue necesario resaltar u opacar tonalidades (píxeles) específicas de cada categoría de interés, variando su saturación. Posteriormente, se realizó una sustracción cuantitativa de la fotografía editada con la original. De la imagen resultante se creó una imagen binaria y se cuantificó la cobertura en igual forma que en el procedimiento 2. Esta última secuencia se realizó cuantas veces fuera necesario para cada foto, hasta obtener los datos de todas las categorías con distintos tonos presentes en la imagen. Esta técnica es útil para separar algas verdes y pardas así como anémonas y algunos cirripedios.

Análisis: Se construyó una matriz rectangular con los datos de cobertura para cada zona rocosa entre mareas, donde las filas correspondieron a la especie de epifauna y algas; mientras que las columnas fueron cada una de las cuadrículas de 25 por 25 cm. Cada

cinco columnas forman un estrato (altura) de los nueve establecidos. Los datos de cobertura, que están expresados como porcentajes en el presente trabajo, fueron sujetos a una transformación angular (Krebs 1999). Este tipo de transformación se ha aplicado en estudios de cobertura de organismos de zonas rocosas entre mareas (Ortega 1986, 1987).

Distribución vertical de organismos: Se calculó el porcentaje promedio de cobertura para cada especie (datos transformados), en cada estrato por zona entre mareas, creando una matriz rectangular de nueve columnas (una por cada altura), para cada localidad. Estas matrices fueron empleadas en los métodos de análisis multivariable de clasificación y ordenación. En este trabajo se empleó para crear matrices triangulares de las rectangulares, la distancia de cuerda ("chord distance" en inglés) (Programa MVSP 3.0, licencia: FUNDEVI), la cual se utilizó, por estar comprobado que con ella se obtiene la mejor representación de las relaciones entre objetos (Legendre y Gallagher 2001).

Con las matrices triangulares se crearon dendrogramas por medio del Análisis de Conglomerados (*Cluster Analysis*) utilizando el método de unión simple (Manly 1986). Con la matriz triangular se realizó un Análisis de Escala Multidimensional (*Multiple Dimensional Scaling, MDS*) de dos dimensiones, con el objetivo de confirmar los grupos del dendrograma y mostrar posibles relaciones no lineales entre los estratos (Clarke y Warwick 1994, Quinn y Keough 2002).

Además con la matriz rectangular de los promedios de cobertura transformados de cada estrato se hizo un Análisis de Componentes Principales (*Principal Component Analysis, PCA*) con la distancia de cuerda siguiendo los procedimientos en Legendre y Gallagher (2001). Se construyeron gráficos de doble ordenación (*biplots*). Este análisis aparte de confirmar los grupos del dendrograma, grafica también la dirección en que aumentó los valores de la cobertura de las especies y en que tasa se dio ese incremento (Quinn y Keough 2002). Se graficó perfiles de distribución vertical para

las especies que marcaron cada sección de la zona rocosa. Los promedios de cobertura transformados de cada estrato se devolvieron a su escala original (porcentajes) y se les adicionó sus respectivos límites normalizados al 95 % de confianza (Krebs 1999).

Influencia ambiental en la distribución vertical: Con el cuadro de mareas para el Puerto de Puntarenas se calculó los promedios de los diferentes niveles de la mareas, de los siete primeros meses del año 2004. Se utilizó esta información para dividir las zonas rocosas en cuatro secciones: supralitoral (arriba del promedio de las mareas altas), litoral (entre el promedio de mareas altas y mareas bajas) y dividido en litoral alto y bajo por el nivel medio de mareas. Por último, la sección infralitoral debajo del promedio de las mareas bajas (Little y Kitching 1996). Se referenció la altura de los nueve estratos en cada localidad con la marea baja en condiciones atmosféricas normales (0 cm) (Little y Kitching 1996). Para ello se tomó la altura de cada estrato respecto a la línea de marea baja el día de muestreo y se le adicionó el nivel de marea baja de ese día para Puntarenas. De esta forma, por su altura estandarizada cada estrato fue asignado a las secciones antes descritas.

Se construyó una nueva matriz de información biológica. De ésta se excluyeron las especies que aparecieron sólo en tres o menos cuadrículas de 25 por 25 cm de las 245 fotografiadas. La matriz se dividió en grupos de cuadrículas, resultado de asignarlas por localidad a las secciones de supralitoral, litoral alto o bajo e infralitoral. Para demostrar y confirmar diferencias entre las secciones y localidades, se empleó un Análisis Múltiple Discriminante (*Multiple Discriminant Analysis, MDA*). Este análisis busca la combinación lineal de las variables (especies) que maximice las diferencias entre los grupos (evaluadas por un análisis de variancia múltiple). Se graficó las funciones discriminantes que explicarán por lo menos un 50 % de la variación de los datos y cada centroide de grupo se bordeó por un círculo de confianza al 95 % con radio igual

a $1.96 \cdot N^{-1/2}$, donde N es el número de cuadrículas que contenía cada grupo (Vargas 1987, Shin y Fong 1999).

RESULTADOS

Parámetros ambientales: El nivel promedio de altura de la marea alta, para los siete primeros meses fue de 251 cm y para la marea baja fue de 25 cm. El nivel medio de la marea fue de 138 cm. El material de las formaciones rocosas, varió según la ubicación en el Golfo de Nicoya. En Agujas las formaciones rocosas resultaron formadas por arcillas cementadas con fósiles de moluscos. En Caldera, los rompeolas corresponden a rocas basálticas. El islote visitado en Cocorocas, está formado por material sedimentario (toba y fragmentos de cuarzo). Las rocas de Isla Yuca son arcillas meteorizadas. Finalmente, en Montezuma se encontró bloques de basaltos formando plataformas.

La localidad de Isla Yuca presentó la menor salinidad (29 ‰). En Cocorocas y Caldera la salinidad fue de 31 ‰ y las localidades de la boca del golfo tuvieron la salinidad más alta (33 ‰ en Agujas y 35 ‰ en Montezuma). La turbidez del agua fue alta en Isla Yuca (18.4 ntu) y Cocorocas (68.8 ntu), mientras que Caldera (8.88 ntu) tuvo un valor intermedio y en Agujas (4.22 ntu) y Montezuma (2.61 ntu) los valores de turbidez fueron bajos.

Datos biológicos: De las 42 especies en las zonas rocosas entre-mareas estudiadas, 16 eran moluscos, ocho cirripedios, 10 algas y el resto pertenecían a otros grupos (Cuadro 1). El sitio con más especies de epifauna fue Caldera, con 17. La localidad con más especies de algas fue Montezuma, con nueve. La especie *Chthamalus panamensis* presentó los mayores valores de cobertura total, seguido por algunas especies de algas, el cirripedio *Megabalamus coccopoma*, las colonias del poliqueto *Phragmatogoma attenuata* y el mejillón *Brachidontes puntarenensis*. El resto de especies tuvieron valores generales muy bajos.

