

Universidad de Costa Rica

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

*Programa de Licenciatura en Biología
con énfasis en Recursos Acuáticos*

*Estudio del bentos del Golfo Dulce, Costa Rica.
Con base en la expedición del Buque Oceanográfico
Viktor Hensen. 1993 - 1994.*

Roy A. León Morales

Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio", Costa Rica

Junio 4, 1997

Universidad de Costa Rica

Facultad de Ciencias
Escuela de Biología

Programa de Licenciatura en Biología
con énfasis en Recursos Acuáticos

Oscar Rocha Norez
Director de la Escuela de Biología

José A. Vargas Zamora
Director de tesis

Estudio del bentos del Golfo Dulce, Costa Rica.
Con base en la expedición del Buque Oceanográfico
Víctor Hensen. 1993-1994.

Daisy Arriaga Mora
Miembro del Jurado

Helena Molina Ureño
(Sustituto de Jorge Cortes Rofa)
por falta de habilitación
Miembro del Jurado

Roy A. León Morales

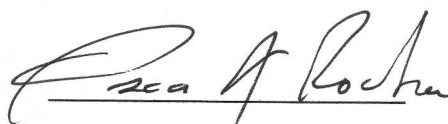
Roy A. León Morales
Candidato

Junio 4, 1997

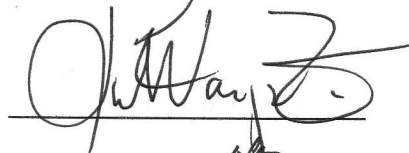
Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio", Costa Rica
Junio 4, 1997

Esta tesis fue aceptada por la comisión del Programa de Licenciatura de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito para optar el grado de Licenciado.

Oscar Rocha Núñez Ph. D.
Director de la Escuela de Biología



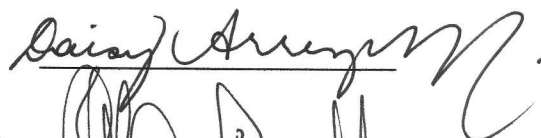
José A. Vargas Zamora Ph. D.
Director de tesis



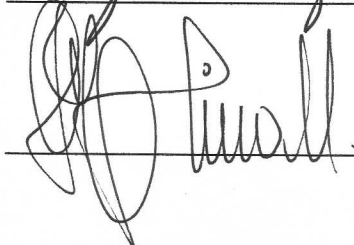
Alvaro Morales Ramírez Ph. D.
Miembro del Jurado



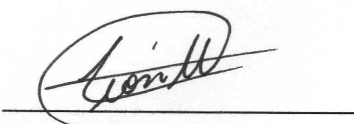
Daisy Arroyo Mora M. Sc.
Miembro del Jurado



Helena Molina Ureña M. Sc.
(Sustituto de Jorge Cortés Núñez Ph. D.
por motivos de Salud).
Miembro del Jurado



Roy A. León Morales
Candidato



Junio 4, 1997

Esta tesis está dedicada a todos los que aman el conocimiento, la naturaleza y la conservación. A mis Padres que con su sacrificio me dieron la oportunidad de superarme y a mis hermanos que con su buen sentido del humor y apoyo en los momentos más difíciles.

Agradecimientos

Desear expresar mis agradecimientos:

Al "Center for Tropical Marine Ecology (ZMT)", Alemania, y al Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR) de la Universidad de Costa Rica por la toma de las muestras.

Al Dr. Harlan Dean por ayudarme a identificar las especies de invertebrados, especialmente los poliquetos.

A la Dra. Caroline Caza por su tiempo y apoyo durante la redacción de este documento.

Al Dr. José A. Vargas por su asesoría y amistad durante todo el proceso de pregrado y posgrado, al Dr. Joge Cortés, Dr. Alvaro Morales por sus revisiones y sugerencias dadas al manuscrito.

Lista Índice

Mapa del Golfo Dulce, con indicaciones de las estaciones de muestreo	
Lista GO-Estaciones del presente estudio	
Miembros del Jurado.....	ii
Dedicatoria.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Lista de figuras.....	vi
Lista de cuadros.....	vii
Resumen.....	viii
Tema: Estudio del Bentos del Golfo Dulce, Costa Rica.	
Con base en la expedición del Buque Oceanográfico	
Victor Hensen 1993-1994.....	1
Introducción.....	2
Materiales y métodos.....	10
I. Sitio del muestreo.....	11
II. Muestreo y el análisis de las muestras.....	11
III. Identificación.....	13
IV. Análisis estadístico.....	13
Resultados.....	16
I. Muestras recolectadas 1993-1994.....	16
II. Información contenida en Nichols-Driscoll (1976).....	24
III. Prueba de t entre dos índices de Diversidad (H').....	28
IV. Prueba de t entre los datos crudos.....	28
V. Índice de similitudes de Sorensen (S_s).....	28
VI. Comparaciones entre índices de diversidad H' e índices de equitatividad J' entre estaciones para ambos estudios.....	28
VII. Comparaciones entre el número de individuos y el número de especies a diferentes profundidades para ambos estudios.....	32
VIII. Análisis de granulometría para las muestras del sedimento.....	34
Discusión.....	37
Bibliografía.....	45
Apéndices.....	51

Lista de figuras

I	Mapa del Golfo Dulce, con indicaciones de las estaciones mencionadas en el texto. Costa Rica. GD=Estaciones del presente estudio; E=Estaciones de Nichols-Driscoll (1976).....	8
II	Comparaciones entre el número de especies e individuos por estación. Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-1994.....	19
III	Índices de Diversidad de Shannon-weiner (H') y de Equitatividad (J'). Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-1994.....	22
IV	Resultado del análisis de conglomerados (cluster) para las estaciones del Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-1994.....	23
V	Número de individuos y número de especies por estación. Golfo Dulce, Costa Rica. Datos crudos tomado de la base de datos de Nichols-Driscoll (1976).....	25
VI	Índices de Diversidad de Shannon-Weiner (H') y de Equitatividad (J'). Golfo Duce, Costa Rica. Datos crudos tomados de la base de datos de Nichols-Driscoll (1976).....	25
VII	Resultado del análisis de conglomerados (cluster) para las estaciones del Golfo Dulce, Costa Rica. Datos crudos tomado de Nichols-Driscoll (1976).....	27
VIII	Comparaciones entre le número de especies, individuos y la profundidad. Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-1994.....	32
IX	Comparaciones entre le número de especies, individuos y la profundidad. Golfo Dulce, Costa Rica. Datos crudos tomados de la base de datos de Nichols-Driscoll (1976).....	33
X	Comparaciones entre el tipo de grano (% peso seco) y el índice de Diversidad de Shannon-Weiner (H'). A=grava y arena (4000-125 μm); B=limo y arcilla (62 μm -fracciones menores). Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-1994.....	35
XI	Comparaciones entre el tipo de grano (% peso seco) y el número de Individuos. A=grava y arena (4000-125 μm); B=limo y arcilla (62 μm -fracciones menores). Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-1994.....	36

Lista de Cuadros

1	Número de especies, individuos y biomasa total por cada muestra. La diversidad ($H[s]$) basada en el número de especies y biomasa de las especies para todas las muestras que contienen más de una especie (Nichols-Driscoll, 1976).....	9
2	Estaciones del muestreo en el Golfo Dulce durante el cruce del Barco Oceanográfico Victor Hensen. N=Núcleos y n=submuestras. Datos tomados de: Informe ZMT Contribution 2, RV Victor Hensen, Costa Rica Expedition 1993/1994.....	11
3	Total de número de individuos (N), especies (S) y porcentajes (%) en las muestras del Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-1994.....	17
4	Valores de los Índices de Diversidad Shannon-Weiner (H'), de Equitatividad (J'), número de individuos y número de Especies por estación. Golfo Dulce, Costa Rica. Datos crudos tomados de Nichols-Driscoll (1976).....	30
5	Valores de los Índices de Diversidad Shannon-Weiner (H'), de Equitatividad (J'), número de individuos y número de Especies. Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-1994.....	31
6	Análisis granulométrico de las muestras de sedimento. Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-1994.. A = arena & grava (4000-125 μ m) B = arcilla & limo.....	34

RESUMEN

Se estudió la composición del macrozoobentos (organismos retenidos en un tamiz de $500\mu\text{m}$ de poro) y su distribución con base en las muestras tomadas durante el crucero del Buque Oceanográfico *Walter Hensen* en el Golfo Dulce, Costa Rica (1993-1994). Los resultados de éste fueron comparados con el estudio de Nichols-Bruscall (1976). Las muestras fueron recolectadas usando un muestreador de cajón (Box-corer) de $50\text{ cm} \times 50\text{ cm} \times 50\text{ cm}$ operado con una grúa. En cada una de las estaciones se hizo tres lances y en cada uno de ellos se tomaron 3 submuestras con un cilindro (área: $17,7\text{ cm}^2$) hasta una profundidad de 15 cm en el sedimento. Las submuestras fueron almacenadas en bolsas de poliéster sellables, preservadas en una solución neutra de formalina al 10% en agua de mar y teñidas con Rosa de Bengala. Se recolectó un total de 1690 individuos de 69 especies, donde la comunidad de poliquetos dominaron en número de individuos y de especies, seguido por los crustáceos, oligoquetos, misceláneos (Ophiuroidea, Nemertina y Platyhelminthes) y moluscos. La dominancia numérica de los poliquetos se debió a la presencia de cinco especies: Boelocabeta longisetosa (Cirratulidae), Paraprionospio pinnata y Prionospio spA. (Spionidae), Arcidea catherinae y Levisenia gracillis (Paraonidae) que juntos representan el 58% de todos los individuos. No se recolectó organismos en estaciones a

profundidades mayores que 100 m. La diversidad (H') osciló entre 0-3 y la equitatividad J varió entre 0-0.71. La diversidad fue alta para el caso de una cuenca anóxica. Existe una correlación alta ($r=0.8$) entre el número de individuos y las fracciones de grava y arena.

Tema

Estudio del bentos del Golfo Dulce, Costa Rica

Con base en la expedición del Buque Oceanográfico

Victor Hensen, 1993-1994

Tema

Estudio del bentos del Golfo Dulce, Costa Rica.

Con base en la expedición del Buque Oceanográfico

Víctor Hensen. 1993-1994.

Introducción a las investigaciones

en regiones de alta productividad

Los animales suspendidos (plancton) o necton en los océanos constituyen la fauna pelágica, mientras que aquellos que viven en o sobre el fondo componen la fauna béntica (Barnes 1980). Los grupos taxonómicos principales que constituyen el macrozoobentos son: los anélidos (poliquetos), moluscos bivalvos y gastrópodos, crustáceos (anfípodos y decápodos), equinodermos y otros grupos como los hemicordados y braquiópodos (Gray 1981).

La fauna béntica debido a su alta productividad

El término comunidad ha sido aplicado a cualquier grupo de organismos viviendo en una área prescrita o hábitat físico (Odum, 1959). Se define comunidad como un grupo de organismos que existen en una área particular, interactuando unos con otros y separables por métodos ecológicos de otros grupos (Mills, 1969). Una vez definida "la comunidad", ésta puede ser descrita en términos de su estructura. De acuerdo con Gray (1974), la estructura de la comunidad es la variación cuantitativa de los individuos y especies en espacio y tiempo. Parámetros tales como la diversidad, la abundancia numérica y la biomasa de los individuos son usados para describir esta estructura la cual depende de factores biológicos tales como: competencia, depredación, comensalismo, y parasitismo así como parámetros físicos de luz, sustrato, temperatura, salinidad y oxígeno disuelto (Gray, 1981).

Mar Caribe, Mar Caribe, Mar Caribe, Mar Caribe, Mar Caribe

La mayoría de las investigaciones en comunidades bénticas se han realizado en regiones templadas (Gray, 1981). La escasa investigación del bentos en los trópicos es atribuida a la falta de recursos necesarios, facilidades de laboratorio inadecuadas y ausencia de centros oceanográficos (Alongi, 1989).

