

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**MANTOS DE RODOLITOS (RHODOPHYTA) DEL PACÍFICO COSTARRICENSE:
CARACTERIZACIÓN E IDENTIFICACIÓN DE POSIBLES SERVICIOS ECOSISTÉMICOS
PARA GENERAR RECOMENDACIONES DE MANEJO**

Tesis sometida a la consideración de la Comisión del Programa de Posgrado en Gestión Integrada de Áreas Costeras Tropicales, para optar al grado y título de Maestría Académica en *Magister Scientiae*

CELESTE AVELINA DIAZ LICONA

Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica

2024

DEDICATORIA

A mi familia: padres (Orvin y Rosa), hermanos (a), sobrinos (as) y a mi viejita...mis razones de vida.

AGRADECIMIENTOS

Mi más grande y especial agradecimiento, a René, por su apoyo incondicional durante este proceso, por su amor, por acompañarme y alentarme en los momentos difíciles. A mi familia, por ser mi principal motivación, por su apoyo y amor a la distancia. Infinitas gracias a mis hermanos, Fabricio y Ronaldo, a mis cuñadas Deisy y Sandra por apoyar mi estadía en Costa Rica cuando más lo necesité.

A mi comité asesor de tesis; a mi tutora Cindy Fernández por su confianza, respaldo y motivación para emprender este camino. A Vladimir González por su tiempo, guía y apoyo. A Nadine Schubert, muchas gracias por su disposición, por escucharme, guiarme, alentarme y por sus consejos sobre la tesis y la vida.

Al CIMAR por facilitarme sus instalaciones para el procesamiento de las muestras, y por brindarme la gran oportunidad de aprender y crecer en mi camino como investigadora. Gracias a la Universidad de Costa Rica y al proyecto "*Paleontología, morfología y genética como base para describir la evolución y la distribución de los rodolitos (Rhodophyta) en Costa Rica: recomendaciones para su conservación*", inscrito en la vicerrectoría de investigación bajo el código VI-C0-461, ya que la mayoría de los fondos se obtuvieron dentro del marco de ese proyecto. Del CIMAR, quiero agradecer a Jeffrey Sibaja por su tiempo y apoyo en la identificación de los invertebrados, a Juan José Alvarado por la identificación de equinodermos y corales, e igualmente a Cindy Fernández por su ayuda en la identificación de las macroalgas. A Kaylen Gonzales por instruirme y apoyarme en la identificación molecular de rodolitos y la obtención de resultados. A Juan Carlos Azofeifa por su apoyo y esfuerzo para realizar los muestreos en campo. Además, quiero expresarle mi gratitud por su disposición, consejos y guía durante el análisis de datos. También deseo otorgar el debido reconocimiento a Mark Rohr, de Fundación Acadia por el financiamiento de la expedición Isla del Coco. Y a "Okeanos" por su apoyo en la movilización durante los muestreos en campo.

A los voluntarios de la Universidad de Costa Rica, Michelle, Orión y Jimena, por su valioso apoyo durante el procesamiento de las muestras. A Rebeca Cambronerero por ayudarme en la identificación de organismos, a Andrea Arriaga por su orientación durante la escritura de la tesis; y ambas gracias también por su amistad, por ser parte de mi familia en Costa Rica. También deseo agradecer a cada una de las personas que accedieron a colaborar con las entrevistas, a todas por su tiempo y apoyo, muchas gracias.

“A todas y todos infinitas gracias”

Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Posgrado en Gestión Integrada de Áreas Costeras Tropicales de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado y título de Maestría Académica.



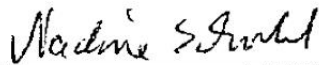
Dr. Valentin Jerome Chesnel Zehr
**Representante de la Decana
Sistema de Estudios de Posgrado**



Dra. Cindy Fernández García
Directora de Tesis



Dr. Vladimir González Gamboa
Asesor



Dra. Nadine Schubert
Asesora



Guaria Cárdenes Sandi
Representante del Director

Programa de Posgrado en Gestión Integrada de Áreas Costeras Tropicales



Celeste Avelina Díaz Licona
Sustentante

TABLA DE CONTENIDO

DEDICATORIA.....	i
AGRADECIMIENTOS.....	ii
TABLA DE CONTENIDO.....	v
ÍNDICE DE TABLAS.....	vii
INDICE DE FIGURAS.....	ix
RESUMEN.....	xiii
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	xiv
CAPÍTULO I: CARACTERIZACIÓN BIOLÓGICA-ECOLÓGICA DE LOS MANTOS DE RODOLITOS DEL PARQUE NACIONAL ISLA DEL COCO (PNIC), PACÍFICO COSTARRICENSE.....	1
RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
MATERIALES Y MÉTODOS.....	5
Área de estudio.....	5
Recolecta de muestras.....	8
Identificación molecular de rodolitos.....	9
Caracterización morfológica de rodolitos.....	10
Cuantificación de carbonato de calcio (CaCO ₃).....	11
Biodiversidad asociada.....	12
Análisis estadístico de datos.....	14
RESULTADOS.....	15
Identificación molecular de rodolitos.....	15
Caracterización morfológica de rodolitos.....	18
Cuantificación de la cantidad de carbonato de calcio (CaCO ₃) almacenada.....	21
Biodiversidad asociada.....	24
DISCUSIÓN.....	34
Identificación genética de rodolitos y las limitaciones.....	35
Géneros y especies formadoras de rodolitos.....	36

Caracterización morfológica de rodolitos	38
Formas de crecimiento	39
Almacenamiento de carbonato de calcio (CaCO ₃)	41
Sustratos de asentamiento de rodolitos	44
Biodiversidad asociada	44
CONCLUSIONES	56
BIBLIOGRAFÍA	58
CAPÍTULO II: IDENTIFICACIÓN DE SERVICIOS ECOSISTÉMICOS DE LOS	
MANTOS DE RODOLITOS DEL PARQUE NACIONAL ISLA DEL COCO (PNIC):	
RECOMENDACIONES PARA SU CONSERVACIÓN Y MANEJO	72
RESUMEN	72
INTRODUCCIÓN	73
MÉTODOS	75
Diseño de investigación.....	75
RESULTADOS	82
Investigación cuantitativa.....	82
Investigación cualitativa.....	83
Servicios de regulación	87
Servicios de soporte.....	89
Servicios culturales	92
Servicios de aprovisionamiento.....	95
DISCUSIÓN	97
CONCLUSIONES	119
RECOMENDACIONES DE CONSERVACIÓN Y MANEJO.....	120
BIBLIOGRAFÍA	125
ANEXOS.....	143

ÍNDICE DE TABLAS

CAPÍTULO I

Tabla 1: Contenido de materia orgánica y de CaCO ₃ (en % WW) y cantidad de carbonato almacenado por área de manto en los diferentes sitios de muestreo. Los datos muestran el promedio ±DS.	23
Tabla 2: Abundancia (A), riqueza de taxones (S), índices de diversidad de Simpson (1-D) y Shannon (H), y equitatividad (J), para cada grupo de organismos en cada sitio de muestreo. Los índices fueron calculados utilizando la abundancia de organismos por m ²	28
Tabla 3: Familias de peces con mayor abundancia de individuos en cada sitio de muestreo del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).	29
Tabla 4: Individuos totales de las especies de peces más abundantes en cada sitio de muestreo del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).	30
Tabla 5: Familias de macroalgas más abundantes en cada sitio de muestreo del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).	33

CAPÍTULO II

Tabla 6: Resumen de cómo se sistematizó la información correspondiente a cada servicio ecosistémico identificado.	77
Tabla 7: Ejemplo de cómo se llevó a cabo la operacionalización de variables para la construcción de la guía de entrevista.	79
Tabla 8: Porcentajes de servicios ecosistémicos identificados para el PNIC por cada método de investigación. Los colores representan cada tipo de SE: regulación (azul), soporte (gris) culturales (rojo).	86
Tabla 9: Servicios ecosistémicos de regulación identificados para el ecosistema de mantos de rodolitos y sus respectivos métodos de validación.	88
Tabla 10: Servicios ecosistémicos de soporte identificados para mantos de rodolitos y sus respectivos métodos de validación.	91
Tabla 11: Servicios ecosistémicos culturales identificados para mantos de rodolitos y sus respectivos métodos de validación.	94

Tabla 12: Servicios ecosistémicos de aprovisionamiento identificados para mantos de rodolitos y sus respectivos métodos de validación..... 96

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO I

Figura 1: Ubicación de los cuatro sitios de muestreo dentro del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).	7
Figura 2: Métodos empleados para el muestreo de organismos asociados a mantos de rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).	9
Figura 3: Esquema representativo de la red de formas de crecimientos que muestra las relaciones entre los 10 puntos focales. Las líneas que conectan indican donde ocurren interacciones entre formas. La elipse I abarca aquellos puntos focales que incluyen plantas con protuberancias, la elipse II aquellos que incluyen plantas con laminillas (modificado de Woelkerling et al., 1993).....	11
Figura 4: Diferencias morfológicas de los géneros de rodolitos identificados: A) <i>Lithothamnion</i> , B) <i>Mesophyllum</i> , C) <i>Roseolithon</i> , D) <i>Lithophyllum</i>	15
Figura 5: Filogramas obtenidos bajo el criterio de Máxima verosimilitud (MV) para las muestras de los rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC) correspondientes a las secuencias de dos genes (COI y psbA).....	17
Figura 6: Diámetro promedio de rodolitos y varianza por sitio de muestreo en el Parque Nacional Isla del Coco. Las letras indican las diferencias identificadas con la prueba post-hoc de Tukey.	18
Figura 7: Morfologías de rodolitos encontrados en los cuatro sitios de estudio del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).	19
Figura 8: Cuantificación (en %, en naranja las dos morfologías pre-dominantes en cada sitio) de las seis formas de crecimientos identificadas para rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC) en los diferentes sitios de muestreo. A) Weston, B) Silverado, C) Manuelita, D) Isla Pájara.	20
Figura 9: Almacenamiento de carbonato en los mantos de rodolitos: A) contenido de CaCO_3 (% del peso seco de los rodolitos) y B) cantidad de CaCO_3 en el manto de rodolito (kg m^{-2}) en los cuatro sitios muestreados, dentro del Parque Nacional Isla del Coco. Las letras indican las diferencias identificadas con la prueba post-hoc de Tukey.....	21