En las Figuras 3-12 se ilustran los resultados de los análisis de conglomerados (A), escala multidimensional (B) y de componentes principales (C), así como los perfiles de distribución vertical del promedio de cobertura (%). Para el análisis de componentes principales solo se muestran en las figuras (C) respectivas los vectores de las cuatro especies más útiles para definir la zonación vertical. Los estratos se representan por la altura en cm con referencia a la marea baja (0 m) en el puerto de Puntarenas para el día de la toma de muestras.

Distribución vertical de especies

Punta Agujas

En Punta agujas se encontraron siete especies de moluscos, una especie de anémona y una especie de cirripedio y no se encontraron algas marinas (Cuadro 1). No había organismos por debajo de los 75 cm de altura con respecto al punto de marea baja. El dendrograma (Fig. 3A) muestra dos grupos de alturas: uno con estratos de menos de 200 cm de altura en la zona entre mareas (exceptuando la altura de 272 cm) y otro con estratos de más de 250 cm de altura. El Análisis de Escala Multidimensional (Fig. 3B) muestra una distribución de los estratos en el mismo sentido que el dendrograma. En el Análisis de Componentes Principales se ilustra (Fig. 3C) como el estrato de 272 cm, está distanciado levemente del grupo de las estaciones bajas del dendrograma, de igual forma el estrato de 312 cm se aleja del grupo de las estaciones altas. También se muestra que tres de las especies presentaron un incremento gradual en su cobertura (flechas largas), mientras para el resto los cambios de cobertura entre las estaciones oscilaron abruptamente (flechas cortas). En este caso la población de *Nodilittorina aspera* tuvo incrementos en su cobertura a los 247, 342 y 377 cm (dirección de la flecha hacia el lado izquierdo en Fig. 3C). En la fig. 4, el perfil para dicha especie muestra que la cobertura promedio fue mayor a los 247 cm, para los estratos bajos; después descende la cobertura y en las estaciones

CUADRO 1

Porcentaje de cobertura total de las especies de epifauna y algas identificadas en las fotografías de cuadrículas de 25 por 25 cm para cada zona rocosa entre mareas del Golfo de Nicoya. Abril-julio 2004
(A= Agujas, C= Caldera, Co= Cocorocas, Y= Yuca, M= Montezuma)

Filo o subfilo	Clase	Familia	Especie	A	C	Co	Y	M
Porifera		No identificada	Porifera sp. 1				0.06	
Cnidaria	Anthozoa	No identificada	Anthozoa sp. 1	0.07	< 0.01			0.01
		No identificada	Anthozoa sp. 2		0.02			
		No identificada	Anthozoa sp. 3		0.01			
Annelida	Polychaeata	Serpulidae	Serpulidae sp. 1		< 0.01			
		Sabellaridae	<i>Phragmatopoma attenuata</i>			3.99		
Mollusca	Gastropoda	Littorinidae	<i>Nodilittorina</i> sp. 1	<0.01				
		Littorinidae	<i>Nodilittorina aspera</i>	0.04	0.01	<0.01	0.01	<0.01
		Littorinidae	<i>Nodilittorina modesta</i>	0.02				<0.01
		Lottidae	<i>Lottia mesoleuca</i>	0.03	<0.01			<0.01
		Siphonariidae	<i>Siphonaria gigas</i>					<0.01
		Siphonariidae	<i>Siphonaria maura</i>	0.02				
		Fissurellidae	<i>Fissurella virescens</i>	<0.01				
		Muricidae	<i>Thais melones</i>					<0.01
		Muricidae	<i>Thais brevidentata</i>	<0.01		<0.01	<0.01	
		Collumbellidae	<i>Costoanachis rugosa</i>			<0.02	<0.01	
		Neritidae	<i>Nerita funiculata</i>			<0.01	<0.01	
		No identificada	Gastropoda sp. 1			<0.01		
		No identificada	Gastropoda sp. 2				<0.01	
		No identificada	Gastropoda sp. 3				<0.01	
		Crustacea	Bivalvia	Mytillidae	<i>Brachidontes puntarenensis</i>		0.96	<0.01
Chamidae	<i>Chama echinata</i>				0.01			0.05
Chthamalidae	<i>Chthamalus panamensis</i>			8.96	13.36	29.71	0.02	5.32
Tetraclitidae	<i>Tetraclita stalactifera</i>				<0.02			
Balanidae	<i>Balamus amphitrite</i>				0.36			
Cirripedia	Balanidae		<i>Balamus improvisus</i>		0.06			
	Balanidae		<i>Balamus inexpectatus</i>				13.75	
	Balanidae		<i>Balamus</i> sp. 1		<0.01			
	Balanidae		<i>Balamus</i> sp. 2			<0.01		
	Balanidae		<i>Megabalamus coccopoma</i>		0.26			0.16
Malacostraca	Ermitaños	<i>Clibanarius panamensis</i>					<0.01	
	Ermitaños	<i>Calcinus albidigitus</i>					<0.01	
División	Orden	Familia						
Rhodophyta	Corallinales	Corallinaceae	<i>Amphiroa</i> sp. 1					0.46
	Gelidiales	Gelidiaceae	<i>Gelidium</i> sp. 1			<0.01		
		Gelidiaceae	<i>Gelidium</i> sp. 2		6.82			
Phaeophyta	Cerariales	Rhodomelaceae	<i>Bostrychia</i> sp. 1			5.47	0.28	
		Dictyotales	Dictyotaceae	<i>Dictyota flabellata</i>				4.71
			Dictyotaceae	<i>Padina</i> sp. 1				0.14
Chlorophyta	Ectocarpales	Scytosiphonaceae	<i>Colpomenia sinuosa</i>					<0.01
	Cladophorales	Cladophoraceae	<i>Cladophora prolifera</i>					6.32
	Bryopsidales	Halimedaceae	<i>Halimeda discoidea</i>					<0.01
	No indentificado	No indentificada	Chlorophyta sp. 1		1.68			

superiores (342 y 377 cm) volvió a incrementarse el área que cubrió dicho caracol. El otro caracol *N. modesta* mostró un incremento a los 312 cm (Fig. 3C), lo cual se confirma en el perfil (Fig. 4), donde la cobertura promedio se incrementó gradualmente hasta dicha altura.

