

Abundancia, biomasa y relaciones sedimentarias de *Americanuphis reesei* (Polychaeta: Onuphidae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica

Raúl E. Rojas^{1,2} & José A. Vargas³

1. Programa de Posgrado en Gestión de Áreas Costeras Tropicales (GIACT), Universidad de Costa Rica, 2060, San José, Costa Rica; daector@yahoo.com
2. Universidad de Costa Rica, Sede Regional de Limón, Limón, Costa Rica.
3. Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica, 2060, San José, Costa Rica; javargas@biologia.ucr.ac.cr

Recibido 08-IX-2008. Corregido 06-XI-2008. Aceptado 03-XII-2008.

Abstract: Abundance, biomass, and sedimentary relationships of *Americanuphis reesei* (Polychaeta: Onuphidae) in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. The main population of *Americanuphis reesei* known in Costa Rica is located along the intertidal muddy sand sediments at the middle part of the Eastern bank of the Gulf of Nicoya. This is a tubicolous, viviparous, hermaphrodite worm, and one of the world's largest polychaetes. In the studied area it typically measures 0.6 to 1.2m, or more, and weights 50 to 70g. Granulometric curves of core sediment samples were correlated to the spatial density of individuals at the corresponding sampling site. The preferred substrate by this species is a mixture of poorly to moderately sorted sands, usually where there are over 80% of sand particles (75 to 2 000 μ m), mostly medium sands (250 to 425 μ m), and with little contents of silt and clays. The particle size frequencies distribution curve is positive asymmetric and strongly leptokurtic around the median. By means of area measurements on a density distribution map, the population was assessed as around 10.24x10⁶ individuals, and fresh biomass as approximately 599.9 metric tons. The population is divided into four main aggregations, that all together cover some 110 ha, but 85% of worms are concentrated in less than 50 ha. The density of individuals per square meter is 9.3 (=545.8g·m⁻² FW) in average, but its observed maximum density of 134 individuals equals a biomass concentration of 7 847.4g·m⁻² FW (=1 306.4g·m⁻² DW), which might be the highest density of biomass ever reported for a polychaete. Some hypothesis proposed as explanations of this high biomass are: the worm's specificity to a substrate generally not accepted by other animals and a tube-dwelling habit that protects the worm against predation and inhibits competition from other benthic mega-invertebrates, the high ecosystem's primary production that sustains trophic webs that include this species, and the contribution to these webs made by algae and epibiotic fauna that use *A. reesei*'s tubes as substrate. Rev. Biol. Trop. 56 (Suppl. 4): 59-82. Epub 2009 June 30.

Key words: Costa Rica, Gulf of Nicoya, tropical benthos, intertidal flat, Polychaeta, Onuphidae, *Americanuphis reesei*, benthic biomass, grain size.

El poliqueto onúfido *Americanuphis reesei* fue descrito por Fauchald (1973) con base en especímenes recolectados en 1969 en las costas del Golfo de Panamá, donde alcanza longitudes mayores a un metro, por lo que se le considera uno de los anélidos más grandes del mundo. *A. reesei* ha sido hallado en Costa Rica y su identidad fue confirmada por Dean (2004), a partir de registros de Vargas (1996) en el Golfo

de Nicoya. La especie tiene gran importancia comercial pues es fuente de prostaglandinas utilizadas en maricultura para la maduración gonadal de camarones peneidos (D'Croz *et al* 1988). Por tal motivo existe un gran interés en una pesquería basada en esta especie. Sin embargo, el conocimiento sobre la biología de este organismo es todavía exiguo, aunque recientemente se han realizado, en poblaciones

del Golfo de Panamá, algunas investigaciones sobre su alimentación y comportamiento en acuario (Luna & López 2001a), su fisiología y su bioquímica (Luna & López 2001b, Gómez *et al.* 2001, Villalaz *et al.* 2001), su reproducción (Luna *et al.* 2001a), y su morfometría (Luna *et al.* 2001b).

La especie habita en planicies areno-fangosas de la zona intermareal y su distribución espacial es en “parches”, o agregada en cuanto a la densidad por unidad de área (variancia mayor que el promedio). *A. reesei* habita dentro de un tubo en forma de “U” que supera los dos metros (Fauchald 1977) y cuyos extremos emergen hasta 12cm sobre el sustrato. El tubo tiene una matriz mucosa secretada por el gusano que aglutina arena y detritos (Luna & López 2001a) y sobre la cual crecen varios tipos de algas, principalmente filamentosas, que albergan un variado grupo de invertebrados.

Entre los Onuphidae son frecuentes el hermafroditismo y el viviparismo (Giangrande 1997), aunque oocitos y espermatozoides tienden a desarrollarse en diferentes secciones de las gónadas y en diferentes momentos del ciclo reproductor. Luna *et al.* (2001a) notaron que *A. reesei* es hermafrodita y muy posiblemente protándrica, pero que también puede ser monoica, condición muy inusual en este tipo de poliquetos. Además, descubrieron que esta especie es politética, por la prolongada permanencia de oocitos con vitelo, aunque con un máximo anual de reproducción en las poblaciones del Golfo de Panamá, que se presenta entre septiembre y diciembre, según la localidad. Importante es su observación de que los oocitos primarios pueden ser reabsorbidos, lo que permitiría la posibilidad de producir varias generaciones de descendientes. Esto sugiere indirectamente que los individuos podrían ser tan longevidos como un año, o mucho más.

A. reesei es capaz de regenerar los segmentos posteriores perdidos cuando la cabeza permanece unida a los metámeros que contienen las gónadas y algunos otros órganos internos. Luna *et al.* (2001a) encontraron que en los primeros 20 segmentos están las gónadas femeninas y en los siguientes 30, las masculinas. A

partir de ese punto puede darse una autotomía de los metámeros posteriores.

Suele señalarse a las características del sedimento, especialmente textura y contenido de materia orgánica, como los principales factores abióticos determinantes de la abundancia y distribución de los invertebrados bénticos marinos (Gray 1981) y a las relaciones de competencia intra e interespecífica y a la depredación como los principales factores bióticos limitantes. Numerosas investigaciones confirman este postulado en zonas intermareales (Cassie & Michael 1968, Cassie 1972, Penas & González 1983, Raffaelli *et al.* 1991), así como en ambientes sublitorales (Shin & Thompson 1982, Hsieh 1995). Sin embargo, la mayoría de estos estudios son sinecológicos y se basan en la observación de la variación espacial de la abundancia y de la composición de las asociaciones de organismos bénticos que conforman la comunidad, influenciadas por las propiedades del sedimento y otros factores abióticos y bióticos. Estos estudios se limitan a describir la granulometría del sedimento sólo en términos del porcentaje de arcillas y arenas, sin establecer divisiones más finas. Además, la mayoría de estos estudios han sido realizados en ambientes no tropicales, por lo que un entendimiento de la ecología de las comunidades bentónicas tropicales esta aún en su etapa joven (Alongi 1989, 1990).

La extrema dominancia del hábitat por *A. reesei* y la aparente ausencia de competidores y otros organismos de dimensiones similares obligan a un acercamiento más autecológico. Esto justifica un análisis más detallado de la granulometría, por rediseño del muestreo, pues ésta tiene cierta influencia sobre la densidad de la especie, sin ser la única explicación de las variaciones en densidad ni de la gran biomasa acumulada.

Los objetivos de este estudio fueron: estimar la abundancia de *A. reesei*, en biomasa y número de individuos, ubicándola en la zona de estudio y establecer la relación entre las características granulométricas del sustrato y la abundancia de la especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción del Golfo de Nicoya: El Golfo de Nicoya (10° N; 85° W) es un estuario de aproximadamente 80km de longitud y 55km de anchura máxima. Su profundidad varía de 50 a 100m en la boca y se reduce a menos de 20m en el golfo interno (Voorhis *et al.* 1983) (Fig. 1). Los manglares abundan en zonas protegidas del oleaje, especialmente en sus márgenes occidental y oriental interior y cubren 15176ha, poco más de 1% de la superficie del golfo (Jiménez 1994). La dinámica de las aguas del estuario durante el año está determinada por un régimen estacional de lluvias. La estación seca es de diciembre a abril o mayo, la lluviosa inicia a mediados de mayo y concluye a fines de noviembre, con una interrupción de unas tres semanas entre julio y agosto y máxima precipitación en septiembre y octubre, con precipitación anual promedio de 1 340 a 3 420mm según donde se mida (Herrera 1985). Para Epifanio *et al.* (1983) y Voorhis *et al.* (1983) el Golfo de Nicoya es un sistema estuarino sometido a variaciones estacionales en la descarga de los ríos. La estratificación térmica y salina es más evidente durante la estación lluviosa y más en la parte interna del golfo que en la boca, aunque allí persiste una termoclina entre 30 y 40m de profundidad y diferencias de 14°C entre los extremos de la columna de agua (Voorhis *et al.* 1983). También, la concentración y distribución de O₂ disuelto y de nutrimentos muestran fuertes variaciones estacionales en el golfo interno, mientras son más estables en el externo (Epifanio *et al.* 1983, Chaves & Birkicht 1996). Los vientos prevalecientes son del norte y nordeste, que experimentan un notable incremento en su fuerza desde diciembre o enero (estación seca) y contribuyen a la ruptura de la termoclina y de la quimioclina en el golfo interno (Lizano 1998, Lizano & Vargas 1993).

El estuario es dominado hidrodinámicamente por un fuerte régimen semidiurno de mareas de ámbito medio de 228cm en Puntarenas (Fig. 1). Su nivel asciende desde un nivel promedio de 26cm en bajamar, a 254cm

como media de pleamar y hasta 280cm como promedio en sicigias (Lizano 2006).

Características sedimentarias: Maurer & Vargas (1984) y Vargas *et al.* (1985) han descrito los sedimentos del fondo del Golfo de Nicoya como de tipo fino, suaves, y enriquecidos orgánicamente, e indican que las comunidades bénticas que se les asocian son tal vez estructuradas principalmente por factores ambientales bióticos como depredación y competencia, mientras que en el golfo externo las estructuran otros factores físicos.

El sedimento de una zona intermareal ha sido descrito por Vargas (1987, 1988) para la playa fangosa de Punta Morales, situada en la misma margen del estuario en que se realizó este estudio. En Punta Morales los sedimentos se componen de 65% en peso de arena y de hasta 32% de limos y arcillas; los primeros dos centímetros del sustrato constituyen una capa de color pardo, en la que la concentración de oxígeno decrece rápidamente con la profundidad, bajo la cual se encuentran sedimentos gris oscuro. Sin embargo, la playa de Cocorocas, a poca distancia de Punta Morales, muestra una extensa planicie con sedimentos de tipo arenoso (Dittman & Vargas 2001).