Figura 10: Diferencias en los sustratos de asentamiento en rodolitos nucleados: A) Weston, B) Silverado, C) Manuelita.	22
Figura 11: Composición general de los principales grupos de organismos en cada sitio de muestreo, del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).	24
Figura 12: Comparación de la abundancia y número de especies entre los cuatro sitios de muestreo: A) Abundancia general de organismos por m ² , B) Número general de especies por m ² . Las letras indican las diferencias identificadas con la prueba de Tukey para la abundancia.	25
Figura 13: Composición de organismos por cada filo identificado en los cuatro sitios de muestreo del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).	26
Figura 14: Composición de las familias de invertebrados más abundantes en los cuatro sitios de muestreo del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).	27
Figura 15: Proporción de los seis grupos tróficos de peces encontrados en cada sitio de muestreo del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).	29
Figura 16: Reclutamiento de corales hermatípicos sobre rodolitos: A) Recluta, B) <i>Psammocora stellata</i> , C) <i>Porites lobata</i> , D) <i>Pavona varians</i> , y E) una serie de crecimiento sobre rodolito.	31
Figura 17: Promedio y varianza de reclutas de coral por sitio de muestreo en el Parque Nacional Isla del Coco (PNIC). Las letras indican las diferencias identificadas con la prueba de Tukey.	31
Figura 18: Composición general de los principales grupos de macroalgas en cada sitio de muestreo del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).	32
Figura 19: Composición de los géneros de macroalgas más abundantes en cada sitio de muestreo del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).	34
Figura 20: Densidades de los mantos de rodolitos de estudio: A) Weston, B) Silverado, C) Manuelita, D) Isla Pájara. (Fotos Cindy Fernández).	42
Figura 21: Algunos fillos asociados a mantos de rodolitos del PNIC. A) y B) Moluscos, C) Artrópodos, D) Anélidos, E) Equinodermos, F) Cordados.	47
Figura 22: Especies de importancia para la conservación asociadas a mantos de rodolitos del PNIC; A) <i>Serranus tico</i> (endémica), B) <i>Triaenodon obesus</i> (vulnerable). (Foto A Beatriz Naranjo).	49

Figura 23: Evidencia del papel de los mantos de rodolitos en la formación y estabilización de arrecifes coralinos dentro del Parque Nacional Isla del Coco: A) Parches en Isla Pájara, B) Parches en Manuelita, C) Reclutas de coral creciendo sobre rodolitos. 55

CAPÍTULO II

Figura 24: Diseño metodológico empleado para la identificación de los servicios ecosistémicos. Modificado de (Martín-López & Montes, 2010). 76

Figura 25: Actores entrevistados y cantidad de servicios ecosistémicos validados por cada uno de ellos. 85

Figura 26: Cantidad de servicios ecosistémicos identificados para mantos de rodolitos por cada una de las cuatro categorías de clasificación. 86

Figura 27: Ejemplos de algunos de los servicios ecosistémicos de soporte validados para el Parque Nacional Isla del Coco durante las entrevistas. Las frases entre comillas corresponden a la importancia atribuida a cada servicio por parte de las personas entrevista. Las imágenes representan la validación observada en campo o laboratorio. 102

Figura 28: Organismos carismáticos mencionados durante las entrevistas incluyendo: nuevos, raros, endémicos, amenazados y llamativos. El tamaño de las palabras representa la frecuencia de mención entre uno y diez. 103

Figura 29: Organismos carismáticos observados durante los muestreos en campo: A) *Serranus tico*, B) *Triaenodon obesus*, C) *Aulostomus chinensis*. (Foto A Beatriz Naranjo). 103

Figura 30: Ejemplos de algunos de los servicios ecosistémicos culturales validados para el Parque Nacional Isla del Coco durante las entrevistas. Las frases entre comillas corresponden a la importancia atribuida a cada servicio por parte de las personas entrevistadas. Las imágenes representan la validación observada en campo o laboratorio. 106

Figura 31: Observación en campo del papel de los mantos en la provisión de servicios de soporte dentro del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC). Conexión y formación de hábitat; A) Manuelita, B) Isla Pájara, C) Corales asentados sobre rodolitos, D) Formación de suelo. 108

Figura 32: Ejemplos de algunos de los servicios ecosistémicos de regulación validados para el Parque Nacional Isla del Coco durante las entrevistas. Las frases entre comillas corresponden a la importancia atribuida a cada servicio por parte de las personas entrevistadas. 118

Figura 33: Acciones principales expresadas por los actores entrevistados durante la investigación social, como base para la conservación y manejo de los mantos de rodolitos y sus servicios ecosistémicos. 122

RESUMEN

Los mantos de rodolitos son ecosistemas ampliamente distribuidos en fondos tropicales y templados de todo el mundo, siendo reconocidos como importantes proveedores de diversos tipos de servicios ecosistémicos derivados de sus estructuras carbonatadas complejas que albergan gran diversidad de especies. A pesar de este reconocimiento los mantos de rodolitos aún representan uno de los ecosistemas menos estudiados en comparación con otras comunidades marino-costeras como los arrecifes, manglares y pastos marinos. Esto también aplica para los mantos de rodolitos del Pacífico costarricense, cuyas referencias son limitadas, teniendo poco o nulo conocimiento sobre su distribución, dinámicas biológicas-ecológicas y composición en general. El Parque Nacional Isla del Coco (PNIC) ha sido identificado como una de las áreas con mayor presencia de mantos de rodolitos en el Pacífico de Costa Rica. En este estudio se caracterizaron biológica y ecológicamente cuatro mantos de rodolitos del PNIC, identificando conjuntamente sus servicios ecosistémicos asociados, con el objetivo de obtener información relevante para generar y respaldar recomendaciones orientadas a su conservación y manejo.

Para la caracterización de los mantos, se muestrearon cuadrículas de 25 cm² obteniéndose todos los rodolitos contenidos en conjunto con su biodiversidad asociada, también se realizaron censos visuales in situ para determinar los peces conspicuos (>5 cm) asociados. Los muestreos se realizaron a profundidades entre los 7-18 m. Los géneros de rodolitos fueron determinados a partir de análisis genéticos, utilizando los marcadores moleculares psbA y COI, mientras que el almacenamiento de CaCO₃ (kg) por m² de manto se determinó mediante un proceso de ignición y descalcificación. Se identificaron un total de 114 morfo-especies de invertebrados, 28 especies de peces y 18 especies de macroalgas asociadas a rodolitos. *Lithothamnion*, *Lithophyllum*, *Mesophyllum* y *Roseolithon* fueron identificados como los géneros formadores de rodolitos, representados por seis formas de crecimiento.

Los servicios ecosistémicos (SE) se identificaron aplicando un método de investigación mixto concurrente, que integró investigación cualitativa y cuantitativa. Se utilizaron tres métodos específicos para identificar y validar los SE. La revisión de fuentes de información secundarias e investigación social empírica (entrevistas a actores) dentro de la investigación cualitativa y la investigación biológica (trabajo de campo y laboratorio) dentro de la investigación cuantitativa. Se identificaron un total de 34 SE asociados a mantos de rodolitos a nivel mundial, 11 correspondieron a servicios de soporte y culturales, cinco a servicios de regulación y siete a servicios de aprovisionamiento. De los 27 SE identificados específicamente para el PNIC, el 29.63% fueron identificados mediante la implementación de las tres metodologías de investigación, el 51.85 % mediante dos y el 18.52 % mediante una. Once de los 34 SE identificados fueron validados únicamente para mantos de rodolitos del PNIC, por medio de las entrevistas a actores y la investigación biológica.

Los servicios culturales y de soporte obtuvieron la mayor validación por parte de los actores usuarios. No se validó ningún servicio de aprovisionamiento para el sitio de

estudio, debido a su categorización de área protegida. La cantidad y tipo de SE identificados para los mantos de rodolitos del PNIC, evidencian el importante papel ecológico y socioeconómico que desempeña este ecosistema, no solo en el área sino a nivel de país. Respalda la relevancia de su inclusión en acciones orientadas a su conservación y manejo, a favor del mantenimiento del flujo sus beneficios para las generaciones actuales y futuras, de cara a su vulnerabilidad y amenazas globales.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Los mantos de rodolitos, formados por agregaciones de rodolitos individuales (algas coralinas, rodo=roja, lithos=piedra) representan uno de los ecosistemas marinos más importantes (Amado-Filho et al., 2007; Foster et al., 2007; Littler et al., 1991; Steller et al., 2007) y con mayor distribución geográfica en los océanos y zonas costeras de todo el mundo (Foster, 2001), presentes desde zonas polares hasta zonas tropicales y desde áreas someras hasta el límite fótico (Amado-Filho et al., 2012; Foster, 2001). Los mantos de rodolitos han sido reconocidos como hábitats importantes en la provisión de varios servicios ecosistémicos, los cuales derivan de sus funciones ecosistémicas asociadas a la producción y almacenamiento de carbonato de calcio (CaCO_3). Su estructura carbonatada tridimensional genera hábitat y refugio complejo para muchas especies de interés ecológico y comercial, resultando en bancos de semillas y puntos críticos de biodiversidad, además de contribuir al ciclo mundial del carbono y la producción de sedimento de origen biogénico (Amado-Filho et al., 2010; Foster et al., 2007; Fredericq et al., 2019; Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez, 2004; Steller et al., 2003; Veras et al., 2020).

En un estudio reciente Tuya et al. (2023), mencionan la relevancia de los mantos de rodolitos, al cumplir con los siete criterios claves para identificar sitios importantes para la conservación de la biodiversidad; 1) singularidad y rareza, 2) importancia para las etapas de historia de vida de las especies, 3) importancia para especies o hábitats amenazados, en peligro de extinción o en declive, 4) diversidad biológica, 5) productividad biológica, 6) vulnerabilidad, fragilidad, sensibilidad o recuperación lenta, y 7) naturalidad. Lo que respalda la relevancia de identificarlos, caracterizarlos y conservarlos, a favor del mantenimiento de sus funciones y servicios ecosistémicos asociados. A pesar de que el ecosistema de mantos de rodolitos cumple con todos estos criterios y de que su

importancia viene siendo reconocida desde el siglo XIX, los procesos dirigidos a su investigación y al establecimiento de políticas de conservación y manejo han sido lentos y limitados a ciertas regiones geográficas, favoreciendo su degradación.

