

Universidad de Costa Rica.

Facultad de Ciencias

Escuela de Biología

Testis para optar al grado de Licenciado en Biología  
con énfasis en Recursos Acuáticos.

Distribución vertical de la epifauna en zonas rocosas  
de entre mareas, Golfo de Nicoya, Costa Rica.

*Jeffrey Alejandro Sibaja-Cordero*

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio

2005

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

**Tesis para optar al grado de Licenciado en Biología  
con énfasis en Recursos Acuáticos.**

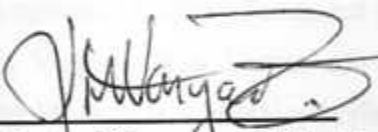
**Distribución vertical de la epifauna en zonas rocosas  
de entre mareas, Golfo de Nicoya, Costa Rica.**

**Jeffrey Alejandro Sibaja-Cordero**

**Ciudad Universitaria Rodrigo Facio**


**2005**

## Miembros del Tribunal

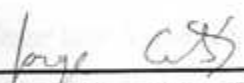
---

**José A. Vargas, Ph.D.**  
**Director de tesis**

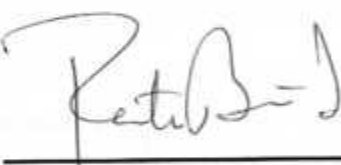
---

**Gerardo Umaña, M.Sc.**  
**Revisor externo**

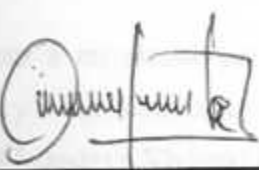
---

**Jorge Cortés, Ph.D**  
**Lector**

---

**Daniel Briceño, M.Sc.**  
**Director**  
**Escuela de Biología**

---

**Juan B. Chavarría, M.Sc.**  
**Lector**

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece la ayuda para llevar a cabo la gira y el muestreo en Caldera a Joselyn Selena Sibaja Cordero, en Cocorocas y Agujas a Luis Rolier Lara. El premuestreo en Cocorocas y el muestreo en Isla Yuca a Davis Morera, a Anabel Quirós por acompañarme en la gira a Montezuma. A Eleazar Ruiz por manejar la embarcación Kais para llegar hasta Isla Yuca. También a las estudiantes Pamela, Anna, Ana, y a la profesora M. Springer por facilitarme probar una primera versión de la metodología en su gira a Cocorocas.

Se le agradece a Cindy Fernández por instruirme con la identificación de las algas, a Sergio Vargas y Rita Vargas con la ayuda al identificar los caracoles y cangrejos. Andrea Montero le agradezco, facilitarme mucha de la bibliografía. Celeste Sánchez fue de valiosa ayuda al digitar gran parte de la literatura. Le agradezco a Alejandra Gutiérrez su ayuda y préstamo del turbidímetro manual. También Gerardo Umaña y Yurlandi Gutiérrez, me aconsejaron como digitalizar los datos de la tabla de mareas. A Luis Obando, por confirmar la clasificación de las rocas de cada localidad. A Eddy Gómez por sus consejos. A Juan José Alvarado y Branko Hilje por explicarme el formato de la tesis.

Al profesor José Antonio Vargas, le agradezco su guía durante la carrera, su amistad en los últimos años, su apoyo para realizar y concluir este trabajo. Al profesor Jorge Cortés por sus buenos consejos, préstamo de literatura e interés; al profesor Juan Bautista Chavarría por aconsejarme con el diseño de muestreo y análisis estadístico. A don Jenaro Acuña por sus consejos, préstamo de su equipo de cómputo y amistad. Al CIMAR por las facilidades en transporte, laboratorios y atención, a la Fundación CR-USA por financiar parte de este trabajo.

Finalmente a mi mamá Iris Cordero, a la Familia Rojas-Arguello a Don Ronald Arguello y a mis amigos (Lily, Ruben, Sofía, Melissa, Mariano, Fernando, Leonardo, Hector, Alejandro y Viviana) por su apoyo.

## INDICE GENERAL

I INTRODUCCIÓN .....	1
1.1 Marco teórico.....	1
1.2 Antecedentes .....	3
1.3 Hipótesis nula.....	4
II OBJETIVOS.....	5
2.1 Objetivos principales.....	5
2.2 Objetivos específicos.....	5
III MATERIALES Y MÉTODOS.....	6
3.1 Descripción del área de trabajo .....	6
3.2 Metodología .....	7
3.3 Análisis digital de imágenes .....	10
3.4 Análisis de datos .....	12
3.4.1 Descripción de la distribución vertical de los organismos en cada localidad .....	13
3.4.2 Influencia de los parámetros ambientales en la distribución vertical .....	15
IV RESULTADOS .....	17
4.1 Parámetros ambientales.....	17
4.2 Datos biológicos.....	18
4.3 Descripción de la distribución vertical en Punta Agujas .....	20
4.4 Descripción de la distribución vertical en Caldera .....	23
4.5 Descripción de la distribución vertical en Cocorocas.....	27
4.6 Descripción de la distribución vertical en Isla Yuca .....	31
4.7 Descripción de la distribución vertical en Montezuma .....	34

4.8 Generalización de la zonación.....	38
4.9 Influencia de geográfica sobre la distribución vertical de epifauna y algas .....	40
V DISCUSIÓN .....	48
5. 1a La zonación vertical y geografica en el Golfo de Nicoya.....	48
5.1b Comparación con otras localidades .....	52
5.1c Conclusión.....	53
5.2a Comparación con estudios previos.....	54
5.2bConclusión .....	56
LITERATURA CITADA.....	57
ANEXOS 1.....	63
ANEXOS 2.....	83

## LISTA DE FIGURAS

Fig. 1. Localidades visitadas para la toma de fotografías y colecta de muestras, en las áreas rocosas de entre mareas del Golfo de Nicoya. 2004. ....	8
Fig. 2. Distribución esquemática de los nueve estratos de cinco cuadrículas de 25 por 25 cm y del transecto adicional de 50 por 50 cm, en la amplitud de la zona de entre mareas. ....	9
Fig. 3. Compás para medir la inclinación de la roca. A) permanece quieto por el observador gracias a los puntos de referencia, B) se posa sobre la superficie de la roca y C) mide el ángulo de inclinación en esa sección de la roca. ....	10
Fig. 4. Diastemograma mostrando como la distancia entre estaciones explica la similitud de los organismos presentes. ....	13
Fig. 5. Categorización de las secciones de las zonas rocosas de entre mareas según los promedios de los niveles de las mareas. ....	15
Fig. 6. Amplitud en centímetros de las mareas altas (dispersión en la parte superior del gráfico) y las mareas bajas (parte inferior del gráfico), en el puerto de Puntarenas para los 7 primeros meses del 2004. ....	17
Fig. 7. Métodos exploratorios multivariados basados en la distancia de cuerda para analizar la distribución vertical de la cobertura de organismos de la zona rocosa de entre mareas de Punta Agujas. 2004. ....	21
Fig. 8. Perfiles de distribución vertical (altura en cm) del promedio de cobertura (%) con límites de confianza al 95% para cada especie de la zona rocosa de entre mareas en Punta Agujas. ....	22
Fig. 9. Métodos exploratorios multivariados basados en la distancia de cuerda para analizar la distribución vertical de la cobertura de organismos de la zona rocosa de entre mareas de Caldera. 2004. ....	24
Fig. 10. Perfiles de distribución vertical (altura en cm) del promedio de cobertura (%) con límites de confianza al 95% para cada especie de la zona rocosa de entre mareas en Caldera. ....	25
Fig. 11. Métodos exploratorios multivariados basados en la distancia de cuerda para analizar la distribución vertical de la cobertura de organismos de la zona rocosa de entre mareas de un islote de Cocorocas. 2004. ....	28
Fig. 12. Perfiles de distribución vertical (altura en cm) del promedio de cobertura (%) con límites de confianza al 95% para cada especie de la zona rocosa de entre mareas en Cocorocas. ....	29
Fig. 13. Métodos exploratorios multivariados basados en la distancia de cuerda para analizar la distribución vertical de la cobertura de organismos de la zona rocosa de entre mareas de Isla Yuca. 2004. ....	32
Fig. 14. Perfiles de distribución vertical (altura en cm) del promedio de cobertura (%) con límites de confianza al 95% para cada especie de la zona rocosa de entre mareas en Isla Yuca. ....	33

Fig. 15. Métodos exploratorios multivariantes basados en la distancia de cuerda para analizar la distribución vertical de la cobertura de organismos de la zona rocosa de entre mareas de Montezuma. 2004. ....	35
Fig. 16. Perfiles de distribución vertical (altura en cm) del promedio de cobertura (%) con límites de confianza al 95% para cada especie de la zona rocosa de entre mareas en Montezuma. ....	36
Fig. 17. Distribución de la cobertura (%) en cuadrículas de 50 por 50 cm, de los grupos de organismos en zonas rocosas de entre mareas del Golfo de Nicoya, Abril-Julio 2004.....	39
Fig. 18. Correlación canónica entre la cobertura de las especies de epifauna con la cobertura de algas, inclinación de la roca y altura en que se colocó cada una de las cuadrículas de 25 por 25 cm. (Las flechas adyacentes a cada función muestran la dirección en que las variables aumentaron en su valor. Entre paréntesis al lado de cada variable se muestra la correlación (pesos) con la función canónica que tuvo cada variable.....	42
Fig. 19. Dendrograma producto del análisis de conglomerados por el método de unión simple con distancia de cuerda, para determinar la similitud de las secciones de las diferentes zonas de entre mareas en cuanto a la cobertura (%) de epifauna y algas. Golfo de Nicoya, Abril-Julio 2004. ....	43
Fig. 20. Análisis Múltiple Discriminante para mostrar las variación en la composición de la cobertura (%) de los organismos en las diferentes secciones de la zona rocosa de entre mareas de las 5 localidades del Golfo de Nicoya. Abril-Julio 2004. ....	45
Fig. 21. Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Punta Agujas, Golfo de Nicoya. 2004. ....	63
Fig. 22. Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Caldera, Golfo de Nicoya. 2004. ....	66
Fig. 23. Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Cocorocas, Golfo de Nicoya. 2004.....	69
Fig. 24. Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Isla Yuca, Golfo de Nicoya. 2004. ....	72
Fig. 25. Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Montezuma, Golfo de Nicoya. 2004.....	75
Fig. 26. Foto de la zona rocosa de Punta Agujas. Golfo de Nicoya, 2004.....	78
Fig. 27. Fotos de la zona de rocas en Caldera. Golfo de Nicoya. 2004. ....	78
Fig. 28. Foto de la zona rocosa de Cocorocas. Golfo de Nicoya. 2004 .....	79
Fig. 29. Foto de la zona rocosa de Montezuma. Golfo de Nicoya. 2004.....	79
Fig. 30. Plataforma rocosa de entre mareas de la isla Yuca. Golfo de Nicoya. 2004. ....	80
Fig. 31 Definición gráfica de distancia euclidiana. Las flechas con guiones muestran como se reduce la distancia euclidiana cuando los estratos tienen cobertura similar en las dos especies. Esta distancia no tiene valor máximo.....	81



Fig. 32 Definición grafica de distancia de cuerda. La distancia de cuerda máxima es  $\sqrt{2}$  y se alcanza cuando se produce un círculo con radio de valor uno, lo cuál ocurre si los estratos no tienen especies en común.....82

Fig. 33. Esquema de los pasos para llevar a cabo los métodos multivariados, con que se determinó la zonación vertical de organismos A) Matriz original con la cobertura (%) para cada cuadrícula (1 a 5) de los estratos (1 a 9). B) Matriz con el promedio por estrato, de los datos de las cuadrículas transformados angularmente, expresados en radianes (rad). C) Matriz triangular de disimilitud entre los estratos basada en la distancia de cuerda. D) Diastemograma. E) Análisis de conglomerados. F) Análisis escalado multidimensional. G) Análisis de componentes principales.....83

Figura 3. Diagrama de flujo de la metodología utilizada para el análisis de los datos de cobertura de organismos.

Figura 4. Diagrama de flujo de la metodología utilizada para el análisis de los datos de cobertura de organismos.

Figura 4. Diagrama de flujo de la metodología utilizada para el análisis de los datos de cobertura de organismos.

Figura 4. Diagrama de flujo de la metodología utilizada para el análisis de los datos de cobertura de organismos.

Figura 4. Diagrama de flujo de la metodología utilizada para el análisis de los datos de cobertura de organismos.

## LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Secciones de la zona de entre mareas, según localidad utilizados en los análisis estadísticos.....	17
Cuadro 2. Lista de especies de epifauna y algas encontradas en las fotografías de cuadrículas de 25 por 25 cm en las zonas rocosas de entre mareas del Golfo de Nicoya. Abril-Julio 2004.....	18
Cuadro 3. Simplificación de la zonación vertical en cada localidad, según los organismos presentes.....	38
Cuadro 4. Promedios de las 26 especies utilizadas en los análisis estadísticos por zona-localidad de las zonas de entre mareas del Golfo de Nicoya. Abril-Julio 2004.....	43

## Resumen

Se realizó una visita a cinco localidades del Golfo de Nicoya, Costa Rica, para describir la distribución vertical de las especies de epifauna y algas en las zonas rocosas de entre mareas. Las visitas se realizaron durante las mareas más bajas de abril a julio de 2004. Se ubicaron dos localidades en la boca del Golfo: Montezuma y Punta Agujas, una en la zona media: Caldera y dos en la región interna: Cocorocas e Isla Yuca (cercana a la desembocadura del río Tempisque), para determinar, si los gradientes ambientales que presenta el Golfo al ser un estuario, hacen variar la distribución vertical de organismos. Se dispusieron 9 estratos horizontales en cada localidad. La altura de cada estrato se referenció al nivel de la marea baja (0 cm) para el Puerto de Puntarenas. Cada estrato contaba con 5 cuadrículas de 25 por 25 cm. Una fotografía digital de alta calidad se tomó a cada cuadrícula y por análisis digital de imágenes se estimó la cobertura de cada especie de epifauna y algas. También se colectó en el campo organismos, para llevar a cabo la identificación taxonómica. Se encontró 42 especies, 16 de moluscos, 8 de cirripedios, 10 de algas, 3 de anémonas, 2 de poliquetos, 2 crustáceos y una esponja. Con métodos de estadística: clasificación (análisis de conglomerados) y ordenación (análisis de componentes principales), se determinó que la distribución de organismos en las zonas rocosas del Golfo siguen un patrón de zonación, más que un cambio gradual conforme se asciende por la zona de entre mareas. Los caracoles *Nodilittorina aspera* y *N. modesta*, se ubicaron en la sección más alta de las zonas de entre mareas. El cirripedio *Chthamalus panamensis* ocupó la sección media y en los estratos bajos la cobertura fue dominada por especies de algas. Por un análisis múltiple discriminante se encontró que la sección del supralitoral rocoso mostró gran similitud en la identidad y cobertura de organismos de una localidad a otra. Esta es la sección donde se encuentra los caracoles litorínidos. La diversidad de organismos se incrementó conforme se descende por la zona de entre mareas, además, siendo pocas las especies en común entre los infralitorales de las localidades. Este patrón tiene como causa diferencias en las características de la columna de agua del Golfo, como el cambio de salinidad y turbidez del agua entre la parte interna y la boca del Golfo, la variación en la cantidad de alimento en suspensión, según la ubicación en el Golfo y diferencias en la fuerza del oleaje y tipo de material rocoso.

## I Introducción

### 1.1 Marco teórico

Los diferentes organismos de un hábitat determinado están expuestos a cambios ambientales (físicos y químicos) en los linderos de este. Esto forma áreas de transición hacia otros hábitats, poblados por especies distintas a las del anterior. Los límites pueden ser ecotonos, con cambios abruptos en la composición de organismos, y ecoclinos donde los cambios son graduales (Attrill & Rundle 2002). De esta forma, a la distribución característica que tiene cada especie en los gradientes ambientales se le ha denominado zonación (Begon *et al.* 1996). Cada zona estará más poblada por la especie que cuente ahí con el ámbito del gradiente ambiental donde sus individuos no sufran gran estrés, inducido por el medio (Bush 2000).

En las zonas rocosas de entre mareas se da un cambio entre el ambiente marino y el terrestre. Ellis (2003), menciona que la zona media del litoral representa un ecosistema distinto y que los límites infralitoral y supralitoral son ecotonos hacia el mar y la tierra, respectivamente. Este concepto ha sido tradicionalmente aplicado a escala mundial; sin embargo, existen variaciones locales en las condiciones costeras que forman zonas adicionales entre las anteriores (Stephenson & Stephenson 1949).

Para muchas regiones la zonación anterior es una simplificación, ya que la presencia de una especie se da en varias zonas y pocas son las especies que tienen la misma distribución vertical (Lawson 1956, Little & Kitching 1996). La naturaleza espacial en que ocurre el gradiente de distribución (de metros a decenas de metros) hace a estos patrones apreciables a simple vista (Underwood 2000). Esto ocurre cuando los organismos dominantes, ya sea por abundancia o cobertura a cierto nivel, forman bandas horizontales (Little & Kitching 1996, Ellis 2003).

A las especies que presentan dicha zonación, se les ha llamado "ecológicamente importantes", debido a que su presencia y abundancia pueden usarse como índices de las condiciones ambientales que caracterizan las zonas rocosas (Lawson 1956, Underwood 2000). Los límites superiores en la distribución vertical de estos organismos, se les ha asociado a una mayor influencia de los factores ambientales (deseccación y temperatura elevada), que produce un descenso en la diversidad de organismos que ahí habitan. Por otro lado, en los límites inferiores se da una mayor interacción entre los organismos (Connell 1972). En Attrill & Rundle (2002), dicha caracterización del ambiente intermareal rocoso, se debe a que en general solo se toma en cuenta los organismos marinos. Además, estos autores definen esta zona como un ecoclino bidireccional, donde el litoral medio es la zona donde se inicia el estrés para muchas especies de líquenes terrestres.

Según Kensler (1967), la principal causa de la zonación es la desecación. Los distintos momentos en que se descubre al aire las zonas del área de entre mareas se les ha llamado niveles críticos (Little & Kitching 1996). Garrity (1984) menciona que esto causa estrés sobre los organismos. Así, las especies móviles menos resistentes a la desecación en los diferentes niveles buscan refugios, como grietas, para pasar estos períodos (Kensler 1967). El efecto de la desecación hace que se reduzcan las interacciones entre los organismos, contrario a lo que pasa en la marea alta. Esta situación es más marcada en el trópico (Garrity 1984).

La situación anterior se nota al comparar la complejidad de las cadenas tróficas, estas sufren una reducción de niveles hacia las zonas tropicales (Paine 1966). Villalobos (1980a) comenta que la poca diversidad de algas entre el Pacífico comparado con el Atlántico costarricense, se debe a que las mareas tienen una variación más amplia en el Pacífico, aumentando así la desecación en esta costa. Spight (1977) al comparar las zonas rocosas entre Washington, Estados Unidos (clima templado) y Playas del Coco, Costa Rica (clima tropical), encontró menos especies de gasterópodos en la parte superior de la zona rocosa tropical (con más desecación) y un número similar en la parte baja de ambas regiones. De esta manera las especies que logren sobrevivir en regiones

de gran desecación, también estarán evitando una mayor depredación (Robles 1987, Menge & Farrell 1989).

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

## 1.2 Antecedentes

Existen varios trabajos en Costa Rica, sobre el tema de la zonación vertical en zonas rocosas de entre mareas, principalmente de la costa Pacífica. Primeramente, las relaciones tróficas de la zona rocosa de Mata de Limón en el Golfo de Nicoya fueron estudiadas por Paine (1966), destacando la poca cantidad de depredadores e incluso el canibalismo. Bakus (1968) comparó la distribución vertical de gasterópodos en zonas rocosas entre las dos costas de Costa Rica, notando el dominio de la familia Littorinidae en la región superior de dichas zonas. Willis & Cortés (2001) llegan a un resultado similar sobre la zonación de moluscos en el Parque Nacional Manuel Antonio, en la costa del Pacífico Central. Spight (1977 y 1978) estudió la ecología de gasterópodos de zonas rocosas en el Pacífico norte.

La biología de otro organismo, el cirripedio *Tetraclita stalactifera*, se describe en Villalobos (1980b), para el área de Bahía Ballena. La distribución vertical de este crustáceo coincidió con la de sus depredadores, que eran principalmente gasterópodos.

Villalobos (1980a), también brindó datos sobre la distribución vertical de varios géneros de algas en Montezuma. En este estudio se notó una mayor complejidad en el horizonte inferior que permaneció con cobertura de algas casi todo el año, a diferencia del horizonte superior.

Para un área de estudio más amplia (costa Pacífica), Fischer (1981) generalizó la distribución los distintos grupos de fauna que encontró a distintas alturas en la zona entre mareas rocosa. Además relacionó las características de está con la función que han cumplido algunos de estos grupos en modificarla y los efectos del tectónismo. Para la costa Pacífica otros estudios también han descrito estos patrones de distribución y se ha determinado que papel juegan las distintas interacciones biológicas (depredación y competencia) en la ocurrencia de los mismos (Ortega 1985, 1987, Sutherland & Ortega 1986).

### 1.3 Hipótesis nula

La hipótesis nula de este trabajo es que no existe zonación vertical de los organismos en las zonas de entre mareas del Golfo de Nicoya. Por lo tanto, la gradiente ambiental característica de este estuario, no tiene influencia en la distribución de las especies de epifauna y algas.

## **II Objetivos**

### **2.1 Objetivos principales**

1. Describir la distribución vertical que presenta la epifauna de las zonas rocosas de entre mareas del Golfo de Nicoya, en el Pacífico costarricense.
2. Determinar en que medida los diferentes niveles de exposición al oleaje y el carácter estuarino que presenta el Golfo de Nicoya, explican las diferencias en la distribución vertical de la epifauna.

### **2.2 Objetivos específicos**

1. Determinar si hay asociación entre la distribución vertical de la epifauna y las características del sustrato rocoso con en el Golfo de Nicoya.
2. Describir la distribución vertical de algas en la zona de entre mareas del Golfo de Nicoya.
3. Aplicar métodos de fotografía digital y análisis digital de imágenes para estimar la cobertura de especies de las zonas rocosas de entre mareas.
4. Utilizar métodos de análisis multivariable, para estudiar la ecología de las zonas de entre mareas.



### III Materiales y Métodos

#### 3.1 Descripción del área de estudio

La costa Pacífica de Costa Rica tiene 1,016 km de longitud, es irregular y cuenta con varias bahías y golfos. Tiene una estación seca (diciembre-abril) y una lluviosa (mayo-noviembre). En algunas áreas la marea (semidiurna) puede variar en promedio entre 2 a 3 metros. Entre estos accidentes de la costa esta el Golfo de Nicoya, con una distancia de 80 km desde su boca hasta la desembocadura del río Tempisque (Lizano & Vargas 1993). El Golfo, cuenta con amplias secciones de su costa con formaciones rocosas; de las cuales un tercio son basaltos del "Complejo de Nicoya" (Fischer 1981). Las zonas rocosas del Golfo de Nicoya en general están descritas en Battistini & Bergoeing (1983). En la sección externa del Golfo, dominan las costas de erosión con material rocoso, con playas arenosas intercaladas. Las islas e islotes de la parte interna presentan también costas rocosas erosionadas y la mayoría de la costa del Golfo en la parte interna esta bordeada por manglar (Denyer & Kussmaul 2000). Muchas de las formaciones rocosas adicionales que se pueden encontrar están formadas por material clástico como lutitas, calizas y areniscas o biológico como radiolarita (Battistini & Bergoeing 1983, Wolff *et al.* 1998).

En el Golfo de Nicoya, la influencia del oleaje es mayor en la boca de este estuario, donde además, la columna de agua mantiene una marcada estratificación térmica. Se provoca una mayor mezcla de la columna de agua en la depresión de la zona media del Golfo, producto de la energía cinética de la marea (entrante y saliente alcanza su mayor velocidad en esta zona) (Murillo 1990) y la fuerza del viento proveniente del Noreste (mayor en la estación seca) (Chaves & Birkicht 1996, Wolff *et al.* 1998). Esta mezcla es causante de una mayor producción de fitoplancton al menos en la estación seca (Chaves & Birkicht 1996). El agua superficial del Golfo muestra un gradiente horizontal de salinidad, con valores bajos en la desembocadura del río Tempisque y altos en la boca

del estuario. La parte interna mantiene una estratificación salina producto de la descarga de agua dulce del río Tempisque (mayor en la estación lluviosa) (Lizano & Vargas 1993, Lizano 1998). El tiempo estimado en que se reemplaza el agua dulce del Golfo esta entre uno o dos meses (Vargas & Mata 2004). El movimiento de agua en el Golfo de Nicoya, muestra que la región occidental y por el fondo de la oriental cercanas a la boca, tienen un flujo entrante desde el mar, mientras en el sector oriental el flujo superficial es saliente con menor salinidad y mayor turbidez, debido a la descarga de varios ríos (Voorhis *et al.* 1983, Lizano & Vargas 1993, Wolff *et al.* 1998, Brenes *et al.* 2001).

Además de estos patrones, la distribución de nutrientes y la temperatura del agua, muestran ser diferentes entre la parte interna y la externa del Golfo (Epifanio *et al.* 1983, Chavez & Birkicht 1996). El sedimento acarreado por los ríos tiende a depositarse más en la parte interna del Golfo, debido al fenómeno de floculación y la entrada de una cuña salina por el fondo del Golfo (Lizano 1998). Todas estas características producen un gradiente, acorde con la definición de estuario de Pickard & Emery (1982) (Cuerpo de agua en una costa semicerrada, con conexión a mar abierto, donde el agua salada es diluida por agua dulce, procedente de los drenajes aledaños). Dicho gradiente estuarino, presenta asimetría en las características del agua en la boca del Golfo (Voorhis *et al.* 1983).

### 3.2 Metodología

Se visitó cinco zonas rocosas del Golfo de Nicoya (Fig. 1): la región rocosa de Montezuma, descrita en Villalobos (1980a), un promontorio rocoso en el playón de Cocorocas, Punta Morales; zona descrita en general en Vargas (1996), la región baja de la Isla Yuca, cercana a la isla de Chira, las rompeolas de roca en Caldera y la región de Punta Agujas. Se hizo el muestreo, durante las mareas matutinas más bajas entre abril y julio del 2004. Esto para describir la distribución vertical de epifauna y algas en cada una. La ubicación geográfica de dichas zonas rocosas de entre mareas, pretende abarcar el gradiente horizontal de este estuario y determinar como influye sobre la distribución vertical de organismos.