Área de estudio: El área estudiada se encuentra en la margen oriental del Golfo de Nicoya (Fig. 1), sobre una porción de la franja costera de bancos de sustrato suave, o “planicies” intermareales de arenas finas a medias principalmente, mezcladas con un poco de limos, arcillas y algunas pocas arenas de otros grosores. Comprende unas 750ha dispuestas a lo largo de esta franja, tiene su límite sureste entre los esteros Pelusa y de Puntarenas (hoja cartográfica IGN 3245 IV) y su extremo noroeste al borde del estero Chomes (IGN 3246 III). Un sistema de manglares y canales naturales bordea su lado noreste. Esta franja mide aproximadamente 9.5km de largo por 1 a 1.5km de ancho, cuando está expuesta durante las mareas bajas en sicigias, y es donde se encuentran las mayores concentraciones poblacionales de *A. reesei* conocidas hasta la fecha en Costa Rica,

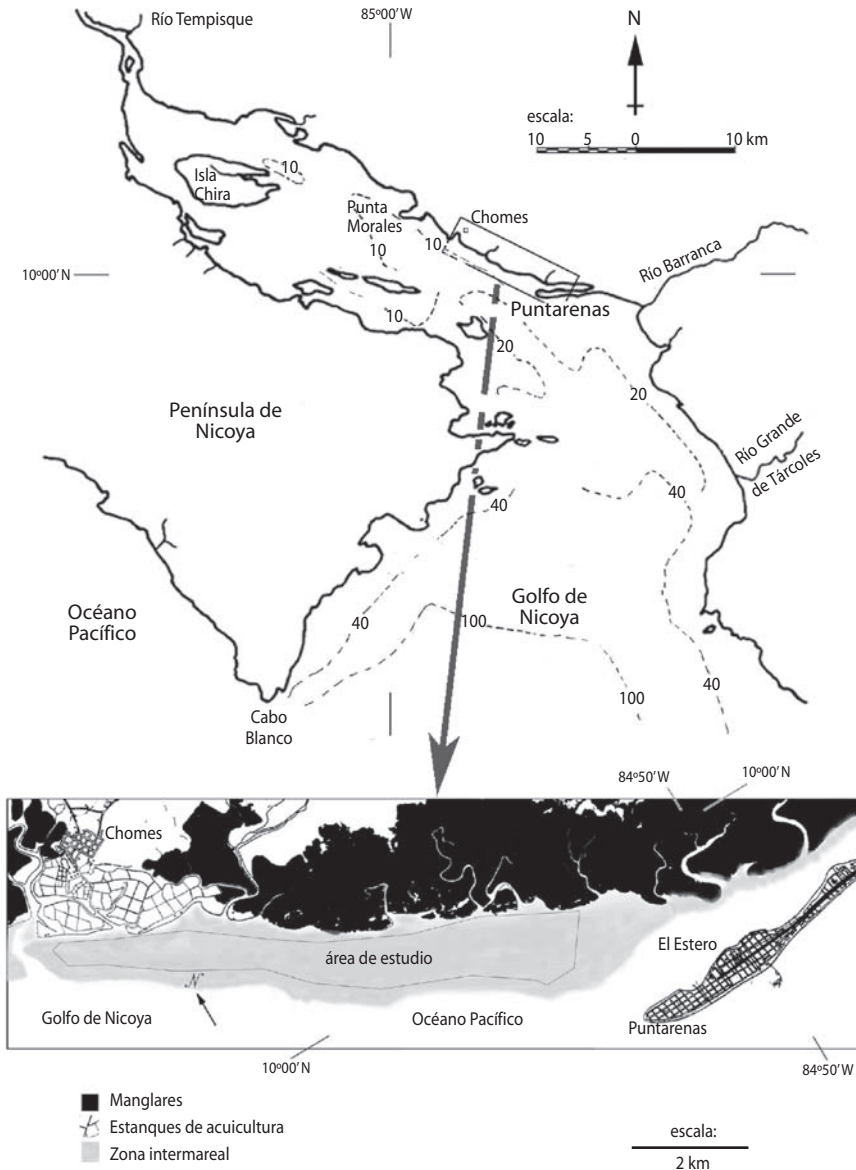


Fig. 1. Ubicación del área de estudio en el Golfo de Nicoya, Pacífico de Costa Rica. Isobatas en metros. Detalles del recuadro basados en fotografías aéreas y en las hojas cartográficas IGN 3245 IV e IGN 3246 III.

y las únicas suficientemente grandes como para motivar una extracción comercial.

Tamaño y distribución de la población:

La abundancia se estimó, por planimetría, como el número de individuos (N) existentes

en el área total (A) ocupada por el recurso. El área se midió con un programa de ordenador (Image Tools ver. 3.00, Univ. Texas Science Health Center in San Antonio), sobre un mapa a escala con isopletras que representan la distribución de intervalos de densidad de poliquetos

por unidad de área en los bancos intermareales. Con las isopletas se estimó el área A_i ocupada por cada uno de los intervalos de densidad; la sumatoria de los productos de las áreas A_i por sus correspondientes puntos medios de intervalo de densidad (d_i) da el número total de individuos (N) en la población:

$$N = \sum_{i=1}^n (A_i \times d_i)$$

Adicionalmente, $A = \sum A_i$.

El mapa se construyó cotejando las coordenadas geográficas de los puntos de muestreo con la correspondiente densidad de poliquetos en cada punto, disponiéndolas en una cuadrícula sobre la que se trazó las isopletas de densidad.

La obtención en el campo de los valores de densidad y sus correspondientes coordenadas ($n=417$, si se incluyen valores con densidad cero tomados adicionalmente para establecer los límites de los bancos) se hizo siguiendo transectos más o menos perpendiculares a la línea de costa. Las mediciones se hicieron sobre puntos de muestra a intervalos más o menos regulares de unos 50m. En cada punto se contó los tubos emergentes dentro de una cuadrícula de 1x1m. Cuando se observó que la densidad variaba muy repentinamente, se tomó uno o más datos adicionales antes de cubrir la distancia preestablecida entre puntos de muestra. El muestreo se realizó en los días 2003-XI-23 a 2003-XI-28, 2003-XII-22 a 2003-XII-28, y 2004-I-22 a 2004-I-25. Las coordenadas fueron determinadas por un receptor de señal de satélite para posicionamiento global (GPS), previa georeferenciación y calibración del receptor sobre un hito de posición fijado en la Estación de Ciencias Marinas (ECMAR) en Punta Morales. Luego, éstas se ajustaron a una cuadrícula de la proyección Lambert Costa Rica Norte, sobre el esferoide Clarke de 1866.

Densidad: La densidad (d) de individuos por metro cuadrado corresponde a la mitad del número de tubos del poliqueto que emergen del sustrato (el poliqueto habita un tubo en forma de "U" con sus dos extremos en la superficie del sedimento) dentro de una cuadrícula de un metro cuadrado ($d = \text{ind} \cdot \text{m}^{-2} = [n/2] \cdot \text{m}^{-2}$, donde n es el número de tubos contados dentro de la cuadrícula). A la densidad se le restó un factor de corrección (v) que representa el número esperado de tubos deshabitados por cada cuadrícula, a un determinado nivel de densidad. Esta corrección se estimó según datos de 50 cuadrículas con 1 a 121 tubos presentes, muestreadas entre 2003-VIII-29 y 2003-IX-02, y entre 2003-XI-25 y 2003-XI-27. Como este número es variable y tiende a aumentar proporcionalmente a la densidad de tubos, con un modelo de regresión simple lineal se asignó un valor al v_i correspondiente a cada intervalo de densidad d_i , por lo que la fórmula anterior se modificó a la siguiente:

$$N = \sum_{i=1}^n (A_i \times [d_i - v_i])$$

En la regresión se corrige el punto medio de cada intervalo de densidad al restarle su correspondiente factor de corrección por vacuidad de tubos y así se estiman más certeramente los individuos en cada clase de densidad en la población.

Biomasa: Para estimar la biomasa total (B), se hizo una conversión con el peso individual promedio (b) de los poliquetos, calculado con $n=20$ poliquetos recolectados al azar de entre los poliquetos capturados por recolectores de carnada en diferentes momentos del estudio y preservados en hielo para su transporte inmediato al laboratorio, donde fueron pesados individualmente con balanza de 0.001 g de resolución. Así, la biomasa total de la población es:

$$B = \sum_{i=1}^n (A_i \times [b \times \{d_i - v_i\}])$$

que equivale a decir $B = N \cdot b$, pero se elige la fórmula anterior para calcular la biomasa por intervalo de densidad.

También se estimó simultáneamente esta biomasa como peso seco, que se obtuvo por deshidratación de 12 de los organismos recolectados hasta por 72 días en horno de convección a 65°C, hasta obtener peso constante.

Análisis granulométrico y tratamiento de los sedimentos: Se recolectó 35 réplicas de muestra del sedimento en marea baja con un barreno cilíndrico de 5.6cm en diámetro interno que fue hundido en el sustrato hasta 15cm de profundidad (volumen de réplica: 370cm³). Simultáneamente, se tomó la densidad de tubos de poliqueto por metro cuadrado con una cuadrícula de 1m x 1m; el barreno se aplicó en o muy cerca del centro de la cuadrícula. Cada réplica se almacenó separadamente en una bolsa plástica y secada en horno de convección a 65°C por varias horas hasta lograr peso constante, procedimiento que se repitió justamente antes del análisis.

El diseño del muestreo fue en transectos lineales de 10m de largo y cinco puntos de muestra por transecto (diseño sistemático) en la mayoría de los casos, aunque también se tomó algunas muestras por separado en áreas con densidades de poliquetos por unidad de área previamente seleccionadas (muestreo dirigido). Los transectos fueron distribuidos cubriendo el centro de las agregaciones de *A. reesei*, donde se observó las mayores densidades de tubos, así como los bordes, que tenían densidades bajas, y zonas con densidades intermedias.

La composición granulométrica se determinó tamizando de 250 a 300 g de sedimento de 21 de las 35 muestras con una columna de tamices (Dyer 1986) en secuencia decreciente de aperturas de poro: 2 000, 850, 425, 250, 150, 75 y 62µm (o, en su defecto, 53µm) y pesando la porción retenida por cada tamiz. Se efectuó una separación en seco, con un agitador eléctrico para tamices, durante 10 a 15 minutos, salvo casos de partículas cohesionadas y no fácilmente disgregables, en que se filtró con agua corriente y agitación manual, para luego

volver a secar y pesar las fracciones retenidas. Las restantes 14 réplicas fueron analizadas con el mismo procedimiento, pero sólo con tamices de 2 000 y 75µm para separar en grava, arena y materia fina (arcilla y limo).

El tipo de material (arcilla, arena, grava, etc.) se clasificó por el tamaño de sus partículas, según una modificación de la escala Wenworth-Udden (Dyer 1986), adaptada a las aberturas de malla de los tamices disponibles para este estudio, que se muestra en el Cuadro 1. En algunos de los cálculos estadísticos se utilizó los puntos medios de cada intervalo de clase de tamaños dados en este cuadro.

Por conveniencia, se aumentó de 62 a 75µm el diámetro de partícula máximo que define los componentes finos; se sumó los porcentajes de sedimentos retenidos por los tamices de 53 y 63µm, cuando fueron utilizados, al porcentaje de sedimentos finos eliminados de la columna de tamizado para estandarizar los porcentajes obtenidos de estos componentes en un único intervalo de clase y permitir así la realización de análisis estadísticos congruentes con todas las muestras. Las categorías “guijarro” y “gránulo” se clasificaron conjuntamente como “grava” y se les asignó arbitrariamente un límite máximo de tamaño de 5mm, ligeramente superior al máximo observado.

De la muestras se extrajo previamente todo fragmento reconocible de conchas de molusco con signos de aparición reciente (bordes afilados, restos de periostraco, entre otros), huesos de pez, organismos muertos y demás material de origen animal así como hojas y madera.

El porcentaje de materia orgánica se obtuvo por pérdida de peso en ocho sub-muestras de 10 a 25g calcinadas a 550-600°C durante un mínimo de 4.5h, tomadas de muestras de sedimento escogidas al azar antes de tamizarlas.

