

**Universidad de Costa Rica  
Facultad de Ciencias  
Escuela de Biología**

**Tesis presentada para optar el grado de  
Licenciatura en Biología con énfasis en Zoología**

**Ecología trófica de la anémona de mar *Anthopleura nigrescens* (Cnidaria: Actiniaria)**

**Andrés José Quesada Satterthwaite**

**A64528**

**Ciudad Universitaria Rodrigo Facio**

**2013**

## **MIEMBROS DEL TRIBUNAL**

---

**Jorge Cortés Núñez, Dr.**  
**Tutor de tesis**

---

**Álvaro Morales Ramírez, Dr.**  
**Miembro del Tribunal**

---

**Fabián Acuña, Dr.**  
**Lector**

---

**Javier Trejos Zelaya, Dr.**  
**Decano de la Facultad de Ciencias**

---

**Rita Vargas Castillo, M.Sc.**  
**Lectora**

## AGRADECIMIENTOS

Primero, quiero agradecer a mi madre y a mi padre, que me apoyaron inmensamente a través de todos estos años de carrera. Muchas gracias por creer en mí.

Segundo, no hubiera podido realizar esta tesis sin la ayuda de muchas personas, las cuales mencionaré a continuación.

Le agradezco muchísimo a Marco Corrales, Karla Conejo, Amandine Bourg, Allan Carrillo y Steven Zamora por la ayuda brindada en las giras de exploración y colecta. Su apoyo y compañía fue invaluable.

Una parte vital de esta tesis fue la identificación de las presas que se encontraban en los celenterones de las anémonas. Quiero agradecerle profundamente a Marco Corrales, Victoria Bogantes, Allan Carrillo, Steven Zamora, Jeffrey Sibaja, Kimberly García y Rita Vargas por su valiosa y paciente ayuda con la identificación de organismos que generalmente estaban fragmentados y semidigeridos, lo cual no fue tarea fácil.

Cabe destacar que fue indispensable el uso de las instalaciones y equipo del CIMAR.

También quiero agradecerle a Jorge Cortés, Fabián Acuña y Rita Vargas por la revisión del manuscrito y por sus valiosos consejos. Fabián Acuña fue de gran ayuda en las fases iniciales de la tesis, amablemente respondiendo a mis cuantiosas dudas. Además, fue el proveedor de mucha literatura acerca de ecología trófica de anémonas de mar. De hecho, fueron sus charlas en el CIMAR que hicieron que me interesara en este grupo.

Muchas gracias a Jeffrey Sibaja por sus consejos sobre el análisis estadístico, a Juan José Alvarado por el préstamo de software estadístico, y a Brian Bingham por proveerme con literatura y buenas recomendaciones.

También quiero expresar mi enorme gratitud a los profesores Jose Vargas, Jeffrey Sibaja y Brian Bingham por transmitirme su pasión por los invertebrados marinos.

Quiero darle un caluroso agradecimiento a Jenaro Acuña, por su amabilidad y por su hospitalidad al prestarnos su oficina en la tardes para un muy necesitado respiro.

Finalmente, quisiera brindar un agradecimiento muy especial a Marco Corrales y Victoria Bogantes, por su apoyo, compañía y amistad a lo largo de este proceso.

Cierro con una frase del famoso astrofísico Neil deGrasse Tyson:

*“Recognize that the very molecules that make up your body, the atoms that construct the molecules, are traceable to the crucibles that were once the centers of high mass stars that exploded their chemically rich guts into the galaxy, enriching pristine gas clouds with the chemistry of life. So that we are all connected to each other biologically, to the earth chemically and to the rest of the universe atomically.”*

## ÍNDICE GENERAL

	<b>Página</b>
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Acerca del Orden Actiniaria .....	1
1.2. Caracterización de la dieta.....	1
1.3. Antecedentes.....	2
1.3.1. Estudios sobre la ecología trófica de anémonas .....	2
1.3.2 Otros informes sobre alimentación de anémonas .....	5
1.4. Justificación.....	6
2. OBJETIVOS .....	7
2.1. Objetivo principal .....	7
2.2. Objetivos específicos .....	7
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	8
3.1. Organismo estudiado .....	8
3.2. Sitios de colecta .....	8
3.3. Metodología.....	9
3.4. Análisis de datos .....	10
4. RESULTADOS .....	12
4.1. Estado de digestión de las presas.....	12
4.2. Tipos de presas encontradas e índice de vacuidad .....	13
4.3. Dieta .....	16
4.4. Dieta durante mareas diurnas y nocturnas .....	18
4.5. Similitudes de la dieta con anémonas de zonas templadas.....	20

5. DISCUSIÓN.....	21
5.1. Estado de digestión de las presas.....	21
5.2. Tipos de presas encontradas e índice de vacuidad .....	22
5.3. Dieta .....	23
5.4. Dieta durante mareas diurnas y nocturnas .....	26
5.5. Similitudes de la dieta con anémonas de zonas templadas.....	27
6. CONCLUSIONES.....	28
7. BIBLIOGRAFÍA .....	29

## LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Número total de individuos (n) y porcentaje (P) de cada tipo de presa, en los celenterones de las anémonas colectadas en ambos sitios. ....	14
Cuadro 2. Porcentaje de cavidades gástricas vacías (V) para diferentes especies de anémonas en varios sitios. Rangos indican variación producto de muestreos en diferentes sitios o diferentes estaciones del año. ....	15
Cuadro 3. Número total de individuos de cada presa (n), índice de frecuencia de cada presa (f), y porcentaje de cada presa (P), en los celenterones de las anémonas colectadas en Playa Dominical y Mata de Limón, Puntarenas. ....	17
Cuadro 4. Presas primarias y secundarias para diferentes especies de anémonas, basado en el porcentaje de cada presa. ....	20

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Composición de la dieta de la anémona de mar <i>A. nigrescens</i> en Playa Dominical y Mata de Limón.....	13
Figura 2. Número de individuos de cada tipo de presa en los celenterones de las anémonas colectadas durante las mareas altas nocturnas y las mareas altas diurnas en Playa Dominical, Puntarenas.....	18
Figura 3. Número de individuos de cada tipo de presa en los celenterones de las anémonas colectadas durante las mareas altas nocturnas y las mareas altas diurnas en Mata de Limón, Puntarenas.....	19

## RESUMEN

Las anémonas de mar son componentes importantes de muchos ecosistemas marinos y a menudo son los depredadores dominantes en algunas comunidades. Asimismo, establecen relaciones simbióticas con diversos organismos, desde algas unicelulares hasta peces. El papel que juegan las anémonas de mar en las redes tróficas es un aspecto interesante de su ecología. Sin embargo, se sabe muy poco sobre la ecología trófica de las anémonas en zonas tropicales. Con el fin de entender el papel que juegan estos organismos en los ecosistemas tropicales, se estudió la dieta de la anémona intermareal *Anthopleura nigrescens* en dos sitios en la costa Pacífica de Costa Rica, Mata de Limón y Playa Dominical. Los objetivos de este estudio fueron describir la dieta de *A. nigrescens* y comparar la composición de presas capturadas entre mareas altas nocturnas y diurnas. Se examinó el contenido de los celenterones y se contó el número de cada tipo de presa. Se encontraron 25 diferentes tipos de presas distribuidas en cinco grupos: moluscos, crustáceos, anélidos, otros artrópodos y huevos. Los bivalvos juveniles, larvas cipris de cirripedios y copépodos fueron las presas más frecuentes, aunque *A. nigrescens* también captura gasterópodos, poliquetos, insectos y huevos. Se encontraron diferencias en cuanto a la composición de presas entre mareas altas. Las anémonas en Mata de Limón capturaron más larvas cipris durante mareas altas diurnas que durante mareas altas nocturnas, mientras que las anémonas de Playa Dominical capturaron significativamente más bivalvos juveniles durante mareas altas nocturnas. Las diferencias en presas capturadas entre mareas pueden ser explicadas por el comportamiento de las presas. Algunos estudios indican que las larvas cipris se asientan principalmente durante mareas altas diurnas, mientras que algunas especies de copépodos emergen a la columna de agua durante la noche. Esta investigación evidencia que las mareas altas nocturnas y diurnas pueden traer diferentes tipos de presas que son componentes importantes de la dieta de esta anémona. La dieta de *A. nigrescens* se asemeja a la de especies de zonas templadas que se alimentan principalmente de bivalvos y crustáceos. La variedad de presas capturadas, incluyendo insectos, refleja el carácter polífago oportunista de esta especie.

# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1. Acerca del Orden Actiniaria

Las anémonas de mar son cnidarios pertenecientes a la Clase Anthozoa, Orden Actiniaria. Se caracterizan por ser pólipos solitarios que carecen de esqueleto calcáreo y tienen un disco oral con múltiples tentáculos, generalmente cilíndricos, aunque los hay ramificados, engrosados en la punta o hinchados a lo largo (Fautin 1998). Además, frecuentemente tienen estructuras en la columna como verrugas adhesivas, acrorhagi, vesículas o pseudotentáculos (Brusca & Brusca 2002). Su reproducción puede ser sexual, mediante la fertilización externa o interna, o asexual, mediante la fisión longitudinal o transversal, o por medio de fragmentación (laceración pedal), en ambos casos generando clones (Fautin 1992, 1999).

