

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

Tesis presentada para
optar al grado de
Licenciado en Biología con énfasis en Zoología

Macrofauna asociada a rodolitos en el Parque Nacional Isla del Coco,
Costa Rica

Alberto Solano Barquero
983486

CIUDAD UNIVERSITARIA RODRIGO FACIO

2011

Miembros del Tribunal

Jorge Cortés Nuñez, Ph.D.
Director de Tesis

Virginia Solís Alvarado, Dra.
Decana de la Facultad de Ciencias

Jeffrey A. Sibaja Cordero, Lic.
Lector

Álvaro Morales Ramírez, Dr.Rer.Nat.
Revisor externo

Rita Vargas Castillo, M.Sc.
Lector

AGRADECIMIENTOS

Se agradece de manera muy especial al profesor Jeffrey Sibaja Cordero, por su gran interés y entusiasmo en el proyecto, su extraordinario aporte en ideas, literatura, ayuda con el análisis estadístico y por instruirme en la identificación de los poliquetos, pero sobre todo por ser un buen amigo. A Rita Vargas por su gran ayuda y paciencia durante la identificación de las muestras. Al profesor Jorge Cortés por su guía durante el proceso y su entusiasmo e interés por los resultados de este proyecto. A Juan José Alvarado y Cindy Fernández por su colaboración con la identificación de los equinodermos y las algas respectivamente, así como por su ayuda en la recolección de las muestras. A don Sergio Hernández por la ayuda con los cortes de los rodolitos. A otros colaboradores con la identificación de las muestras y que me facilitaron literatura, Rita Vargas, Richard W. Heard, Yolanda Camacho, y Rafael Riosmena. Al profesor José A. Vargas por haber despertado en mi persona un gran interés por la zoología. A las instituciones involucradas, CIMAR y Fondo Francés para el Ambiente Mundial.

A mi familia, por el apoyo y paciencia durante todos estos años, y muy especialmente a mi madre, Patricia Barquero.

ÍNDICE GENERAL

Índice de Cuadros.....	5
ÍNDICE DE FIGURAS.....	5
Resumen.....	7
1. Introducción.....	9
1.1 Los rodolitos.....	9
1.2 Descripción del Área de Estudio.....	10
1.2.1 Aspectos Geológicos y Geográficos.....	10
1.2.2 Aspectos Meteorológicos y Oceanográficos.....	12
1.3 Aspectos históricos de la investigación marina en la Isla del Coco.....	13
1.4 Antecedentes.....	16
1.5 Propósito de la Tesis.....	17
2. OBJETIVOS.....	18
2.1 Objetivo General.....	18
2.2 Objetivos Específicos.....	18
3. Materiales y Métodos.....	18
3.1 Muestreo y Metodología.....	18
3.2 Análisis de datos.....	20
4. RESULTADOS.....	21
4.1 Descripción general de la riqueza y abundancia de especies encontradas en los rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco.....	21
4.2. Descripción de la diversidad de fauna asociada a rodolitos dentro de los grupos más diversos y abundantes encontrados en estas algas: poliquetos, crustáceos, moluscos y equinodermos.....	25
4.2.1 Poliquetos.....	25
4.2.2 Crustáceos.....	25
4.2.3 Moluscos.....	27
4.2.4 Equinodermos.....	29
4.2.5 Otra fauna.....	30
4.2.6 Nuevas especies y nuevos informes para el Parque Nacional Isla del Coco.....	31
4.3 Diversidad de fauna asociada a rodolitos según su estado de agregación.....	31
4.4 Análisis de la similitud de las muestras según cada estado de agregación.....	34
4.5 Efecto de la densidad de rodolitos sobre las biomasas de cada grupo de fauna y sobre las biomasas totales.....	39

4.6 Efecto de la complejidad, tamaño, volumen y peso de los rodolitos en la composición y abundancia de la fauna asociada.....	40
5. Discusión.....	40
5.1 Comparaciones con otros sitios.....	40
5.2 Diversidad y ecología.....	41
5.3 Relación de la fauna con la agregación.....	42
5.4 Relación de la fauna con las variables de complejidad de los rodolitos	44
6. CONCLUSIONES.....	44
7. BIBLIOGRAFÍA.....	45

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Fauna asociada a rodolitos en el Parque Nacional Isla del Coco.....	22
Cuadro 2. Lista preliminar de especies nuevas o nuevos informes de fauna para el Parque Nacional Isla del Coco.....	31
Cuadro 3. Análisis SIMPER, basado en Bray-Curtis que muestra contribución de cada especie al cambio entre los niveles de agregación de rodolitos	37

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución mundial de los lechos de rodolitos. Modificado de Foster (2001) donde el punto señalado con el número 20 corresponde a la Isla del Caño en Costa Rica.....	9
Figura 2. Cantidad de especies por grupo taxonómico, encontradas en rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco.....	24
Figura 3. Abundancia total de organismos por taxón hallados en los rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco.....	24
Figura 4. Riqueza y abundancia de especies dentro de las familias de poliquetos encontradas en rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco.....	26
Figura 5. Abundancia y riqueza de especies de crustáceos de cada orden encontrados en el Parque Nacional Isla del Coco.....	28
Figura 6. Abundancia de individuos por familia de moluscos hallados en rodolitos de Punta Ulloa, Parque Nacional Isla del Coco, abril de 2008.....	29

Figura 7. Abundancia por especie de equinodermos encontrados en rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco.....	30
Figura 8. Promedio y desviaciones estándar de la abundancia de organismos para cada estado de agregación de rodolitos, Parque Nacional Isla del Coco.....	32
Figura 9. Promedio y desviaciones estándar de la abundancia de organismos para cada estado de agregación de rodolitos, Parque Nacional Isla del Coco.....	32
Figura 10. Curvas de rarefacción que relacionan la cantidad de taxones de fauna asociada esperados para un mismo número de individuos entre las tres grados de agregación de rodolitos.....	33
Figura 11. Medianas del índice de Shannon-Wiener para cada una de las tres densidades de rodolitos: I: rodolitos separados, II: rodolitos medianamente agregados, y III: rodolitos agregados, Parque Nacional Isla del Coco.....	34
Figura 12. Análisis de Componentes principales para los datos de abundancia y diversidad de fauna en comparación con las variables densidad y especie de rodolito.....	35
Figura 13. Análisis de Coordenadas principales. Utilizando una forma distinta de medición de la distancia (Bray-Curtis).....	36

RESUMEN

Este estudio tuvo como objetivos evaluar la biodiversidad de la fauna mayor a 500 micras asociada a rodolitos en un lecho en el Parque Nacional Isla del Coco. Además, determinar la influencia de la densidad de rodolitos en la diversidad de fauna que los habita y determinar el efecto de la complejidad, volumen y masa de los rodolitos sobre la diversidad de fauna asociada a estos.

Para esto, fueron recolectados 60 rodolitos en total con su fauna asociada. Veinte eran rodolitos altamente agregados, 20 eran rodolitos medianamente agregados y 20 eran rodolitos poco agregados. En el laboratorio del Centro de Investigaciones en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR) se procesaron las muestras haciendo lavado y un filtrado para obtener de cada rodolito la fauna mayor a 500 micras de tamaño, la cual se separó, se clasificó al taxón menor posible y se registró su abundancia. Se tomó datos de tamaño peso y complejidad de cada rodolito.

La diversidad se evaluó con índices de Shannon-Wiener (H) para cada grado de agregación. La similitud entre las muestras de los diferentes niveles de agregación se evaluó con un Análisis de Componentes Principales y otro de Coordenadas Principales. El efecto de los tres grupos de densidades en la diversidad se evaluó mediante un Análisis de Similitudes (ANOSIM) y la contribución de las especies al cambio con la prueba de SIMPER, en el programa PAST. Se hicieron pruebas de análisis de varianza o de Kruskal-Wallis para determinar el efecto del grado de agregación sobre el número promedio de especies, número de individuos, diversidad y biomasa usando pruebas a posteriori de Tukey o U de Mann-Whitney. Se hicieron correlaciones de Mantel para establecer el efecto de la complejidad de los rodolitos en la composición de especies, riqueza, abundancia y biomasa además de identificar las especies más influenciadas por ambas variables. El efecto del tamaño y la masa del rodolito en la composición de especies se determinó con correlaciones de Pearson.

Se encontró 145 morfoespecies. Poliquetos, artrópodos y moluscos representaron más de un 71% de la riqueza de especies. El taxón más abundante fue el de los crustáceos con un 52,5% de la abundancia total de organismos. Poliquetos, equinodermos y moluscos aportaron 14,38%, 12,7% y 9,5% respectivamente a la abundancia. En el estudio se encontró cinco especies nuevas, dos de tanaidáceos y tres de crustáceos así como varios nuevos informes de especies para la Isla del Coco. Muchos de los organismos encontrados correspondían a estadios juveniles y muchos contenían huevos. En promedio, los rodolitos

medianamente agregados fueron los más diversos y además también tuvieron los promedios más altos en abundancia de taxones y abundancia total de organismos. La similitud de fauna es mayor entre los rodolitos del estado más agregado, los rodolitos alejados presentan mayor variación en su fauna de un rodolito al otro.

Los rodolitos medianamente densos presentaron mayor promedio de biomasa total de fauna, y los rodolitos poco agregados mostraron la menor biomasa. Hay más abundancia de organismos en rodolitos más complejos. Sin embargo, la complejidad del rodolito no tiene un efecto significativo en el número de especies o en la biomasa total de organismos. Un mayor tamaño y masa de los rodolitos favorecen una mayor cantidad de taxones y de organismos.

A niveles de agregación intermedia de rodolitos los valores de biomasa total, riqueza, abundancia total, variabilidad poblacional y biodiversidad fueron mayores. Además, hay un cambio en composición de la fauna que sigue un gradiente de los rodolitos más dispersos a los más agregados, representado ambos extremos ensamblajes faunísticos diferentes.

Además de servir como refugio y sitio de crecimiento, los rodolitos sirven como sitios de reproducción para muchas de las especies encontradas. Los rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco presentan valores especialmente altos de diversidad en comparación con lechos de rodolitos estudiados en otros países. Esto evidencia que son un hábitat poco alterado por el ser humano y puede ser usado como referencia de un hábitat prístino para investigaciones futuras.

1. Introducción

1.1. Los rodolitos

Los rodolitos son agregados nodulares independientes de algas rojas coralinales no geniculadas (que carecen de uniones sin calcificar) con un relativo lento crecimiento. Algunos autores consideran a los rodolitos (“maerl” en inglés; palabra de origen bretón, que designa los fondos de coralillo y entre estos los rodolitos (Vilas-Paz *et al.* 2005)), como una de las cuatro grandes comunidades bénticas dominadas por macrófitos (Foster 2001). Otros científicos diferencian entre maerl y rodolitos, los primeros, definidos como formaciones con pequeños talos ramificados y los segundos, talos más grandes y redondeados (Bosence 1985, Foster 2001). En adelante, se hará referencia a ambos tipos de formaciones como rodolitos. Este tipo de formaciones algales suele formar lechos de cierta extensión; pueden formarse por la germinación de esporas de algas (de una o más de una especie en un mismo lecho) o por fraccionamiento y posterior crecimiento de los fragmentos (Bosence 1985, Piller & Rasser 1996).

Los rodolitos son abundantes y se encuentran distribuidos ampliamente (Fig. 1), Su distribución parece estar relacionada, al menos en parte, con la cantidad de luz disponible y la mecánica de fluidos en su ambiente circundante. Las mayores agregaciones suelen encontrarse en sitios con suficiente luz y con un movimiento del agua tal que evite la sedimentación; pero no tan fuerte como para evitar cierta estabilidad en el crecimiento de estas algas (Steller & Foster 1995).

Figura 1. Distribución mundial de los lechos de rodolitos. Modificado de Foster (2001) donde el punto señalado con el número 20 corresponde a la Isla del Caño en Costa Rica, y el punto 30 corresponde a la Isla del Coco.

Las algas que forman lechos de rodolitos son consideradas como modificadores de hábitat o especies “bioingenieras”, al proveer un hábitat tridimensional apropiado para gran cantidad de especies. Los rodolitos vivos mantienen comunidades de mayor riqueza que los rodolitos muertos y que fondos arenosos o de grava con tamaños similares de grano (De Grave 1999, Steller *et al.* 2003, Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez 2004). Entre los organismos que se han hallado en los lechos de rodolitos se cuentan protistas (incluidas otras algas), esponjas, anémonas, nemertinos, sipuncúlidos, moluscos, poliquetos, crustáceos, braquiópodos, briozoos, ascidias y equinodermos (De Grave & Whitaker 1999, James 2000, Steller *et al.* 2003, Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez 2004, Konar *et al.* 2006); incluso, se han hallado corales de vida libre (Glynn 1974, Scoffin *et al.* 1985, Reyes-Bonilla 1997). Algunas observaciones sugieren un importante papel de estas algas como sitio de reclutamiento para varias especies de invertebrados (Riosmena-Rodríguez & Medina-López 2011). Atabey (1998) realizó un estudio en donde comparó las distintas conformaciones de las especies de rodolitos con las características físicas y biológicas asociadas en el Mar de Mármara, Turquía, planteando ya algunas relaciones entre dichas características y la diversidad de organismos asociados a estos lechos de algas. Steller y colaboradores (2003), adicionalmente, encontraron diferencias significativas en las comunidades faunísticas asociadas a rodolitos entre lechos de rodolitos con y sin disturbios causados por la actividad humana, lo cual hace notar la fragilidad de estos ecosistemas.

Junto con algunos protistas, moluscos y briozoos, los rodolitos forman un componente muy importante del ecosistema marino, como sumideros de carbono en forma de carbonato (Tsuyi 1993, Gherardi 2004). Estos organismos han formado parte del ciclo del carbono por millones de años, como se constata en el registro fósil, así que tienen también importancia en la interpretación paleoambiental (Brandano *et al.* 2005, Eros *et al.* 2006). Además, las tasas de crecimiento de algunas especies estudiadas son bajas (menos de un milímetro por año) y parecen ser muy longevos, algunos con edades calculadas de más de cien años. Lo anterior, aunado a su manera de crecimiento en forma de bandas hace de los rodolitos importantes archivos documentales de las condiciones oceanográficas y climatológicas en periodos relativamente largos (Frantz & Kashgharian 2000).

1.2 Descripción del Área de Estudio

1.2.1 Aspectos Geológicos y Geográficos

La Isla del Coco es una isla oceánica de origen volcánico y se ubica aproximadamente a 500 km al sur-suroeste de la costa pacífica de Costa Rica (5°30'N y

87°01'-87°06'O) y es la única zona emergida de la Cordillera Volcánica Asísmica de Coco (cordillera más larga de Costa Rica, con 700 km de extensión en aguas territoriales de Costa Rica), la cual consiste en su mayoría de volcanes extintos sumergidos (Lizano 2001, Cortés 2008, Alvarado 2009). La Isla está inmersa en la Placa de Cocos (Lizano 2008). Se considera a esta isla como una traza del punto caliente de las Galápagos, con origen en el Mioceno Medio (10 a 15 millones de años), sin embargo, otros autores proponen que la isla en sí es producto de un vulcanismo local (Plio-Pleistoceno Inferior) que no se relaciona directamente ni contemporáneamente con el vulcanismo que dio origen a la Cordillera Volcánica Asísmica de Coco (Alvarado 2009). Las rocas que forman la isla son principalmente lavas y rocas piroclásticas: traquita, basaltos alcalinos con olivino y hornblenda en menor cantidad (Chubb 1933, Castillo *et al.* 1988, Alvarado 2009). Una sinopsis de la historia geológica de la isla puede consultarse en Castillo *et al.* (1988).

En la bahía Wafer se encuentran las zonas de playa arenosa mejor desarrolladas de la isla (este tipo de zonas son escasas en la isla), la bahía Chatham posee playas de arenas y rocas y la en la bahía Yglesias las playas son principalmente de bloques y cantos. Sin embargo, gran parte del borde litoral está constituido por altos acantilados de perfil casi vertical de roca volcánica formados gracias a la disyunción columnar de las coladas de lava. También contribuye a lo anterior la presencia de aguas relativamente profundas cerca de los acantilados juveniles (Alvarado 2009). Lizano (2001) realiza un mapeo batimétrico detallado de la Isla del Coco, donde se evidencia una plataforma insular que termina en bordes casi verticales. La batimetría es irregular, presentando montañas submarinas que emergen desde los 3000 m de profundidad. La dorsal a la que pertenece la isla se origina en las Islas Galápagos de Ecuador y se proyecta hasta la península de Osa en Costa Rica. La dorsal Carnegie que se proyecta hacia la costa de Ecuador desde las islas Galápagos encierra una cuenca batimétrica interna: Galápagos-Cocos-Malpelo.

La parte emergida del parque tiene una superficie que comprende 24 km², mientras que el área marina protegida es de 1997 km², siendo el parque nacional más extenso de Costa Rica. La isla mide 4.4 x 7.6 km, y la altura máxima es el cerro Yglesias con 575.5 metros de altitud sobre el nivel del mar. La precipitación anual es de 5000 a 7000 mm, que es muy alta especialmente en comparación con otras islas oceánicas del Pacífico Tropical Oriental (Cortés, 2008).

1.2.2 Aspectos Meteorológicos y Oceanográficos de la Isla del Coco

Según los datos del Instituto Meteorológico Nacional (IMN), la Isla del Coco presenta una precipitación anual de unos 7000 mm. Sin embargo, los datos históricos del clima en la Isla son muy dispersos y muchos son reportes de cortas expediciones, como la de Protti (en Alvarado-Calvo *et al.* 1964) quien hizo una de las primeras recopilaciones de observaciones y datos ocasionales recolectados en expediciones de oportunidad, clasificando el clima de la Isla como tipo tropical lluvioso según la clasificación de Koeppen, con una temperatura media de 25 °C, sin una época seca muy definida. La isla tiene una estación lluviosa (con su pico en septiembre y octubre) y una más seca. Los vientos predominantes provienen del suroeste entre junio y noviembre, y soplan del norte y el este el resto del año (Alfaro 2008)

El análisis meteorológico más completo a la fecha es el realizado por Alfaro (2008) basado en los registros de las estaciones que funcionaron en la Isla del Coco hasta el año 2005 (año en que cesaron los registros). Según este análisis, la máxima precipitación en la isla se presenta entre mayo y octubre, y las lluvias se dan principalmente durante las horas de la tarde. Además el primer trimestre del año es de mayor temperatura superficial del aire, mayor radiación total, menor humedad relativa y menor velocidad del viento, y estas variables se acentuaron cerca del mediodía durante el periodo de ese estudio.