Análisis estadístico de datos: Una regresión lineal simple (Daniels 1977) se usó para calcular el número de tubos vacíos esperados en función del total de tubos de *A. reesei* contados por cuadrícula. Otros modelos de regresión lineal, simple o múltiple (Daniels 1977), para determinar la posible relación de la densidad de

CUADRO 1

Clasificación de los componentes del sedimento, según el tamaño de partícula, utilizada en este estudio*

clasificación del material	ámbitos de diámetro de partícula					
	escala Wenworth-Udden		escala modificada, este estudio			
	en μm	en grados ϕ	en μm	en grados ϕ	punto medio (μm)	
grava	guijarro	4000 a 8000	-3 a -2	grava:	grava:	3500.0
	gránulo (granito)	2000 a 4000	-2 a -1	2000 a 5000	-2.32 a -1.00	
	arena muy gruesa	1000 a 2000	-1 a 0	850 a 2000	-1.00 a +0.23	
	arena gruesa	500 a 1000	0 a +1	425 a 850	+0.23 a +1.23	637.5
arena	arena media	250 a 500	+1 a +2	250 a 425	+1.23 a +2.00	337.5
	arena fina	125 a 250	+2 a +3	150 a 250	+2.00 a +2.74	200.0
	arena muy fina	62.5 a 125	+3 a +4	75 a 150	+2.74 a +3.74	112.5
finos	limo y arcilla	0.244 a 62.5	+4 a +12	< 75	+3.74 a +12.00	37.5

(*) Se da como referencia la escala Wenworth-Udden (Dyer 1986) de clases de tamaño de grano. $\phi = -\log_2(\text{mm})$.

tubos con los parámetros estadísticos, los porcentajes de partículas de determinado tamaño en el sedimento retenidas por los tamices, o los descriptores estadísticos de las distribuciones de frecuencia de tamaños de partícula.

Se calculó las estadísticas básicas descriptivas de media y dispersión de tamaño de partícula con el método matemático, o de los momentos, basado en el alejamiento o la “distancia” entre el dato o parámetro y el promedio (Dyer 1986): tamaño promedio de partícula, desviación estándar (que expresa la “uniformidad” como gradación o “sorting” en los tamaños de partículas), simetría de la distribución por tamaños (sesgo o skewness) y extensión o “aplanamiento” de la curva de distribución (kurtosis).

Con técnicas estadísticas multivariadas se relacionó la composición granulométrica, considerando en conjunto los porcentajes de todos los diámetros de partícula presentes en la muestra, con la densidad de tubos de *A. reesei* por unidad de área. Con análisis de conglomerados por agrupamiento jerárquico (Bakus 1990) se clasificó las réplicas de muestra de sedimento según el grado de similitud entre sus composiciones porcentuales por clases de tamaño de partícula. El ordenamiento por gradación

multidimensional estandarizada (MDS) se aplicó para confirmar esta clasificación (Manly 1986, Everitt & Dunn 1991), dando los valores relativos de similitud entre las muestras de sedimento y así representar su distribución sobre un plano bidimensional. Luego, los resultados de estas dos técnicas se superpusieron a la densidad de *A. reesei* asociada con cada réplica.

RESULTADOS

Biomasa de *A. reesei*: La estimación de la biomasa de la población se basó en el peso escurrido promedio por individuo (materia fresca de los poliquetos, FW) de $58.56\text{g} \pm 9.17\text{g}$ ($\bar{x} \pm \sigma$). La biomasa de los organismos es considerablemente variable, entre 37.63 y 73.72g; pese a ello, el intervalo de confianza de 95% (54.27 a 62.85g) de la estimación de la biomasa tiene una amplitud de sólo 8.58g, ligeramente menor que la desviación estándar, por lo que el coeficiente porcentual de variación es de 15.65%. Un *A. reesei* adulto mide típicamente entre 0.6 y 1.2m, con media de $83.6\text{cm} \pm 11.5\text{cm}$ de largo (Rojas & Fournier 1999), aunque esta medición es variable debido a su capacidad de estirar y contraer su cuerpo, y a la paulatina

regeneración de los metámeros posteriores, fenómeno frecuente en esta especie. Su grosor es mayor que un centímetro.

El porcentaje de biomasa seca promedio al final del experimento era $16.62\% \pm 2.63\%$ ($\bar{x} \pm \sigma$), que fue el usado en cálculos ulteriores. Existe una variabilidad importante entre el mínimo (13.19%) y el máximo (21.85%) de este porcentaje, ya que la amplitud del intervalo de confianza de 95% (14.95% a 18.29%) es mayor que la desviación estándar (2.63%), pero no se pudo determinar el origen de estas variaciones, que llevan a un coeficiente de variación de 15.79%.

Abundancia, biomasa, distribución y agregaciones poblacionales de *A. reesei*: En

el área de estudio se encontró que este poliqueto forma varias concentraciones de individuos en una zona alargada a manera de banda discontinua, más o menos paralela a la línea costera, cerca del centro de las planicies intermareales (Fig. 2). Estas agregaciones tienden a ocupar áreas más extensas hacia el suroeste.

Se identificó cuatro agregaciones poblacionales principales, llamadas localmente "bancos". La toponimia, otorgada por residentes y pescadores, se deriva de los nombres de localidades cercanas. Al mayor de estos bancos se le dividió *a posteriori* en dos sectores, para facilitar su estudio. La división también la hacen pescadores habitantes de sitios cercanos y que explotan el recurso, debido a que los

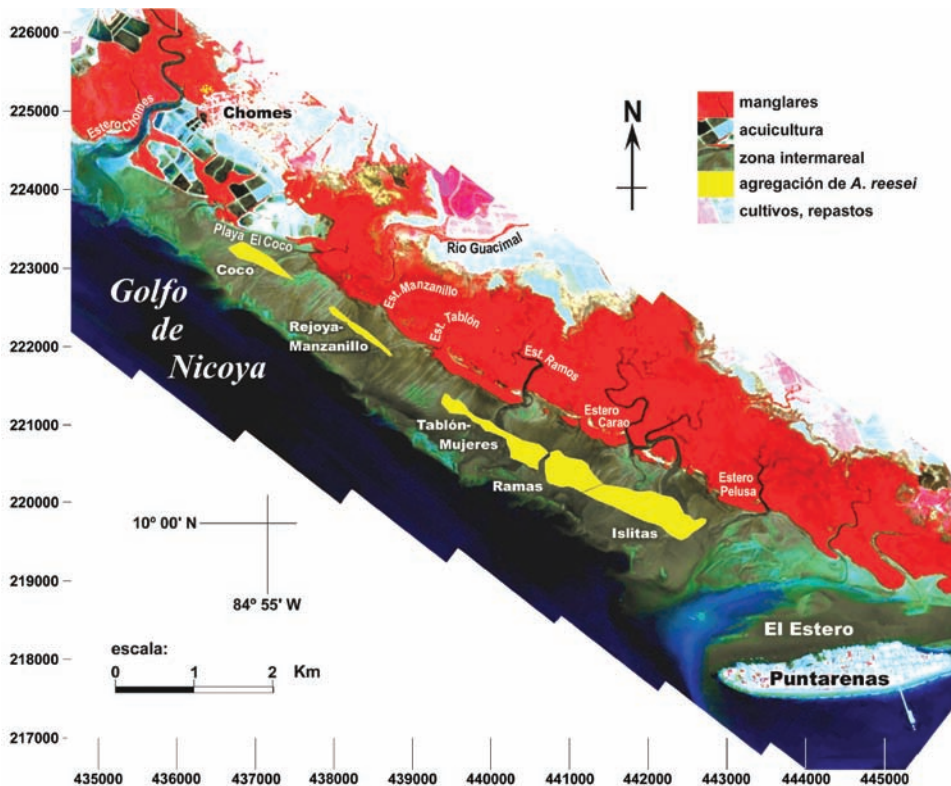


Fig. 2. Ubicación aproximada de las agregaciones poblacionales de *A. reesei* en la margen oriental media del Golfo de Nicoya. Coordenadas en proyección Lambert. Imagen digital aérea en falso color, tomada desde 14000 m el 20 de marzo de 2003 durante marea baja con sistema MASTER en simulación combinada de sistemas MODIS Y ASTER, por la NASA para el programa Misión Encarta 2003. Fotografía original cedida por cortesía del Centro Nacional de Alta Tecnología (CENAT), San José, Costa Rica.

núcleos de mayor densidad de poliquetos que ellos visitan están separados por una amplia zona de densidad baja.

Como la estimación del número de individuos de la población se basa sólo en la cantidad de tubos con poliquetos presentes, se aplicó un factor de corrección según la proporción de tubos inhabitados. Esta proporción varía de 0% a 67% de tubos vacíos por cuadrícula, aunque típicamente es entre 1% y 22%, con promedio (no ponderado) de 17.75%. De varios modelos probados de regresión entre tubos ocupados, tubos vacíos y densidad de tubos por unidad de área, se eligió un modelo lineal de regresión simple del número de tubos vacíos por unidad de área (V_i) como función del número total de tubos (D_i) en la misma unidad de área (Fig. 3), por tener el mayor coeficiente de correlación (r^2) y la menor probabilidad de rechazo de hipótesis nula.

La ecuación de regresión:

$$v_i = 0.16 \cdot d_i + 1.27$$

ajusta el punto medio de cada intervalo de densidad ($d_i = \frac{1}{2}D_i$) restándole su correspondiente factor de corrección por vacuidad de tubos ($v_i = \frac{1}{2}V_i$). Al considerar la proporción del área total correspondiente a cada clase de d_i , se

obtiene un promedio ponderado de 26.17% de tubos desocupados.

La abundancia o tamaño poblacional se estimó con la sumatoria de las áreas ocupadas por los distintos intervalos de clase de densidad, cuya distribución espacial se muestra en la Fig. 4 para tres de los bancos. Este mapa y su correspondiente cuadro de valores de número, biomasa y área ocupada por cada intervalo de clase (Cuadro 2) hacen notorio que poco más de la mitad (57.12%) de las 109.9ha ocupadas por las agregaciones de población corresponde a densidades bajas, de $10 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$ o menores. Sin embargo, estos intervalos contienen sólo 15.07% de la abundancia. El número total de poliquetos en el área de estudio es aproximadamente 10.2×10^6 individuos.

En cada uno de los cuatro bancos generalmente hay uno o dos núcleos de mayor densidad, pero de pequeña extensión, sobre y alrededor de los cuales los poliquetos concentran gran parte de la población (Fig. 4). En torno a ellos hay otras zonas mucho más amplias, pero con menor densidad. La densidad es inversamente proporcional a la distancia desde el núcleo, hasta que los poliquetos desaparecen o se encuentran en abundancias insignificantes en el borde visible de los bancos.

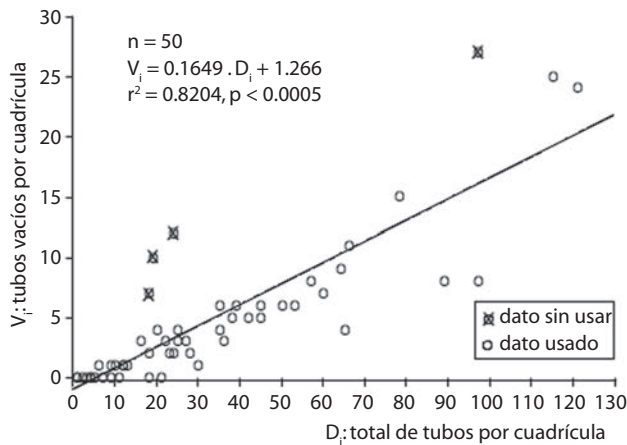


Fig. 3. Relación entre tubos vacíos (V_i) y total de tubos o densidad nominal (D_i) de *A. reesei* por cuadrícula de un metro cuadrado. Se excluyó del cálculo final cuatro datos muy alejados del ámbito normal de distribución de valores (“outliers”).