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

Se tomó una fotografía (con su respectiva escala), de la totalidad de cada formación rocosa de entre mareas donde se realizó el muestreo. Con esta se determinó si se notaba la zonación de los organismos por cambios en el color en la roca. En cada zona rocosa se establecieron 9 estratos, respecto a la línea de marea baja en cada zona de entre mareas, con el objetivo de abarcar la totalidad del espacio donde se da la distribución de los organismos (Fig. 2). Se anotó para cada localidad, la altura de los estratos, para comparar después las zonas. En cada uno de los estratos se dispuso horizontalmente, 5 cuadrículas de 25 por 25 cm, espaciadas entre sí, aproximadamente, cada 2 m (Fig. 2). De las cuadrículas anteriores, se tomó una fotografía digital con una cámara Pentax Optio S4 de 4 megapíxeles, en formato JPEG de alta calidad (dos estrellas), modo macro en luz de día (Balance de blancos), de 1600 por 1200 píxeles; con el “zoom” y el

“flash” apagado. La cuadrícula se encuadró en la pantalla de la cámara por tres de sus lados minimizando así distorsiones en la toma de la fotografía.

Se hizo un transecto vertical de 5 cuadrículas de 50x50 cm, ubicado según la Figura 2. A estas cuadrículas se les tomó también una fotografía digital. Estas se dispusieron equidistantes según la altura de la zona rocosa. Dicho transecto se hizo en cada localidad con el objetivo de comparar los resultados obtenidos con las fotos de las cuadrículas de 25 por 25 cm.

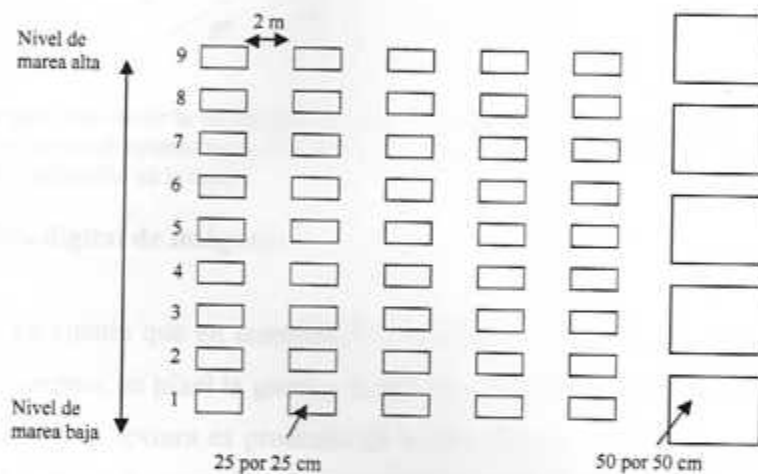


Fig. 2. Distribución esquemática de los nueve estratos de cinco cuadrículas de 25 por 25 cm y del transecto adicional de 50 por 50 cm, en la amplitud de la zona de entre mareas.

Se colectó y preservó un grupo de cada espécimen diferente visto en el campo, tanto de la epifauna (alcohol al 70%) como de los tipos de algas (agua de mar con formalina al 10% metodizada), para su respectiva identificación. Los moluscos se identificaron en el Museo de Zoología de la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, con base en especímenes depositados en el mismo y en Keen (1971). Las algas y los cirripedios se identificaron en el Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica. Las algas fueron identificadas según los criterios descritos en Taylor (1945) y Littler & Littler (2000). Los cirripedios según la morfología del escudo y del tergo (Laguna 1985).

La inclinación de la roca en cada cuadrícula de 25 por 25 cm se midió con un compás (Fig. 3) y se tomó una muestra de mano de la roca en cada localidad para determinar el tipo de material, con base en la presencia de minerales, color y dureza; utilizando los procedimientos descritos en Aubouin *et al.* (1981). Además, se tomó una muestra de agua durante el muestreo, a la que se le midió la salinidad (PSU) con un refractómetro manual (Atago) y la turbidez (NTU) con un turbidímetro portátil (2100P).

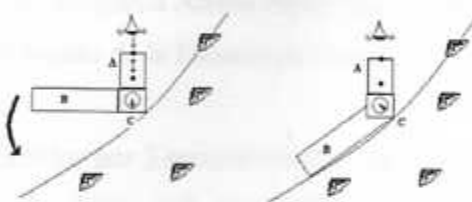


Fig. 3. Compás para medir la inclinación de la roca. La sección A permanece quieto, por el observador gracias a los puntos de referencia. La sección B se posa sobre la superficie de la roca y la sección C mide el ángulo de inclinación en la roca.

### 3.3 Análisis digital de imágenes

Tomando en cuenta que en computación la unidad básica de una imagen digital es el "píxel" y que para un píxel la gama y la saturación representan la cromaticidad, el brillo su intensidad y la textura es producto de la distribución espacial de los píxeles por su intensidad (efecto de sombras) (Soriano *et al.* 2001); es posible entonces resaltar y opacar píxeles específicos o seleccionar ciertos ámbitos de interés de la escala de colores en una imagen. Utilizando filtros que actúen sobre las características de cada píxel, en conjunto o por separado, se pueden crear imágenes más simples, con una menor cantidad de tonalidades y obtener datos cuantitativos de la información contenida en cada imagen, como en mapas temáticos o imágenes binarias (Marcos *et al.* 2000, Pech *et al.* 2004). Estas técnicas digitales empleadas en física y geociencias con imágenes de satélite y fotos aéreas, han sido, recientemente, aplicadas en el estudio de comunidades bentónicas en imágenes de pequeña escala (centímetros a metros). En corales se han utilizado en imágenes aisladas de video transectos (Marcos *et al.* 2000) y en zonas rocosas de entre mareas para analizar la factibilidad de estimar la cobertura de epifauna por fotografías digitales (Pech *et al.* 2004).

Con base en lo anterior, en el presente estudio, los datos de cobertura de los organismos se obtuvieron por medio de análisis digital de imágenes; el cual se aplicó a las fotografías de las cuadrículas de 25 por 25 cm y las de 50 por 50 cm. Dicho análisis se realizó empleando los procedimientos del programa UTHSCSA Image Tool (desarrollado por: University of Texas Health Science Center of San Antonio, Texas y el cuál esta disponible en Internet en la dirección <http://www.maxrad6.uthscsa.edu>) y utilizando los filtros del programa Adobe Photoshop 5. Estos analisis se llevaron a cabo en el laboratorio de cómputo de la Escuela de Biología de la Universidad de Costa Rica.

Los datos fueron obtenidos por 3 procedimientos los cuales se aplicaron por separado o en conjunto según lo requiriera cada fotografía. El primero es una medida directa del área de un organismo en la imagen, la cual se logra al bordear el perímetro de este con la herramienta del soporte lógico informático (Image Tool), él cual devuelve la lectura con base a una escala espacial (en este caso 25 o 50 cm según la cuadrícula). Dicha área o la sumatoria, cuando se tuvieron varias lecturas del mismo organismo, se expresaron como un porcentaje basándose en el área total de cada cuadrícula. Este procedimiento se decidió emplear para organismos que no se encontraron agrupados y en una baja densidad (<100 individuos en una cuadrícula de 25 por 25 cm) o para parches homogéneos en textura o color, como: caracoles, anémonas o colonias de poliquetos.

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

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

### **3.4 Análisis de datos**

Se construyó una matriz rectangular con los datos de cobertura para cada zona rocosa de entre mareas donde las filas correspondieron a la especie de epifauna y algas, mientras que las columnas fueron cada una de las cuadrículas de 25 por 25 cm. Cada 5 columnas forman un estrato (altura) de los 9 establecidos. Los datos de cobertura, que están expresados como porcentajes en el presente trabajo, fueron sujetos a una transformación angular (ver detalles en Anexos), para satisfacer los supuestos de normalidad en análisis posteriores (Krebs 1999). Este tipo de transformación se ha aplicado en estudios de cobertura de organismos de zonas rocosas de entre mareas (Ortega 1987).

#### **3.4.1 Descripción de la distribución vertical de los organismos en cada localidad**

Se calculó el porcentaje promedio de cobertura para cada especie (datos transformados), en cada altura por zona de entre mareas, creando una matriz rectangular de 9 columnas (una por cada altura), para cada localidad. Estas matrices fueron empleadas en los métodos de análisis estadístico multivariable de clasificación y ordenación (ver detalles en Anexos). Este tipo de reducción de la matriz original, puede aplicarse cuando se utilizan métodos exploratorios para determinar la tendencia central de los datos (Burd *et al.* 1990). James & McCulloch (1990) mencionan que, para métodos de ordenación y

específicamente en el análisis de componentes principales (A.C.P.), ésta reducción debe ser la norma cuando se tiene estaciones con varias réplicas.

El hecho que cada matriz esté constituida por los datos transformados de cobertura promedio, incrementa la variancia que explican los métodos de ordenación en los primeros dos ejes (Burd *et al.* 1990). Además, este tipo de transformación permite que al utilizar un A.C.P. se muestren relaciones cuando los datos crudos no cumplen supuestos de linealidad, respecto a la ecuación de cada componente principal (James & McCulloch 1990). En este trabajo se empleó para crear matrices triangulares de las rectangulares, la distancia de cuerda ("chord distance" en inglés) (Programa MVSP 3.0), la cuál se utilizó, por estar comprobado que con ella se obtiene la mejor representación de las relaciones entre objetos (Legendre & Gallagher 2001). Esto por diferir de la distancia euclidiana, en que no toma valores altos cuando hay muchas casillas con ceros en la matriz de datos, al tener vectores (columnas) de escala máxima 1 (ver detalles en Anexos) (Burd *et al.* 1990, Legendre & Gallagher 2001).

Con éstas matrices triangulares se produjo un diastemograma (Programa Excel) (Legendre & Gallagher 2001) (Fig. 4). Este se utilizó para determinar, por medio de la función exponencial, si diferencias en la altura de los estratos producía que la similitud de la cobertura de organismos, presentará un incremento gradual (ecoclimo) (Fig. 4). Así, la función exponencial explicaría bastante de la variación ( $R^2$ ), o en caso contrario, existirían cambios abruptos en la composición de cobertura, produciendo un patrón de zonación (ecotono).

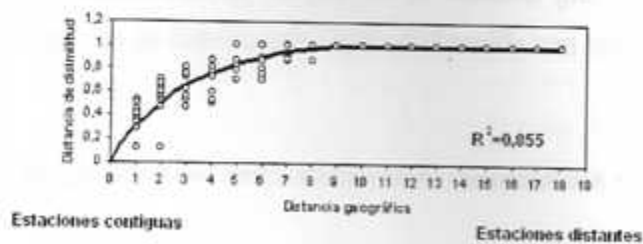


Fig. 4. Diastemograma mostrando en cuanto la distancia entre estaciones explica la similitud de los organismos de estas. Modificado de Legendre y Gallagher (2001).



Con las matrices triangulares se crearon dendrogramas por medio de análisis de conglomerados utilizando el método de unión simple (Manly 1986) (Programa MVSP 3.0). Esta técnica se empleó con el objetivo de mostrar como se dio la similitud entre las alturas en cuanto a la cobertura de los organismos y separar la zona de entre mareas en posibles secciones. De cada matriz triangular se graficó el resultado de un análisis escalado multidimensional (E.M.D.) (Clarke & Warwick 1994), como método confirmatorio de los grupos (zonas) producidas por el dendrograma. Este último análisis tiene la ventaja de representar relaciones no lineares entre los atributos (Quinn & Keough 2002).

Además, con la matriz rectangular de los promedios de cobertura transformados de cada estrato se generó un análisis de componentes principales (A.C.P.) con la distancia de cuerda siguiendo los procedimientos en Legendre & Gallagher (2001) para lograr llevarlo a cabo. Se construyeron gráficos de doble ordenación ("biplots" en inglés), para cada A.C.P. (Programa MVSP 3.0). Este análisis aparte de confirmar los grupos del dendrograma, presenta también la dirección en que aumento los valores de la cobertura de las especies y en que taza se dio ese incrementó (Quinn & Keough 2002).

Finalmente, los promedios de cobertura transformados de cada estrato se devolvieron a su escala original: porcentajes (ver detalles Anexos), para cada especie con sus respectivos límites normalizados al 95% de confianza (Krebs 1999). Con dicha información se graficaron perfiles de distribución vertical para cada especie en cada zona rocosa. Con las cuadrículas de 50 por 50 se hicieron gráficos de barras para determinar si coincidían con la distribución vertical obtenida con las cuadrículas de 25 por 25 cm.

### **3.4.2 Influencia de los parámetros ambientales en la distribución vertical**

Con la tabla de mareas para el Puerto de Puntarenas del 2004, se calculó los promedios de los diferentes niveles de la mareas (Fischer 1981), de los siete primero meses del año 2004. Se utilizó esta información para dividir las zonas rocosas en 4 secciones (Fig.

5) (Little & Kitching 1996). Se referenció la altura de los 9 estratos en cada localidad con la marea baja en condiciones atmosféricas normales (0 cm) (Little & Kitching 1996). Para ello se tomó la altura de cada estrato respecto a la línea de marea baja el día de muestreo y se le adicionó el nivel de marea baja de ese día de la tabla para Puntarenas. De esta forma, por su altura estandarizada cada estrato fue asignado a las secciones de la Figura 5.

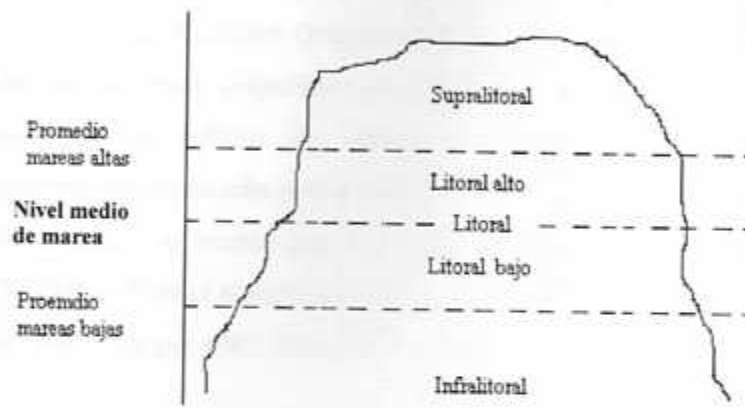


Fig. 5. Categorización de las secciones de las zonas rocosas de entre mareas según los promedios de los niveles de las mareas (Basado en Fischer 1981 y Little y Kitching 1996).

Con las matrices que contenían cada una de las cuadrículas de 25 por 25 cm de cada localidad, con los datos de cobertura transformados angularmente, se construyó una nueva matriz para todo el Golfo en conjunto. De esta se excluyeron las especies que aparecieron solo en tres o menos cuadrículas de 25 por 25 cm de las 245 fotografiadas. Esta matriz se separó en dos: una con las especies de epifauna y otra con las de algas, a esta última se le adicionó las variables de altura de la cuadrícula e inclinación de la roca (transformada angularmente). De esta forma se calculó una correlación canónica (Manly 1986) para ver como se relaciona la epifauna con las algas y las dos variables del hábitat rocoso.

La matriz anterior a la correlación canónica se dividió en grupos de cuadrículas, resultado de asignarlas según la localidad a las secciones de la Figura 5. Para cada

grupo se calculó el promedio de cobertura de cada especie y se realizó un análisis de conglomerados por el método de unión simple con la distancia de cuerda (Programa MVSP 3.0). Con las dos técnicas anteriores se buscó explorar si existe una variación en la distribución de los organismos en la zona de entre mareas según la posición de cada localidad en el Golfo de Nicoya y las secciones de la zona de entre mareas.

Para demostrar y confirmar lo anterior se empleó un análisis múltiple discriminante (A.M.D.) con la matriz de datos de cobertura ordenada respecto a las secciones de la Figura 5, para cada localidad (Programa SPSS). Este análisis busca la combinación lineal de las variables (especies) que maximice las diferencias entre los grupos (evaluadas por un análisis de variancia múltiple). Se graficó las funciones discriminantes que explicarán por lo menos un 50% de la variación de los datos y cada centroide de grupo se bordeó por un círculo de confianza al 95% con radio igual a  $1,96 \cdot N^{-1/2}$ , donde N es el número de cuadrículas que contenía cada grupo (Schonewald-Cox *et al.* 1985, Vargas 1987, Shin & Fong 1999).

## IV Resultados

### 4.1 Parámetros ambientales

El nivel promedio de altura de la marea alta, para los 7 primeros meses fue de 251,37 cm, para la marea baja ese promedio fue de 25,77 cm. El nivel medio de la marea fue a 138,43 cm (Fig. 6). La extensión vertical de las formaciones rocosas en Agujas y Montezuma permitió separarlas en las 4 secciones de la Figura 5, mientras Caldera, Cocorocas y Yuca, no contaron con sección supralitoral (Cuadro 1).

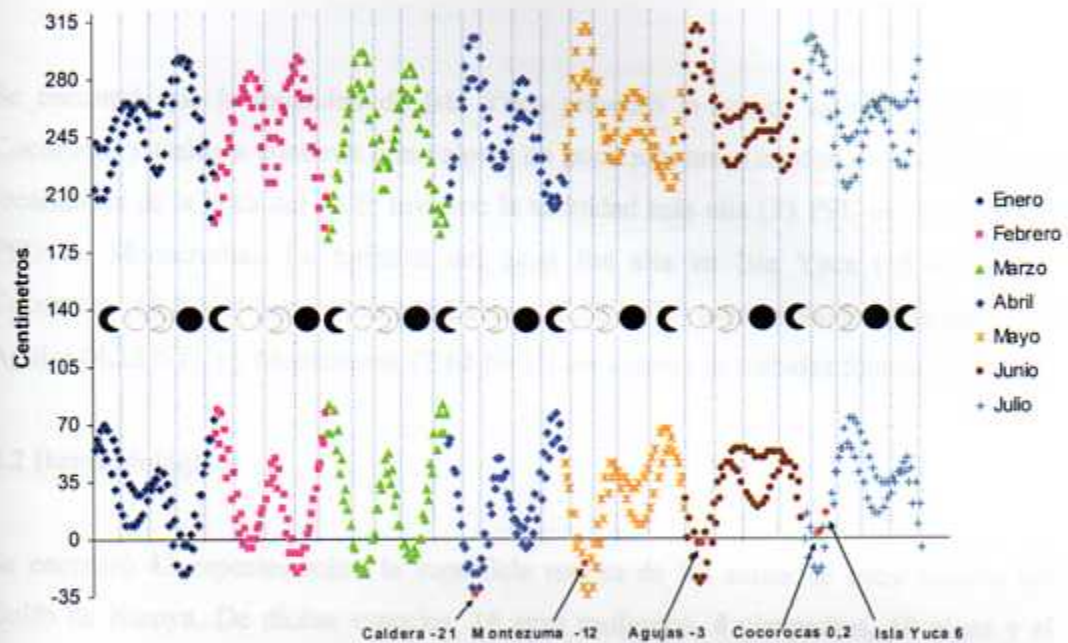


Fig. 6. Amplitud de las mareas altas (dispersión en la parte superior del gráfico) y las mareas bajas (parte inferior del gráfico), en el puerto de Puntarenas para los 7 primeros meses del 2004. Se incluyen las fases lunares a la altura del nivel medio de la marea (Cuarto creciente y luna nueva en color negro, cuarto menguante y luna llena en color blanco). Los puntos rojos corresponden al día en que se visitó cada localidad y el nivel (cm) de la marea baja en la tabla de Puntarenas.

El material de las formaciones rocosas, varió según la ubicación en el Golfo de Nicoya. En Agujas las formaciones rocosas resultaron estar formadas por arcillas cementadas, las cuales contienen fósiles de moluscos. En Caldera, los rompeolas corresponden a

filas de rocas basálticas. El islote visitado en Cocorocas, resultó estar formado por material sedimentario constituido por toba y fragmentos de cuarzo. Las rocas de Isla Yuca eran arcillas meteorizadas. Finalmente en Montezuma se encontró bloques de basaltos formando plataformas.

Cuadro 1. Secciones de la zona de entre mareas, según localidad utilizadas en los análisis estadísticos posteriores.

Localidad	Infralitoral	Litoral bajo	Litoral alto	Supralitoral
Agujas	x	x	x	x
Caldera	x	x	x	
Cocorocas	x	x	x	
Isla Yuca	x	x	x	
Montezuma	x	x	x	x

Se encontró que la localidad de Isla Yuca presentó la menor salinidad (29 PSU), Cocorocas y Caldera contaron con valores un poco mayores (las dos con 31 PSU), las localidades de la boca del golfo tuvieron la salinidad más alta (33 PSU en Agujas y 35 PSU en Montezuma). La turbidez del agua fue alta en Isla Yuca (18,4 NTU) y Cocorocas (68,8 NTU), mientras que Caldera (8,88 NTU) tuvo un valor intermedio y en Agujas (4,22 NTU) y Montezuma (2,61 NTU) los valores de turbidez fueron bajos.

#### 4.2 Datos biológicos

Se encontró 42 especies sobre la superficie rocosa de las zonas de entre mareas del Golfo de Nicoya. De dichas especies, 16 eran moluscos, 8 cirripedios, 10 algas y el resto pertenecían a otros grupos (Cuadro 2). El sitio con más especies de epifauna fue Caldera con 17 y con más especies de algas fue Montezuma con 9. La especie *C. panamensis* presentó los mayores valores de cobertura total, seguido por algunas especies de algas, el cirripedio *M. coccopoma*, las colonias del poliqueto *P. atenuata* y el mejillón *B. puntarenensis*. El resto de especies tuvieron valores generales muy bajos.

### 4.3 Descripción de la distribución vertical en Punta Agujas

En Punta agujas se encontró siete especies de moluscos, una especie de anémona y una especie de cirripedio y no se presentaron algas marinas (Cuadro 2). No había organismos en esta zona por debajo de los 75 cm de altura con respecto al punto de marea baja. El diastemograma (Fig. 7a) muestra una relación baja ( $R^2=0,132$ ), por lo cuál la disimilitud de cobertura, no se incrementó en forma gradual al distanciarse los estratos. La dispersión (Fig. 7a), muestra que hubo estratos contiguos con alta similitud de cobertura, mientras en otros fue baja. Estos cambios abruptos de la composición de cobertura implican que en Punta Agujas hay zonación vertical.

El dendrograma (Fig. 7b) muestra dos grupos de alturas: uno con estratos de menos de 200 cm de altura en la zona de entre mareas (exceptuando la altura de 272 cm) y otro con estratos de más de 250 cm de altura. Estos dos grupos son igualmente representados en el E.M.D. (Fig. 7c) como en el A.C.P. (Fig. 7d), en ambos se nota como el estrato de 272 cm, esta distanciado levemente del grupo de las estaciones bajas del dendrograma, de igual forma el estrato de 312 cm se aleja del grupo de las estaciones altas.

En el A.C.P. (Fig. 7d) se muestra que tres de las especies presentaron un incrementó gradual en su cobertura (flechas largas), mientras para el resto los cambios de cobertura entre las estaciones oscilaron abruptamente (flechas cortas). En este caso la población de *N. aspera* tuvo picos en su cobertura a los 247, 342 y 377 cm (dirección de la flecha hacia el lado izquierdo en Fig. 7d). En la figura 8, el perfil para dicha especie muestra que la cobertura promedio fue mayor a los 247 cm, para los estratos bajos; después descendiende la cobertura y en las estaciones superiores (342 y 377 cm) volvió a incrementarse el área que cubrió dicho caracol. El otro caracol *N. modesta* mostró un pico a los 312 cm (Fig. 7d), lo cual se confirma en el perfil (Fig. 8), donde la cobertura promedio se incrementó gradualmente hasta dicha altura.

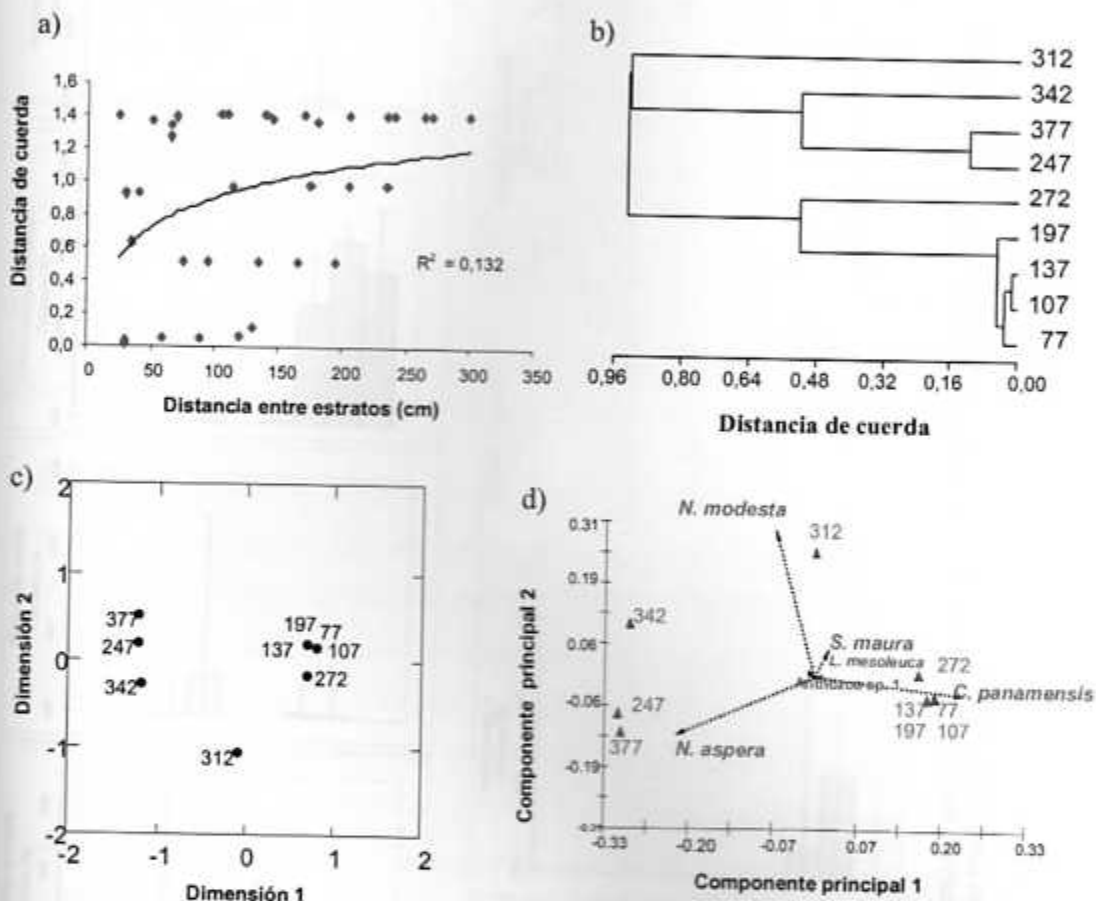


Fig. 7. Métodos exploratorios multivariados basados en la distancia de cuerda para analizar la distribución vertical de la cobertura de organismos de la zona rocosa de entre mareas de Punta Agujas. 2004. a) Diastemograma, b) Análisis de conglomerados, c) E.M.D. (estrés=0,017, variancia=99,9%) y d) Doble ordenación del A.C.P. (variancia=95,4%). Los estratos se representan por la altura en cm, respecto a la marea baja (0cm) en el Puerto de Puntarenas para el día de la visita.