Estudios realizados en zonas templadas han demostrado que las actividades antropogénicas, tales como la expansión de las ciudades, la agricultura, y la industrialización, provocan perturbaciones severas en la fauna béntica debido a la introducción de nutrimentos, sedimentos pesados y compuestos orgánicos a las aguas costeras (Mora y Oviatt, 1990). Las zonas adyacentes a las descargas de contaminantes, en la mayoría de los casos están desprovistas de especies de vida macrobénticas. Conforme se alejan de estas fuentes de contaminación, aumenta la diversidad (Grizzle y Penniman, 1991). Existen algunas especies que pueden tolerar condiciones de contaminación severa, y han sido consideradas como "indicadoras" de contaminación (Pearson y Rosenberg, 1978). Del mismo modo, se han encontrado especies altamente oportunistas en aquellas zonas con un aporte orgánico (Mora et al., 1989; Gray et al., 1990).

En las zonas tropicales y subtropicales también se han realizado estudios en las comunidades bénticas, que incluyen el Océano Atlántico, Mar Caribe, África, Australia, Océano Índico y

Malasia (Longhurst, 1959; Bloom et al., 1972; Stephenson and Williams, 1972; Wade, 1972a; Holm, 1978; Broom, 1982; Alongi, 1989, 1990).

En los trópicos las playas y bancos de arena están dominados por crustáceos, principalmente cangrejos y bivalvos; y en las planicies fangosas los que dominan son los poliquetos y los anfipod crustáceos, mientras que las zonas templadas equivalentes consisten principalmente de poliquetos y gastrópodos (Swennen et al., 1982; Vargas, 1987). Algunos estudios de comportamiento en crustáceos y bivalvos en los trópicos, sugieren que estos poseen mecanismos de movilidad y escape más rápidos que aquellos organismos similares en zonas templadas para evitar altas temperaturas, salinidad y desecación (Ansell & Trevallion, 1969; Wilce et al., 1975; Jones, 1979). En algunos casos las fluctuaciones en estas comunidades dependieron de la distancia que se encuentran del ecuador, por ejemplo en Malasia, Broom (1982) encontró cambios estacionales menores que aquellas que están más cerca del polo, lo que refleja el hecho de que el clima y sus efectos sobre la zonas de entre mareas y de poca profundidad varía significativamente dentro de los trópicos.

Otros estudios realizados con el bentos han encontrado bajos o moderados valores de índices de diversidad de especies en los trópicos, de nuevo dependiendo del grado de factores de "stress"

Maurer (Wade, 1972a,b; Spight, 1977; Maurer & Vargas, 1984; Stewart & Buswahyuni, 1987).

Se han hecho pocos estudios en los ecosistemas estuarinos de Centro América. En El Salvador, Hartmann (1957) encontró 22 especies de ostrácodos marinos, 12 de ellos descritos por primera vez. Hartmann-Schröder (1959) encontró 36 especies de anélidos poliquetos y Molina-Lara y Vargas (1995) encontraron 30 especies de poliquetos en el mismo sitio. Por otra parte en Panamá, González y Harris (1991) realizaron un estudio preliminar de anélidos poliquetos en algunas playas de esa región, reportando 4 nuevas especies de poliquetos para la región.

En Costa Rica uno de los ecosistemas más estudiados es el Golfo de Nicoya en donde se han publicado más de 100 trabajos hasta la fecha, lo que hace de este golfo uno de los estuarios mejor conocidos a nivel mundial (Vargas, 1995). El Golfo es considerado como el sitio de mayor importancia para la pesquería de Costa Rica. Por sus características particulares y únicas de estuario, con una plataforma estrecha y fertilizado por aguas ricas en nutrimentos del Pacífico. Su salinidad varía ampliamente durante el año debido a las estaciones lluviosa (mayo-noviembre) y seca (diciembre-abril) (González et al., 1983). Maurer y Vargas (1984) encontraron que la variación de la salinidad en el Golfo de Nicoya entre la entrada y la parte interna de éste era muy pequeña, aún en la estación

Marinosa. Como resultado no debería esperarse una marcada reducción del número de especies en el estuario. Sin embargo, se encontró una diferencia significativa del número de especies con respecto a la distancia a la entrada de éste. Existe una tendencia a disminuir el número de especies marinas conforme nos acercamos a la parte interna de los estuarios (Wolff, 1983). Esto es interpretado como una respuesta de las especies estenohalinas al disminuir la salinidad (Margalef, 1980). Más de 200 especies de peces y cerca de 400 especies de invertebrados bénticos han sido identificados dentro del Golfo de Nicoya (Vargas, 1995).

El efecto de la depredación por peces e invertebrados grandes en estuarios de poca profundidad es muy evidente (Maurer et al., 1989). Como resultado del efecto de la depredación, el número de especies, densidad y la diversidad (H') aumentaron con la profundidad. Por otro lado, existe una relación marcada animal-sedimento, en donde el número de especies, densidad, biomasa y la diversidad aumentaron significativamente con el aumento del porcentaje de arena en el sedimento del Golfo de Nicoya (Maurer y Vargas, 1984). Se han evaluado recientemente concentraciones de metales traza en los sedimentos e invertebrados, los resultados indican a este estuario como no industrializado, excepto la contaminación del Río Grande de Tárcoles donde el cromo es importante (Dean et al., 1986; Fuller et al., 1990).

Otro ecosistema importante sobre la costa pacífica es el Golfo Dulce, se localiza entre 8°27' y 8°45'N y entre 83°07' y 83°30'W sobre la costa suroeste de Costa Rica (Fig. 1), tiene aproximadamente 20 km de longitud con una profundidad máxima de 200 m y una sina submarina (sill) a una profundidad de 64 m cerca de la punta posee un fondo anóxico que recibe intermitentemente aguas enriquecidas de oxígeno (Nichols-Driscoll, 1976). Richards et al. (1971) reportaron concentraciones de H_2S de $5\mu g$ átomos/litro en las aguas del fondo dentro del golfo.

Glynn et al. (1983) describieron por primera vez algunos arrecifes coralinos en el Golfo Dulce. Luego Cortés y Murillo (1985) describieron el deterioro ambiental del Golfo y su efecto sobre esos arrecifes. Cortés (1990, 1991) describe todos los arrecifes y comunidades coralinas de Golfo Dulce, incluyendo algunos que no habían sido visitados anteriormente, y algunos aspectos geológicos de la historia del crecimiento holocénico del arrecife marginal de Punta Islotes. Finalmente, Cortés (1992) discute los aspectos ecológicos más importantes de los arrecifes coralinos del Golfo Dulce y otros organismos asociados a estos ecosistemas.

En el Golfo Dulce se ha investigado poco acerca de las comunidades de invertebrados bénticos. Nichols-Driscoll (1976) encontró un total de 72 especies (invertebrados, vertebrados y



Fig. 1. Mapa del Golfo Dulce, con indicación de las estaciones en el texto. Costa Rica.
 GD=Estaciones del presente estudio.
 E= Estaciones de Nichols-Driscoll (1976)

dominando el poliqueto Paraonis lyra. La cantidad de biomasa y número de especies fueron menores de lo que se puede esperar en un ambiente tropical, posiblemente como resultado a las fluctuaciones de la concentración de oxígeno (Cuadro 1).

Este estudio se realizó con el

Cuadro 1. Número de especies, individuos y biomasa total por cada muestra. La diversidad $H(s)$ basada en el número de especies y biomasa de las especies para todas las muestras que contienen mas de una especie. Fórmula de Nichols-Driscoll (1976).

	Prof (m)	Nº de especies	Nº de indiv	total biomasa (mg)	Números	H(s) Biomasa
	192	0	0	0,0		
	192	0	0	0,0		
	190	1	2	5,9		
	190	1	1	1,3		
	201	0	0	0,0		
	189	1	2	11,3		
	189	0	0	0,0		
	143	0	0	0,0		
	70	24	924	789,5	1,599	1,033
	70	15	348	1707,2	1,624	1,067
	64	29	140	4638,4	2,877	0,352
	64	18	65	113,8	2,401	2,178
	254	7	13	31,2	1,778	1,494
	254	2	2	2,4	0,693	1,677
	134	0	0	0,0		
	134	1	1	0,1		
	134	0	0	0,1		
	105	0	0	0,0		
	105	1	1	0,4		
	64	8	32	137,4	1,377	1,035
	64	7	15	111,3	1,807	1,156

La investigación de los sistemas bénticos tropicales mejoraran el concepto básico para comprender la dinámica de las comunidades marinas y sus estructuras (Vargas, 1987).

Este estudio se realizó con el fin de comparar el macrobentos muestreado en 1993-1994 con los resultados de Nichols-Driscoll (1976), hacer un análisis comparativo de la composición de especies y su distribución entre las estaciones a lo largo de un gradiente de profundidad y condiciones anóxicas. Además, con los resultados generados de este estudio y estudios anteriores, ampliar el conocimiento de los ecosistemas marino-costeros de Costa Rica. Y por último, que sirva éste como marco de referencia de su condición actual y defender algunas medidas necesarias para su manejo y conservación.

El objetivo de este estudio fue comparar los cambios en la composición de especies del macrozoobentos con los resultados obtenidos por Nichols-Driscoll (1976) después de 18 años.

Material y métodos:

El estudio se realizó durante un crucero en el barco oceanográfico Victor Hensen en Costa Rica del 2 diciembre de 1993 al 15 de febrero de 1994.

II. Sitio del muestreo. rdo se procedió

Las muestras fueron tomadas en el Golfo Dulce a lo largo de nueve estaciones (Fig. 1), cuyas coordenadas se indican en el

Tabla 2. Se fueron almacenadas en bolsitas

en una solución neutra de

Tabla 2. Estaciones del muestreo en el Golfo Dulce durante el crucero del Barco Oceanográfico Víctor Hensen. N=Núcleos y n=submuestras. Datos tomados de: Informe ZMT Contribution 2, RV Victor Hensen, Costa Rica Expedition 1993/1994. Igual forma y

EST.	LAT/LONG.	FECHA	PROF (m)	N	n
01-01	08°42'N/83°24W	8.XII.93	200	3	15
01-02	08°35'N/83°16W	8.XII.93	200	3	15
01-03	08°39'N/83°24W	8.XII.93	100	3	15
01-04	08°43'N/83°29W	8.XII.93	50	3	15
01-05	08°39'N/83°26W	8.XII.93	43	3	15
01-06	08°27'N/83°13W	07.XII.93	75	3	15
01-07	08°21'N/83°14W	09.XII.93	200	2	10
01-08	08°23'N/83°14W	24.I.94	200	3	18
01-09	08°23'N/83°14W	24.I.94	100	3	21

III. Muestreo y el análisis de las muestras

Las muestras fueron recolectadas usando un muestreador de (Box-corer) de 50cm x 50cm x 50cm operado con una grúa del barco. Tres lances fueron hechos en cada estación. Una vez subido

el muestreador a bordo se procedió a abrirlo y tomar tres muestras con un cilindro plástico de 17,7 cm² hasta una profundidad de 15cm dentro del sedimento (Vargas, 1987). Las muestras fueron almacenadas en bolsas de poliéster sellables, conservadas en una solución neutra de formalina al 10% en agua de mar y teñidas con Rosa de Bengala. Las muestras para el análisis del sedimento (granulometría y contenido de materia orgánica) fueron colectadas de igual forma y refrigeradas para su futuro análisis. Para el análisis granulométrico se usó el método de análisis parcial de sedimentos descrito por Holme y McIntyre (1970). El método consiste en pesar unos 25 g de la muestra, secarla previamente en un horno a 90 °C por 48 horas. Se determinó su peso seco, luego se hidrató la muestra y se colocó sobre un juego de tamices de 2000 y 62 μ que se sumergió en agua, permitiendo que las fracciones menores que 62 μ fueran lavadas. El contenido de cada tamiz fue rápidamente secado a 100 °C, y luego colocado en una hoja de papel blanco haciendo golpear el tamiz contra el papel para que todo su contenido pasara a éste último. El material fino fue trasladado haciendo uso de un pincel de pelo de camello. Se determinó el peso de cada fracción (balanza granataria ± 0.05 g). Por diferencia de peso entre el peso inicial seco de la muestra y los pesos de las fracciones retenidas en los tamices se determinó el peso de las diferentes fracciones y sus respectivos porcentajes. Se hicieron dos mediciones por cada muestra y lo restante del sedimento fue almacenado en la misma bolsa para futuros estudios.