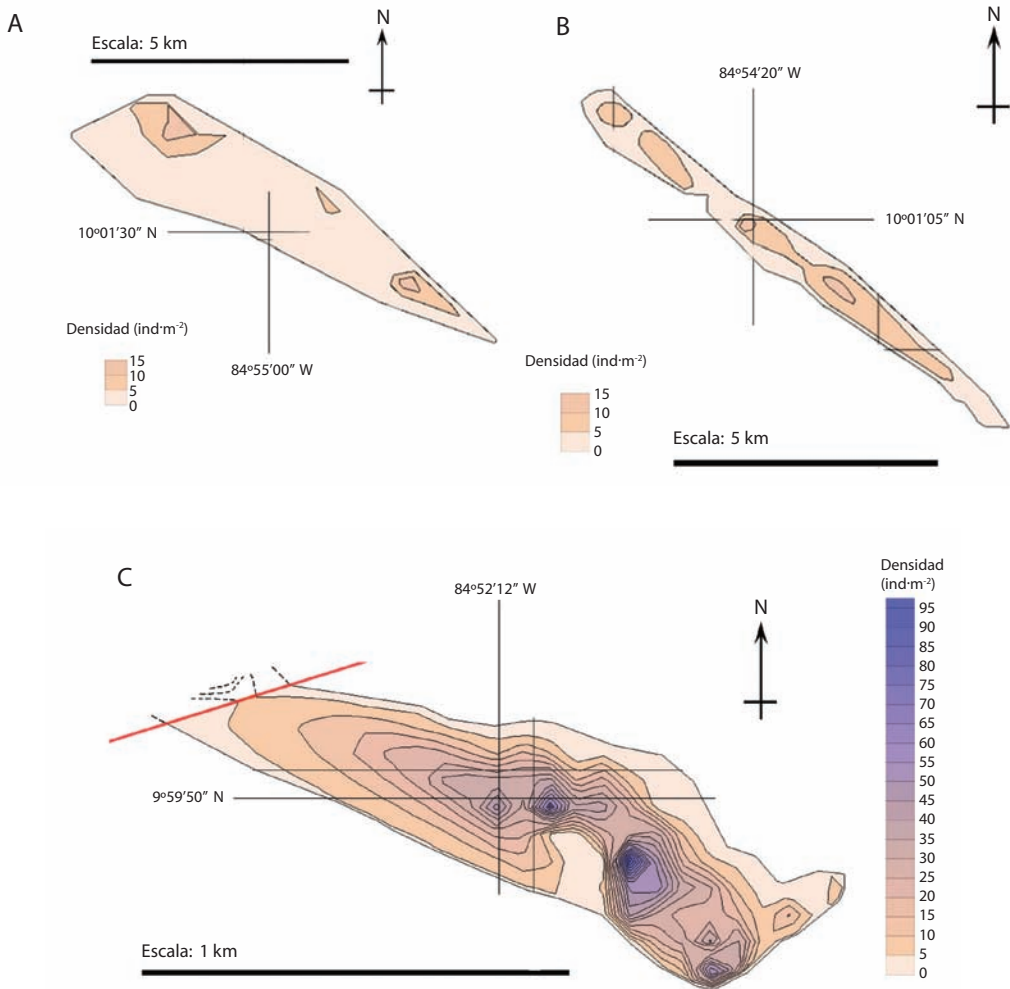


Fig. 4. Distribución espacial de la abundancia de *A. reesei* por intervalos de clase de densidad según observaciones tomadas entre el 2003-XI-23 y el 2004-I-25. Escala de densidad sin corregir conforme a la proporción de tubos inhabitados. Se muestra detalles de las agregaciones poblacionales en los bancos Coco (A), Rejoja-Manzanillo (B) y Tablón-Mujeres (C).

La biomasa fresca (FW) total del conjunto de individuos se estimó en 599.9 toneladas métricas, equivalentes a 99.7t de biomasa seca (DW). La biomasa tiende a concentrarse en un ámbito de densidades más amplio que el de la abundancia en número de individuos y 75.4% de ella se encuentra a densidades bajas, de 292.8 a 2049.7g·m⁻²FW (de 5 a 35ind·m⁻²).

Estas características dan densidades promedio más bien bajas para el total de la

población como número de individuos, sólo 9.3ind·m⁻², pero no es despreciable si se considera que esto equivale a 545.8g·m⁻²FW.

Fuera de la zona de estudio, se confirmó la existencia de una pequeña población de *A. reesei*, a unos 18km hacia el noroeste, en la localidad conocida como La Ensenada. Cubre aproximadamente 2.5ha y sus límites parecen discretos, con densidades típicas que, por comparación visual, parecen ser de 40 a

CUADRO 2

Distribución de abundancia estimada de *A. reesei*, en número de individuos (*N*) y en biomasa (*B*) por intervalo de densidad, en el conjunto de agregaciones estudiadas*

intervalo (ind·m ⁻²)	d _i (ind·m ⁻²)	v _i (ind·m ⁻²)	d _i - v _i (ind·m ⁻²)	área (ha)	% de área	N (310 ³)	% de N	B _{fresca} (t)	B _{seca} (t)
0 a 5	2.5	1.68	0.82	38.162	34.72	314	3.06	18.36	3.05
5 a 10	7.5	2.50	5.00	24.620	22.40	1230	12.01	72.05	11.98
10 a 15	12.5	3.33	9.17	12.806	11.65	1175	11.47	68.79	11.43
15 a 20	17.5	4.15	13.35	9.010	8.20	1203	11.74	70.43	11.71
20 a 25	22.5	4.98	17.52	7.814	7.11	1369	13.37	80.19	13.33
25 a 30	27.5	5.80	21.70	6.768	6.16	1469	14.34	86.00	14.29
30 a 35	32.5	6.63	25.88	4.931	4.49	1276	12.46	74.72	12.42
35 a 40	37.5	7.45	30.05	1.826	1.66	549	5.36	32.14	5.34
40 a 45	42.5	8.27	34.23	1.224	1.11	419	4.09	24.54	4.08
45 a 50	47.5	9.10	38.40	1.003	0.91	385	3.76	22.56	3.75
50 a 55	52.5	9.92	42.58	0.893	0.81	380	3.71	22.26	3.70
55 a 60	57.5	10.75	46.75	0.311	0.28	145	1.42	8.51	1.42
60 a 65	62.5	11.57	50.93	0.127	0.12	65	0.63	3.79	0.63
65 a 70	67.5	12.40	55.10	0.124	0.11	69	0.67	4.02	0.67
70 a 75	72.5	13.22	59.28	0.081	0.07	48	0.47	2.83	0.47
75 a 80	77.5	14.05	63.45	0.078	0.07	49	0.48	2.90	0.48
80 a 85	82.5	14.87	67.63	0.052	0.05	35	0.34	2.06	0.34
85 a 90	87.5	15.70	71.81	0.043	0.04	31	0.30	1.80	0.30
90 a 95	92.5	16.52	75.98	0.021	0.02	16	0.15	0.92	0.15
95 a 100	97.5	17.34	80.16	0.007	0.01	6	0.06	0.34	0.06
100 a 105	102.5	18.17	84.33	0.006	0.01	5	0.05	0.30	0.05
105 a 110	107.5	18.99	88.51	0.002	0.00	2	0.02	0.10	0.02
110 a 115	112.5	19.82	92.68	0.001	0.00	1	0.01	0.06	0.01
115 a 120	117.5	20.64	96.86	0.001	0.00	1	0.01	0.06	0.01
120 a 125	122.5	21.47	101.03	0.001	0.00	1	0.01	0.06	0.01
125 a 130	127.5	22.29	105.21	0.000	0.00	0	0.00	0.03	0.00
130 a 135	132.5	23.12	109.39	0.001	0.00	1	0.01	0.07	0.01
total:				109.915	100.00	10243	100.00	599.87	99.70

*Resultados corregidos según el número esperado de tubos inhabitados. B_{fresca}: biomasa como peso húmedo, B_{seca}: biomasa deshidratada, d_i: punto medio del intervalo, v_i: factor de corrección al punto medio.

75 tubo·m⁻². También se recopiló algunos otros informes verbales, no comprobados, de la posible presencia de *A. reesei* en otras localidades, a densidades muy bajas y siempre en la margen oriental del golfo, aunque no se determinó si son agregaciones importantes ni se confirmó la identidad de la especie.

Caracterización granulométrica del sustrato: Con base en los tamaños de partícula, se definió la textura granulométrica de cada réplica según sus mezclas porcentuales de materiales finos (fango), arena y grava, siguiendo la escala de tamaños de partículas propuesta para este estudio. Estos porcentajes

se ubicaron sobre un gráfico ternario (Fig. 5), en el que se representa también la clasificación de mezclas de Shephard (1954).

La mayoría de las muestras pueden definirse como arena, debido al gran predominio de partículas de 75µm a 2mm de diámetro, por lo que se localizan cerca del vértice derecho de la Fig. 5. Sólo cinco de las 35 réplicas contienen 25% o más de partículas de limo o arcilla, dando una mezcla de arena fangosa.

El sedimento superficial generalmente contiene entre 80% y 90% (y más) de arenas, especialmente la fina, pero limos y arcillas son más escasos, normalmente menos que 15%. El contenido de grava es muy exiguo, cuando no ausente. La típica capa parda observada en el sustrato en Punta Morales (Vargas 1987, 1988), frecuentemente es reemplazada en la zona de muestreo por una capa arenosa gris claro o una mezcla de material pardo y gris claro de espesor variable, generalmente entre 3 y 15cm, bajo la cual aparecen sedimentos gris oscuro.

Con los porcentajes acumulados de partículas que atraviesan los diferentes tamices que constituyeron la secuencia completa de tamices usada para 21 de las muestras de sedimento,

se construyó un gráfico de la distribución de frecuencias de los tamaños de grano (Fig. 6) como curvas en ojiva. En éste se observa que los mayores incrementos del porcentaje en peso seco no retenido por el tamiz ocurren generalmente entre 150 y 425µm, o hasta 850µm, pero son especialmente mayores entre 250 y 425µm. Esto muestra que la categoría de tamaño de grano que más contribuye a la mezcla de sedimentos es la de arena media, seguida de arena fina en unos casos, o de arena gruesa en otros. Además, el porcentaje del peso de las arcillas y limos es relativamente bajo, inferior a los de arenas muy fina y muy gruesa.

El porcentaje de materia orgánica en los sedimentos es variable, dentro de un amplio ámbito de 1.52% a 3.18% del peso seco de la muestra calcinada y en las ocho réplicas analizadas el coeficiente de variación fue de 0.23%. Sin embargo, el promedio de 2.38%±0.54 se encuentra dentro de un intervalo de confianza un poco más estrecho, que comprende de 1.92% a 2.83%.

Relación entre granulometría y densidad de *A. reesei*: La relación entre la densidad

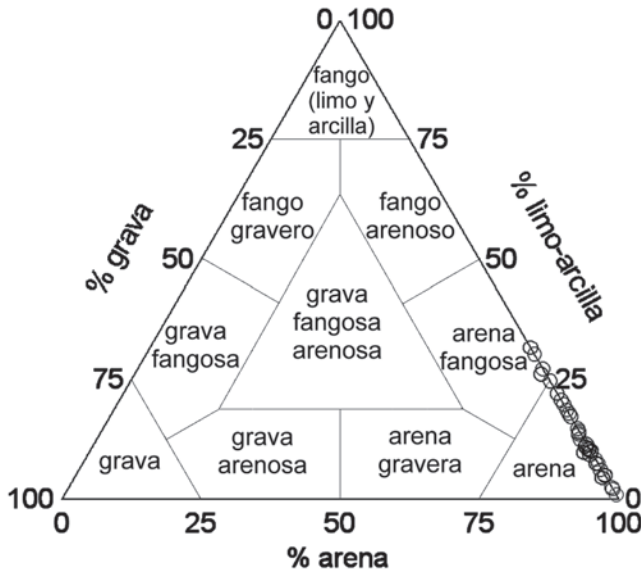


Fig. 5. Clasificación de mezclas de componentes finos, arena y grava, según Shephard (1954), para n=35 muestras de sedimentos recolectadas en el área de estudio.