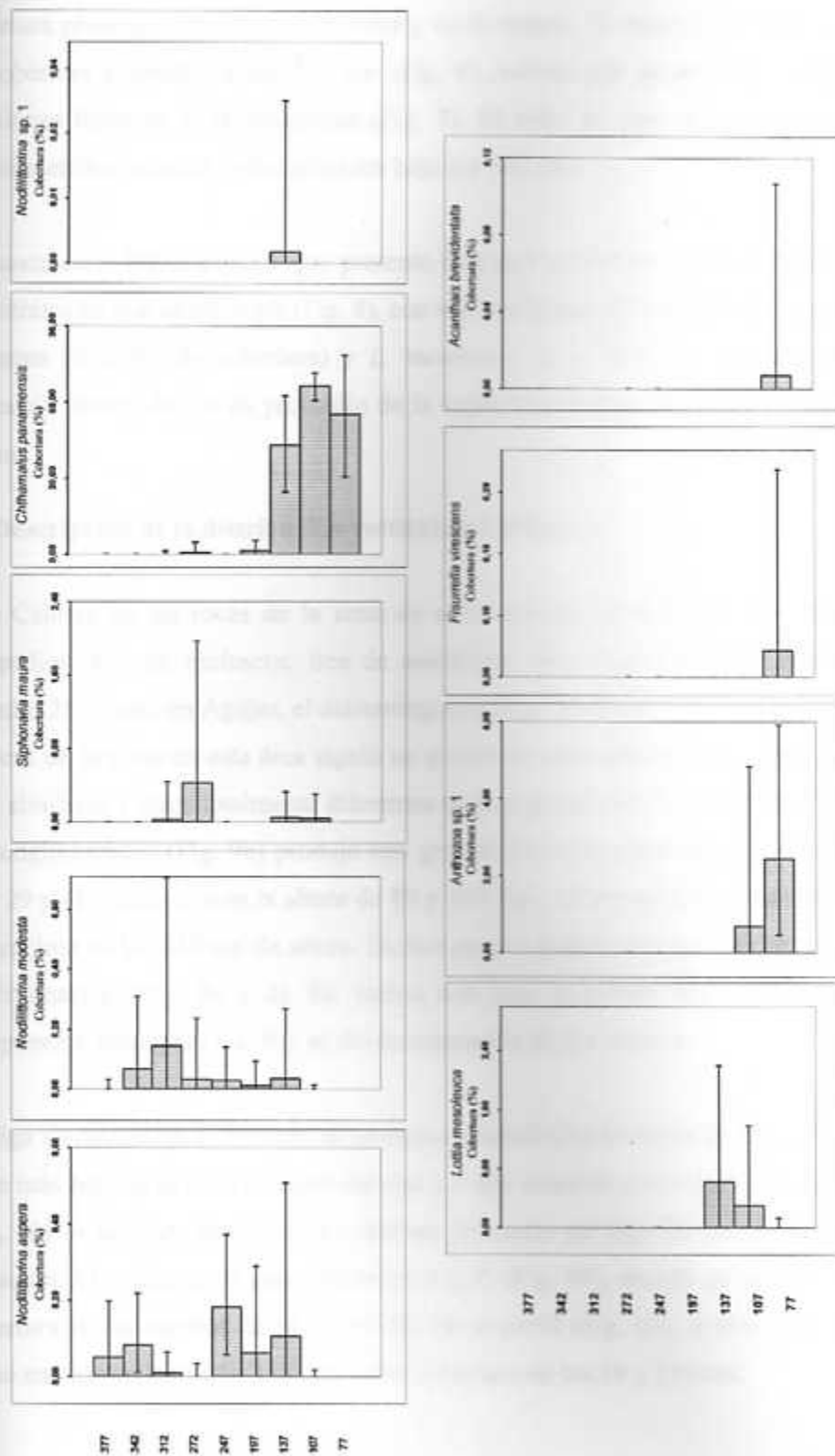


Fig. 8. Perfiles de distribución vertical (altura en cm) del promedio de cobertura (%) con límites de confianza al 95% para cada especie de la zona rocosa de entre mareas en Punta Agujas. (Datos normalizados tras una transformación angular).



De la misma forma el cirripedio *C. panamensis* tuvo su mayor cobertura en los estratos debajo de 200 cm (Fig. 7d). En el perfil de la figura 8 se nota que a los 107 cm la cobertura promedio tuvo un mayor valor y varió menos. *S. maura* tuvo su mayor valor de cobertura promedio a los 272 cm (Fig. 8), estrato que se apartaba del grupo de estaciones bajas en el dendrograma (Fig. 7). El resto de especies aparecieron en su mayoría en dos estratos, todos ubicados bajo los 140 cm.

*C. panamensis* fue la especie que presentó mayores valores de cobertura promedio en los estratos en que se encontró (Fig. 8), con valores incluso de 66%. A esta le siguió una anémona (0 a 5% de cobertura) y *L. mesoleuca* (0 a <2,5%). Las otras especies ocupaban menos de 1% en promedio de la superficie rocosa, por cuadrícula de 25 por 25 cm.

#### 4.4 Descripción de la distribución vertical en Caldera

Para Caldera en las rocas de la zona de entre mareas, se encontró seis especies de cirripedios, seis de moluscos, tres de anémonas, dos de poliquetos y dos de algas (Cuadro 2). Como en Agujas, el diastemograma (Fig. 9a) da indicios que la distribución vertical de la biota en esta área siguió un patrón de zonación (estratos contiguos: unos muy similares y otros totalmente diferentes en la composición de cobertura). El análisis de conglomerados (Fig. 9b) produjo tres grupos, uno compuesto por los estratos bajos (59, 29 y -1 cm), otro con la altura de 89 y 139 cm. El último grupo contiene estratos por encima de los 119 cm de altura. Dichos grupos concuerdan con los de los métodos de ordenación (Fig. 9c y d), En ambos con solo la primer dimensión (E.M.D.) o componente principal (A.C.P.), se dió la separación de los estratos.

El alga *Gelidium* sp. 2 mostró un aumento gradual (flecha larga en Fig. 9d), hacia la parte más baja de la zona de entre mareas. Lo que coincide con el perfil de esta especie (Fig. 10). A la altura de -1 cm, la cobertura promedio del alga fue mayor y tuvo menor variación. El poliqueto *P. atenuata* en el A.C.P. (Fig. 9d), mostró un incremento en su cobertura en los estratos de 89 y 139 cm. En el perfil (Fig. 10), se nota la ausencia de dicho anélido en los 119 y 159 cm, y alta cobertura en los 89 y 139 cm.

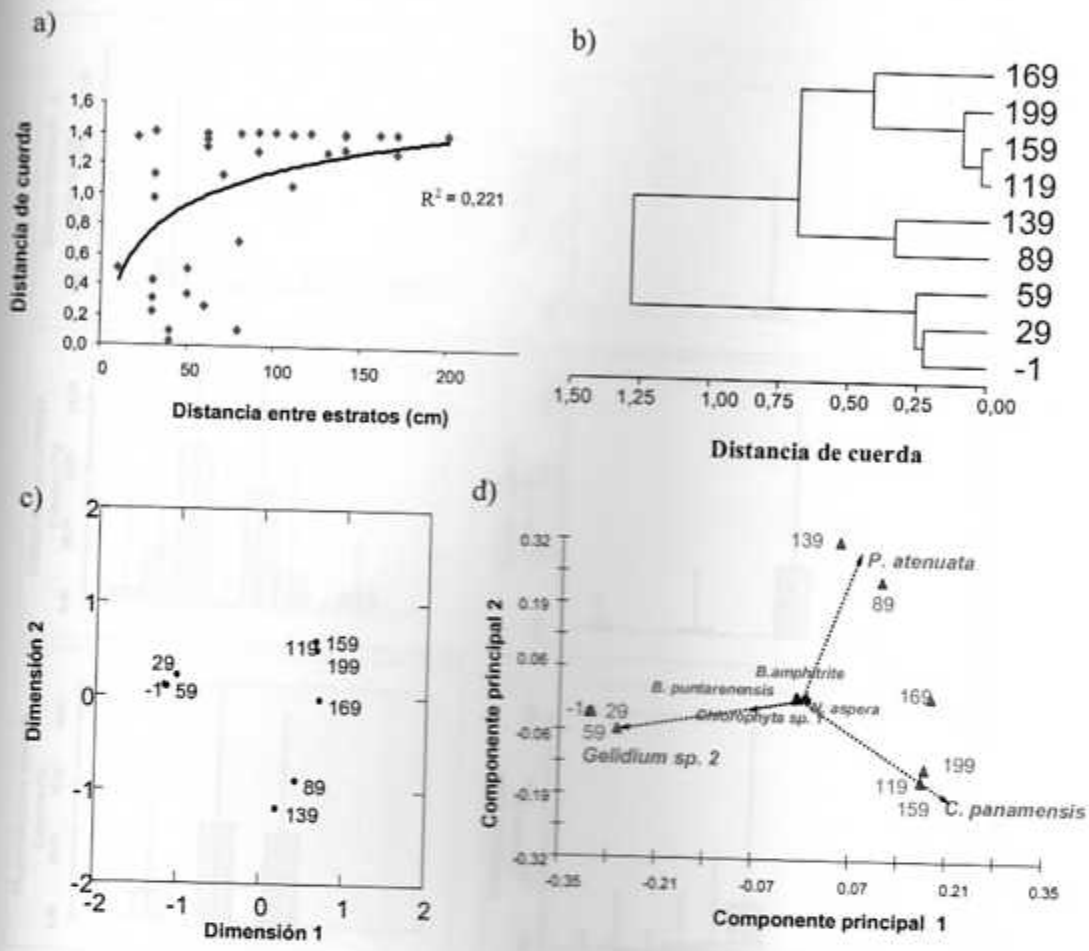


Fig. 9. Métodos exploratorios multivariados basados en la distancia de cuerda para analizar la distribución vertical de la cobertura de organismos de la zona rocosa de entre mareas de Caldera, 2004. a) Diastemograma, b) Análisis de conglomerados, c) E.M.D. (estrés=0,012, variancia=99,9%) y d) Doble ordenación del A.C.P. (variancia=98,0%). Los estratos se representan por la altura en cm, respecto a la marea baja (0cm) en el Puerto de Puntarenas para el día de la visita.

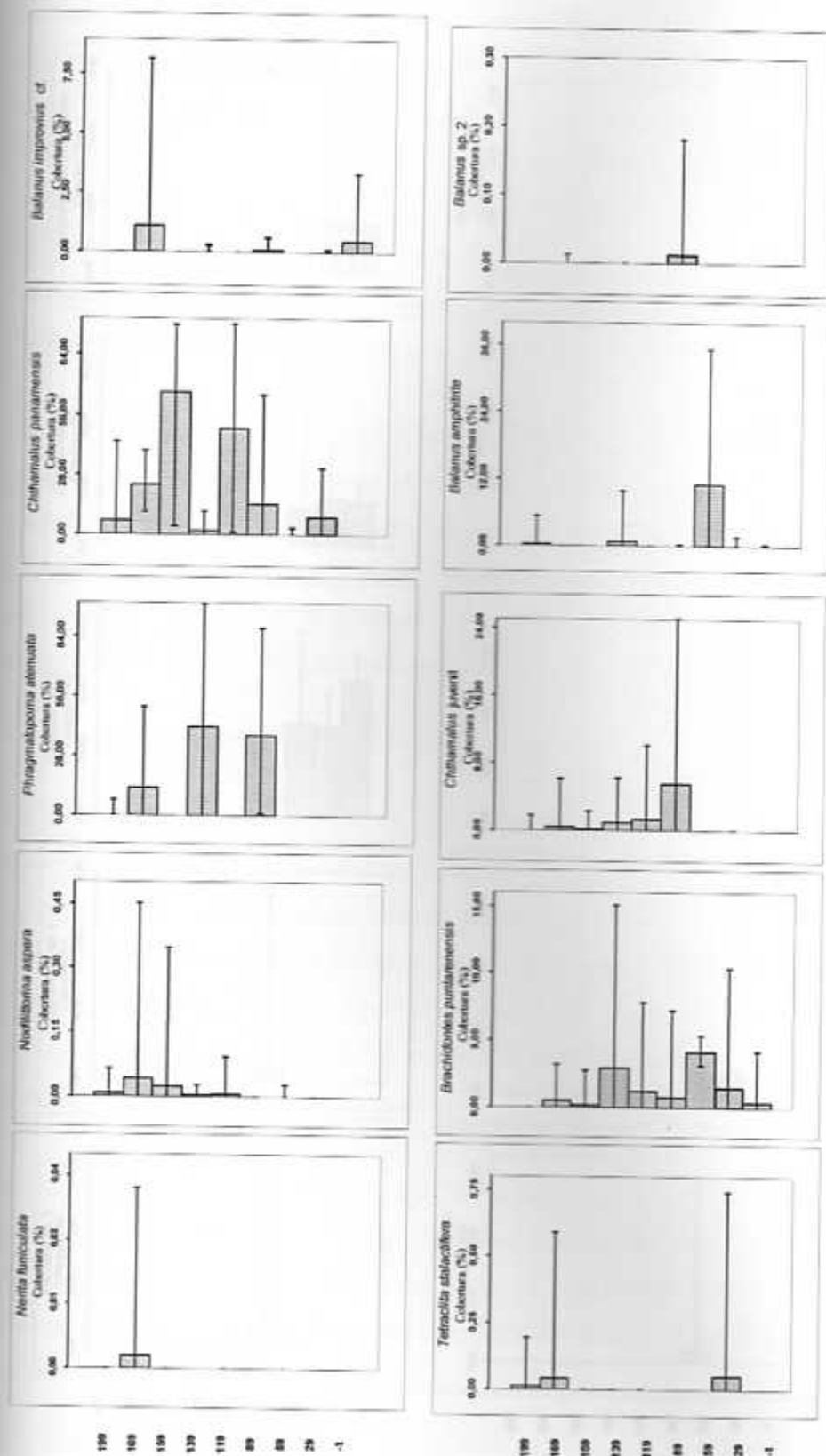


Fig. 10. Perfiles de distribución vertical (altura en cm) del promedio de cobertura (%) con límites de confianza al 95% para cada especie de la zona rocosa de entre marcas en Caldera. (Datos normalizados tras una transformación angular). (Continúa).

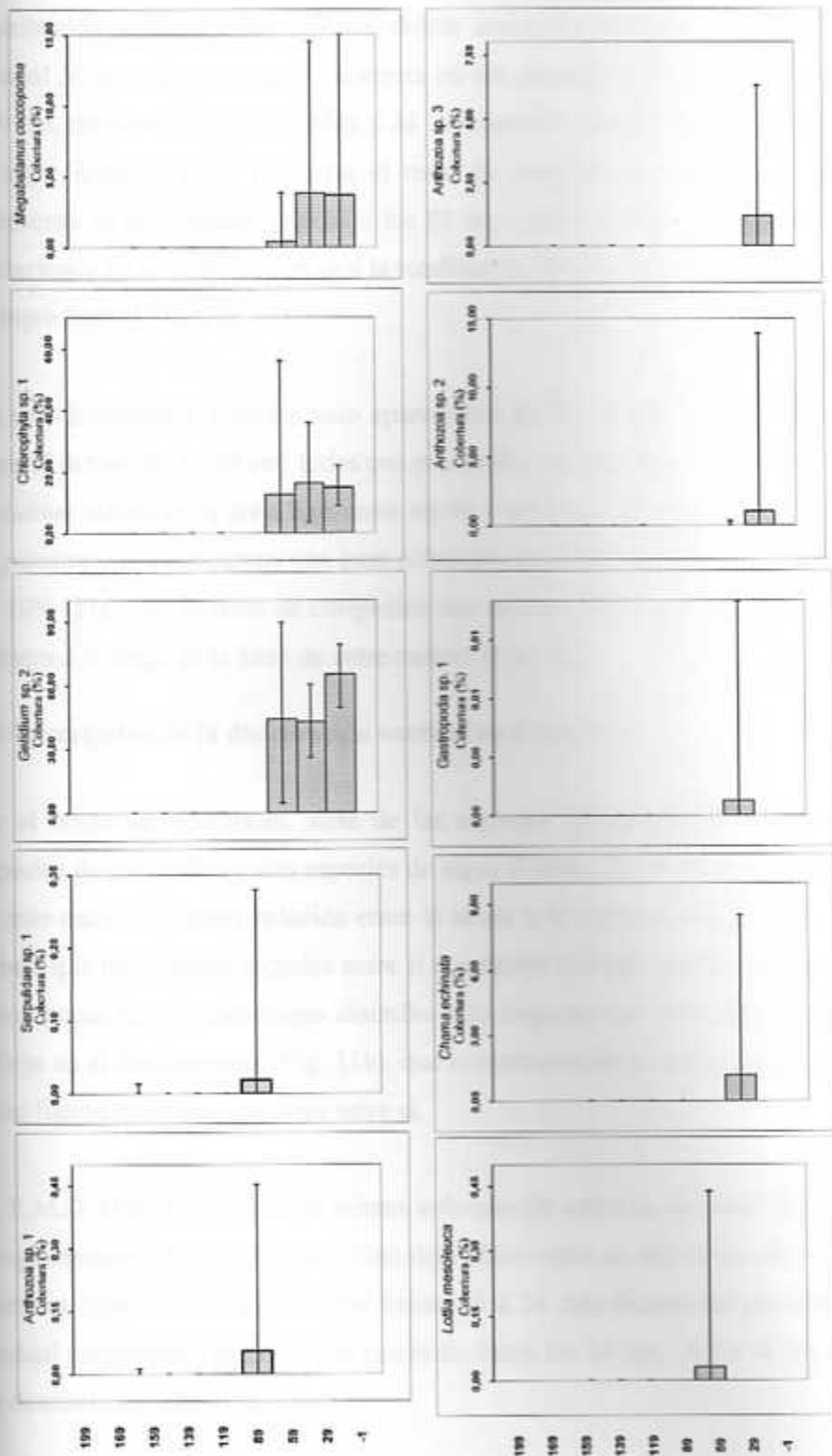


Fig. 10 (Continuación). Perfiles de distribución vertical (altura en cm) del promedio de cobertura (%) con límites de confianza al 95% para cada especie de la zona rocosa de entre mareas en Caldera. (Datos normalizados tras una transformación angular).

*P. attenuata* mostró además valores bajos en los dos estratos más altos. El cirripedio *C. panamensis* alcanzó mayor cobertura promedio en los 119 y 159 cm (Fig. 9d), pero su distribución se corto a los 139 cm, donde descendió considerablemente (Fig. 10). El caracol *N. aspera* tuvo mayor cobertura en los estratos altos alcanzando el pico en los 169 cm, mientras un alga clorofita y *M. coccopoma* tuvieron la misma distribución que el alga *Gelidium* (Fig. 10). Para el resto de especies se puede notar que todas las anémonas se encontraron solo bajo los 89 cm, y que el bivalvo *B. puntarenensis* tuvo variaciones en su cobertura en casi la totalidad de la zona de entre mareas con promedio siempre bajo el 5% (Fig. 10).

En esta localidad 9 especies solo aparecieron en dos o una altura de la zona, por lo general debajo de los 89 cm, todas con promedios de cobertura menores al 3% (Fig. 10). *Gelidium* cubrió en la zona baja entre un 40 y un 65%, mientras el alga verde un 20%. *C. panamensis* tuvo puntos con gran cobertura promedio (50 a 66%) y otros con menos de 10% (Fig. 10). El resto de cirripedios con menor cobertura aparecieron en dos o más estratos a lo largo de la zona de entre mareas (Fig. 10).

#### 4.5 Descripción de la distribución vertical en Cocorocas

En el islote de Cocorocas, siete de las especies encontradas fueron moluscos, dos especies de cirripedios y dos especies de algas (Cuadro 2). El diastemograma (Fig. 11a) en este caso no muestra relación entre la altura y la composición de especies. Esto se debe a que hay estratos alejados entre si que tienen bastante similitud en sus organismos y son pocas las comparaciones disímiles a lo largo de esta zona rocosa. Lo anterior se refleja en el dendrograma (Fig. 11b), que exceptuando la altura de 244 y la de 24 cm el resto fueron bastantes similares entre sí.

El E.M.D. (Fig. 11c) brinda la misma información sobre la similitud que el análisis de conglomerados. El A.C.P. (Fig. 11d) deja claro como se dió el uso de la zona por las distintas especies. En los estratos bajos (84 a 24 cm) *Bostrychia* presentó un cambio gradual aumentando en cobertura promedio hasta los 24 cm. A los -6 cm esta presentó un descenso en cobertura (Fig. 12).

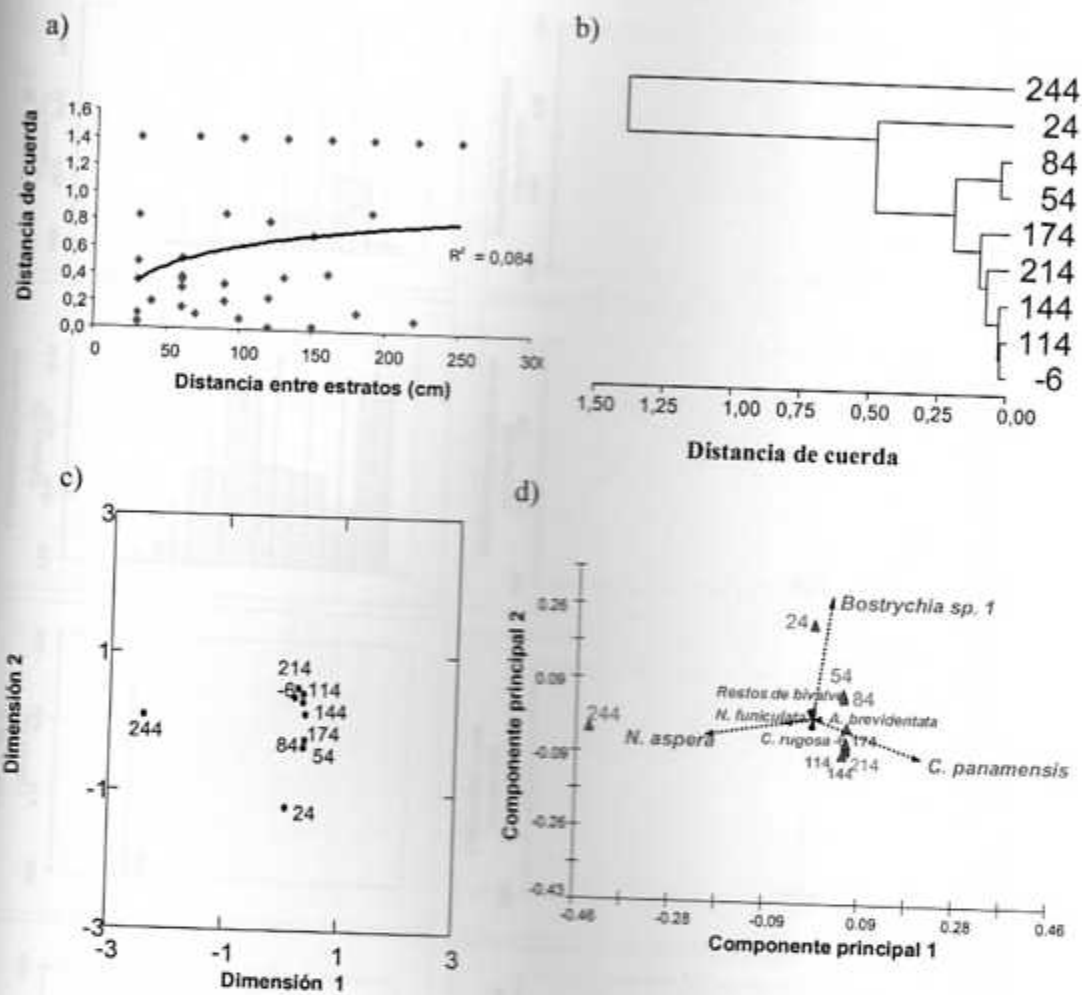


Fig. 11. Métodos exploratorios multivariados basados en la distancia de cuerda para analizar la distribución vertical de la cobertura de organismos de la zona rocosa de entre mareas de un islote de Cocorocas. 2004. a) Diastemograma, b) Análisis de conglomerados, c) E.M.D. (estrés=0,009, variancia=99,9%) y d) Doble ordenación del A.C.P. (variancia=99,5%). Los estratos se representan por la altura en cm, respecto a la marea baja (0cm) en el Puerto de Puntarenas para el día de la visita.