La dinámica de aguas en la región se relaciona con los vientos que atraviesan a lo largo de los pasos topográficos de Tehuantepec al sur de México, el Golfo de Papagayo en el Pacífico norte de Costa Rica, y el Golfo de Panamá. Es importante mencionar que la Isla del Coco está situada en un punto por el cual la Zona o Frente de Convergencia Intertropical pasa en su oscilación migratoria Norte-Sur-Norte. Se han identificado desde los satélites rasgos dinámicos propios, como remolinos de mesoescala y ondas atrapadas, que son importantes en el transporte de masas, calor, organismos y nutrientes. Algunos de estos están ligados a la intermitencia de los vientos a través de las depresiones topográficas y a la divergencia de la Contracorriente Ecuatorial Norte (CCEN) cuando esta alcanza las costas Centroamericanas (Müller-Karger 2000, Lizano 2008). El patrón de las corrientes marinas superficiales durante el primer trimestre del año es diferente al resto del año. La CCEN no alcanza la isla en esta época, formándose más bien una un giro anticiclónico centrado alrededor de la Isla del Coco. Durante esta época un flujo de nutrientes alcanza la isla desde el afloramiento frente al Golfo de Papagayo (Lizano 2008). Lizano (2008) ha estudiado los parámetros físico-químicos en las aguas de la Isla del Coco, sus estudios muestran los promedios anuales y las variaciones estacionales en los

mismos. Los promedios anuales son: salinidad 32,93 ups, temperatura 27,67 °C, oxígeno disuelto 4,67 ml/L, silicatos 2,0 $\mu\text{mol/kg}$, nitratos 4,5 $\mu\text{mol/kg}$ y fosfatos 0,33 $\mu\text{mol/kg}$. Las variaciones estacionales se notan principalmente en los datos de temperatura. Según los datos de Lizano (2008), el segundo trimestre es el más cálido en promedio (28,44 °C), con menor cantidad de nitratos y fosfatos (0,4 y 0,17 $\mu\text{mol/kg}$ respectivamente).

1.3 Aspectos históricos de la investigación marina en la Isla del Coco

La literatura disponible indica que la Isla del Coco fue descubierta por el navegante español Joan Cabeças en 1526. No se conoce evidencia arqueológica que indique que esta isla haya sido alguna vez ocupada por grupo indígena alguno, sin embargo, existen pruebas del uso de esta isla como sitio de paso por varios navegantes castellanos e ingleses que se aventuraban a circunvalar las costas americanas. Aparece por primera vez en mapas en 1542 en el mapa llamado “de Enrique II” con el nombre de “Ysle de Coques”. Sin embargo, en otros mapas de principios del siglo XVI, el cosmógrafo flamenco Gerard Mercator ubica a la Isla de manera correcta pero bajo el nombre de Santa Cruz (Arias-Sánchez 1993, Rodríguez 2002, Cortés 2008). La historia de las expediciones científicas en la Isla del Coco ha sido bien documentada por Cortés (2008). En este documento se resumen las expediciones tanto de exploración como las científicas, conocidas para la Isla del Coco. Estas datan de 1697, aún antes de la existencia formal del estado costarricense (en 1869 Costa Rica declaró su soberanía sobre la Isla). Dicha historia de investigaciones en la isla puede dividirse en siete fases (Cortés 2008). Una primera etapa principalmente de exploración geográfica y comercial. En esta primera fase, la primera expedición a la isla se realizó en 1697 a cargo de William Dampier, un pirata y cronista británico. Luego a finales del siglo XVIII fueron realizadas un par de expediciones por parte de balleneros y militares ingleses que incluían la exploración geográfica (las primeras coordenadas de la isla y descripción de su vegetación y fauna). En 1836 el almirante y científico Edgard Belcher se encarga de una expedición en la cual se realizan las primeras colecciones de organismos de la isla, también realizan descripciones de flora y fauna.

En una segunda fase se dan las primeras expediciones con finalidades principalmente científicas, se llevan a cabo hacia finales del siglo XIX y principios del siglo XX (1888-1905), la primera con Alexander Agassiz del Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard. Se conoce de esta expedición solo la mención de dos especies marinas, dos moluscos que aparecen en la lista de nuevas especies de moluscos de Galápagos e Isla del Coco elaborada por Dall (Cortés 2008) en 1900. La siguiente

expedición de Agassiz (en 1891) a bordo del *Albatros* arrojaría muchos más datos sobre la biodiversidad marina de la isla. Ellos muestrearon 15 estaciones ubicadas alrededor de la isla; contando con datos de dragados y arrastres, así como sondeos hidrográficos, temperatura superficial y del fondo. Dicha expedición culminó en la descripción de nuevas especies que incluían braquiópodos, crustáceos, equinodermos, corales y la única publicación existente sobre esponjas del Pacífico (Cortés 2008).

A principios de 1898 se realizó la primera expedición costarricense a la isla y estuvo a cargo del Instituto Físico Geográfico Nacional de Costa Rica, fue dirigida por Henri Pittier, director del Instituto, también participó Anastasio Alfaro, del Museo Nacional de Costa Rica y se publicó sobre las aves y mamíferos de la Isla. En 1905 el gobierno de Costa Rica financia una expedición por primera vez con equipo de buceo con escafandra a bordo del vapor *Turrialba*, propiedad de la marina costarricense, con el fin de buscar el legendario tesoro de la isla y explorar su mundo submarino. La siguiente fase, mencionada por Cortés (2008) se da entre 1924 y 1938, con muchas visitas a la Isla por parte de importantes naturalistas de la época y en donde se publican trabajos sobre estrellas de mar, sifonóforos, corales y otros celenterados, cefalópodos y otros moluscos, crustáceos, hongos terrestres, aves, algas y foraminíferos. De esta fase tan prolífica se continúa analizando y generando publicaciones sobre los especímenes recolectados. La siguiente fase entre 1940-1950 tuvo pocas expediciones y coincide con momentos históricos tensos a nivel internacional que se manifiestan finalmente con la Segunda Guerra Mundial, de esas expediciones no se tiene información publicada. Una quinta fase entre 1952-1973 produce publicaciones sobre peces venenosos de Galápagos e Isla del Coco, además de recolectas de corales y otros. En 1963, Leo Hertlein publica una síntesis del estado del conocimiento de los organismos marinos de la Isla del Coco hasta esa fecha, e indican la presencia de 319 especies marinas. También de esa fase están los trabajos de Gerald J. Bakus sobre distribución de organismos en la zona entremarea y submareal somera otro sobre toxicidad de esponjas de la Isla, y otro de William Bussing (Universidad de Costa Rica) quien describió especies de peces de la isla recolectadas durante esa expedición (Cortés 2008).

En una sexta fase (entre 1983 y 2004), se realizaron viajes de recolección (de 1983-1989) malacológica a la Isla del Coco, en la goleta *Victoria af Carlstat*, se publicaron 50 artículos de esta expedición lo que aumentó significativamente la cantidad de especies de moluscos reportados para la isla, así como nuevos registros y especies nuevas. También correspondiente a esta fase, se tiene una expedición con fines de recolección de organismos para investigación farmacéutica alrededor de Galápagos e Isla del Coco. En 1987 y en

1990 el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales en Panamá visita la isla y publican artículos sobre la distribución de equinodermos en el Pacífico Oriental. En 1993, Ginger Garrison del Servicio Geológico de Estados Unidos empieza un estudio de los peces de la isla que da como resultado la publicación, en el 2000, de una guía ilustrada de peces (con segunda edición en 2005) (Garrison 2005). A principios de la década de 1990, Alejandro Acevedo Gutiérrez inicia sus estudios sobre delfines en la Isla del Coco, publica también sobre otros mamíferos observados en la Isla del Coco, como el lobo marino de las Galápagos, *Zalophius wolfeabaeki*, el delfín nariz de botella *Tursiops truncatus* (con datos sobre el comportamiento, incluyendo su interacción con los tiburones), el ballenato de Cuvier *Ziphius cavirostris*, la orca común *Orcinus orca*, la ballena jorobada *Megaptera novaengliae*, y la falsa orca *Pseudorca crassidens* (Acevedo-Gutiérrez 1996). En 2001, S. Waterman filmó tres eventos de apareamiento de tiburones de aleta punta blanca, *Triaenodon obesus*. Durante esta fase también se dio el estudio de los arrecifes coralinos por parte de Jorge Cortés y Héctor Guzmán en la expedición durante el 2002 y la expedición del *Proteus* durante 2006. Destaca también, la investigación sobre el impacto de El Niño-Oscilación Sureña en los arrecifes de coral de la isla, esto gracias a los trabajos de largo plazo que han sido realizados por Cortés y Guzmán (Garzón-Ferreira *et al.* 2002, Guzmán & Cortés 2007). Estas expediciones son la antesala para una nueva fase de investigaciones marinas en la Isla del Coco, en donde el Centro de Investigación en Ciencias Marinas y Limnología de la Universidad de Costa Rica (CIMAR) con apoyo del gobierno de Francia (Fondo Francés para el Ambiente Mundial) inician en 2007 una serie de investigaciones que a la fecha han producido muchas publicaciones nuevas entre artículos científicos de fondo y libros sobre la biodiversidad del sitio. Entre estas iniciativas destaca el proyecto de biodiversidad marina de la Isla del Coco, a cargo del Dr. Jorge Cortés. En los trabajos sobre fauna se pueden destacar los siguientes: Wicksten y Vargas (2001) describen una nueva especie de camarón, *Thor cocoensis*, Thoma, Heard & Vargas (2005) describieron una nueva especie de pinnotérido *Parapinnixa cortesi*. Suárez-Morales y Morales-Ramírez (2009) describen dos nuevas especies de copépodos monstrílidos. Alvarado y Cortés (2004) indican la presencia de 56 especies de equinodermos en la Isla del Coco. Dean *et al.* (en prensa) reportan 106 especies de poliquetos y 11 sipuncúlidos (Dean *et al.* 2010), para los fondos rocosos y parte de los sedimentos marinos de este Parque Nacional. Fernández (2008) identifica varias especies de macroalgas de la Isla del Coco, como parte de estas expediciones, además reporta que

en algunos sitios de la isla se observan mantos de algas del tipo rodolitos cubriendo varias hectáreas de sustrato.

En este sentido, pese a que la fauna de la isla se ha estudiado en fondos rocosos, coralinos y se ha empezado la exploración de los fondos sedimentarios; no se ha estudiado con detalle en la Isla del Coco las comunidades de fauna asociada a la flora marina; siendo este el caso de los lechos de rodolitos en esta Área de Conservación.

1.4 Antecedentes

En América, los estudios más elaborados sobre rodolitos y su fauna asociada se han realizado en el Pacífico de Norteamérica y en Brasil (Steller *et al.* 2003, Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez 2004, Konar *et al.* 2006, Amado-Filho *et al.* 2007, Figueredo *et al.* 2007, Riul *et al.* 2009).

En Costa Rica, y en general en Centro América, no se han publicado trabajos relacionados con especies formadoras de rodolitos aparte de trabajos florísticos realizados por Dawson (1961, 1962) y la mención que hacen Cortés & Jiménez (2003) sobre la presencia de rodolitos en Bahía Culebra e Isla del Caño. Gracias a exploraciones y muestreos posteriores (2006) efectuados por investigadores CIMAR de la Universidad de Costa Rica, hoy se cuenta con información sobre las localidades donde hay rodolitos en el Pacífico costarricense. Se han hallado rodolitos en varios sitios de Guanacaste: Isla Murciélagos, Parque Nacional Marino las Baulas, San Juanillo, Bahía Culebra, la Reserva Biológica Isla del Caño y en el Área de Conservación Marina Isla del Coco. Los lechos de rodolitos en la Isla del Coco fueron reportados por Fernández (2008) y constituyen el lecho de rodolitos más grande observado hasta ahora en el país (J. Cortés com. pers.). Se han recolectado muestras de los mismos y su fauna asociada, y se han hecho algunas observaciones muy preliminares sobre estos ecosistemas que no han sido aún analizadas (J. Cortés com. pers.).

La biodiversidad marina de la Isla del Coco ha sido relativamente bien estudiada, ya sea por trabajos realizados específicamente sobre este lugar, o como parte de estudios más amplios que han tomado en cuenta el componente faunístico presente en la isla (Cortés 2008). De particular interés, son las investigaciones realizadas sobre la biodiversidad de arrecifes coralinos, moluscos y crustáceos (Vargas & Cortés 1997, Cortés & Guzmán 1998). Sin embargo, no existen investigaciones publicadas sobre fauna asociada a rodolitos en la Isla del Coco o cualquier otro sitio de Costa Rica y Centro América.

1.5 Propósito de la Tesis

Existen en Costa Rica lechos de rodolitos, los cuales han sido poco estudiados. Es conocida la importancia de estos lechos como hábitat para gran diversidad de organismos marinos, por el hecho de ser secuestradores de carbono y por la gran utilidad que poseen al ser fuente de información histórica sobre los cambios climáticos (Frantz & Kashgharian 2000, Gherardi 2004). También se sabe de su sensibilidad a las perturbaciones provocadas por el ser humano. De lo anterior se deduce que es de suma importancia avanzar en el conocimiento de estas comunidades en el país.

Costa Rica es un país con grandes presiones por el uso de los recursos, incluyendo los recursos marinos. Dichas presiones provienen tanto de las actividades cotidianas de los habitantes, como de las actividades agrícolas e industriales, sobre todo de la industria turística, con gran auge en los últimos 10 años. Estas presiones y otros aspectos socio-económicos se encuentran relacionados con un estilo de desarrollo desordenado y que muchas veces no toma en cuenta la fragilidad de los ecosistemas. En este modelo desordenado está implicado el aparato estatal, concretamente las instituciones públicas encargadas de velar por la sostenibilidad ambiental. Con la excusa del desconocimiento de las susceptibilidades de un ecosistema específico, estas instituciones otorgan permisos de explotación, construcción y otros que crean conflicto con el ambiente al provocar la degradación de los ecosistemas y la pérdida, muchas veces irreparable, de los recursos. Ante este panorama, las universidades tienen un papel preponderante que cumplir para con la sociedad y la vida en la tierra; deben así producir investigación que ayude a entender mejor esas susceptibilidades y la aplicación de ese conocimiento a la conservación (Sibaja-Cordero 2008, Wehrtmann & Nielsen-Muñoz 2009, Cortés *et. al.* 2010)

Por todo lo anterior, el propósito de este trabajo fue generar más conocimiento sobre un ecosistema de suma importancia y del que sabemos poco en el país, los lechos de rodolitos. El enfoque principal consistió en dar a conocer algunos aspectos ecológicos relacionados con la fauna que forma parte de su estructura. Este conocimiento aportará bases para que se continúen posteriormente otras investigaciones que ayuden a entender mejor el funcionamiento, la fragilidad y las posibilidades de sostenibilidad de los lechos de rodolitos de Costa Rica. El hecho que la Isla del Coco sea una zona protegida y aislada de la influencia antropogénica hace, que el estudio de los lechos de rodolitos de esta localidad, genere un estado base con el cual se puede comparar a futuro la presencia o no de degradación en comunidades similares en aguas continentales del Pacífico Tropical Este.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo General

Describir la diversidad de la macrofauna asociada a rodolitos y su relación con algunos factores biológicos determinantes de esa diversidad en el Parque Nacional Isla del Coco.

2.2 Objetivos Específicos

- Evaluar la biodiversidad de la fauna mayor a 500 micras asociada a rodolitos en un lecho en el Parque Nacional Isla del Coco.
- Determinar la influencia de la densidad de rodolitos en la diversidad de fauna que los habita.
- Determinar el efecto de la complejidad, tamaño y masa de los rodolitos sobre la diversidad de macrofauna asociados.

3. Materiales y Métodos

3.1 Muestreo y Metodología

Esta tesis fue parte del proyecto Biodiversidad Marina de la Isla del Coco, a cargo del Dr. Jorge Cortés. La toma de muestras fue realizada como parte de la expedición CIMAR-COCO II en abril de 2008. El muestreo consistió en la obtención mediante buceo SCUBA de muestras de rodolitos completas con su macrofauna asociada en el sitio denominado “Rodolitos” del lado noreste del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica (coordenadas 5°30'-5°34' N y 87°01'-87°06' W), un lecho de rodolitos que se encuentra a una profundidad relativamente constante de 20 m. Se tomaron 20 réplicas para cada una de tres densidades diferentes: 1) Rodolitos aislados (distancia media entre un rodolito y otro fue de 17,3 cm; 2) Rodolitos medianamente agrupados (con una distancia media entre rodolitos de 11,7 cm) y 3) Rodolitos totalmente agrupados (separación de 0 cm entre sí). Las muestras fueron colocadas individualmente en bolsas plásticas durante el buceo, luego fijadas con formalina al 10% en agua de mar, teñidas con rojo de Bengala en la embarcación y transportadas al laboratorio del CIMAR, en la Universidad de Costa Rica para su procesamiento.

En el laboratorio, los rodolitos fueron lavados con agua uno por uno con una manguera de presión moderada para separar la fauna contenida en cada rodolito, esto se hizo sobre un tamiz de 500 μ m. La fauna contenida en el tamiz se recogió y se guardó en alcohol al 70% en frascos de vidrio rotulados con el código del grado de agregación más

un código individual, en número romano I, II o III el estado de agregación, (siendo I si el rodolito estaba solitario, II si el rodolito provenía de un sitio con rodolitos cerca pero no conectados entre sí o III, si el rodolito provenía de un lecho de rodolitos que estaban uno a la par del otro, conectados entre sí) y en número arábigo 1,2,3, etc., para identificar la fauna proveniente de cada rodolito individualmente. También se guardó la meiofauna (fauna entre 500 y 63 micras) en el Laboratorio de Corales del CIMAR, para su estudio a futuro.

Posterior al lavado, cada rodolito fue fotografiado y se guardó en una bolsa plástica individual junto con un código para el grado de agregación y un número consecutivo, de tal forma que se tenía el mismo código para el rodolito y su fauna asociada. Luego se procedió a secar y pesar cada rodolito en una balanza granataria digital y también se midieron tres diámetros principales de cada rodolito para obtener una estimación aproximada del volumen y de su esfericidad, esto para describirlos y asociar dichas variables a la fauna encontrada. Posteriormente, se efectuó un corte a la mitad de cada rodolito utilizando una sierra de rocas. También se realizaron cortes adicionales de secciones de las distintas morfoespecies de rodolitos que fueron enviadas a Rafael Riosmena y Cindy Fernández de la UNAM para la identificación de las especies de algas que estaban formando los rodolitos de esta investigación.