## 1.2. Caracterización de la dieta

Varios estudios caracterizan a las anémonas como depredadores polífagos oportunistas, que se alimentan de las presas disponibles en el ambiente, generalmente organismos bentónicos (Chintiroglou & Koukouras 1991, Acuña & Zamponi 1996, Acuña *et al.* 2001). Por ejemplo, Acuña y Zamponi (1996) analizaron la dieta de tres especies de anémonas y determinaron que la presa predominante fue el bivalvo *Brachidontes rodriguezi*, el cual fue también el organismo con mayor biomasa en el ambiente circundante. Otros estudios con anémonas de zonas templadas han encontrado que la dieta de éstas cambia con la estación del año (Chintiroglou & Koukouras 1992, Acuña & Zamponi 1995). Por ejemplo, Acuña *et al.* (2001) observaron que *Anthothoe chilensis* se

alimenta principalmente de crustáceos gamáridos en el verano, cuando éstos presentan un pico de abundancia y de picnogónidos, poliquetos cirratúlidos y crustáceos caprélidos en otras épocas del año. Inclusive, se ha encontrado que la dieta de una especie de anémona puede variar considerablemente de acuerdo a la zona donde se encuentra, por ejemplo, cuando una especie se encuentra en diferentes áreas de un arrecife, o a diferentes profundidades en un mismo sitio (Chintiroglou & Koukouras 1992, Tsurpalo & Kostina 2003). Por estas razones, se ha sugerido que la dieta de las anémonas refleja la estructura de las comunidades que habitan (Chintiroglou & Koukouras 1992, Tsurpalo & Kostina 2003).

### **1.3. Antecedentes**

#### **1.3.1. Estudios sobre la ecología trófica de anémonas**

La ecología trófica ha sido estudiada en pocas especies de anémonas, casi todas en zonas con climas templados. Varios de estos estudios se han llevado a cabo en Argentina. Zamponi (1979) fue el primero en estudiar la dieta de dos especies de anémonas: *Phymactis clematis* y *Bunodactis marplatensis* (ahora *Bunodosoma zamponii* y *Aulactinia marplatensis*, respectivamente). Luego, Acuña y Zamponi (1995, 1996) estudiaron la ecología trófica de tres especies: *P. clematis*, *A. marplatensis* y *A. reynaudi*. Encontraron que las dietas de estas anémonas intermareales son muy similares en los dos sitios muestreados, pues se alimentaron principalmente del bivalvo mitílido *Brachidontes rodriguezii*. Este bivalvo también es la presa principal de *Oulactis muscosa*, una especie de las zonas intermareal y submareal (Acuña & Zamponi 1999). Otra anémona estudiada fue *Tricnidactis errans*, que come principalmente anfípodos gamáridos (Acuña *et al.* 1999).

Finalmente, Acuña *et al.* (2001) estudiaron la dieta de *Anthothoe chilensis* y encontraron que come principalmente anfípodos gamáridos y el picnogónido *Achelia assimilis*.

También se han llevado a cabo estudios en Estados Unidos. Dayton (1973) hizo observaciones de la dieta de *Anthopleura xanthogrammica* en Washington y encontró que se alimenta principalmente del bivalvo *Mytilus californianus* y en menor medida del cirripedio *Balanus cariosus*, ambas especies muy abundantes en las zonas muestreadas. Un estudio en California indica que esta especie también se puede alimentar del gasterópodo tóxico *Aplysia californica* (Winkler & Tilton 1962). También en California, Purcell (1977) colectó excretas de *Metridium senile* en el campo y encontró que los individuos, tanto grandes como pequeños, se alimentan principalmente de zooplancton: copépodos adultos y larvas de moluscos, cirripedios y poliquetos. Esta dieta fue confirmada por Sebens y Koehl (1984), quienes además encontraron anfípodos, huevos de invertebrados, foraminíferos, nemátodos y poliquetos. En Washington, Sebens (1981) analizó los celenterones de tres anémonas intermareales: *Anthopleura elegantissima*, *A. xanthogrammica* y *M. senile*. En *A. elegantissima* encontró una gran variedad de presas, pero principalmente moluscos y crustáceos de la zona intermareal, mientras que las presas que encontró en *A. xanthogrammica* y *M. senile* concuerdan con los trabajos previamente mencionados.

Möller (1978) estudió la dieta de *Anemonia sulcata* en el norte de Francia y encontró que se alimenta de varios tipos de crustáceos, moluscos, insectos y poliquetos. En la costa suroeste de Irlanda, Minchin (1983) encontró vieiras (*Pecten maximus*) muertas cerca de grupos de *Anthopleura balii* y en el disco oral de las mismas. Al examinar 63 celenterones de esta especie encontró varios tipos de gasterópodos, bivalvos y briozoos. También en Irlanda, Davenport *et al.* (2011) estudiaron tres poblaciones de *Actinia equina*, las cuales se

alimentaban principalmente de moluscos, crustáceos, insectos y algas coralinas. Durante un viaje a bordo de una embarcación pesquera en Islandia, Den Hartog (1986) colectó diez especímenes de *Urticina eques* que habían sido dragados. En dos de los especímenes encontró un individuo de la vieira *Chlamys opercularis*, por lo que infiere que es una presa común de *U. eques*. En Grecia, Chintiroglou y Koukouras (1991) estudiaron la composición de la dieta de *Calliactis parasitica* en dos zonas de muestreo: infralitoral (3-20 m) y circalitoral (45-80 m). Las principales presas fueron muy similares para ambos sitios: gasterópodos, bivalvos y crustáceos. En otro estudio los mismos autores describen los hábitos alimenticios de tres especies de anémonas: *Anemonia viridis*, *Actinia equina* y *Cereus pedunculatus* (Chintiroglou & Koukouras 1992). *A. viridis* se alimenta principalmente anfípodo *Corophium acutum*; *A. equina* se alimenta de detrito orgánico, insectos, crustáceos y moluscos; mientras que *C. pedunculatus* come casi exclusivamente anfípodos y decápodos.

Finalmente, hay unos cuantos estudios de ecología trófica de anémonas en otras partes del mundo. Tsurpalo y Kostina (2003) estudiaron la dieta de *Oulactis orientalis*, *Cnidopus japonicus* y *Aulactinia* sp. en las Islas Kuriles (Rusia), siendo los gasterópodos, crustáceos y algas las presas más importantes. Kruger y Griffiths (1996) estudiaron los celenterones de siete especies de anémonas en Sudáfrica. A pesar de que el espectro de la dieta fue muy variable, una o dos presas dominaban la dieta, generalmente especies de bivalvos, isópodos, cirripedios o gasterópodos. En el suroeste de Australia, Ayre (1984) encontró que los insectos fueron la presa más común en *Actinia equina* y *A. tenebrosa*, mientras que en el este de Australia, los crustáceos y moluscos conforman un 88 % de la dieta de *Actinoporus elongatus* (Clayton & Collins 1992).

En contraste con las zonas templadas, se sabe muy poco sobre las anémonas en zonas tropicales. En el caso de Costa Rica, Cortés (1997, 2009) reportó siete especies de anémonas para el Pacífico y Caribe. Además, recientemente se reportaron las especies *Nemanthus californicus* (Excoffon *et al.* 2009), *Anthopleura nigrescens* (Acuña *et al.* 2012a) y *Telmatactis panamensis* para el Pacífico de Costa Rica (Acuña *et al.* 2012b), mientras que nuevos registros adicionales y un inventario actualizado puede consultarse en Acuña *et al.* (2013). Sin embargo, hasta la fecha no hay estudios sobre aspectos ecológicos de las anémonas de mar en Costa Rica.

### **1.3.2. Otros informes sobre alimentación de anémonas**

Se han publicado varios artículos que reportan la observación de una anémona alimentándose de otro animal. Estos informes son muy valiosos, pero no son estudios de ecología trófica como los mencionados anteriormente. Por ejemplo, varias observaciones de la anémona *Entacmea medusivora* alimentándose de la medusa *Mastigias papua* indican que ésta es su principal presa (Hamner *et al.* 1982, Fautin & Fitt 1991). Sin embargo, otras observaciones son de presas aparentemente incidentales. Por ejemplo, Moraes y Chagas-Júnior (2009) observaron a la anémona *Bunodosoma caissarum* alimentándose del ciempiés *Otostigmus scabricauda*. Los autores sugieren que el ciempiés estaba cazando en la zona intermareal y cayó en los tentáculos de la anémona. Otro estudio reporta, por primera vez, una especie anémona intentando comerse dos especies de nudibranchios, en ocasiones separadas (Meij & Reijnen 2011). Finalmente, Riedel *et al.* (2008) encontraron que las anémonas *C. pedunculatus* y *C. parasítica*, durante condiciones de hipoxia, se alimentaban de ofiuroideos moribundos que bajo condiciones normales evitarían ser depredados.