Actualmente se ha evidenciado el posible efecto de los cambios en la dinámica del océano sobre los rodolitos, principalmente por aumento de la temperatura y procesos de acidificación a causa del cambio climático (Cornwall et al., 2017; Martin & Gattuso, 2009; Martin & Hall-Spencer, 2017; Nelson, 2009). En comparación a otros organismos calcificantes como los corales, los rodolitos son particularmente vulnerables a la descalcificación por aumento del pH en los océanos, debido a su calcita con alto contenido de Mg (McCoy & Kamenos, 2015). Tal como lo menciona Cornwall et al. (2017), las algas coralinas (incluyendo los rodolitos) brindan importantes servicios ecosistémicos, pero son susceptibles a los impactos de la acidificación de los océanos. A esto factores ambientales se unen otros efectos directos causados por actividades antropogénicas, incluyendo la pesca de arrastre, acuicultura, construcción de estructuras costeras y la eutrofización o contaminación del agua a causa de vertidos de aguas residuales domésticas e industriales (Barbera et al., 2003; Fragkopoulou et al., 2021; Grall & Hall-Spencer, 2003; Hall-Spencer et al., 2006). Todos estos factores actúan de forma sinérgica en el deterioro de la salud del ecosistema de rodolitos, sus funciones y servicios ecosistémicos derivados.

La mayoría de los estudios sobre mantos de rodolitos en la región neotropical se han realizado principalmente para el Golfo de California (México) y Brasil (Amado-Filho et al., 2010; Amado-Filho & Pereira-Filho, 2012; Figueiredo et al., 2012; Foster et al., 2007; Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez, 2004; Reyes-Bonilla et al., 1997; Riosmena-Rodríguez, 2001; Riosmena-Rodríguez et al., 1999; Riosmena-Rodríguez & Medina-López, 2010). En estos estudios se abordó aspectos relacionados a las múltiples funciones ecosistémicas de mantos de rodolitos, especialmente sobre su distribución y composición de especies. También en los mantos de rodolitos de Costa Rica se han realizado ciertos estudios (Acuña et al., 2020; Breedy et al., 2021; Solano-Barquero, 2011; Solano-Barquero et al., 2022), sin embargo y al igual que en la región, estos han sido mayormente sobre su fauna asociada. Aunque los mantos de rodolitos son mencionados y reconocidos como ecosistemas importantes en la provisión de SE, hasta la fecha no se

ha identificado ningún estudio orientado a su identificación y validación. Aunque Martín-López et al. (2009), mencionan que la evaluación de los servicios ecosistémicos proveídos por la diversidad se ha convertido en las últimas décadas en una importante área de investigación, tanto a nivel mundial como en Costa Rica, los mantos de rodolitos aún representan uno de los ecosistemas marinos menos estudiados y con escaso conocimiento sobre los servicios ecosistémicos que pueden brindar (Kamenos et al., 2004; Pinho-Costa et al., 2020).

El presente estudio es el primero que aborda la identificación y clasificación de las funciones y servicios ecosistémicos específicos asociados a mantos de rodolitos. Actualmente, el vacío de conocimiento sobre los mantos de rodolitos representa una de las principales amenazas para el ecosistema, debido a que esto conlleva a su subvaloración en la implementación de políticas de manejo y conservación (Ángeles, 2014). Y dado que los rodolitos tienen tasas de crecimiento lentas, alta sensibilidad e importancia ecológica, ese conocimiento puede contribuir a determinar tanto su futuro, como el de sus comunidades asociadas (Fragkopoulou et al., 2021; Simon-Nutbrown et al., 2020).

Desde hace años se ha reportado la presencia de rodolitos en varios sitios del Pacífico costarricense, entre ellos áreas protegidas, e.g., Islas Murciélagos, Parque Nacional Marino las Baulas, Parque Nacional Isla del Coco (Solano-Barquero, 2011), Reserva Biológica Isla del Caño (Cortés & Jiménez, 2003), Parque Nacional Marino Ballena (C. Fernández, com. per.), como no protegidas como Islas Brumel, Bahía Culebra y San Juanillo (Solano-Barquero, 2011). No obstante, las mayores dimensiones se han identificado para Reserva Biológica Isla del Caño (RBIC) y el Parque Nacional Isla del Coco, donde según Cortés (2019), se extienden hasta los 90 m de profundidad. El Parque Nacional Isla del Coco (PNIC) cuenta con mucha información sobre diferentes elementos de los arrecifes, incluyendo su biodiversidad, estructura, composición y mapeo (SINAC, 2016). Y aunque los mantos de rodolitos cumplen funciones equivalentes y tienen una amplia distribución dentro del área protegida, se tiene poca o nula información sobre la mayoría de estos elementos y ni siquiera son mencionados en su actual plan de manejo (ver SINAC, 2016). Según Riosmena-Rodríguez (2001), la presencia y dimensión de los mantos de rodolitos son motivo para incluirlos en las acciones de manejo de las zonas

costeras. Ávila & Riosmena-Rodríguez (2011) también proponen que son buenos indicadores para el monitoreo de áreas naturales protegidas.

Dado el reconocimiento de la presencia significativa de rodolitos en el Pacífico costarricense y considerando su importancia y vulnerabilidad, resulta urgente comenzar con su caracterización e identificación de los posibles servicios ecosistémicos que ofrecen tanto en áreas protegidas como no protegidas. La investigación en mantos de rodolitos permite anticipar los impactos potenciales de futuros cambios ambientales, mostrando las estrategias de mitigación oportunas que integran los efectos globales y locales sobre estos fondos (Fragkopoulou et al., 2021; Simon-Nutbrown et al., 2020). Y es que, de no aplicarse las medidas de gestión y conservación adecuadas, esto puede amenazar directamente su persistencia como refugios claves para la diversidad (Fragkopoulou et al., 2021; Simon-Nutbrown et al., 2020). Partiendo de este contexto, nos planteamos como objetivo principal para este estudio, caracterizar (biológicamente) e identificar los servicios ecosistémicos asociados a los mantos de rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC), los más amplios hasta ahora conocidos en el Pacífico costarricense, para proveer información base para generar recomendaciones de manejo y conservación del hábitat y de sus servicios ecosistémicos asociados.

La misión de las áreas protegidas ha ampliado su enfoque inicial de conservación de la biodiversidad, hacia el mejoramiento del bienestar humano (Naughton-Treves et al., 2005) *“los sistemas de áreas protegidas y las estrategias acompañantes para la gestión de la biodiversidad se han propuesto como esenciales para mantener la funcionalidad de los territorios, porque podrían incluir todas las escalas espaciales relevantes que sustentan los elementos estructurales, y los mecanismos y las dinámicas necesarias para la generación de servicios ecosistémicos”* (Hurtado et al., 2013). Considerando los múltiples servicios ecosistémicos identificados para el PNIC, se vuelve evidente la necesidad de incluir este valioso ecosistema en las acciones de manejo y conservación dentro del área, en pro del mantenimiento de su diversidad y servicios ecosistémicos asociados.

Pues tal como lo menciona Amado-Filho et al. (2012), aunque la tasa de acumulación de rodolitos puede parecer rápida en una escala de tiempo geológico (1 m en 103 años), su tasa de crecimiento es muy lenta en una escala de tiempo humana (1

mm año⁻¹). Por lo tanto, los rodolitos deben considerarse recursos no renovables y proveedores valiosos de servicios ecosistémicos críticos que deben ser mantenidos (Amado-Filho et al., 2012).

CAPÍTULO I: CARACTERIZACIÓN BIOLÓGICA-ECOLÓGICA DE LOS MANTOS DE RODOLITOS DEL PARQUE NACIONAL ISLA DEL COCO (PNIC), PACÍFICO COSTARRICENSE.

RESUMEN

Durante exploraciones realizadas en el Parque Nacional Isla del Coco (PNIC) se ha informado de extensas áreas de mantos de rodolitos que cubren los fondos más allá de la zona eufótica. Los mantos son ecosistemas con funciones ecológicas claves para gran diversidad de procesos, como el reclutamiento y construcción de hábitats complejos para gran diversidad de invertebrados y peces, incluyendo especies nuevas o restringidas. Además, contribuyen significativamente a la deposición de carbonatos en los océanos, conjuntamente con la fijación y entierro de carbono. A pesar de su amplia distribución, los mantos del PNIC han sido poco estudiados. Este estudio caracterizó la fauna y flora (invertebrados, peces y macroalgas), asociada a cuatro mantos de rodolitos ubicados dentro del PNIC, en los sitios de Weston, Silverado, Manuelita e Isla Pájara. Los muestreos se realizaron mediante buceo SCUBA a profundidades entre los 7-18 m, estableciéndose transectos de 10 m y sobre estas tres cuadrículas duplicadas de 25 cm² para el caso de invertebrados y algas. Además, se determinaron los géneros formadores de rodolitos e identificaron las diferentes formas de crecimiento, aunado a esto se calculó la cantidad de CaCO₃ almacenado por m² de manto.

Para evaluar la diversidad, se realizó un inventario de especies y se aplicaron índices de diversidad, riqueza, abundancia y equitatividad de especies para cada sitio muestreado. Los géneros de rodolitos fueron identificados genéticamente, utilizando ADN de cloroplastos (psbA) y mitocondrias (COI), mientras que sus formas de crecimiento se determinaron haciendo uso de clasificaciones pre-establecidas. La cantidad de CaCO₃ almacenada se determinó mediante un protocolo de ignición y descalcificación en HCL 1N.

Se identificaron un total de 114 morfo-especies de invertebrados, 28 especies de peces y 18 especies de macroalgas asociadas a los rodolitos. Aunque con variaciones

entre sitios, los grupos de invertebrados más dominantes fueron los anélidos, cnidarios, equinodermos y crustáceos. Se obtuvieron diferencias significativas entre sitios para la abundancia general de organismos por m² (ANOVA, $p=0.0008992$). Isla Pájara fue el sitio con mayor abundancia de organismos por m², mientras que Manuelita presentó mayor diversidad y riqueza de especies. Se identificaron tres especies de corales hermatípicos asociados a rodolitos: *Psammocora stellata*, *Porites lobata* y *Pavona varians*. Las macroalgas rojas fueron las más abundantes y diversas en los cuatro sitios. En cuanto a peces, Isla Pájara presentó la mayor abundancia y riqueza de especies, seguido por Manuelita. La especie más abundante fue *Serranus tico*, con un aporte del 80.8% al total del sitio. En general, Weston y Silverado fueron los sitios con menor abundancia, riqueza y diversidad de especies

Los géneros *Lithothamnion*, *Lithophyllum*, *Mesophyllum* y *Roseolithon* fueron identificados como los formadores de rodolitos, presentando seis formas de crecimiento: fruticoso, aterronado, verrucoso y sus formas intermedias; fruticoso-aterronado, fruticoso-verrucoso y aterronado-verrucoso. Los crecimientos menos complejos (aterronados o verrucosos) fueron dominantes en Weston y Manuelita con más del 80% de sus rodolitos, mientras que en Isla Pájara y Silverado este porcentaje correspondió a formas complejas con ramificaciones (fruticosa). Isla Pájara y Manuelita presentaron los valores más altos de almacenamiento de CaCO₃ por m², con un promedio de 22.9 kg (± 3.9) y 22.7 kg (± 3.9), respectivamente, mientras Silverado presentó el menor valor con 15 kg (± 3.9). La complejidad estructural de los rodolitos no pareció influir de igual manera en la abundancia y riqueza de organismos en todos los sitios.