Con una de las mitades y mediante un escáner Acer 3300v, se hicieron imágenes digitales de cada rodolito. Cada imagen fue digitalizada junto a un patrón de 20 mm medido con un vernier con incertidumbre de 0.05 mm que sirvió para calibrar las imágenes. Cada una de las imágenes digitales fue nombrada con el código correspondiente del rodolito. Se utilizó el programa UTHSCSA Image Tool (desarrollado por: University of Texas Health Science Center, San Antonio, Texas, disponible en Internet en <ftp://maxrad6.uthscsa.edu>) para determinar el área y perímetro de cada corte de rodolito, esto se hizo trazando un polígono a lo largo de toda la orilla del corte incluyendo todas las grietas y cavidades. Luego del trazo el programa devuelve el perímetro y el área del corte. La complejidad de cada rodolito se estimó dividiendo el perímetro obtenido con el programa entre el perímetro de un círculo de igual área que la del corte, y es una estimación análoga al índice de desarrollo de la orilla en lagos (Welch 1948). Para la fauna contenida dentro del rodolito (fauna excavadora o que quedó atrapada) se debió disolvió o rompió la otra mitad del rodolito para extraer los especímenes

Mediante el uso de estereoscopios se realizó la identificación de la fauna asociada a los rodolitos hasta el menor grado taxonómico posible. Inicialmente se realizó una

separación a nivel superior en poliquetos, crustáceos, equinodermos, y otra fauna (que incluía moluscos, gusanos planos, medusas, foraminíferos, hidrozoos, picnogónidos, ácaros, briozoos, entre otros). Posteriormente se realizó la identificación de cada uno de esos grupos por aparte. Algunos especímenes fueron enviados a expertos para su identificación. En otros casos a falta de lograrse un contacto o por falta de la existencia de un experto, algunos especímenes fueron catalogados como morfoespecies a las que se les asignaron códigos de letras (sp. 1, sp. 2, sp. 3) en caso de conocerse la familia o género, o como especie indeterminada después del grado taxonómico menor que se pudo lograr con ellos. Los organismos en grupos taxonómicos grandes (poliquetos, crustáceos, equinodermos, moluscos y otra fauna), de cada rodolito, fueron colocados en una balanza analítica para calcular la biomasa (peso húmedo) de los mismos.

3.2 Análisis de datos

Para evaluar la biodiversidad total, se elaboró una lista de las especies encontradas y un índice de diversidad de Shanon-Wiener (H) para cada grado de agregación de los rodolitos con límites de confianza obtenidos mediante Jackknife (Krebs 1999). Además, se hicieron curvas de rarefacción para cada nivel de agregación con los respectivos límites de confianza (Krebs 1999).

Una exploración preliminar de la similitud de las muestras de los diferentes niveles de agregación se realizó mediante Análisis de Componentes Principales y otro de Coordenadas Principales con Bray-Curtis. El efecto de los tres grupos de agregación en la biodiversidad de macrofauna, se evaluó mediante un Análisis de Similitudes (ANOSIM) y la contribución de las especies al cambio con la prueba de SIMPER (porcentajes de similitud), ambas con el índice de Bray-Curtis en el programa PAST (Harper *et al.* 2001).

Se hicieron pruebas de normalidad y homoscedasticidad a los datos para posteriormente realizar pruebas de análisis de varianza o Kruskal-Wallis con el objetivo de determinar si el grado de agregación de los rodolitos tenía un efecto sobre el número promedio de especies, número promedio de individuos, diversidad y biomasa (Quinn & Keough 2002). En dichos análisis se usaron pruebas a posteriori de Tukey o U de Mann-Whitney (Harper *et al.* 2001).

Finalmente, utilizando el programa PAST se hizo correlaciones de Mantel para establecer el efecto de la complejidad de los rodolitos en la composición de especies, riqueza, abundancia y biomasa además de identificar las especies más influenciadas por

dichas variables. Para evaluar el efecto del tamaño y la masa del rodolito en la composición de especies de los rodolitos se elaboraron correlaciones de Pearson.

Los datos fueron transformados por logaritmo cuando los supuestos de las pruebas estadísticas empleadas, así lo indicaron.

4. RESULTADOS

4.1 Descripción general de la riqueza y abundancia de especies encontradas en los rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco

Se encontraron 145 taxones (en adelante especies) de fauna pertenecientes a 12 filos, habitando en los 60 rodolitos muestreados. Las especies que habitan estos rodolitos comprenden un amplio espectro filogenético, pues incluyen desde protozoarios foraminíferos hasta cordados (ascidias y peces) (Cuadro 1). A nivel de filo, la mayor riqueza de especies correspondió a poliquetos, artrópodos (crustáceos) y moluscos, con 38, 37 y 29 especies respectivamente, tales grupos aportaron más de un 71% de la riqueza de especies (Fig. 2). Los crustáceos presentaron el mayor promedio de especies por cada rodolito con (promedio \pm desviación estándar) $10,35 \pm 4,41$ especies, mientras que poliquetos tuvieron $4,77 \pm 3,39$ y moluscos $4,05 \pm 3,36$ especies por cada rodolito. Un total de 5490 organismos se extrajeron de los rodolitos. El taxón más abundante fue el de los crustáceos con 52,5% de la abundancia total de organismos. Poliquetos, equinodermos y moluscos aportaron 14,4%, 12,7% y 9,5% respectivamente a la abundancia. Estos cuatro grupos representan el 89% de la abundancia de organismos en los rodolitos, mientras que el restante 11% corresponde a otros taxones (Fig. 3).

Los rodolitos mostraron una pequeña cantidad de especies que fueron muy abundantes, por ejemplo el poliqueto *Ceratonereis singularis* Treadwell, 1929; tres especies de anfípodos gamaroideos no identificados, los tanaidáceos *Leptochelia* sp., *Pseudotanais* sp., *Apseudomorpha* sp. y la ofiura *Ophiactis savigny* (Müller & Troschel, 1842). Estas especies conforman un 52% de la abundancia total de fauna en los rodolitos. En contraste, el 32,8 % de las 145 especies contaron con seis o menos individuos en los 60 rodolitos analizados.

Cuadro 1. Fauna asociada a rodolitos en el Parque Nacional Isla del Coco

número	Filo/subfilo	Clase	Orden	Superfamilia o Familia	Género	Especie
1	Retaria	Foraminifera	indet.	indet.	indet.	indet. 1
2	Retaria	Foraminifera	indet.	indet.	indet.	indet. 2
3	Retaria	Foraminifera	indet.	indet.	indet.	indet. 3
4	Retaria	Foraminifera	indet.	indet.	indet.	indet. 4
5	Retaria	Foraminifera	indet.	indet.	indet.	indet. 5
6	Porifera	Demospongiae	indet.	indet.	indet.	indet. 1
7	Porifera	Demospongiae	indet.	indet.	indet.	indet. 2
8	Cnidaria	Hydrozoa	Hydroida	indet.	indet.	indet. 1
9	Cnidaria	Hydrozoa	Hydroida	indet.	indet.	indet. 2
10	Cnidaria	Hydrozoa	Hydroida	indet.	indet.	indet. 3
11	Cnidaria	Hydrozoa	Hydroida	indet.	indet.	indet. 4
12	Cnidaria	Hydrozoa	Hydroida	indet.	indet.	indet. 5
13	Cnidaria	Anthozoa	Actiniaria	indet.	indet.	indet. 1
14	Cnidaria	Anthozoa	Actiniaria	indet.	indet.	indet. 2
15	Cnidaria	Anthozoa	Actiniaria	indet.	indet.	indet. 3
16	Cnidaria	Anthozoa	Actiniaria	indet.	indet.	indet. 4
17	Platyhelminthes	Turbellaria	Polycladida	indet.	indet.	indet.
18	Nematoda	indet.	indet.	indet.	indet.	indet.
19	Nemertea	indet.	indet.	indet.	indet.	indet. 1
20	Nemertea	indet.	indet.	indet.	indet.	indet. 2
21	Annelida	Polychaeta	Scolecida	Capitellidae	<i>Notomastus</i>	<i>lineatus</i>
22	Annelida	Polychaeta	Amphinomida	Amphinomidae	<i>Notopygos</i>	<i>ornata</i>
23	Annelida	Polychaeta	Eunicida	Dorvilleidae	<i>Dorvillea</i>	<i>cerasina</i>
24	Annelida	Polychaeta	Eunicida	Eunicidae	<i>Nematonereis</i>	<i>unicornis</i>
25	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Hesionidae	<i>Hesione</i>	cf. <i>intertexta</i>
26	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Hesionidae	<i>Hesione</i>	<i>panamena</i>
27	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Hesionidae	<i>Psamathoe</i>	<i>ancuda</i>
28	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Nereididae	<i>Ceratonereis</i>	<i>singularis</i>
29	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Exogone</i>	<i>breviantennata</i>
30	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Amblyosyllis</i>	<i>granosa</i>
31	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Syllis</i>	<i>valida</i>
32	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Syllis</i>	sp.
33	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Syllis</i>	<i>variegata</i>
34	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Syllis</i>	<i>hyalina</i>
35	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Trypanosyllis</i>	<i>taeniaformis</i>
36	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Odontosyllis</i>	<i>fulgurans dolorens</i>
37	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Whetsteidesyllis</i>	<i>heterocirrata</i>
38	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Pionosyllis</i>	sp.
39	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Syllidae	<i>Paraehlersia</i>	<i>articulata</i>
40	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Eteone</i>	<i>pacifica</i>
41	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Sige</i>	<i>bifoliata</i>
42	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Eteone</i>	<i>brevidentata</i>
43	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Phyllodoce</i>	<i>madeirensis</i>
44	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Phyllodoce</i>	<i>medipapillata</i>
45	Annelida	Polychaeta	Phyllodocida	Phyllodocidae	<i>Nereiphylla</i>	<i>castanea</i>
46	Annelida	Polychaeta	Spionida	Chaetopteridae	<i>Mesochaetopterus</i>	<i>minutus</i>
47	Annelida	Polychaeta	Spionida	Cirratulidae	indet.	sp.
48	Annelida	Polychaeta	Spionida	Megalonidae	<i>Magelona</i>	<i>californica</i>
49	Annelida	Polychaeta	Spionida	Polynoidae	<i>Harmothoe</i>	sp.
50	Annelida	Polychaeta	Spionida	Polynoidae	<i>Iphione</i>	<i>ovata</i>
51	Annelida	Polychaeta	Sabellida	Serpulidae	<i>Vermiliopsis</i>	<i>anulata</i>
52	Annelida	Polychaeta	Spionida	Spionidae	<i>Prionospio</i>	<i>dubia</i>
53	Annelida	Polychaeta	Spionida	Spionidae	<i>Prionospio</i>	sp.
54	Annelida	Polychaeta	Spionida	Spionidae	<i>Dypolidora</i>	<i>socialis</i>
55	Annelida	Polychaeta	Sabellida	Sabellidae	<i>Megaloma</i>	<i>pacifica</i>
56	Annelida	Polychaeta	Sabellida	Sabellidae	<i>Branchioma</i>	<i>costarricensis</i>
57	Annelida	Polychaeta	Sabellida	Serpulidae	<i>Vermiliopsis</i>	<i>multianulata</i>
58	Annelida	Polychaeta	Sabellida	Owenidae	<i>Owenia</i>	<i>collaris</i>
59	Mollusca	Polylacophora	Chitonida	Acanthochitonidae	<i>Acanthochitona</i>	<i>angelica</i>
60	Mollusca	Polylacophora	Chitonida	indet.	indet.	sp.
61	Mollusca	Pelecypoda	Mytiloidea	Mytilidae	<i>Lithophaga</i>	sp.
62	Mollusca	Pelecypoda	Pterioidea	Pteriidae	<i>Isognomon</i>	<i>janus</i>
63	Mollusca	Pelecypoda	Pterioidea	Pteriidae	<i>Isognomon</i>	<i>recognitus</i>
64	Mollusca	Gastropoda	Vetigastropoda	Turbinidae	<i>Turbo</i>	<i>saxosus</i>
65	Mollusca	Gastropoda	Vetigastropoda	Turbinidae	<i>Tricola</i>	<i>diantha</i>
66	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Mitridae	<i>Mitra</i>	<i>crenata</i>
67	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Mitridae	<i>Mitra</i>	<i>muricata</i>
68	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Muricidae	<i>Pascula</i>	<i>rufonotata</i>
69	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Muricidae	<i>Morula</i>	<i>uva</i>
70	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Terebridae	<i>Terebra</i>	<i>elata</i>

Cuadro 1. (continuación) Fauna asociada a rodolitos en el Parque Nacional Isla del Coco

Filo/subfilo	Clase	Orden	Superfamilia o Familia	Género	Especie	
71	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Turridae	<i>Kermia</i>	sp.
72	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Columbellidae	<i>Costoanachis</i>	sp.
73	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Triphoriidae	<i>Triphora</i>	sp.
74	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Cerithiopsidae	<i>Cerithiopsina</i>	<i>adamsi</i>
75	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Cerithiopsidae	<i>Cerithiopsina</i>	sp.
76	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Coralliophiliidae	<i>Babelomurex</i>	<i>hidsii</i>
77	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Epitoniidae	<i>Epitonium</i>	<i>acapulcanum</i>
78	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Epitoniidae	<i>Epitonium</i>	sp.
79	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Eulimidae	<i>Melanella</i>	sp.
80	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Anabathridae	<i>Amphithalamus</i>	<i>inclusus</i>
81	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Marginellidae	<i>Volvarina</i>	<i>taeniolata taeniolata</i>
82	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Pyramidellidae	<i>Odostomia</i>	<i>grijalvae</i>
83	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Rissoellidae	<i>Rissoella</i>	<i>tumens</i>
84	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Rissoidae	<i>Alvania</i>	<i>inconspicua</i>
85	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Vanikoriidae	<i>Vanikoro</i>	<i>oxychone</i>
86	Mollusca	Gastropoda	Caenogastropoda	Vitrinellidae	<i>Solariorbis</i>	sp.
87	Mollusca	Gastropoda	Nudibranchia	Chromodorididae	indet.	indet.
88	Mollusca	Gastropoda	Bassomatophora	Siphonariidae	<i>Williamia</i>	<i>peltoides</i>
89	Crustaceomorpha	Malacostraca	Decapoda	Hippolytidae	<i>Thor</i>	<i>amboinensis</i>
90	Crustaceomorpha	Malacostraca	Decapoda	Alpheidae	<i>Synalpheus</i>	sp.
91	Crustaceomorpha	Malacostraca	Decapoda	Xanthidae	<i>Paractaea</i>	<i>sulcata</i>
92	Crustaceomorpha	Malacostraca	Decapoda	Xanthidae	<i>Lophopanopeus</i>	<i>maculatus</i>
93	Crustaceomorpha	Malacostraca	Decapoda	Inachidae	<i>Ericerodes</i>	<i>veleronis</i>
94	Crustaceomorpha	Malacostraca	Decapoda	Majidae	<i>Herbstia</i>	<i>tumida</i>
95	Crustaceomorpha	Malacostraca	Decapoda	Majidae	<i>Teleophrys</i>	<i>crustulipes</i>
96	Crustaceomorpha	Malacostraca	Decapoda	Diogenidae	indet.	indet.
97	Crustaceomorpha	Malacostraca	Isopoda	Cirrolanidae	<i>Excirrolana</i>	sp.
98	Crustaceomorpha	Malacostraca	Isopoda	Paranthuridae	<i>Paranthurus</i>	sp. nov.
99	Crustaceomorpha	Malacostraca	Isopoda	Paranthuridae	<i>Colanthurus</i>	sp.
100	Crustaceomorpha	Malacostraca	Isopoda	Paranthuridae	<i>Apanthurus</i>	sp.
101	Crustaceomorpha	Malacostraca	Isopoda	Joeropsididae	<i>Joeropsis</i>	sp.
102	Crustaceomorpha	Malacostraca	Isopoda	Munnidae	<i>Munna</i>	sp. nov.
103	Crustaceomorpha	Malacostraca	Isopoda	Gnathiidae	<i>Gnathia</i>	sp. nov.
104	Crustaceomorpha	Malacostraca	Isopoda	Aselloidea	indet.	indet.
105	Crustaceomorpha	Malacostraca	Amphipoda	Caprellidae	indet.	indet.
106	Crustaceomorpha	Malacostraca	Amphipoda	Gamarioidea	indet.	indet. 1
107	Crustaceomorpha	Malacostraca	Amphipoda	Gamarioidea	indet.	indet. 2
108	Crustaceomorpha	Malacostraca	Amphipoda	Gamarioidea	indet.	indet. 3
109	Crustaceomorpha	Malacostraca	Amphipoda	Gamarioidea	indet.	indet. 4
110	Crustaceomorpha	Malacostraca	Amphipoda	Gamarioidea	indet.	indet. 5
111	Crustaceomorpha	Malacostraca	Amphipoda	Gamarioidea	indet.	indet. 6
112	Crustaceomorpha	Malacostraca	Amphipoda	Gamarioidea	indet.	indet. 7
113	Crustaceomorpha	Malacostraca	Amphipoda	Gamarioidea	indet.	indet. 8
114	Crustaceomorpha	Malacostraca	Tanaidacea	Leptocheliidae	<i>Leptochelia</i>	sp.
115	Crustaceomorpha	Malacostraca	Tanaidacea	Pseudotanaididae	<i>Pseudotanais</i>	sp. nov.
116	Crustaceomorpha	Malacostraca	Tanaidacea	Apeudidae	<i>Apeudomorpha</i>	sp. nov.
117	Crustaceomorpha	Malacostraca	Mysidacea	Mysidae	<i>Metamysidopsis</i>	sp.
118	Crustaceomorpha	Malacostraca	Stomatopoda	Gonodactylidae	<i>Neogonodactylus</i>	<i>zaca</i>
119	Crustaceomorpha	Ostracoda	indet.	indet.	indet.	indet. 1
120	Crustaceomorpha	Ostracoda	indet.	indet.	indet.	indet. 2
121	Crustaceomorpha	Ostracoda	indet.	indet.	indet.	indet. 3
122	Crustaceomorpha	Ostracoda	indet.	indet.	indet.	indet. 4
123	Crustaceomorpha	Copepoda	indet.	indet.	indet.	indet. 1
124	Crustaceomorpha	Copepoda	indet.	indet.	indet.	indet. 2
125	Cheliceromorpha	Pycnogonida	indet.	indet.	indet.	Indet. 1
126	Cheliceromorpha	Pycnogonida	indet.	indet.	indet.	Indet. 2
127	Cheliceromorpha	Pycnogonida	indet.	indet.	indet.	Indet. 3
128	Cheliceromorpha	Pycnogonida	indet.	indet.	indet.	Indet. 4
129	Cheliceromorpha	Acarina	indet.	indet.	indet.	indet.
130	Echinodermata	Ophiuroidea	Ophiurida	Ophiocomidae	<i>Ophiocoma</i>	<i>cf. alexandri</i>
131	Echinodermata	Ophiuroidea	Ophiurida	Ophiactidae	<i>Ophiactis</i>	<i>savigny</i>
132	Echinodermata	Echinoidea	Diadematoidea	Diadematoidea	<i>Diadema</i>	<i>mexicanum</i>
133	Echinodermata	Echinoidea	Diadematoidea	Echinometridae	<i>Echinometra</i>	sp.
134	Ectoprocta	Stenolaemata	Cyclostomatida	Crisiidae	<i>Crisia</i>	<i>elongata (spA)</i>
135	Ectoprocta	Stenolaemata	Cyclostomatida	Tubuliporidae	<i>Tubulipora</i>	<i>pulchra (spB)</i>
136	Ectoprocta	Gymnolaemata	Cheilostomata	Beaniidae	<i>Beania</i>	<i>hirtissima</i>
137	Ectoprocta	Gymnolaemata	Cheilostomata	Buffonellodidae	<i>Aimulosia</i>	<i>uvulifera</i>
138	Ectoprocta	Gymnolaemata	Cheilostomata	Cupuladriidae	<i>Discoporella</i>	<i>umbellata</i>
139	Chordata	Ascidacea	Stolidobranchia	Pyuridae	indet.	sp.
140	Chordata	Ascidacea	Phlebobranchia	Perophoridae	indet.	sp.
141	Chordata	Osteichthyes	Perciformes	Cirrhitidae	<i>Cirrhitichthys</i>	<i>oxycephalus</i>
142	Chordata	Osteichthyes	Perciformes	Chaenopsidae	<i>Emblemaria</i>	<i>nivipes</i>
143	Chordata	Osteichthyes	Perciformes	Chaenopsidae	<i>Emblemaria</i>	<i>pratrica</i>
144	Chordata	Osteichthyes	Perciformes	Lutjanidae	<i>Lutjanus</i>	<i>colorado</i>
145	Chordata	Osteichthyes	Perciformes	Lutjanidae	<i>Lutjanus</i>	<i>cf. argentiventris</i>