#### **1.4. Justificación**

Las anémonas son componentes importantes de muchos ecosistemas marinos: establecen relaciones simbióticas con una gran variedad de otros organismos, tienen la capacidad de ser los depredadores dominantes en una comunidad y muchas especies pueden encontrarse en altas densidades. Un aspecto interesante de la ecología de las anémonas es el papel que juegan en las redes tróficas de los ecosistemas que habitan y sus hábitos alimenticios. La mayoría de los estudios de ecología trófica de anémonas se han llevado a cabo en zonas con climas templados, donde se ha encontrado que se alimentan principalmente de bivalvos mitílidos, pequeños crustáceos y gasterópodos. Por los pocos estudios en zonas tropicales, resulta de interés realizar este tipo de estudios en estas regiones, donde existe una mayor diversidad de presas potenciales y se conoce poco sobre las especies de anémonas presentes.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. Objetivo principal**

Estudiar la dieta de *Anthopleura nigrescens*.

### **2.2. Objetivos específicos**

1. Describir qué especies de organismos componen la dieta de *A. nigrescens*.
2. Comparar la composición de presas capturadas durante mareas altas diurnas con la composición durante mareas altas nocturnas.
3. Comparar la dieta de *A. nigrescens* con la información disponible para anémonas similares en zonas templadas.

### 3. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.1 Organismo estudiado

*Anthopleura nigrescens* es una anémona común en las zonas intermareales del Pacífico central de Costa Rica (obs.pers.), que también se encuentra ampliamente distribuida en el Indo-Pacífico (Acuña *et al.* 2012a). Esta especie fue descrita en detalle con ejemplares de Hawaii, EEUU (Dunn 1974) y también fue recientemente reportada para Costa Rica (Acuña *et al.* 2012a, Acuña *et al.* 2013). La información y fotografías en esas publicaciones permiten identificar los especímenes en el campo. La identificación se verifica en el laboratorio estudiando la composición de cnidocistos y características anatómicas de las anémonas colectadas. *Anthopleura nigrescens* es una especie ideal para estudios de ecología trófica por su gran abundancia, que permite coleccionar una cantidad considerable de especímenes sin afectar la población.

#### 3.2. Sitios de colecta

Se utilizaron dos puntos de muestreo en la costa Pacífica de Costa Rica: Playa Dominical (9°15'00" N, 83°51'36" W) y Mata de Limón (9°55'15" N, 84°42'53" W). El punto de muestreo en Playa Dominical consiste en un pequeño promontorio rocoso que se extiende hacia la playa arenosa. El punto de muestreo en Mata de Limón consiste en un rompeolas artificial. En ambos sitios se encuentran grandes agregaciones de *A. nigrescens*, que quedan expuestas durante marea baja.

### 3.3. Metodología

El 3 y 4 de abril 2012 se llevó a cabo una colecta de 88 especímenes de *Anthopleura nigrescens* en Playa Dominical. Se colectaron 44 individuos después de una marea alta diurna que fue a las 11:42, y otros 44 individuos después de una marea alta nocturna a las 00:08. La otra colecta se realizó el 22 y 23 de abril 2013 en Mata de Limón (Caldera). Se colectaron 35 individuos después de la marea alta diurna de las 12:06 y 35 individuos después de la marea alta nocturna de las 00:33. Ambas colectas se realizaron entre 2 y 4 días antes de mareas sicigias.

Los individuos se colectaron tan pronto como fue posible después de la marea alta, aproximadamente dos horas antes de la marea baja. Esto, con el objetivo de reducir el tiempo de digestión de las presas en las anémonas y poder extraer presas lo menos digeridas posibles de los celenterones. Las anémonas se colectaron con martillo y cincel, ya que esta especie es muy pequeña y difícil de soltar de las rocas. Una vez colectadas, las anémonas se colocaron en frascos con agua de mar y se narcotizaron con pequeñas adiciones de una disolución de cloruro de magnesio al 7,5% (Moore 1989). Finalmente, se fijaron en agua de mar con formalina al 6%.

En el laboratorio, los especímenes fueron lavados con agua y colocados en recipientes con alcohol al 70%. Antes de disecar, a cada espécimen se le removió cuidadosamente con pinzas toda la gravilla adherida y se lavó con una piseta con agua. Luego, los especímenes fueron disecados sobre un plato Petri con un poco de agua mediante un corte longitudinal y se procedió a remover el contenido del celenterón. Las presas grandes fueron removidas con pinzas, incluyendo el bolo alimenticio si estaba presente. Luego, se raspó con un bisturí los filamentos mesentéricos para separarlos de los

mesenterios, con el objetivo de poder examinar mejor el celenterón y observar presas adheridas a los filamentos mesentéricos. Se utilizó un microscopio estereoscópico para examinar el plato Petri y se utilizaron pinzas suaves o una pipeta de vidrio para remover las presas y colocarlas en viales de vidrio. Se identificaron las presas al nivel taxonómico más bajo posible y se contó el número de cada tipo de presa encontrada en el celenterón de cada anémona. También se anotó si la presa estaba sin digerir, parcialmente digerida o completamente digerida. Por ejemplo, cuando se encontraba solamente el exoesqueleto de un crustáceo, se contó como una presa completamente digerida. En el caso de moluscos, conchas vacías (pero completas), sin ningún tejido, se contaron como completamente digeridas.

### **3.4 Análisis de datos**

Se utilizaron los métodos de Deniel (1975), con la terminología modificada en Acuña y Zamponi (1995), para calcular los siguientes parámetros: porcentaje de cavidades gástricas vacías o índice de vacuidad (V), índice de frecuencia de cada presa (f) y el porcentaje de cada presa (P), en los celenterones de las anémonas. Las presas se clasificaron categóricamente de acuerdo a su porcentaje, como primarias ( $P > 50 \%$ ), secundarias ( $10 \% < P < 50 \%$ ) u ocasionales ( $P < 10\%$ ).

#### **Parámetros:**

Índice de vacuidad (V);  $V = E_v * 100 / N$

Índice de frecuencia de cada presa (f);  $f = n / N$

Porcentaje de cada presa (P);  $P = n' * 100 / N_p$

**Donde:**

$E_v$  = número de cavidades gástricas vacías

$N$  = número total de cavidades gástricas examinadas

$n$  = número de cavidades gástricas que contienen una cierta presa

$n'$  = número total de individuos de una cierta presa

$N_p$  = número total de presas

Con el objetivo de describir la dieta de *A. nigrescens*, se aplicó la metodología detallada anteriormente incluyendo todas las presas encontradas, tanto las digeridas (parcial o completamente) como las no digeridas. Esto se hizo para cada sitio, combinando los datos de las dos mareas, de forma que se obtuviera la composición general de la dieta de la población en Mata de Limón y la de Dominical. Además, se combinaron los datos de ambas poblaciones para obtener la composición general de la dieta de la especie.

Con el objetivo de comparar la composición de presas capturadas durante mareas altas diurnas y mareas altas nocturnas, se aplicó la misma metodología, pero incluyendo solamente las presas parcialmente digeridas o sin digerir. Las anémonas de mar tienen un sistema digestivo cerrado, por lo que existe la posibilidad de que dentro del celenterón se combinen presas recién capturadas con presas previamente capturadas, las cuales se encuentran parcial o completamente digeridas (Davenport *et al.* 2011). En el caso particular de este estudio, es posible que las presas encontradas en anémonas colectadas después de una marea alta diurna, en realidad hayan sido capturadas durante la marea alta nocturna anterior, o viceversa. Por ende, se decidió contar solamente las presas semidigeridas o sin digerir, con el fin de asegurar que las presas contadas correspondieran exclusivamente a la última marea alta.

Los datos se analizaron con el programa estadístico PAST v2.15 (Hammer *et al.* 2001). Se usó un ANOSIM (Clarke 1993) de una vía para determinar si existen diferencias

significativas entre la composición de la dieta diurna y la dieta nocturna. Para determinar cuáles presas contribuyen más a las diferencias entre la dieta diurna y la dieta nocturna (disimilitud), se usó la prueba SIMPER (Clarke 1993). Se transformaron las abundancias de cada tipo de presa a la raíz cuadrada para evitar que los tipos de presas más abundantes dominaran el análisis. Finalmente, se usó una U de Mann-Whitney para determinar si existen diferencias significativas en el número de individuos capturados de las principales presas entre mareas altas diurnas y nocturnas.

## **4. RESULTADOS**

### **4.1. Estado de digestión de las presas**

La mayoría de las presas examinadas se encontraron en estado avanzado de digestión. En el caso de los moluscos, casi siempre se encontraron las conchas enteras, ocasionalmente con filamentos mesentéricos dentro de la concha, lo que indica que el molusco todavía estaba siendo digerido. Se encontraron pocos gasterópodos, algunos con las conchas vacías. Los bivalvos *Brachidontes* se encontraron siempre con las valvas abiertas y en raras ocasiones todavía con un poco de tejido. Los otros bivalvos, en etapa juvenil, se encontraron intactos en la mayoría de los casos. El grupo de los crustáceos fue el que más problemas presentó para la identificación, ya que casi siempre las presas se encontraban muy digeridas y fragmentadas. Los copépodos como *Corycaeus*, rara vez se encontraron enteros y la mayoría de las veces sólo se encontró el exoesqueleto del cefalosoma. Fue más común encontrar larvas cipris de cirripedio intactas, posiblemente

debido a que es una de las principales presas de *A. nigrescens* y fueron muy abundantes en los celenterones. No obstante, la mayoría de las veces se encontró sólo el exoesqueleto. En casi todas las anémonas se encontraron fragmentos de exoesqueletos de crustáceos, que no pudieron ser identificados. Finalmente, los insectos también se encontraron muy fragmentados. En algunos casos se encontraron solamente las alas y en otros se encontró el animal completo pero generalmente con las partes separadas como cabeza, tórax y abdomen, patas y alas.