Las muestras para el estudio del bentos fueron pasadas por un tamiz de 500 μ y lavadas con agua dulce. Luego en una charola de Petri cuadrada se hizo la separación de los individuos al microscopio, los cuales fueron colocados en viales con alcohol al 70% y con sus respectivas etiquetas.

Se tomaron datos de salinidad (PSU) y temperatura ($^{\circ}$ C) en cada estación.

III. Identificación

Para la identificación de las especies se hizo una colección de referencia donde a cada especie morfológica se le asignó un número de código. Se usó como referencia la lista de especies hecha por Michele-Triscoll (1976), Maurer y Vargas (1983), Vargas et al. (1985) y Dean (1996).

IV. Análisis estadístico.

Se determinó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (Shannon, 1948) para los dos muestreos y para cada estación,

$$H(s) = -\sum p_r \ln p_r$$

donde s = número total de especies y p_r = la proporción de individuos observados que pertenece a la especie r ($r=1,2,\dots,s$). Se calculó la prueba de t para determinar la diferencia entre los índices de diversidad de Shannon-Weiner (H') (Zar, 1984) donde:

$$t = \frac{H_1 - H_2}{S_{H_1 - H_2}}$$

$$S_{H_1 - H_2} = \sqrt{S^2_{H_1} + S^2_{H_2}}$$

La varianza de H' puede ser calculada por

$$S^2_{H'} = \frac{\sum f_i \log^2 f_i - (\sum f_i \log f_i)^2 / n}{n^2}$$

(grados de libertad)

$$v = \frac{(S^2_{H_1} + S^2_{H_2})^2}{\frac{(S^2_{H_1})^2}{n_1} + \frac{(S^2_{H_2})^2}{n_2}}$$

Se calculó el índice de similitud de Sorensen con base en presencia/ausencia de especies (Krebs, 1989) donde :

$$S_s = \frac{2a}{2a+b+c}$$

a= Número de especies en el muestreo A y muestreo B

b= Número de especies en muestreo B pero no en muestreo A

c= Número de especies en muestreo A pero no en muestreo B

d= Número de especies ausentes en ambos muestreos.

Se analizó las relaciones existentes entre el número de organismos, la diversidad con el tipo de sedimento por medio del método de correlación de Pearson (Sokal y Rohlf, 1969).

Se hizo un análisis de conglomerados (Cluster) para determinar las similitudes entre estaciones (con base a grupos taxonómicos y número de organismos). Además, se aplicó un análisis de escala multidimensional (MDS) para determinar la distribución espacial de los diferentes grupos por estación (Gray, 1981; Field et al., 1982). Se inició una base de datos donde "n" es el número de muestreos y "s" el número de especies con sus respectivos datos de abundancia. Para el análisis de MDS, se utilizó las matrices de correlación calculadas previamente. Con la base de datos de Whittaker-Briscoll (1976) se le aplicó también, un análisis de conglomerados, MDS y se comparó con los resultados generados en esta investigación. Se hizo una transformación ($\log(1+x)$) en las matrices de datos, para homogenizar las variancias. Para estos

se utilizó el paquete estadístico SYSTAT (Dixon, 1974) y las bases de datos, Excel 4.0 y Corel Quattro Pro 7.

RESULTADOS

2. Muestras recolectadas 1993-1994.

Se analizó un total de 139 muestras correspondientes a 1993-1994 durante el cruce del Buque Oceanográfico Víctor Hensen (23 estaciones designadas en este estudio). Se recolectó 1690 individuos pertenecientes a un total de 69 especies de invertebrados. Los poliquetos dominaron en la comunidad en términos de número de individuos y especies, seguido por los crustáceos, oligopodos, misceláneos y moluscos (Cuadro 3).

Tabla A. Total de número de individuos (N), especies (S) y porcentajes (%) en las muestras del Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-1994.

	N	%	S	%
Polychaeta	1506	89.11	52	75.36
Amphipoda	121	7.16	9	13.04
Crustacea	32	1.89	1	1.44
Isopoda	24	1.42	5	7.24
Other	7	0.41	2	2.89
Total	1690	100.00	69	100.00

Phlebobranchia, Nematoda, Platyhelminthes.

La dominancia numérica de los poliquetos fue debido a la alta abundancia de cinco especies: Aphelocaheta longisetosa Hartmann-Schultze (Cirratulidae), Paraprionospio pinnata (Ehlers) y Prionospio (Minuspio) sp.A (Spionidae) y Aricidea catherinae Daugler y Levisenia gracilis (Tauber) (Paraonidae); el cual representaron el 56.40% de la fauna encontrada en las muestras. La especie numéricamente dominante en el muestreo fue Prionospio (Minuspio) sp.A. (Spionidae), que representó un 19.53% del total de organismos recolectados (Apéndice I)

El mayor número de individuos se encontró en la estación GD-7 (Fig. 2), y el mayor número de especies se encontró en las estaciones GD-11 y GD-26 un total de 36 (Fig. 2). Para la estación GD-26, 28 de las 36 especies recolectadas eran poliquetos (Apéndice

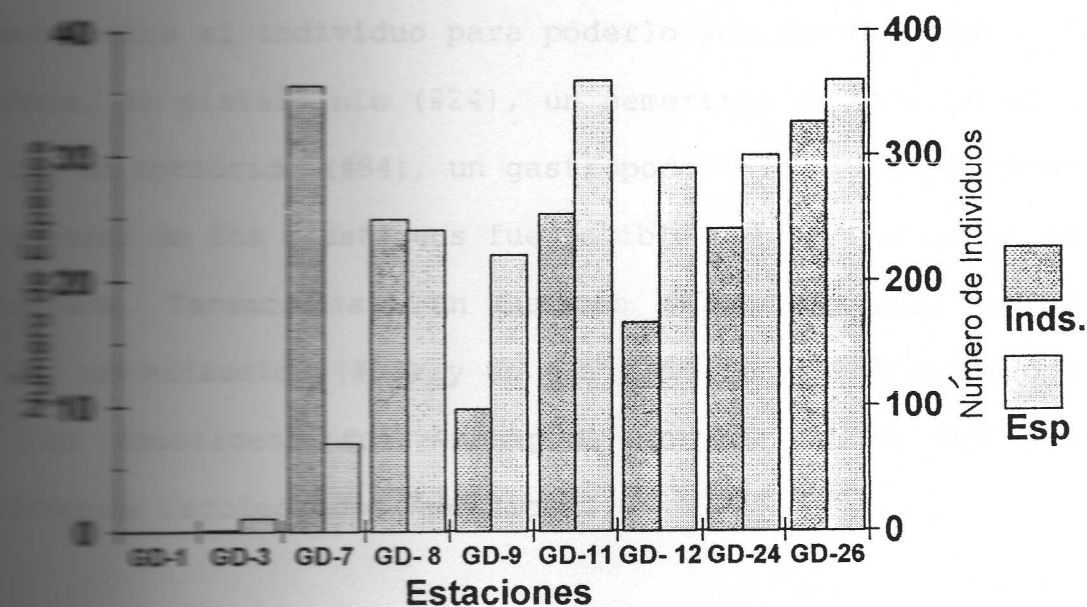


Fig 2. Comparaciones entre el número de especies e individuos por estación.
Guño Dulce, Costa Rica. 1993-1994

De los grupos restantes tales como Nemertina, Platyhelminthes, Annelida, Mollusca y Oligochaeta no fue posible hacer una identificación a nivel de género y especie. Se hizo una separación preliminar, en la mayoría de los casos se les asignó un número letra al individuo para poderlo separar del resto. Tenemos entonces, un platelminto (#24), un nemertino (#24a), un oligoqueto (#24b), un agnolirido (#84), un gastrópodo (#81) y un bivalvo (#82). En el caso de los Crustáceos fue posible una separación un poco más detallada. Tenemos así: un Cumáceo (#76), Daphnia, 5 anfípodos (#79), un anfécido (#83) y un ermitaño (#86). El grupo dominante en los crustáceos fue Amphipoda con un 5.09% del total de individuos recolectados (Apéndice I).

No se recolectó individuos en la estación GD-01. Solo se recolectó un individuo (Cossura brunnea Fauchald) en la estación GD-02. En las siete restantes estaciones las especies Aphelocaheta, Cossura brunnea, Aricidea catherinae, Prionospio sp.A. y el anfípodo #79 se recolectaron al menos una vez. Las cuatro primeras especies representaron 48.29% de los individuos recolectados. De las 69 especies encontradas en el muestreo, 16 de ellas fueron recolectadas una sola vez (14 especies de poliquetos, 1 anfécido y 1 ofiúrido) (Apéndice I).

La especie dominante numéricamente fuera del "sill" se dió en la estación GD-24, representada por Aricidea catherinae Laubier (Apéndice I).

El índice de diversidad Shannon-Weiner (H') para todo el estudio fue de 2.93. Entre las estaciones el índice de diversidad varió entre 0 y 3.0 (GD-11). Por otro lado, el índice de uniformidad (J') varió entre 0 y 0.71 (Fig. 3).

La concentración de oxígeno disuelto (O_2) fue 6.7 mg/l a 10 m de profundidad y disminuyó a 200 m. Una disminución marcada fue observada en el intervalo de 10 a 40 m donde la concentración de O_2 bajó de 6.65 mg/l a 3.15 mg/l. El valor mínimo detectado en la columna de agua fue de 0.16 mg/l a 120 m, seguido por un leve aumento (0.33 mg/l) en aguas de 150-190 m de profundidad. La temperatura varió desde 25.8 °C en la superficie a 17.1 °C a 200 m. La termoclina fue evidente entre 20 y 50 m. La salinidad (PSU) varió en el rango de 35.5 PSU en la superficie y 35 PSU en el fondo (Vargas & Córdoba, 1990). Solo se detectó H_2S en la estación GD-01 con una máxima concentración de 2 μM en la superficie del sedimento (Thamdrup,

La Figura 4 presenta el resultado de los análisis de conglomerados. El dendrograma muestra una dicotomía entre estaciones, las cuales forman dos grupos: A (GD-11, GD-26, GD-24,

GD-08, GD-09, GD-03, GD-01, GD-07), en donde las estaciones GD-12 y GD-24, GD-03 y GD-01 son las más semejantes y GD-12 y GD-07 como las más disímiles. Los análisis de escala multidimensional afirman lo anterior (Apéndice II).

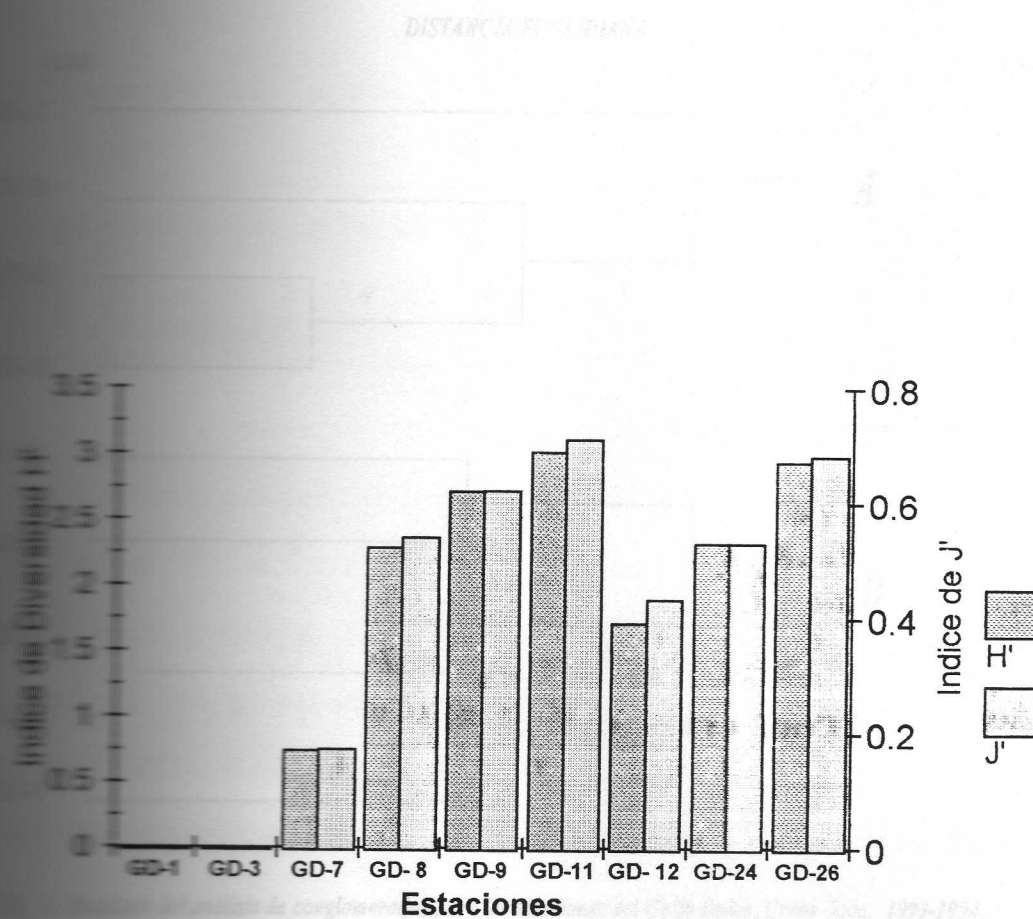


Fig. 3. Índices de Diversidad de Shannon-Weiner (H') y de Equitatividad (J'). Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-1994.