Este estudio representa un valioso aporte al conocimiento de características ecológicas claves de los mantos de rodolitos. Lo cual es esencial para orientar acciones encaminadas a su conservación/manejo y de su biodiversidad asociada, de cara a su vulnerabilidad y amenazas actuales a raíz de actividades humanas y cambios globales en las condiciones del océano.

INTRODUCCIÓN

Los mantos de rodolitos son hábitats biogénicos formados por agregaciones de rodolitos (algas rojas coralinas) individuales de vida libre (Basso et al., 2016). Su origen se

da a partir del asentamiento libre de la espora del alga sobre fragmentos de conchas, corales o rocas (Riosmena-Rodríguez, 2001) o por crecimiento posterior de talos preexistentes o fragmentados (Foster, 2001). Estos hábitats se distribuyen en mares tropicales y polares de todo el mundo, desde profundidades cercanas a la superficie hasta el límite fótico (Amado-Filho et al., 2012; Foster, 2001). Su valor radica en las múltiples funciones ecosistémicas que brindan a partir de la producción de carbonato de calcio (Amado-Filho et al., 2012) y los servicios ecosistémicos derivados de estas. Los rodolitos son considerados “bioingenieros de ecosistemas” (Basso et al., 2016). Su estructura tridimensional genera hábitat y refugio complejo para muchas especies de interés ecológico y comercial, resultando en bancos de semillas y puntos críticos de biodiversidad; contribuyendo a su vez con el ciclo mundial del carbono y la producción de sedimento de origen biogénico (Amado-Filho et al., 2010; Foster et al., 2007; Fredericq et al., 2019; Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez, 2004; Steller et al., 2003; Veras et al., 2020).

Los esfuerzos de investigación, orientados al conocimiento de los mantos de rodolitos, han aumentado considerablemente durante los últimos años, sobre todo en países donde se reconocen como ecosistemas claves por su amplia distribución. Este aumento en la investigación se ha dado mayormente en temas sobre sus diversas funciones ecosistémicas (Amado-Filho et al., 2012; Simon-Nutbrown et al., 2020; Sissini et al., 2022; Stelzer et al., 2021; Teed et al., 2020). Según Amado-Filho et al. (2016), en Brasil, en la década del 2000, se vio un aumento considerable en el estudio de diferentes aspectos de los mantos de rodolitos, como la distribución a pequeña y meso escala, estructura, organismos asociados, composición de especies de rodolitos y la producción de CaCO_3 (Amado-Filho et al., 2010, 2012; Figueiredo et al., 2012). Sin embargo, la comprensión de la distribución latitudinal, el rango de profundidad de ocurrencia, la producción de carbonato de calcio y los roles ecológicos en los mantos de rodolitos aún requieren más estudios (Amado-Filho et al., 2017).

Para el caso específico de Costa Rica, las investigaciones orientadas al conocimiento de mantos de rodolitos aún son nulas o incipientes, desconociendo su distribución, características, especies formadoras de rodolitos, especies asociadas y dinámica ecológica en general. Se ha informado y verificado la presencia significativa de mantos de rodolitos en varias zonas del Pacífico costarricense, incluyendo áreas

protegidas y no protegidas (Cortés & Jiménez, 2003; Fonseca et al., 2009; Solano-Barquero, 2011; Solano-Barquero et al., 2022). Hasta el momento, la mayor extensión de mantos de rodolitos se ha observado en la Reserva Biológica Isla del Caño y en el Parque Nacional Isla del Coco, en algunos casos a profundidades de más de 90 m (Cortés et al., 2017). A pesar de este reconocimiento, los mantos de rodolitos representan uno de los ecosistemas menos estudiados en Costa Rica, en comparación a otros ecosistemas marino-costeros con funciones equivalentes, como los arrecifes coralinos, manglares o pastos marinos. Únicamente se han realizado investigaciones esporádicas sobre su biodiversidad asociada (Acuña et al., 2020; Breedy et al., 2021; Solano-Barquero et al., 2022) y especies formadoras de rodolitos (Fernández, 2008; Solano-Barquero, 2011).

Si bien las investigaciones sobre mantos de rodolitos han aumentado considerablemente durante la última década (Rendina et al., 2020), en general aún queda un largo camino de investigación para comprender el funcionamiento de este importante ecosistema y cómo conservarlo (Tuya et al., 2023). Considerando su amplia distribución a nivel mundial, la mayoría de los mantos de rodolitos aún siguen sin caracterizarse, desconociéndose sus dinámicas ecológicas internas y la interacción con otros ecosistemas. Según Amado-Filho & Pereira-Filho (2012), una de las razones es la profundidad, ya que muchos de los mantos se forman en zonas mesofóticas (30-120 m de profundidad) lo cual ha limitado su conocimiento (Amado-Filho & Pereira-Filho, 2012). Otro factor influyente en el desconocimiento de los mantos de rodolitos es que resultan poco atractivos en comparación a otros ecosistemas marinos como los arrecifes coralinos (Tuya et al., 2023).

Son muchas las características que indican que los mantos de rodolitos realizan funciones ecológicas y económicas significativas a escala regional y mundial, pero la falta de conocimiento impide realizar esfuerzos eficientes de conservación y gestión (Tuya et al., 2023). Para implementar estrategias de manejo e iniciativas de conservación, adecuadas en ecosistemas marinos, es necesario determinar la estructura y la dinámica de sus comunidades, al igual que su respuesta ante amenazas antropogénicas. Comprender las principales variables que predicen los patrones de biodiversidad en los mantos de rodolitos es fundamental para establecer acciones de conservación (Veras et al., 2020) y manejo. Pues en un sentido amplio, la tasa de degradación de los

ecosistemas supera la velocidad de las iniciativas de conservación (Tuya et al., 2023) y la comprensión de su funcionamiento.

Bajo el contexto de la reconocida importancia del ecosistema de mantos de rodolitos a nivel mundial, su importante presencia en Costa Rica y su estado deficiente de conocimiento, es que nos planteamos como objetivo de investigación caracterizar biológica y ecológicamente los mantos de rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC) incluyendo: (a) sus organismos asociados (macroalgas, invertebrados y peces), morfologías y especies constituyentes de rodolitos y (b) cantidad de carbonato de calcio almacenado por m² de manto. El realizar la investigación en el PNIC, reconocido como área modelo para la conservación y con importante presencia de mantos de rodolitos, establece un referente para realizar investigaciones futuras en otras áreas (protegidas y no protegidas) para establecer comparaciones. Esa información puede ser utilizada para determinar acciones importantes para la conservación de las funciones ecosistémicas de este valioso hábitat para Costa Rica y el mundo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La Isla del Coco es una isla oceánica situada a 5°30'5"34"N y 87°01'-87°06'O en el Pacífico Tropical Oriental (PTO), siendo la única porción emergida de la Cordillera Volcánica Submarina del Coco, que se extiende desde las Islas Galápagos hasta la zona sur de Costa Rica (Cortés, 2016). La Isla del Coco y todos sus islotes fue declarada Parque Nacional en 1978 (Alvarado et al., 2016; Cortés, 2012), Patrimonio de la Humanidad por la UNESCO en 1997 y sitio Ramsar en 1998 (Cortés, 2012). No obstante, en la declaración inicial de Parque Nacional no se consideró la parte marina y no fue hasta 1984 que se incluyeron 5 km alrededor de la isla como área protegida (Alvarado et al., 2016). Dos de los argumentos que justificaron esta ampliación fueron el ambiente marino extremadamente diverso de la isla, con presencia de especies endémicas, y la alta diversidad de la fauna marina asociada a las formaciones coralinas (Alvarado et al., 2016). Ubicada lejos de las poblaciones humanas (550 km de la costa de Costa Rica y 600 km del archipiélago de las Galápagos en Ecuador), la Isla del Coco se considera una

historia de conservación exitosa (Edgar et al., 2014) y un punto crítico de biodiversidad reconocido (Wehrtmann & Cortés, 2009).

Actualmente el Parque Nacional Isla del Coco (PNIC) representa el área protegida más grande de Costa Rica y posiblemente la mejor conservada (Cortés, 2021). Además, el PNIC forma parte del Corredor Marino del PTO, que incluye las Islas Galápagos en Ecuador, las islas Malpelo y Gorgona en Colombia, y la Isla de Coiba en Panamá (Cortés, 2016). La Isla del Coco constituye el primer encuentro de la Contracorriente Ecuatorial del Norte con aguas someras, sirviendo de puerta de entrada a los organismos que viajan del Indo-Pacífico al PTO y que luego se desplazan a otras islas oceánicas o a las costas continentales de América (Cortés, 2016). Dada esta excepcionalidad, la isla ha atraído a un gran número de expediciones científicas, esto con el objetivo de estudiar su flora y fauna, lo cual ha contribuido significativamente al conocimiento que se tiene sobre su biodiversidad (Cortés, 2016). La isla posee varios hábitats marinos y costeros, entre ellos: playas de arena y guijarros, zonas intermareales rocosas, fondos rocosos, arrecifes y comunidades coralinas, además de hábitats pelágicos y bentónicos profundos (Cortés, 2016).

En la Isla del Coco, se han reportado coberturas considerables de arrecifes y comunidades de coral de 1 a 30 m de profundidad, con una mayor extensión en los sitios del norte (Alvarado et al., 2016; Guzmán & Cortés, 1992). Sin embargo, la mayor distribución vertical corresponde a mantos de rodolitos, reportados en vastas áreas de la isla (Fernández, 2008). Según (Cortés, 2019), los mantos de rodolitos son el único ecosistema que se extiende desde el área somera (cerca de 15 m) al área profunda (90 m), representando el único grupo de organismos fotoautótrofos por debajo de los 50 m, aunque los mantos más densos se encuentran entre los 20 y los 30 m.