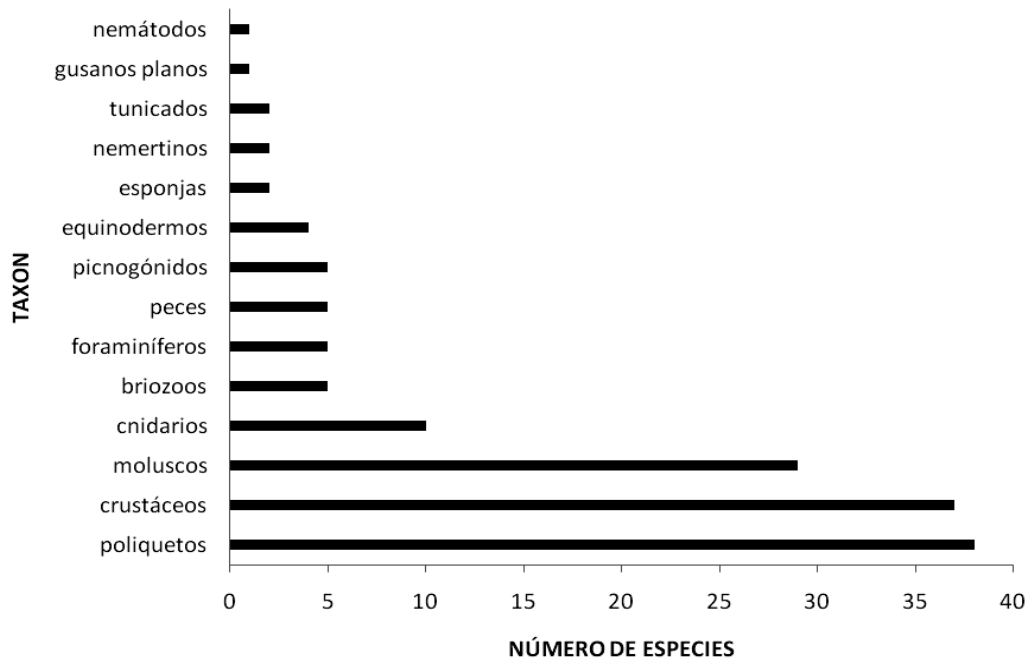


Figura 2. Cantidad de especies por grupo taxonómico, encontradas en rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco.

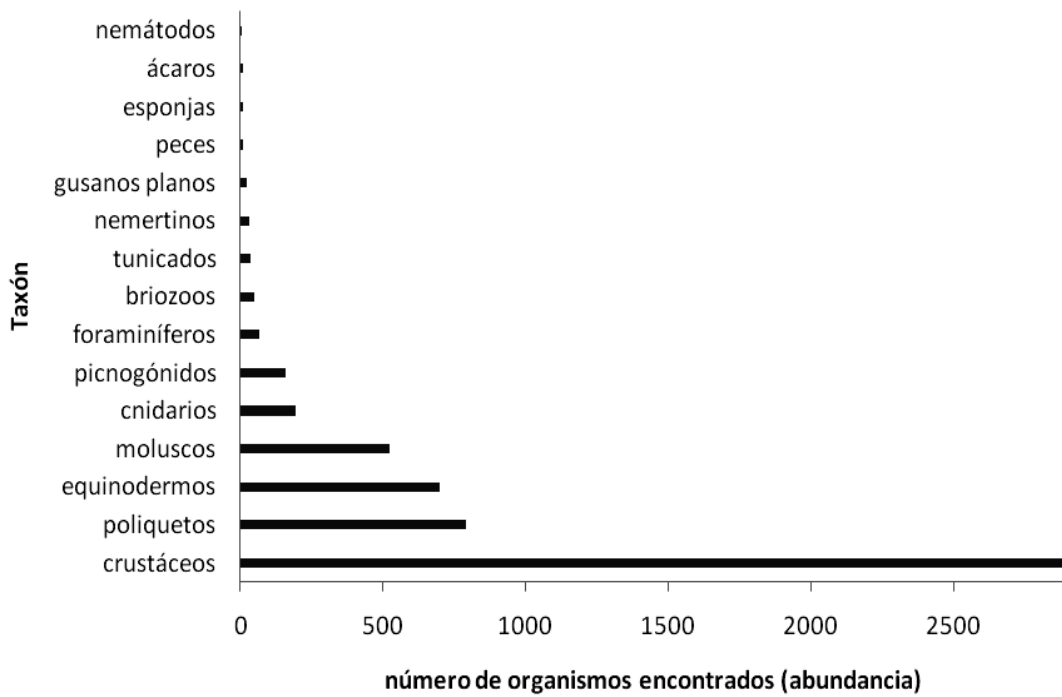


Figura 3. Abundancia total de organismos por taxón hallados en los rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco.

4.2. Descripción de la diversidad de fauna asociada a rodolitos dentro de los grupos más diversos y abundantes encontrados en estas algas: poliquetos, crustáceos, moluscos y equinodermos.

4.2.1 Poliquetos

Los poliquetos del orden Phyllodocida fueron los más abundantes en número de especies y abundancia (Fig. 4). La mayoría de especies pertenecen a las familias Syllidae (11 spp.) y Phyllodocidae (6 spp.), que son especies comúnmente de sustratos duros. Sin embargo, la especie, por mucho, más abundante fue el neréidido *Ceratonereis singularis* (355 organismos), esta especie además estuvo presente en 80% de las muestras, era común encontrar 10 o más organismos de esta especie en cada rodolito. La familia Nereididae estuvo representada solamente por esa especie. Syllidae y Phyllodocidae también fueron comparativamente abundantes, con más de 100 organismos de cada una encontrados en las muestras. Las familias Magelonidae, Cirratulidae, Owenidae, Amphinomidae, Spionidae y Hesionidae fueron poco frecuentes. Spionidae y Hesionidae estuvieron representadas por tres especies cada una. Estas especies contaron con muy pocos individuos, lo cual fue un patrón en los rodolitos en donde muchas de las otras especies estuvieron representadas por menos de 5 especímenes. Se observó (aunque no se midió por no ser parte de los objetivos del estudio) una gran diversidad de tallas en los poliquetos, sobre todo en las más abundantes como *C. singularis* en el cual se observaron muchos organismos inmaduros. Incluso en uno de los poliquetos sésiles, del género *Mesochaetopterus*, se observaron huevos dentro de su tubo.

4.2.2 Crustáceos

La mayoría de crustáceos encontrados eran anfípodos gamaroideos de tres especies no identificadas, las cuales fueron muy abundantes, principalmente la morfoespecie 1. También fueron muy abundantes todas las especies de tanaidáceos encontradas, dos especies en dos géneros, *Apseudomorpha* y *Pseudotanais*, son nuevas especies (Richard Heard com. pers) que están en proceso de descripción. Estas especies se encontraron en más del 50% de las muestras.

Los decápodos como grupo fueron relativamente comunes, en 60% de las muestras estuvo presente el camarón pistola (*Synalpheus* sp.), y en un 41% de las muestras se encontró al cangrejo *Herbstia tumida*. También fue frecuente (40% de las muestras) encontrar el estomatópodo *Neogonodactylus zaca* (Manning, 1972).

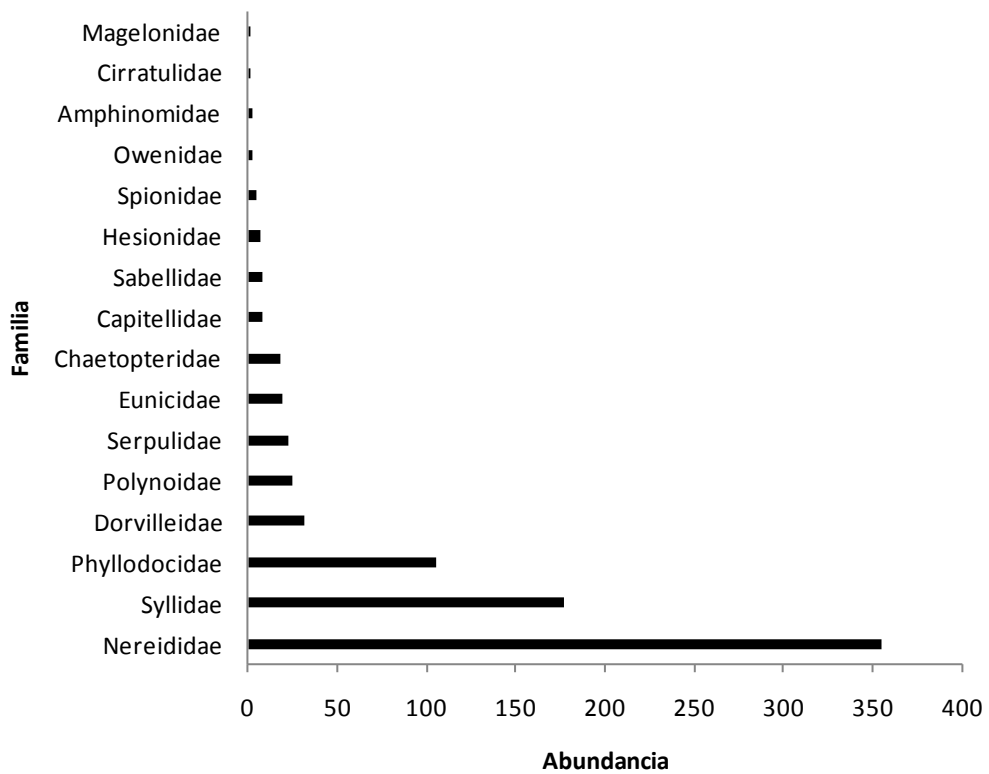
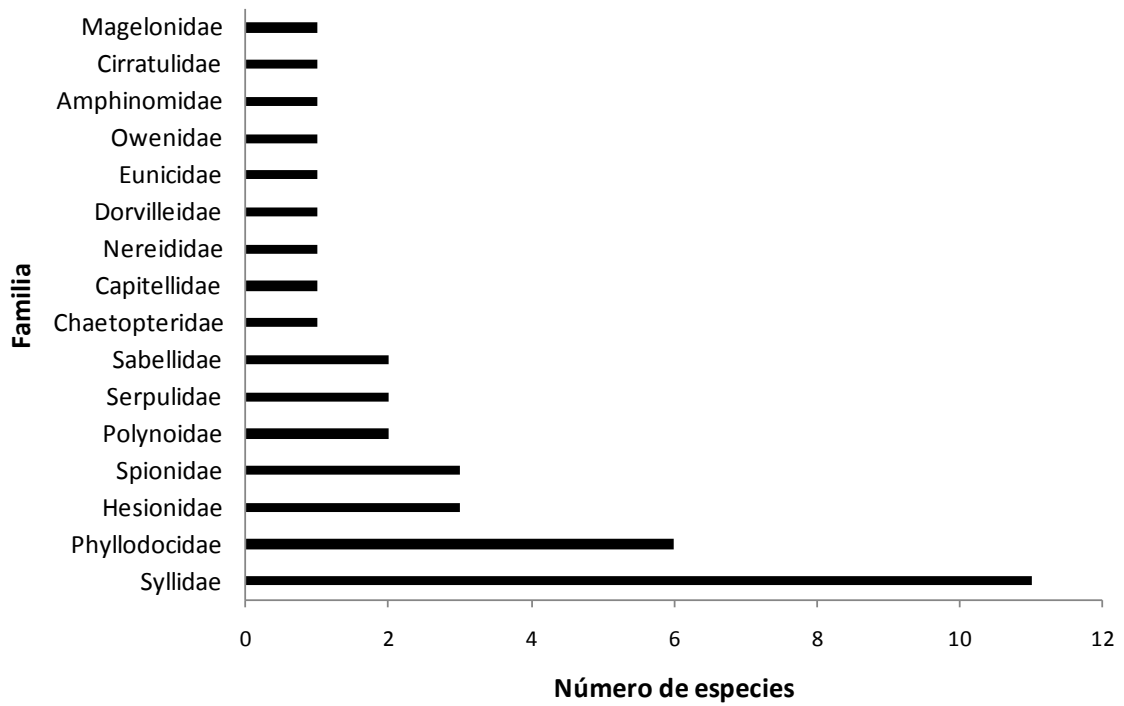


Figura 4 Riqueza y abundancia de especies dentro de las familias de poliquetos encontradas en rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco

Las especies menos frecuentes fueron las dos especies de copépodos y tres de las especies de ostrácodos (no identificadas), una especie de anfípodo gamaróideo (no identificada) y 4 especies de cangrejos braquiuros (*Lophopanopeus maculatus*, *Teleophrys cristulipes*, *Paractaea sulcata* y *Ericerodes veleronis*), todas estas especies presentes en menos del 7% de las muestras. En estos grupos también se observaron diferentes estadios reproductivos. En la mayoría de especies de crustáceos encontrados se observaron individuos cargando huevos. Este estado reproductivo se observó muy frecuentemente en prácticamente todas las especies salvo por las menos comunes como los cangrejos *L. maculatus*, *E. veleronis*, y *T. cristulipes*. En isópodos se observó mucho la presencia de huevos y organismos inmaduros dentro del marsupio de prácticamente todas las especies, pero con mayor frecuencia en *Joeropsis* sp., las especies de *Munna*, *Gnathia* y los parantúridos. También fue frecuente la presencia de estomatópodos reproductivos. Interesantemente, en *Neogonodactylus zacaе* que estuvo presente en gran cantidad de rodolitos, este se encontraba en parejas de macho y hembra y a veces algunos juveniles. Igual caso se observó en *Paractaea sulcata*, en donde se encontró hembras con huevos ocupando cavidades profundas dentro de los rodolitos, mientras que los machos estaban cerca de la superficie de los rodolitos. Virtualmente en todas las especies encontradas de anfípodos, ostrácodos, tanaidáceos y en muchos de los isópodos se encontraron hembras con huevos o embriones ocupando pequeñas cavidades. También se hallaron copépodos con huevos.

4.2.3 Moluscos

Se hallaron tres especies de bivalvos (una perforadora), dos especies de polioplacóforos y el resto de especies fueron gastrópodos (incluyendo a una especie de nudibranquio). En total, se hallaron 21 familias de moluscos y 28 especies habitando en los rodolitos. La especie más abundante fue *Odostomia grijalvae* Baker, Hanna & Strong, 1928 (Familia Pyramidellidae) con 178 individuos (34% del total de moluscos encontrados), la cual estuvo presente en el 53% de las muestras. Otras especies relativamente bien representadas en las muestras fueron dos especies de *Cerithiopsina* (*C. adamsi* (Bartsch, 1911) y una especie no identificada), y las especies de la Familia Turbinidae, *Turbo saxosus* W. Wood, 1828 y *Tricolia diantha* McLean, 1970. El bivalvo más frecuente fue el perforador *Lithophaga* sp. El bivalvo *Isognomon janus* Carpenter, 1857 también fue común de encontrar, ya que estuvo presente en casi un 22% de las muestras. Casi la mitad de las especies de moluscos halladas en rodolitos fueron poco

comunes, con menos de diez especímenes entre todas las 60 muestras analizadas (Fig. 7). Igualmente en los moluscos se observó una variación muy grande de tamaños entre las especies comunes como en *Odostomia grijalvae*, y las especies de *Cerithiopsina* sp.