ESTACIONES

DISTANCIA EUCLIDIANA

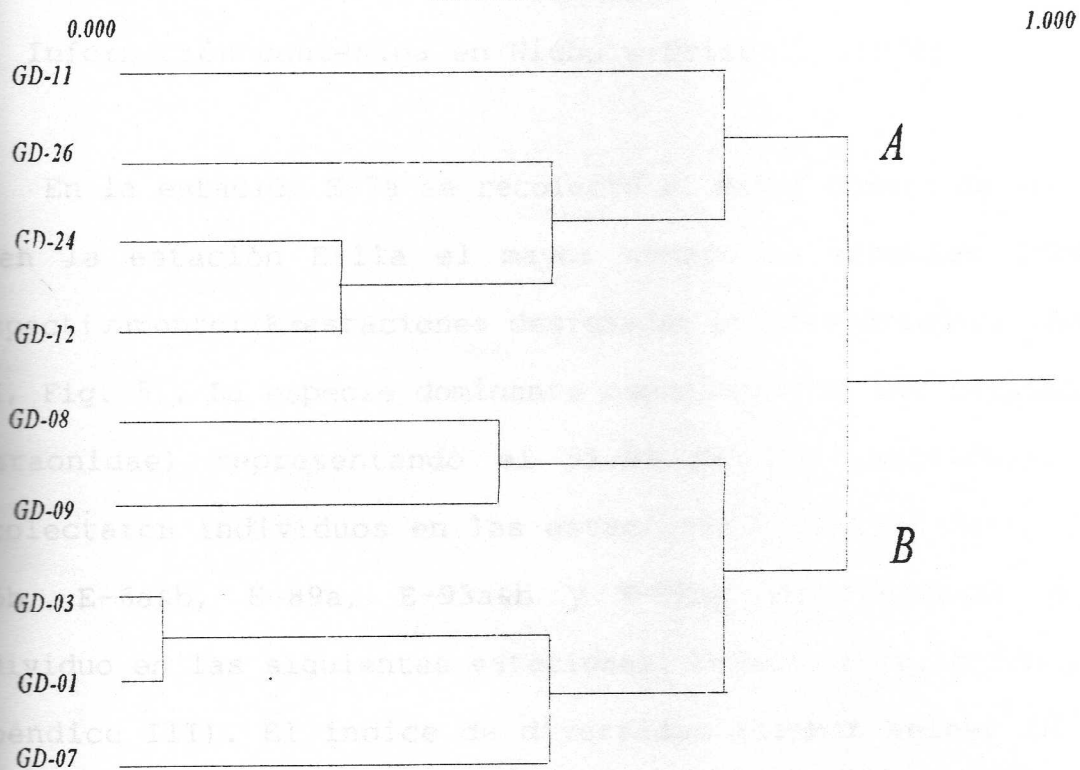


Fig. 4. Resultado del análisis de conglomerados para las estaciones del Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-1994.

El sedimento en la estación GD-09 (43 m) era fino y con gran cantidad de pedazos de conchas y algunas piedras. En la estación GD-01 (200 m) el sedimento era muy fino, cubierto por una capa blanca café-negrusca de unos 4 cm de espesor (Thamdrup, 1994).

III. Información contenida en Nichols-Driscoll (1976).

En la estación E-7a se recolectó el mayor número de individuos y en la estación E-11a el mayor número de especies (924 y 24 respectivamente) (E=estaciones designadas en este estudio) (Apéndice III, Fig. 5). La especie dominante numericamente fue Paraonis lyra (Paranidae) representando el 51.0% de los individuos. No se recolectaron individuos en las estaciones E-1a&b, E-2a&b, E-4a&b, E-8a, E-6a&b, E-89a, E-93a&b y E-94a. Se recolectó un solo individuo en las siguientes estaciones: E-3a&b, E-5a, E-89b y E-94b (Apéndice III). El índice de diversidad Shannon-Weiner (H') para todo el muestreo fue de 2.35 (72 especies y 1486 individuos). Los valores H' para cada estación variaron dentro del rango de 0.7-3.0 (Fig. 6). Por otro lado el índice de equitatividad J' entre las estaciones varió entre 0 y 0.72 (Fig. 6).

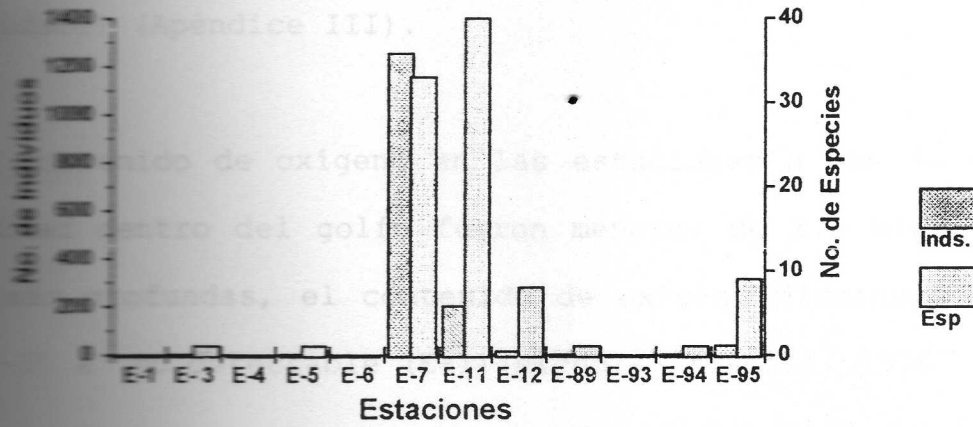


Fig. 5. Número de individuos y número de especies por estación, Golfo Dulce, Costa Rica. Datos crudos tomados de la base de datos de Nichols-Driscoll (1976).

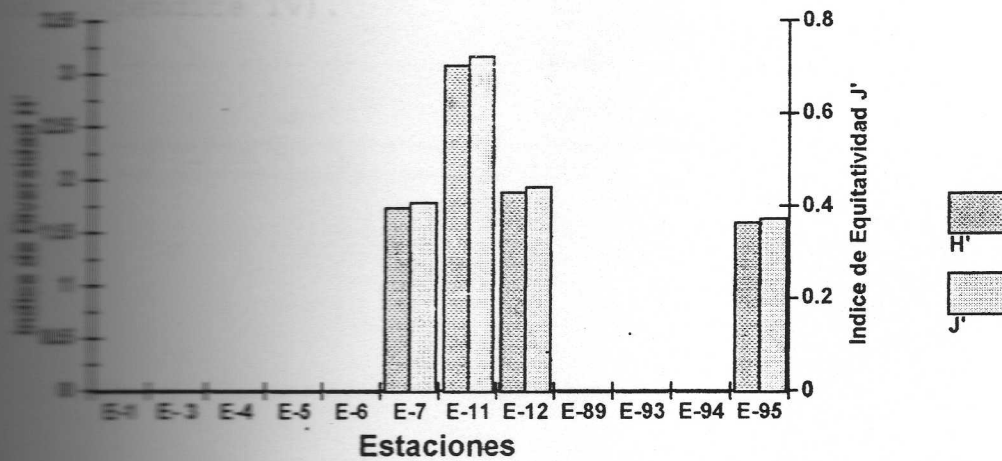


Fig. 6. Índices de Diversidad de Shannon-Weiner (H') y de Equitatividad (J'). Golfo Dulce, Costa Rica. Datos crudos tomados de la base de datos de Nichols-Driscoll (1976).

La especie numéricamente dominante fuera del "sill" se dió en la estación E-12, representada por fue Glycinde armigera (Similitud) (Apéndice III).

El contenido de oxígeno en las estaciones a más de 64 m de profundidad dentro del golfo fueron menores de 1.0 ml/l. En las partes más profundas, el contenido de oxígeno disminuyó de 0.07 ml/l (E-3) a no detectable (E-1) (Nichols-Driscoll, 1976).

En la figura 7 se presenta el resultado de los análisis de conglomerados. El dendrograma muestra dos grupos de estaciones E-89 y E-92, E-5 y E-3 como las similares, y E-7 y E-11 como las más distintas. Los análisis de escala multidimensional afirman lo anterior (Apéndice IV).

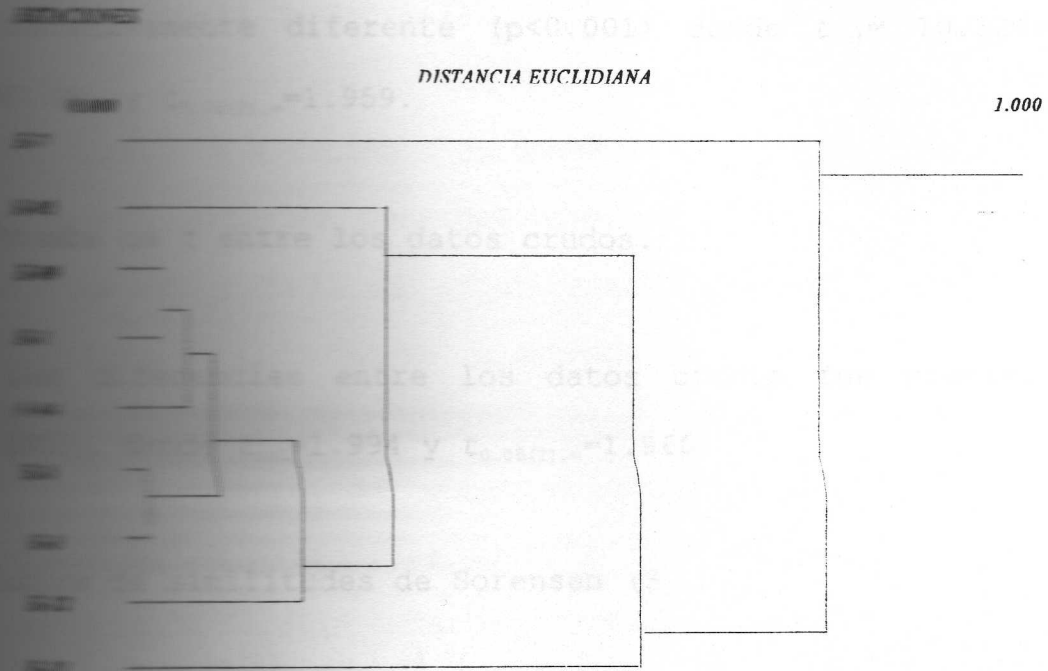


Fig. 7. Resultado del análisis de conglomerados para las estaciones del Golfo Dulce, Costa Rica.
 Datos usados tomados de Nichols-Driscoll (1976).