Para este estudio se seleccionaron cuatro sitios de muestreo con presencia significativa de mantos de rodolitos dentro del PNIC (Figura 1): Manuelita (5°33'40.3", 87°02'47.26"), Silverado (5°32'45.30", 87°01'44.70"), Weston (5°33'12.31", 87°03'10.87") e Isla Pájara (5°33'14.80", 87°03'14.70"). Los cuatro sitios están ubicados geográficamente al norte de la isla, no obstante, difieren en el nivel de exposición. Según Alvarado et al. (2016), al corresponder a bahías e islotes, Weston, Isla Pájara y Manuelita son sitios no expuestos, mientras que Silverado se encuentra más apartado de la costa, por lo cual

está sujeto a mayor exposición respecto a mar abierto. Las condiciones de viento, corrientes y oleaje alrededor de la Isla del Coco se ven fuertemente influenciada por el movimiento norte-sur de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) (Alfaro, 2008; Amador et al., 2006; Lizano, 2008).

Según Lizano (2008), el patrón de las corrientes marinas superficiales durante el primer trimestre del año (enero-marzo) en la Isla del Coco es distinto al del resto del año, pues es la única época donde la isla no es alcanzada por la contracorriente ecuatorial del norte. La predominancia de viento y oleaje que llegan a la Isla del Coco se dan desde el suroeste, sin embargo, durante el invierno del hemisferio norte, las tormentas generan oleaje que puede alcanzar a la isla desde el noroeste (Alfaro, 2008; Lizano, 2008). A partir de estos datos y considerando la ubicación geográfica de los cuatro sitios de estudio (bahías e islotes) ubicados al norte de la isla, tanto Weston, como Manuelita e Isla Pájara pueden estar sujetas, aunque con variaciones durante el año, a cierta influencia de vientos, oleaje y corrientes provenientes del norte.

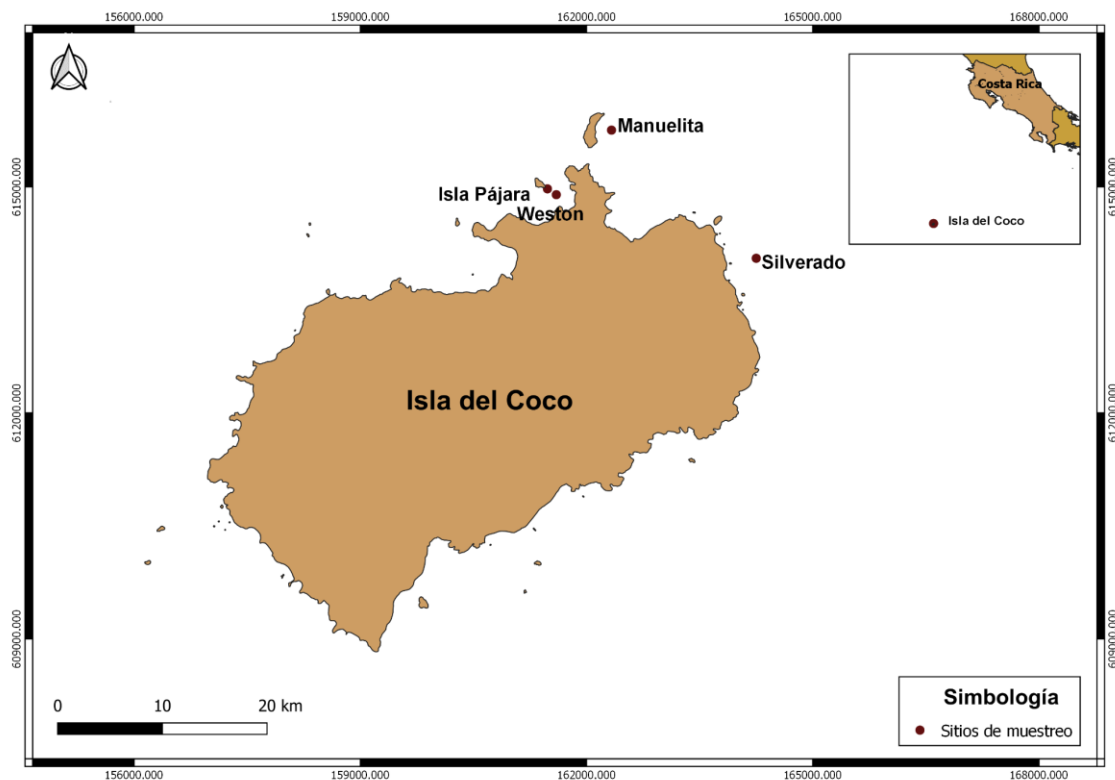


Figura 1: Ubicación de los cuatro sitios de muestreo dentro del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).

Recolecta de muestras

Esta investigación fue parte del proyecto “*Paleontología, morfología y genética como base para describir la evolución y la distribución de los rodolitos (Rhodophyta) en Costa Rica: recomendaciones para su conservación*”. El muestreo fue realizado durante la Expedición Isla del Coco, entre mayo y junio de 2021. La obtención de rodolitos y sus organismos asociados en los cuatro sitios de muestreo (Manuelita, Silverado, Weston e Isla Pájara) se realizó a nivel submareal mediante buceo SCUBA, entre los 7 y 15 m de profundidad. En cada sitio de muestreo se midieron transectos de 10 m de longitud, sobre los cuales se establecieron tres cuadrículas duplicadas de 25 × 25 cm (625 cm²) a 0 m, 5 m y 10 m sobre cada transecto (Figura 2). El establecimiento de cuadrículas duplicadas se realizó con el fin de utilizar las muestras para análisis de organismos asociados y almacenamiento de CaCO₃, respectivamente. Se muestrearon un total de seis transectos (36 cuadrículas) entre los cuatro sitios de muestreo; un transecto en Weston e Isla Pájara, y dos transectos para Silverado y Manuelita.

Previo a la recolección de muestras, se obtuvieron imágenes de los sitios y registraron datos sobre la profundidad y ubicación de los transectos dentro del manto. Todos los rodolitos y organismos asociados dentro de cada cuadrícula fueron recolectados manualmente, almacenados en bolsas plásticas (rotuladas por sitio y número de cuadrícula) y posteriormente transportados al laboratorio para ser procesados. Las muestras recolectadas para análisis de organismos asociados fueron fijadas con alcohol al 96%, mientras que las correspondientes a análisis de almacenamiento de CaCO₃ fueron transportadas en seco. Conjuntamente, y como parte de la caracterización biológica-ecológica, se realizaron censos de peces conspicuos in situ. Las observaciones se realizaron entre los 8 y 18 m de profundidad en transectos de 10 m, formando un túnel imaginario de 5 m de ancho y 5 m de alto (10 m x 5 m x 5 m) (Figura 2). Se censaron un total de 8 transectos entre los cuatro sitios muestreados: cuatro para Manuelita y Silverado, y dos para Weston e Isla Pájara. Durante el censo de peces se tomaron datos. Previo a la recolección de muestras, se obtuvieron imágenes de los sitios y registraron datos sobre la profundidad y ubicación de los transectos dentro del manto. Todos los rodolitos y organismos asociados dentro de cada cuadrícula fueron recolectados manualmente, almacenados en bolsas plásticas (rotuladas por sitio y número de cuadrícula) y posteriormente transportados al laboratorio para ser procesados.

Las muestras recolectadas para análisis de organismos asociados fueron fijadas con alcohol al 96%, mientras que las correspondientes a análisis de almacenamiento de CaCO_3 fueron transportadas en seco. Conjuntamente, y como parte de la caracterización biológica-ecológica, se realizaron censos de peces conspicuos in situ. Las observaciones se realizaron entre los 8 y 18 m de profundidad en transectos de 10 m, formando un túnel imaginario de 5 m de ancho y 5 m de alto (10 m x 5 m x 5 m) (Figura 2). Se censaron un total de 8 transectos entre los cuatro sitios muestreados: cuatro para Manuelita y Silverado, y dos para Weston e Isla Pájara. Durante el censo de peces se tomaron datos sobre la especie, cantidad, grupo trófico y profundidad a la que fueron observados.

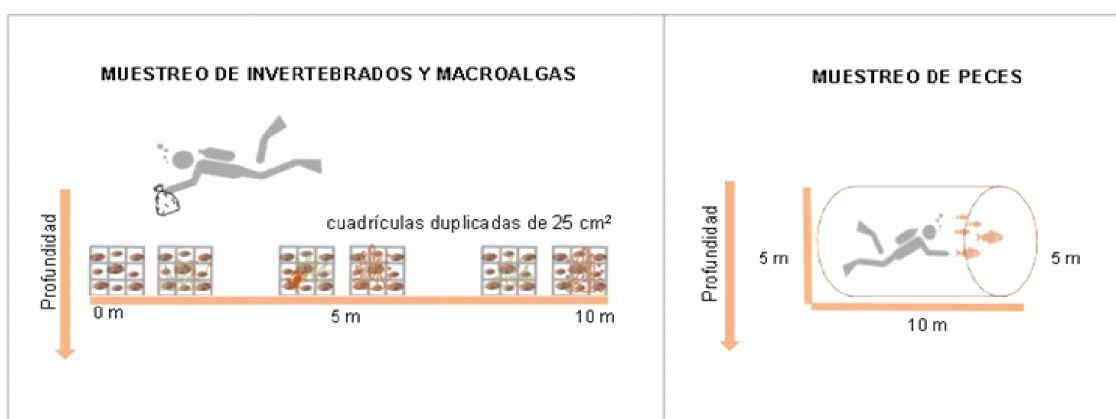


Figura 2: Métodos empleados para el muestreo de organismos asociados a mantos de rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).

Identificación molecular de rodolitos

Para la identificación molecular de las especies formadoras de rodolitos, se seleccionaron especímenes correspondientes a las diversas formas de crecimiento identificadas entre los cuatro sitios de muestreo, incluyendo rodolitos aparentemente mono-específicos (formados por una sola especie) y multi-específicos (formados por más de una especie). Las muestras de talo de cada uno de los rodolitos, previamente seleccionados para el análisis molecular, se obtuvieron por fragmentación o usando una cuchilla de disección para las formas menos ramificadas. Cada muestra de tejido calcáreo fue colocada en viales con aproximadamente 20-30 g de cristales de gel de sílica para eliminar humedad. Previo a la obtención de las muestras, cada rodolito fue lavado y

cepillado, procurando la eliminación de epífitas y rastros de otros organismos asociados, esto para evitar el análisis de muestras contaminadas.