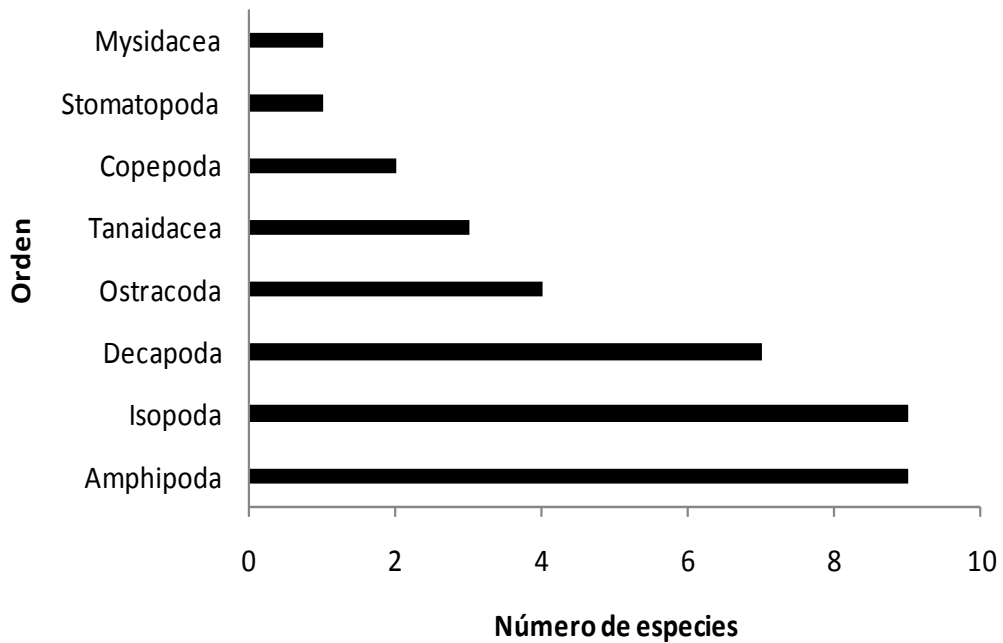
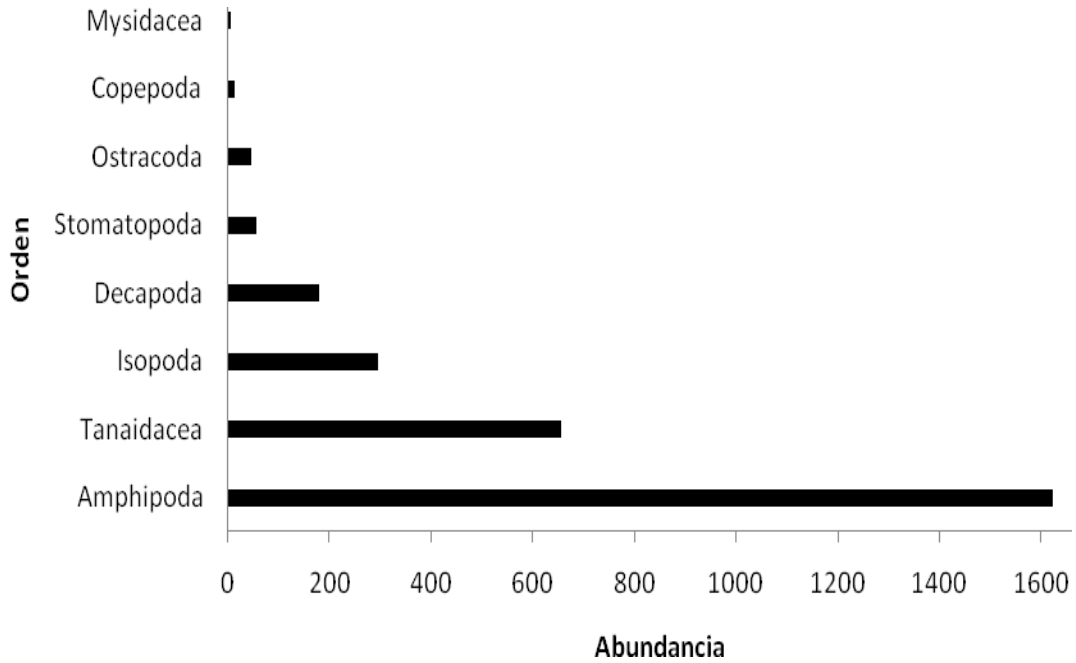


Figura 5. Abundancia y riqueza de especies de crustáceos de cada orden encontrados en rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco.

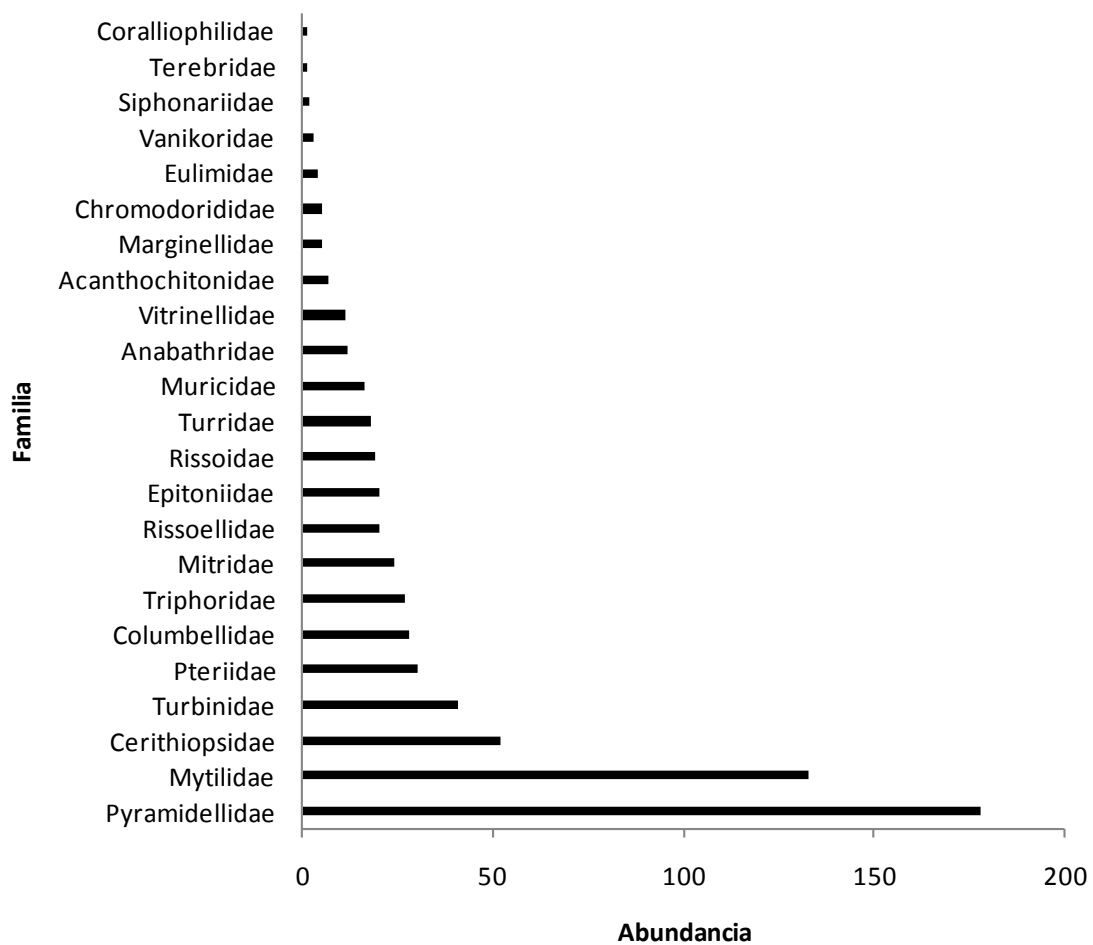


Figura 6. Abundancia de individuos por familia de moluscos hallados en rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco

4.2.4 Equinodermos

Los equinodermos fueron abundantes con 700 especímenes aunque solo se encontraron dos especies de ofiuras (*Ophiactis savigny* y *Ophiocoma* cf. *alexandri*), así como dos especies de erizos de mar, *Diadema mexicanum* Agassiz, 1863 y *Echinometra vanbrunti* Agassiz, 1863. La especie más abundante fue la ofiura *Ophiactis savigny* que estuvo presente en casi el 90% de las muestras. Todas excepto *E. vanbrunti* estuvieron presentes en al menos la mitad de las muestras (Fig. 8). Es importante destacar el hábito perforador de *D. mexicanum* que virtualmente en todos los rodolitos en donde estaba presente fue notable su efecto en la formación de cavidades dentro de la estructura de los rodolitos que podían ser ocupadas por otra fauna. Las estrellas frágiles más pequeñas usaban mucho los pequeños espacios entre las ramificaciones.

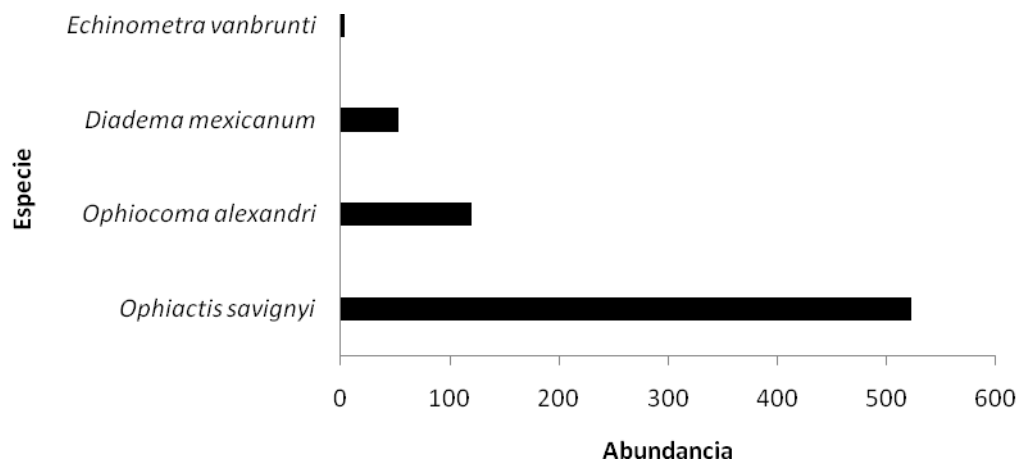


Figura 7. Abundancia por especie de equinodermos encontrados en rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco

4.2.5 Otra fauna

En cuanto a otra fauna asociada, fue relativamente frecuente hallar picnogónidos en estado reproductivo (con huevos) y con gran variación en los tamaños. Muchas veces estos se encontraban muy abundantes cuando colonias de hidrozooos estaban también en gran abundancia y muchas veces se les localizó adheridos a hidrozooos o a pequeñas algas filamentosas sobre el rodolito. Las anémonas y nemertinos también presentaron gran variación de tamaños, y en estos últimos se encontraron individuos reproductivos. Las ascidias no fueron particularmente abundantes, sin embargo, en algunos rodolitos con pocos epibiontes, se encontraron parches de ascidias y abundantes briozoos. En dichos rodolitos, los briozoos más frecuentes eran las colonias discoidales de *Discoporella umbellata* (Defrance, 1823)

Se encontraron pocos peces en los rodolitos. Quienes recolectaron las muestras mencionan que el comportamiento de muchos de los peces era estar merodeando sobre los rodolitos y al acercarse los buzos inmediatamente esconderse entre la cama de rodolitos. Todos los peces observados estaban asociados con rodolitos que tenían profundos túneles de diámetro ancho (al menos 2 cm, con una doble salida en el rodolito). Los pargos eran todos juveniles, mientras que *Emblemaria* y *Cirrhichtys* eran adultos. En el caso de *Emblemaria piratica* Ginsburg, 1942, es un nuevo informe para el Parque Nacional Isla del Coco, ya que antes solo había sido reportado para aguas continentales del Pacífico de Costa Rica.

4.2.6 Nuevas especies y nuevos informes para el Parque Nacional Isla del Coco

Preliminarmente cinco de las 145 especies parecer ser especies nuevas y 15 especies representan nuevos informes para el Parque Nacional Isla del Coco (Cuadro 2). Esta lista puede ampliarse en el momento en que el material sea analizado por expertos, o especies que no pudimos determinar ni fueron enviadas para su revisión por falta de un contacto sean revisadas por algún experto.

Cuadro 2 Lista preliminar de especies nuevas o nuevos informes de fauna para el Parque Nacional Isla del Coco

Clase u Orden	Familia	Género o Especie	condición	Fuente	Comentarios
Isopoda	Paranthuridae	<i>Paranthura</i>	nueva especie	Rita Vargas	
Isopoda	Munnidae	<i>Munna</i>	nueva especie	Rita Vargas	
Isopoda	Gnathiidae	<i>Gnathia</i>	nueva especie	Rita Vargas	
Isopoda	Jaeropsidae	<i>Joeropsis</i>	nuevo informe	Brusca y Wehrtmann ¹ 2009	No aparece en Wehrtmann y Cortés 2009, sin embargo en Brusca 1985 se menciona.
Amphipoda	Caprellidae	spA	nuevo informe	Foster ¹ et al. 2009	
Mysida	Mysidae	<i>Metamysidopsis</i>	nuevo informe	Price ¹ et al.	Richard Heard colaboró en identif
Decapoda	Inachidae	<i>Ericerodes veleronis</i>	nuevo informe	Vargas y Wehrtmann ¹ 2009	
Decapoda	Xanthidae	<i>Paractaea sulcata</i>	nuevo informe	Vargas y Wehrtmann ¹ 2009	
Decapoda	Xanthidae	<i>Lophopanopeus maculatus</i>	nuevo informe	Vargas y Wehrtmann ¹ 2009	
Decapoda	Alpheidae	<i>Synalpheus</i> spA	nuevo informe	Vargas y Wehrtmann ¹ 2009	
Tanaidacea	Apseudidae	<i>Apseudomorpha</i>	nueva especie	Heard ¹ et al. 2009	Richard Heard colaboró en identif
Tanaidacea	Pseudotanaididae	<i>Pseudotanaid</i>	nueva especie	Heard ¹ et al. 2009	Richard Heard colaboró en identif
Tanaidacea	Leptocheliidae	<i>Leptochelia</i>	nuevo informe	Heard ¹ et al. 2009	Posible nueva especie, R. Heard
Stenolaemata	Crisiidae	<i>Crisia elongata</i>	nuevo informe	Cortés ¹ et al. 2009	
Stenolaemata	Tubuliporidae	<i>Tubulipora pulchra</i>	nuevo informe	Cortés ¹ et al. 2009	
Gymnolaemata	Cupuladriidae	<i>Cupuladria</i> spA	nuevo informe	Cortés ¹ et al. 2009	Nuevo informe de la familia para I.C
Gymnolaemata	Beaniidae	<i>Beania hirtissima</i>	nuevo informe	Cortés ¹ et al. 2009	
Actinopterygii	Chaenopsidae	<i>Emblemaria piratica</i>	nuevo informe	Bussing & López ¹ 2009	Identificó W. bussing
Actinopterygii	Lutjanidae	<i>Lutjanus colorado</i>	nuevo informe	Bussing & López ¹ 2009	Identificó W. bussing

1. Todas las referencias corresponden a capítulos del libro Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America, editado por Wehrtmann y Cortés (2009)

4.3 Diversidad de fauna asociada a rodolitos según su estado de agregación

El ANDEVA de una vía indicó que existen diferencias entre los promedios de cantidad de taxones por grupo de agregación (I, II o III), siendo el estado medianamente agregado (II) el que presentó una mayor cantidad de especies en promedio ($F=7.76$, $p=0.001$, prueba de Tukey) (Fig. 8)

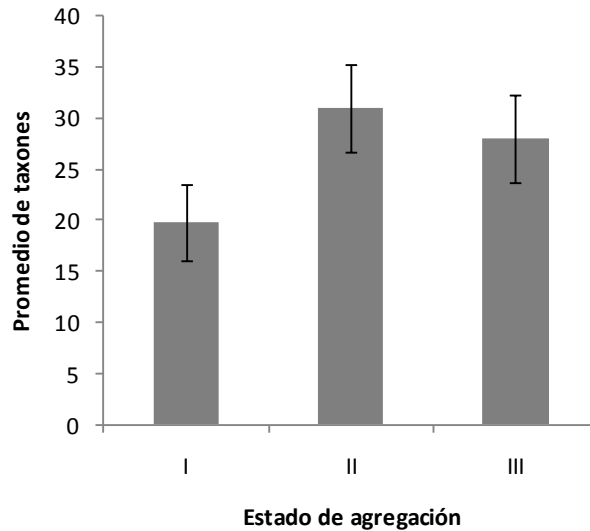


Figura 8. Promedio y desviaciones estándar de los taxones de fauna según estado de agregación, Parque Nacional Isla del Coco

Los promedios de abundancia total presentaron diferencias significativas entre los estados de agregación ($F=3.07$, $p=0.05$, Tukey). Además, existe gran traslape por las grandes variaciones en las abundancias entre dichos estados. El grupo con una abundancia promedio mayor fue el de los rodolitos medianamente agregados (Fig. 9).

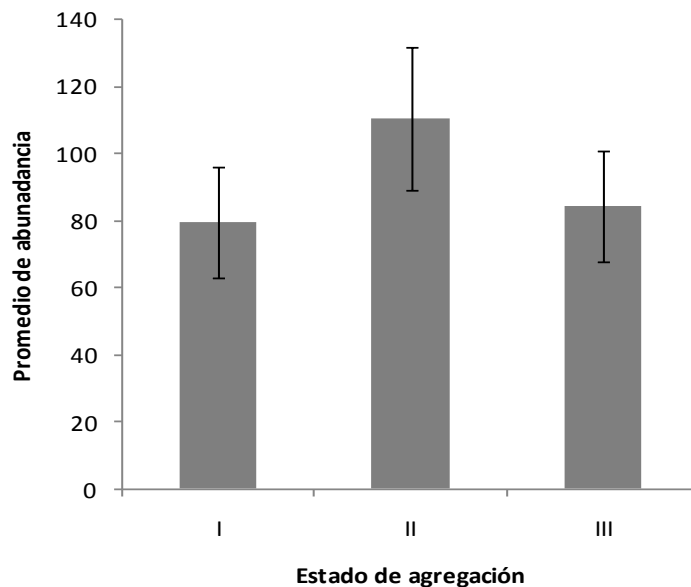


Figura 9. Promedio y desviaciones estándar de la abundancia de organismos para cada estado de agregación de rodolitos, Parque Nacional Isla del Coco

Las curvas de rarefacción (Fig. 10) obtenidas a partir de los datos del número total de taxones por estado de agregación y su abundancia, indican que existe una riqueza muy similar de especies entre los rodolitos agregados y medianamente agregados para un

mismo número de individuos, y que ésta riqueza siempre fue menor en los rodolitos separados a cualquier tamaño de recolecta de individuos (estado de agregación I).