III. Prueba de t entre dos índices de diversidad (H').

La prueba de t entre los dos índices de diversidad (H') de cada muestreo (Nichols-Driscoll [1976] y este estudio) fue significativamente diferente ($p < 0.001$) donde $t_{cal} = 10.3248$ para $n = 1990.04$ y $t_{0.05(2), \infty} = 1.959$.

IV. Prueba de t entre los datos crudos.

Las diferencias entre los datos crudos fue significativa ($p < 0.001$), donde $t_{cal} = 1.994$ y $t_{0.05(2), \infty} = 1.960$.

V. Índice de similitudes de Sorensen (S_s).

Al utilizar el índice de similitud de Sorensen se encontró que las muestras recolectadas en 1976 son semejantes, en un 8.27% a las recolectadas en 1993-1994.

VI. Comparaciones entre índices de diversidad H' e índice de equitatividad J' entre estaciones para ambos estudios.

De las 12 estaciones hechas por Nichols-Driscoll (1976) solo de ellas presentaron índices H' y J' . Dos de ellas dentro del "sill" (E-7 y E-95) y las restantes en el "sill" (E-11) y en la

En el presente estudio se tomaron 8 estaciones registraron índices H' y J' . Tres de ellas están en el centro del golfo (GD-7, GD-8 y GD-9) y de las cuatro restantes, una en el "sill" (GD-11) y 3 en la parte externa del golfo (GD-12, GD-24 y GD-26) (Fig. 1 y 2). La estación E-7 tuvo un índice de diversidad mayor que la estación GD-7 en el presente estudio, así la estación E-95 donde el valor de H' fue menor que la estación GD-9 del presente estudio. Los índices H' de las estaciones E-12 y GD-11 son prácticamente iguales. Para el caso de las estaciones localizadas en la entrada del Golfo Dulce o fuera de ella (E-12, E-22, GD-24 y GD-26), obtuvieron valores de índices de diversidad y número de especies importantes. El índice de diversidad de las estaciones GD-24 y GD-26 fueron mayores que los de la estación E-12. Sin embargo, si comparamos esta última con la estación GD-12, vemos que su valor de H' es mayor (Cuadros 4 y 5).

Cuadro 4. Valores de los Índices de Diversidad Shannon-Weiner (H'), de Equitatividad (J'), número de Individuos y número de Especies por estación. Golfo Dulce, Costa Rica. Datos crudos tomados de Nichols-Driscoll (1976).

Est.	H'	J'	inds.	esp
E-1	0	0	0	0
E-3	0	0	3	1
E-4	0	0	0	0
E-5	0	0	2	1
E-6	0	0	0	0
E-7	1.73	0.41	1252	33
E-11	3.08	0.72	204	40
E-12	1.88	0.44	15	8
E-89	0	0	1	1
E-93	0	0	0	0
E-94	0	0	1	1
E-95	1.59	0.37	39	9

Tabla 5. Valores de los Índices de Diversidad Shannon-Weiner (H'), de Equitatividad (J'), número de Individuos y número de Especies. Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-1994.

Est.	H'	J'	inds.	esp
GD-1	0	0	0	0
GD-3	0	0	1	1
GD-7	0.74	0.17	356	7
GD-8	2.28	0.54	249	24
GD-9	2.72	0.62	97	22
GD-11	3.02	0.71	253	36
GD-12	1.71	0.43	166	29
GD-24	2.32	0.53	241	30
GD-26	2.94	0.68	327	36

Fig. 5. Comparaciones entre el número de especies, individuos y la profundidad. Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-1994.

Comparaciones entre número de individuos y número de especies a diferentes profundidades para ambos estudios.

El número de individuos y especies en las estaciones a profundidades entre 190-200 metros fue muy baja o cero. Luego hubo un aumento de ambos entre 70-100 metros de profundidad. El mayor número de individuos y especies se registró en las estaciones poco profundas y fuera del golfo (Fig. 8 y 9).

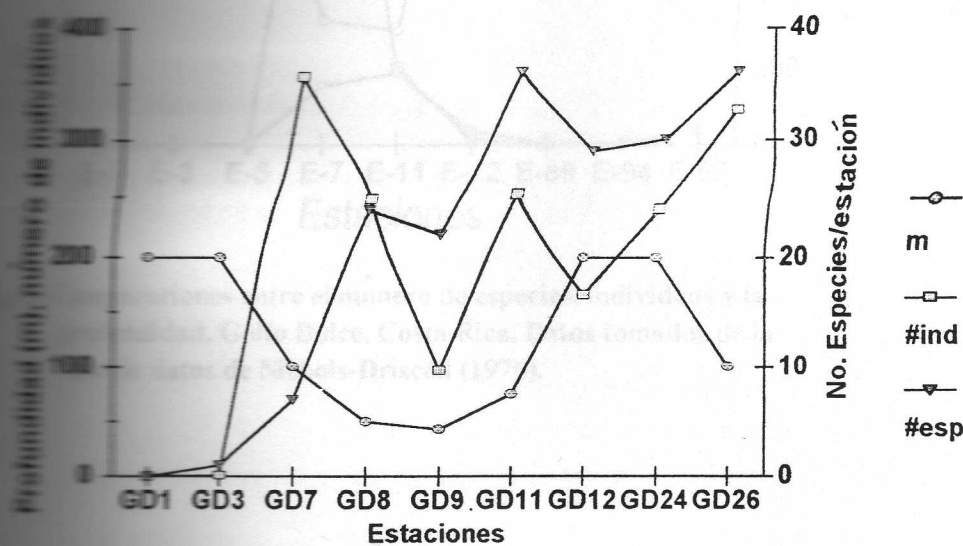


Fig. 8. Comparaciones entre el número de especies, individuos y la profundidad. Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-1994.

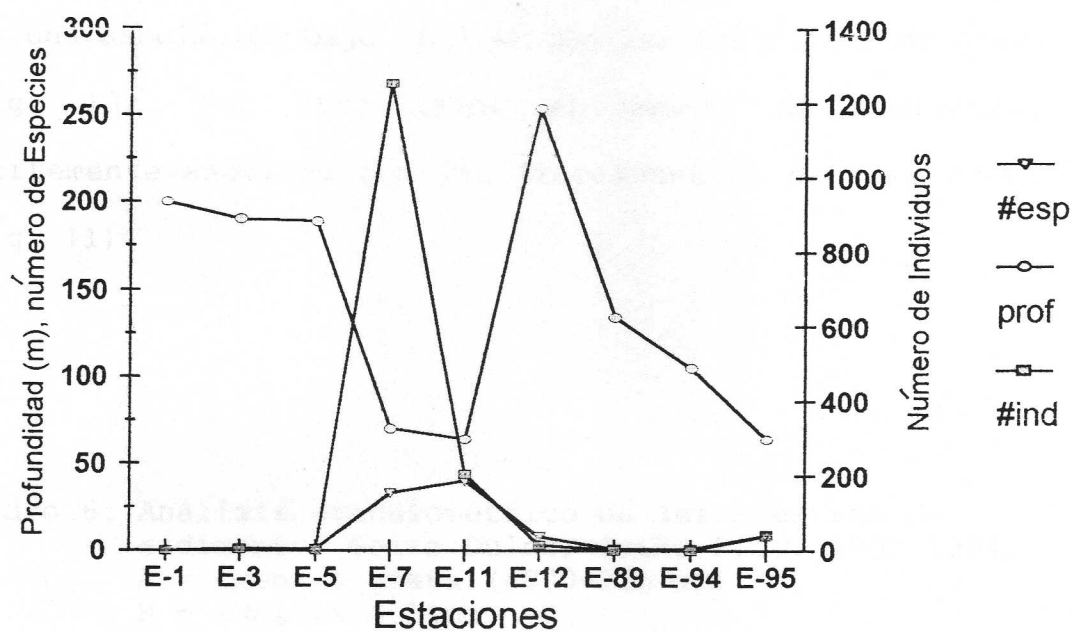


Fig. 9. Comparaciones entre el número de especies, individuos y la profundidad. Golfo Dulce, Costa Rica. Datos tomados de la base de datos de Nichols-Driscoll (1976).

VIII. Análisis de granulometría para las muestras del sedimento.

En el cuadro 6 se presenta los resultados del análisis granulométrico. Se encontró una disminución en la diversidad de especies (H') desde la entrada a la parte interna del Golfo Dulce, con una asociación bajo ($r=0.4$) con las fracciones de grava y arena (Fig. 10). Por otro lado, el número de individuos estuvo fuertemente asociado con las fracciones de grava y arena ($r=0.8$) (Fig. 11).

Cuadro 6. Análisis granulométrico de las muestras de sedimento. Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-1994.

A = arena & grava (4000-125 μm)

B = arcilla & limo.

	GD-1	GD-3	GD-7	GD-8	GD-9	GD-11	GD-12
A	9.8	3.3	67.6	41.7	10.7	84.6	7.9
B	90.2	96.7	32.4	58.3	89.3	18.4	92.1

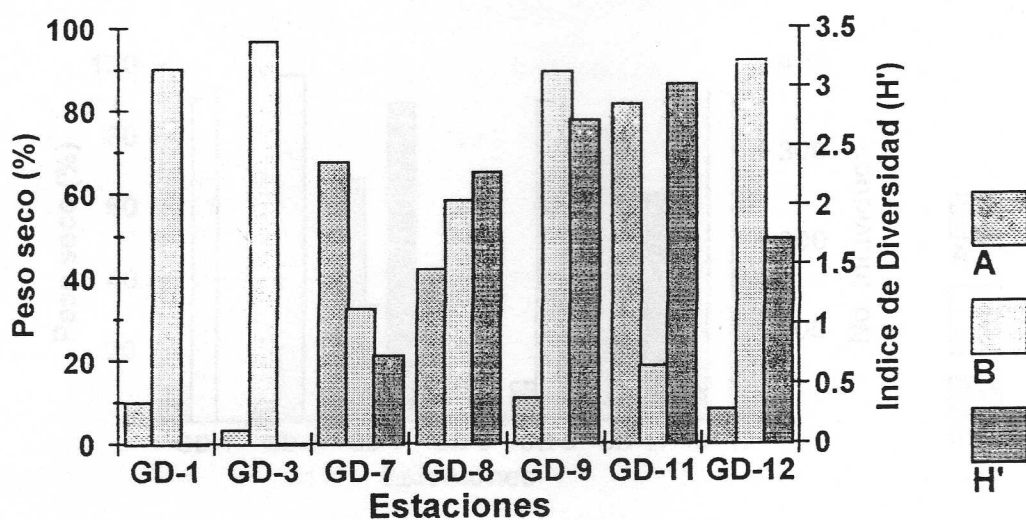


Fig. 10. Comparaciones entre el tipo de grano (% peso seco) y el Índice de Diversidad de Shannon-Weiner (H'). A= grava y arena (4000-125 μm), B=limo y arcilla (62 μm - fracciones menores). Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-1994

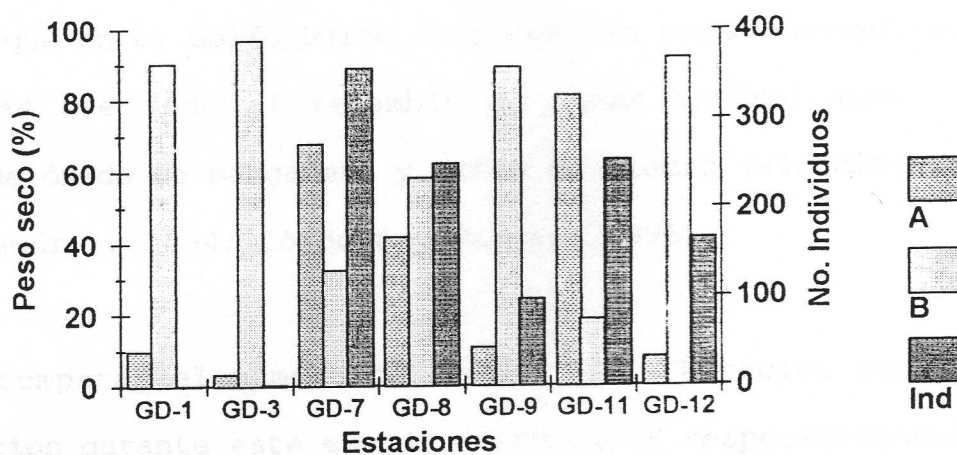


Fig. 11. Comparaciones entre el tipo de sedimento (% peso seco) y el Número de individuos. A=arena & grava, B=limo & arcilla, Ind=Numero de Individuos. Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-1994.