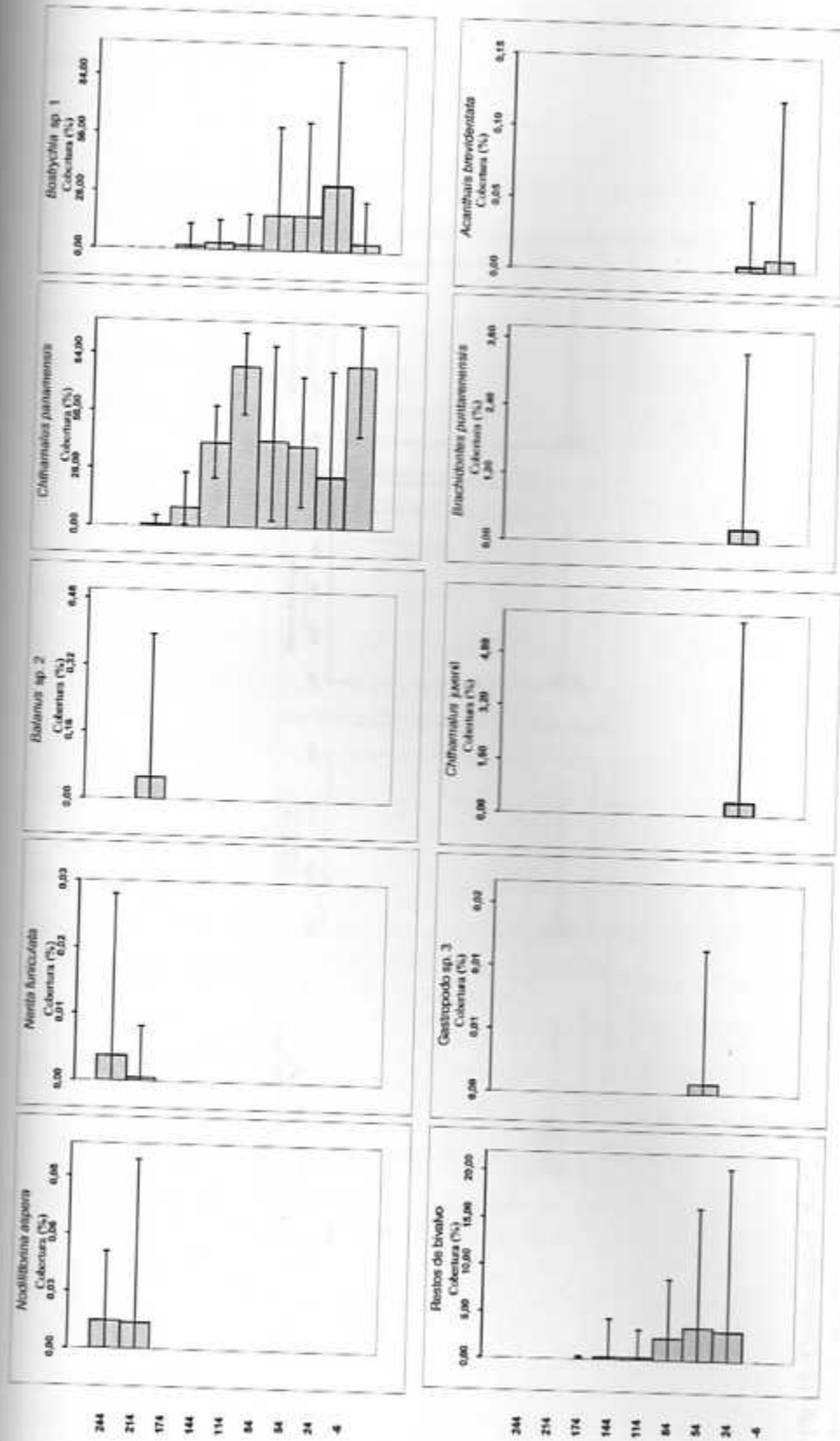


Fig. 12. Perfiles de distribución vertical (altura en cm) del promedio de cobertura (%) con límites de confianza al 95% para cada especie de la zona rocosa de entre mareas en Cocorocas. (Datos normalizados tras una transformación angular). (Continúa).

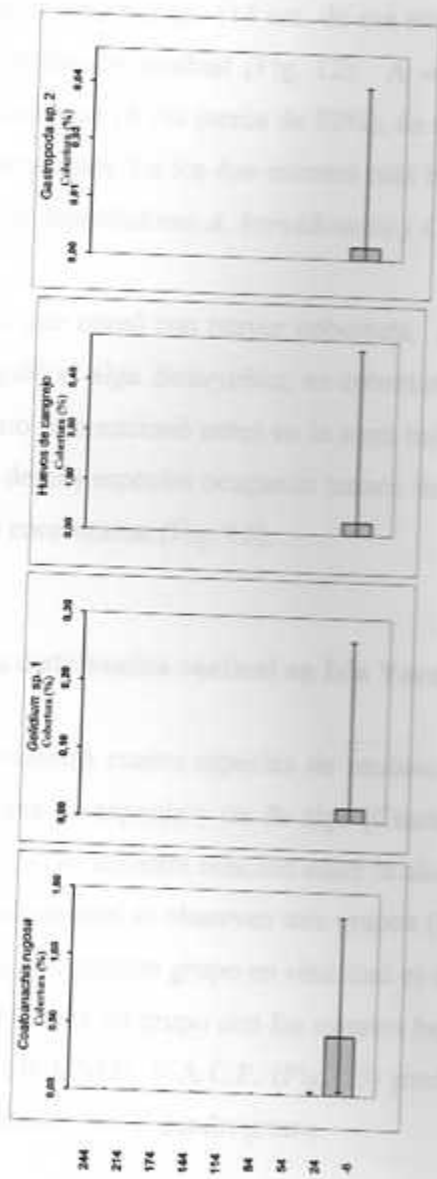


Fig. 12 (Continuación). Perfiles de distribución vertical (altura en cm) del promedio de cobertura (%) con límites de confianza al 95% para cada especie de la zona rocosa de entre mareas en Cocorocas. (Datos normalizados tras una transformación angular).



Los restos de conchas de bivalvos incrustantes, presentes en las zonas (Fig. 12), siguieron una distribución similar a la de *Bostrychia* sp.1 A la altura de 244 cm se encontraron, *N. aspera* y *N. funiculata* (Fig. 11d y 12).

En el resto de los estratos se dió un incremento de cobertura de *C. panamensis* (Fig. 11d). El máximo valor estuvo a los 114 cm, de esa altura tanto para arriba; como para abajo se dió una disminución gradual (Fig. 12). A -6 cm este cirripedio alcanzó un valor similar al máximo en 114 cm (cerca de 80%), de ahí la similitud en los resultados de las técnicas multivariantes. En los dos estratos más bajos se encontró varias especies de moluscos, como los depredadores *A. brevidentata* y *C. rugosa* (Fig. 12).

*C. panamensis* fue el que contó con mayor cobertura, mayor a 28% en casi todos los estratos, a este le siguió el alga *Bostrychia*; su cobertura fue 32% como máximo. Los restos de bivalvo como se mencionó antes en la zona baja ocuparon cerca de un 5% de cobertura. Todas las demás especies ocuparon menos de 1% de cobertura promedio en los estratos en que se encontraron (Fig. 12).

#### 4.6 Descripción de la distribución vertical en Isla Yuca

En la Isla Yuca se encontró cuatro especies de moluscos, dos de cirripedios, dos de cangrejos ermitaños, una de esponja y un de alga (Cuadro 2). Como en Cocorocas el diastemograma (Fig. 13a) no muestra relación entre la altura y la composición de fauna, sin embargo en el dendrograma se observan tres grupos (Fig. 13b). El primer grupo es de un estrato (214 cm), el siguiente grupo en similitud es de los estratos entre 100 y 160 cm de altura. Finalmente, hay un grupo con los estratos bajos, pero que incluye la altura de 187 cm. Los análisis E.M.D. y A.C.P. (Fig. 13) producen una distribución de los estratos en el mismo sentido que el dendrograma.

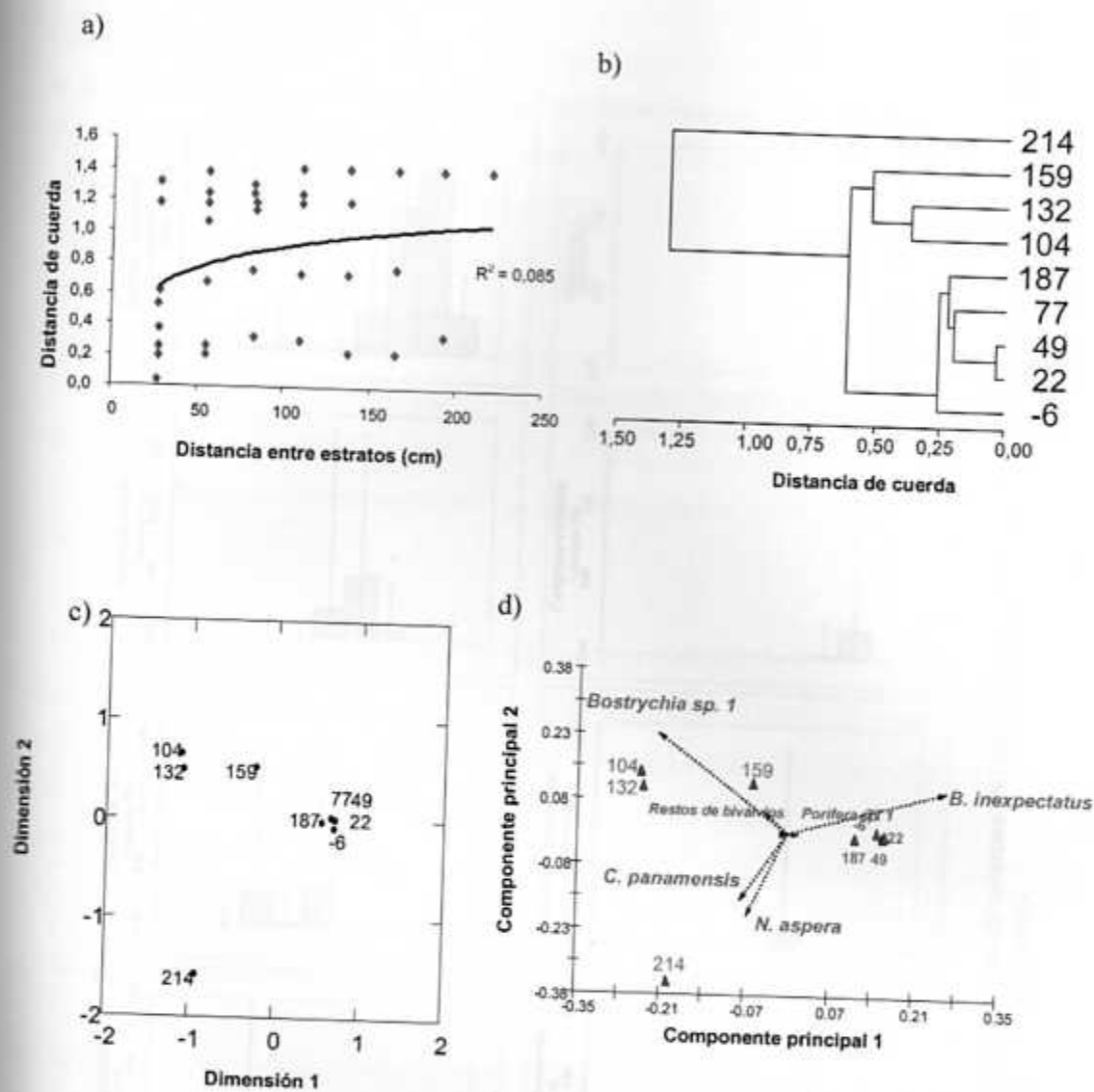


Fig. 13. Métodos exploratorios multivariados basados en la distancia de cuerda para analizar la distribución vertical de la cobertura de organismos de la zona rocosa de entre mareas de los bajos de Isla Yuca. 2004. a) Diastemograma, b) Análisis de conglomerados, c) E.M.D. (estrés=0,011, variancia=99,9%) y d) Doble ordenación del A.C.P. (variancia=94,2%). Los estratos se representan por la altura en cm, respecto a la marea baja (0cm) en el Puerto de Puntarenas para el día de la visita.

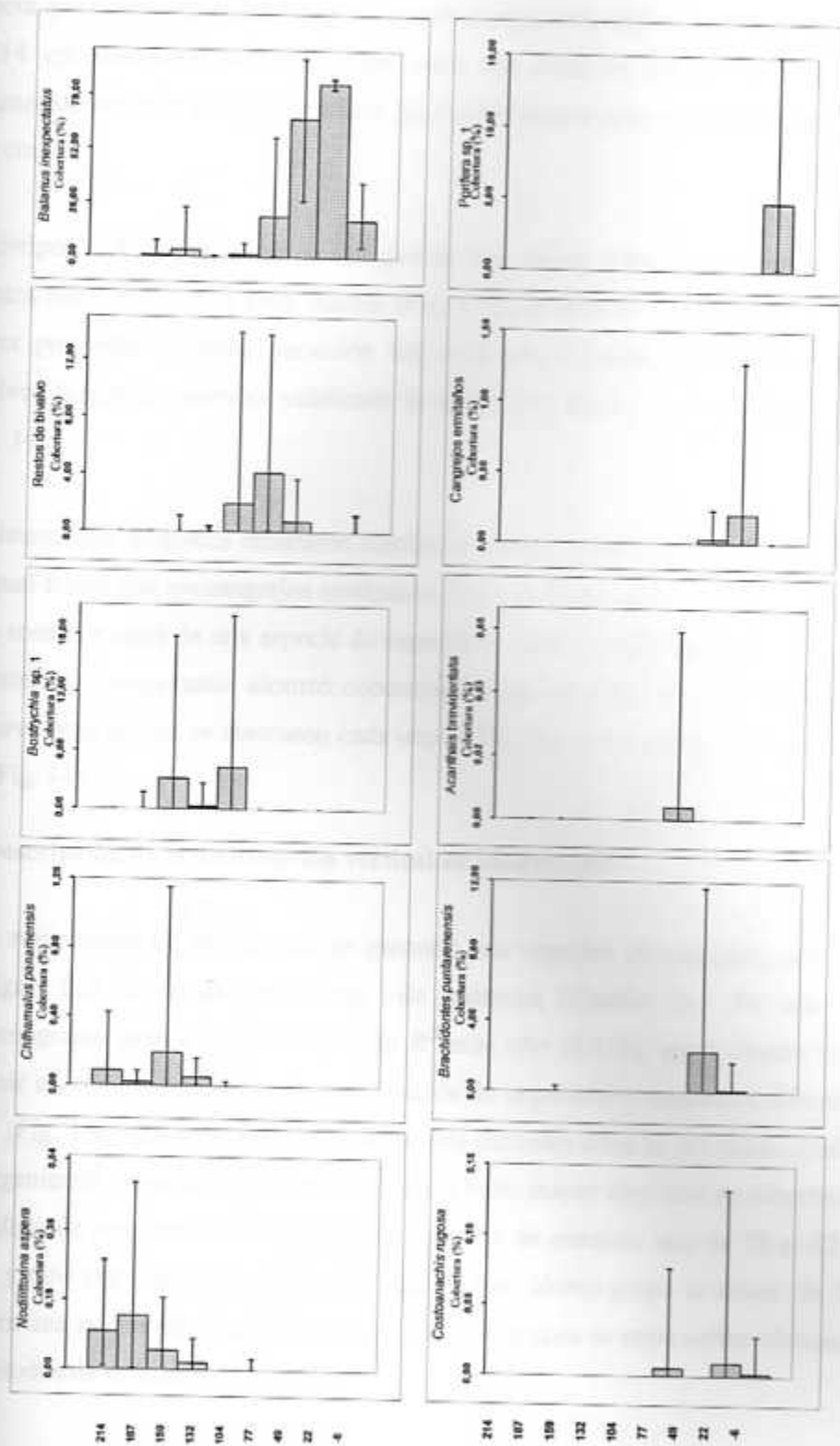


Fig. 14. Perfiles de distribución vertical (altura en cm) del promedio de cobertura (%) con límites de confianza al 95% para cada especie de la zona rocosa de entre mareas en Isla Yuca. (Datos normalizados tras una transformación angular).

En el análisis de componentes principales (Fig. 13d) se muestra como a los 214 cm aumentó la cobertura promedio de *C. panamensis* y *N. aspera*. En los perfiles (Fig. 14) se nota que el promedio fue mayor para ambas especies a niveles un poco menores, pero a 214 cm solamente se encontraron estas dos especies. El A.C.P. y los perfiles concuerdan también en mostrar como *Bostrychia* ocupó principalmente entre los 104 a 159 cm.

El cirripedio *B. inexpectatus* mostró poseer una mayor cobertura promedio hacia los estratos bajos de la zona entre mareal (Fig. 13d), lo cual es similar al perfil, donde el mayor promedio y menor variación fue a 22 cm. En esta zona también restos de bivalvos fueron encontrados cubriendo la roca como máximo en un 5% en promedio (Fig. 14).

Finalmente tres moluscos mostraron distribuirse más que todo de los 77 cm hacia abajo, de igual forma que los cangrejos ermitaños (Fig. 14). A los -6 cm se encontró cobertura de la roca por parte de una especie de esponja de color verde (Fig. 13d y Fig. 14). En esta zona *B. inexpectatus* alcanzó cobertura incluso de 78%, el alga, la esponja y *B. puntarenensis* apenas se acercaron cada uno al 5%. En el resto cada especie no llega al 1% (Fig. 14).

#### 4.7 Descripción de la distribución vertical en Montezuma

En la zona rocosa de Montezuma se encontró seis especies de moluscos, seis especies de algas, dos de cirripedios y una de anémona (Cuadro 2). En este caso el diastemograma pese a tener el valor de  $R^2$  más alto (0,310), sigue siendo bajo para concluir un cambio gradual en la composición de organismos respecto a diferencias en altura (Fig. 15a). Es fácil notar que en estratos distantes entre sí, no existe similitud en sus organismos y que en los estratos contiguos hubo mayor similitud en cobertura. Con el análisis de conglomerados se produjo 2 grupos de estratos: uno de 78 a -12 cm de altura y otro con estratos de 108 a 288 cm, de este último grupo la altura de 288 cm muestra una menor similitud (Fig. 15 b). Ambos grupos se representan claramente en los métodos de ordenación (Fig. 15).

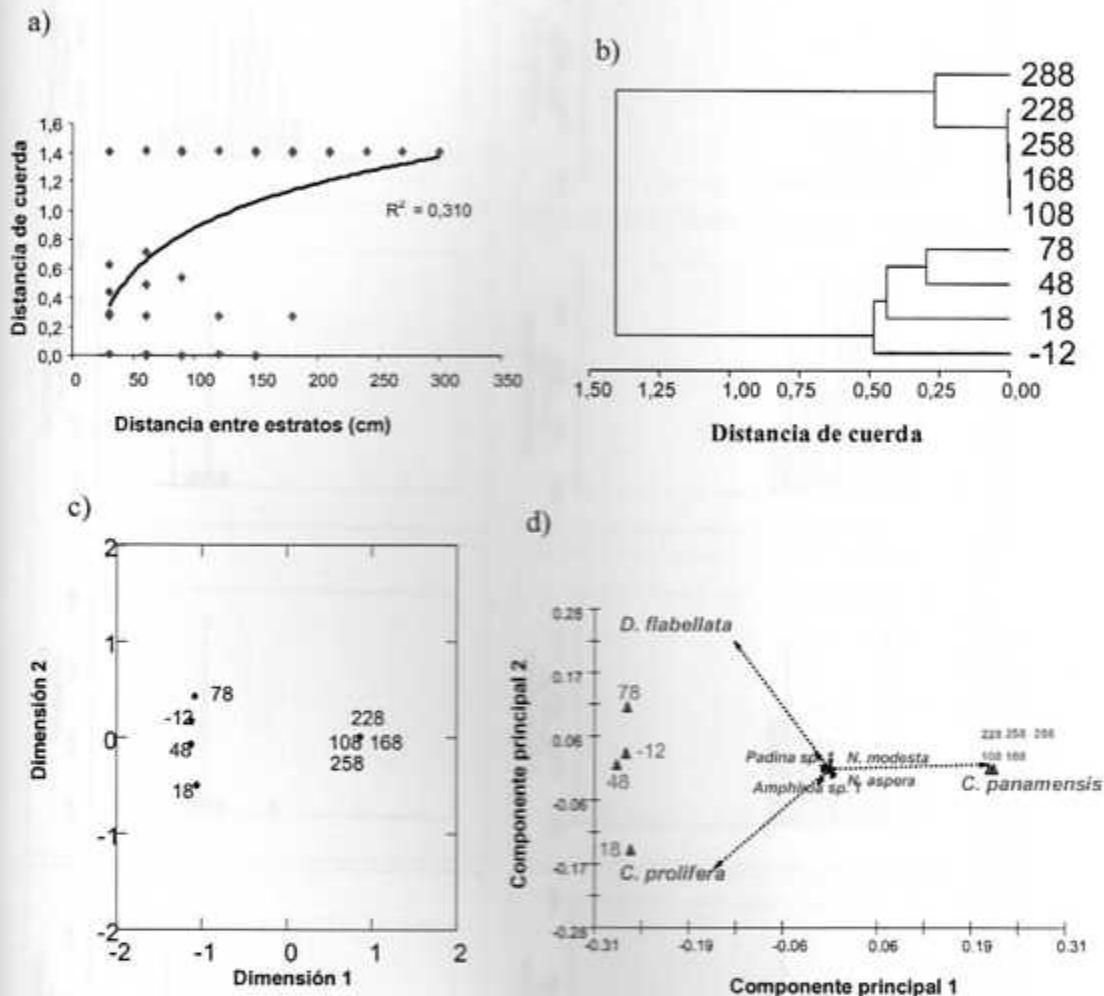


Fig. 15. Métodos exploratorios multivariados basados en la distancia de cuerda para analizar la distribución vertical de la cobertura de organismos de la zona rocosa de entre mareas de Montezuma, 2004. a) Diastemograma, b) Análisis de conglomerados, c) E.M.D. (estrés=0,025, variancia=99,8%) y d) Doble ordenación del A.C.P. (variancia=95,3%). Los estratos se representan por la altura en cm, respecto a la marca baja (0cm) en el Puerto de Puntarenas para el día de la visita.

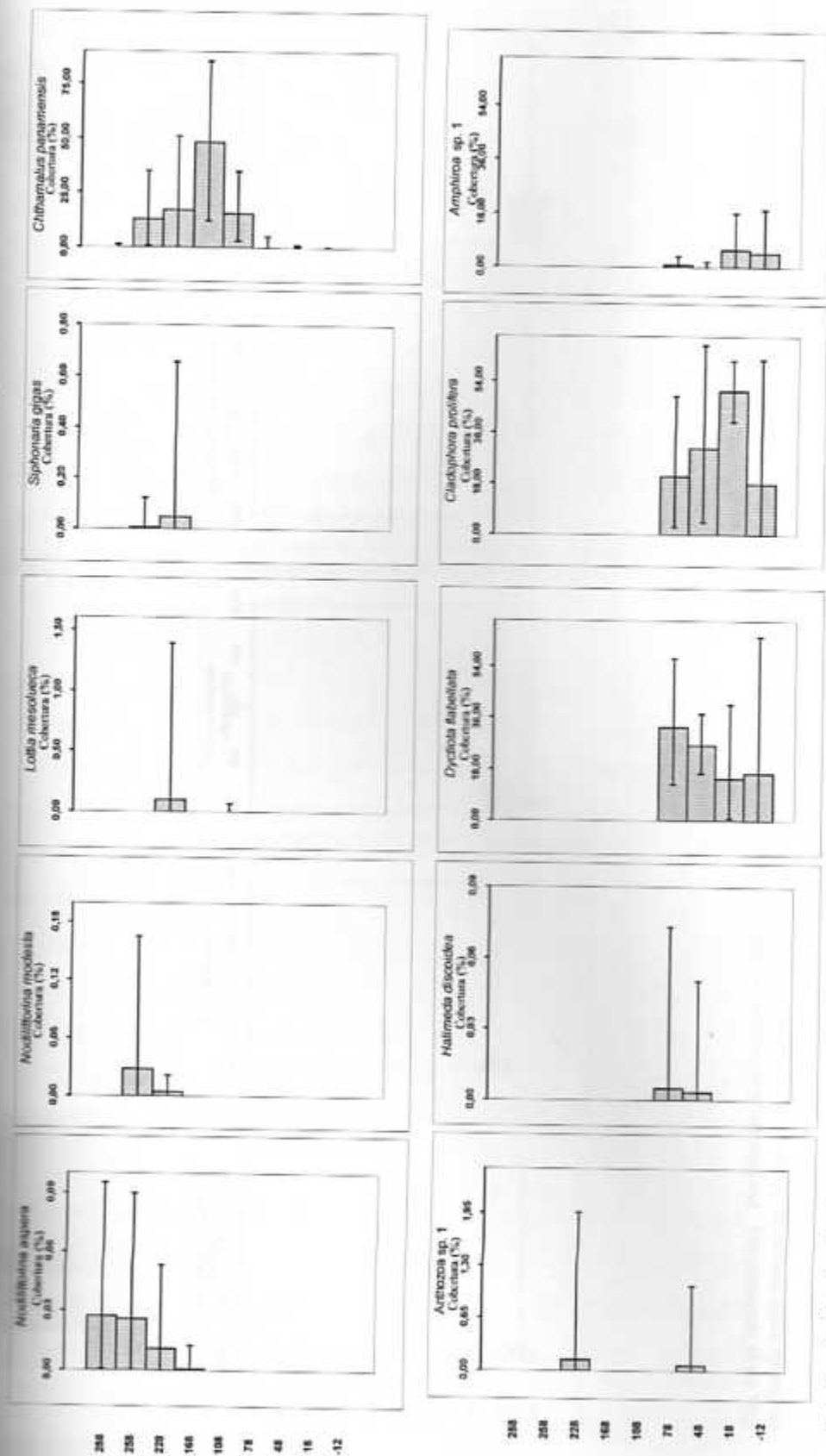


Fig. 16. Perfiles de distribución vertical (altura en cm) del promedio de cobertura (%) con límites de confianza al 95% para cada especie de la zona rocosa de entre mareas en Montezuma. (Datos normalizados tras una transformación angular). (Continúa).