#### 4.2. Tipos de presas encontradas e índice de vacuidad

Se analizaron los celenterones de un total de 158 anémonas, 88 colectadas en Playa Dominical y 70 provenientes de Mata de Limón. Se encontraron un total de 25 diferentes tipos de presas, distribuidas en cinco grupos principales: moluscos, crustáceos, anélidos, otros artrópodos y huevos (Fig. 1, Cuadro 1).

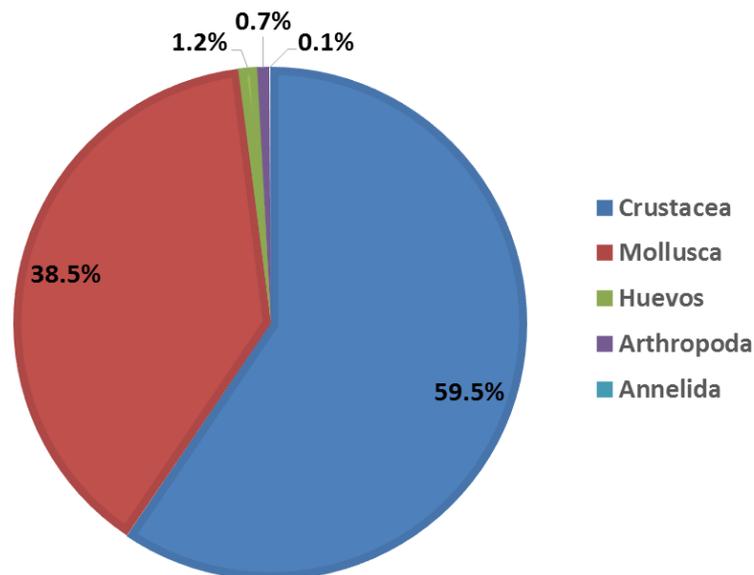


FIGURA 1. Composición de la dieta de la anémona de mar *A. nigrescens* en Playa Dominical y Mata de Limón.

CUADRO 1. Número total de individuos (n) y porcentaje (P) de cada tipo de presa, en los celenterones de las anémonas colectadas en ambos sitios.

<b>Tipo de presa</b>	<b>n</b>	<b>P (%)</b>
<b>Mollusca</b>		
Bivalvia	898	37,76
Gastropoda	18	0,76
<b>Crustacea</b>		
Larvas cypriis	1217	51,18
Copepoda	177	7,44
Cirripedia	9	0,38
Larvas zoea	7	0,29
Decapoda	1	0,04
Isopoda	1	0,04
Cladocera	1	0,04
<b>Annelida</b>		
Polychaeta	3	0,13
<b>Arthropoda (otros)</b>		
Insecta	15	0,63
Halacaridae	2	0,08
<b>Huevos</b>	29	1,22

Se encontraron presas (en cualquier estado de digestión) en todos los celenterones examinados, lo que da un índice de vacuidad de 0%. Cuando se incluyeron solamente las presas semidigeridas o sin digerir (intactas), el índice de vacuidad fue de 3%: de 158 celenterones examinados, 153 contenían una o más presas intactas que habían sido capturadas durante la última marea alta. En comparación con otros estudios, el índice de vacuidad de *A. nigrescens* fue muy bajo (Cuadro 2).

CUADRO 2. Porcentaje de cavidades gástricas vacías (V) para diferentes especies de anémonas en varios sitios. Ámbitos indican variación producto de muestreos en diferentes sitios o diferentes estaciones del año.

<b>Especie</b>	<b>V (%)</b>	<b>Sitio</b>	<b>Referencia</b>
<i>Anemonia sulcata</i>	2,5	Britanny, Francia	Möller, 1978
<i>Actinia equina</i>	4,0 - 15,7	Suroeste de Irlanda	Davenport <i>et al.</i> 2011
<i>Bunodosoma capensis</i>	7,2	Cape Peninsula, Sudáfrica	Kruger & Griffiths 1996
<i>Bunodactis reynaudi</i>	7,4 - 27,7	Cape Peninsula, Sudáfrica	Kruger & Griffiths 1996
<i>Aulactinia marplatensis</i>	14,2 - 89,2	Buenos Aires, Argentina	Acuña & Zamponi 1995
<i>Anthothoe stimpsoni</i>	23,6	Cape Peninsula, Sudáfrica	Kruger & Griffiths 1996
<i>Aulactinia marplatensis</i>	26,7 - 86,6	Buenos Aires, Argentina	Acuña & Zamponi 1995
<i>Actinia equina</i>	35,8	Cape Peninsula, Sudáfrica	Kruger & Griffiths 1996
<i>Bunodosoma zamponii</i>	37,1 - 92,6	Buenos Aires, Argentina	Acuña & Zamponi 1995
<i>Oulactis muscosa</i>	46,2 - 76,9	Buenos Aires, Argentina	Acuña & Zamponi 1999
<i>Calliactis parasitica</i>	46,3 - 59,8	Golfo Termaico, Grecia	Chintiroglou & Koukouras 1991
<i>Anthopleura michaelsoni</i>	46,6	Cape Peninsula, Sudáfrica	Kruger & Griffiths 1996
<i>Pseudactinia varia</i>	56,7	Cape Peninsula, Sudáfrica	Kruger & Griffiths 1996
<i>Anthothoe chilensis</i>	64,0 - 95,2	Mar del Plata, Argentina	Acuña <i>et al.</i> 2001
<i>Actinia equina</i>	70,0	Golfo Termaico, Grecia	Chintiroglou & Koukouras 1992
<i>Anemonia viridis</i>	77,4	Golfo Termaico, Grecia	Chintiroglou & Koukouras 1992
<i>Pseudactinia flagellifera</i>	77,9	Cape Peninsula, Sudáfrica	Kruger & Griffiths 1996
<i>Cereus pedunculatus</i>	80,3	Golfo Termaico, Grecia	Chintiroglou & Koukouras 1992

### 4.3. Dieta

En ambos sitios de muestreo, las presas que tuvieron índices de frecuencia más altos fueron los bivalvos juveniles, las larvas cipris, y los copépodos del género *Corycaeus* (Cuadro 3). Los bivalvos juveniles y las larvas cipris se encontraron en casi todos los celenterones examinados, mientras que los copépodos *Corycaeus* se encontraron en aproximadamente la mitad de los celenterones que se examinaron (Cuadro 3). Sin embargo, hubo diferencias entre sitios en cuanto al porcentaje de cada presa. Para la población de Mata de Limón, las larvas cipris fueron la presa primaria (58,3%), mientras que los bivalvos juveniles fueron la presa secundaria (25,7%) y los copépodos se consideran presas ocasionales (7,8%) (Cuadro 3). Para la población de Dominical, los bivalvos juveniles (43,6%) y las larvas cipris (46,5%) fueron presas secundarias, mientras que los copépodos de nuevo fueron presas ocasionales (6,5%) (Cuadro 3). Finalmente, cuando se combinan los datos de ambas poblaciones, es claro que la dieta de *A. nigrescens* está compuesta principalmente por larvas cipris (51,2%) y bivalvos juveniles (37,8%), con presas ocasionales como copépodos, gasterópodos, insectos y huevos (Cuadro 1).

CUADRO 3. Número total de individuos de cada presa (n), índice de frecuencia de cada presa (f), y porcentaje de cada presa (P), en los celenterones de las anémonas colectadas en Playa Dominical y Mata de Limón, Puntarenas.

Presa	Playa Dominical			Mata de Limón		
	n	f	P (%)	n	f	P (%)
Mollusca						
Bivalvos juveniles	626	0,91	43,6	242	0,90	25,7
<i>Brachidontes puntarenensis</i>	1	0,01	0,1	20	0,24	2,1
<i>Brachidontes semilaevis</i>	-	-	-	9	0,10	1,0
Gastropoda sin identificar	13	0,13	0,9	5	0,06	0,5
Crustacea						
Larvas cipris	667	0,99	46,5	550	0,94	58,3
Copepoda						
<i>Corycaeus</i>	93	0,43	6,5	74	0,59	7,8
Cyclopoida	0	-	-	1	0,01	0,1
Harpacticoida	2	0,02	0,1	1	0,01	0,1
<i>Euterpina acutifrons</i>	1	0,01	0,1	4	0,06	0,4
<i>Microsetella rosea</i>	1	0,01	0,1	-	-	-
Cirripedia	1	0,01	0,1	8	0,11	0,8
Larvas zoea	-	-	-	7	0,09	0,7
Decapoda: Majoidea	1	0,01	0,1	-	-	-
Isopoda	1	0,01	0,1	-	-	-
Cladocera, <i>Evadne</i>	1	0,01	0,1	-	-	-
Annelida						
Polychaeta sin identificar	1	0,01	0,1	-	-	-
Sabellaridae	1	0,01	0,1	-	-	-
Syllinae	1	0,01	0,1	-	-	-
Arthropoda: Insecta						
Insecta sin identificar	8	0,09	0,6	-	-	-
Hymenoptera	3	0,03	0,2	-	-	-
Coleoptera	2	0,02	0,1	-	-	-
Collembola, <i>Anurida</i>	-	-	-	2	0,03	0,2
Arthropoda: Arachnida						
Halacaridae	2	0,02	0,1	1	-	-
Otros						
Masa de huevos	6	0,07	0,4	2	0,01	0,2
Huevos	3	0,03	0,2	18	0,09	1,9

#### 4.4. Dieta durante mareas diurnas y nocturnas

Las anémonas de Playa Dominical capturaron considerablemente más bivalvos juveniles durante la marea alta nocturna que durante la diurna, mientras que capturaron ligeramente más larvas cypriis durante la marea alta nocturna (Fig. 2). Los bivalvos contribuyeron mucho a la disimilitud en la dieta entre las dos mareas (52,28%), mientras que las larvas cypriis contribuyeron menos a la disimilitud (26,25%). En este sitio, la composición de presas capturadas entre las mareas fue significativamente diferente (ANOSIM:  $r = 0,063$ ;  $p = 0,001$ ). A pesar de que no se encontraron diferencias en el número de larvas cypriis capturadas entre mareas (U Mann-Whitney:  $p = 0,9848$ ), el número de bivalvos capturados durante la marea alta nocturna fue significativamente mayor al de la marea alta diurna (U Mann-Whitney:  $p = 0,0008$ ).