DISCUSION

El Golfo Dulce es una de las 5 cuencas anóxicas existentes en el mundo (Richards, et al., 1971). Dos de ellas, bahía de Kaoe en Indonesia (van Riel, 1943) y Golfo de Cariaco en Venezuela (Richards 1960; Gade, 1961), poseen altas concentraciones de H_2S , mientras que en el Golfo Dulce se presentan bajas concentraciones, debido más que todo al recambio de aguas intermitente y a la entrada de óxido de manganeso y óxido de hierro (Nichols-Driscoll, 1976; Thamdrup, 1994; Córdoba y Vargas, 1996).

Al comparar el número de individuos y especies recolectados por estación durante este estudio (1690 y 69 respectivamente) con los encontrados por Nichols-Driscoll (1976) (1486 ind. y 72 esp.) estos siguen siendo pequeños, como para dar una conclusión definitiva concerniente a la diversidad de la comunidad béntica del Golfo Dulce. Sin embargo, la tendencia de la diversidad y el número de individuos a disminuir conforme la profundidad aumenta dentro del Golfo sigue igual. Esto posiblemente debido a la condición anóxica y la disminución del oxígeno disuelto en la columna de agua a medida que aumenta la profundidad.

A diferencia de los resultados encontrados por Nichols-Driscoll (1976) la especie numéricamente dominante Paraonis lyra

(Paraonidae) no fue recolectada. En nuestro caso, la especie numéricamente dominante fue Prionospio (Minuspio) sp.A (Spionidae), el cual fue recolectado tanto dentro como fuera del "sill".

Se han identificado un total de ciento cuarenta y seis especies en el Golfo Dulce en los dos únicos estudios de la fauna béntica (Nichols-Driscoll, 1976 y el presente estudio), de los cuales 85 de ellas pertenecen a poliquetos.

De las 47 familias de poliquetos reportadas en ambos estudios, 20 de ellas son predominantemente carnívoras y 22 filtradoras de superficie. Este importante número de especies carnívoras y filtradoras, se alimentan principalmente de partículas grandes de materia orgánica y bacterias que llegan al fondo (Dean, 1996).

El número de especies informadas para el Golfo Dulce (146 sp) en los últimos veinte años es bajo, si lo comparamos con los encontrados en el Golfo de Nicoya por Maurer y Vargas (1984) (205 especies) y otros estudios en Zonas templadas, subtropicales y tropicales tales como: 334 en Escocia, 275 en Noruega, 249 y 204 Sur de Australia, 224 en Block Island, New York, 169 en la Bahía de Delaware, 168 en la Bahía de Chesapeake, 420 en el Norte de Australia, 378 y 298 en Africa, 153 en Jamaica; y mayores que en China (139 sp.) y en Florida (130 sp.) (Boesch, 1973; Day, 1974;

Field, 1971; Holm, 1978; Lie, 1978; Maurer et al., 1978; Pearson and Eleftheriou, 1981; Poore and Rainer, 1979; Rainer, 1982; Shin and Thompson, 1982; Stephenson, et al., 1974; Wade, 1972b).

Aunque el número de especies recolectadas en esta investigación fue menor que en el primer estudio, la presencia de especies no recolectadas previamente, podría indicar que la composición de la fauna béntica en el Golfo Dulce ha cambiado. Esto podría explicar la poca semejanza (8%, índice de Sorensen y las diferencias significativas [$p < 0.001$] al comparar los datos crudos de los individuos recolectados en ambos estudios) entre la composición de las especies presentes en 1976 y el presente estudio. Por otra parte se observó un comportamiento similar en cuanto al número de especies y familias encontradas. Por ejemplo, Dean (1996) compara las familias de poliquetos encontradas por Nichols-Driscoll (1976) y el presente estudio (23 y 25 respectivamente), y el número de especies (46 y 47 respectivamente) demostrando que la comunidad de algunos invertebrados se encuentran estables.

Por otro lado, si comparamos las estaciones GD-07, GD-11 (GD= estaciones en el presente estudio) con las estaciones E-7 y E-11 (E= Nichols-Driscoll, 1976), vemos que poseen un patrón similar. Las estaciones GD-07 y E-7 poseen el mayor número de individuos y E-11 y GD-11 poseen el mayor número de especies recolectadas.

3) Existe una dicotomía entre las estaciones (Fig. 4), separando éstas en: A) dentro del Golfo Dulce y B) las que están afuera o en el "sill". Una posible explicación a este agrupamiento podría ser la tolerancia de los diferentes individuos de las concentraciones de oxígeno disuelto, H_2S , el tipo de sedimento y sus diferentes hábitos alimenticios.

Las diferencias encontradas entre ambos estudios, Nichols-Driscoll (1976) y el presente podría ser debido a:

1) Las estaciones no fueron todas exactamente en los mismos sitios. En la mayoría de los casos, las muestras fueron tomadas a una profundidad similar y relativamente cerca de las estaciones utilizadas por Nichols-Driscoll (1976).

2) El instrumento para recolectar las muestras fue diferente. Esto en alguna forma puede introducir variaciones en los resultados encontrados en los dos estudios. En el primer estudio del bentos Nichols-Driscoll (1976) utilizó una draga Van Veen. Esta draga produce una onda de choque y opera pobremente en sedimentos duros, como por ejemplo en la estación GD-11 (Vargas, comunicación personal). Esto, en alguna manera podría influir en el número bajo de especies encontradas durante su investigación (Vargas y Córdoba, 1994).

3) En el presente estudio se hicieron tres lances por estación y en cada lance se recolectó 3-5 submuestras por estación, a diferencia de Nichols-Driscoll (1976), en donde se realizaron dos lances por estación (no se tomaron submuestras).

4) No se pudo revisar los individuos de Nichols-Driscoll (1976) y comparar si la taxonomía coincide. El presente trabajo, se limitó a comparar la lista de especies y la base de datos en su publicación con los resultados de este trabajo.

Si dejamos de lado que algunas estaciones no fueron tomadas exactamente en el mismo sitio y profundidad vemos que existen tendencias importantes entre ellas. En ambos estudios la estación 11 fue la que tuvo el mayor índice de diversidad ($H' = 3$). Aunque no se recolectó las mismas especies ni el mismo número de ellas, ésta parece indicar que de alguna forma, juega un papel importante en lo que se refiere a la composición de la comunidad béntica del Golfo Dulce. Gray (1981) afirma que la presencia o ausencia de especies raras (uno o dos individuos por especies) tienen poco efecto en el cálculo de los diferentes índices de diversidad, mientras que los cambios en las especies dominantes tienen un efecto grande. Gleason (1929) indicó que las interacciones entre especies influye relativamente en la abundancia, donde las especies "raras" no compiten efectivamente con la(s) especie(s) dominante(s). La dominancia y abundancia relativa de algunas especies en determinado

tiempo y espacio puede variar, debido cambios estacionales en el ambiente (Mills, 1969). Mills observó en un estudio realizado en el Puerto de Barnstaple (Main), que la especie dominante en el sedimento durante el invierno fue el gastrópodo Nassaurius obsoletus, el cual ocurre en grandes números y se alimenta de detritos en el sedimento. En la primavera unos pocos individuos del anfípodo tubícola Ampelisca abdita se estabilizan y rápidamente construyen sus tubos, el cual obstruyen la alimentación del gastrópodo y al mismo tiempo hacen que su población decline. Los tubos aumentan la heterogeneidad del habitat en donde otras especies pueden coexistir con Ampelisca, subsecuentemente aumenta el número de especies. Luego en el otoño, las fuertes corrientes por las tormentas comienzan a dislocar y hacer rodar los tubos de Ampelisca, haciendo que su población decline como resultado y permita que Nassaurius recolonice. Otro factor que puede afectar las comunidades bénticas es la contaminación como por ejemplo, el exceso de materia orgánica procedente de "aguas negras" de las zonas urbanas, donde algunas especies son más tolerantes o poseen otros mecanismos para subsistir a estos cambios (Gray, 1981).

En las restantes estaciones también hubo diferencias en cuanto al número de especies e individuos recolectados. Especialmente en las estaciones E-7 y GD-8, GD-9 las cuales se localizan en la parte interna del golfo, todas ellas con más de 20 especies recolectadas. Estas estaciones, representan los sitios con mayor diversidad

dentro del Golfo Dulce. Aunque se debe indicar que todas ellas fueron tomadas a una profundidad no mayor o igual a 70m.

Aparentemente existe un aumento en el número de especies y la diversidad conforme se aleja de la entrada del Golfo Dulce, esto posiblemente por el aumento de la concentración del oxígeno disuelto en la columna de agua, aún a profundidades mayores de 100m. Por otro lado, existe una clara evidencia de la importancia del tipo de sedimento en las comunidades bénticas del Golfo Dulce, donde especies filtradoras o depredadoras dominaron en número dependiendo de los porcentajes de grava-arena y limo-arcilla.

Con los datos tomados por Nichols-Driscoll (1976) y el presente estudio, se puede especular que el Golfo Dulce se encuentra en un estado de sucesión ecológica, en donde han aparecido nuevas especies y las dominancias relativas de éstas han cambiado debido a la dinámica de los ecosistemas bénticos. Es importante recalcar que la diversidad fue alta para el caso de una zona anóxica. Nichols (1976) ha reportado una no esperada alta diversidad de invertebrados bénticos en la Fosa de Cariaco, una fosa anóxica fuera de la costa de Venezuela. Ella atribuyó esta alta diversidad de especies debido a la estabilidad del ecosistema, a pesar de su condición anóxica.

El presente desarrollo agrícola, forestal y turístico en la zona del Golfo Dulce, lo hace vulnerable a cambios en su composición béntica. El lento e intermitente proceso de recambio de agua (promedio= 3 semanas), la erosión del suelo, aguas residuales (aguas negras) y productos químicos que alcanzan el golfo, podrían originar un aumento en la demanda de oxígeno para poder oxidar los materiales que son biodegradables. Esto podría en alguna manera alterar el balance de las comunidades bénticas sensibles, las cuales serían sustituidas por otras especies más tolerantes u oportunistas.

El interés por el desarrollo sostenible del país ha llegado a uno de los ecosistemas poco estudiados, en nuestro caso el Golfo Dulce. Es urgente darle un seguimiento a la condición ecológica existente en el Golfo Dulce y al mismo tiempo ampliar las zonas de estudio a sitios cercanos a estas actividades y por consiguiente más sensibles a dichos cambios.

Bibliografía

- Alongi, D.M. 1989. Ecology of tropical soft-bottom benthos: a review with emphasis on emerging concepts. *Rev. Biol. Trop.*, 37(1): 85-100.
- Alongi, D.M. 1990. The ecology of tropical soft-bottom benthic ecosystems. *Oceangr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 28:381-496.
- Ansell, A.D. & A. Trevallion. 1969. Behavioral adaptations of intertidal mollusc from a tropical sandy beach. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 4:9-35.
- Barnes, R.D. 1980. Invertebrate zoology. 4th Ed. Saunders College, Philadelphia. 1089 p.
- Bloom, S.A., J.L. Simon and V.D. Hunter. 1972. Animal-sediment relations and community analysis of a Florida estuary. *Mar. Biol.*, 13:43-56.
- Boesch, D.F. 1973. Classification and community structure of macrobenthos in the Hampton Roads area, Virginia. *Mar. Biol.*, 21:226-244.
- Broom, M.J. 1982. Structure and seasonality in Malaysian mudflat community. *Estuar. coastl. Shel. Sci.*, 15:135-150.
- Córdoba R. & J.A. Vargas. 1996. Temperature, salinity, oxygen and nutrient profiles at a 200 m deep station in Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 44, Suppl. 4:233-236.
- Cortés, J. 1990. The coral reefs of Golfo Dulce, Costa Rica: Distribution and community structure. *Atoll Res. Bull.* 344:1-37.
- Cortés, J. 1991. Los arrecifes coralinos de Golfo Dulce, Costa Rica: Aspectos Geológicos. *Rev. Geol. Amér. Central*, 13:15-24.
- Cortés, J. 1992. Los arrecifes coralinos de Golfo Dulce, Costa Rica: Aspectos ecológicos. *Rev. Biol. Trop.*, 40(1):19-26.
- Cortés, J. & M.M. Murillo. 1985. Comunidades coralinas y arrecifes del Pacífico de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 33:197-202.
- Day, J.H. 1974. The ecology of Morrembene Estuary, Mocambique. *Trans. R. Soc. S. Afr.* 41:43-97.