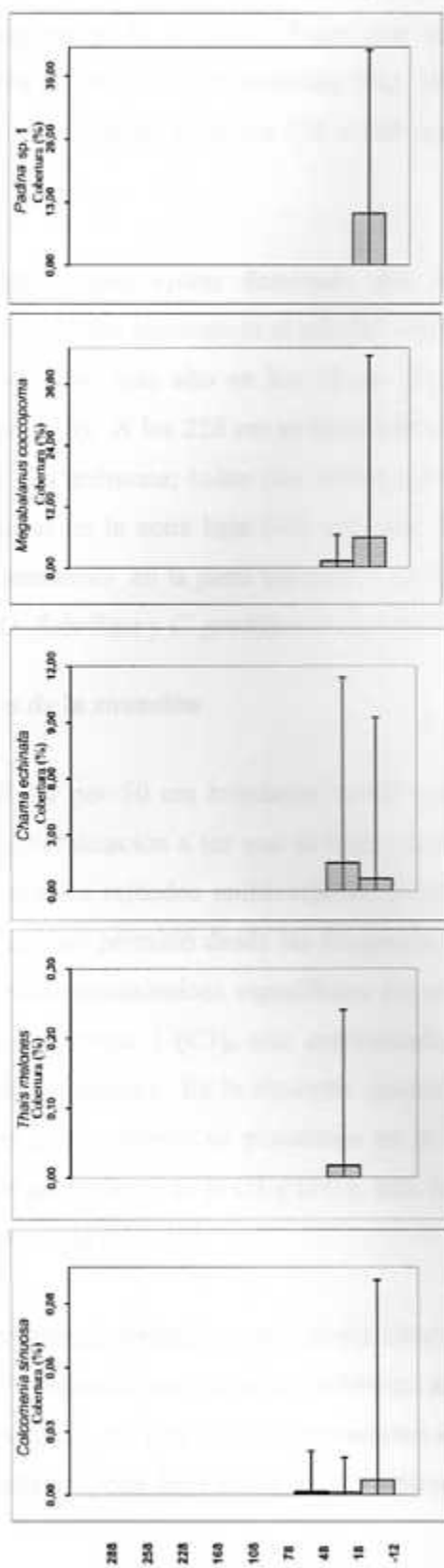


Fig. 16 (Continuación). Perfiles de distribución vertical (altura en cm) del promedio de cobertura (%) con límites de confianza al 95% para cada especie de la zona rocosa de entre mareas en Montezuma. (Datos normalizados tras una transformación angular).

El A.C.P. muestra que hacia los estratos altos se concentró la mayor cobertura de *C. panamensis*, *N. aspera* y *N. modesta*. Estos dos caracoles alcanzaron su mayor cobertura en los 288 y 258 cm respectivamente (Fig. 16). Por otro lado la cobertura de *C. panamensis* fue muy similar entre los 258 a 108 cm, pero a los 168 tuvo un valor máximo (Fig. 16).

El grupo de estratos bajos estaba dominado por algas como *D. flabellata* que incrementó desde los -12 cm alcanzando el máximo valor en los 78 cm (Fig. 15d y 16). *C. prolifera* tuvo el valor más alto en los 18 cm (Fig. 15), igual que la especie de *Amphiroa* (Fig. 15d y 16). A los 228 cm se encontraron los gasterópodos *L. mesolueca* y *S. gigas* junto a una anémona; todas con coberturas inferiores al 1%. El cirripedio rosado *M. coccopoma* en la zona baja (-12 cm) casi llegó al 10% de cobertura. La cobertura de *C. panamensis* en la parte superior, cercanas a un 20%, en general fueron similares a las de *D. flabellata* y *C. prolifera* en la zona baja.

#### 4.8 Generalización de la zonación

Las cuadrículas de 50 por 50 cm brindaron como resultado zonación (Fig. 17), que concuerda con la generalización a las que se llega después de analizar las cuadrículas de 25 por 25 cm por los métodos multivariados (Cuadro 3). La observación a esta escala (50 por 50 cm) no permitió desde las fotografías llegar, en muchos grupos, a la identificación a niveles taxonómicos específicos; sin embargo, se puede ver en Punta Agujas que en la cuadrícula 1 (C1), que corresponde a la parte más baja, no tuvo cobertura de ningún organismo. En la siguiente cuadrícula (C2) se encontró anémonas y cirripedios, estos incrementaron su porcentaje en la C3 y C4. Los caracoles de la familia Littorinidae aparecieron de la C3 a la C5, esta última cuadrícula esta en la parte más alta de la zona rocosa (Fig. 17).

En Caldera se encontraron cirripedios con valores altos en C1 y C3, pero además en C5 tuvieron un 10%. *P. atenuata* tuvo su mayor cobertura en las cuadrículas C3 y C4 (parte media de la zona rocosa). En esta zona se encontraron algas en la parte baja (C1 y C2). En Cocorocas desde la zona baja hasta la C3 aparecieron cirripedios y *N. aspera*



apareció en la C4. La cuadrícula más alta no presentó cobertura en esta localidad. La zona correspondiente a Isla Yuca se encontró cirripedios en la C1 y C2. En la C2 también se dio cobertura de algas. Finalmente, para Montezuma, la zona baja C1 y C2 estuvo cubierta por algas y la C3 y C4 por cirripedios (Fig. 17). En la sección de Anexos se presentan fotos de algunas de las cuadrículas y de las zonas de entre mareas que brindan una perspectiva similar sobre la zonación.

Cuadro 3. Simplificación de la zonación vertical en cada localidad, según los organismos presentes. (las secciones de la zona de entre mareas no están a la misma altura, ni tienen la misma amplitud en todas las localidades).

Sección	Agujas	Caldera	Cocorocas	Isla Yuca	Montezuma
Alta	<i>N. aspera</i> - <i>N. modesta</i>	<i>N. aspera</i> - <i>C. panamensis</i>	<i>N. aspera</i>	<i>N. aspera</i>	<i>N. aspera</i> - <i>N. modesta</i>
Media	<i>C. panamensis</i> -Anthozoa	<i>P. attenuata</i> - <i>B. pintarenensis</i>	<i>C. panamensis</i>	<i>C. panamensis</i> -Algas	<i>C. panamensis</i>
Baja	Sin organismos	Algas- <i>M. coccopoma</i>	Algas- <i>C. rugosa</i>	<i>B. inexpectatus</i> -Porifera	Algas- <i>M. coccopoma</i>

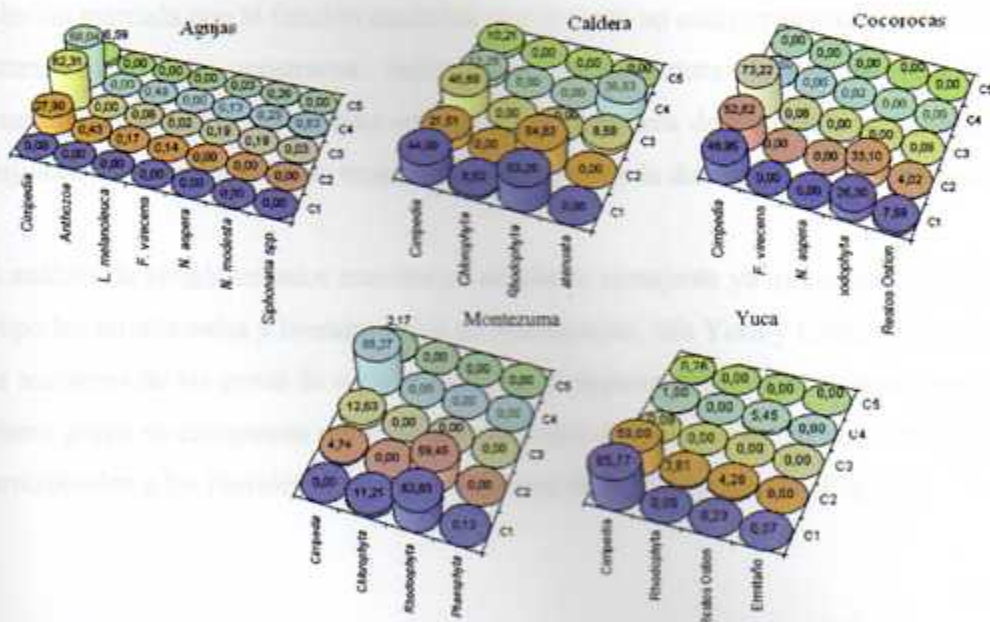


Fig. 17. Cobertura (%) en cuadrículas de 50 por 50 cm, de los grupos de organismos en zonas rocosas de entre mareas del Golfo de Nicoya, abril-julio 2004. C1 es la cuadrícula de la parte baja de la zona y la C5 es de la parte superior. La altura de las cuadrículas no es igual de una localidad a otra.

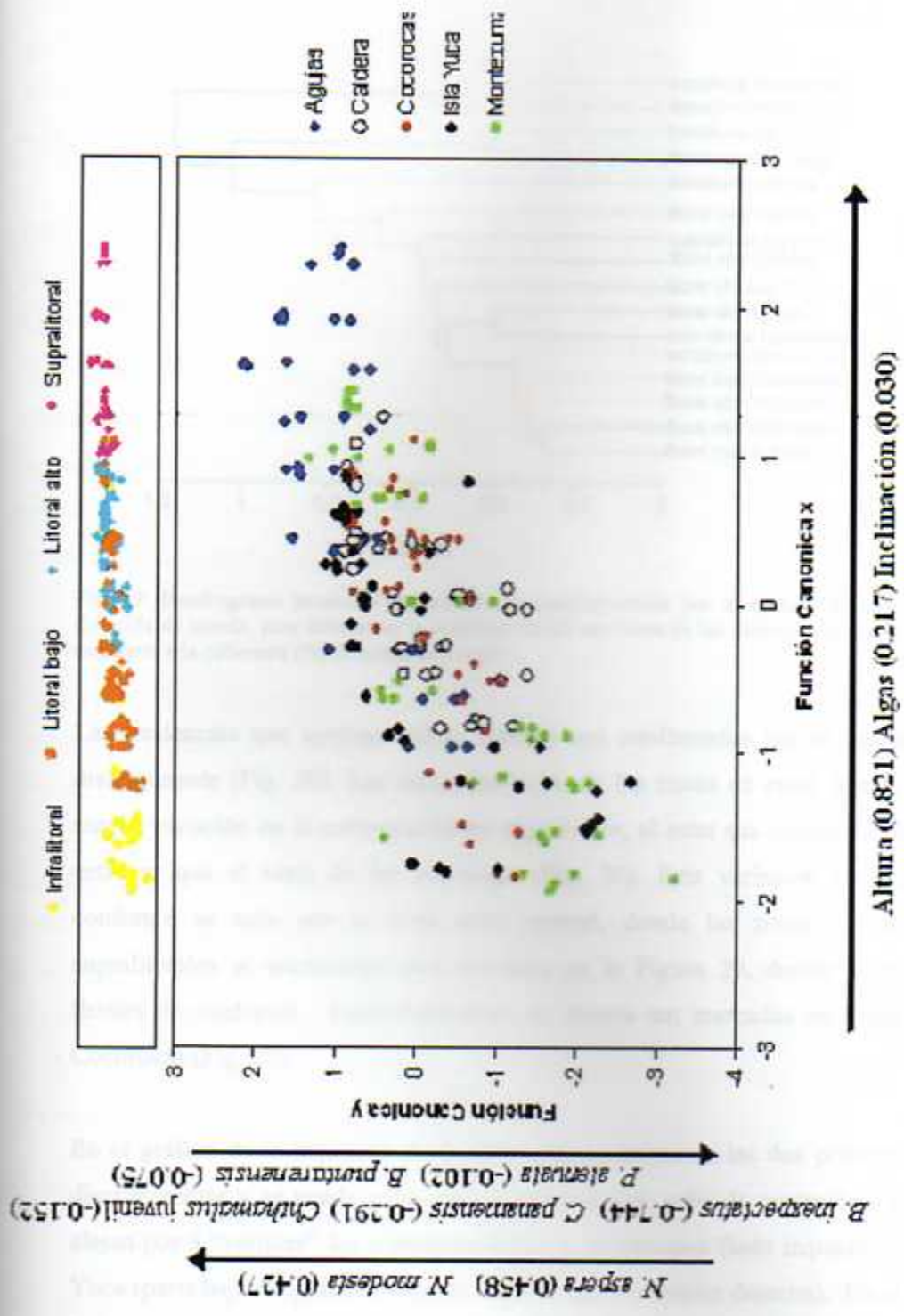
#### 4.9 Influencia geográfica sobre la distribución vertical de epifauna y algas

El resultado del análisis de correlación canónica (Fig. 18), muestra que la altura de las zonas de entre mareas, fue la variable que mejor explicó el cambio en la distribución de epifauna, al tener el coeficiente estandarizado más alto, respecto a la función canónica  $x$  (Fig. 18). La relación (dispersión diagonal), entre esta variable y la cobertura de epifauna, se dio en todo el golfo, ya que los datos de las cuadrículas no se agruparon por las localidades (Fig. 18). La separación de las cuadrículas por las secciones de entre mareas, resultado de los promedios de las mareas es bastante concordante en la dispersión (parte superior del gráfico).

Los coeficientes estandarizados de las especies, indican que caracoles de la Familia Littorinidae presentaron más cobertura en las zonas altas. También hubo mayor cobertura de *B. inexpectatus* (Yuca), *C. panamensis* (adultos y juveniles), en las partes bajas de las zonas de entre mareas. *P. atenuata* y *B. puntarenensis* no mostraron una relación marcada con la función canónica, por lo tanto no estuvieron relacionados con la altura. Las algas mostraron incrementar su cobertura levemente (coeficiente estandarizado=0.217), en sentido contrario a la cobertura de cirripedidos, poliquetos y mejillones. La inclinación no mostró una relación con la distribución de los animales.

El análisis de conglomerados muestra un resultado semejante ya que se apartaron en un grupo los infralitorales y litorales bajos de Montezuma, Isla Yuca y Caldera. En el resto las secciones de las zonas de entre mareas, no se separaron tan claro, aunque dentro del mismo grupo se encuentran cercanas las secciones de Cocorocas. El resto de secciones corresponden a los litorales altos y supralitorales de las 5 localidades (Fig. 19).

Fig. 18. Correlación canónica entre la cobertura de las especies de epifauna con la cobertura de algas, inclinación de la roca y altura en que se colocó cada cuadrícula de 25 por 25 cm ( $r=0.77$ ,  $X^2$ ,  $p<0.05$ ). Las flechas adyacentes a cada función muestran la dirección en que las variables aumentaron en su valor. Entre paréntesis al lado de cada variable se muestra la correlación (coeficientes estandarizados) con la función canónica que tuvo cada variable. No se muestran todos los coeficientes estandarizados de las especies de epifauna. La parte superior del gráfico es la dispersión de la función canónica  $x_1$ , pero separando los datos por sección en la zona de mareas.



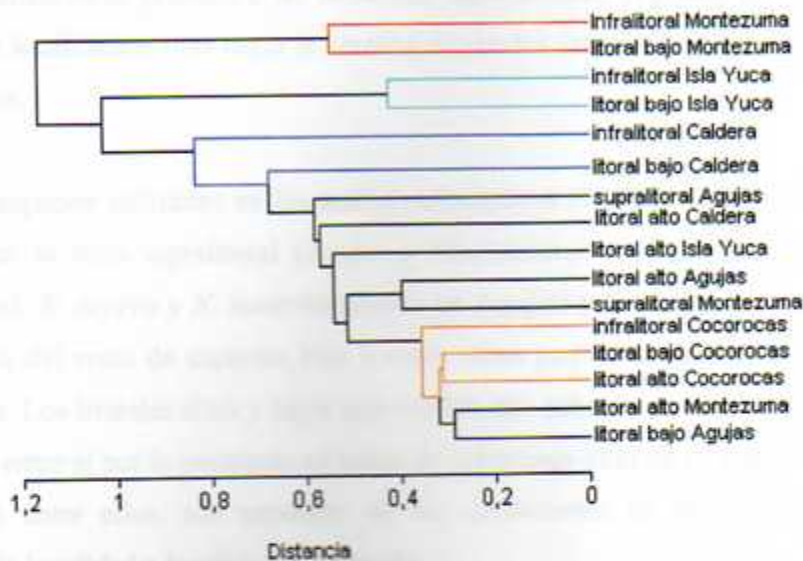


Fig. 19. Dendrograma producto del análisis de conglomerados por el método de unión simple con distancia de cuerda, para determinar la similitud de las secciones de las diferentes zonas de entre mareas en cuanto a la cobertura (%) de epifauna y algas.

Las tendencias que aportan ambos análisis son confirmadas por el análisis múltiple discriminante (Fig. 20). Las secciones bajas de las zonas de entre mareas mostraron mayor variación en la composición de organismos, al estar sus centroides más alejados entre sí que el resto de las secciones (Fig. 20). Esta variación va disminuyendo conforme se sube por la zona entre mareal, donde las zonas de litoral alto y supralitorales se encuentran muy cercanas en la Figura 20, donde se traslapan sus límites de confianza. Estas diferencias no fueron tan marcadas en Punta Agujas ni Cocorocas (Fig. 20).

En el gráfico de la izquierda de la Figura 20 se muestran las dos primeras funciones discriminantes y se puede notar que se produce una nube de centroides, de la que se alejan por 3 "vértices" los correspondientes a Montezuma (lado izquierdo), los de Isla Yuca (parte baja del gráfico) y los de Caldera (parte superior derecha). En el gráfico del lado derecho de la Figura 20, con la función discriminante 3 se nota la separación de la

nube central por la altura en las zonas rocosas. De esta forma, al lado izquierdo del gráfico se encuentran primero a las secciones supralitorales, seguidas por los litorales altos de las localidades; más hacia la derecha se ven los litorales bajos y finalmente los infralitorales.

De las 26 especies utilizadas en los análisis estadísticos (Cuadro 4), solo 4 estuvieron presentes en la zona supralitoral (Agujas y Montezuma): *C. panamensis* (mayor en Montezuma), *N. aspera* y *N. modesta* (mayor en Agujas) y *S. maura* (solo en Agujas). La ausencia del resto de especies hizo a estos sitios (supralitorales) diferentes de las zonas bajas. Los litorales altos y bajos que forman una nube de centroides (Fig. 20) que se parecen entre sí por la presencia en todos de coberturas altas de *C. panamensis*, y las variaciones entre ellos, son producto de las oscilaciones en la cobertura de este crustáceo de localidad a localidad (Cuadro 4).

*C. panamensis* cubrió un mayor porcentaje de la roca en el litoral bajo de Cocorocas, Agujas y Caldera; descendiendo en ese orden. En el litoral alto cubrió más superficie rocosa en Caldera, Montezuma, Cocorocas, Isla Yuca y Agujas de igual forma descendiendo en ese orden (Cuadro 4). El infralitoral más similar a las secciones altas fue el de Cocorocas, donde el porcentaje de *C. panamensis* fue muy alto (58%), mientras que en el resto de infralitorales este crustáceo estuvo casi totalmente ausente (Cuadro 4). Ciertas especies descendieron en su cobertura promedio de las zonas bajas a las altas en cada localidad, produciendo los cambios marcados de la Figura 20 en Caldera (*P. attenuata*, *B. amphitrite*, *Balanus* sp. 1 y *Gelidium* sp. 2), Isla Yuca (*Balanus* sp. 2, *C. rugosa* y cangrejos ermitaños) y Montezuma (*C. prolifera* y *Amphiroa* sp. 1) (Cuadro 4).

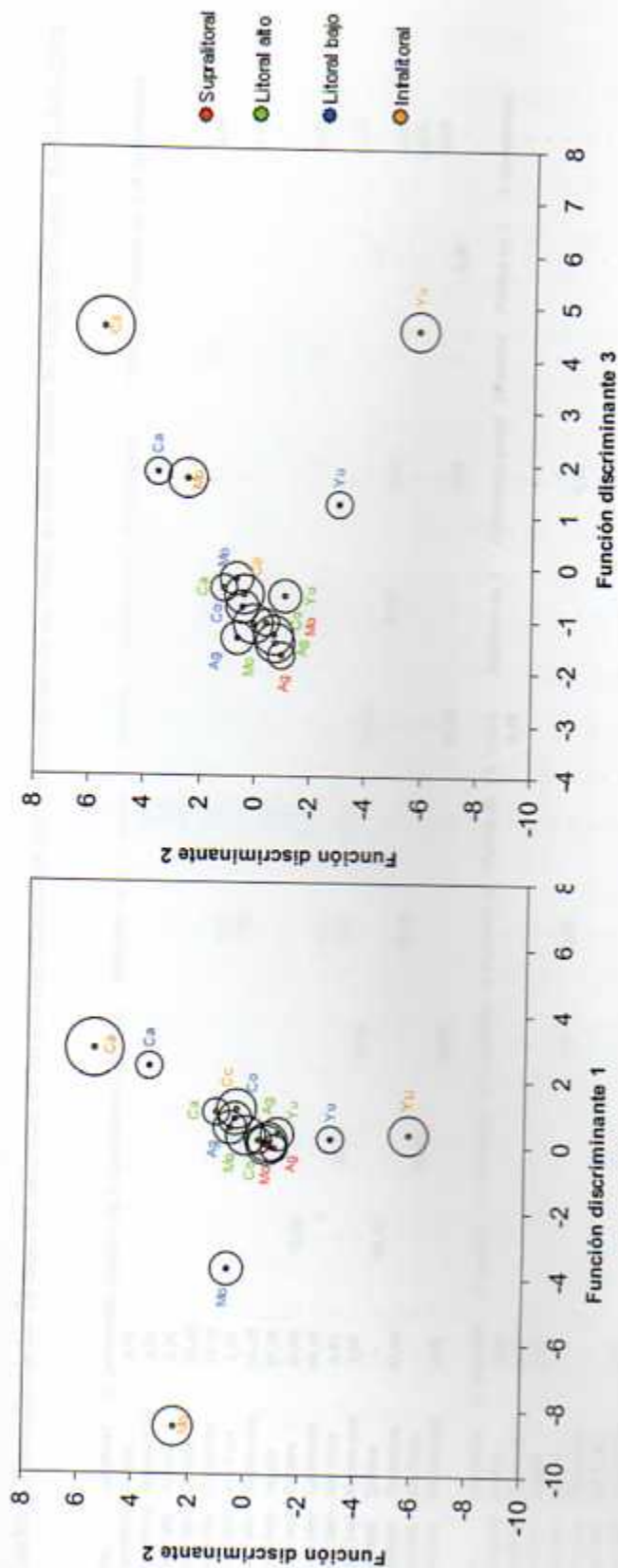


Fig. 20. Análisis múltiple discriminante para mostrar las variación en la composición de la cobertura de la rocosa de entre mareas de las 5 localidades del Golfo de Nicoya. Abril-Julio 2004. (Las tres funciones discriminantes explican un 71,6% de la variancia de los datos. Todas las funciones tuvieron valores de  $\lambda < 0,001$  y  $\chi^2$ ,  $p < 0,001$ . Los puntos son los centroides de cada grupo y están bordeados por círculos de confianza al 95%). (Mo: Montezuma, Yu: Yuca, Co: Cocorocas, Ca: Caldera y Ag: Agujas).

Cuadro 4. Promedios de las 26 especies utilizadas en los análisis estadísticos por zona-localidad de las zonas de entre mareas del Golfo de Nicoya, Abril-Julio 2004.

Zona	Localidad	<i>C. panamensis</i>	<i>Gelidium</i> sp. <i>B. mespectatus</i>	<i>C. praelata</i>	<i>Bostrychia</i> sp. 1	<i>N. aspera</i>	<i>D. halleata</i>	<i>Chlorophyta</i> sp. 1	<i>M. coccospina</i>	<i>P. attenuata</i>	<i>Amphibia</i> sp. 1	<i>B. punctarensis</i>
Supralitoral	Agües	0,18	-	-	-	4,21	-	-	-	-	-	-
Supralitoral	Montezuma	4,80	-	-	-	2,80	-	-	-	-	-	-
Litoral alto	Agües	3,26	-	-	-	11,02	-	-	-	-	-	-
Litoral alto	Caldera	25,00	-	-	-	1,67	-	-	-	8,21	-	2,38
Litoral alto	Cocorocas	10,90	-	-	0,82	1,04	-	-	-	-	-	-
Litoral alto	Isla Yuca	5,25	2,09	-	1,55	12,62	-	-	-	-	-	0,24
Litoral alto	Montezuma	34,40	-	-	-	0,55	-	-	-	-	-	-
Litoral bajo	Agües	57,76	-	-	-	1,50	-	-	-	-	-	-
Litoral bajo	Caldera	13,95	-	-	-	0,12	-	3,72	1,10	2,71	-	3,81
Litoral bajo	Cocorocas	23,60	-	-	11,17	0,20	-	-	-	-	-	0,18
Litoral bajo	Isla Yuca	0,51	23,69	-	1,02	0,20	-	-	-	-	0,31	-
Litoral bajo	Montezuma	2,97	-	11,94	-	-	14,25	15,87	12,37	-	-	2,26
Infralitoral	Caldera	-	66,12	-	29,79	-	-	-	-	-	-	0,06
Infralitoral	Cocorocas	57,99	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,03
Infralitoral	Isla Yuca	-	-	51,82	-	-	-	-	-	-	-	-
Infralitoral	Montezuma	0,06	-	33,80	-	-	15,79	-	3,54	-	9,28	-
Zona	Localidad	<i>C. rugosa</i>	<i>L. mesoleuca</i>	<i>B. amphibia</i>	<i>B. implexus</i> cf.	<i>Padina</i> sp. 1	<i>S. maera</i>	<i>Anthozoa</i> sp. 1	<i>Cirrharia</i> sp. 1	<i>Ermidales</i>	<i>Posidonia</i> sp. 1	<i>A. bresidantata</i>
Supralitoral	Agües	4,82	-	-	-	-	0,99	-	-	-	-	-
Supralitoral	Montezuma	0,72	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Litoral alto	Agües	2,00	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Litoral alto	Caldera	-	-	0,17	0,39	-	-	-	0,75	-	-	-
Litoral alto	Cocorocas	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Litoral alto	Isla Yuca	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Litoral alto	Montezuma	0,14	0,02	-	-	-	-	0,03	-	-	-	-
Litoral bajo	Agües	0,52	4,39	-	-	-	1,87	2,10	-	-	-	0,08
Litoral bajo	Caldera	-	0,19	1,30	0,92	-	-	0,39	0,79	-	-	-
Litoral bajo	Cocorocas	-	-	-	-	-	-	-	-	0,19	-	0,02
Litoral bajo	Isla Yuca	-	0,03	-	-	-	-	0,01	-	-	-	-
Litoral bajo	Montezuma	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Infralitoral	Caldera	-	-	2,25	2,13	-	-	-	-	-	-	-
Infralitoral	Cocorocas	-	5,91	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Infralitoral	Isla Yuca	-	0,50	-	-	-	-	-	0,10	-	-	0,56
Infralitoral	Montezuma	-	-	-	-	3,02	-	-	-	1,24	1,36	-



## V Discusión

### 5. 1a La zonación vertical y geográfica en el Golfo de Nicoya

Existe en el Golfo de Nicoya, una distribución vertical de cobertura de epifauna y algas, que se asemeja más a un patrón de zonación que a un cambio gradual en la composición de organismos, lo que concuerda con lo esperado (Doty 1957, Moore 1972). Esto es debido a que pocas especies mostraron una amplia distribución vertical, donde su cobertura se redujera gradualmente. Por el contrario, muchas de las especies contribuyen a marcar las diferencias entre estratos, por encontrarse a distintas alturas o con distribución vertical reducida y baja cobertura, situación característica de dichos ambientes (Little & Kitching 1996). En los casos en que la cobertura fue alta muchas especies no formaron bandas apreciables a simple vista (>5 m de distancia), en la mayoría de los casos, lo cual concuerda con Luchenco *et al.* (1984). Sin embargo, de acuerdo a los criterios de zonación intermareal (Stephenson & Stephenson 1949, Doty 1957), si coincide la distribución característica de los grupos frecuentemente reportados, sea en climas templados o tropicales, así los litorínidos se presentaron en la parte superior, los cirripedios en la media y algas en la parte baja. Patrón que se cumple regularmente en todo el Golfo de Nicoya.