De la misma forma el cirripedio *C. panamensis* tuvo su mayor cobertura en los estratos

debajo de 200 cm (Fig. 3C). En el perfil de la Fig. 4 se nota que a los 107 cm la cobertura promedio tuvo un mayor valor y varió menos. *Siphonaria maura* tuvo su mayor valor de cobertura promedio a los 272 cm (Fig. 3C), estrato que se apartaba del grupo de estaciones bajas en el dendrograma (Fig. 3A). El resto de especies aparecieron en su mayoría en dos estratos,

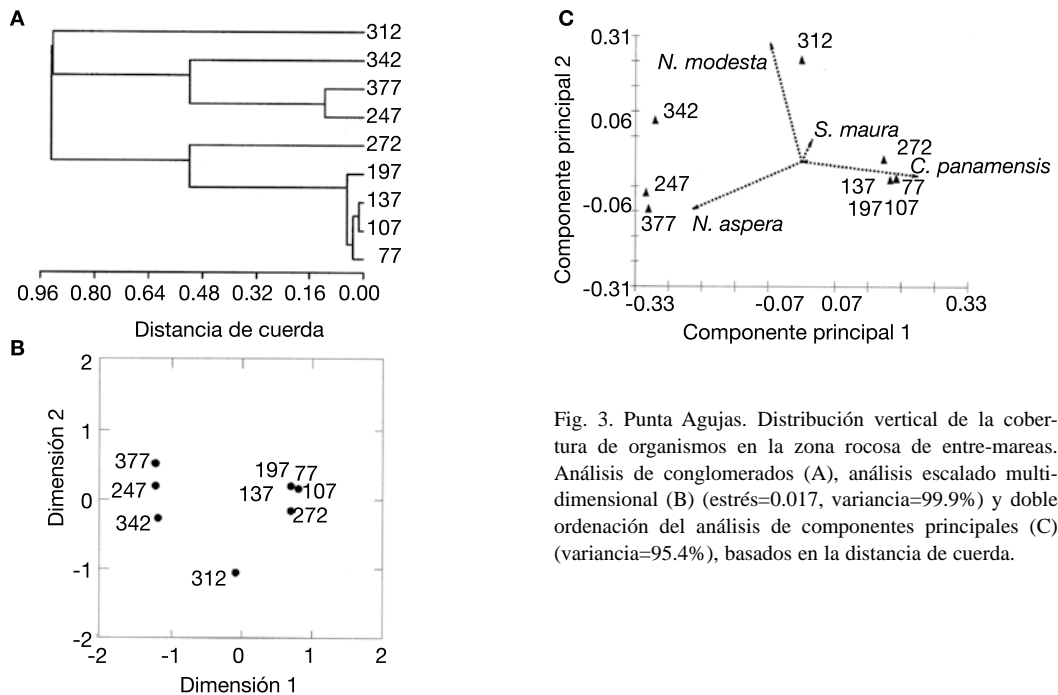


Fig. 3. Punta Agujas. Distribución vertical de la cobertura de organismos en la zona rocosa de entre-mareas. Análisis de conglomerados (A), análisis escalado multi-dimensional (B) (estrés=0.017, variancia=99.9%) y doble ordenación del análisis de componentes principales (C) (variancia=95.4%), basados en la distancia de cuerda.

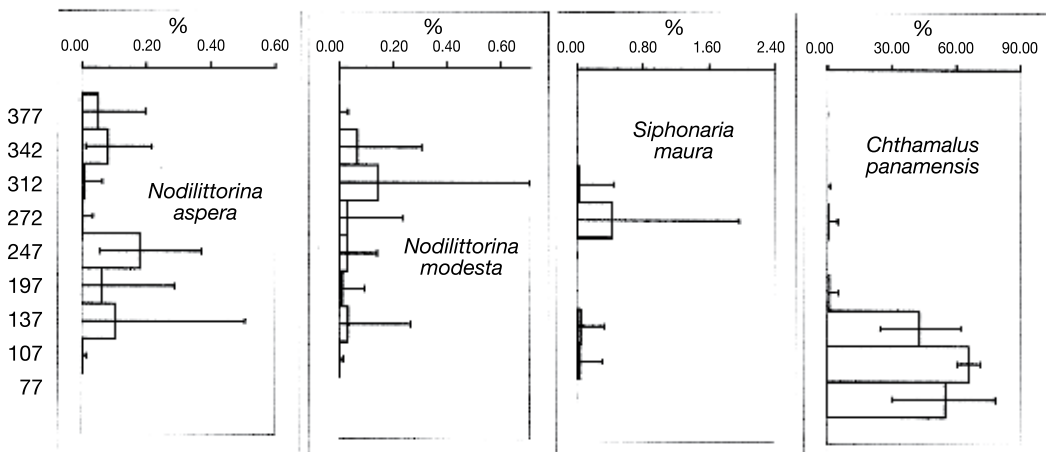


Fig. 4. Punta Agujas. Perfiles de distribución vertical (altura en cm) del promedio de cobertura (%) con límites de confianza al 95% para cuatro especies de la zona rocosa entre mareas en (Datos normalizados con una transformación angular).

todos ubicados bajo los 140 cm. *C. panamensis* fue la especie que presentó mayores valores de cobertura promedio en los estratos en que se encontró (Fig. 4), con valores incluso de 66 %. A ésta le siguió una anémona (0 a 5 % de cobertura) y el molusco *Lottia mesoleuca* (0 a <2.5 %). Las otras especies ocupaban menos de 1 % en

promedio de la superficie rocosa, por cuadrícula de 25 por 25 cm.

Caldera

Para Caldera, seis especies fueron cirripe-dios, seis de moluscos, tres de anémonas, dos de

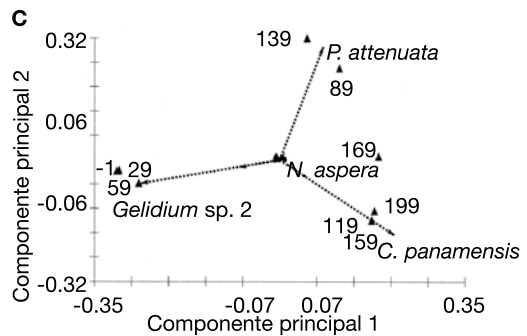
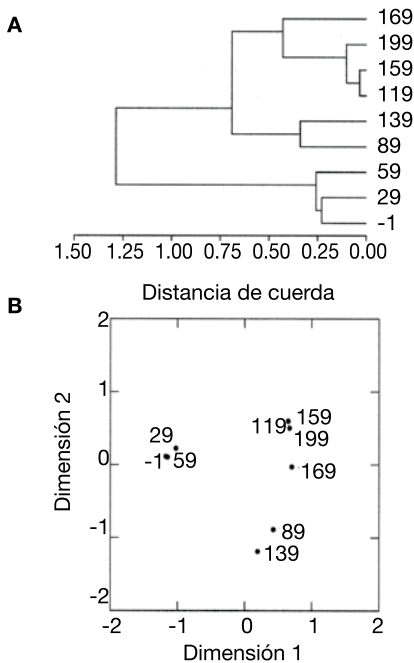


Fig. 5. Caldera. Distribución vertical de la cobertura de organismos de la zona rocosa entre mareas. Análisis de conglomerados (A), análisis escalado multidimensional (B) (estrés=0.012, variancia=99.9%) y doble ordenación del análisis de componentes principales (C) (variancia=98.0%), basados en la distancia de cuerda.