- Dean, K.H. 1996. Polychaeta worms (Annelida) collected in Golfo Dulce, during the R. V. Victor Hensen, Costa Rica expedition 1993/1994. *Rev. Biol. Trop.*, 44, Suppl. 3:129-134.
- Dean, K.H., D. Maurer, J.A. Vargas & C.H. Tinsman. 1986. Trace metal concentration in sediments and invertebrates from the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Mar. Pollut. Bull.* 17:128-131.
- Dixon, W.J. 1974. *Biomedical Computer Programs*. U. of California. Press, Berkeley. 450 p.
- Epifanio, C.E., D. Maurer & A.I. Dittel. 1983. Seasonal changes in nutrients and dissolved oxygen in the Gulf of Nicoya, a tropical estuary on the Pacific coast of Central America. *Hydrobiologia*, 101:231-238.
- Field, J.G. 1971. A numerical analysis of changes in the soft bottom fauna along a transect across False Bay, South Africa. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 7:215-253.
- Field, J.G., K.R. Clarke and R.M. Warwick. 1982. A practical strategy for analyzing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol.*, 8:37-52.
- Fuller, C.C., J.A. Davis, D.J. Cain, P.J. Lamothe, T.L. Fries, G. Fernández, J.A. Vargas & M.M. Murillo. 1990. Distribution and transport of sediment-bound metal contaminants in the Río Grande de Tácoles, Costa Rica (Central America). *Wat. Res.* 24:805-812.
- Gade, H.G. 1961. Informe sobre las condiciones en el Golfo de Cariaco, para el periodo que empieza en Mayo y termina en Noviembre de 1960. *Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente* 1: 21-47.
- Gleason, H. A. 1929. The significance of Raunkiaer's law of frequency. *Ecology*, 10:406-408.
- Glynn, P.W., E.M. Druffel & R.B. Dunbar. 1983. A dead Central America coral reef tract: possible link with the Little Ice Age. *J. Mar. Res.* 41:605-637.
- González E.E. & L. Harris. 1991. A preliminary study on the polychaete fauna on some beaches in Panamá city, Panamá. *Bull. Mar. Sci.* 48:587.
- Gray, J.S. 1974. Animal-sediments relationships. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 12:223-261.

- Gray, J.S. 1981. The Ecology of marine sediments. Cambridge University Press, Cambridge. 185 p.
- Gray, J.S., K.R. Clarke, R.M. Warwick & G.Hobbs. 1990. Detection of initial effects of pollution on marine benthos: an example from the Ekofisk and Eldfisk oilfields, North Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 66:285-299.
- Grizzle, R.E. & C.A. Penniman. 1991. Effects of organic enrichment of estuarine macrofaunal benthos: a comparison of sediments profile imaging and traditional methos. Mar. Ecol. Prog. Ser. 74:249-262.
- Hartmann, G. 1957. Contribución al conocimiento de la región de esteros y manglares de El Salvador y su fauna de ostrácodos. Comun. Inst. Trop. Invest. Cient. San Salvador 3-4: 47-108.
- Hartmann-Schröder, S.G. 1959. Zur Okologie der polychaeten des Mangrove-Estero-Gebietes von El Salvador. Beitrage Zur. Neotropischen Fauna. pp. 70-183.
- Holm, R.F. 1978. The community structure of a tropical marine lagoon. Estuar. coastl. mar. Sci., 7:329-345.
- Holme, N.A. and A.D. McIntyre. 1971. Methods for the Study of Marine Benthos. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh. 35-36 p.
- Jones, D.A. 1979. The ecology of sandy beaches in Penang, Malaysia, with special reference to *Excirolana orientalis* (Dana). Est. Coastal Mar. Sci. 9:677-682.
- Krebs, C.J. 1989. Ecological Methodology. Univ. British Columbia. Harper & Row, Publisher, NY. 294-295 p.
- Lie, V. 1978. The quantitative distribution of benthic macrofauna in Fanafjorden, Western Norway. Sarsia 63:305-316.
- Longhurst, A.R. 1959. Benthos densities off tropical West Africa. J. Cons. perm. int. Explor. Mer., 25:21-28.
- Margalef, R. 1980. Ecología. Ediciones Omega, S.A. Barcelona. 951p.
- Maurer, D., C. Epifanio, J.A. Vargas, A. Dittel, M. Murillo, H. Dean and S. Howe. 1983. Benthic invertebrates of a tropical estuary: Gulf of Nicoya, Costa Rica. J. Nat. Hist., 18:47-61.

- Maurer, D. and J. A. Vargas. 1983. Benthics Studies in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. In: Report to the International Cooperative Assistance Program of Sea Grant. Lewes, Delaware. pp: 233-264.
- Maurer, D. & J.A. Vargas. 1984. Diversity of soft-bottom benthos in a tropical estuary; Gulf of Nicoya. Costa Rica. Mar. Biol., 81: 97-106.
- Maurer, D., L. Watling, P. Kinner, W. Leathem and C. Wether. 1978. Benthic invertebrate assemblages of Delaware Bay. Mar. Biol. 55:65-76.
- McLusky, D.S., S.A. Nair. A. Stirling & R. Bhargava. 1975. The ecology of a central west Indian beach, with a particular reference to *Donax incarnatus*. Mar. Biol. 30:267-276.
- Mills, Eric.L. 1969. The community concept in marine zoology, with comments on continue and instability in same marine communities; a review. J. Fish. Res. Bd. Canada, 26: 1415-1428.
- Molina-Lara O.A. & J.A. Vargas. 1995. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) del estero de Jaltepeque, El Salvador, una comparación 1959-1991. Rev. Biol. Trop., 43(1-3):195-205.
- Mora, J., M. Planas & R. Silva. 1989. Impacto de la contaminación orgánica en la Ensenada de Lourizán. Cah. Biol. Mar. 30:181-199.
- Nichols, J.A. 1976. The effects of stable dissolved-oxygen stress on marine benthic invertebrate community diversity. Int. Revue ges. Hydrobiol. 61:747-760.
- Nichols-Driscoll, J.A. 1976. Benthic invertebrate communities in Golfo Dulce, Costa Rica, an anoxic basin. Rev. Biol. Trop., 24(2):281-297.
- Nowicki, B.L. & C.A. Oviatt. 1990. Are estuaries traps for anthropogenic nutrients? Evidence from estuarine mesocosms. Mar. Ecol. Prog. Ser. 66:131-146.
- Odum, E.P. 1959. Fundamentals of Ecology. 2d ed. W. B. Saunders Company. Philadelphia. 145 p.
- Pearson, T.H. & R. Rosenberg. 1978. Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. Oceanogr. Mar. Bio. Ann. Rev. 16: 229-311.

Pearson, T.H. and A. Eleftheriou. 1981. The benthic ecology of Sullom Voe. Proc. Soc. Edinb. (Sec. B) 80:241-269.

Poore, G.C.B. and S. Rainer. 1979. A three-year study of benthos of muddy environments in Port Phillip Bay, Victoria. Estuar. cstl mar. Sci. 9:477-497.

Rainer, S.F. 1982. Trophic structure and production in the macrobenthos of a temperate Australian estuary. Estuar. cstl Shelf Sci. 15:423-441.

Richards, F.A. 1960. Some chemical and hydrographic observations along the north coast of South America. I. Cabo Tres Puntas to Curaçao, including the Cariaco Trench and the Golfo of Cariaco. Deep-Sea Res. 73: 163-182.

Richards, F.A., J.J. Anderson, & J.D. Cline. 1971. Chemical and physical observations in Golfo Dulce, and anoxic basin on the Pacific coast of Costa Rica. Limnol. Oceanogr., 16:43-50.

Ricklefs, R.E. 1973. Ecology. Chiron Press, New York. 966 p.

Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1969. Biometry. W.H. Freeman & Co., San Francisco. 776p.

Shin, P.K.S. and G.B. Thompson. 1982. Spatial distribution of the infaunal benthos of Hong Kong. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10:37-47

Spight, T.M. 1977. Diversity of shallow-water gastropod communities on temperate and tropical beaches. Am. Nat. 111: 1077-1087

Stephenson, W. and W.T. Williams. 1972. A study of the benthos of soft bottoms, Sek Harbour, New Guinea, using numerical analysis. Aust. J. mar. Freshwater. Res., 22:11-34.

Stephenson, W., W.T. Williams and S.D. Cook. 1974. The benthic fauna of soft bottoms, Southern Moreton Bay. Mem. Qd Mus. 17:73-123.

Swennen, C., P. Duiven & A.L. Spaans. 1982. Numerical density and biomass of macrobenthic animals living in the intertidal zone Surinam, South America. Neth. J. Sea. Res. 15:406-418.

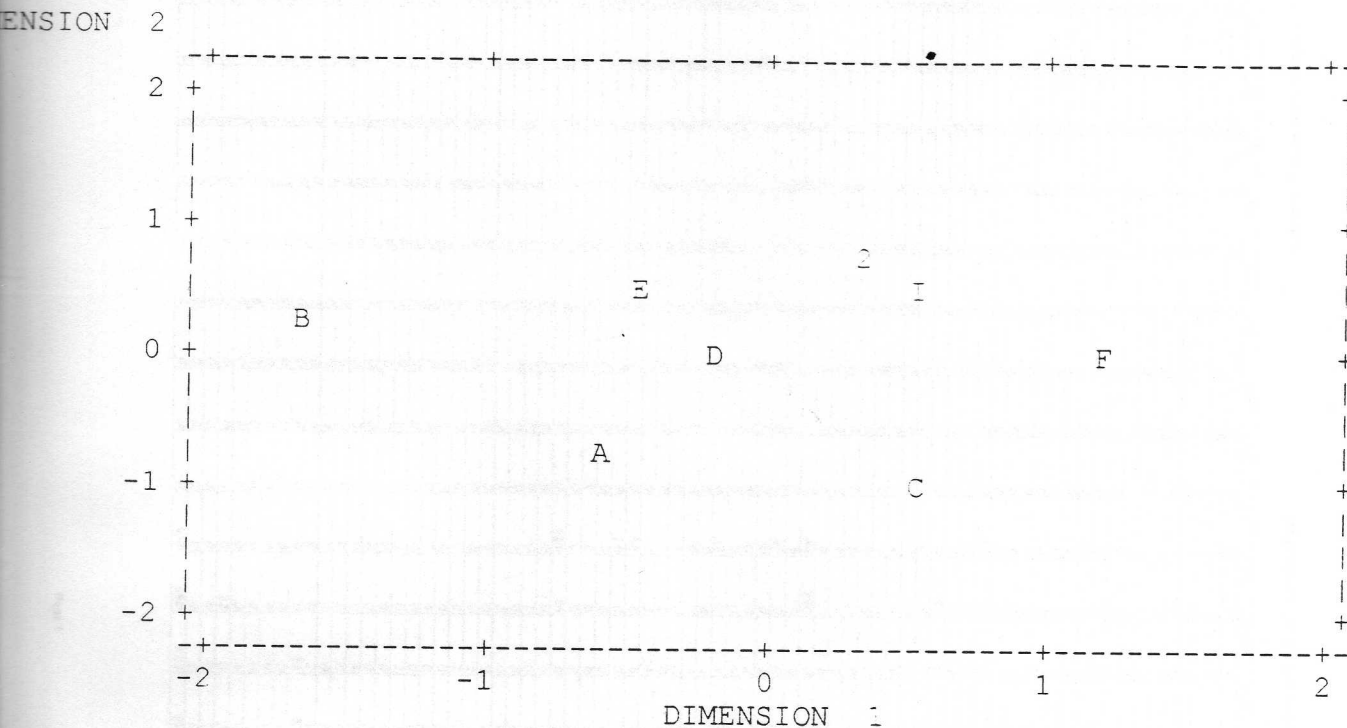
Thamdrup, B. 1994. Microbial ecology, water and sediment chemistry of Golfo Dulce. 1994. In: R/V Victor Hensen Costa Rica Expedition 1993/1994. Cruise Report. pp 54-63. Ed. by Matthias Wolff & Jose A. Vargas. Center for Tropical Marine Ecology (ZMT), Klagenfurter Straße, GEO; d-28359 Bremen, Germany.