La extracción de ADN y amplificación de genes se realizó en el laboratorio de Genética y Biología Molecular de Organismos Acuáticos del Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR). El ADN genómico se extrajo a partir de una pequeña sección del rodolito seco en gel de sílica, usando el método de extracción para tejido de plantas, GeneJET Plant Genomic DNA Purification Mini Kit. Para amplificar los extractos se usaron fragmentos de genes: *psbA* (cloroplasto) y *COI* (mitocondria) utilizados para la delimitación de especies de algas rojas calcáreas (Bittner et al., 2011; Broom et al., 2008; Hu et al., 2020; Peña et al., 2014), los cuales representan los más publicados en bases de datos como GenBank. Las secuencias, recibidas del servicio de secuenciación MacroGen, fueron editadas con el programa BioEdit y comparadas con la información existente en GenBank, utilizando la herramienta BLAST. El análisis filogenético de las muestras se realizó utilizando el programa MEGA 11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis versión 11 (Tamura et al., 2021).

Caracterización morfológica de rodolitos

Las formas de crecimientos en rodolitos han sido descritas utilizando más de cien términos, lo cual ha generado grandes confusiones (Woelkerling et al., 1993). Es por lo que Woelkerling et al. (1993) creó un sistema de clasificación universal que comprende diez puntos focales de las principales formas de crecimiento de algas coralinas no geniculadas (O'Connell et al., 2020). Para la caracterización morfológica de los rodolitos de estudio se utilizó esta red de clasificación (Figura 3). Posterior a la extracción de organismos asociados, los rodolitos de cada sitio de muestreo (Weston, Silverado, Manuelita e Isla Pájara) fueron separados y contados según sus formas de crecimiento, considerando la extensión y forma de sus talos, incluyendo aquellos con integraciones entre formas (dos formas de crecimientos en un rodolito). El conteo de rodolitos por cada forma de crecimiento se realizó con el objetivo de determinar el porcentaje de cada tipo de crecimiento y establecer comparaciones y relaciones entre los cuatro sitios muestreados, siguiendo a O'Connell et al. (2020). Previo a la determinación de las formas de crecimiento, se realizó una cuantificación general de los rodolitos de cada sitio de

muestreo y sus organismos asociados. Además, se obtuvieron las medidas máximas de alto y ancho de 10 rodolitos por cada cuadrícula para calcular el diámetro promedio.

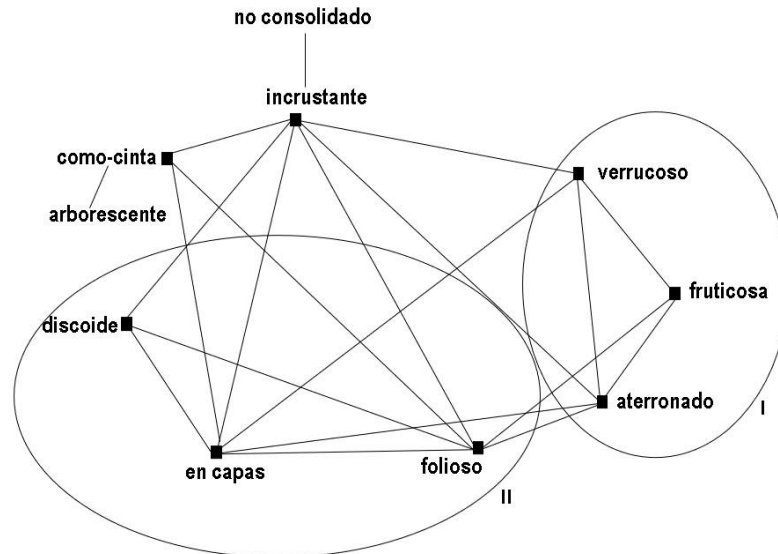


Figura 3: Esquema representativo de la red de formas de crecimientos que muestra las relaciones entre los 10 puntos focales. Las líneas que conectan indican donde ocurren interacciones entre formas. La elipse I abarca aquellos puntos focales que incluyen plantas con protuberancias, la elipse II aquellos que incluyen plantas con laminillas (modificado de Woelkerling et al., 1993).

Quantificación de carbonato de calcio (CaCO_3)

La determinación de la cantidad de CaCO_3 (Kg) almacenado por área de manto (m^2) se obtuvo mediante un protocolo de pérdida de peso por ignición y descalcificación, modificado de Schoenrock et al. (2018). Inicialmente se obtuvo el peso total de rodolitos por cada cuadrícula de muestreo, de estos se seleccionaron y pesaron (WW) en balanza analítica un $n=5$ rodolitos, con un total de 90 rodolitos entre las 18 cuadrículas muestreadas. Posteriormente, se comenzó con el proceso de ignición, pesado y descalcificación. Las submuestras de cada cuadrícula ($n=5$) se colocaron en crisoles en una mufla a 550°C durante seis horas para quemar materia orgánica (DW550). Posterior

al quemado, las muestras fueron colocadas en desecadoras hasta su enfriamiento y nuevamente pesadas. Una vez concluido el proceso de quemado y pesado para todas las muestras de rodolitos ($n=90$), estas se descalcificaron en HCl 1N durante un período de entre 24 y 48 h.

Posterior a la descalcificación, los fragmentos correspondientes al sustrato de asentamiento (conchas, restos de coral, roca), se secaron durante 12 horas a 60°C y se pesaron nuevamente para determinar la contribución del carbonato de calcio al peso seco de los rodolitos (DW CaCO_3). Con los datos de diferencia de pesos obtenidos de los pasos anteriores, se calculó el porcentaje de contenido orgánico y de CaCO_3 por peso seco, utilizando las ecuaciones (1) y (2). Los cálculos se realizaron inicialmente para un área de $25 \times 25 \text{ cm}$ (625 cm^2) correspondiente al tamaño de las cuadrículas de muestreo, pero posteriormente fueron extrapolados a Kg de CaCO_3 almacenado por m^2 de manto, utilizando la ecuación (3). Además, se calcularon promedios y desviación estándar tanto para los porcentajes de materia orgánica y CaCO_3 , así como para el total de Kg por cada sitio de muestreo.

$$\% \text{ Contenido orgánico} = ((\text{WW} - \text{DW}_{550}) / \text{WW}) \times 100 \quad [1]$$

$$\% \text{ Contenido } \text{CaCO}_3 = ((\text{DW}_{550} - \text{DW}_{\text{CaCO}_3}) / \text{WW}) \times 100 \quad [2]$$

$$\text{Kg } \text{CaCO}_3 \text{ m}^2 = (\text{CaCO}_3 \times \text{WW}) / 0.0625 \text{ m}^2 \quad [3]$$

Biodiversidad asociada

En el laboratorio, los organismos asociados a rodolitos (invertebrados y macroalgas) fueron separados o extraídos, usando pinzas y puntas de disección. Inicialmente, se segregaron por división o filo y se colocaron en frascos con alcohol al 90%, previamente rotulados, según el sitio y cuadrícula de muestreo. Una vez sistematizados, los organismos fueron contados e identificados taxonómicamente al nivel más específico posible. La identificación se realizó mediante el uso de guías, claves taxonómicas (De León-González et al., 2021; Salgado-Barragán & Hendrickx, 2010) y literatura sobre investigaciones previas realizadas en mantos de rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco (Solano-Barquero, 2011; Solano-Barquero et al., 2022). Además

de la literatura, se contó con el apoyo de investigadores expertos del CIMAR para la verificación e identificación de organismos de varios grupos taxonómicos (e.g., poliquetos, crustáceos, equinodermos). Dentro del análisis de fauna asociada, se contempló el conteo e identificación de reclutas de corales hermatípicos asentados sobre rodolitos, lo cual se realizó visualmente con ayuda de un estereoscopio.

Las macroalgas asociadas fueron separadas e identificadas mediante la observación de la forma de sus talos, tipo de crecimiento y ramificación. La identificación se realizó con el apoyo de imágenes de talos completos y cortes de tejido, vistos al microscopio, usando claves del Pacífico tropical (Riosmena-Rodríguez & Woelkerling, 2000). Además, se contó con la verificación de la investigadora experta (Cindy Fernández) de este grupo taxonómico de la Universidad de Costa Rica. Muchos de los organismos no se lograron identificar a nivel de especie. Para todos los organismos que fueron identificados a cualquier nivel inferior al género, la información taxonómica se completó agregando la terminación indet. (indeterminado). Identificándose como indet. 1 e indet. 2 y así sucesivamente para el caso en que se presentaba más de una morfoespecie para un determinado nivel taxonómico. Finalmente, se elaboró una lista de todas las morfoespecies encontradas, incluyendo invertebrados, algas y peces conspicuos. Posterior a la identificación, los organismos correspondientes a la fauna fueron depositados en las colecciones respectivas del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica, mientras que las macroalgas fueron depositadas en el Herbario de la Universidad de Costa Rica (USJ).

Para evaluar la biodiversidad asociada a los mantos de rodolitos del PNIC, (macroalgas, fauna y peces conspicuos), se calcularon abundancias (A), riqueza de especies (S), la diversidad de Shannon (H') y Simpson (1-D) y la equitatividad de especies (J) para los cuatro sitios de muestreo. Todos los análisis se realizaron utilizando como base la abundancia de organismos por m^2 .

Índice de Shannon-Wiener (H'): Expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra; mide el grado promedio de la incertidumbre en predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar en una colección: $H' = -\sum (p_i \ln p_i)$, donde p_i es la proporción de individuos de la i -ésima especie = n_i / N (Valdez et al., 2018).

Índice de Simpson (1-D): Determina la probabilidad de que dos individuos elegidos al azar en una comunidad correspondan a la misma especie. El valor del índice de Simpson es inverso a la equidad, por lo tanto, la diversidad debe calcularse como $1 - \lambda$. $\lambda = \sum (p_i)^2$, donde p_i es la abundancia proporcional de la especie i y se obtiene del número de individuos de la especie i entre el número total de individuos de la muestra (proporción de individuos de la i -ésima especie) = n_i/N (Valdez et al., 2018).

Índice de Equidad (J'): Mide la proporción de la diversidad observada con relación a la máxima diversidad esperada. Su valor va de 0 a 1, donde 1 representa excepcionalmente que todas las especies son igualmente abundantes y el 0 señala la ausencia de uniformidad (Magurran, 1988). $J' = H'/H'_{max}$, donde $H'_{max} = \ln(S)$ y H' es el índice de Shannon-Wiener y S es el número total de especies presentes: $J' = H'/\ln(S)$ (Valdez et al., 2018).