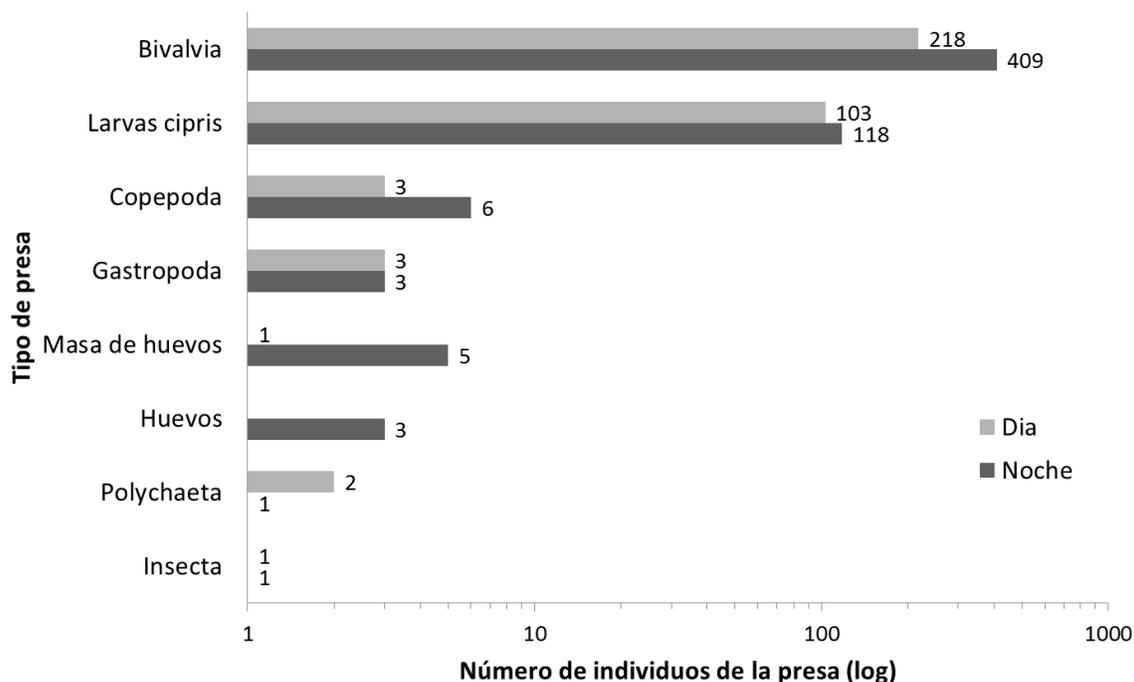


FIGURA 2. Número de individuos de cada tipo de presa en los celenterones de las anémonas colectadas durante las mareas altas nocturnas y las mareas altas diurnas en Playa Dominical, Puntarenas.

Las anémonas de Mata de Limón capturaron más larvas cipris durante la marea alta diurna que durante la marea alta nocturna y capturaron ligeramente más bivalvos juveniles durante la noche que durante el día (Fig. 3). Las presas que más contribuyeron a la disimilitud en la dieta entre mareas altas nocturnas y diurnas fueron las larvas cipris (42,51%) y los bivalvos (41,11%), mientras que los huevos contribuyeron relativamente poco a la disimilitud (6,85%). Aun así, no se encontraron diferencias significativas en la composición de presas entre las mareas (ANOSIM:  $r = 0,01$ ;  $p = 0,2107$ ). Tampoco se encontraron diferencias significativas en el número de bivalvos capturados entre mareas (U Mann-Whitney:  $p = 0,4901$ ), aunque hay una tendencia de que significativamente más larvas cipris son capturadas durante mareas altas diurnas (U Mann-Whitney:  $p = 0,0808$ ).

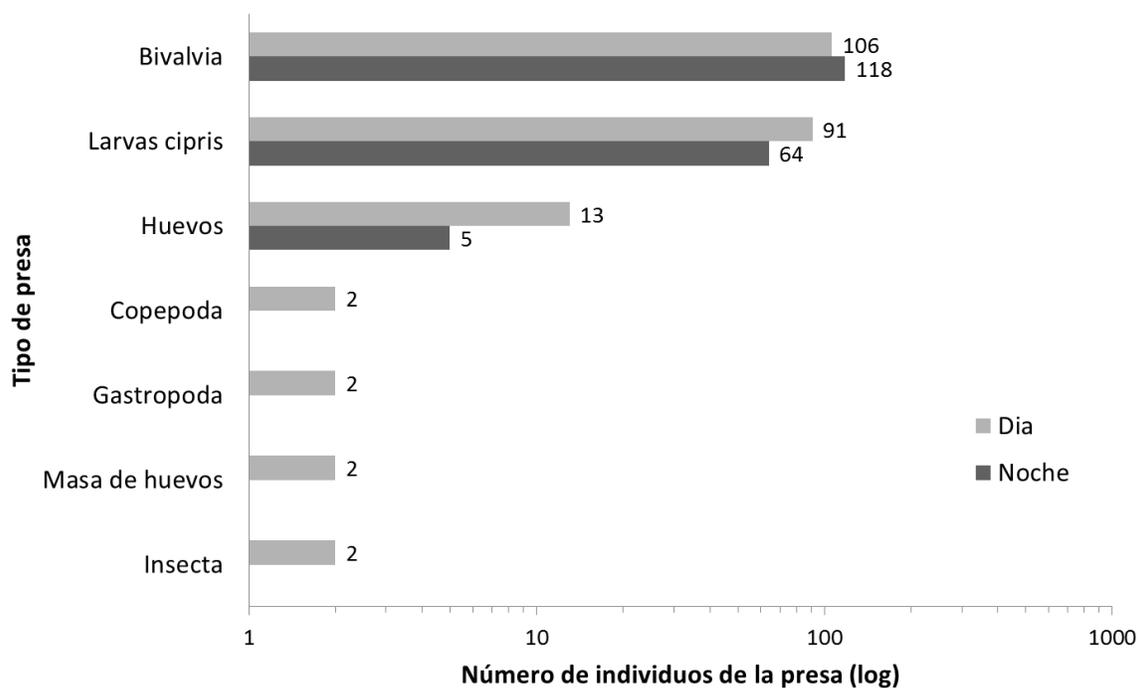


FIGURA 3. Número de individuos de cada tipo de presa en los celenterones de las anémonas colectadas durante las mareas altas nocturnas y las mareas altas diurnas en Mata de Limón, Puntarenas.

#### 4.5. Similitudes de la dieta con anémonas de zonas templadas

La dieta de *A. nigrescens* se asemeja a la de otras especies de anémonas que se alimentan principalmente de moluscos y crustáceos, a pesar de que las anémonas muestran una gran variación en la dieta, dependiente del sitio y la estación del año en zonas templadas (Cuadro 4).

CUADRO 4. Presas primarias y secundarias para diferentes especies de anémonas, basado en el porcentaje de cada presa.