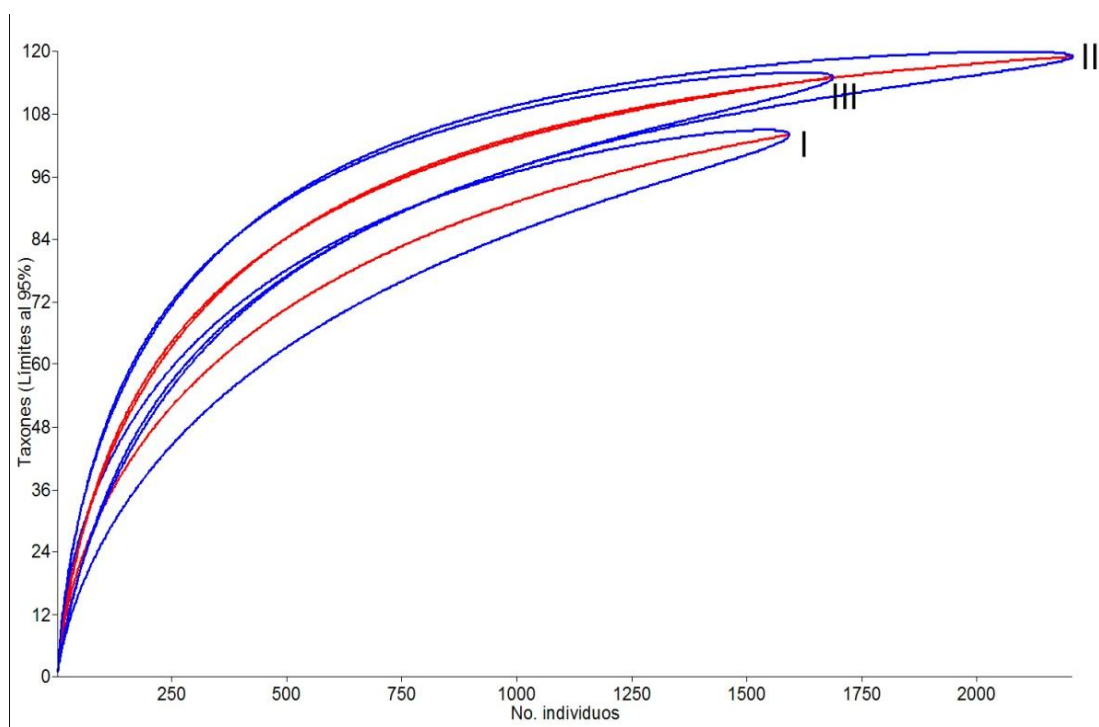


Figura 10. Curvas de rarefacción que relacionan la cantidad de taxones de fauna asociados esperados para un mismo número de individuos entre las tres grados de agregación de rodolitos. I: rodolitos separados, II: rodolitos medianamente agregados, III: rodolitos agregados, en el Parque Nacional Isla del Coco

Los rodolitos separados (grado de agregación I) tuvieron un valor de $H' = 3,31 \pm 0,4709$ con un valor de equitatividad $J = 0,71$; para los medianamente agregados (grado II) $H' = 3,67 \pm 0,383$ con una $J = 0,77$; y para los más agregados (grado III) $H' = 3,57 \pm 0,314$ con $J = 0,75$ (Fig. 11). Los límites de confianza (i: inferior, s: superior) al 95% para cada estado de agregación son: grado I: $LCi = 0,2064$, $LCs = 3,4114$; grado II: $LCi = 0,1678$; $LCs = 3,7441$; grado III: $LCi = 0,1375$, $LCs = 3,660$. Las diferencias en el promedio de diversidad medido por el índice de Shannon-Wiener para los tres estados de agregación fueron significativas según lo demuestran las pruebas a posteriori: U de Mann-Whitney y de Kruskal-Wallis ($H_c = 10,22$, $p = 0,006$). Así, la mayor diversidad se halló en rodolitos medianamente agregados y la menor en rodolitos separados.

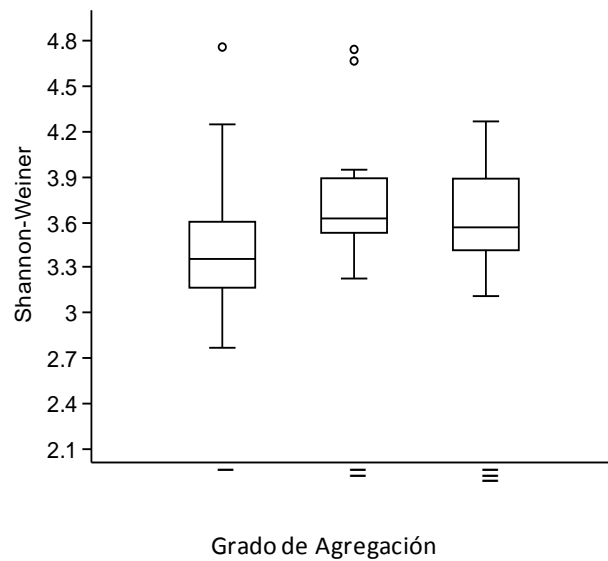


Figura 11. Medianas del índice de Shannon-Wiener para cada una de las tres densidades de rodolitos: I: rodolitos separados, II: rodolitos medianamente agregados, y III: rodolitos agregados, Parque Nacional Isla del Coco

4.4 Análisis de la similitud de las muestras según cada estado de agregación

En el análisis de componentes principales, el componente 1 explica un 15% de la variabilidad mientras que el componente 2 explica el 9% (Fig. 12). Pese a la baja varianza explicada se observa un gradiente donde los rodolitos con mayor grado de agregación (III) en color rojo se ubican a valores altos del Componente 2, seguido por los rodolitos con agregación intermedia (II) en color amarillo. Además a valores bajos del Componente 2, están los rodolitos con poca agregación (I) en color verde. Es claro que los rodolitos de los grupos I y III no muestran traslape alguno en la ordenación del PCA y que el grupo intermedio (II) muestra en algunos de sus rodolitos fauna similar con el grupo menos agregado (I) y otros con el grupo más agregado (III). El componente 1 en este caso, sirve para representar la variabilidad en la fauna entre los rodolitos dentro de cada uno de los grupos de agregación.

Para el PCoA, utilizando el índice de Bray-Curtis, se observa la misma tendencia que con PCA, pero los ejes explican ligeramente mejor la variabilidad (Fig. 13). En ambas ordenaciones se nota que la similitud de fauna es mayor entre los rodolitos del estado más agregado (puntos más cerca uno del otro en el gráfico), mientras el nivel intermedio y los rodolitos alejados, presentan mayor variación en su fauna de un rodolito al otro. La

dispersión es similar en los niveles I y II en el PCA, siendo la base la distancia euclídeana que indica cantidad de diferencia en fauna entre los rodolitos, mientras que con el PCoA, se ve que la dispersión del grupo I es la mayor. El PCoA, está basado en Bray-Curtis por lo que representa un indicativo del porcentaje de cambio en fauna entre los rodolitos. Entonces de forma porcentual las diferencias de fauna son mayores en el nivel I que en el nivel III de agregación.

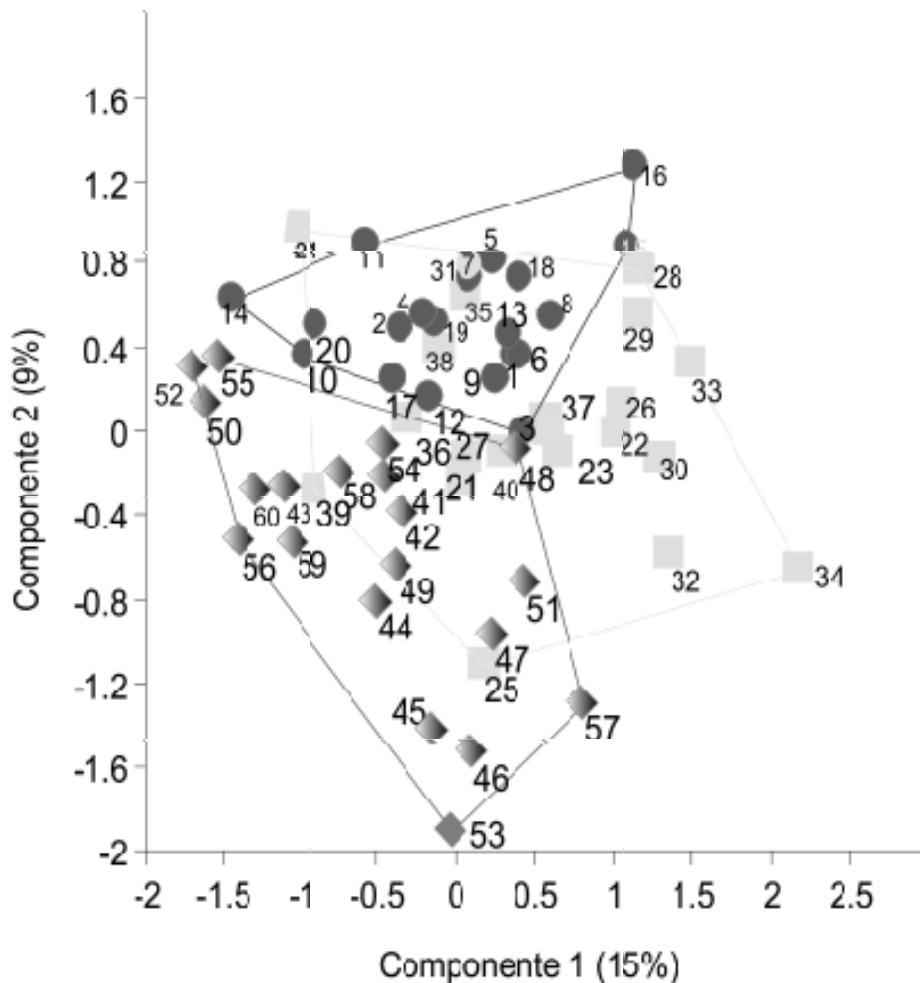


Figura 8. Análisis de Componentes principales para los datos de abundancia y diversidad de fauna en comparación con las variables densidad y especie de rodolito. Se nota como la variable densidad explica hasta un 15% de la variabilidad observada en las muestras. Los círculos oscuros representan el grado III de agregación (muy agregados), los cuadrados gris claro el grado II de agregación (medianamente agregados) y los rombos el grado I de agregación (poco agregados).

Según la prueba de SIMPER las especies que más contribuyen a la similitud entre los diferentes grados de agregación son las especies más abundantes y mejor distribuidas entre los rodolitos. Estas son varias especies de anfípodos (sobre todo amphipoda indet. 1 e indet. 3) y tanaidáceos (principalmente *Leptochelia* sp. y *Apseudomorpha* sp.), entre

otros componentes como moluscos, es *O. grijalvae* el mayor contribuyente a la similitud, y entre poliquetos, el abundante *C. singularis*. Del análisis mediante SIMPER también se desprende que las especies que tienden a aumentar en los rodolitos de grado III de agregación son principalmente el anfípodo indet.1, además el camarón pistola *Synalpheus* sp. y el gastrópodo *O. grijalvae* también tienden a aumentar en rodolitos muy agregados. En rodolitos de grado II de agregación, tienden a aumentar *C. singularis*, en primer lugar, y el tanaidáceo *Apseudomorpha* sp. En rodolitos poco agregados las especies que más tienden a aumentar son la estrella frágil *O. savigny* y el tanaidáceo *Leptochelia*. En adición a los resultados previos al utilizar un ANOSIM (utilizando Bray-Curtis) de dos vías se confirmó diferencias en la composición de la fauna según el estado de agregación ($R=0,25$; $p<0,001$), pero no hay diferencias por el tipo de especies de rodolitos ($R=0,05$, $p=0,2278$).

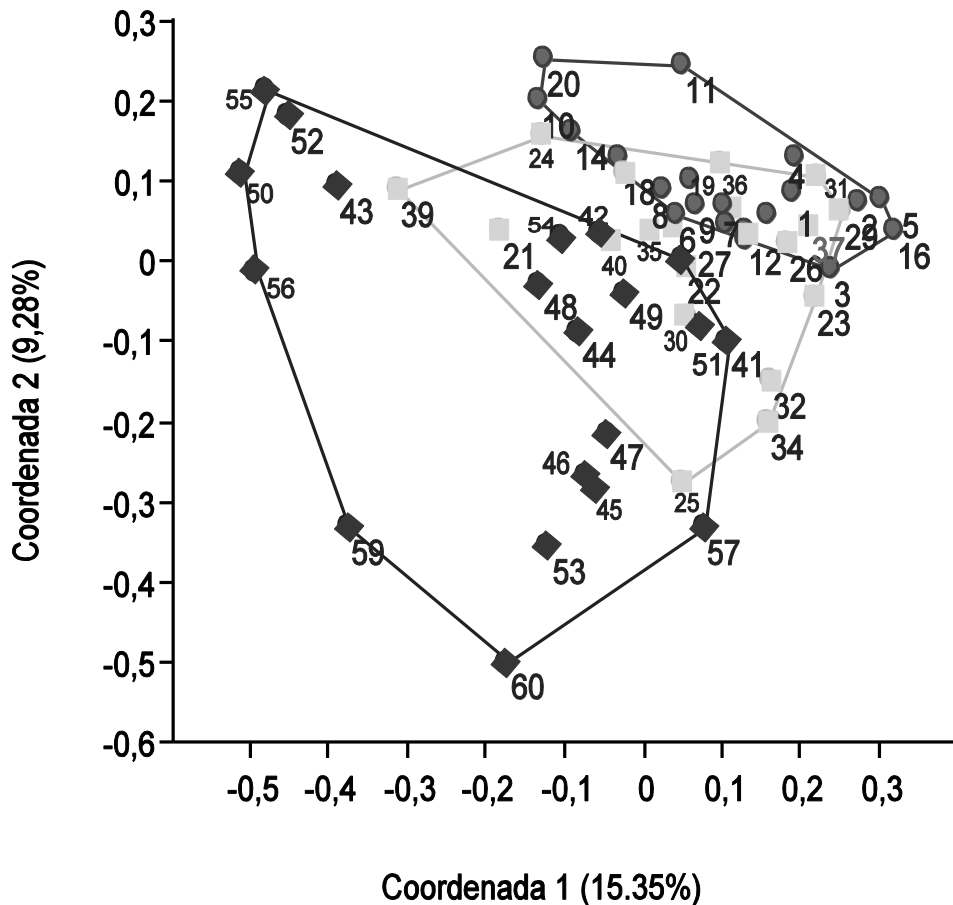


Figura 9. Análisis de Coordenadas principales. Utilizando una forma distinta de medición de la distancia (Bray-Curtis). Los círculos oscuros representan el grado III de agregación (rodolitos muy agregados), los cuadros claros el grado II (medianamente agregados) y los rombos oscuros el grado I de agregación (rodolitos poco agregados).

Cuadro 3 Análisis SIMPER, basado en Bray-Curtis, se muestra la contribución de cada especie al cambio entre los niveles de agregación de rodolitos, Se presenta el promedio de individuos por nivel de agregación para cada especie

Taxon	Contribución	%	I	II	III
Amphipoda indet. 1	2,25	3,32	5,98	11,88	15,22
Nereididae <i>Ceratonereis singularis</i>	2,15	6,50	1,05	6,69	5,68
Tanaidacea <i>Leptochelia</i> sp.	2,13	9,65	4,05	2,14	0,74
Amphipoda indet. 3	2,12	12,79	2,40	3,11	0,25
Tanaidacea <i>Apseudomorpha</i> sp. nov	2,01	15,75	0,66	4,69	1,24
Ophiuroidea <i>Ophiactis savigny</i>	1,74	18,32	8,40	6,45	4,60
Gastropoda <i>Odostomia grijalvae</i>	1,61	20,69	0,54	1,96	1,52
Cnidaria Actiniaria indet. 1	1,54	22,97	1,62	1,07	0,47
Tanaidacea <i>Pseudotanais</i> sp. nov	1,51	25,19	2,00	0,77	0,85
Ophiuroidea <i>Ophiocoma alexandri</i>	1,42	27,29	1,19	1,39	1,26
Amphipoda indet. 2	1,38	29,33	1,30	0,79	0,59
Amphipoda indet. 5	1,31	31,27	0,00	1,85	0,52
Decapoda <i>Synalpheus</i>	1,27	33,14	0,39	1,16	1,65
Isopoda <i>Joeropsis</i> sp.	1,22	34,93	0,87	1,21	0,44
Pycnogonida indet. 1	1,20	36,70	1,33	0,36	0,52
Isopoda <i>Paranthura</i> sp. nov	1,16	38,42	0,38	1,13	0,73
Amphipoda Caprellidae indet.	1,14	40,11	0,16	1,14	0,65
Amphipoda indet. 4	1,13	41,78	0,45	1,23	0,61
Echinoidea <i>Diadema mexicanum</i>	1,03	43,30	0,84	0,77	0,30
Stomatopoda <i>Neogonodactylus zacaе</i>	1,02	44,81	0,95	0,56	0,47
Isopoda <i>Munna</i> sp. nov	1,00	46,29	0,33	0,98	0,56
Syllidae <i>Westheidesyllis heterocirrata</i>	0,97	47,73	0,09	0,53	0,83
Amphipoda indet. 6	0,90	49,06	0,21	0,68	0,57
Phyllodocidae <i>Nereiphylla castanea</i>	0,89	50,38	0,46	0,42	0,44
Isopoda <i>Colanthura</i> sp.	0,87	51,66	0,07	0,31	0,82
Decapoda <i>Herbstia tumida</i>	0,87	52,94	0,34	0,47	0,63
Phyllodocidae <i>Sige bifoliata</i>	0,86	54,21	0,06	0,56	0,67
Dorvilleidae <i>Dorvillea cerasina</i>	0,79	55,38	0,00	0,26	0,80
Ostracoda indet. 1.	0,77	56,51	0,60	0,11	0,42
Gastropoda <i>Cerithiopsina adamsi</i>	0,69	57,52	0,04	0,23	0,69
Gastropoda <i>Costoanachis</i>	0,65	58,48	0,37	0,28	0,29
Syllidae <i>Amblyosyllis granosa</i>	0,65	59,43	0,07	0,25	0,44
Gastropoda <i>Turbo saxosus</i>	0,63	60,37	0,27	0,42	0,13
Pycnogonida indet. 2	0,61	61,27	0,26	0,43	0,07
Decapoda <i>Thor amboinensis</i>	0,61	62,17	0,06	0,54	0,17
Platelmintes Polycladida indet. 1	0,60	63,07	0,04	0,33	0,44
Cnidaria Actiniaria indet. 2	0,59	63,94	0,20	0,17	0,27
Pelecypoda <i>Isognomon janus</i>	0,57	64,78	0,04	0,28	0,46
Syllidae <i>Odontosyllis fulgurans dolorens</i>	0,53	65,57	0,09	0,53	0,04
Gastropoda Cerithiopsina	0,52	66,33	0,06	0,32	0,19
Foraminifera indet. 4	0,52	67,10	0,04	0,12	0,37
Nemertea indet. 1.	0,51	67,85	0,21	0,26	0,17
Gastropoda <i>Rissoella tumens</i>	0,51	68,61	0,24	0,15	0,32
Eunicidae <i>Nematonereis unicornis</i>	0,49	69,33	0,07	0,24	0,26
Ectoprocta <i>Tubulipora pulchra</i>	0,47	70,03	0,04	0,15	0,47
Gastropoda <i>Kermia</i>	0,47	70,72	0,27	0,15	0,13
Pycnogonida indet. 4	0,47	71,41	0,12	0,32	0,13
Syllidae Syllis indet.	0,45	72,07	0,09	0,28	0,11
Sabellidae <i>Vermiliopsis anulata</i>	0,44	72,72	0,06	0,09	0,36
Phyllodocidae <i>Phyllodoce medipapillata</i>	0,44	73,37	0,15	0,26	0,15
Asciacea Perophoridae	0,43	74,01	0,00	0,14	0,32
Gastropoda <i>Triphora</i> sp.	0,43	74,63	0,13	0,30	0,15
Gastropoda <i>Alvania inconspicua</i>	0,43	75,26	0,00	0,28	0,24
Gastropoda <i>Mitra muricata</i>	0,42	75,88	0,04	0,42	0,11