Análisis estadístico de datos

Los análisis sobre diversidad se realizaron utilizando el software de análisis PAST (versión 4), mientras que los resultados fueron graficados con la herramienta "SigmaPlot versión 10.0". La variación en la abundancia general de organismos y el número de reclutas de corales hermatípicos entre los cuatro sitios de muestreo se determinó mediante la aplicación de análisis de varianza (ANOVA) de una vía, realizando previamente la comprobación de sus supuestos. Para determinar variaciones estadísticamente significativas en la cantidad de carbonato de calcio almacenado entre los cuatro sitios de muestreo, también se aplicó un ANOVA de una vía. Conjuntamente se realizó una prueba de rango post hoc (Tukey) para establecer comparaciones múltiples del porcentaje y kilogramos de carbonato de calcio almacenado entre sitios. También se realizó un ANOVA unidireccional (más prueba post hoc) para determinar la variación en el diámetro de rodolitos entre sitios. Estos análisis estadísticos se realizaron utilizando el software de análisis y visualización de datos "STATISTICA 7.0", mientras que sus resultados fueron graficados utilizando el programa "SigmaPlot versión 10.0".

RESULTADOS

Identificación molecular de rodolitos

Se extrajo el ADN de un total de 50 muestras, incluyendo rodolitos mono-específicos y multi-específicos, lográndose la amplificación de 16 muestras con el primers GWS (COI) y 14 con el marcador molecular psbA. La mayoría de las amplificaciones corresponden a rodolitos de Silverado y Manuelita con 9 y 11 muestras amplificadas, respectivamente. El sitio con menor número de muestras amplificadas fue Weston, con únicamente tres del total $n=29$. La única amplificación lograda de una muestra multi-específica de rodolito se dio para Manuelita, demostrando dos géneros distintos. Posterior a la obtención y edición de las secuencias de muestras amplificadas, se lograron identificar cuatro géneros (*Lithophyllum*, *Lithothamnion*, *Roseolithon* y *Mesophyllum*) de algas coralinas no-geniculadas formadoras de rodolitos. *Lithothamnion* fue encontrado en los cuatro sitios de muestreo, *Lithophyllum* en tres (excepto en Isla Pájara), mientras que *Roseolithon* se encontró solo en Silverado y *Mesophyllum* solo en Isla Pájara. Para el caso del género *Lithothamnion*, varias de las muestras identificadas bajo este género se veían morfológicamente diferentes, a diferencia del género *Lithophyllum* cuyas morfologías eran muy similares (Figura 4).

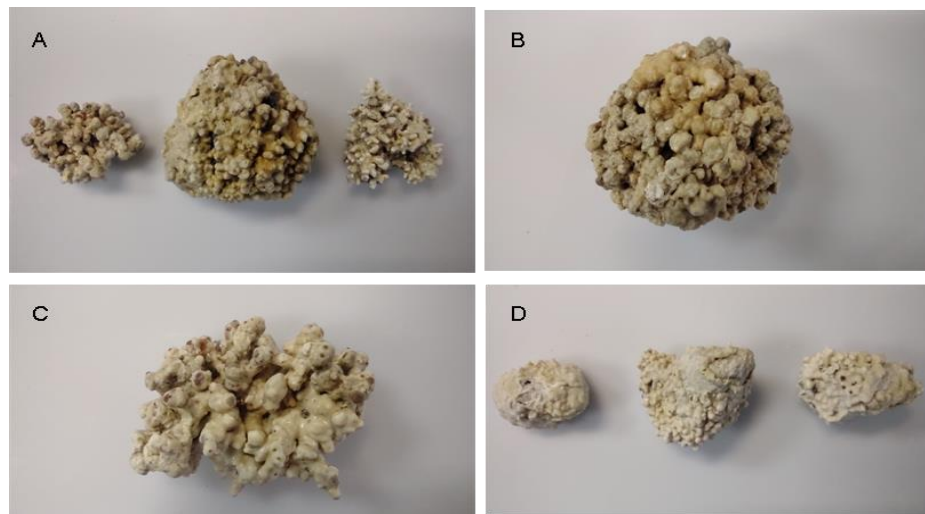


Figura 4: Diferencias morfológicas de los géneros de rodolitos identificados: A) *Lithothamnion*, B) *Mesophyllum*, C) *Roseolithon*, D) *Lithophyllum*.

UCR2067, UCR2078, UCR2090, UCR2094, UCR2098, UCR2104: Los rodolitos correspondientes a estas muestras se identificaron genéticamente dentro del género *Lithothamnion*, formando clados cercanos con las secuencias de referencia de dos especies dentro del mismo. Algunas de las muestras se mostraron más emparentadas con la especie *Lithothamnion crispatum*, mientras que otras se agruparon más cercanamente con *Lithothamnion corallioides* (Figura 5). Esto podría indicar que se trata de una o varias especies cercanas, pero diferentes. Las especies podrían ser confirmadas mediante la complementación de la identificación molecular con el análisis de caracteres morfo-anatómicos.

UCR2073: Esta fue la única muestra identificada dentro del género *Mesophyllum*. Ubicándose en un clado cercano correspondiente a la especie *Mesophyllum cf. engelhartii*. No obstante, aunque la muestra se mostró más emparentada con dicha especie (Figura 5), podría tratarse de una especie con relaciones filogenéticas cercanas pero diferentes a ambas. Su especie podría ser confirmada mediante la complementación con la identificación morfo-anatómica.

UCR2090: Esta corresponde a la única muestra identificada dentro del género *Roseolithon*, un género descrito recientemente. La muestra se agrupa con mayor proximidad con la especie *Roseolithon karaiborum* (Figura 5) y podría tratarse de una especie emparentada pero diferente, e incluso nueva. Su especie podría ser determinada mediante la revisión de los caracteres morfo-anatómicos de la muestra.

UCR2072, UCR2102, UCR2106, UCR2108, UCR2109, UCR2110, UCR2112: Estas muestras fueron identificadas genéticamente dentro del género *Lithophyllum* y algunas se agruparon en un mismo clado y otras en clados cercanos. Todas las muestras parecen estar más estrechamente emparentadas con la especie *Lithophyllum corallinae* (Figura 5). Si bien todas las muestras se agrupan cercanamente no forman un clado sólido, lo cual dificulta establecer con claridad su especie, pues podrían tratarse de la especie con la que se muestran estrechamente emparentadas o corresponder a especies diferentes. La especie de todas estas muestras podría ser confirmada, complementando la identificación molecular con la identificación morfo-anatómica.

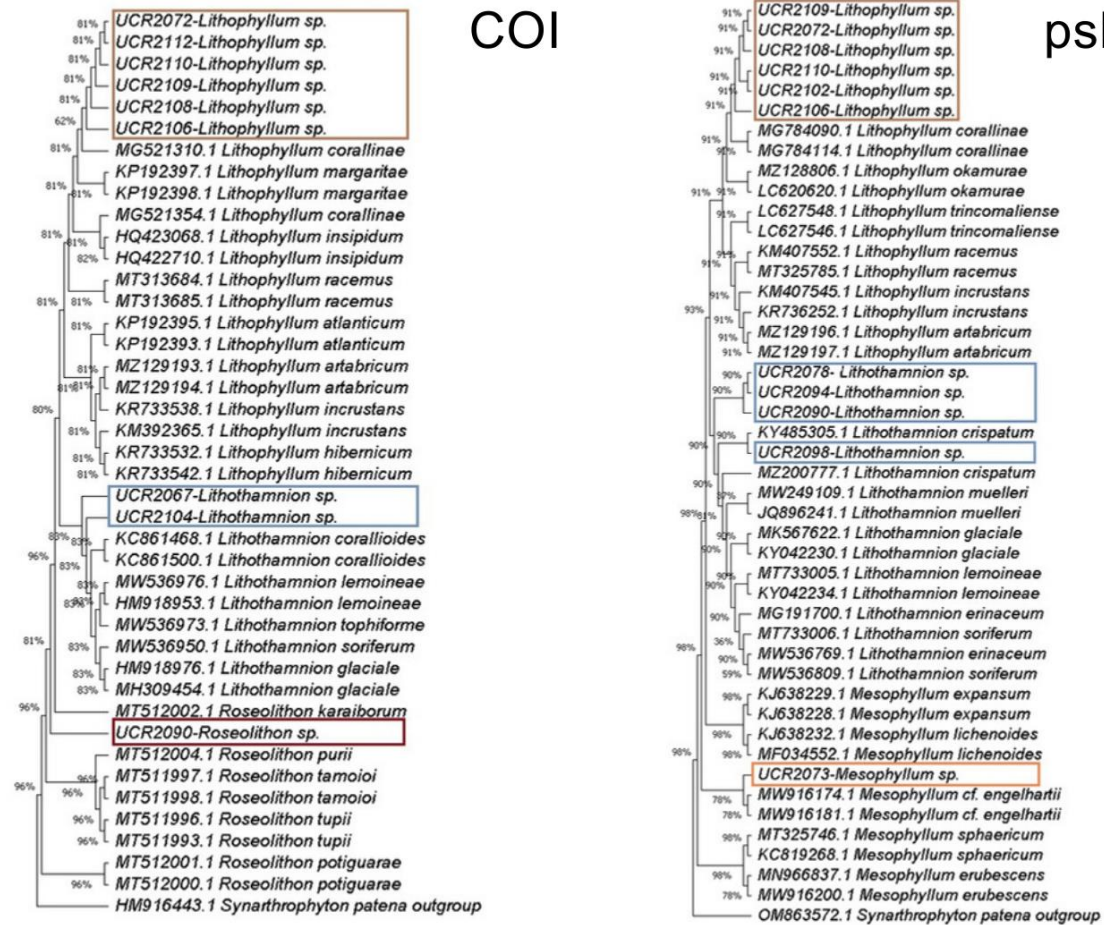


Figura 5: Filogramas obtenidos bajo el criterio de Máxima verosimilitud (MV) para las muestras de los rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC) correspondientes a las secuencias de dos genes (COI y psbA).

Caracterización morfológica de rodolitos

Los cuatro sitios de estudio presentaron diferencias en las formas y tamaños de sus rodolitos. Para el caso de Weston se observaron rodolitos de diversas morfologías y las mediciones de los ejes más largos y anchos de los rodolitos dieron un diámetro promedio de 3.5 cm. Silverado también mostró diversas formas y tamaños de rodolitos, pero a diferencia de Weston la mayoría de los rodolitos correspondían a formas ramificadas, con promedio de 2.9 cm de diámetro. Los rodolitos de Isla Pájara también tuvieron un diámetro promedio de 2.9 cm, con diversas formas de rodolitos, incluyendo multiespecíficos y en su mayoría ramificados. Los rodolitos de Manuelita mostraron visualmente tamaños más grandes, en comparación con los otros sitios de muestreo, y con diámetro promedio de 4 cm, sin formas ramificadas. Mediante la prueba de ANOVA se identificaron diferencias estadísticamente significativas ($p=0.000043$) en el diámetro promedio de rodolitos entre sitios. Silverado e Isla Pájara mostraron similitudes en el diámetro de sus rodolitos, mientras que Manuelita mostró mayores valores de diámetro promedio, siendo diferente tanto para Silverado e Isla Pájara, como para Weston (Figura 6). Por su parte Weston mostró diámetros similares con todos los sitios (Silverado, Manuelita e Isla Pájara).