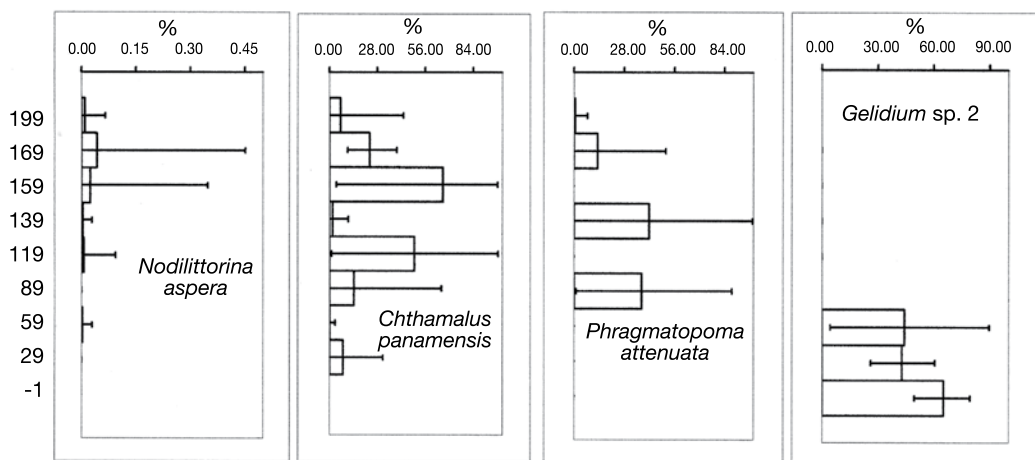


Fig. 6. Caldera. Perfiles de distribución vertical (altura en cm) del promedio de cobertura (%) con límites de confianza al 95% para cada especie de la zona rocosa entre mareas. (Datos normalizados con una transformación angular).

poliquetos y dos de algas (Cuadro 1). El análisis de conglomerados (Fig. 5A) produjo tres grupos, uno compuesto por los estratos bajos (59, 29 y -1 cm), otro con la altura de 89 y 139 cm.

El último grupo contiene estratos por encima de los 119 cm de altura. Dichos grupos concuerdan con el EMD (Fig. 5B) y el ACP (Fig. 5C). Con solo la primer dimensión

(EMD) o componente principal (ACP), se dió la separación de los estratos. El alga *Gelidium sp. 2* mostró un aumento gradual (flecha larga en Fig. 5C), hacia la parte más baja de la zona entre mareas. Lo que coincide con el perfil de esta especie (Fig. 6). A la altura de -1 cm, la cobertura promedio del alga fue mayor y tuvo menor variación.

El poliqueto *P. attenuata* en el ACP (Fig. 5C), mostró un incremento en su cobertura en los estratos de 89 y 139 cm. En el perfil (Fig. 6), se nota la ausencia de dicho anélido en los 119 y 159 cm, y alta cobertura en los 89 y 139 cm. *P. attenuata* mostró además valores bajos en los dos estratos más altos. El cirripedio *C. panamensis* alcanzó mayor cobertura promedio en los 119 y 159 cm (Fig. 5C), pero su distribución se cortó a los 139 cm, donde descendió considerablemente (Fig. 6). El caracol *N. aspera* tuvo mayor cobertura en los estratos altos alcanzando el pico en los 169 cm, mientras un alga clorofita y el cirripedio *M. coccopoma* tuvieron la misma distribución que el alga *Gelidium*.

Para el resto de especies se nota que todas las anémonas se encontraron solo bajo los 89 cm, y que el bivalvo *B. puntarenensis* tuvo variaciones en su cobertura en casi la totalidad de la zona entre mareas con promedio siempre bajo el 5 %. Nueve especies solo aparecieron en una o dos alturas de la zona, por lo general debajo de los 89 cm, todas con promedios de cobertura menores al 3 %. *Gelidium* cubrió en la zona baja entre un 40 y un 65 %, mientras el alga verde un 20 %. *C. panamensis* tuvo puntos con gran cobertura promedio (50 a 66 %) y otros con menos de 10 % (Fig. 6). El resto de cirripedios con menor cobertura aparecieron en dos o más estratos a lo largo de la zona entre mareas.

Cocorocas

En Cocorocas, siete de las especies encontradas fueron moluscos, dos cirripedios y dos algas (Cuadro 1). Lo anterior se refleja en el dendrograma (Fig. 7A), que exceptuando la altura de 244 y la de 24 cm el resto fueron bastantes similares entre sí. El EMD (Fig. 7B) brinda la misma información sobre la similitud que el análisis de conglomerados. El ACP (Fig. 7C) deja claro como se dió el uso de la zona por las distintas especies. En los estratos bajos (84 a 24 cm) el alga *Bostrychia* presentó un cambio gradual aumentando en cobertura promedio hasta los 24 cm. A los -6 cm ésta presentó un descenso en cobertura (Fig. 8).

Los restos de conchas de bivalvos incrustantes, presentes en la zona, siguieron una distribución similar a la de *Bostrychia* sp.1. A la altura de 244 cm se encontró a *N. aspera* (Fig. 8) y a *N. funiculata*.

En el resto de los estratos se dió un incremento de cobertura de *C. panamensis* (Fig. 7C). El máximo valor estuvo a los 114 cm, de esa altura tanto para arriba; como para abajo se dió una disminución gradual (Fig. 8). A -6 cm este cirripedio alcanzó un valor similar al máximo en 114 cm (cerca de 80 %), de ahí la similitud en los resultados de las técnicas multivariadas. En los dos estratos más bajos se encontró varias especies de moluscos, como los depredadores *Thais brevidentata* y *Costoanachis rugosa* (Fig. 8).

C. panamensis fue el que contó con mayor cobertura, mayor a 28 % en casi todos los estratos, le siguió el alga *Bostrychia* con cobertura de 32 % como máximo. Los restos de bivalvo en la zona baja ocuparon cerca de un 5 % de cobertura. Todas las demás especies ocuparon menos de 1 % de cobertura en los estratos en que se encontraron.

Isla Yuca

Se encontró cuatro especies de moluscos, dos de cirripedios, dos de cangrejos ermitaños, una esponja y un alga (Cuadro 1). En el dendrograma se observan tres grupos (Fig. 9A). El primer grupo es el estrato a 214 cm, el siguiente grupo en similitud es de los estratos entre 100 y 160 cm de altura. Finalmente, hay un grupo con los estratos bajos, pero que incluye la altura de 187 cm. Los Análisis Escalado Multidimensional (Fig. 9B) y el de Componentes Principales (Fig. 9C) producen una distribución de los estratos en el mismo sentido que el dendrograma.

En el análisis de componentes principales se muestra (Fig. 9C) como a los 214 cm aumentó la cobertura promedio de *C. panamensis* y *N. aspera*. En los perfiles (Fig. 10) se nota que el promedio fue mayor para ambas especies a niveles un poco menores, pero a 214 cm solamente se encontraron estas dos especies.