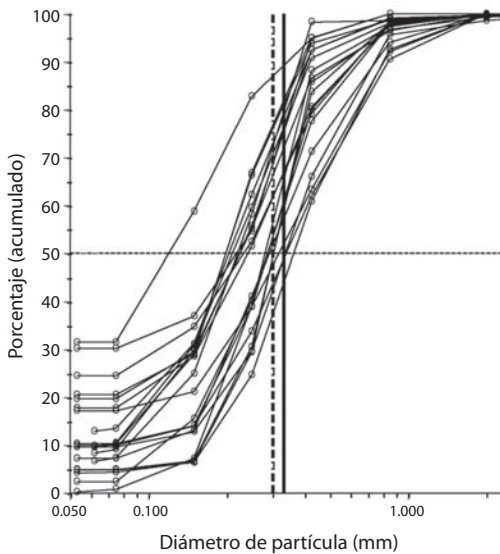


Fig. 6. Porcentajes acumulados de partículas (según peso seco total de cada muestra) que atraviesan una secuencia de tamices de distintos tamaños de apertura de malla. $n=21$. La línea discontinua sobre la ordenada de 50% intercepta las curvas de distribución de frecuencia acumulada sobre sus correspondientes medianas en el eje de abscisas. La recta vertical continua señala sobre el eje de ordenadas el promedio general del tamaño de partícula en toda la muestra y la discontinua la mediana promedio.

de tubos de poliqueto por unidad de área y los porcentajes de los tres principales componentes (grava, arena y limo-arcilla) de la muestra de sedimento fue examinada mediante regresiones lineales, resumidas en el Cuadro 3.

Según estas regresiones, sólo el porcentaje de grava tiene una relación estadísticamente significativa con la densidad, que es

inversamente proporcional. Sin embargo, los tres componentes en conjunto sí explican las variaciones en densidad, de acuerdo con un modelo de regresión lineal múltiple estadísticamente significativa. Por sus coeficientes de determinación, el porcentaje de grava tendría, al menos teóricamente, mayor influencia sobre la concentración de tubos, aunque el signo negativo del coeficiente de arcilla y limo es incongruente con otros resultados.

Una posible interacción entre los tres principales componentes de la mezcla de sedimento con algún posible efecto sobre la densidad de tubos del poliqueto, se observa al construir un gráfico ternario (Fig. 7) con los porcentajes de grava, arena y partículas finas de cada réplica, superpuestos a su respectiva densidad de tubos por metro cuadrado. Acaso por su muy reducida contribución a la mezcla (menor que 1.5%), el posible impacto de las gravas sobre la densidad de tubos no sigue una tendencia tan clara como lo indicarían las curvas de regresión; además, las mayores densidades generalmente se dan en total ausencia de gravas. Además, altas densidades de tubos concurren con combinaciones de porcentajes de arena mayores que 80% y porcentajes de arcillas inferiores a 20%, especialmente dentro del intervalo de 5% a 15% de éstas.

Se intentó describir con regresiones lineales la posible relación entre la densidad de tubos emergentes y el porcentaje de cada una de las categorías individuales de tamaño de partícula presentes en la mezcla de sedimentos, tal como se les había definido según la secuencia de tamaños de poro de cada uno de

CUADRO 3

*Modelos de regresión lineal, simples y múltiple, entre la densidad de tubos de A. reesei (Y) y el porcentaje de cada una de las categorías principales de componentes del sedimento (X_i) en $n=35$ réplicas de muestreo**

componente	ecuación	r	p	significancia (α)
limo-arcilla (X_1)	$Y = -2.3 \cdot X_1 + 139.0$	0.246	0.154	n.s.
arena (X_2)	$Y = 2.5 \cdot X_2 - 112.1$	0.268	0.120	n.s.
grava (X_3)	$Y = -124.4 \cdot X_3 + 131.6$	0.522	0.001	0.005
regr. múltiple	$Y = -117.2 \cdot X_1 - 114.2 \cdot X_2 - 246.9 \cdot X_3 + 1159.2$	0.607	0.002	0.010

* r : coeficiente de correlación de Pearson. p: probabilidad de aceptación de la hipótesis nula de ausencia de relación lineal entre densidad y porcentaje, al nivel de significancia (α) escogido y a 34 grados de libertad. n.s: no significativa.

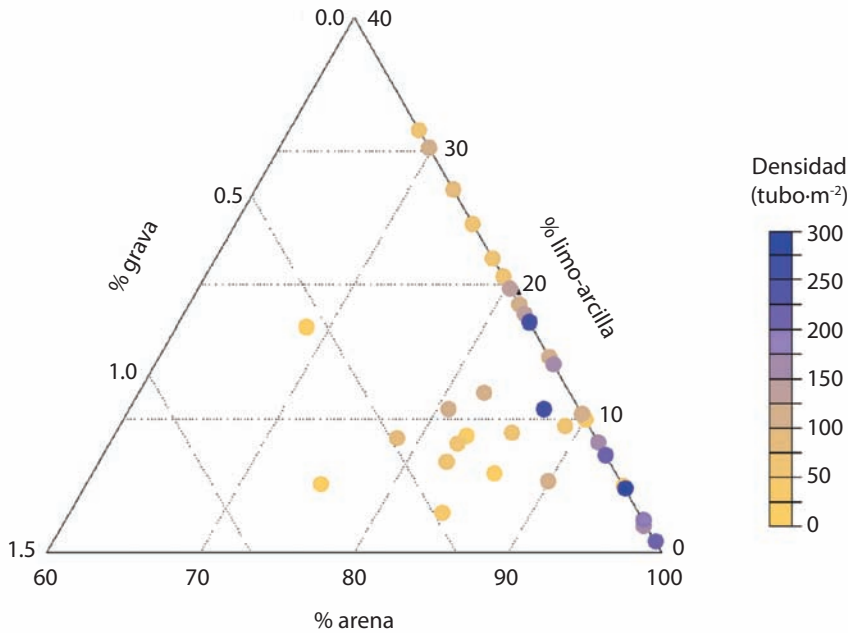


Fig. 7. Relación de la composición porcentual de grava, arena, limo y arcilla, con la densidad por metro cuadrado de tubos emergentes del poliqueto *A. reesei* en n=35 réplicas de muestreo de sedimentos.

los tamices utilizados en el análisis granulométrico. Estas regresiones se construyeron con los datos de las 21 réplicas mostradas desde la Fig. 6 y están resumidas en el Cuadro 4.

De estos resultados se destaca que sólo los tres componentes del sedimento con partículas más grandes (arena gruesa o muy gruesa y grava) tienen alguna relación estadísticamente significativa con la densidad de tubos. Además, entre estos tres componentes, a mayor diámetro de grano, mayor el coeficiente de correlación de Pearson con la densidad.

Análisis multivariable de los datos sedimentarios: La clasificación de las muestras de sedimento mediante análisis de conglomerados separó dos réplicas y colocó las restantes 19 en un conjunto a su vez dividido en otros dos subgrupos principales (Fig. 8). Sin embargo, sólo una de las dos réplicas apartadas se diferencia considerablemente del resto, mientras

que la otra se separa del grupo principal por una corta distancia euclidiana. Esta distancia se interpreta aquí como una medida de la similitud entre réplicas en cuanto a la composición granulométrica.

Al confirmar la clasificación con un ordenamiento por gradación multidimensional estandarizada (MDS) en dos dimensiones, se observó que las réplicas forman un gradiente sedimentario, especialmente a lo largo del eje de ordenadas D2 (Fig. 9). Al superponer los valores de densidad al ordenamiento de las réplicas, no se produce una gran coincidencia entre densidad y granulometría. Empero, se evidencia alguna tendencia entre los valores de densidad más altos a ubicarse sesgadamente hacia la parte superior del eje D2, aunque algunas réplicas con baja densidad de poliquetos también se ubican en esa parte del ordenamiento, produciéndose un cierto “ruido” estadístico.

CUADRO 4

Modelos de regresión lineal, simples y múltiples, entre la densidad de tubos de *A. reesei* (Y) y el porcentaje (X_i) de cada uno de los componentes del sedimento en n=21 réplicas de muestreo*

componentes considerados	ecuación	r	p	significancia (α)
limo-arcilla (X_1)	$Y = -1.4 \cdot X_1 + 124.0$	0.155	0.502	n.s.
arena muy fina (X_2)	$Y = -2.9 \cdot X_2 + 135.8$	0.276	0.225	n.s.
Arena fina (X_3)	$Y = -2.0 \cdot X_3 + 155.8$	0.157	0.498	n.s.
arena media (X_4)	$Y = -0.2 \cdot X_4 + 113.9$	0.029	0.901	n.s.
arena gruesa (X_5)	$Y = 3.2 \cdot X_5 + 58.2$	0.382	0.088	0.10
arena muy gruesa (X_6)	$Y = 14.2 \cdot X_6 + 68.0$	0.490	0.024	0.05
grava (X_7)	$Y = -114.5 \cdot X_7 + 128.2$	0.511	0.018	0.05
suma de arenas ($X_2 + X_3 + X_4 + X_5 + X_6$)	$Y = 1.6 \cdot (X_2 + X_3 + X_4 + X_5 + X_6) - 34.9$	0.177	0.443	n.s.
todos (X_1 a X_7)	$Y = 1089.6 \cdot X_1 + 1091.8 \cdot X_2 + 1092.0 \cdot X_3 + 1091.4 \cdot X_4 + 1093.2 \cdot X_5 + 1097.3 \cdot X_6 + 969.6 \cdot X_7 - 109053.1$	0.685	0.210	n.s.
arcilla + arenas + grava	$Y = -80.6 \cdot X_1 - 77.8 \cdot (X_2 + X_3 + X_4 + X_5 + X_6) - 213.4 \cdot X_7 + 7945.0$	0.600	0.050	0.05

*r : coeficiente de correlación de Pearson. p: probabilidad de aceptación de la hipótesis nula de ausencia de relación lineal entre densidad y porcentaje, al nivel de significancia (α) escogido y a 20 grados de libertad, n.s.: no significativa.

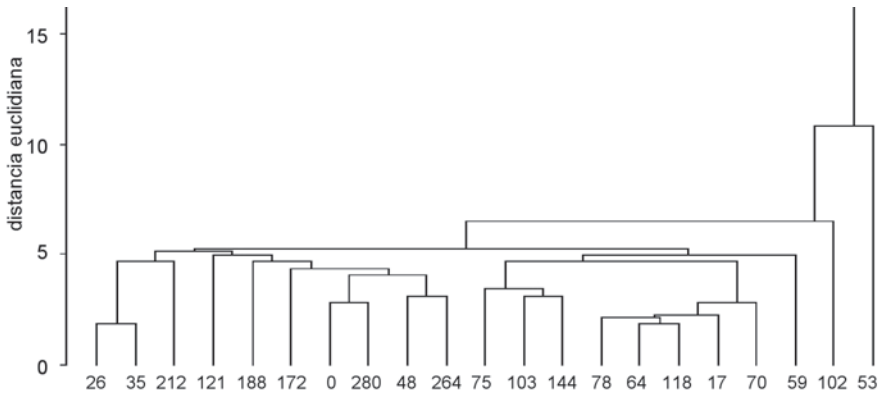


Fig. 8. Dendrograma de clasificación por análisis de conglomerados mediante agrupamiento jerárquico simple de n=21 réplicas de muestra de sedimentos, según su composición porcentual por clases de tamaño de partícula. Los números en la base corresponden a la cantidad de tubos emergentes de *A. reesei* contados en la réplica.