Cuadro 3 (continuación) Análisis SIMPER, basado en Bray-Curtis, se muestra la contribución de cada especie al cambio entre los niveles de agregación de rodolitos. Se presenta el promedio de individuos por nivel de agregación para cada especie

Taxón	Contribución	%	I	II	III
Pycnogonida indet. 3	0,40	76,47	0,15	0,15	0,17
Amphipoda indet. 7	0,40	77,05	0,13	0,09	0,24
Polynoidae <i>Iphione. ovata</i>	0,39	77,63	0,13	0,30	0,04
Nemertea indet. 2	0,37	78,18	0,06	0,34	0,04
Foraminifera indet. 2	0,36	78,71	0,27	0,12	0,00
Gastropoda <i>Tricolia dianta</i>	0,36	79,25	0,36	0,00	0,06
Gastropoda <i>Pascuala rufonotata</i>	0,34	79,75	0,00	0,21	0,20
Cnidaria Hydrozoa indet sp1	0,34	80,24	0,04	0,11	0,26
Isopoda <i>Exciroлана sp.</i>	0,33	80,73	0,06	0,04	0,24
Isopoda <i>Gnathia sp.</i>	0,33	81,22	0,00	0,25	0,15
Foraminifera indet. 5	0,33	81,70	0,00	0,21	0,17
Polynoidae <i>Hesione panamea</i>	0,32	82,18	0,00	0,26	0,15
Gastropoda <i>Amphithalamus inclusus</i>	0,32	82,65	0,20	0,19	0,00
Chaetopteridae <i>Mesochaetopterus minu</i>	0,31	83,11	0,00	0,36	0,04
Ectoprocta <i>Aimulosia uvulífera</i>	0,31	83,57	0,04	0,23	0,11
Gastropoda <i>Solariorbis sp.</i>	0,31	84,03	0,13	0,11	0,12
Foraminifera indet. 3	0,31	84,48	0,00	0,30	0,04
Gastropoda <i>Epitonium sp.</i>	0,31	84,93	0,06	0,19	0,11
Syllidae <i>Syllis sp.</i>	0,30	85,38	0,06	0,17	0,11
Cnidaria Hydrozoa indet. 2	0,30	85,82	0,04	0,15	0,19
Syllidae <i>Syllis variegata</i>	0,29	86,25	0,08	0,15	0,07
Arthropoda Acarina indet.	0,29	86,68	0,15	0,00	0,13
Gastropoda <i>Epitonium acapulcanum</i>	0,28	87,10	0,13	0,13	0,07
Decapoda Diogenidae indet.	0,27	87,50	0,00	0,25	0,07
Ectoprocta <i>Beania hirtissima</i>	0,27	87,90	0,11	0,11	0,11
Cnidaria Actiniaria indet. 2	0,27	88,30	0,16	0,11	0,00
Foraminifera indet 2.	0,25	88,67	0,04	0,07	0,17
Syllidae <i>Syllis valida</i>	0,23	89,02	0,04	0,14	0,09
Capitellidae <i>Notomastus lineatus</i>	0,23	89,36	0,06	0,20	0,00
Nematoda indet. 1	0,23	89,69	0,07	0,11	0,07
Gastropoda <i>Mitra crenata</i>	0,22	90,01	0,00	0,13	0,13
Ectoprocta <i>Crisia elongata</i>	0,22	90,33	0,00	0,07	0,19
Ectoprocta <i>Discoporella sp.</i>	0,22	90,65	0,00	0,11	0,15
Maxillopoda Copepoda indet. 1	0,21	90,97	0,04	0,00	0,20
Isopoda <i>Apanthura sp.</i>	0,21	91,27	0,09	0,04	0,06
Syllidae <i>Exogone breviantenata</i>	0,20	91,57	0,00	0,13	0,11
Gastropoda <i>Volvarina taeniolata</i>	0,20	91,87	0,17	0,00	0,00
Porifera indet.1	0,19	92,15	0,07	0,07	0,07
Mysidacea <i>Metamysidopsis indet. 1</i>	0,18	92,42	0,06	0,04	0,09
Sabellidae <i>Branchioma costarricensis</i>	0,18	92,69	0,17	0,00	0,00
Decapoda <i>Paractaea sulcata</i>	0,18	92,96	0,04	0,16	0,00
Syllidae <i>Syllis hyalina</i>	0,17	93,21	0,00	0,11	0,07
Syllidae <i>Paraehlersia articulata</i>	0,17	93,46	0,00	0,11	0,07
Polyplacophora <i>Acanthochitona angelic</i>	0,17	93,71	0,04	0,04	0,13
Cnidaria Hydrozoa indet. 3	0,16	93,95	0,00	0,07	0,11
Maxillopoda Copepoda indet. 2	0,16	94,19	0,04	0,06	0,04
Cnidaria Hydrozoa indet 5	0,16	94,42	0,00	0,07	0,07
Echióidea <i>Echinometra banvrunti</i>	0,16	94,66	0,11	0,04	0,00
Amphipoda indet 8	0,16	94,89	0,16	0,00	0,00
Osteichthyes <i>Lutjanus colorado</i>	0,15	95,11	0,00	0,11	0,04

Cuadro 3 (continuación) Análisis SIMPER, basado en Bray-Curtis, se muestra la contribución de cada especie al cambio entre los niveles de agregación de rodolitos. Se presenta el promedio de individuos por nivel de agregación para cada especie

Taxón	Contribución	%	I	II	III
Gastropoda <i>Melanella</i> sp.	0,14	95,32	0,07	0,00	0,07
Ostracoda Ostracoda indet. 3	0,14	95,52	0,08	0,04	0,04
Syllidae <i>Trypanosyllis taeniaformis</i>	0,14	95,73	0,04	0,07	0,04
Gastropoda Chromodorididae sp indet.	0,14	95,93	0,04	0,11	0,00
Pelecypoda <i>Isognomon recognitus</i>	0,13	96,12	0,04	0,04	0,06
Phyllodocidae <i>Eteone pacifica</i>	0,13	96,31	0,00	0,09	0,04
Ostracoda indet. 4	0,13	96,50	0,07	0,00	0,07
Porifera indet. 2	0,12	96,68	0,04	0,07	0,04
Isopoda Asselloidea indet.	0,12	96,86	0,00	0,00	0,11
Osteichthyes <i>Emblemaria nivipes</i>	0,12	97,04	0,07	0,00	0,04
Owenidae <i>Owenia collaris</i>	0,11	97,36	0,04	0,04	0,04
Gastropoda <i>Vanikoro oxychone</i>	0,10	97,51	0,00	0,11	0,00
Hesionidae Hesionidae cf. intertexta	0,10	97,66	0,04	0,07	0,00
Ostracoda indet. 2	0,10	97,81	0,12	0,00	0,00
Decapoda <i>Ericerodes veleronis</i>	0,10	97,95	0,04	0,04	0,00
Spionidae <i>Prionospio</i> sp.	0,09	98,09	0,00	0,00	0,09
Cnidaria Actiniaria indet. 3	0,09	98,21	0,06	0,04	0,00
Ascidiacea Pyuridae	0,08	98,34	0,04	0,00	0,04
Gastropoda <i>Morula uva</i>	0,08	98,46	0,00	0,07	0,00
Syllidae <i>Dypolidora socialis</i>	0,08	98,58	0,00	0,07	0,00
Serpulidae <i>Vermiliopsis multianulata</i>	0,08	98,70	0,06	0,00	0,04
Osteichthyes <i>Emblemaria piratica</i>	0,08	98,81	0,07	0,00	0,00
Decapoda <i>Lophopanopeus maculatus</i>	0,07	98,92	0,04	0,06	0,00
Sabellidae <i>Megaloma pacifica</i>	0,07	99,03	0,07	0,00	0,00
Hesionidae <i>Psamathoe ancuda</i>	0,07	99,13	0,00	0,06	0,00
Amphinomidae <i>Notopygos ornata</i>	0,06	99,22	0,00	0,00	0,07
Hesionidae <i>Hesionidae panamea</i>	0,06	99,31	0,07	0,00	0,00
Polyplacophora indet.	0,06	99,40	0,00	0,00	0,04
Decapoda <i>Teleophrys cristulipes</i>	0,06	99,48	0,00	0,06	0,00
Spionidae <i>Prionospio dubia</i>	0,05	99,55	0,00	0,06	0,00
Gastropoda <i>Williamia peltoides</i>	0,04	99,62	0,00	0,06	0,00
Gastropoda <i>Babelomurex hindsii</i>	0,04	99,68	0,04	0,00	0,00
Osteichthyes Lutjanus cf. argentiventris	0,04	99,73	0,00	0,04	0,00
Osteichthyes <i>Cirrhitichthys oxycephalus</i>	0,03	99,78	0,00	0,00	0,04
Magelonidae <i>Magelona californica</i>	0,03	99,88	0,00	0,00	0,04
Gastropoda <i>Terebra elata</i>	0,03	99,92	0,00	0,04	0,00
Cirratulidae indet.	0,03	99,96	0,00	0,04	0,00
Cnidaria Hydrozoa indet. 4	0,03	100,00	0,00	0,00	0,04
Syllidae <i>Exogone brevidentata</i>	0,00	100,00	0,01	<0,00	0,00
Phyllodocidae <i>Phyllodoce madeirensis</i>	0,00	100,00	0,01	<0,01	0,00

4.5 Efecto de la densidad de rodolitos sobre las biomásas de cada grupo de fauna y sobre las biomásas totales

Los datos totales de biomasa presentaron una gran variabilidad entre los estados de agregación. Se encontró que los rodolitos medianamente densos presentaron mayor promedio de biomasa total de fauna, y que los rodolitos de densidad I (separados) mostraron la menor biomasa (Kruskal-Wallis $H_c=6.34$, $p=0,042$) (Fig. 15). Los efectos de

la densidad para cada grupo por separado (poliquetos, crustáceos, moluscos, equinodermos y otra fauna) no reflejaron diferencias significativas ($p > 0,05$).

4.6 Efecto de la complejidad, tamaño, volumen y peso de los rodolitos en la composición y abundancia de la fauna asociada

4.6.1 Efecto de la complejidad

Se encontró que existe una asociación positiva leve entre la complejidad de los rodolitos y la abundancia de organismos en los mismos (prueba de Mantel con Bray-Curtis como método de medición, $r^2 = 0,14$, $p = 0,04$). Así, cuando dos rodolitos se parecían en complejidad, su fauna era similar. Si la diferencia entre rodolitos aumenta esta se refleja en su fauna. Además, hay más organismos en rodolitos de mayor complejidad. Sin embargo, la complejidad del rodolito no parece tener un efecto en el número de taxones que lo ocupan (Spearman, $D = 38$, $p = 0,65$), ni tampoco en la biomasa total de organismos (Spearman $D = 40$, $p = 0,37$).

4.6.2 Efecto de la masa y el tamaño del rodolito

En cuanto a la masa del rodolito, aunque existe una tendencia a que con un mayor peso del rodolito aumente el número de taxones, aparentemente las variaciones en este factor solo explican el 15 % de las variaciones en el número de especies en un rodolito ($r^2 = 0,15$, $p = 0,012$). La abundancia está similarmente correlacionada con la masa del rodolito, a mayor masa, mayor abundancia ($r^2 = 0,10$; $p = 0,012$). El tamaño (perímetro del corte) del rodolito presenta también una correlación positiva en relación con número de taxones ($r^2 = 0,12$; $p = 0,04$).

5. Discusión

5.1 Comparaciones con otros sitios

En varios trabajos en donde se analiza la fauna asociada a rodolitos se ha encontrado que los poliquetos, crustáceos y moluscos son los grupos dominantes de dicha fauna en riqueza y abundancia de especies. En algunos sitios, crustáceos es el grupo con mayor riqueza, en otros son los poliquetos; lo que da una idea de la variación según el sitio de estudio. Dicha variación también se ha observado dentro del mismo sitio en épocas diferentes como en el caso del trabajo de Steller y colaboradores (2003) en Bahía Concepción, Golfo de California, en el cual encontraron que poliquetos y equinodermos eran dominantes sobre crustáceos y moluscos contradiciendo otros resultados en años posteriores en el mismo sitio (Bosence 1985, Steller *et al.* 2003, Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez 2004, Mathis *et al.* 2005, Konar *et al.* 2006, Foster *et al.* 2007). Los

resultados encontrados en el presente trabajo, donde se da diferentes grados de variabilidad, concuerdan con esos estudios. Además, Hinojosa-Arango y Riosmena-Rodríguez (2004) encontraron 104 especies en su estudio de fauna asociada a rodolitos del Golfo de California. Resulta mayor la riqueza en la Isla del Coco (145 especies) y con la mitad de muestras analizadas que en dicho estudio. Además, los rodolitos de la Isla del Coco presentaron promedios mayores en el número de especies por rodolito para crustáceos, poliquetos y moluscos en comparación con los rodolitos estudiados en el Golfo de California (Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez 2004). La cantidad de especies asociadas a rodolitos en la Isla del Coco es una de las más altas hasta ahora encontradas en comparación con estudios en otras latitudes (Keegan 1974, Steller *et. al.* 2003, Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez 2004, Hinojosa-Arango *et al.* 2009)

En los rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco se encontró una gran abundancia de ofiuroides, que aunque se menciona su presencia en otros trabajos, no parecen ser tan abundantes en otros sitios estudiados. Hinojosa-Arango y Riosmena-Rodríguez (2004), encontraron una mayor abundancia y riqueza de crustáceos y moluscos que de otros grupos, y los poliquetos también fueron un grupo con alta riqueza y abundancia. Esto es congruente con los resultados obtenidos en los rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco. Al igual que este estudio, en Harvey & Bird (2008) que investigaron una cama de rodolitos en Australia, encontraron que los crustáceos, y específicamente los anfípodos son los más abundantes, el grupo de crustáceos que también es más abundante en el Parque Nacional Isla del Coco.

5.2 Diversidad y ecología

Las familias de poliquetos Syllidae y Phyllodocidae son componentes importantes en los rodolitos como se ha encontrado en varios estudios en donde también se le asocia con otros tipos de sustratos duros como corales (Light & Carlton 2007). Estas familias contienen especies depredadoras que podrían estar alimentándose de abundantes presas pequeñas asociadas a los rodolitos como podrían ser algunos moluscos y crustáceos o fauna sésil como hidrozooos y briozooos. Por ejemplo, se conoce de muchos miembros de la familia Syllidae que se alimentan frecuentemente de hidrozooos y briozooos (Fauchald 1979). En estudios de fondos de maerl (algas calcáreas no geniculadas que no forman conglomerados esféricos como los rodolitos) las familias de poliquetos más comunes cambian un poco, sin embargo, están presentes los anfinómidos, dorvilleidos y eunícidos que, aunque no en todos los trabajos presentan gran abundancia, están presentes y parecen

conformar una fauna de poliquetos típica de los rodolitos y maerl. Dichas familias son depredadores de varios invertebrados. Todos son grupos errantes que pueden hacer uso del rodolito para forrajear (Fauchald 1979). Las especies de poliquetos encontradas han sido previamente reportadas en el Pacífico Tropical del Este (Dean 2009, Dean *et al.* 2012), pero en su mayoría no habían sido registradas ocupando el hábitat de rodolitos. Los crustáceos encontrados son principalmente anfípodos y tanaidáceos que pueden estar usando los espacios de los rodolitos como refugios y su alimentación es básicamente omnívoros y detritívoros. Los moluscos pueden usar los rodolitos como refugio, o fuente de alimento (Brandano *et al.* 2005, Hassack 2005, Holdich & Jones 2007, Scherner *et al.* 2010).

5.3 Relación de la fauna con la agregación

Los lechos de rodolitos de agregación intermedia tuvieron los valores de biomasa total, riqueza, abundancia total y biodiversidad más altos. Dichos valores resultan un poco más bajos cuando los rodolitos están completamente cerca y aún mucho más bajos si están alejados. Estos resultados parecen indicar un patrón similar a lo propuesto por la teoría de los disturbios intermedios, donde los valores más altos de diversidad se alcanzan en hábitat que tienen un grado medio de disturbios (Connell 1978, Wilson 1994). Dicha teoría se ha usado también para explicar la riqueza de organismos en zonas rocosas y relacionarlos con la heterogeneidad del terreno y competencia entre especies dentro y entre parches y ambientes de rocas estables o inestables (Roxburgh *et al.* 2004).

Los lechos de rodolitos donde están topándose unos con otros representan un hábitat más estable y en cierta forma más homogéneo, y rodolitos muy distantes un hábitat más expuesto a alteraciones lo que puede contribuir a que presenten menor diversidad. Los rodolitos dispersos pueden pasar periodos largos de tiempo enterrados por el sedimento aledaño, por marejadas, o durante el forrajeo de organismos grandes como rayas. Cambios de fauna en ese sentido se han encontrado en experimentos donde artificialmente hacen que los rodolitos estén estables versus zonas donde los pueden mover la marejadas causadas por el viento. En estos estudios se encontró que con un incremento en la velocidad del viento (que movería los rodolitos no estabilizados) disminuye la abundancia general de organismos y la riqueza total de especies, y el efecto es específicamente en las especies móviles, mientras que las especies sésiles, al contrario, aumentan en abundancia (Hinojosa-Arango *et al.* 2009). Lo encontrado con los rodolitos de la Isla concuerda con esos estudios siendo el lecho donde unos están junto a otros más estables ante marejadas,

mientras la zona donde están muy dispersos y domina la arena puede cubrirlos y eliminar especies que los habían colonizado. Lo anterior se refleja también en el cambio en composición de la fauna que sigue un gradiente de los rodolitos más dispersos a los más agregados, representando ambos extremos ensamblajes diferentes, siendo más variables los más dispersos y presentando una fauna más homogénea los más agregados.

La biodiversidad más alta se da en los niveles intermedios de agregación por representar zonas donde pese a estar influenciada por movimiento o enterramiento de los rodolitos no están tan lejos unos de otros y se puede propiciar la continúa llegada de los diferentes organismos. Por ejemplo, en fondos de maerl, resultados sugieren que el incremento en la estabilidad resulta en un menor número de especies (Hinojosa-Arango *et al.* 2009).