<b>Especie</b>	<b>Presas primarias</b>	<b>Presas secundarias</b>	<b>Referencia</b>
<i>Actinia equina</i>	-	Insectos, crustáceos, moluscos	Chintiroglou & Koukouras 1992
<i>Actinia equina</i>	-	Bivalvos, insectos, isópodos, huevos	Kruger & Griffiths 1996
<i>Actinia equina</i>	Moluscos	Crustáceos, insectos, macroalgas	Davenport <i>et al.</i> 2011
<i>Anemonia sulcata</i>	Crustáceos	Moluscos, insectos, algas, poliquetos	Möller, 1978
<i>Anemonia viridis</i>	Crustáceos	Moluscos	Chintiroglou & Koukouras 1992
<i>Anthopleura michaelsoni</i>	Gasterópodos	Cirripedios, algas	Kruger & Griffiths 1996
<i>Anthothoe chilensis</i>	Crustáceos, poliquetos	Crustáceos	Acuña <i>et al.</i> 2001
<i>Anthothoe stimpsoni</i>	-	Isópodos	Kruger & Griffiths 1996
<i>Aulactinia marplatensis</i>	Bivalvos	Anfípodos, moluscos, decápodos	Acuña & Zamponi 1995
<i>Bunodactis reynaudi</i>	-	Cirripedios, bivalvos, gasterópodos	Kruger & Griffiths 1996
<i>Bunodosoma capensis</i>	-	Platelmintos, algas, isópodos, anfípodos	Kruger & Griffiths 1996

<i>Bunodosoma zamponii</i>	Bivalvos	-	Acuña & Zamponi 1995
<i>Cereus pedunculatus</i>	Crustáceos	-	Chintiroglou & Koukouras 1992
<i>Oulactis muscosa</i>	Bivalvos	Coleópteros, crustáceos	Acuña & Zamponi 1999
<i>Pseudactinia flagellifera</i>	-	Isópodos, gasterópodos, algas	Kruger & Griffiths 1996
<i>Pseudactinia varia</i>	-	Bivalvos, gasterópodos, algas	Kruger & Griffiths 1996

---

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1. Estado de digestión de las presas

Es muy probable que la digestión en *A. nigrescens* sea rápida, lo que explicaría la gran cantidad de material digerido que se encontró en los celenterones. Varios estudios indican que el tiempo de digestión de las anémonas de mar es menos de 12 horas. Según un estudio de Hiebert y Bingham (2012), especímenes de *A. elegantissima* alimentados con porciones de calamar presentaron un tiempo de digestión promedio de 8 a 9 horas. Zamer (1986) alimentó a especímenes de esta misma especie con nauplios de *Artemia* y encontró que la digestión completa duró entre 3.5 y 8 horas, mientras que Minchin (1983) encontró que la anémona *A. ballii* digería vieiras completamente en un plazo de 7 a 15 horas. Sin embargo, Kruger y Griffiths (1997) estudiaron las tasas de digestión de diferentes presas en varias especies de anémonas y encontraron que ciertas presas se digieren mucho más lento que otras. Por ejemplo, *A. michaelsoni* duró 26 horas en digerir una especie de gasterópodo, pero 32 horas en digerir una especie de bivalvo.

Estos estudios se realizaron en zonas templadas, donde la temperatura promedio es más baja que en el trópico, donde fue realizado este estudio. Kruger y Griffiths (1997) encontraron que el tiempo de digestión era más corto a temperaturas más altas, igual en estudios con otros Cnidarios indican que éstos digieren las presas más rápido a mayores temperaturas (Rossi *et al.* 2004, Purcell 2009). Adicionalmente, otro estudio indica que las anémonas expuestas a la luz solar digieren los alimentos más rápido que las anémonas de mar en sombra (Hiebert & Bingham 2012). Por ende, es probable que la digestión en anémonas tropicales sea más rápida que en anémonas de zonas templadas.

Finalmente, no es claro por qué se encontraron tantos exoesqueletos de larvas cypri y copépodos. Algunos autores han sugerido que las anémonas son capaces de digerir los exoesqueletos de crustáceos planctónicos, usando quitinasas (Acuña & Zamponi 1995, Acuña *et al.* 2001, Tsurpalo & Kostina 2003). Sin embargo, los resultado de este estudio no apoyan esa hipótesis, por lo menos para el caso de *A. nigrescens*.

## **5.2. Tipos de presas encontradas e índice de vacuidad**

En general, la dieta de *A. nigrescens* no fue considerablemente más diversa que la de otras anémonas, ya que se encontraron 25 diferentes tipos de presas. Davenport *et al.* (2011) encontraron 31 diferentes presas en *A. equina*, mientras que Chintiroglou y Koukouras (1992) encontraron entre 12 y 36 diferentes presas dependiendo de la especie de anémona. Sin embargo, algunos estudios han encontrado escasos tipos de presas, como sólo ocho diferentes presas en *A. chilensis* (Acuña *et al.* 2001) o seis en *O. muscosa* (Acuña & Zamponi 1999). La variación tan grande en la diversidad de presas entre diferentes especies de anémonas resalta el hecho que su alimentación depende de las oportunidades y la

habilidad que tengan para capturar una determinada presa (Chintiroglou & Koukouras 1992).

El porcentaje de cavidades gástricas vacías de *A. nigrescens* en este trabajo (0% - 3%) fue inusualmente bajo, comparado con otras investigaciones. Varios estudios indican que el índice de vacuidad para una especie de anémona varía de acuerdo con el sitio de muestreo y la estación del año (Acuña & Zamponi 1995, 1999, Kruger & Griffiths 1996, Acuña *et al.* 2001, Davenport *et al.* 2011). Debido a su carácter de depredadores polívoros oportunistas, las anémonas se alimentan de acuerdo al tipo de presas que se encuentran en su ambiente y que pueden capturar con su corona de tentáculos. Acuña y Zamponi (1996) encontraron que la abundancia de presas en los celenterones de las anémonas que examinaron coincidía con la abundancia de esas presas en el ambiente circundante. Esto explica por qué el porcentaje de cavidades gástricas vacías de una especie de anémona puede cambiar según el sitio donde se encuentra, ya que la disponibilidad de alimento varía. El índice de vacuidad obtenido para *A. nigrescens* sugiere que hay mucho alimento disponible en las zonas intermareales estudiadas, particularmente pequeños bivalvos, larvas cypriis y copépodos. Esto probablemente se debe en parte a la fuerte acción de las olas en la zona intermareal; las presas son desprendidas del sustrato donde se encuentran y arrastradas por las corrientes hasta la corona tentacular de las anémonas (Sebens 1981).

### **5.3. Dieta**

Las principales presas de las cuales se alimenta *A. nigrescens* son las larvas cypriis, los bivalvos juveniles y los copépodos. La alta abundancia de larvas cypriis en los celenterones de las anémonas en ambos sitios podría ser explicada por el comportamiento

de las larvas de cirripedio. Primero, las larvas cypis pueden ser capturadas cuando están nadando en la columna de agua, durante su etapa pelágica. En esta fase, corren el riesgo de ser capturadas si la corriente en la zona intermareal provoca que caigan en la corona tentacular de una anémona. Varios estudios indican que las larvas planctónicas actúan como partículas pasivas en la columna de agua y están sujetas a las fuerzas hidrodinámicas de la zona donde se encuentran, como oleaje que transporta las larvas hacia la costa (Shanks 1983, 1985, 1986, Pineda 1991), corrientes generadas por vientos que trasladan las larvas hacia a costa (McQuaid & Phillips 2000, Jacinto & Cruz 2008), u otros procesos hidrodinámicos a pequeña o grande escala (Pineda *et al.* 2010). Segundo, las larvas cypis pueden ser capturadas durante el asentamiento, etapa durante la cual caminan sobre el sustrato con sus anténulas, en busca de un lugar para cementarse (Lagersson & Høeg 2002). En esta etapa, pueden ser capturadas si durante el desplazamiento chocan contra los tentáculos de una anémona.

Estudios indican que la cantidad de larvas cypis asentadas está relacionada con la cantidad de estas larvas en la columna de agua (Minchinton & Scheibling 1991, Ross 2001). Por ende, los resultados de este estudio sugieren que hay una gran cantidad de larvas cypis en la columna de agua cerca de las zonas intermareales de Playa Dominical y Mata de Limón. Esto puede ser producto de ciclos reproductivos de las poblaciones locales de cirripedios y de patrones temporales en el asentamiento de las larvas cypis. Sutherland (1990) encontró que la actividad reproductiva de *Chthamalus fissus* en Punta Mala, Puntarenas era más alta durante la estación seca (diciembre-abril) y encontró un pico en el reclutamiento a mitad de año. Además, Shanks (1986) encontró que el máximo asentamiento de larvas cypis en el sur de California se daba unos días antes de la marea

sicigia. El hecho de que la colecta de anémonas para este estudio se realizó en abril y pocos días antes de mareas sicigias podría explicar la prevalencia de larvas cipris en la dieta.

Los bivalvos también son un componente muy importante de la dieta de *A. nigrescens*. Es importante hacer la distinción entre los bivalvos juveniles y los bivalvos del género *Brachidontes*. Desafortunadamente, los bivalvos juveniles eran muy pequeños para poder ser identificados, lo que impide saber sobre su historia natural. Presumiblemente, estos bivalvos juveniles fueron capturados durante el proceso de asentamiento, ya que encontramos varios especímenes que no habían desarrollado la concha y otros especímenes con la concha muy frágil. En el caso de *Brachidontes*, estos son bivalvos que se encuentran sujetos en la zona intermareal rocosa por medio del biso y es posible que sean depredados si son despegados del sustrato y caen en la corona tentacular de una anémona. Los bivalvos mitílidos como *Brachidontes* forman grandes agregaciones donde hay mucha competencia intraespecífica, lo que genera mucha mortalidad en la población (Guiñez 2005). Además, los bivalvos en la zona intermareal están sujetos a fuertes oleajes que pueden despegarlos del sustrato, dependiendo del tamaño del bivalvo y la fuerza con la que está adherido (Hunt & Scheibling 2001).