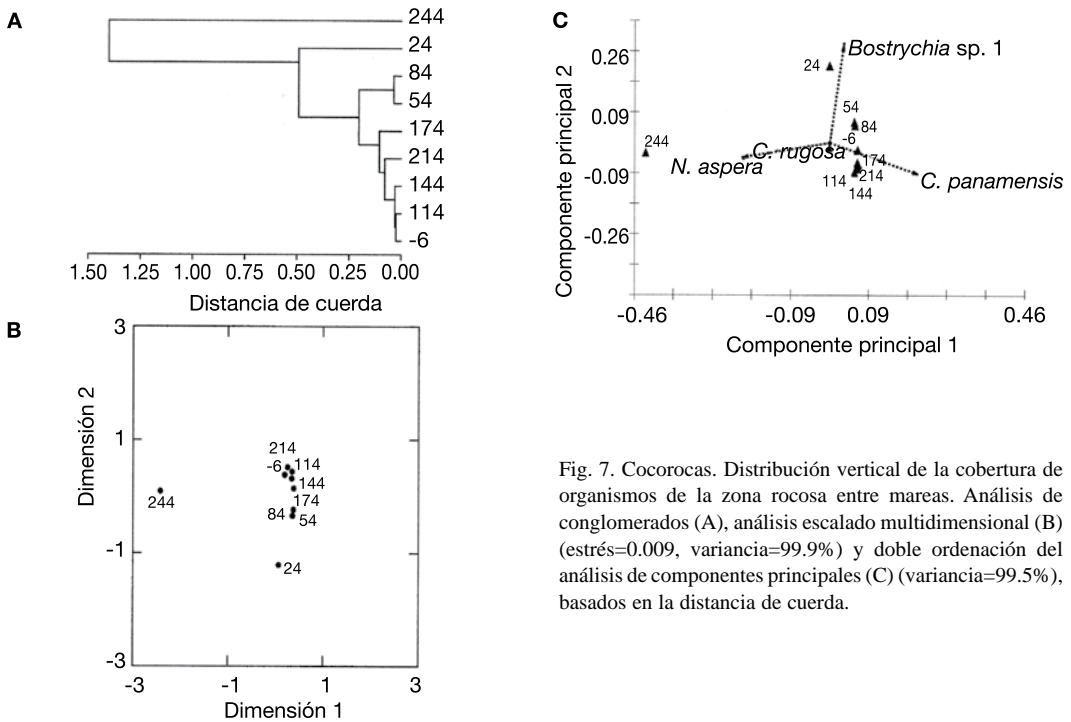


Fig. 7. Cocorocas. Distribución vertical de la cobertura de organismos de la zona rocosa entre mareas. Análisis de conglomerados (A), análisis escalado multidimensional (B) (estrés=0.009, variancia=99.9%) y doble ordenación del análisis de componentes principales (C) (variancia=99.5%), basados en la distancia de cuerda.

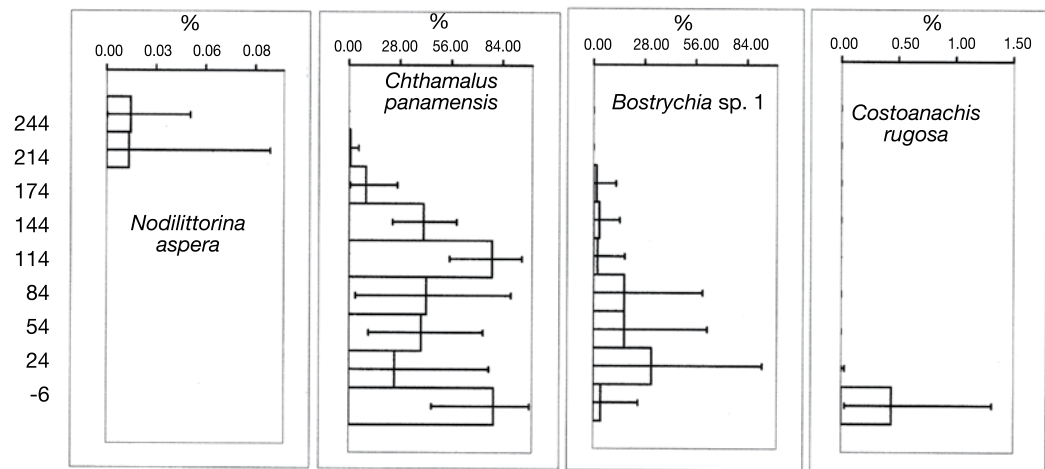


Fig. 8. Cocorocas. Perfiles de distribución vertical (altura en cm) del promedio de cobertura (%) con límites de confianza al 95% para cuatro especies de la zona rocosa entre mareas. (Datos normalizados con una transformación angular).

El Análisis de Componentes y los perfiles concuerdan también en mostrar como *Bostrychia* ocupó principalmente entre los 104 a 159 cm. El cirripedio *B. inexpectatus* mostró poseer una mayor cobertura promedio hacia los estratos bajos de la zona entre mareal (Fig. 9C), lo cual es similar al perfil, donde el mayor

promedio y menor variación fue a 22 cm (Fig. 10). En esta zona también restos de bivalvos fueron encontrados cubriendo la roca como máximo en un 5% en promedio. Finalmente, cangrejos ermitaños y moluscos mostraron distribuirse más que todo de los 77 cm hacia abajo. En los -6 cm se encontró cobertura de

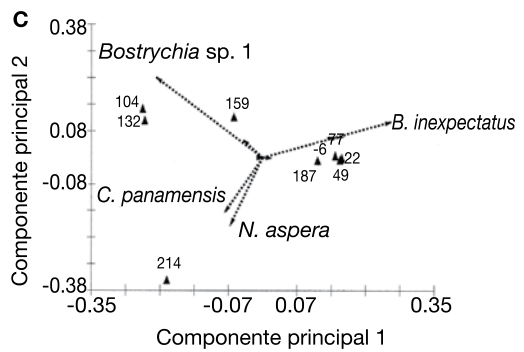
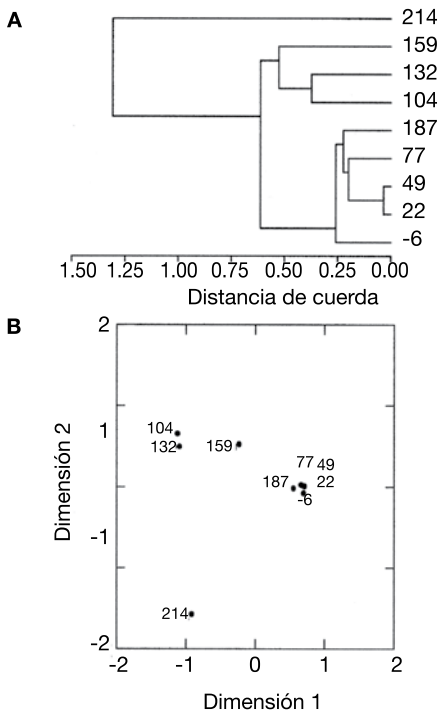


Fig. 9. Isla Yuca. Distribución vertical de la cobertura de organismos de la zona rocosa entre mareas. Análisis de conglomerados (A), análisis escalado multidimensional (B) (estrés=0.011, variancia=99.9%) y doble ordenación del análisis de componentes principales (C) (variancia=94.2%), basados en la distancia de cuerda.