El lecho de rodolitos puede presentar diferentes etapas serales de la sucesión dependiendo de si éstas algas han sido alteradas o son más estables como ocurre en otros sistemas marinos. El desplazamiento de una estructura rocosa, como lo es un rodolito, crea un disturbio e inestabilidad del hábitat para los epibiontes, acabando con muchos de ellos y exponiendo el sustrato para una nueva colonización. Si este sustrato quedara enterrado en fondo lodoso, se disminuirán drásticamente los organismos sésiles, si el sustrato se desplaza sobre un fondo arenoso o rocoso, pueden sobrevivir briozoos no ramificados o moluscos perforadores a través de la creación de cavidades dentro del sustrato de la roca. Dentro de esta lógica, rodolitos muy agregados, tanto así que topan unos con otros, tienen una menor posibilidad de movilidad mecánica, y por tanto mayor estabilidad (Connell 1978, Wilson 1987, Wilson 1994).

En los rodolitos muy separados no hay una migración continua de los organismos errantes de sustrato duro como ciertos poliquetos o moluscos; al quedar más aislados por campos de arena. Muchos grupos de sustrato duro tendrían que pasar zonas amplias de sedimentos que no es su hábitat. Por lo que dependen del asentamiento larval. Dentro de estos rodolitos aislados que no están cubiertos por sedimento se dará dominancia de pocos grupos. En los lechos de rodolitos muy agregados posiblemente hay un intercambio de organismos larvales y adultos, y que las comunidades lleguen a un clímax, y sean más estables.

En rodolitos se sabe que los buenos competidores desplazan a los buenos dispersores en zonas estables, pero que los buenos dispersores son dominantes en rodolitos de zonas inestables donde los buenos competidores suelen no ser capaces de soportar los disturbios (Hinojosa-Arango *et al.* 2009).

Mientras que los rodolitos de zonas intermedias pueden ser zonas de escape de especies que están siendo desplazadas de las zonas más densas. Los rodolitos no están lo suficientemente lejos como para que la fauna errante adulta no pueda transitar entre uno y otro. Esto en cierta forma se evidencia en la gran variabilidad de la fauna total dentro de los rodolitos intermedios, lo que refleja que en algunos es más fácil llegar o estar que en otros. Algunos estarán lo suficientemente lejos pero a la vez accesibles para la fauna colonizadora (Roxburgh *et al.* 2004).

5.4 Relación de la fauna con las variables de complejidad de los rodolitos

La complejidad aumentó en cierto grado los valores de diversidad en los rodolitos, igualmente en rodolitos del golfo de California, con un promedio más bajo de densidad de organismos criptofaunales ($2,3/\text{cm}^3$), se encontró que el total de organismos que soporta un rodolito se incrementa significativamente conforme aumentan tanto la complejidad (complejidad de las ramificaciones) y el espacio disponible (volumen del talo). Estos datos sugieren que la reducción de la estructura de tamaños de la población de rodolitos, así como la complejidad estructural y cobertura de rodolitos vivos podría ocasionar una reducción en la riqueza de especies y abundancia (Steller *et al.* 2003).

Otros factores, que se piensa que pueden influir en la alta diversidad de especies en los rodolitos se relacionan con su estabilidad como hábitat. Por ejemplo, algunos estudios indican que los rodolitos son estructuras de crecimiento muy lento lo que daría oportunidad a varios estadios de sucesión de la fauna que los habita si no son alterados. Además se piensa que los rodolitos no producen sustancias químicas que eviten el establecimiento de epífitas y epifauna. Sin embargo en ciertas condiciones los rodolitos pueden fragmentarse y crecer rápidamente, alterando el hábitat para los organismos asociados a ellos. Faltan más estudios para tener mayor claridad acerca de la influencia de las formas de crecimiento y reproducción de los rodolitos en la estructura de las comunidades (Frantz & Kashgharian 2000, Foster 2001, Steller *et al.* 2003, Hinojosa-Arango *et al.* 2004).

6. CONCLUSIONES

A) Los niveles de agregación intermedia tuvieron los valores de biomasa total, riqueza, abundancia total, variabilidad poblacional y biodiversidad más altos.

B) Hay un cambio en la composición de la fauna que sigue un gradiente de los rodolitos más dispersos a los más agregados, representado ambos extremos ensamblajes faunísticos diferentes.

- C) La complejidad de los rodolitos parece influenciar varias características de las comunidades biológicas en hasta un 10 o 12%.
- D) Los rodolitos sirven como sitios de reproducción para varias especies, lo cual se evidencia en la presencia de individuos de muchas de las especies cargando huevos o juveniles.
- E) Además, los rodolitos sirven como sitios para el crecimiento de muchas especies, lo cual se evidencia en la presencia de un ámbito de estados de desarrollo muy amplio entre individuos de una misma especie entre las especies más abundantes.
- F) Los rodolitos son sitios muy diversos, y comparativamente con otros estudios, los rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco presentan valores especialmente altos de diversidad. Esto puede ser un reflejo de la poca intervención humana de estas comunidades en la Isla, la cual puede ser usada a futuro como referencia de un hábitat prístino.

7. BIBLIOGRAFÍA

Acevedo-Gutiérrez, A. 1996. Lista de mamíferos marinos en Golfo Dulce e Isla del Coco, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44: 933-934

Alfaro, E. 2008. Ciclo diario y anual de variables troposféricas y oceánicas en la Isla del Coco, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 56(supl. 2): 19-29.

Alvarado-Calvo, A. E. Protti-Martinelli, O.W. Rojas-Acuña, & L.G. Hertlein. 1964. *Nuevos Apuntes y Bibliografía de la Isla del Coco. Serie Geográfica No2.* Instituto Geográfico Nacional. Editorial San José, San José, Costa Rica. 79p.

Alvarado, G. 2009. *Los Volcanes de Costa Rica: geología, historia, riqueza natural y su gente.* 3ed. EUNED, San José, Costa Rica. 386 p.

Amado-Filho, G.M., G. Maneveldt, R.C.C. Manso, B.V. Marins-Rosa, M.R. Pacheco, S.M.P.B. Guimarães. 2007. Estructura de los mantos de rodolitos de 4 a 55 metros de profundidad en la costa sur del estado de Espírito Santo, Brasil. *Cien. Mar.* 33: 399-410.

Arias Sánchez, R.F. 1993. *La Isla del Coco: perspectiva histórica y análisis de una leyenda.* Tesis de Licenciatura en Historia. Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. 200 p.

Atabey, N. 1998. Facies characteristics and distribution of rhodoliths and maerls (Red Algae) in southern shelf the Sea of Marmara. *Mineral Res. Expl. Bull.* 120: 55-61.

Boscence, D.J. 1985. The morphology and ecology of a mound-building coralline alga (*Neogoniolithon strictum*) from the Florida Keys. *Palaeontology* 28: 189-206.

Brandano, M., G. Vannucci, L. Pomar & A. Obrador. 2005. Rhodolith assemblages from the lower Tortonian carbonate ramp of Menorca (Spain): environmental and paleoclimatic implications. *Paleogeogr. Paleoclimat. Paleoecol.* 226: 307-323.

- Castillo, P., R. Batiza, D. Vanko, E. Malavassi, J. Barquero & E. Fernández. 1988. Anomalously young volcanoes on old hot-spot traces: I. Geology and petrology of Cocos Island. *Geol. Soc. Am. Bull.* 100: 1400-1414.
- Chubb, L. J. 1933. Geology of Galápagos, Cocos and Eastern Islands with petrology of Galápagos. *Bull. Bernice P. Bishop Mus.* 110: 1-67.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302–1310.
- Cortés, J. 2008. Historia de la investigación marina de la Isla del Coco, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 56 (supl. 2):1-18
- Cortés, J. & H. Guzmán. 1998. Organismos de los arrecifes coralinos de Costa Rica: descripción, distribución geográfica e historia natural de los corales zooxantelados (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico. *Rev. Biol. Trop.* 46: 55-92.
- Cortés, J. & C. E. Jiménez. 2003. Corals and coral reefs of the Pacific of Costa Rica: history research and status: 361-385. *In: J. Cortés (ed.), Latin American Coral Reefs.* Elsevier Science B.V., Amsterdam.
- Cortés, J., C. E. Jiménez, A.C. Fonseca & J.J. Alvarado. 2010. Status and conservation of coral reefs in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 58: 33-50.
- Dawson, E.Y. 1961. Una clave ilustrada de los géneros de algas bénticas del Pacífico de la América Central. *Pac. Nat.* 3: 167-231.
- Dawson, E.Y. 1962. Additions to the marine flora of Costa Rica and Nicaragua. *Pac. Nat.* 3: 375-395.
- Dean, H. K. 2009. Chapter 13 Polychaetes and Echiurans. p. 181, species listing Di 132-160. *In: I. S. Wehrtmann & J. Cortés (eds.) Marine biodiversity of Costa Rica, Central America.* Springer Science + Business Media B. V., Berlín.
- Dean, H.K., J.A. Sibaja-Cordero & J. Cortés. 2012. Polychaetes (Annelida: Polychaeta) of Cocos Island National Park, Pacific Costa Rica. *Pac. Sci.* 66. En prensa.
- Dean, H.K., J.A. Sibaja-Cordero, J. Cortés, R. Vargas & G.Y. Kawauchi. 2010. Sipunculans and echiurans of Isla del Coco (Cocos Island), Costa Rica. *Zootaxa* 2557: 60-68.
- De Grave, D. 1999. The influence of sedimentary heterogeneity on within maerl bed differences in infaunal crustacean community. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 49: 153-163.
- De Grave, D. & A. Whitaker. 1999. Benthic community re-adjustment following dredging of a muddy-maerl matrix. *Mar. Poll. Bull.* 38: 102-106.
- Eros, J.M., M.R Johnson & D.H. Backus. 2006. Rocky shores and development of the Pliocene–Pleistocene Arroyo Blanco basin on Isla Carmen in the Gulf of California, Mexico. *Can. J. Earth Sci.* 43: 1149-164.

- Fauchald, K. 1979. The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 17: 193-284.
- Fernández, C. 2008. Flora marina del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, Pacífico Tropical Oriental. *Rev. Biol. Trop.* 56 (supl. 2): 57-69.
- Figuereido, M.A., K. Santos de Menezes, E.M. Costa-Paiva, P.C Paiva, C.R.R. Ventura. 2007. Evaluación experimental de rodolitos como sustratos vivos para la infauna en el Banco de Abrolhos, Brasil. *Ciencias Marinas* 33: 427-440.
- Foster, M.S. 2001. Mini Review: rhodoliths: between rocks and soft places. *J. Phycol.* 37: 659-667.
- Frantz, B.R. & M. Kashgharian. 2000. Growth rate and potential climate record from a rhodolith using ^{14}C accelerator mass spectrometry. *Limnol. Oceanogr.* 45: 1773-1777.
- Garrison, G. 2005. Peces de la Isla del Coco. 2 ed. Edit. INBio, Heredia, Costa Rica. 429p.
- Garzón-Ferreira, J., J. Cortés, A. Cróquer, H. Guzmán, Z. Leão & A. Rodríguez-Ramírez. 2002. Status of coral reefs in Southern Tropical America in 2000-2002: Brazil, Colombia, Costa Rica, Panamá and Venezuela: Pp. 343-360. *In: C. Wilkinson (ed.), Status of Coral Reefs of the World: 2002.* AIMS, Townsville, Australia.
- Gherardi, D.F.M. 2004. Community structure and carbonate production of a temperate rhodolith bank from Arvoredo Island, southern Brazil. *Brazilian J. Ocean.* 52: 207-224.
- Glynn, P.W. 1974. Rolling stones among the Scleractinia: mobile coralliths in the Gulf of Panama. *Proc. Int. Coral Reef Sym.* 2: 183-98.
- Guzmán, H. M. & J. Cortés. 2007. Reef recovery 20-yr after the 1982-83 El Niño massive mortality. *Mar. Biol.* 151: 401-411.
- Harper, A.T., Ø. Hammer, A.T David & P.D. Ryan. 2001. Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontol. Electr.* 4: 1-9.
- Harvey, A.S. & F.L. Bird. 2008. Community structure of a rhodolith bed from cold-temperate waters (southern Australia). *Australian J. Bot.* 56: 437-450.
- Hassack, D. & D.M. Holdich. 2005. The tubicolous habit amongst the tanaidacea (Crustacea, Peracarida) with particular reference to deep-sea species. *Zool. Scrip.* 16: 223-233.
- Hinojosa-Arango, G. & R. Riosmena-Rodríguez. 2004. Influence of rhodolith-forming species and growth-form on associated fauna of rhodolith beds in the central-west Gulf of California, México. *P.S.Z.N: Mar. Ecol.* 25: 109-127.
- Hinojosa-Arango, G., C.A. Maggs, & M.P. Johnson. 2009. Like a rolling stone: the mobility of maerl (Corallinaceae) and the neutrality of the associated assemblages. *Ecology* 90: 517-528.

- Holdich, D.M. & Jones J.A. 2007. The distribution and ecology of British shallow-water tanaid crustaceans (Peracarida, Tanaidacea). *J. Nat. His.* 17: 157-183.
- James, D.W. 2000. Diet, movement, and covering behavior of the sea urchin *Toxopneustes roseus* in rhodolith beds in the Gulf of California, México. *Mar. Biol.* 137: 913-923.
- Keegan, B. F. 1974. The macrofauna of maerl substrates on the west coast of Ireland. *Cah. Biol.* 15:513-530.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology*. 2° ed. Addison-Welsey, California, EEUU. 620 p.
- Konar, B., R. Riosmena-Rodríguez & K. Iken. 2006. Rhodolith bed: a newly discovered habitat in the North Pacific Ocean. *Bot. Mar.* 49: 355-359.
- Light S.F. & J.T Carlton. 2007. *The Light and Smith Manual: intertidal invertebrates from central California to Oregon*. 4.ed. Univ. California Press, Los Ángeles, California, EEUU. 1001p.
- Lizano, O. 2001. Batimetría de la plataforma insular alrededor de la Isla del Coco, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 49 (Supl. 2): 163-170.
- Lizano, O. 2008. Dinámica de aguas alrededor de la Isla del Coco, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 56 (supl. 2): 31-48
- Mathis B.J, A.J. Kohn, N.A. Goldberg. 2005. Rhodoliths: the inside story, p. 147–157. *In* F.E Wells, D.I. Walker, & G.A. Kendrick. (eds.). *The marine flora and fauna of Esperance, Western Australia*. Western Australian Museum, Perth, Australia.
- Müller-Karger, F.E. 2000. Characteristics of wind-generated rings in the Eastern Tropical Pacific Ocean. *J. Geophys. Res.* 105: 1271-1284.
- Piller, W.E. & M. Rasser. 1996. Rhodolith formation induced by reef erosion in the Red Sea, Egypt. *Coral Reefs* 15:191–198.
- Quinn, G.P. & M.J. Keough. 2002. *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, Inglaterra. 537 p.
- Reyes-Bonilla, H., R. Riosmena-Rodríguez & M.S. Foster. 1997. Hermatypic corals associated with rhodolith beds in the Gulf of California, Mexico. *Pacific Science* 51: 328–37.
- Riosmena-Rodríguez, R. & M.A. Medina-López. 2011. The role of rhodolith beds in the recruitment of invertebrate species from the southwestern Gulf of California, Mexico. p. 311-319. *In*: J. Seckbach & Z. Dubinsky (eds.). *All flesh is grass: Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*. Springer Netherlands, Dordrecht, Holanda.

- Riul, P., P. Lacouth, P.R. Pagliosa, M.L. Christoffersen & P.A Horta. 2009. Rhodolith beds at the easternmost extreme of South America: Community structure of an endangered environment. *Aq. Bot.* 90: 315-320.
- Rodríguez, J. 2002. La Isla del Coco: entre realidad y leyenda. *Herencia* 14: 11-16.
- Scherner, F., P. Riul, E. Bastos, Z.L. Bouzon, P.R Pagliosa, A. Blankenstein, E. Oliveira & P.A. Horta. 2010. Herbivory in a rhodolith bed: a structuring factor?. *Pan. J. Aq. Sci.* 5: 358-366.
- Scoffin, T.P., D.R. Stoddart, A.W. Tudhope & C. Woodroffe. 1985. Rhodoliths and coralloliths of Muri Lagoon, Rarotonga, Cook Islands. *Coral Reefs* 4: 71–80.
- Sibaja-Cordero, J.A. 2008. Tendencias espacio-temporales de los avistamientos de fauna marina en los buceos turísticos (Isla del Coco, Costa Rica). *Rev. Biol. Trop.* 56: 113-131.
- Steller, D.S. & M.S. Foster. 1995. Environmental factors influencing distribution and morphology of rhodoliths in Bahía Concepción, B.C.S., México. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 194: 201–212.
- Steller, D.L., R. Riosmena-Rodríguez, M.S. Foster & C.A. Roberts. 2003. Rhodolith bed diversity in the Gulf of California: the importance of rhodolith structure and consequences of disturbance. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 13: S5–S20.
- Roxburgh, S.H., K. Shea, & J.B. Wilson. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology* 85: 359–371.
- Suárez-Morales, E. & A. Morales-Ramírez. 2009. New species of Monstrilloida (Crustacea: Copepoda) from the Eastern Tropical Pacific. *J.Nat. Hist.* 43: 1257-1251.
- Thoma, B., R. Heard & R. Vargas. 2005. A new species of *Parapinnixa* (Decapoda: Brachyura: Pinnotheridae) from Isla del Coco, Costa Rica. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 118:543-550.
- Tsuyi, Y. 1993. Tide influenced high energy environments and rhodolith-associated carbonate deposition on the outer shelf and slope off the Miyako Islands, southern Ryukyu Island Arc, Japan. *Mar. Geol.* 113: 255-271.
- Vargas, R. & J. Cortés. 1997. Biodiversidad marina de Costa Rica: Orden Stomatopoda (Crustacea: Hoplocarida). *Rev. Biol. Trop.* 45: 1531-1539.
- Vilas-Paz A, B. Gamallo-Liste, J. Framil-Barreiro, J. Bonache-López, K. Sanz-Ochoa, M. Lois-Silva, M. Toubes-Porto. 2005. Atlantic Islands of Galicia National Terrestrial-Maritime Park. Galicia. Visitor`s Guide. Cuerpo Autónomo de Parques Nacionales. Galicia. 303p.
- Wehrtmann, I. & V. Nielsen-Muñoz. 2009. The deepwater fishery along the Pacific coast of Costa Rica, Central America. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 37: 543-554.
- Welch, P. 1948. *Limnological methods*. McGrawHill. Nueva York. 198 p.

Wicksten, M. & R. Vargas.2001. A new species of *Thor* Kingsley, 1878 (Crustacea: Decapoda: Caridea: Hippolytidae) from the tropical eastern Pacific. Proc. Biol. Soc. Wash. 114:139-144

Wilson, J.B. 1994. The intermediate disturbance hypothesis of species coexistence is based on patch dynamics. New Zealand J. Ecol. 18: 176-181.

Wilson. M.A. 1987. Ecological dynamics on pebbles, cobbles, and boulders. Palaios 2: 594-599.