- van Riel, P.M. 1943. Oceanographic results of the bottom waters. Introductory results and oxygen content. Snellius Exped. Rep., v.23, 77p.
- Vargas, J.A., H.K. Dean, D. Maurer & P. Orellana. 1985. Lista preliminar de los invertebrados asociados a los sedimentos del Golfo de Nicoya, Costa Rica. Brenesia 24:327-342.
- Vargas, J.A. 1987. The benthic community of an intertidal mud flat in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Rev. Biol. Trop., 35:299-316.
- Vargas, J.A. 1995. The Gulf of Nicoya estuary, Costa Rica. Past, present and future cooperative research. Helgoländer Meeresunters. 49:821-828.
- Vargas, J.A. and R. Córdoba. 1994. Temperature, salinity, oxygen, and nutrient profiles at 200 m deep station in Golfo Dulce, Costa Rica-additional observations. In: R/V Victor Hensen Costa Rica Expedition 1993/1994. Cruise Report. pp 63-66. Ed. by Matthias Wolff & Jose A. Vargas. Center for Tropical Marine Ecology (ZMT), Klagenfurter Straße, GEO; d-28359 Bremen, Germany.
- Wade, B.A. 1972a. A description of a highly diverse soft-bottom community in Kingston Harbor, Jamaica. Mar. Biol. 13:57-69.
- Wade, B.A. 1972b. Benthic diversity in a tropical estuary. Mem. Geol. Soc. Am. 133: 499-515.
- Warwick, R.M. & Ruswahyuni. 1987. Comparative study of the structure of some tropical and temperate marine soft-bottom macrobenthic communities. Mar. Biol. 95: 641-649.
- Wolff, W.J. 1983. Estuarine benthos. In: Estuaries and enclosed seas. Ed. B. H. Ketchum. Amsterdam: Elsevier. pp 151-182.
- Zar, J.H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, INC. USA. 2th ed. 718 p.

Apéndice I. Lista de especies, Número de Individuos, porcentajes/ Estación. BO Victor Hensen, Golfo Dulce, Costa Rica, 1993-94.

# Esp.	Estación	FAMILIA	GÉNERO Y ESPECIE	ESTACIONES DONDE FUE RECOLECTADA										tot/ind/esf	porcen.	# esta.
				GD-01	GD-03	GD-07	GD-08	GD-09	GD-11	GD-12	GD-24	GD-26	GD-29			
1,15,40	GD 08 #06	Cirratulidae	Aphelochaheta longisetosa Hartmann-Schweder	0	0	5	51	6	36	22	23	29	172	40.18		7
2	GD 07 #14	Spionidae	Paraprionospio pinnata (Ehlers)	0	0	73	19	3	3	0	4	10	112	6.63		6
3	GD 09 #10	Cosmidae	Cosura brunnea Fauchald	0	1	0	38	11	3	8	11	17	89	5.27		7
*27b,48b**	GD 09 #11	Nereididae	Ceratocephale crosslandi (Monro)	0	0	0	4	0	0	0	1	6	11	0.65		3
4a	GD 09 #11	Donvilleidae	Pettiboneia sp.	0	0	0	6	1	3	1	0	0	11	0.65		4
8,9a**	GD 09 #3	Paraonidae	Aricidea (Acesta) catherinae Laubier	0	0	2	1	4	15	51	102	50	225	13.31		7
9,26,63	GD 09 #15	Paraonidae	Levinsonia gracilis (Taud)	0	0	1	71	18	18	26	26	26	186	8.76		6
10	GD 26 #10	Magelonidae	Magelona pacifica Moore	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0.12		1
11	GD 12 #03	Lumbrineridae	Scotoloma platylabata (Fauchald)	0	0	0	1	1	15	5	6	30	58	3.43		6
11a-a'	GD 12 #03	Lumbrineridae	Ninoc foliosa Fauchald	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0.06		1
11a-b'	GD 12 #03	Lumbrineridae	Ninoc chilensis Kinberg	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0.06		1
12	GD 12 #04	Sabellidae	Jasminiera pacifica Annenkova	0	0	0	0	0	7	0	1	1	9	0.53		3
16	GD 09 #7	Spionidae	Prionospio (Minuspio) sp.	0	0	0	6	1	0	17	18	4	46	2.72		5
17,48	GD 09 #03	Onuphiidae	Diopatra ornata Moore	0	0	0	0	0	10	0	0	0	10	0.59		1
17a	GD 07 #03	Onuphiidae	Diopatra farallonensis Fauchald	0	0	0	1	4	1	0	0	0	6	0.36		3
18	GD 09 #10	Capitellidae	Parheteromastix sp.	0	0	0	0	1	0	0	0	1	2	0.12		2
19	GD 07 #15	Spionidae	Prionospio (Minuspio) sp.	0	0	268	12	1	15	5	2	27	330	19.53		7
20,55	GD 07 #14	Spionidae	Paraprionospio pinnata (Ehlers)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0
22,23,47**	GD 09 #13	Trichobranchidae	Tebellides californica Williams	0	0	0	0	13	0	0	0	0	13	0.77		1
24		PLATYHELMINTHES		0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0.06		1
24a		NEMERTEAN		0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0.06		1
25	GD 12 #03	Paraonidae	Aricidea sp. B	0	0	0	1	0	0	8	2	2	13	0.77		4
27	GD 12 #15	Pilargidae	Sigambra tentaculata (Treadwell)	0	0	0	0	0	0	1	0	4	5	0.30		2
27a	GD 12 #15	Hesionidae	Podarke, sp. brevipalpa	0	0	0	0	2	0	1	4	1	8	0.47		4
27a-b'	GD 12 #15	Phyllodoce	Phyllodoce maderensis Langerhans	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0.06		1
27a,53'	GD 12 #15	Phyllodoce	Paranailis sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		0
28	GD 12 #5	Goniadidae	Glycinde pacifica Monro	0	0	0	1	1	3	1	1	0	7	0.41		5
29,51'	GD 12 #5	Glyceridae	Glyceria capitata Oersted	0	0	0	0	2	5	1	2	2	12	0.71		5
32	GD 08 #06	Nephtyidae	Aglaophamus dicirris Hartman	0	0	2	4	6	0	1	2	1	16	0.95		6
33	GD 08 #16	Amphinoemidae	Linopherus kristiani Salazar-Vallejo	0	0	0	2	0	0	0	0	0	2	0.12		1
34a	GD 08 #12	Opheliidae	Armandia brevis (Moore)	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0.06		1
34b'	GD 08 #12	Capitellidae	Mediomastus setosus	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0.06		1
36	GD 08 #02	Cirratulidae	Chelozone corona Berkeley & Berkeley	0	0	0	3	0	0	1	1	0	5	0.30		3
38	GD 08 #9	FRAGMENT														
42	GD 11 #05	Spionidae	Laonice sp.	0	0	0	0	0	0	0	1	5	6	0.36		2
42a	GD 11 #05	Syllidae	Lagerhansia cornuta (Rathke)	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0.06		1
42b	GD 11 #06	Spionidae	Prionospio (Minuspio) lig Maccolek	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0.06		1
44,46	GD 11 #03	Eunicidae	Eunice vittatopsis Fauchald	0	0	0	0	0	11	0	0	0	10	0.65		1
44'	GD 11 #03	Eunicidae	Marphysa conferta Moore	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0.06		1
45	GD 11 #03	Ampharetidae	Amphicteis scaphobranch Moore	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0.06		1
48a	GD 11 #08	Sigalionidae	Schenelanelia uniformis	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0.12		1
49	GD 11 #14	Flabelligeridae	Phenusa capulata (Moore)	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2	0.12		2
49b	GD 11 #14	Flabelligeridae	Phenusa sp.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0.06		1
50	GD 26 #21	Polynoidae	unidentifiable	0	0	0	0	0	0	1	2	2	5	0.30		3
52,54	GD 07 #05	NEMERTEAN		0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	0.12		1
56	GD 09 #05	Hesionidae	Gyptis brunnea (Hartman)	0	0	4	0	0	0	0	0	0	4	0.24		1
57	GD 09 #05	FRAGMENT														
58	GD 09 #11	Hesionidae	Podarke sp.	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0.12		1
59	GD 08 #02	Donvilleidae	Pettiboneia duofurca Wot	0	0	0	4	0	0	1	0	0	5	0.30		2
60	GD 12 #05	Magelonidae	Magelona sp. B	0	0	0	0	0	0	2	4	5	11	0.65		3
61	GD 12 #05	Spionidae	Spiothanes kroyeri Grub	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0.12		2
63a	GD 12 #05	Flabelligeridae	Flabelligella sp.	0	0	0	0	0	0	1	0	3	4	0.24		2
64	GD 12 #09	Pilargidae	Ancistargis hamata (Hartman)	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0.06		1
65	GD 12 #01	Capitellidae	Mediomastus californiensis Hartman	0	0	0	0	0	8	4	10	39	61	3.61		4
66	GD 12 #03	FRAGMENT														
68	GD 24 #11	Ampharetidae	Amage delus (Chamberl)	0	0	0	0	0	1	0	3	1	5	0.30		3
69	GD 11 #02	FRAGMENT														
70	GD 11 #02	Maldanidae		0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0.12		1
71	GD 12 #02	OLIGOCHAETA		0	0	0	0	0	32	0	0	0	32	1.89		1
72	GD 12 #02	FRAGMENT														
73	GD 11 #12	FRAGMENT														
74	GD 11 #03	Terebellidae	Eupolyornis nebulosa (Montagu)	0	0	0	0	0	2	0	0	1	3	0.18		2
75	GD 11 #03	FRAGMENT														
76		CUMACIO		0	0	0	2	1	0	0	1	14	18	1.07		4
77		DAPHNIA		0	0	0	2	4	0	0	0	0	6	0.36		2
78		CRUST.		0	0	0	0	5	2	0	1	3	11	0.65		4
79		AMPHIPODO		0	0	1	13	10	21	1	3	10	57	3.37		7
79A			AMPHI.A	0	0	0	0	0	7	0	2	13	22	1.30		3
79B			AMPHI.B	0	0	0	1	0	0	0	0	4	5	0.30		2
79C			AMPHI.C	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0.12		1
80		NEMERTINO		0	0	0	3	0	3	1	5	7	19	1.12		5
81		GASTROPODO		0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	0.18		1
82		BIVALVO		0	0	0	0	0	1	0	1	2	4	0.24		3
83		EUPHACIO		0	0	0	0	0	11	0	0	0	11	0.65		1
84		OPHURIIDAE		0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0.06		1
86		HERMITANO		0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0.06		1

ndice II. Análisis de escala multidimensional (MSD), stress=0.06319,
RSQ=0.983. BO Victor Hensen. Golfo Dulce, Costa Rica. 1993-94.



ABLE	PLOT	DIMENSION	
		1	2
GD01	A	-.57	-.95
GD03	B	-1.64	.14
GD07	C	.51	-1.09
GD08	D	-.17	-.14
GD09	E	-.49	.42
GD11	F	1.22	-.18
GD12	G	.31	.73
GD24	H	.32	.72
GD26	I	.50	.36

apéndice IV. Análisis de escala multidimensional MSD , stress=0.1294,
RQS=0.91. Datos crudos tomados de Nichols-Driscoll (1976).



VARIABLE	PLOT	DIMENSION	
		1	2
E11	A	1.52	.68
E12	B	.27	.39
E3	C	-.95	-.14
E5	D	-.95	-.14
E7	E	.94	-1.07
E89	F	-.33	.07
E94	G	-.53	.69
E95	H	.04	-.49