La variación de la distribución vertical de localidad a localidad, en la cobertura e identidad de los organismos, de las zonas de entre mareas del Golfo de Nicoya, fue menor en las secciones altas y aumentó hacia las secciones bajas, donde el sustrato rocoso paso más tiempo inmerso por el agua (Fig. 20 y Cuadro 4). Queda claro, que la zonación encontrada se debió principalmente a factores físicos. En primer lugar, la marea al bajar produce desecación sobre los organismos en las secciones altas de la zona de entre mareas, donde son pocos los grupos de organismos con adaptaciones y ámbitos de tolerancia apropiadas para sobrevivir. Esto hace a la fauna del supralitoral muy similar (Moore 1972, Garrity 1984), más en condiciones climáticas homogéneas, como ocurre en el Golfo de Nicoya (Valerio 1999).

La zona supralitoral se extendió en unas localidades (Agujas y Montezuma), más que en otras, por disponibilidad de sustrato y en que cantidad era humedecido por las mareas o el pringue de las olas (Doty 1957, Ortega 1987, Kitching 1987, Little & Kitching 1996). Esto permitió la presencia de fauna (gasterópodos) a alturas mayores (Fig. 8 y 16), al humedecer el medio y brindar la posibilidad de forrajear más tiempo. Con la humedad en el supralitoral se forma o aumenta la capa de microalgas y bacterias, que son el alimento para muchos herbívoros en la parte superior (Ortega 1987, Mak & Williams 1999).

Las zonas medias (100 a 200 cm), tuvieron también una baja variación (Fig. 20) en la cobertura, principalmente por la presencia en todas de *C. panamensis*, que posiblemente es distribuido por las corrientes a lo largo del Golfo, como ocurre con muchas de las larvas del bentos de sustratos blandos de este estuario (Maurer & Vargas 1984). Grosberg (1982) encontró que el ámbito de distribución vertical para muchos cirripedios está establecido desde la etapa larval en la columna de agua. Las larvas se asientan sobre el sustrato, durante la marea alta. Esto puede explicar porque coincide la altura en que se encontró con mayor cobertura a *C. panamensis* en las localidades visitadas. También, esto podría explicar la altura (zona baja) en Isla Yuca, donde *B. inexpectatus* tenía una alta cobertura, similar con Laguna (1985) y Menge & Farrell (1989). En este sentido, *M. coccopoma* se encontró con baja cobertura en Caldera y Montezuma, debido a que es una especie con picos de cobertura más en la zona rocosa submareal que en la intermareal (Laguna 1985).

Las partes bajas tienen una mayor cantidad de especies en las distintas localidades, con excepción de Agujas (esta situación se discutirá después). Lo interesante es que hay diferencias en la identidad de las especies de una localidad a otra. Dicha disimilitud de organismos puede deberse a las características de la columna de agua, que cambia según la ubicación en el Golfo. En este sentido, la salinidad baja del agua superficial, en la parte interior del Golfo contra la máxima en la boca, resulta en la presencia de especies no compartidas entre ambas regiones. Esta situación se ha observado en varios esteros de zonas templadas para organismos del hábitat rocoso (Mettam 1994).

Otros factores ambientales posiblemente produjeron diferencias geográficas en la cobertura y similitud de especies del Golfo. La abrasión, es importante en zonas rocosas rodeadas por playas arenosas, dependiendo de la característica del material de la roca, puede desprender propágulos que intentan asentarse, si el oleaje es muy fuerte y golpea a la zona rocosa con toda la carga de sedimento (Shiel 2004). Esta situación es clara en Agujas con un infralitoral desnudo, en cambio en Caldera a pesar de la presencia de una playa muy arenosa, el oleaje es de menor fuerza y permite la presencia de organismos en el infralitoral. *P. atenuata* se beneficia en Caldera en la zona litoral bajo, ubicación característica de sabelaridos (Little & Kitching 1996), debido a la inclinación de la playa (2° a 4°). En estas condiciones este gusano aprovecha el sedimento aledaño a las rocas, que es suspendido por el oleaje, para formar sus grandes colonias, como se ha observado en el Canal Bristol y el Estero Severn, Inglaterra (Mettam 1994).

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

La sedimentación excesiva, puede ser causa del descenso de cobertura de *C. panamensis* en la parte interior del Golfo, comparado con Cocorocas, Caldera y Agujas (Crisp y Bourget 1985, Little 2000). Además, una mejor capacidad para lidiar con niveles altos de sedimentación pueden hacer que *B. inexpectatus* sea más abundante en

cobertura en Isla Yuca que *C. panamensis*, como ocurre con otras especies de cirripedios (Little y Kitching 1996).

Características de la columna de agua como productividad (fitoplancton y zooplancton) o materia orgánica en suspensión pueden definir la cantidad y abundancia de filtradores del Golfo de Nicoya, al ser sus fuentes de alimento (Crisp & Bourget 1985, Little & Kitching 1996). De esta forma, pueden estar ocurriendo en las zonas rocosas del Golfo, procesos de acople entre el medio pelágico y el bentos, de lo que se han encontrado evidencia en otras latitudes (Menge *et al.* 1997, 1999, Connolly & Roughgarden 1999). El acople más que brindar larvas que crezcan en un medio para asentarse en otro, debe entenderse como un factor (contribución de alimento en suspensión), que permite el óptimo crecimiento en la roca después del asentamiento (Menge *et al.* 1999, Underwood 2000). Así el acople en el Golfo de Nicoya, desde el punto de vista de aporte de alimento, puede ser pelágico-bentos o terrestre-bentos (por la descarga de ríos). Es claro que estos procesos pueden variar su contribución según la época del año, como ocurre en Nueva Zelanda (Schiel 2004).

El comportamiento de las corrientes en la zona media del Golfo, donde se puede decir se produce un afloramiento continuo (Vargas 1995), debido a la fuerza de la corriente de marea y el viento que mezclan la superficie con agua del fondo rica en nutrientes (Wolf *et al.* 1998), puede explicar la gran cantidad de especies de filtradores, algunas de ellas con coberturas muy altas, que existen en Caldera, localidad cercana a dicha zona. Esta posible relación entre la columna de agua y el bentos de las zonas rocosas, concuerda también, con los patrones de distribución de la macrofauna de fondos blandos, la cual mostró tener una mayor biomasa y abundancia al resto del fondo del Golfo, en la región cercana a la desembocadura del río Barranca (Caldera) (Maurer y Vargas 1984). Los autores indican que esto puede ser causado por la entrada de nutrientes del río, propiciando una mayor productividad primaria y secundaria que es utilizada por la fauna bentónica como fuentes de alimento.

Este aumento de alimento en suspensión en la zona media del Golfo y las fuertes corrientes de la marea tanto vaciando como llenando son factores generales que se conoce favorecen la presencia de filtradores y en especial cirripedios (Crisp y Bourget 1985, Little y Kitkhing 1996). En este caso *C. panamensis* (en Caldera y Cocorocas) cubre más superficie rocosa y por ende puede mantener una mayor abundancia en la población de los depredadores; que no salieron en muchas de las fotografías por movilizarse bajo las rocas y a otros refugios. *A. brevidentata* fue más abundante en Caldera, pasando a ser rara en la parte interior del Golfo y ausente en Montezuma.

La distribución de las especies de algas puede tener limitantes que no necesariamente son por las características del agua, pero si por la fuerza de corrientes (Schiel 2004). Esto es atribuible a que muchos propágulos permanecen en regiones aledañas, por no tener la capacidad de movilizarse, al no permanecer a flote, como si lo hacen las larvas en el plancton (Schiel 2004). Esto puede explicar porque Montezuma resulta diferente al resto de localidades. Lo mismo puede pasar con *Bostrychia* que solo aparece en las localidades superiores del golfo.

#### 5.1 b. Comparación con otras localidades

Comparado con las zonas de climas templados los porcentajes de cobertura del presente trabajo, fueron bajos para muchos de los grupos taxonómicos (Menge y Farrell 1989). Los valores de la fauna sésil fueron similares a estudios en el trópico, no así la fauna móvil (Ortega 1987, Davidson *et al.* 2004). La situación anterior se debe posiblemente al tipo de muestreo; que no toma en cuenta grietas y agujeros en la roca, que funcionan como refugios (Kensler 1966, Lubchenco *et al.* 1984), tema ya antes mencionado en la introducción. Sin embargo Lubchenco *et al.* (1984), en Bahía de Panamá realizaron un muestreo, separando por microhábitats: roca expuesta, hoyos y grietas; como resultado la roca expuesta del presente trabajo mostró grupos taxonómicos muy similares, pero se reportó una mayor cobertura de cirripedios y algas en la roca expuesta que la Bahía de Panamá.

En Sutherland & Ortega (1986), se menciona que en Punta Judas, Puntarenas, había una mayor cobertura de *Chthamalus* que en Panamá, atribuyéndole a este último lugar una mayor depredación y un pobre asentamiento de larvas por tener un marcado afloramiento estacional, que no ocurre en el Pacífico Central de Costa Rica. Para el Golfo de Nicoya, se da una mayor cobertura general en especial de cirripedios que en estos dos sitios, puede ser por la dinámica de la corrientes; las larvas tienen la posibilidad de asentarse, como ocurre en lugares donde los sistemas de afloramiento tiene periodos de relajación, que permite la vuelta a la costa de las larvas (Menge 1997, 1999). La posibilidad de asentarse es la principal causa de diferencias regionales de cobertura (Connolly & Roughgarden 1999) y no tanto la depredación, ya que en muchas especies las larvas pueden recolonizar espacios después de una perturbación, por ejemplo: la depredación (Johannesson 2003). Esto lo apoya, que el Golfo en su parte interna, es uno de los más productivos del mundo y tiene una alta pesquería (Vargas 1995); por lo que se esperaría se este dando una mayor depredación que en el Pacífico Central (Ortega 1986).

### 5.1 c Conclusión

Resulta claro que el Golfo tiene una zonación vertical marcada de epifauna más que todo en la parte media y alta de las formaciones rocosas, acompañada por algas en el infralitoral. Este patrón es dependiente de las mareas y por ende de los tiempos de inmersión al agua y exposición al aire, del sustrato rocoso, produciendo desecación que hace variar la biota verticalmente. Las características del la columna de agua del Golfo, por la dinámica de corrientes y los aportes marinos o terrestres (alimento, nutrientes, minerales, sedimento y larvas) hace variar los organismos horizontalmente a escala del Golfo.

También, la cobertura de muchas especies en el Golfo es mayor a otras regiones cercanas (Pacífico Central y Bahía de Panamá), más que todo por diferencias en el asentamiento de larvas. Esto debido seguramente a diferencias en el comportamiento de las corrientes oceanográficas de cada región. El asentamiento parece ser mayor en zonas donde las larvas puedan ser transportadas por las corrientes, pero cuenten con la

posibilidad de ser enviadas de vuelta al sustrato rocoso de la costa, donde finalmente se desarrollaran, como en el Golfo de Nicoya.

### 5.2a Comparación con estudios previos

Es difícil llegar a determinar si ha ocurrido un cambio en la estabilidad de la zonación vertical, basándose en estudios de hace tres décadas en zonas pertenecientes y cercanas del Golfo de Nicoya. Esto, debido a que en muchos no se hace referencia a la altura de la zona rocosa respecto a la marea en que se encontraron los organismos (Villalobos 1980a, b). Otra situación que dificulta la comparación es que muchos de estos trabajos, presentan la información de la distribución relativa dentro de cada población, para cada especie, perdiéndose la escala y las diferencias en como los organismos cubrieron la roca (Fischer 1981). Pese a esto, la altura relativa en que se encontraron las especies, coincide con el presente trabajo (Villalobos 1980a, b, Fischer 1981, Sutherland & Ortega 1986).

Para las poblaciones del cirripedio *C. panamensis*, la distribución reportada es muy similar a la encontrada en el presente trabajo, con un aumento desde los 100 cm y un descenso marcado cerca del nivel promedio de marea alta. Villalobos (1980b) en Bahía Ballena (sección occidental de la boca del Golfo), reportó la distribución de *C. panamensis* en la sección alta. En Montezuma fue reportado, pero abarcando una mayor amplitud de la zona rocosa, con mayor cobertura a partir de la parte media (Villalobos 1980a). Fischer (1981) en la costa Pacífica del país, reporta la distribución de *C. panamensis* justo bajo el nivel promedio de la marea alta y aproximadamente sobre el nivel medio de las mareas. En Punta Judas, Pacífico Central y próxima a la boca del Golfo, se reporta a otro *Chthamalus* con un aumento de cobertura (promedio de 10 a 30%), de los 100 cm hacia arriba (Sutherland y Ortega 1986).

El cirripedio *T. staltifera* es informado con una amplia distribución, más que todo en la parte media en la costa Pacífica por Fischer (1981) y hasta la baja, en la región occidental de la boca del Golfo, por Villalobos (1980a, b), con densidades altas por metro cuadrado en estos trabajos. Sin embargo, en el presente trabajo fue una especie

poco común de la sección baja de Caldera y Montezuma. Este marcado cambio temporal puede deberse a que el asentamiento fue escaso en muchas localidades, como lo menciona Sutherland (1987). Pese a que en algunas poblaciones hay un ciclo anual comprobado para el mes de octubre, la densidad que sobrevive al tamaño adulto puede ser baja, hasta el punto que desaparecen la mayoría de los individuos (Villalobos 1980b, Sutherland y Ortega 1986, Ortega 1987). Esta puede ser la situación en que se encuentra la población de *T. stalactifera* en el Golfo. Sutherland (1987) también argumenta que se ocupa un fuerte asentamiento cada 10 o 15 años para volver a establecer densidades altas, en la población de la región.

Algunas de las especies de moluscos reportados en décadas pasadas, en las zonas de entre mareas, se presentaron en las vistas realizadas en el 2004. Los caracoles litorinidos: *N. aspera* y *N. modesta*, se encontraron en la parte alta o media alta, en estudios previos (Villalobos 1980b, Fisher 1981, Ortega 1987), similar con lo hallado en la presente investigación. Muchas especies concuerdan entre los distintos estudios y el presente estudio del Golfo en el 2004, por ejemplo *C. echinata*, *B. puntarenensis*, *N. funiculata*, *T. melones*, *C. rugosa*, *A. brevidentata*, *F. virescens*, *S. maura*, *S. gigas* (Bakus 1968, Villalobos 1980a, b, Fischer 1981, Sutherland y Ortega 1986). Pero, no se encontraron varias especies muy comunes en esos estudios como *Littorina conspersa*, *Thais biserialis* y *Natica chemnitzii* (Mata Limón, cercano a Caldera), *Collisella pediculus*, *Planaxis planicostatus* (Bahía Ballena, sector occidental de la boca del Golfo) (Paine 1966, Villalobos 1980b). Esto puede deberse a variaciones espaciales al no ser los mismos lugares que en el estudio actual o a que se den variaciones temporales, como en muchos de los moluscos de Costa Rica en este tipo de hábitat (Ortega 1987).

Finalmente, los estudios de algas no se han dado en tal cantidad como los de epifauna. Fischer (1981) reporta para la sección baja de la costa Pacífica algas faeofitas y los géneros *Halimeda* y *Lithothamnium*. El estudio más completo es el de Villalobos (1980a) que encontró una gran cantidad de géneros en Montezuma que incluso cubrían el litoral alto y medio en un breve periodo del año, pero similar al presente trabajo esta



sección también se encontraba desnuda de algas para el mes de la visita. Sin embargo, Villalobos (1980a) encontró en el litoral bajo 10 géneros en la roca y dos más en sustratos artificiales, mientras en la visita realizada en 2004, solo se encontraron 6 géneros y solo 3 en común con el estudio anterior (*Padina*, *Halimeda* y *Cladophora*), muchos de los géneros que difieren en el estudio de Villalobos eran esporádicos en su presencia.

Cuando Villalobos (1980a), muestreó en Montezuma no reportó herbívoros en la fauna acompañante e incluso en sus experimentos tuvo que introducir uno. Sus resultados mostraron que con el tiempo la herbivoría redujo la cantidad de géneros de algas en la zona experimental. En el presente trabajo se observó que en la zona intermareal se forman pozas en las que abundaban peces, muchos posiblemente herbívoros, lo cual puede explicar porque se da esa reducción en algas. Sin embargo, *Gelidium*, que Villalobos (1980a) encontró que aumentaba su dominancia con la herbivoría y se encontraba cubriendo la roca antes de la introducción de herbívoros, en el presente estudio, no fue observada. Por lo anterior, la presencia de herbívoros no puede explicar todas las diferencias temporales en la cobertura de algas. La presencia actual de *S. gigas* y *L. mesoleuca* (que se alimentan de microflora) y no anteriormente, se puede explicar por las variaciones de cobertura de *C. panamensis*, pues compiten por espacio, los cirripedios para crecer y los herbívoros para forrajear (Sutherland y Ortega 1986). Cambios debido a la temporalidad en el reclutamiento de estos moluscos también pueden ser una razón de su presencia ahora (Ortega 1987).

## 5.2b Conclusión

Pese a toda la evidencia presentada y la aparente estabilidad en la zonación, con leves fluctuaciones en la presencia de los géneros de epifauna, de la zona, hay que tomar en cuenta que no existen trabajos completos en este sentido para la parte interior del Golfo. Además, se ha dado un incremento en la urbanización del país, la industrialización y agricultura, que pueden crear condiciones para provocar cambios en la ecología de los distintos ecosistemas que integran la zona del Golfo; que como se ha dejado claro en este trabajo y en otros no son piezas separadas, sino que arman todo un sistema.

### Literatura citada

- Atrill, M. J. & S. D. Rundle. 2002. Ecotone or ecocline: Ecological boundaries in estuaries. *Est. Coast. Shelf Sci.* 55: 929-936.
- Aubouin, J., R. Brousse & J.-P. Lehman. 1981. *Tratado de Geología: Petrología*. Omega, Barcelona, España. 602 p.
- Bakus, G. J. 1968. Zonation in marine gastropods of Costa Rica and species diversity. *Veliger* 10: 207-211.
- Battistini, R. & J.-P. Bergoeing. 1983. *Reconnaissance Geomorphologique de la Façade Pacifique du Costa Rica*. CEGET, Orleáns, Francia. 73 p.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. 1996. *Ecology: Individuals, Population and Communities*. 3ª ed. Blackwell Science, Oxford, Reino Unido. 1068 p.
- Brenes, C, S. León & J. Chaves. 2001. Variaciones de las propiedades termohalinas en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 49: 145-152.
- Burd, B. J., A. Nemeč & R. O. Brinkhurst. 1990. The development and application of analytical methods in benthic marine infaunal studies. *Adv. Mar. Biol.* 26: 169-247.
- Bush, M. B. 2000. *Ecology of a Changing Planet*. 2ª ed. Prentice Hall, Nueva Jersey, EEUU. 498 p.
- Chaves, J. & M. Birkicht. 1996. Equatorial subsurface water and the nutrient seasonality distribution of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Suppl. 3): 41-47.
- Clarke, K. R. & R. M. Warwick. 1994. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. Bourne Press, Bournemouth, Reino Unido. 144 p.
- Connell, J. H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 3: 169-192.
- Connolly, S. R. & J. Roughgarden. 1999. Theory of marine communities: competition, predation, and recruitment-dependent interaction strength. *Ecol. Monogr.* 69: 277-296.
- Crisp, D. J. & E. Bourget. 1985. Growth in barnacles. *Adv. Mar. Ecol.* 22: 199-244.

- Davidson, I.C., A. C. Crook & D. K. A. Barnes. 2004. Quantifying spatial patterns of intertidal biodiversity: Is movement important? *P.S.Z.N.: Mar. Ecol.* 25: 15-34.
- Denyer, P. & S. Kussmaul. 2001. *Geología de Costa Rica*. Editorial Tecnológica de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. 520p.
- Doty, M.S. 1957. Rocky intertidal surfaces. 535-585 Pp. *In*: J. W. Hedgpeth (ed.). *Treatise on Marine Ecology and Paleoecology*. The Geol. Soc. Amer., Washington, EEUU.
- Ellis, D. V. 2003. Rocky shore intertidal zonation as a means of monitoring and assessing shoreline diversity recovery. *Mar. Poll. Bull.* 46: 305-307.
- 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. *Hydrobiol.* 101: 231-238.
- Fischer, R. 1981. Bioerosion of basalt of the Pacific coast of Costa Rica. *Senckenb. marit.* 13: 1-41.
- Fraschetti, S., A. Giangrande, A. Terlizzi & F. Boero. 2003. Pre- and post-settlement events in benthic community dynamics. *Oceanol. Acta* 25: 285-295.
- Garrity, S. D. 1984. Some adaptations of gastropods to physical stress on a tropical rocky shore. *Ecology* 65: 559-574.
- Grosberg, R. K. 1982. Intertidal zonation of barnacles: the influence of planktonic zonation of larvae on vertical distribution of adults. *Ecology* 63: 894-899.
- James, F. C. & C. E. McCulloch. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: Panacea or Pandora's box? *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 129-166.
- Johannesson, K. 2003. Evolution in *Littorina*: ecology matters. *J. Sea Res.* 49: 107-117.
- Keen, A.M. 1971. *Sea shells of tropical west-America: marine mollusks from Baja California to Peru*. 2° ed. Stanford Univ., California, EEUU. 1064p.
- Kensler, C. B. 1967. Desiccation resistance of intertidal crevice species as a factor in their zonation. *J. Animal Ecol.* 36: 391-406.
- Kitching, J. A. 1987. Ecological studies at Lough Hyne. *Adv. Ecol. Res.* 17: 115-186.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. 2° ed. Benjamin/Cummings. California, E.E.U.U. 620 p.

- Laguna, J. 1985. Systematics, Ecology and Distribution of Barnacles (Cirripedia; Thoracica) of Panama, Including an Analysis of Provincia in the Tropical Eastern Pacific. Tesis de Maestría, Universidad de California, San Diego, California, EEUU. 223 p.
- Lawson, G. W. 1956. Rocky shore zonation on the Gold coast. *J. Ecol.* 44: 153-170.
- Legendre, P. & E. D. Gallagher. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordinations of species data. *Oecologia* 129: 271-280.
- Little, C. 2000. *The Biology of Soft Shores and Estuaries*. Oxford Univ., Oxford, Reino Unido. 252 p.
- Little, C. & J. A. Kitching. 1996. *The Biology of Rocky Shores*. Oxford University Press, Oxford, Reino Unido. 240 p.
- Littler, D.S. & M.M. Littler. 2000. *Carribean Reef Plants: An Identification Guide to the Reef Plants of the Carribean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico*. Offshore Graphics, Washington. D.C., E.E.U.U. 542 p.
- Lizano, O. G. 1998. Dinámica de las aguas en la parte interna del Golfo de Nicoya ante altas descargas del Río Tempisque. *Rev. Biol. Trop.* 46: 11-20.
- Lizano, O. G. & J. A. Vargas. 1993. Distribución espacio-temporal de la salinidad y la temperatura en la parte interna del Golfo de Nicoya. *Tecnología en Marcha* 12: 3-16.
- Lubchenco, J., B. A. Menge, S. D. Garrity, P. J. Lubchenco, L. R. Ashkenas, S. D. Gaines, R. Emler, J. Lucas & S. Strauss. 1984. Structure, persistence, and role of consumers en a tropical rocky intertidal community (Taboguilla Island, Bay of Panama). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 78: 23-73.
- Mak, Y. M. & G. A. Williams. 1999. Littorinids, control high intertidal biofilm abundance on tropical, Hong Kong rocky shores. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 233: 81-94.
- Manly, B. F. J. 1986. *Multivariate Statistical Methods. A Primer*. Chapman and Hall. E.E.U.U. 159 p.
- Marcos, M. S. A., M. Soriano, W. Oblesillas & C. Saloma. 2000. Color-texture image analisis of coral reefs. 3 p. *In*: Anónimo (ed.). *Proc. 18<sup>th</sup> Nat. Phys. Congr. Samahang Pisika ng Philipinas (SPP)*. Puerto Princesa, Palawan, Filipinas.