La presencia de insectos entre las presas de *A. nigrescens* colectadas en Playa Dominicales indicativo del carácter de depredador oportunista de las anémonas. Varios otros estudios han encontrado insectos en las cavidades gástricas de anémonas. Por ejemplo, Acuña y Zamponi (1999) encontraron coleópteros en *O. muscosa*, mientras que Möller (1978) encontró seis tipos de insectos en *A. sulcata*. Davenport *et al.* (2011) sugieren que la presencia de insectos en la dieta está determinada por la dirección de los vientos, la ubicación de las anémonas en la costa y la presencia de abundante vegetación

costera. Con respecto al presente estudio, Playa Dominical presenta vegetación muy cerca de la zona intermareal rocosa, mientras que el rompeolas artificial en Mata de Limón se encuentra bastante alejado de cualquier vegetación, lo que explicaría la ausencia de insectos en los celenterones de las anémonas colectadas en el segundo sitio.

#### **5.4. Dieta durante mareas diurnas y nocturnas**

A pesar de que no se encontraron diferencias significativas entre la depredación de larvas cipris durante mareas altas nocturnas y diurnas en Playa Dominical, las anémonas en Mata de Limón capturaron más larvas cipris durante el día que durante la noche. Algunos estudios indican que las larvas cipris tienden a asentarse durante el día. Cruz (1999) encontró que en la zona litoral baja el asentamiento de *Chthamalus* spp. era significativamente mayor durante mareas altas diurnas que durante mareas altas nocturnas, con una densidad de hasta 74 individuos por cada 25 cm<sup>2</sup>. Cruz *et al.* (2005) encontraron que el asentamiento de *Chthamalus montagui* es diez veces mayor durante el día que durante la noche y sugirieron que las larvas cipris utilizan la luz como señal para asentarse durante el día, con el fin de que la primera marea baja en su etapa sésil sea nocturna y reducir el riesgo de desecación. Aunque estudios más recientes sugieren que el factor determinante es la presencia de vientos que trasladen las larvas hacia la costa (Jacinto & Cruz 2008).

Los copépodos son presas ocasionales en la dieta de *A. nigrescens*. Debido a que casi todos los copépodos encontrados estaban muy digeridos, no fue posible observar tendencias en cuanto al tiempo de captura de estos crustáceos. Sin embargo, el comportamiento de los copépodos del género *Corycaeus*, los principales copépodos depredados, pueden dar una

pista de en qué mareas son capturados. *Corycaeus* spp. forman parte del plancton demersal, organismos planctónicos con capacidad visual y locomotriz que se esconden en el bentos durante el día y migran a aguas superficiales durante la noche (Alldredge & King 1977). Este género de copépodos se encuentra a poca profundidad, generalmente a menos de 10 m (Castro *et al.* 2007) y se ha encontrado que su abundancia en arrecifes de coral incrementa durante la noche, especialmente después de las 2100 h (Nakajima *et al.* 2008). Por ende, es probable que las mareas altas nocturnas arrastren copépodos hacia la zona intermareal donde se encuentran las anémonas, ya que organismos que no son buenos nadadores como copépodos tienden a mantenerse cerca del bentos (Alldredge & King 1985).

Las diferencias significativas entre la dieta nocturna y diurna de las anémonas en Playa Dominical se debe a la gran cantidad de bivalvos juveniles capturados durante la marea alta nocturna. Debido a la dificultad de identificar estos bivalvos, no es posible saber sobre su historia natural. Sin embargo, los datos de este estudio sugieren que se asientan más durante la noche.

### **5.5. Similitudes de la dieta con anémonas de zonas templadas**

La dieta de *A. nigrescens* se asemeja a la de otras especies de anémonas que se alimentan principalmente de bivalvos y crustáceos. Por ejemplo, Acuña y Zamponi (1995, 1996) estudiaron la dieta de varias especies de anémonas intermareales y encontraron que se alimentaban principalmente del bivalvo *Brachidontes rodriguezii* y de crustáceos como anfípodos, isópodos y decápodos. Acuña *et al.* (2001) encontraron que la dieta de *A. chilensis* estaba compuesta principalmente por crustáceos durante el verano, pero variaba durante las otras estaciones. En el Mediterráneo, la anémona *C. pedunculatus* se alimenta

hasta en un 94% de crustáceos como anfípodos y decápodos, mientras que la anémona *A. viridis* se alimenta en un 58% de crustáceos y en un 20% de moluscos (Chintiroglou & Koukouras 1992).

## 6. CONCLUSIONES

- La anémona intermareal tropical *A. nigrescens* se alimenta principalmente de bivalvos juveniles y zooplancton como larvas cipris y copépodos. Una presa ocasional son los insectos, lo cual resalta el carácter polífago oportunista de esta especie.
- Existen diferencias en la composición de las presas capturadas por las anémonas durante mareas altas nocturnas, comparadas con las mareas altas diurnas. Mareas altas a diferentes horas del día pueden traer diferentes tipos de presas a la zona intermareal y tienen un efecto de la dieta de las anémonas. Por ende, para estudios de ecología trófica es relevante mencionar la hora en la que se dio la captura de los especímenes.
- La diversidad de presas que captura *A. nigrescens* es similar a la de otros estudios. Sin embargo, cabe destacar el bajo índice de vacuidad para esta especie, el cual indica que presas como larvas cipris y bivalvos juveniles son muy abundantes en las zonas intermareales rocosas donde habita.

## BIBLIOGRAFÍA

- Acuña, F.H., J. Alvarado, A. Garese & J. Cortés. 2012a. First record of the sea anemone *Anthopleura nigrescens* (Cnidaria: Actiniaria: Actiniidae) on the Pacific coast of Central America. *Marine Biodiversity Records* 5: e24.
- Acuña, F.H., J. Cortés & A. Garese. 2012b. Occurrence of the sea anemone *Telmatactis panamensis* (Verrill, 1869) (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria) at Cocos Island National Park, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 60: 201–205.
- Acuña, F.H., A.C. Excoffon & G. Genzano. 2001. Feeding of *Anthothoe chilensis* (Actiniaria, Sagartiidae) in Mar del Plata Port (Buenos Aires, Argentina). *Biociencias* 9: 111–120.
- Acuña, F.H., A.C. Excoffon & M.O. Zamponi. 1999. Population structure, sex ratio and feeding in *Tricnidactis errans* Pires, 1988 (Actiniaria, Haliplanellidae) from a subtidal aggregation. *Biociencias* 7: 3–12.
- Acuña, F.H., A. Garese, A.C. Excoffon & J. Cortés. 2013. New records of sea anemones (Cnidaria: Anthozoa) from Costa Rica. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 48: 177–184.
- Acuña, F.H. & M.O. Zamponi. 1995. Feeding ecology of intertidal sea anemones (Cnidaria, Actiniaria): food sources and trophic parameters. *Biociencias* 3: 73–84.
- Acuña, F.H. & M.O. Zamponi. 1996. Ecología trófica de las anémonas intermareales *Phymactis clematis* Dana, 1849; *Aulactinia marplatensis* (Zamponi, 1977) and *A. reynaudi* (Milne-Edwards, 1857) (Actiniaria: Actiniidae): relaciones entre las anémonas y sus presas. *Ciencias Marinas* 22: 397–413.
- Acuña, F.H. & M.O. Zamponi. 1999. Estructura poblacional y ecología trófica de *Oulactis muscosa* Dana, 1849 (Actiniaria, Actiniidae) del litoral Bonaerense (Argentina). *Physis* A57: 11–16.
- Allredge, A.L. & J.M. King. 1977. Distribution, abundance, and substrate preferences of demersal reef zooplankton at Lizard Island Lagoon, Great Barrier Reef. *Marine Biology* 41: 317–333.
- Allredge, A.L. & J.M. King. 1985. The distance demersal zooplankton migrate above the benthos: implications for predation. *Marine Biology* 84: 253–260.
- Ayre, D. 1984. The sea anemone *Actinia tenebrosa*: an opportunistic insectivore. *Ophelia* 23: 149–153.

- Brusca, R.C. & G.J. Brusca. 2002. Invertebrados. McGraw-Hill, Madrid.
- Castro, L.R., V.A. Troncoso & D.R. Figueroa. 2007. Fine-scale vertical distribution of coastal and offshore copepods in the Golfo de Arauco, central Chile, during the upwelling season. *Progress in Oceanography* 75: 486–500.
- Chintiroglou, C. & A. Koukouras. 1991. Observations on the feeding habits of *Calliactis parasitica* (Couch, 1842), Anthozoa, Cnidaria. *Oceanologica Acta* 14: 389–396.
- Chintiroglou, C. & A. Koukouras. 1992. The feeding habits of three Mediterranean sea anemone species, *Anemonia viridis* (Forskål), *Actinia equina* (Linnaeus) and *Cereus pedunculatus* (Pennant). *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 46: 53–68.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* 18: 117–143.
- Clayton, P.D. & J.D. Collins. 1992. Reproduction and feeding ethology of a tropical, intertidal sand-dwelling anemone (*Actinoporus elongatus*, Carlgren, 1900). *Hydrobiologia* 237: 31–38.
- Cortés, J. 1997. Biodiversidad marina de Costa Rica: Filo Cnidaria. *Revista de Biología Tropical* 44/45: 323–334.
- Cortés, J. 2009. Zoanthids, Sea Anemones and Corallimorpharians. In I.S. Wehrtmann & J. Cortés (eds.). *Marine Biodiversity of Costa Rica, Central America*. Springer, Berlin.
- Cruz, T. 1999. Settlement patterns of *Chthamalus* spp. at Praia da Oliveirinha (SW Portugal). *Acta Oecologica* 20: 285–287.
- Cruz, T., J.J. Castro, J. Delany, D. McGrath, A.A. Myers, R.M. O’Riordan, A.-M. Power, J. Rabaça & S.J. Hawkins. 2005. Tidal rates of settlement of the intertidal barnacles *Chthamalus stellatus* and *Chthamalus montagui* in western Europe: the influence of the night/day cycle. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 318: 51–60.
- Davenport, J., T. Moloney & J. Kelly. 2011. Common sea anemones *Actinia equina* are predominantly sessile intertidal scavengers. *Marine Ecology Progress Series* 430: 147–155.
- Dayton, P.K. 1973. Two cases of resource partitioning in an intertidal community: making the right prediction for the wrong reason. *The American Naturalist* 107: 662–670.
- Deniel, C. 1975. Régimes alimentaires d’*Amoglossus thori* Kyle et d’*Amoglossus imperialis* Rafinisque (Teleosteens, Bothidae) en baie de Douarmenez. *Revue des Travaux de l’Institut des Pêches Maritimes* 39: 105–116.