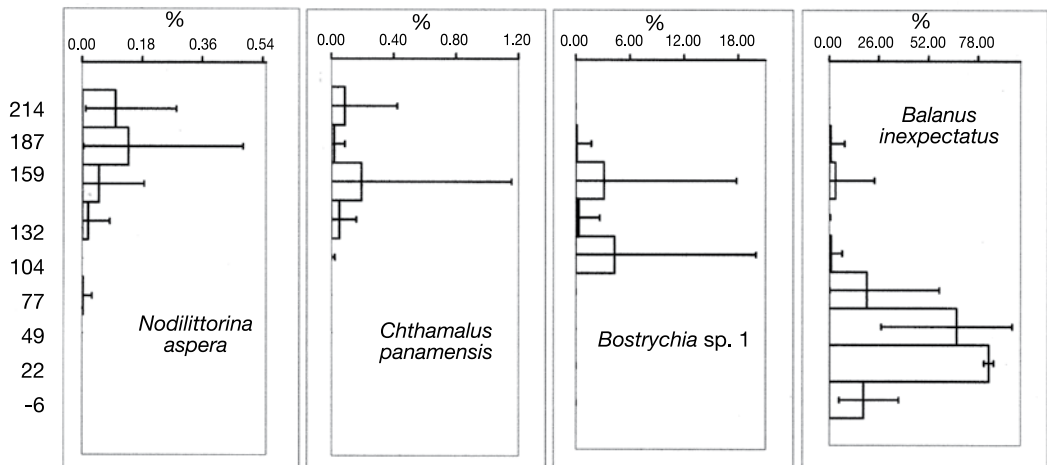


Fig. 10. Isla Yuca. Perfiles de distribución vertical (altura en cm) del promedio de cobertura (%) con límites de confianza al 95% para cuatro especies de la zona rocosa entre mareas (Datos normalizados tras una transformación angular).

la roca por parte de una especie de esponja de color verde. En esta zona *B. inexpectatus* alcanzó cobertura incluso de 78 %, el alga, la esponja y *B. puntarenensis* apenas se acercaron cada uno al 5 %. En el resto cada especie no llegó al 1 % de cobertura.

Montezuma

En Montezuma de 15 especies, seis eran de moluscos, seis especies de algas, dos de cirripe-dios y una de anémona (Cuadro 1). Con el análisis de conglomerados se produjo 2 grupos de

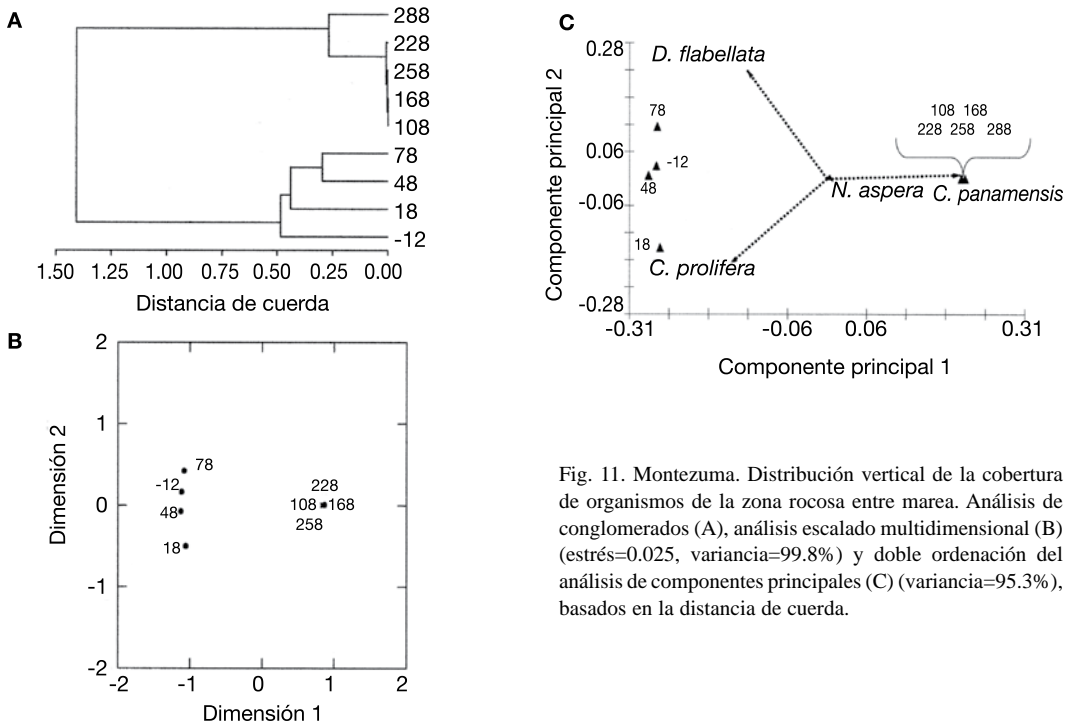


Fig. 11. Montezuma. Distribución vertical de la cobertura de organismos de la zona rocosa entre marea. Análisis de conglomerados (A), análisis escalado multidimensional (B) (estrés=0.025, variancia=99.8%) y doble ordenación del análisis de componentes principales (C) (variancia=95.3%), basados en la distancia de cuerda.