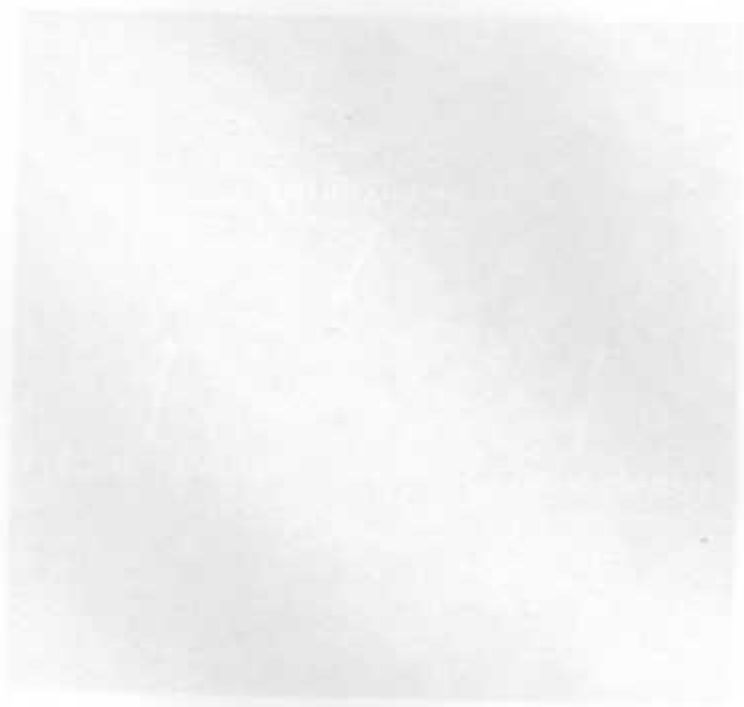
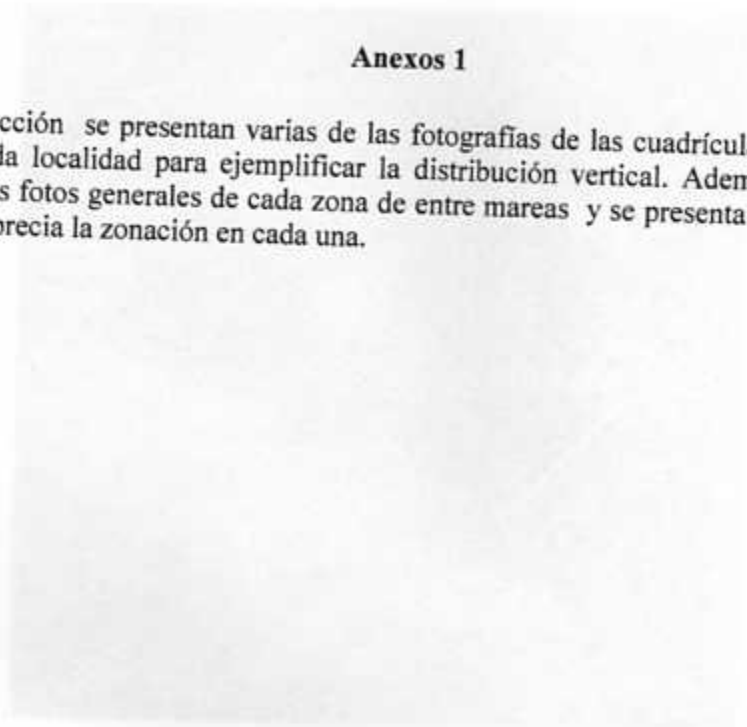
- Maurer, D. & J.A. Vargas. 1984. Diversity of soft-bottom benthos in a tropical estuary: Gula of Nicoya, Costa Rica. *Mar. Biol.* 81: 97-106.
- Menge, B. A., B. A. Daley, P. A. Wheeler, E. Dahlhoff, E. Sanford & P. T. Strub. 1997. Benthic-pelagic links and rocky intertidal communities: Bottom-up effects on top-down control?. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 14530-14535.
- Menge, B. A., B. A. Daley, J. Lubchenco, E. Sanford, E. Dahlhoff, P. M. Halpin, G. Hudson & J. L. Burnaford. 1999. Top-down and bottom-up regulation of New Zealand rocky intertidal communities. *Ecol. Monogr.* 69: 297-330.
- Menge, B. A. & T. M. Farrell. 1989. Community structure and interaction webs in shallow marine hard-bottom communities: test of an environmental stress model. *Adv. Ecol. Res.* 19: 189-262.
- Mettam, C. 1994. Intertidal zonation of animals and plants on rocky shores in the Bristol Channel and Severn Estuary-the northern shores. *Biol. J. Linnean Soc.* 51: 123-147.
- Moore, H. B. 1972. Aspects of stress in the tropical marine environment. *Adv. Mar. Biol.* 10: 217-269.
- Murillo, L. M. 1990. La circulación de las mareas en el Golfo de Nicoya. *Tecnología en Marcha.* 10: 51-76.
- Ortega, S. 1985. Competitive interactions among tropical intertidal limpets. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 90: 11-25.
- Ortega, S. 1986. Fish predation on gastropods on the Pacific coast of Costa Rica. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 97: 181-191.
- Ortega, S. 1987. Habitat segregation and temporal variation in some tropical intertidal populations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 113: 247-265.
- Paine, R. T. 1966. Food web complexity and species diversity. *Amer. Nat.* 100: 66-75.
- Pech, D., A.R. Condal, E. Bourget & P.-L. Ardisson. 2004. Abundance estimation of rocky shore invertebrates at small spatial scale by high-resolution digital photography and digital image analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 299: 185-199.
- Pickard, G.L. & W.J. Emery. 1982. *Descriptive Physical Oceanography. An Introduction.* Pergamon, Oxford, Reino Unido. 249p.

- Quinn, G. P. & M. J. Keough. 2002. Experimental Design and Data Analysis for Biologists. Cambridge Univ., Cambridge, Reino Unido. 537 p.
- Robles, C. 1987. Predator foraging characteristics and prey population structure on a sheltered shore. *Ecology* 68: 1502-1514.
- Schonewald-Cox, C.M., J.M. Bayless & J. Schonewald. 1985. Cranial morphometry of Pacific coast elk (*Cervus elaphus*). *J. Mammal.* 66: 63-74.
- Shiel, D.R. 2004. The structure and replenishment of rocky shore intertidal communities and biogeographic comparisons. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 300: 309-342.
- Shin, P. K. S. & K. Y. S. Fong. 1999. Multiple discriminant analysis of marine sediment data. *Mar. Poll. Bull.* 39: 285-294.
- Soriano, M., S. Marcos, C. Saloma, M. Quibilan & P. Aliño. 2001. Image classification of coral reef components from underwater color video. 1-6 Pp. *In*: Anónimo (ed.). Proc. Oceans 2001. Honolulu, Hawaii. E.E.U.U.
- Spight, T. M. 1977. Diversity of shallow-water gastropod communities on temperate and tropical beaches. *Amer. Nat.* 111: 1077-1097.
- Spight, T. M. 1978. Temporal changes in a tropical rocky shore snail community. *Veliger* 21: 137-143.
- Stephenson, T. A. & A. Stephenson. 1949. The universal features of zonation between tide-marks on rocky coast. *J. Ecol.* 37: 289-305.
- Sutherland, J. P. 1987. Recruitment limitation in a tropical intertidal barnacle: *Tetraclita panamensis* (Pilsbry) on the Pacific coast of Costa Rica. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 113: 267-282.
- Sutherland, J. P. & S. Ortega. 1986. Competition conditional on recruitment and temporary escape from predators on tropical rocky shore. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 95: 155-166.
- Taylor, W.R. 1945. Pacific marine algae of the Allan Hancock Pacific expedition to the Galapagos Islands. *Allan Hancock Pac. Exped.* 12: 1-528.
- Underwood, A. J. 2000. Experimental ecology of rocky intertidal habitats: what are we learning? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 250: 51-76.
- Valerio, C. E. 1999. Anotaciones sobre Historia Natural de Costa Rica. EUNED, San José, Costa Rica. 152 p.

- Vargas, J.A. 1987. The benthic community of an intertidal mud flat in the Gulf of Nicoya, Costa Rica: Description of the community. *Rev. Biol. Trop.* 35: 229-316.
- Vargas, J. A. 1995. The Gulf of Nicoya estuary, Costa Rica: Past, present, and future cooperative research. *Helgol. Meeres.* 49: 821-828.
- Vargas, J. A. 1996. Ecological dynamics of a tropical intertidal mudflat community. Pp: 355-371. *In:* K. F. Nordstrom y C. T. Roman (eds.). *Estuarine Shores: Evolution, Environments and Human Alterations*. John Willey & Sons, Nueva York, EEUU.
- Vargas, J.A. & A. Mata. 2004. Where the Dry Forest Feeds the Sea. The Gulf of Nicoya Estuary. Pp: 126-135. *In:* G.W. Frankie, A. Mata & S.B. Vinson (eds.). *Biodiversity Conservation in Costa Rica. Learning the Lessons in a Seasonal Dry Forest*. Univ. California, California, E.E.U.U.
- Villalobos, C. R. 1980a. Algunas consideraciones sobre el efecto de los factores físicos y biológicos en la estructura de una comunidad de algas en el Pacífico de Costa Rica. *Brenesia* 18: 289-300.
- Villalobos, C. R. 1980b. Variations in population structure in the genus *Tetraclita* (Crustacea: Cirripedia) between temperate and tropical populations. III. *T. stalactifera* in Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 28: 193-201.
- Voorhis, A. D., C. E. Epifanio, D. Maurer, A. I. Dittel & J. A. Vargas. 1983. The estuarine character of the Gulf of Nicoya, an embayment on the Pacific coast of Central America. *Hydrobiol.* 99: 225-237.
- Willis, S. & J. Cortés. 2001. Mollusks of Manuel Antonio National Park, Pacific Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 49: 25-36.
- Wolff, M., V. Koch, J. B. Chavarría & J. A. Vargas. 1998. A trophic flow model of the Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 46: 63-79.

### Anexos 1

En esta sección se presentan varias de las fotografías de las cuadrículas de 25 por 25 cm en cada localidad para ejemplificar la distribución vertical. Además, se presenta también las fotos generales de cada zona de entre mareas y se presenta información de cómo se aprecia la zonación en cada una.



*[Faint, illegible text, likely a caption or description of the photographs above.]*



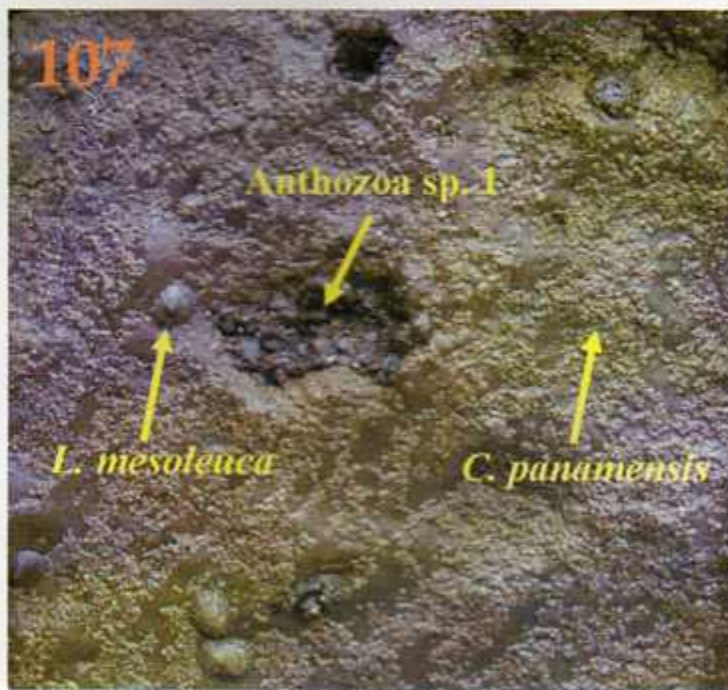
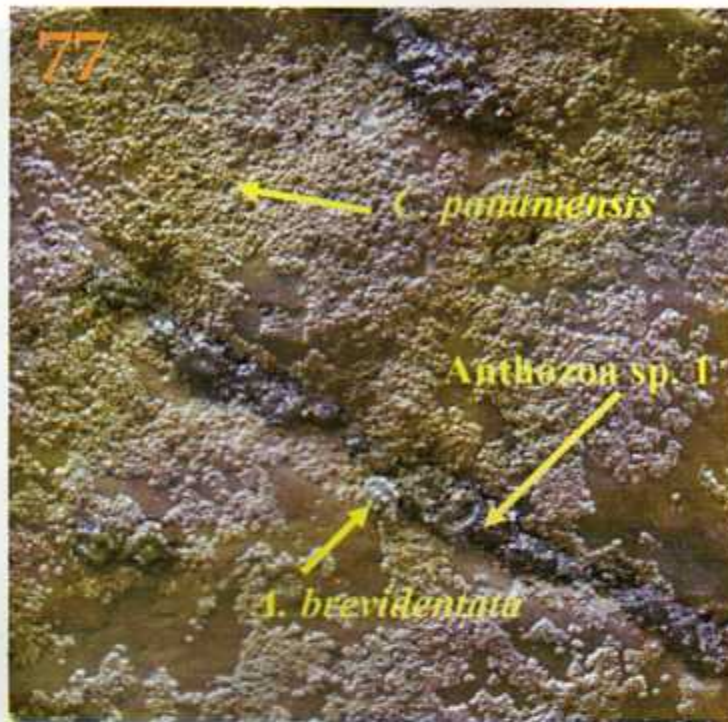


Fig. 21. Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Punta Agujas, Golfo de Nicoya, 2004. El número en la esquina superior izquierda en cada imagen indica la altura en centímetros respecto a la marea baja, al borde inferior de la foto (Continúa).

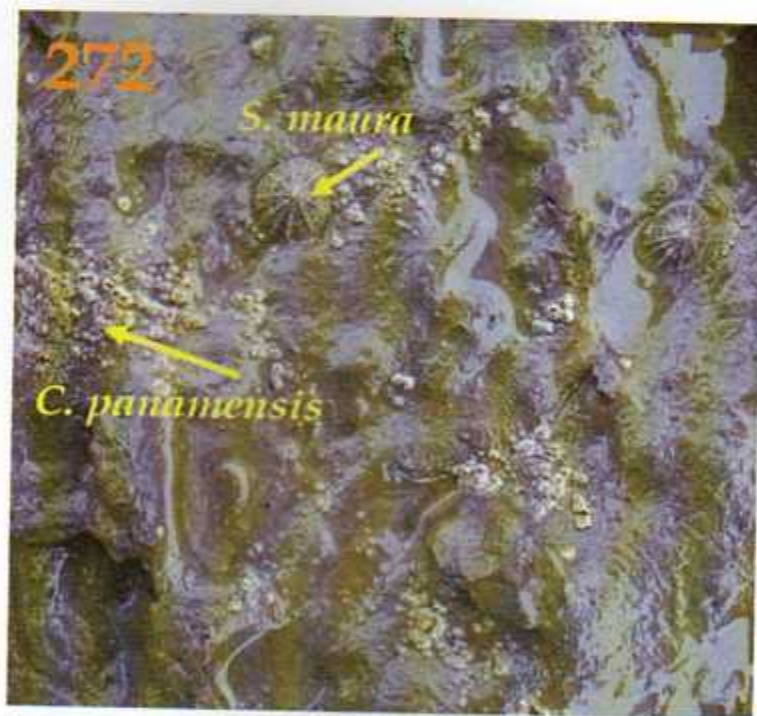
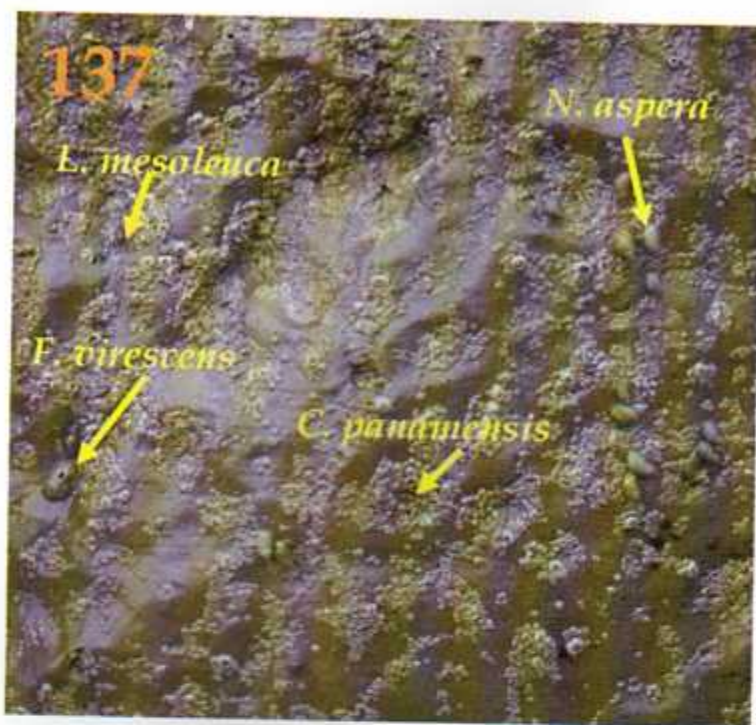


Fig. 21. (Continuación). Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Punta Agujas, Golfo de Nicoya. 2004. El número en la esquina superior izquierda en cada imagen indica la altura en centímetros respecto a la marea baja, al borde inferior de la foto. (Continúa).



Fig. 21. (Continuación). Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Punta Agujas, Golfo de Nicoya. 2004. El número en la esquina superior izquierda en cada imagen indica la altura en centímetros respecto a la marea baja, al borde inferior de la foto.

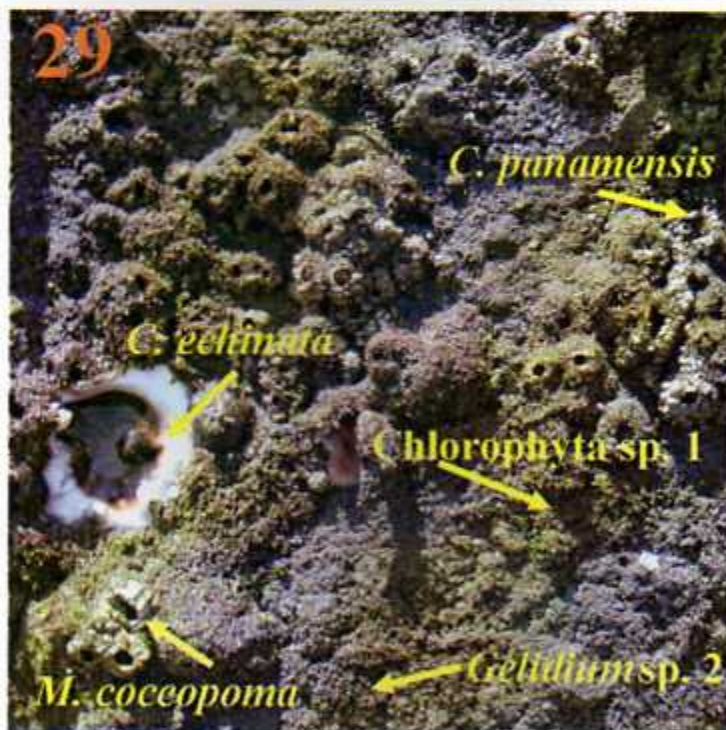
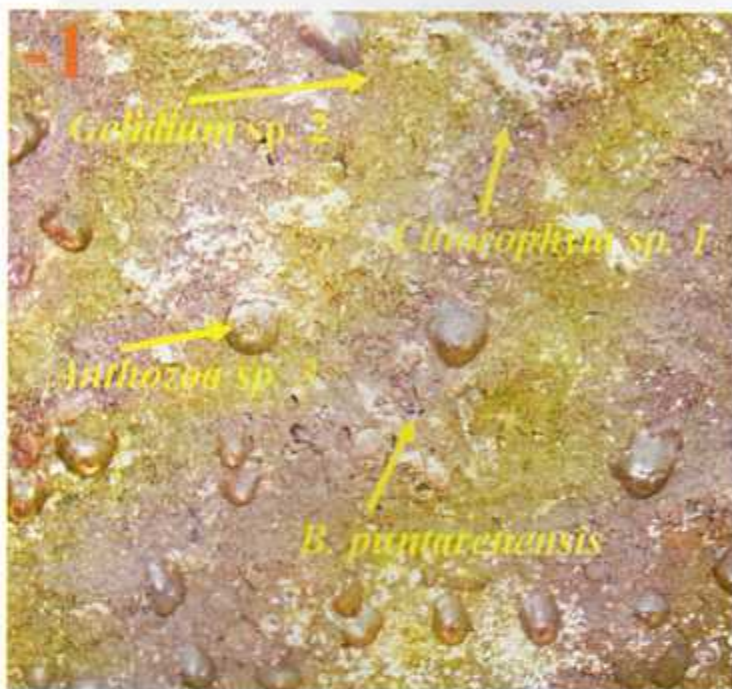


Fig. 22. Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Caldera, Golfo de Nicoya. 2004. El número en la esquina superior izquierda en cada imagen indica la altura en centímetros respecto a la marea baja, al borde inferior de la foto (Continúa).

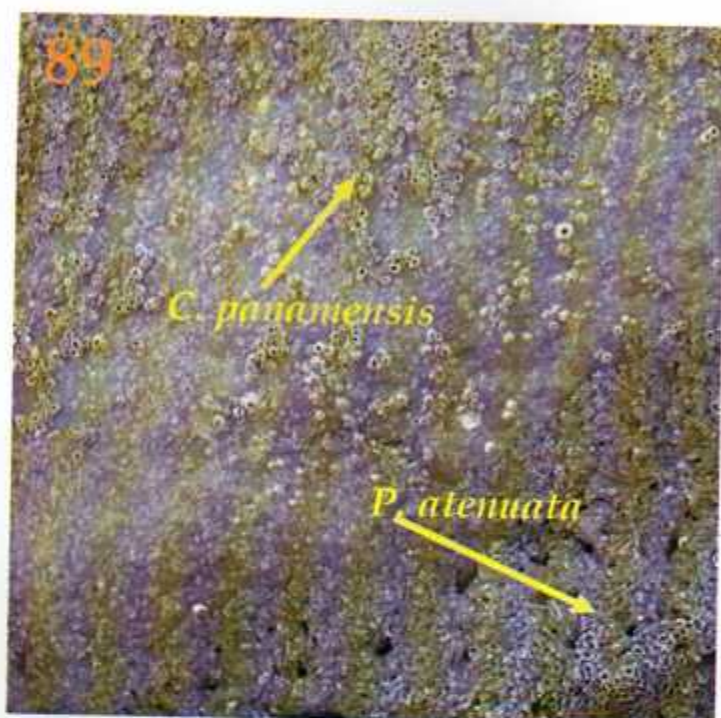


Fig. 22. (Continuación). Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Caldera, Golfo de Nicoya. 2004. El número en la esquina superior izquierda en cada imagen indica la altura en centímetros respecto a la marea baja, al borde inferior de la foto. (Continúa).

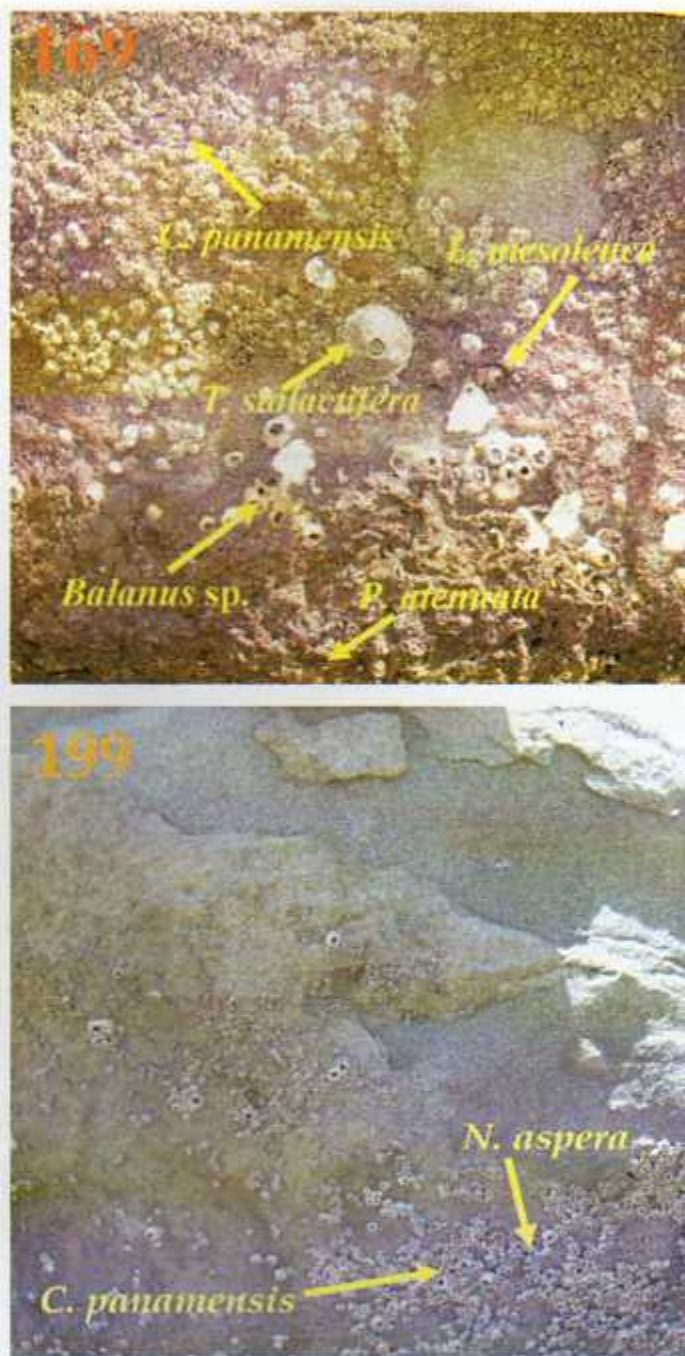


Fig. 22. (Continuación). Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Caldera, Golfo de Nicoya, 2004. El número en la esquina superior izquierda en cada imagen indica la altura en centímetros respecto a la marea baja, al borde inferior de la foto.