DISCUSIÓN

De las estimaciones de densidad de *A. reesei* se deduce que ésta es una de las especies de poliqueto con mayor concentración de biomasa por unidad de área conocida. Esto es cierto no

sólo para el máximo valor de concentración estimado de 6441.8 g·m⁻² de biomasa fresca (FW) o 1306.4 g·m⁻² de biomasa seca (DW), correspondientes a los 110 ind·m⁻² estimados para una cuadrícula con 288 tubos emergentes, sino también para el promedio poblacional

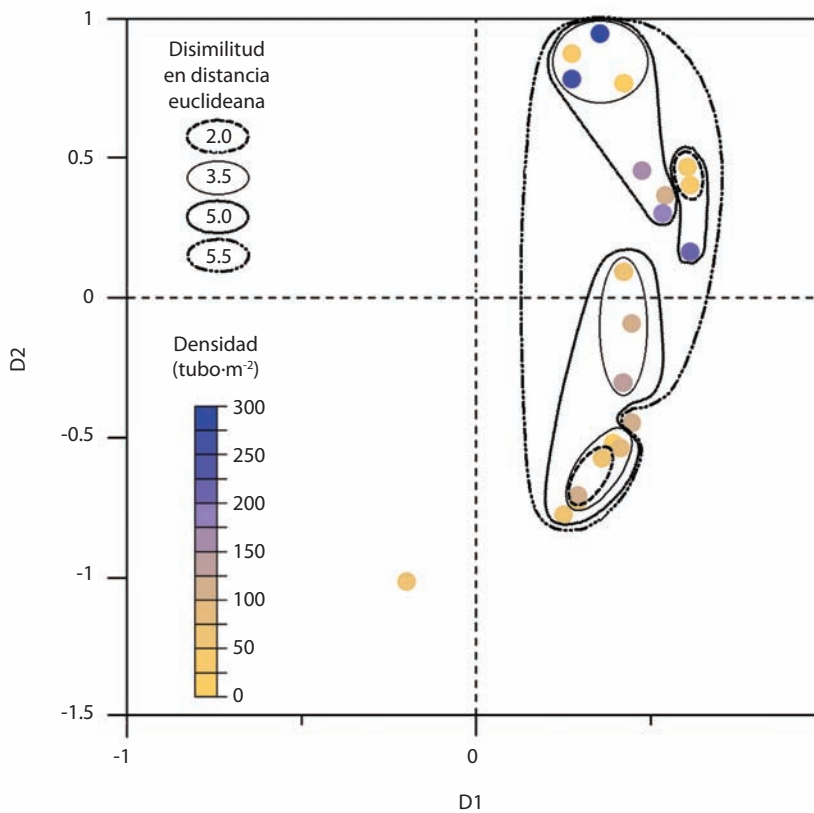


Fig. 9. Diagrama de ordenamiento por MDS de n=21 réplicas de muestra de sedimentos, según sus frecuencias relativas de tamaños de partícula y superpuestas a las correspondientes densidades de tubos del poliqueto *A. reesei*. Los agrupamientos corresponden a los niveles de disimilitud entre réplicas mostrados en la clasificación de la Fig. 8. Distorsión: $\beta=0.043$.

de $9.3 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$, equivalente a $545.8 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\text{FW}$, o $90.7 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\text{DW}$. Aun considerando que poco más de la mitad del área ocupada contiene densidades iguales o inferiores al promedio o, incluso, sólo un tubo por parcela ($0.5 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2} = 29.3 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\text{FW} = 4.9 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\text{DW}$), la concentración de biomasa se considera elevada.

En comparación, la biomasa del bentos sublitoral del Golfo de Nicoya es mucho menor (entre 1.29 y $10.99 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\text{FW}$, promedio: $2.01 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$) según datos de Maurer & Vargas (1984), y está dominada por poliquetos y crustáceos. Mediante el uso de un modelo trófico del Golfo de Nicoya, Wolff *et al.* (1998) estimaron en $18.4 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\text{FW}$ la densidad de biomasa del dominio béntico, excluyendo los manglares; $12 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\text{FW}$ corresponden al

epibentos y sólo $0.35 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\text{FW}$ a la infauna. Por el contrario, la biomasa de la epifauna incrustante (principalmente filtradores) presente en raíces de mangle es mucho mayor que la de *A. reesei*, porque las raíces le ofrecen un sustrato firme y su superficie supera al doble de la del suelo bajo ellas; su promedio en el Golfo de Nicoya es de unos $1400 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\text{DW}$ (Wolff *et al.* 1998, Wolff 2006) y representa 90% de toda la epifauna en el Golfo de Nicoya.

En el área de estudio, *A. reesei* monopoliza el espacio en donde se encuentra. Por el contrario, fuera de ella se le encuentra sólo muy esporádicamente y en densidades mínimas. Dentro de las agregaciones hay ausencia casi total de otras especies de la megainfauna y no se observó a otros bioperturbadores cerca

de los tubos como posibles competidores. Sin embargo, se constató la presencia de algunas especies de la macrofauna como moluscos gasterópodos, cangrejos braquiuros (sobre todo pequeños Portunidae) y algunos poliquetos errantes. El también poliqueto onúfido tubícola *Diopatra ornata*, aunque a densidades muy inferiores y ocupando un área mucho menor, está presente en algunas secciones del área estudio, pero cuando coincide espacialmente con *A. reesei*, se encuentra sólo en los límites de las agregaciones próximos al borde de manglar; la completa sustitución de *A. reesei* por *D. ornata* ocurre generalmente en mucho menos de 10 metros lineales. Los bivalvos *Mytella guyanensis* y *Tagelus peruvianus* son parte de la macroinfauna en la zona de estudio y sustentan sendas micropesquerías, pero se les encontró únicamente en sitios desprovistos de tubos de *A. reesei*.

En regiones tropicales, posiblemente ninguna otra especie de la infauna de los sedimentos intermareales supera, o siquiera iguala, la concentración de biomasa fresca de *A. reesei*. Prueba de ello es la gran concentración de tubos, que se muestra en las Figs. 10 y 11. En zonas templadas, solamente *Marenzelleria cf. viridis* (Spionidae) logra acumular una cantidad comparable de biomasa, ocasionalmente algo más de 400g·m⁻²FW, en aguas costeras oligohalinas del Báltico sur (Zettler 1997).

El “stock” de biomasa fresca de *A. reesei* se había estimado en tres oportunidades previas: 605 toneladas métricas sobre 27ha (Rojas & Fournier 1999), 2 661t sobre 169ha (Rojas & Fournier 2000), y 2 230.8t sobre 210ha (Rojas & Fournier 2003). En dos ocasiones la estimación del stock fue considerablemente mayor, en comparación con la del presente estudio (600t sobre 109.9ha). En la primera de las tres oportunidades se calculó convirtiendo a biomasa el número promedio de tubos presentes por metro cuadrado dentro de varias áreas rectangulares, que contenían las mayores densidades de tubos. En la segunda y tercera se utilizó un método similar al del presente estudio, pero se sobreestimó el área ocupada y consecuentemente, la biomasa.

La gran concentración de biomasa observada contradice la idea ampliamente aceptada, de que las planicies intermareales arenosas en sistemas estuarinos (es decir, protegidas o moderadamente expuestas) son sustratos con una infauna de invertebrados pobre en comparación con la de planicies fangosas, aún cuando ambos tipos sean colindantes con biotopos de alta productividad primaria que les aporten nutrimentos y energía, como marismas saladas en regiones templadas (Little 2000), o manglares en la zona tropical (Hogarth 1999). Uno de los argumentos más recurridos es que los sedimentos con partículas gruesas están mejor drenados, por lo que hay mayor probabilidad de desecación y estrés por cambios severos en salinidad, temperatura, pH, entre otros, determinados por las mareas. Por el contrario, los sedimentos arcillosos retienen más materia orgánica y agua entre los intersticios, lo que favorece la ocupación por una infauna diversa en formas de vida, comportamiento y modos de alimentación, con dominio de alimentadores por depósito, que no está sometida a un estrés tan severo por los cambios circadianos en los factores físicos y químicos (Gray 1981, Little 2000).

Relación con el sustrato: *A. reesei* prefiere sustratos con predominio de arenas medias (250 a 425µm) de moderada a pobremente gradadas (en cuanto al ámbito de tamaño de partículas predominante) y de poca plasticidad, con déficit de granos del diámetro más fino (<75µm), y también del más grueso (>2mm), con cierto sesgo hacia las partículas moderadamente gruesas. La textura granulométrica le confiere al sustrato algunas propiedades que en la parte interna del Golfo de Nicoya se manifiestan sólo en la franja intermareal ocupada por *A. reesei* y en pequeñas secciones de la línea costera ubicadas unos 18 a 22km al noroeste del área de muestreo (donde también existe una pequeña población de *A. reesei*). La granulometría sugiere que la depositación de arenas se debió al transporte por corrientes y que la acción de las olas y de la deriva litoral redujo el contenido de arcillas e incrementó la gradación del depósito. Estas excepciones



Fig. 10. Vista de las planicies arenosas intermareales del área de estudio poco después de la bajamar. La concentración de tubos de *A. reesei* en este sitio es de unos 100 a 150 por metro cuadrado.

se observan en sitios con costas un poco más expuestas al oleaje y corrientes. En el interior del Golfo la zona intermareal está más protegida y es generalmente una costa de erosión de material rocoso, o bien, sedimento rico en fango y asociado con manglares (Denyer & Cárdenas 2000), desprovisto de concentraciones importantes de *A. reesei* y con porcentajes de limo-arcilla siempre mayores que 30%.

La selección del sustrato por *A. reesei* está definida dentro de una escala espacial en kilómetros y una división de la mezcla de partículas en los tres principales componentes del sedimento (grava, arena, arcillas). Sin embargo, la selección de una textura específica del sustrato es menos predecible si se reduce la escala a metros, o incluso 10^2m , y si se divide la mezcla en un mayor número de categorías de tamaño de partícula. El análisis estadístico muestra que hay proporcionalidad entre la



Fig. 11. Tubos de *A. reesei*, algunos de ellos parcialmente recubiertos por diversos grupos de algas.

densidad de tubos de *A. reesei* y los porcentajes de determinadas categorías de tamaño de partícula, en especial los diámetros medios, pero esta relación es modificada por una “contaminación” por las partículas más finas; también que hay una correlación positiva, pero carente de significado biológico, entre la densidad y los ínfimos porcentajes de gravas ($<2000\mu\text{m}$) y arenas muy gruesas (850 a $2000\mu\text{m}$). En lugar

de una relación exacta que prediga la densidad de tubos en función del tamaño de las partículas, existe una tendencia a que la densidad varíe dentro de un cierto ámbito de valores, asociados a la composición granulométrica del sedimento. Entonces, el diámetro de partículas es un indicador, pero no un pronosticador, de la densidad de tubos.