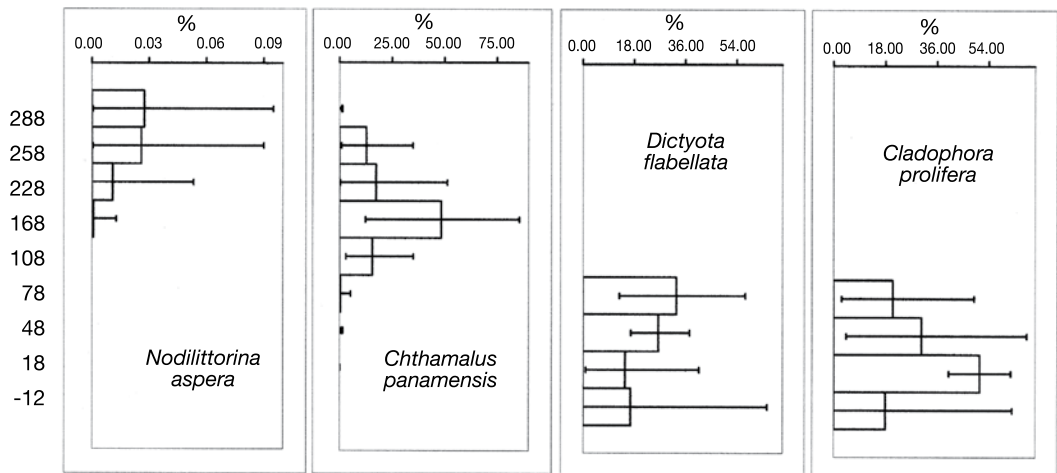
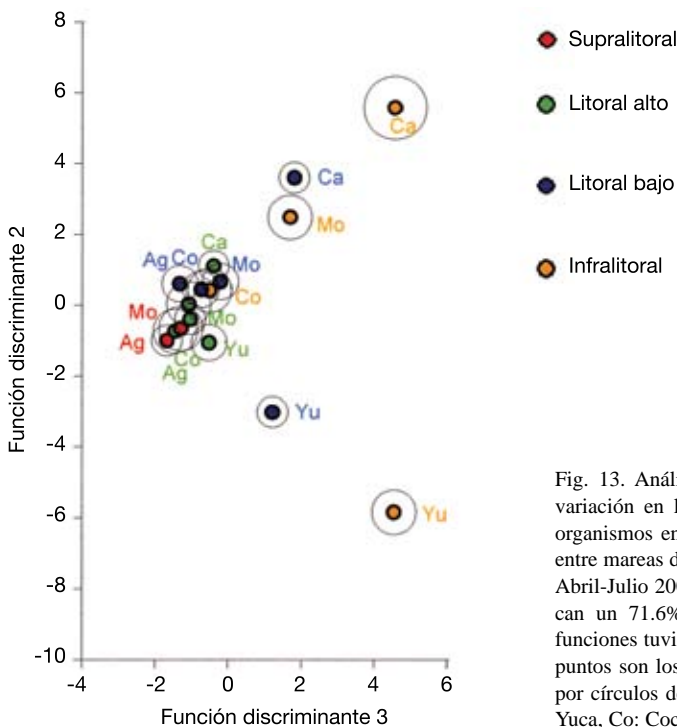
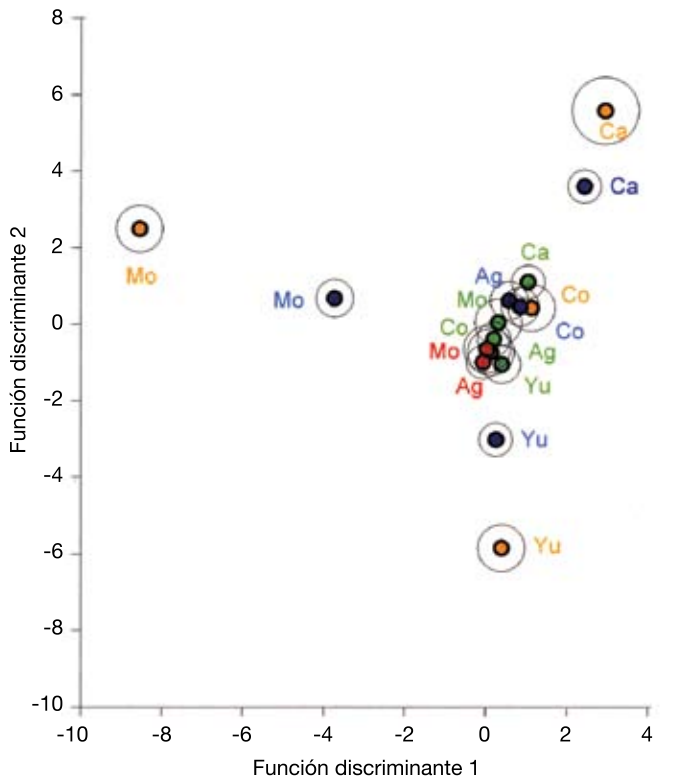


Fig. 12. Montezuma. Perfiles de distribución vertical (altura en cm) del promedio de cobertura (%) con límites de confianza al 95% para cuatro especies de la zona rocosa entre mareas (Datos normalizados tras una transformación angular).

estratos: uno de 78 a -12 cm de altura y otro con estratos de 108 a 288 cm, de este último grupo la altura de 288 cm muestra una menor similitud (Fig. 11A). Ambos grupos se representan claramente en los métodos de ordenación (Fig. 11B, C). El ACP muestra que hacia los estratos altos se concentró la mayor cobertura de *C. panamensis*,

N. aspera (Fig. 12) y *N. modesta*. La cobertura de *C. panamensis* fue muy similar entre los 258 a 108 cm, pero a los 168 tuvo un valor máximo (Fig. 12). El grupo de estratos bajos estaba dominado por algas como *D. flabellata* que incrementó desde los -12 cm alcanzando el máximo valor en los 78 cm (Fig. 11C y 12).



C. prolifera tuvo el valor más alto en los 18 cm (Fig. 12), igual que la especie de *Amphiroa*. A los 228 cm se encontraron los gasterópodos *L. mesolueca* y *S. gigas* junto a una anémona; todas con coberturas inferiores al 1%. El cirripedio rosado *M. coccopoma* en la zona baja (-12 cm) casi llegó al 10% de cobertura. La cobertura de *C. panamensis* en la parte superior, cercanas a un 20%, en general fueron similares a las de *D. flabellata* y *C. prolifera* en la zona baja.

Influencia geográfica en la distribución vertical: Las tendencias de zonación, que aportan los análisis anteriores, son confirmadas por el análisis múltiple discriminante. En el gráfico superior de la Fig. 13, en las dos primeras funciones discriminantes, se produce una nube de centroides, de la que se alejan por 3 “vértices” los correspondientes a Montezuma (lado izquierdo), los de Isla Yuca (parte baja del gráfico) y los de Caldera (parte superior derecha). Las secciones bajas de estas zonas entre mareas mostraron mayor variación en

Fig. 13. Análisis múltiple discriminante para mostrar la variación en la composición de la cobertura (%) de los organismos en las diferentes secciones de la zona rocosa entre mareas de las cinco localidades del Golfo de Nicoya, Abril-Julio 2004. (Las tres funciones discriminantes explican un 71.6% de la variancia de los datos. Todas las funciones tuvieron valores de $\lambda < .001$ y $\chi^2, p < .001$. Los puntos son los centroides de cada grupo y están rodeados por círculos.) (Mo: Montezuma, Yu: Yuca, Co: Cocorocas, Ca: Caldera y Ag: Agujas).

la composición de organismos, al estar sus centroides más alejados entre sí que el resto de las secciones (Fig. 13). Esta variación va disminuyendo conforme se sube por la zona entre mareal, donde las zonas de litoral alto y supralitorales se encuentran muy cercanas y se traslapan sus límites de confianza. Estas diferencias no fueron tan marcadas en Punta Agujas ni Cocorocas (Fig. 13). En el gráfico del inferior de la Figura 13, con las funciones discriminantes 2 y 3 se nota la separación de la nube central por la altura en las zonas rocosas. De esta forma, al lado izquierdo del gráfico se encuentran primero a las secciones supralitorales, seguidas por los litorales altos de las localidades; más hacia la derecha se ven los litorales bajos y finalmente los infralitorales.