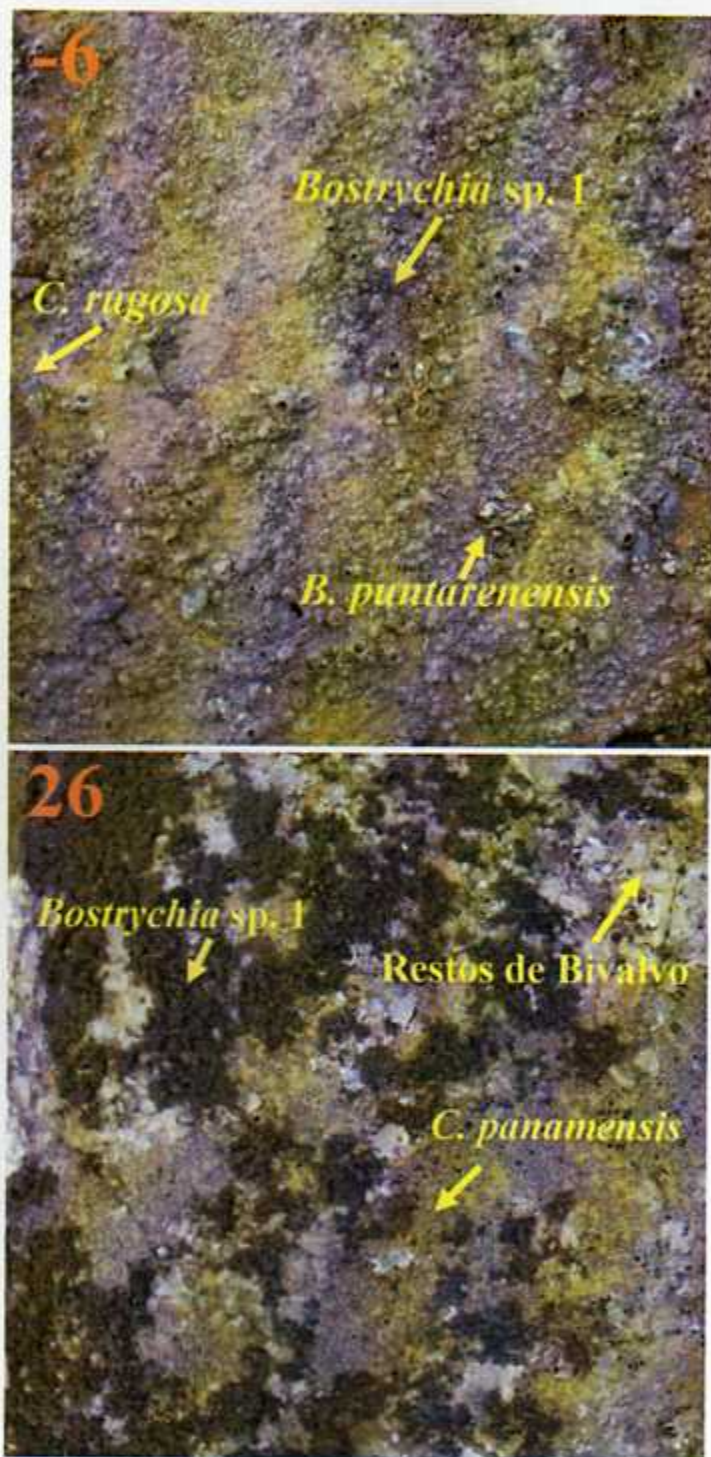


Fig. 23. Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Cocorocas, Golfo de Nicoya. 2004. El número en la esquina superior izquierda en cada imagen indica la altura en centímetros respecto a la marea baja, al borde inferior de la foto (Continúa).

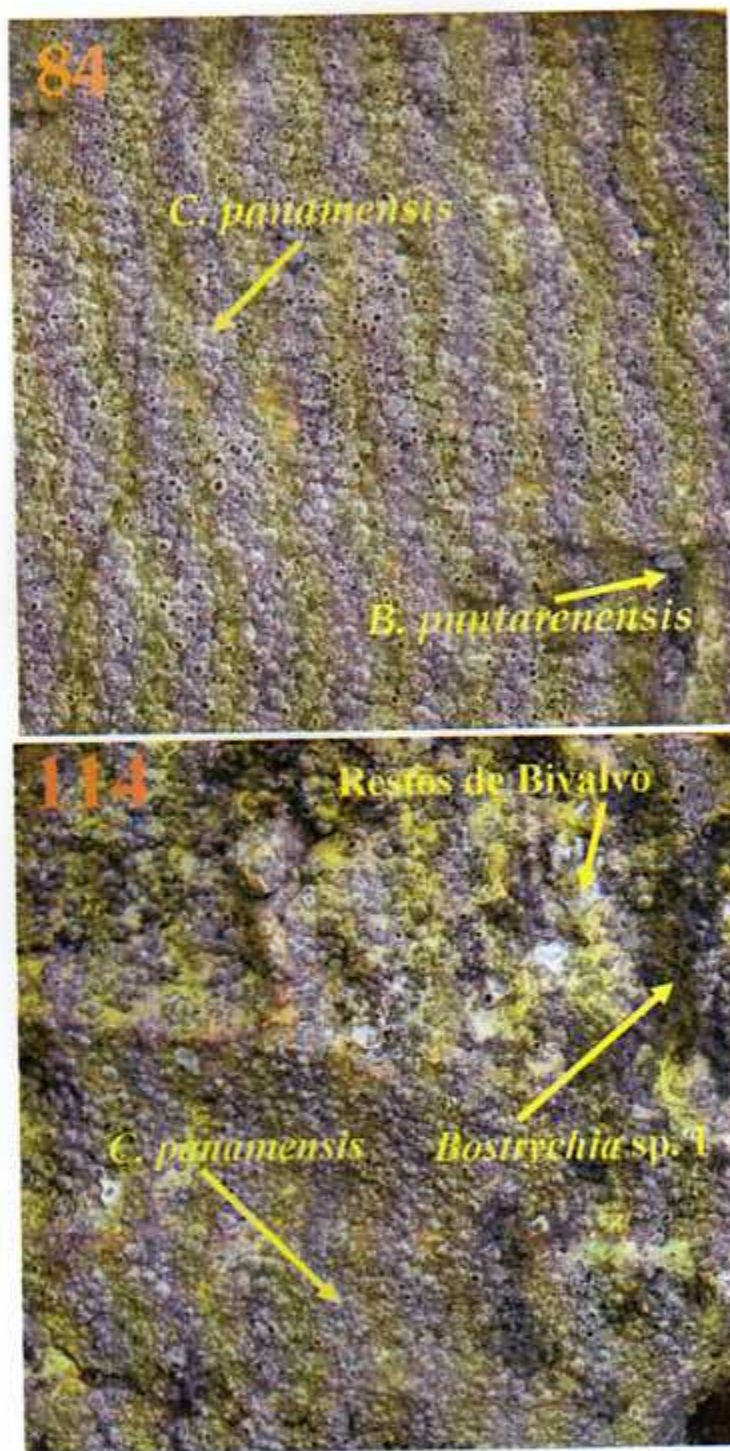


Fig. 23. (Continuación). Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Cocorocas, Golfo de Nicoya. 2004. El número en la esquina superior izquierda en cada imagen indica la altura en centímetros respecto a la marea baja, al borde inferior de la foto. (Continúa).





Fig. 24. (Continuación). Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Cocorocas, Golfo de Nicoya. 2004. El número en la esquina superior izquierda en cada imagen indica la altura en centímetros respecto a la marea baja, al borde inferior de la foto.

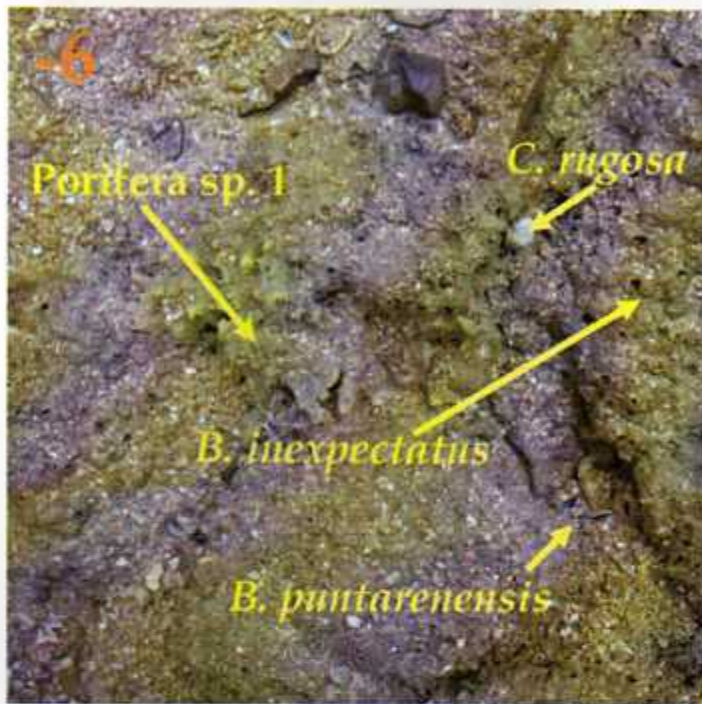


Fig. 24. Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Isla Yuca, Golfo de Nicoya. 2004. El número en la esquina superior izquierda en cada imagen indica la altura en centímetros respecto a la marea baja, al borde inferior de la foto. (Continúa).

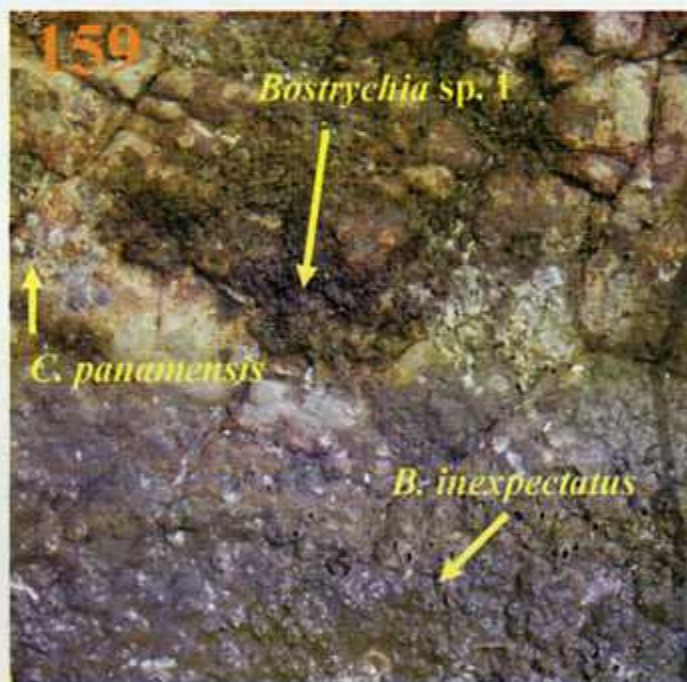


Fig. 24. (Continuación). Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Isla Yuca, Golfo de Nicoya. 2004. El número en la esquina superior izquierda en cada imagen indica la altura en centímetros respecto a la marea baja, al borde inferior de la foto. (Continúa).



Fig. 24. (Continuación). Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Isla Yuca, Golfo de Nicoya. 2004. El número en la esquina superior izquierda en cada imagen indica la altura en centímetros respecto a la marea baja, al borde inferior de la foto.



Fig. 25. Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Montezuma, Golfo de Nicoya, 2004. El número en la esquina superior izquierda en cada imagen indica la altura en centímetros respecto a la marea baja, al borde inferior de la foto. (Continúa).

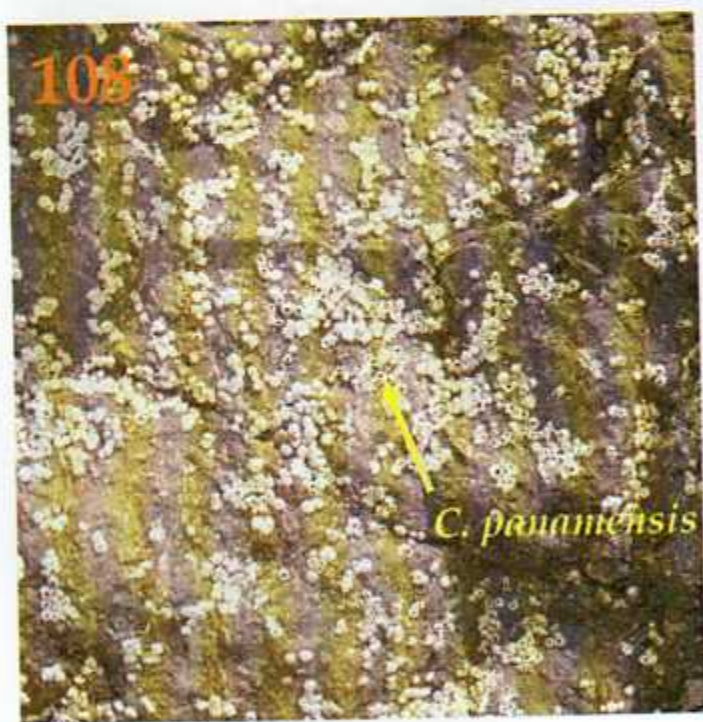
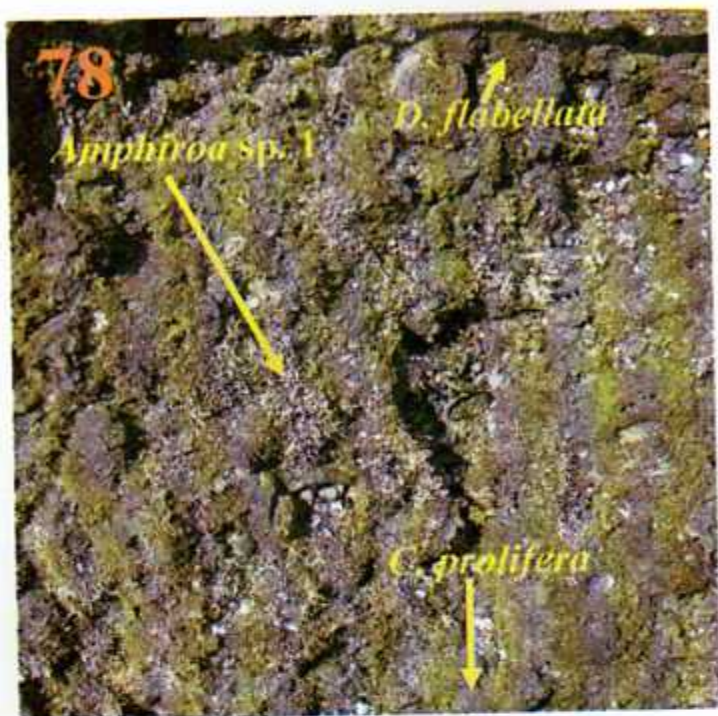


Fig. 25. (Continuación). Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Montezuma, Golfo de Nicoya, 2004. El número en la esquina superior izquierda en cada imagen indica la altura en centímetros respecto a la marea baja, al borde inferior de la foto. (Continúa).



Fig. 26. (Continuación). Fotos representativas (25 por 25 cm) del perfil vertical en la zona rocosa de entre mareas de Montezuma, Golfo de Nicoya, 2004. El número en la esquina superior izquierda en cada imagen indica la altura en centímetros respecto a la marea baja, al borde inferior de la foto.



Fig. 26. Foto de la zona rocosa de Punta Agujas, la zonación no se nota fácilmente a simple vista, los caracoles se muestran como pequeños puntos blancos, los cirripedios le dan una coloración ocre a la roca la cual es rojiza, la zona baja luce un color oscuro en la roca. Golfo de Nicoya. 2004.



Fig. 27. Fotos de la zona de rocas en Caldera, la zonación se nota en la roca, pero no a larga distancia. Las algas dan una coloración rojiza en la zona baja (A), los poliquetos sabelaridos (B) forman parches no apreciables por color, al ser similar a la roca y los cirripedios son apreciables a corta distancia (C). Golfo de Nicoya. 2004.





Fig. 28. Foto de la zona rocosa de Cocorocas, la zonación por el alga oscura *Bostrychia* se nota fácilmente a simple vista, la zona con cirripedios y caracoles presenta la coloración de la roca aun húmeda y la zona superior color blanco representa la roca seca y con depósitos salinos. Golfo de Nicoya. 2004.



Fig. 29. Foto de la zona rocosa de Montezuma, la zona poblada por algas es clara por su color, no así la zona poblada por epifauna, la cual muestra el color de la roca. Golfo de Nicoya. 2004.

Región clara por el color de la roca



Fig. 30. Plataforma rocosa de entre mareas de la isla Yuca. La zonación en esta localidad fue la menos apreciable, debido a la baja abundancia de muchas especies en la parte superior (más clara), salvo parches del alga *Bostrychia*, en la región baja y la también oscurecida por la acumulación de sedimento sobre cirripedios y roca desnuda. Golfo de Nicoya. 2004.

## Anexo 2

En esta sección se presentan algunas figuras sobre el manejo de la matriz de datos, también formulas utilizadas para llevar a cabo los análisis estadísticos.

1. Transformación angular:  $Y' = \arcseno(\sqrt{Y})$

Expresión a la escala original:  $Y = (\text{seno } Y')^2$

Donde:  $Y$  = proporción de cobertura que toma valores de 0 a 1.

$\sqrt{\quad}$  = raíz cuadrada.

$Y'$  = valor  $Y$  transformado a radianes.

2. Distancia Euclidiana:

$$D_{\text{Euclidiana}}(x_1, x_2) = \sqrt{\sum_{j=1}^p (Y_{1j} - Y_{2j})^2}$$

$x_1$  = Estrato 1

$x_2$  = Estrato 2

$j$  = Especies (1... $p$ )

$Y$  = proporción de cobertura, transformado angularmente

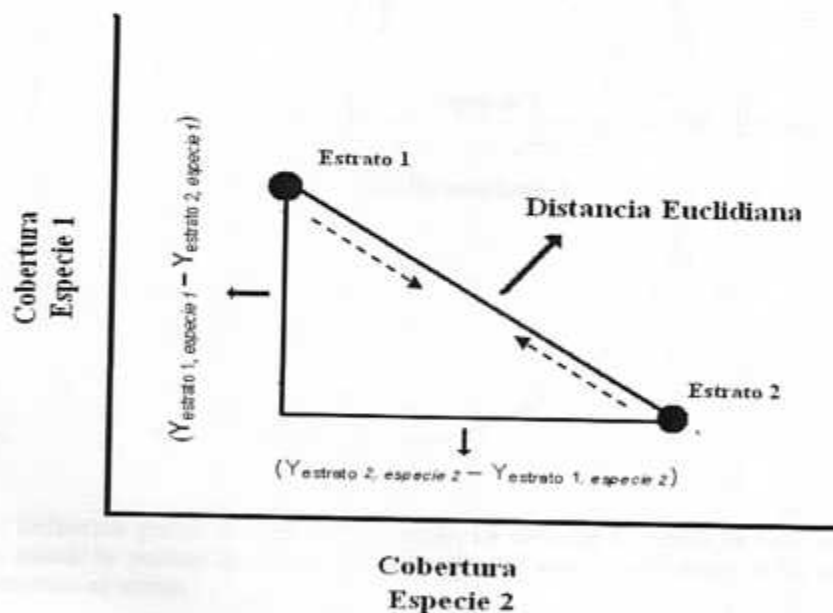


Fig. 31 Definición gráfica de distancia euclidiana. Las flechas con guiones muestran como se reduce la distancia euclidiana cuando los estratos tienen cobertura similar en las dos especies. Esta distancia no tiene valor máximo.

3. Distancia de Cuerda:

$$D_{\text{Cuerda}}(x_1, x_2) = \sqrt{\sum_{j=1}^p \left[ \sqrt{\frac{Y_{1j}}{\sum_{j=1}^p Y_{1j}^2}} - \sqrt{\frac{Y_{2j}}{\sum_{j=1}^p Y_{2j}^2}} \right]^2}$$

$x_1$  = Estrato 1

$x_2$  = Estrato 2

$j$  = Especies (1... $p$ )

$Y$  = proporción de cobertura, transformado angularmente

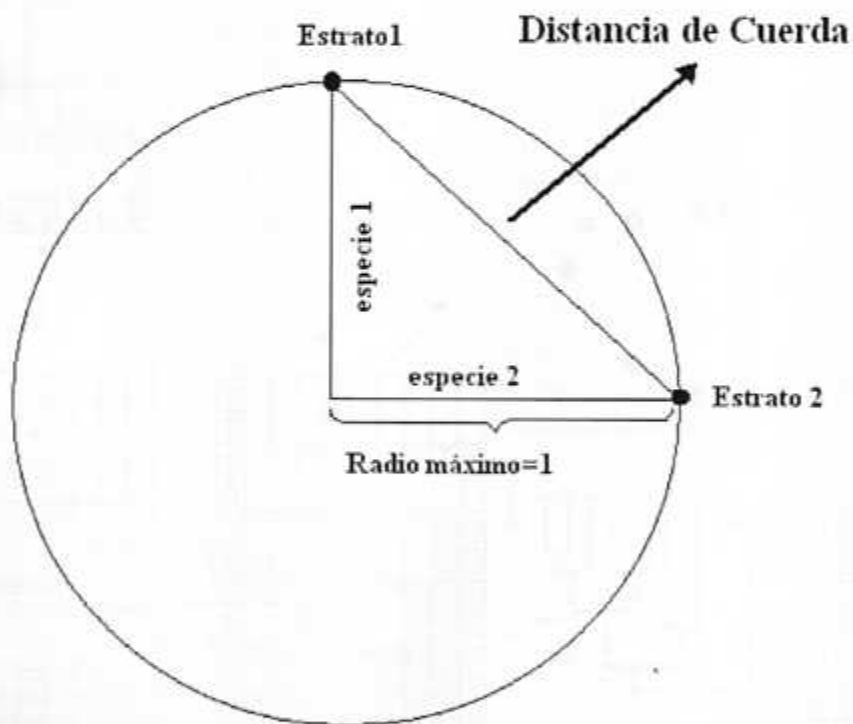


Fig. 32 Definición gráfica de distancia de cuerda. La distancia de cuerda máxima es  $\sqrt{2}$  y se alcanza cuando se produce un círculo con radio de valor uno, lo cual ocurre si los estratos no tienen especies en común.

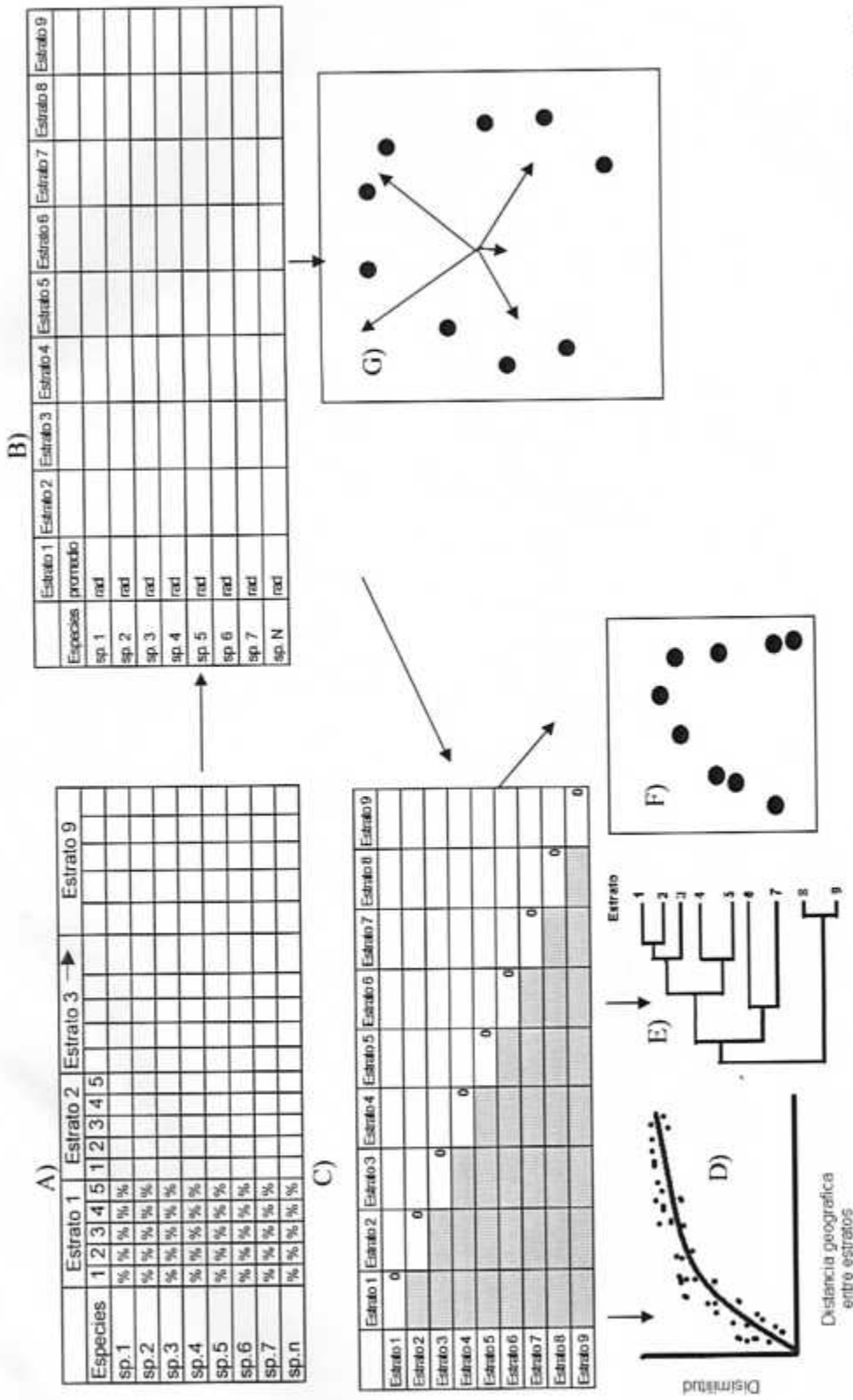


Fig. 33. Esquema de los pasos para llevar a cabo los métodos multivariados, con que se determinó la zonación vertical de organismos A) Matriz original con la cobertura (%) para cada cuadrícula (1 a 9). B) Matriz con el promedio por estrato, de los datos de las cuadrículas transformados angularmente, expresados en radianes (rad). C) Matriz triangular de disimilitud entre los estratos basada en la distancia de cuerda. D) Diagrama de conglomerados. E) Análisis de conglomerados. F) Análisis escalado multidimensional. G) Análisis de componentes principales.