En la relación entre densidad y granulometría hay interferencia de otros factores ajenos a la textura del sedimento. Por ejemplo, los procesos bióticos que modifican la densidad de *A. reesei*, como la desaparición o el reclutamiento de los individuos, pueden ocurrir más rápidamente de lo que tarda la población en llegar a la máxima densidad que potencialmente tendría con una determinada composición granulométrica del sustrato. También es posible una "interferencia estadística" debida a que la heterogeneidad espacial ("patchiness") granulométrica del sustrato se presenta en una escala diferente a la escala que revela el patrón de dispersión espacial de los tubos. Ajustar la resolución del diseño del muestreo a la menor de estas escalas sería una forma promisoría de reducir la interferencia (Andrew & Mapstone 1986). Para ello, deberá aumentarse la cantidad de barrenos de sedimento y de cuadrículas por estación de muestreo. Sin embargo, este ajuste podría ser insuficiente, pues *A. reesei* parece tener un patrón de agregación de al menos dos órdenes. El primero, pendiente de confirmación, se daría en una escala de un metro cuadrado (o menor) pero el segundo orden es visible desde escalas de 100 a 10 000m² y es claramente observable en el mapa de densidad de tubos. La identificación de las causas de la heterogeneidad granulométrica del sustrato en la menor de estas escalas no está al alcance de los métodos aquí empleados. La heterogeneidad en la mayor escala puede atribuirse a factores del medio físico como los depósitos de agua remanentes en marea baja y las corrientes que los desaguan, corrientes en la salida de los esteros, pequeñas barras cuspidales, factores de turbulencia durante la marea alta, o los pequeños desniveles (de hasta 30 o 40cm) en la superficie de la arena. La adopción de un

diseño anidado de muestreo que incluya dos grados de resolución espacial (Hewitt *et al.* 1998), podría contribuir a reducir esta interferencia en la escala menor sin perder la capacidad de observar la relación densidad-sustrato en la escala mayor.

El concepto de heterogeneidad espacial debe utilizarse con reservas, pues un sustrato más heterogéneo debería permitir el asentamiento de un mayor número de especies que rompan la exclusividad de *A. reesei*. Esta heterogeneidad granulométrica puede influenciar la densidad de *A. reesei*, pero no es tan grande como para producir una zonación o un gradiente en el que este poliqueto deje algunas áreas deshabitadas libres para la colonización por otras especies. Esta explicación sería diferente al argumento de que la capacidad de competir por espacio o alimento de una especie es un factor determinante de la zonación que modifica la distribución de la especie respecto a la explicada por meros factores físicos, como lo propusieron Defeo *et al.* (1997), para explicar las diferencias de distribución de isópodos en las playas arenosas de Uruguay.

¿Por qué *A. reesei* concentra tanta biomasa?: Parte de la respuesta a esta pregunta estaría en el balance y los flujos de energía que sostienen esta biomasa y en las adaptaciones particulares que permiten a los individuos de esta especie sobrevivir y competir exitosamente por espacio y recursos alimentarios. Se desconocen la posición trófica y hábitos alimentarios que hacen funcionar a *A. reesei* en la red trófica. Es posible que la red esté basada en detritos. Sin embargo, sea que la red trófica se base en detritos, sea que se base en fitoplancton, la productividad del Golfo de Nicoya parece suficiente para mantener esta concentración de biomasa. Córdoba (1998) indicó que la productividad primaria del Golfo de Nicoya llega hasta 439gC·m⁻²·a⁻¹. Esta medición es congruente con la realizada por Gocke *et al.* (2001a) en la zona eufótica del canal principal interior del manglar del Estero Morales, quienes estimaron la productividad primaria bruta en 457gC·m⁻²·a⁻¹ y la neta en 278gC·m⁻²·a⁻¹.

Así mismo, en el cuerpo de agua principal del estuario del Golfo de Nicoya la productividad primaria bruta fue estimada en $1037\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ y la neta en $610\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ por Gocke *et al.* (2001b). Sin embargo, debe advertirse que estos valores son aplicables únicamente a la columna de agua, cuya profundidad de compensación no es muy grande (especialmente en marea baja) y en donde hay altas tasas de respiración (Gocke *et al.* 2001b), lo que podría significar una limitación a la productividad total del ecosistema. En efecto, Wolff *et al.* (1998) encontraron que la razón de captura pesquera por unidad de área en el Golfo de Nicoya es apenas intermedia, mientras que el flujo total de energía en el ecosistema es inferior al de muchos otros sistemas costeros tropicales.

Durante los muestreos se observó frecuentemente una capa pardo-amarillenta de diatomeas o de dinoflagelados depositada sobre el sustrato, en algunos puntos de hasta alrededor de un milímetro de grosor, que serían un alimento potencial para *A. reesei*. Observaciones en acuario realizadas por Luna & López (2001a) y la presencia de 13 o más especies de diatomeas en el intestino de algunos especímenes de las poblaciones panameñas de *A. reesei* (Soler *et al.* 2001) son congruentes con esta hipótesis, según la cual esta especie sería ante todo un alimentador por depósito consumidor de microalgas. Sin embargo, esto no se pudo comprobar con datos de campo del presente estudio, pues no se halló ningún tipo de alimento en el tracto digestivo de especímenes recolectados en marea baja.

Si esta especie es un omnívoro que, además del fitobentos, incluiría en su dieta presas pequeñas, animales muertos o macroalgas, entonces la biota acompañante sería una probable fuente adicional de alimento. Ésta es epibionte frecuente de los tubos de *A. reesei*. Según donde se encuentran, una parte variable del número de tubos presentes, hasta la mitad en algunos casos, está cubierta de algas, clorófitas y algas filamentosas y coloniales las más abundantes; también rodófitas en menor cantidad (Fig. 11). Sobre los tubos o entre las algas que los colonizan es frecuente observar algunos

invertebrados, gasterópodos e isópodos los más conspicuos a simple vista. Con lente de aumento puede detectarse poliquetos de varias especies, con pequeñas cantidades de copépodos harpaticoides, ostrácodos, cumáceos y fases larvales de un grupo indeterminado de crustáceos. La biota epibionte tiene algunas características generales en común con la descrita por Andrade *et al.* (1995) y Andrade & Liñero (1993, 1996) para *A. magna* en el Caribe venezolano, especie similar a *A. reesei* en varios aspectos ecológicos y biológicos.

El hábito tubícola y la viviparidad posiblemente contribuyen a disminuir la brecha entre el crecimiento (o recolonización del sustrato) y la mortalidad en esta especie, pues estas estrategias facilitan el escape de la depredación y reducen la influencia de procesos estocásticos sobre el asentamiento y posterior reclutamiento de los jóvenes. Tales adaptaciones permiten competir exitosamente y eludir las restricciones que otras especies impondrían a su crecimiento poblacional. Sin embargo, también impiden la emigración de los individuos, típica respuesta entre especies bénticas al aumento excesivo de la densidad (Wilson 1991), al menos entre los alimentadores por depósito. Esto permite proponer una hipótesis sobre la mortalidad dependiente de la densidad en *A. reesei*, que sería digna de probar con ulteriores investigaciones.

Los tubos llegan a medir más de dos metros (Fauchald 1977). Al examinar su arquitectura, se observó que penetran hasta 75cm bajo la superficie del sedimento, a veces más de un metro. La utilización de un espacio tridimensional sería entonces una posible explicación para la gran concentración de individuos y biomasa en una superficie pequeña. De esta forma, eventualmente monopolizan el espacio e inhiben a sus competidores bénticos, principalmente los excavadores. Sin embargo, podrían simultáneamente facilitar el asentamiento de ciertas especies pequeñas del bentos. Al respecto, Gallagher *et al.* (1983) observaron que los tubos de poliquetos alimentadores por depósito facilitan la inmigración de otras especies bénticas y que es este proceso, no la inhibición, el que realmente determina la sucesión

en el bentos de la comunidad intermareal en que realizaron el estudio. Con tubos artificiales lograron producir un efecto similar sobre el bentos. También Woodin (1981) y Luckenbach (1986) llegaron a una conclusión similar al notar que en el área inmediatamente alrededor de los tubos del poliqueto *Diopatra cuprea* (Onuphidae) había mayor abundancia de la infauna que en cualquier otra parte de las planicies arenosas costeras en que realizaron sus estudios, pues los tubos le proveen de un refugio contra la depredación.

Al asentarse en planicies arenosas, *A. reesei* elude la competencia interespecífica con macroinvertebrados bénticos típicos de las playas fangosas cercanas; la mayoría de estas especies son detritívoras o alimentadoras por depósito, cuyas estrategias alimentarias serían muy ineficaces en sedimentos arenosos. En sustratos arenosos los competidores bioperturbadores de vida libre pierden la ventaja de sus adaptaciones para excavar y moverse en ambientes fangosos, así como para sobrevivir en condiciones hipóxicas y reductoras algo más severas que las existentes en sitios arenosos.

Además de describir la composición de la dieta de *A. reesei* y sus hábitos y estrategias alimentarias (posiblemente con métodos distintos a los convencionales para análisis de contenidos estomacales), probar las hipótesis aquí propuestas requerirá de un plan de monitoreos periódicos que muestre si en el tiempo existen variaciones significativas en abundancia y en distribución espacial de la densidad. Estas variaciones, de existir, deberían ser relacionadas con procesos de la dinámica poblacional observados con experimentos a largo plazo y simultáneamente, con estudios sobre la biología reproductiva de la especie. Observaciones histológicas de los órganos reproductivos, mediciones del contenido de ácidos grasos y recuentos de la aparición de oocitos viables permitirían determinar las épocas de maduración sexual y de reproducción y dilucidar su posible relación con los procesos de la dinámica poblacional.

Aparte de estas observaciones a escala de población, algunos de los métodos de muestreo

aquí usados podrían rediseñarse para ajustarse a escalas espaciales distintas, especialmente los aplicados para determinar la relación de esta especie con la granulometría. Experimentos con manipulación de los tubos y de los individuos de *A. reesei* y otros organismos, permitirían evaluar el papel de la competencia y de los procesos estocásticos sobre su abundancia.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo forma parte del primer capítulo de la tesis para optar al grado de Magister Scientiae en Gestión de Áreas Costeras Tropicales (GIACT), presentada por el primer autor en el Sistema de Estudios de Posgrado de la Universidad de Costa Rica, con apoyo financiero de la Comisión Europea a través de donaciones de la Red ALFA-GIACT. El Centro de Investigaciones en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR, UCR) y la Estación de Ciencias Marinas (ECMAR, Univ. Nacional) dieron apoyo logístico y acceso a instalaciones y equipo de laboratorio. El laboratorio de Geotecnia de la Escuela Centroamericana de Geología (UCR) contribuyó a establecer métodos y protocolos para el análisis granulométrico de sedimentos. O. Lizano y J.B. Chavarría (UCR) hicieron significativas sugerencias durante el desarrollo de la investigación y el análisis de la información.

RESUMEN

La principal población de *Americonuphis reesei* conocida en Costa Rica se ubica a lo largo de los sedimentos arenoso-fangosos intermareales hacia el centro de la margen oriental del Golfo de Nicoya. Éste es un gusano tubícola, vivíparo, hermafrodita y uno de los poliquetos más grandes del mundo. En el área de estudio mide típicamente de 0.6 a 1.2m, o más, y pesa de 50 a 70g. Se relacionó las curvas granulométricas de muestras del sedimento tomadas con barreno con la densidad de individuos en sus correspondientes sitios de muestreo. El sustrato preferido por la especie es una mezcla de arenas de pobre a moderadamente gradadas, normalmente donde 80% de las partículas son arenas (75 a 2 000 μ m), principalmente arenas medias (250 a 425 μ m) y con poca arcilla y limo. La curva de distribución de frecuencias de tamaño de partícula generalmente es asimétrica positiva y fuertemente

pronunciada (leptokurtosis) alrededor de la mediana. Con un mapa de distribución de densidad por unidad de área, por planimetría se estimó la población en unos 10.24×10^6 individuos, cuya biomasa fresca total es aproximadamente 599.9 toneladas métricas. La población está segregada en cuatro agregaciones principales que en conjunto cubren unas 110 ha, pero 85 % se concentra en menos de 50 ha. La densidad promedio de individuos por metro cuadrado es 9.3 (= $545.8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ de biomasa fresca) pero su máximo observado de 134 individuos equivale a una concentración de biomasa fresca de $7\,847.4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ (= $1\,306.4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ de biomasa deshidratada), que podría ser la mayor hasta ahora informada para un poliqueto. Como hipótesis para explicar la alta biomasa se proponen: la especificidad del gusano hacia un sustrato generalmente inadecuado por otros animales y un hábito tubícola que protegen al gusano contra la depredación e inhiben la competencia por otros megainvertebrados bénticos, la alta producción primaria del ecosistema que sostiene las redes tróficas de la que forma parte esta especie y la contribución que a ellas hacen las algas y la fauna epibiótica que tienen como sustrato los tubos de *A. reesei*.