De las 26 especies utilizadas en los análisis estadísticos, sólo cuatro estuvieron presentes en la zona supralitoral (Agujas y Montezuma): el cirripedio *C. panamensis* (mayor en Montezuma), y los moluscos *N. aspera* y *N. modesta* (mayor en Agujas) y *S. maura* (solo en Agujas). La ausencia del resto de especies hizo a los supralitorales diferentes de las zonas bajas. Los litorales altos y bajos forman una nube de centroides (Fig. 13) que se parecen entre sí por la presencia de *C. panamensis* con cobertura alta. La variación entre estas secciones es producto de la oscilación en la cobertura de este crustáceo de localidad a localidad. *C. panamensis* cubrió un mayor porcentaje de la roca en el litoral bajo de Cocorocas, Agujas y Caldera, descendiendo en ese orden. En el litoral alto cubrió más superficie rocosa en Caldera, Montezuma, Cocorocas, Isla Yuca y Agujas, descendiendo en ese orden. El infralitoral más similar a las secciones altas fue el de Cocorocas, donde el porcentaje de *C. panamensis* fue muy alto (58 %), mientras que en el resto de infralitorales este crustáceo estuvo casi ausente. Ciertas especies descendieron en su cobertura promedio de las zonas bajas a las altas en cada localidad, produciendo los cambios marcados de la Figura 13, en Caldera (*P. attenuata*, *B. amphirrite*, *B. inexpectatus* y *Gelidium* sp. 2), Isla Yuca (*B. inexpectatus*,

C. rugosa y cangrejos ermitaños) y Montezuma (*C. prolifera* y *Amphiroa* sp. 1).

DISCUSIÓN

En el Golfo de Nicoya existe una zonación vertical de cobertura de la epifauna y las algas, más que un cambio gradual en la distribución de los organismos, lo que concuerda con lo esperado (Doty 1957, Moore 1972). La zonación vertical es más evidente en la parte media y alta de las formaciones rocosas, acompañada por algas en el infralitoral. Este patrón es dependiente de las mareas y por lo tanto de los tiempos de inmersión al agua y exposición al aire, del sustrato rocoso, produciendo desecación que hace variar la biota verticalmente. Esto es debido a que pocas especies mostraron una amplia distribución vertical, donde su cobertura se redujera gradualmente. Las especies contribuyen a marcar las diferencias entre estratos, por encontrarse a distintas alturas o con distribución vertical reducida y baja cobertura, situación característica de dichos ambientes (Little y Kitching 1996). En los casos en que la cobertura fue alta muchas especies no formaron bandas apreciables a simple vista (>5 m de distancia), lo cual concuerda con Lubchenco *et al.* (1984). Sin embargo, de acuerdo a los criterios de zonación intermareal (Stephenson y Stephenson 1949, Doty 1957), sí coincide la distribución característica de los grupos frecuentemente informados, tanto en climas templados o tropicales; así los litorínicos se presentaron en la zona superior, los cirripedios en la media y algas en la parte baja y esta zonación parece estar presente en todo el Golfo de Nicoya.

La variación de la distribución vertical de localidad a localidad, en la cobertura e identidad de los organismos, de las zonas entre mareas del Golfo de Nicoya, fue menor en las secciones altas y aumentó hacia las secciones bajas, donde el sustrato rocoso paso más tiempo inmerso por el agua (Fig. 13), por lo que la zonación encontrada puede atribuirse

principalmente a factores físicos. En primer lugar, la marea al bajar produce desecación sobre los organismos en las secciones altas de la zona entre mareas, donde son pocos los grupos de organismos con adaptaciones y ámbitos de tolerancia apropiadas para sobrevivir. Esto hace a la fauna del supralitoral muy similar (Moore 1972, Garrity 1984).

La zona supralitoral se extendió en unas localidades (Agujas y Montezuma), más que en otras, por disponibilidad de sustrato y en que relación con la humedad de las mareas o de las olas (Doty 1957, Ortega 1987, Kitching 1987, Little y Kitching 1996). Esto permitió la presencia de fauna (gasterópodos) a alturas mayores (Fig. 4 y 12), al humedecer el medio y brindar la posibilidad de forrajear más tiempo. Con la humedad en el supralitoral se forma o aumenta la capa de microalgas y bacterias, que son el alimento para muchos herbívoros en la parte superior (Ortega 1987, Mak y Williams 1999).

Las secciones medias (100 a 200 cm), tuvieron también una baja variación (Fig. 13) en la cobertura, principalmente por la presencia en todas de *C. panamensis*, que posiblemente es distribuido por las corrientes a lo largo del Golfo, como ocurre con muchas de las larvas del bentos de sustratos blandos de este estuario (Maurer y Vargas 1984). Grosberg (1982) encontró que el ámbito de distribución vertical para muchos cirripedios esta establecido desde la etapa larval en la columna de agua. Las larvas se asientan sobre el sustrato, durante la marea alta. Esto puede explicar por qué coincide la altura en que se encontró con mayor cobertura a *C. panamensis* en las localidades visitadas. También, esto podría explicar la altura (zona baja) en Isla Yuca, donde *B. inexpectatus* tenía una alta cobertura, similar con Laguna (1985) y Menge y Farrell (1989).

Las secciones bajas tienen una mayor cantidad de especies en las distintas localidades, con excepción de Agujas (esta situación se discutirá después). Lo interesante es que hay diferencias en la identidad de las especies de una localidad a otra. Dicha disimilitud de organismos puede deberse a las características de la columna de agua, que cambia según la ubicación en el

Golfo. En este sentido, las bajas salinidades del agua superficial, en la parte interior del Golfo contra las altas salinidades en la boca, resulta en la presencia de especies no compartidas entre ambas regiones. Esta situación se ha observado en varios esteros de zonas templadas para organismos del hábitat rocoso (Mettam 1994).

Otros factores ambientales posiblemente produjeron diferencias geográficas en la cobertura y similitud de especies del Golfo. La abrasión, es importante en zonas rocosas rodeadas por playas arenosas, dependiendo de las características del material de la roca, puede desprender organismos recientemente asentados (Schiel 2004). Esta situación es posible en Agujas, con un infralitoral desnudo; en contraste, en Caldera a pesar de la presencia de una playa muy arenosa, el oleaje es de menor fuerza y permite la presencia de organismos en el infralitoral. *P. attenuata* se beneficia en Caldera en la zona litoral bajo, debido a la inclinación de la playa (2° a 4°) y a que en estas condiciones este anélido poli-queto aprovecha el sedimento aledaño a las rocas, suspendido por el oleaje, para formar sus grandes colonias (Little y Kitching 1996).

El tipo de roca puede influir en la biota, Shiel (2004) menciona, que es más fácil que se desprendan algas de rocas formadas por arcillas, como en Agujas. En Montezuma, la roca es basalto y pese a que también hay un oleaje muy fuerte, contrario a lo que sucede en Agujas, hay algas en gran cantidad. En la región interna del Golfo, Isla Yuca, se encuentra arcilla; sin embargo, ante el débil oleaje en esta zona, no se nota que se remuevan organismos de ella. En Cocorocas la distribución de *C. panamensis* se extendió hasta las secciones bajas, esto puede deberse a que el tipo de roca (toba) tiende a desecarse con más facilidad que las arcillas y los basaltos (Obando 2005, com. pers.); así, organismos que no toleren la desecación dejan más espacio disponible para el asentamiento de este cirripedio.

La sedimentación excesiva, puede ser causa del descenso de cobertura de *C. panamensis* en la parte interior del Golfo, comparado con Cocorocas, Caldera y Agujas (Crisp y Bourget