- Dunn, D.F. 1974. Redescription of *Anthopleura nigrescens* from Hawaii. *Pacific Science* 28: 377–382.
- Excoffon, A.C., F.H. Acuña & J. Cortés. 2009. The sea anemone *Nemanthus californicus* (Cnidaria, Actiniaria, Nemanthidae) from Costa Rica: re-description and first record outside the type locality. *Marine Biodiversity Records* 2: 1–5.
- Fautin, D.G. 1992. Cnidaria, p. 31–52. In K.G. Adiyodi & R.G. Adiyodi (eds.). *Reproductive Biology of Invertebrates*. Oxford and IBH Publishing Co., New Delhi, India.
- Fautin, D.G. 1998. Class Anthozoa: orders Actiniaria, Ceriantharia, and Zoanthinaria, p. 113–139. In P.V. Scott & J.A. Blake (eds.). *Taxonomic Atlas of the Benthic Fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel*. Santa Barbara Museum of Natural History, Santa Barbara, California, EEUU.
- Fautin, D.G. 1999. Cnidaria, p. 645–653. In E. Knobil & J.D. Neill (eds.). *Encyclopedia of Reproduction*. Academic Press, New York, EEUU.
- Fautin, D.G. & W.K. Fitt. 1991. A jellyfish-eating sea anemone (Cnidaria, Actiniaria) from Palau: *Entacmaea medusivora* sp. nov. *Hydrobiologia* 216-217: 453–461.
- Guiñez, R. 2005. A review on self-thinning in mussels. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 40: 1–6.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper & P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9.
- Hamner, W., R. Gilmer & P. Hamner. 1982. The physical, chemical, and biological characteristics of a stratified, saline, sulfide lake in Palau. *Limnology and Oceanography* 27: 896–909.
- Den Hartog, J. 1986. The Queen Scallop, *Chlamys opercularis* (L., 1758) (Bivalvia, Pectinidae), as a food item of the sea anemone *Urticina eques* (Gosse, 1860) (Actiniaria, Actiniidae). *Basteria* 50: 87–92.
- Hiebert, T.C. & B.L. Bingham. 2012. The effects of symbiotic state on heterotrophic feeding in the temperate sea anemone *Anthopleura elegantissima*. *Marine Biology* 159: 939–950.
- Hunt, H. & R. Scheibling. 2001. Predicting wave dislodgment of mussels: variation in attachment strength with body size, habitat, and season. *Marine Ecology Progress Series* 213: 157–164.

- Jacinto, D. & T. Cruz. 2008. Tidal settlement of the intertidal barnacles *Chthamalus* spp. in SW Portugal: interaction between diel and semi-lunar cycles. *Marine Ecology Progress Series* 366: 129–135.
- Kruger, L.M. & C.L. Griffiths. 1996. Sources of nutrition in intertidal sea anemones from the south-western Cape, South Africa. *South African Journal of Zoology* 31: 110–119.
- Kruger, L.M. & C.L. Griffiths. 1997. Digestion rates of prey eaten by intertidal sea anemones from the south-western Cape, South Africa. *South African Journal of Zoology* 32: 101–105.
- Lagersson, N.C. & J.T. Høeg. 2002. Settlement behavior and antennular biomechanics in cypris larvae of *Balanus amphitrite* (Crustacea: Thecostraca: Cirripedia). *Marine Biology* 141: 513–526.
- McQuaid, C.D. & T.E. Phillips. 2000. Limited wind-driven dispersal of intertidal mussel larvae: in situ evidence from the plankton and the spread of the invasive species *Mytilus galloprovincialis* in South Africa. *Marine Ecology Progress Series* 201: 211–220.
- Meij, S.E.T. & B.T. Reijnen. 2011. First observations of attempted nudibranch predation by sea anemones. *Marine Biodiversity* 42: 281–283.
- Minchin, D. 1983. Predation on young *Pecten maximus* (L.) (Bivalvia), by the anemone *Anthopleura ballii* (Cocks). *Journal of Molluscan Studies* 49: 228–231.
- Minchinton, T.E. & R.E. Scheibling. 1991. The influence of larval supply and settlement on the population structure of barnacles. *Ecology* 72: 1867–1879.
- Möller, H. 1978. Investigations on the feeding ecology of *Anemonia sulcata*. *Zoologischer Anzeiger* 200: 369–373.
- Moore, S.J. 1989. Narcotising sea anemones. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 69: 803–811.
- Moraes, F. & A. Chagas-Júnior. 2009. Border between two worlds: the first record of sea anemone feeding on centipede. *International Journal of Myriapodology* 2: 215–217.
- Nakajima, R., T. Yoshida, B.H.R. Othman & T. Toda. 2008. Diel variation in abundance, biomass and size composition of zooplankton community over a coral-reef in Redang Island, Malaysia. *Plankton and Benthos Research* 3: 216–226.
- Pineda, J. 1991. Predictable upwelling and the shoreward transport of planktonic larvae by internal tidal bores. *Science* 253: 548–9.

- Pineda, J., F. Porri, V. Starczak & J. Blythe. 2010. Causes of decoupling between larval supply and settlement and consequences for understanding recruitment and population connectivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 392: 9–21.
- Purcell, J. 1977. The diet of large and small individuals of the sea anemone *Metridium senile*. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 76: 168–172.
- Purcell, J.E. 2009. Extension of methods for jellyfish and ctenophore trophic ecology to large-scale research. *Hydrobiologia* 616: 23–50.
- Riedel, B., M. Stachowitsch & M. Zuschin. 2008. Sea anemones and brittle stars: unexpected predatory interactions during induced in situ oxygen crises. *Marine Biology* 153: 1075–1085.
- Ross, P. 2001. Larval supply, settlement and survival of barnacles in a temperate mangrove forest. *Marine Ecology Progress Series* 215: 237–249.
- Rossi, S., M. Ribes, R. Coma & J.M. Gili. 2004. Temporal variability in zooplankton prey capture rate of the passive suspension feeder *Leptogorgia sarmentosa* (Cnidaria: Octocorallia), a case study. *Marine Biology* 144: 89–99.
- Sebens, K.P. 1981. The allometry of feeding, energetics, and body size in three sea anemone species. *The Biological Bulletin* 161: 152–171.
- Sebens, K.P. & M.A.R. Koehl. 1984. Predation on zooplankton by the benthic anthozoans *Alcyonium siderium* (Alcyonacea) and *Metridium senile* (Actiniaria) in the New England subtidal. *Marine Biology* 81: 255–271.
- Shanks, A.L. 1983. Surface slicks associated with tidally forced internal waves may transport pelagic larvae of benthic invertebrates and fishes shoreward. *Marine Ecology Progress Series* 13: 311–315.
- Shanks, A.L. 1985. Behavioral basis of internal-wave-induced shoreward transport of megalopae of the crab *Pachygrapsus crassipes*. *Marine Ecology Progress Series* 24: 289–295.
- Shanks, A.L. 1986. Tidal periodicity in the daily settlement of intertidal barnacle larvae and an hypothesized mechanism for the cross-shelf transport of cyprids. *Biological Bulletin* 170: 429–440.
- Sutherland, J.P. 1990. Recruitment regulates demographic variation in a tropical intertidal barnacle. *Ecology* 71: 955–972.
- Tsurpalo, A. & E. Kostina. 2003. Feeding characteristics of three species of intertidal sea anemones of the South Kuril Islands. *Russian Journal of Marine Biology* 29: 31–40.

- Winkler, L.R. & B.E. Tilton. 1962. Predation on the California sea hare, *Aplysia californica* Cooper, by the solitary Great Green Sea Anemone, *Anthopleura xanthogrammica* (Brandt), and the effect of sea hare toxin and acetylcholine on anemone muscle. *Pacific Science* 16: 286–290.
- Zamer, W.E. 1986. Physiological energetics of the intertidal sea anemone *Anthopleura elegantissima* I. Prey capture, absorption efficiency and growth. *Marine Biology* 92: 299–314.
- Zamponi, M.O. 1979. Sobre la alimentación en Actiniaria (Coelenterata, Anthozoa). *Neotropica* 25: 195–201.