Palabras clave: Golfo de Nicoya, bentos tropical, planicie intermareal, Polychaeta, Onuphidae, *Americanuphis reesei*, biomasa, granulometría, Costa Rica.

REFERENCIAS

- Alongi, D.M. 1989. Ecology of tropical soft-bottom benthos: a review with emphasis on emerging concepts. *Rev. Biol. Trop.* 37: 85-100.
- Alongi, D.M. 1990. The ecology of tropical soft-bottom benthic ecosystems. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 28: 381-496.
- Andrade, J. & I. Liñero. 1993. Aspectos etológicos de *Americanuphis magna* (Andrews), (Polychaeta: Onuphidae). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente* 32: 11-16.
- Andrade, J. & I. Liñero. 1996. Macrofauna epibionte de los tubos de *Americanuphis magna* (Andrews, 1891). *Saber* 8: 28-35.
- Andrade, J., I. Liñero & J. Barrios. 1995. Macroalgas epibiontes en tubos de *Americanuphis magna* (Annelida: Polychaeta). *Bol. Inst. Oceanogr. Venezuela, Univ. Oriente* 34: 121-125.
- Andrew, N.L. & B.D. Mapstone. 1986. Sampling and the description of spatial pattern in marine ecology. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 25: 39-90.
- Bakus, G.J. 1990. *Quantitative Ecology and Marine Biology*. A.A. Balkema, Rotterdam.
- Cassie, R.M. & A.D. Michael. 1968. Fauna and sediments of an intertidal mud flat: a multivariate analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 2: 1-23.
- Cassie, R.M. 1972. Fauna and sediments of an intertidal mud-flat: an alternative multivariate analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 9: 55-64.
- Chaves, J. & M. Birkicht. 1996. Equatorial subsurface water and the nutrient seasonality distribution of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44 (Supl. 3): 41-47.
- Córdoba, R. 1998. Primary productivity in water column of Estero Morales, a mangrove system in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 46 (Supl. 6): 257-262.
- Daniels, W.D. 1977. *Bioestadística: base para el análisis de las ciencias de la salud*. Limusa, México D.F., México.
- D'Croz, L., L. Wong, G. Justine & M. Gupta. 1988. Prostaglandins and related compounds from the polychaete worm *Americanuphis reesei* Fauchald (Onuphidae), as possible inducers of gonad maturation in Penaeid shrimps. *Rev. Biol. Trop.* 36: 331-332.
- Dean, H.K. 2004. Marine biodiversity of Costa Rica: Class Polychaeta (Annelida). *Rev. Biol. Trop.* 52 (Supl. 2): 131-181.
- Defeo, O., A. Brazeiro, A. de Álava & G. Riestra. 1997. Is sandy beach macrofauna only physically controlled? Role of substrate and competition in isopods. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 45: 453-462.
- Denyer, P. & G. Cárdenas. 2000. Costas Marinas, p. 185-218. *In* P. Denyer & S. Kussmaul (eds.). *Geología de Costa Rica*. Tecnológica de Costa Rica, Cartago, Costa Rica.
- Dittmann, S. & J.A. Vargas. 2001. Tropical tidal flat benthos compared between Australia and Central America. *In* K. Reise (ed.) *Ecological Comparisons of Sedimentary Shores*. *Ecol. Stud.* 151: 275-293.
- Dyer, K. 1986. *Coastal and Estuarine Sediment Dynamics*. Wiley-Interscience, Chichester, R.U.
- Epifanio, C.E., D. Maurer & A.I. Dittel. 1983. Seasonal changes in nutrients and dissolved oxygen in the Gulf of Nicoya a tropical estuary on the Pacific coast of Central America. *Hydrobiologia* 101: 231-238.
- Everitt, B.S. & G. Dunn. 1990. *Applied Multivariate Data Analysis*. Arnold, Londres, Inglaterra.

- Fauchald, K. 1973. Polychaetes from Central American sandy beaches. *Bull. South. Calif. Acad. Sci.* 72: 19-31.
- Fauchald, K. 1977. Polychaetes from intertidal areas in Panama, with a review of previous shallow-water records. *Smithson. Contr. Zool.* 221: 1-81.
- Gallagher, E.D., P.A. Jumars & D.D. Trueblood. 1983. Facilitation of soft-bottom benthic succession by tube builders. *Ecology* 64: 1200-1216.
- Giangrande, A. 1997. Polychaete reproductive patterns, life cycles and life histories: an overview. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 35: 323-386.
- Gocke, K., J. Cortés & M.M. Murillo. 2001a. Planktonic primary production in a tidally influenced mangrove forest on the Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 49 (Supl. 2): 279-288.
- Gocke, K., J. Cortés & M.M. Murillo. 2001b. The annual cycle of primary production in a tropical estuary: The inner regions of the Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 49 (Supl. 2): 289-306.
- Gómez, J.A., E. Murillo, J.R. Villalaz & A. Cogley. 2001. Determinación de lípidos en el poliqueto *Americanuphis reesei* en las playas El Salado, Aguadulce y Agallito, Chitré. *Scientia* 16: 37-44.
- Gray, J.S. 1981. *The ecology of marine sediments.* Cambridge Univ. Press, Cambridge, Inglaterra.
- Herrera, W. 1985. Clima de Costa Rica, p. 118. *In* L.D. Gómez (ed.). *Vegetación y clima de Costa Rica.* EUNED, San José, Costa Rica.
- Hewitt, J.E., S.F. Thrush, V.J. Cummings & S.J. Turner. 1998. The effect of changing sampling scales on our ability to detect of large-scale processes on communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 227: 251-264.
- Hogarth, P.J. 1999. *The biology of mangroves.* Oxford University Press, Nueva York, EEUU.
- Hsieh, H.L. 1995. Spatial and temporal patterns of polychaete communities in a subtropical mangrove swamp: influences of sediment and microhabitat. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 127: 157-167.
- Jiménez, J.A. 1994. *Los manglares del Pacífico Centroamericano.* Ed. Fundación UNA, Heredia, Costa Rica.
- Little, C. 2000. *The Biology of Soft Shores and Estuaries.* Oxford, University Press, Nueva York, EEUU.
- 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 (Supl. 6): 11-20.
- Lizano, O.G. 2006. Algunas características de las mareas en la costa Pacífica y Caribe de Centroamérica. *Ciencia Tecnol.* 24: 51-64.
- 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.
- Luckenbach, M.W. 1986. Sediment stability around animal tubes: the roles of hydrodynamic processes and biotic activity. *Limnol. Oceanogr.* 31: 779-787.
- Luna, I.G. & I.E. López. 2001a. Aspectos de la alimentación, regeneración y comportamiento de la construcción de los tubos del poliqueto *Americanuphis reesei*. *Scientia* 16:7-13.
- Luna, I.G. & I.E. López. 2001b. Comportamiento del consumo de oxígeno en *Americanuphis reesei* durante el período de estudio (Onuphidae: Polychaeta). *Scientia* 16: 15-19.
- Luna, I.G., J.A. Villalaz, Jr. & I.E. López. 2001a. Desarrollo gonadal del poliqueto *Americanuphis reesei* en las playas El Agallito de El Salado de Aguadulce (Onuphidae: Polychaeta). *Scientia* 16: 21-28.
- Luna, I.G., J.A. Villalaz, Jr. & I.E. López. 2001b. Distribución de la biomasa y los parámetros morfométricos en las poblaciones del poliqueto *Americanuphis reesei* en las playas de El Salado de Aguadulce y El Agallito de Chitré. *Scientia* 16: 53-64.
- Manly, B.F.J. 1986. *Multivariate Statistical Methods. A primer.* Chapman and Hall, Nueva York, EEUU.
- Maurer, D. & J.A. Vargas. 1984. Diversity of soft-bottom benthos in a tropical estuary: Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Mar. Biol.* 81: 97-106.
- Penas, E. & G. González. 1983. Relationships between benthic infauna and environmental factors in three beaches of the Ría de Arosa embayment (Spain) using canonical correlation analysis. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 68: 245-256.
- Raffaelli, D., I. Karakassis & A. Galloway. 1991. Zonation schemes on sandy shores: a multivariate approach. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 148: 241-253.
- Rojas, R. & M.L. Fournier. 1999. Estudio poblacional del poliqueto *Americanuphis reesei* en el Golfo de Nicoya. Informe de visita de campo. Biosfera Consultores, San José, Costa Rica.

- Rojas, R. & M.L. Fournier. 2000. Estimación del máximo rendimiento sustentable en la explotación del poliqueto *Americanuphis reesei*, mediante cambios en la abundancia y densidad en la margen oriental interior del Golfo de Nicoya. Primer informe de avance. Biosfera Consultores, San José, Costa Rica.
- Rojas, R. & M.L. Fournier. 2003. Estimación del máximo rendimiento sustentable en la explotación del poliqueto *Americanuphis reesei* en la margen oriental del Golfo de Nicoya. Informe final de consultoría. Biosfera Consultores, San José, Costa Rica.
- Shephard, F.P. 1954. Nomenclature based on sand-silt-clay ratios. J. Sediment. Petrol. 24: 151-158.
- Shin, P.K.S. & G.B. Thompson. 1982. Spatial distribution of the infaunal benthos of Hong Kong. Mar. Ecol. Prog. Ser. 10: 37-47.
- Soler, A., M.I. Pérez & E. Aguilar. 2001. Fitobentos de las playas del Salado (Aguadulce) y Agallito (Chitré). Scientia 16: 79-96.
- 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. 1988. A survey of the meiofauna of an Eastern Tropical Pacific mud flat. Rev. Biol. Trop. 36: 541-544.
- Vargas, J.A. 1996. Ecological dynamics of a tropical intertidal mudflat community, p. 355-371. In K.F. Nordstrom & C.T. Roman (eds.) Estuarine Shores: Evolution, environment and Human Alterations. Wiley, Londres, Inglaterra.
- Vargas, J.A., H.K. Dean, D. Maurer & P. Orellana. 1985. Lista preliminar de invertebrados asociados a los sedimentos del Golfo de Nicoya, Costa Rica. Brenesia 24: 327-342.
- Villalaz, J.R., E.A. Muñoz & J.A. Gómez. 2001b. Determinación de proteínas en el poliqueto *Americanuphis reesei* en las playas El Salado, Aguadulce y Agallito, Chitré. Scientia 16: 29-36.
- Voorhis, A., 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. Hydrobiologia 99: 225-237.
- Wilson, W.H. 1991. Competition and predation in marine soft-sediment communities. Annu. Rev. Ecol. Syst. 21: 221-241.
- 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 (Supl. 6): 63-79.
- Wolff, M. 2006. Biomass flow structure and resource potential of two mangrove estuaries: insights from comparative modeling in Costa Rica and Brazil. Rev. Biol. Trop. 54: 69-86.
- Woodin, S.A. 1981. Disturbance and community structure in a shallow water sand flat. Ecology 62: 1052-1066.
- Zettler, M.L. 1997. Population dynamics, growth, and production of the neozoon *Marenzelleria cf. viridis* (Verrill, 1973) (Polychaeta: Spionidae) in a coastal water of the southern Baltic Sea. Aquat. Ecol. 31: 177-186.