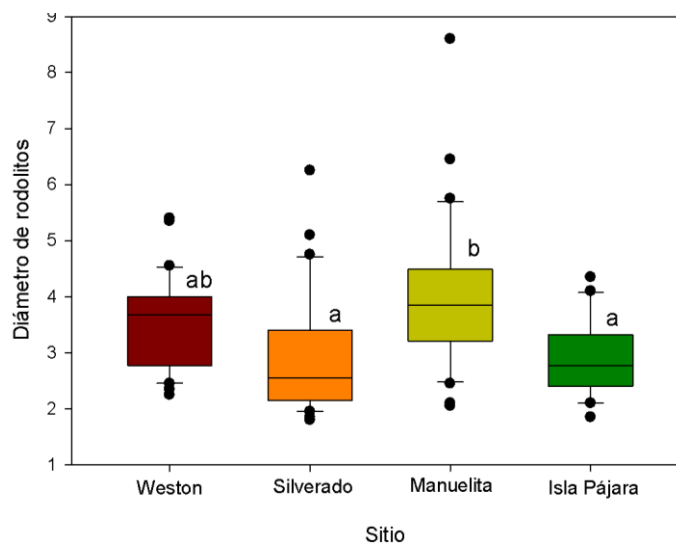


Figura 6: Diámetro promedio de rodolitos y varianza por sitio de muestreo en el Parque Nacional Isla del Coco. Las letras indican las diferencias identificadas con la prueba post-hoc de Tukey.

Para comparar las morfologías de los rodolitos, se caracterizaron un total de 1,917 rodolitos entre los cuatro sitios muestreados, n=231 para Weston, n=417 para Silverado, n=416 y n=853 para Manuelita e Isla Pájara, respectivamente. Los seis tipos de crecimiento identificados corresponden a los siguientes: “fruticoso”, “aterronado”, “verrucoso” y sus formas intermedias; de “fruticoso a aterronado”, de “fruticoso a verrucoso” y de “aterronado a verrucoso” (Figura 7), los cuales pueden describirse utilizando los tres puntos focales de la elipse I de la red de formas de crecimiento, que integra a los rodolitos que presentan protuberancias (Figura 3). El crecimiento “fruticoso” se caracteriza por la presencia de talos cilíndricos a comprimidos >3 mm y por lo general muy ramificados. En lo que respecta al crecimiento “verrucoso”, los rodolitos presentan protuberancias en forma de verruga <3 mm y sin ramificaciones, el crecimiento “aterronado” se aplica a rodolitos con talos hinchados, con variación de longitud y usualmente fusionados (Figura 7) (ver Woelkerling et al., 1993).



Figura 7: Morfologías de rodolitos encontrados en los cuatro sitios de estudio del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).

El sitio con más tipos de formas de crecimiento de rodolitos fue Weston con cinco, seguido por Silverado e Isla Pájara con cuatro y Manuelita con tres, incluyendo las formas intermedias (Figura 7). El tipo de crecimiento “fruticoso” fue el más abundante para Silverado e Isla Pájara con 59% y 52% de las muestras, respectivamente, mientras que para Manuelita y Weston fue mayor la proporción de los rodolitos de crecimiento “verrucoso”, con 74% y 58%. La tercera forma de crecimiento más abundante para tres de los cuatro sitios de muestreo fue el “aterronado”, con 32%, 31% y 21% para Weston, Silverado y Manuelita, pero únicamente con 4% para Isla Pájara. La forma de crecimiento combinada entre “fruticoso a aterronado” fue la más abundante en Isla Pájara, con 35% del total de muestras. En el resto de los sitios, los crecimientos entre formas fueron menos frecuentes. La forma de crecimiento menos frecuente fue la combinación de “fruticoso a verrucoso” con 0% para tres de los cuatro sitios de muestreo, presente únicamente en Weston con un 2%. La combinación de “aterronado a verrucoso” representó el 7% y 4% para Weston y Manuelita, respectivamente, pero 0% para Silverado e Isla Pájara (Figura 8).

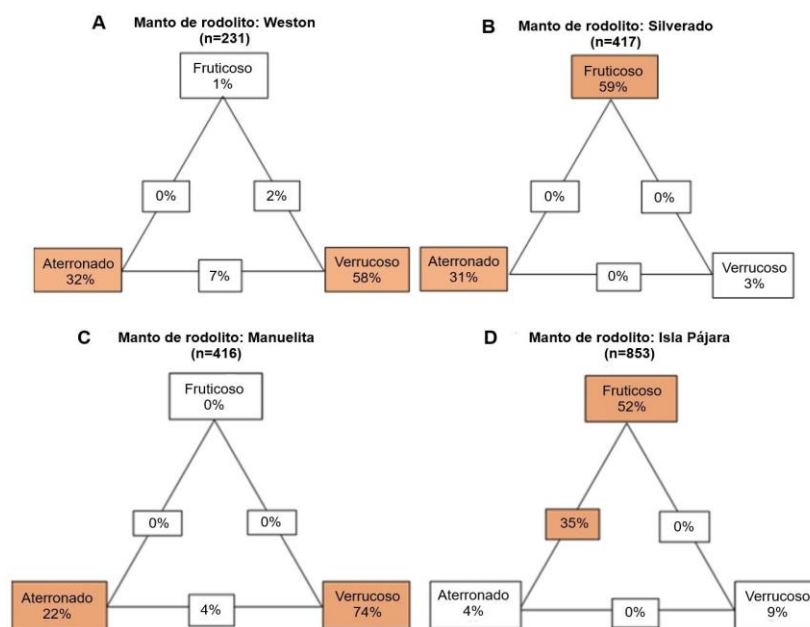


Figura 8: Cuantificación (en %, en naranja las dos morfologías pre-dominantes en cada sitio) de las seis formas de crecimientos identificadas para rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC) en los diferentes sitios de muestreo. A) Weston, B) Silverado, C) Manuelita, D) Isla Pájara.

Cuantificación de la cantidad de carbonato de calcio (CaCO_3) almacenada

El mayor porcentaje de materia orgánica (% WW) se obtuvo para Isla Pájara con 13,9%, mientras era menor y similar entre los otros tres sitios (4-10%) (Tabla 1). Los resultados mostraron diferencias significativas entre sitios para % de CaCO_3 (ANOVA, $p=0.0008$), obteniéndose valores significativamente más bajos para Manuelita con respecto a los demás sitios (Figura 9A). Asimismo, se encontró diferencias significativas en la cantidad de carbonato de calcio por área del manto de rodolitos (ANOVA, $p=0.0296$). Silverado y Manuelita mostraron diferencias estadísticamente significativas, mientras que Weston e Isla Pájara resultaron similares tanto con Manuelita y Silverado (Figura 9B). La cantidad de CaCO_3 almacenado por m^2 de manto varió entre 14.3 y 22.3 kg m^{-2} , con valores muy similares para Isla Pájara, Weston y Manuelita, mientras Weston fue el sitio con menor almacenamiento de CaCO_3 (Figura 9B, Tabla 1). Asimismo, los resultados de ANOVA mostraron que no había diferencias significativas entre profundidades en los sitios donde se colectó muestras a dos profundidades (ver Tabla 1).

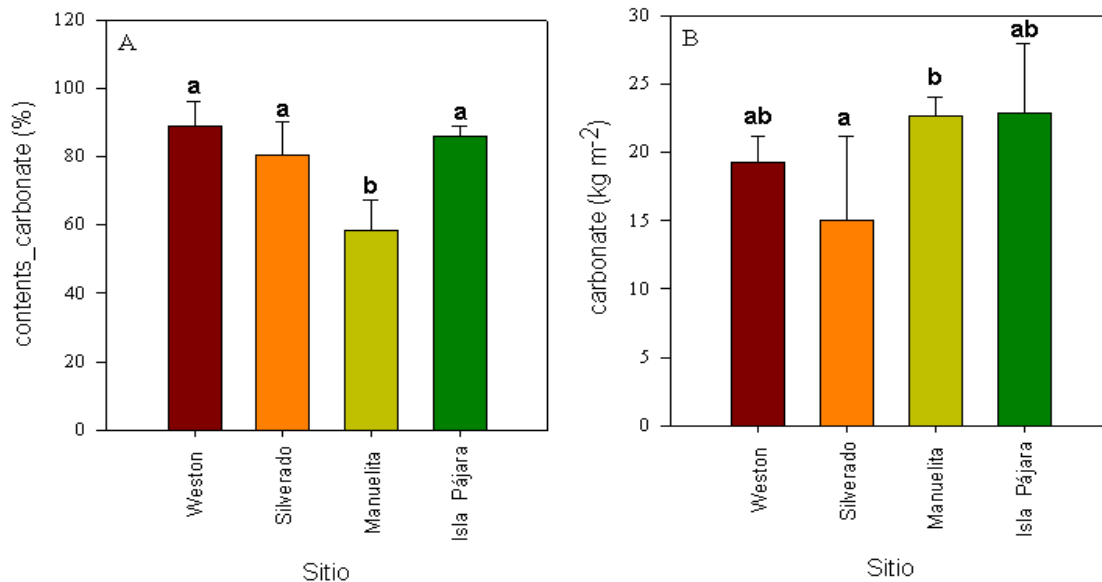


Figura 9: Almacenamiento de carbonato en los mantos de rodolitos: A) contenido de CaCO_3 (% del peso seco de los rodolitos) y B) cantidad de CaCO_3 en el manto de rodolito (kg m^{-2}) en los cuatro sitios muestreados, dentro del Parque Nacional Isla del Coco. Las letras indican las diferencias identificadas con la prueba post-hoc de Tukey.

La descalcificación también mostró diferencias en el sustrato de asentamiento de los rodolitos (para el caso de los rodolitos nucleados) entre sitios. Para el caso de Weston y Silverado, los sustratos de asentamiento fueron muy similares, correspondiendo a fragmentos de roca, fragmentos de coral y exoesqueletos de moluscos de tamaño pequeño, mientras que para Manuelita todos resultaron fragmentos de roca de medianos a grandes (Figura 10). A diferencia de esto, no se obtuvieron restos de asentamientos para Isla Pájara, pues las muestras estaban constituidas casi completamente por CaCO_3 .

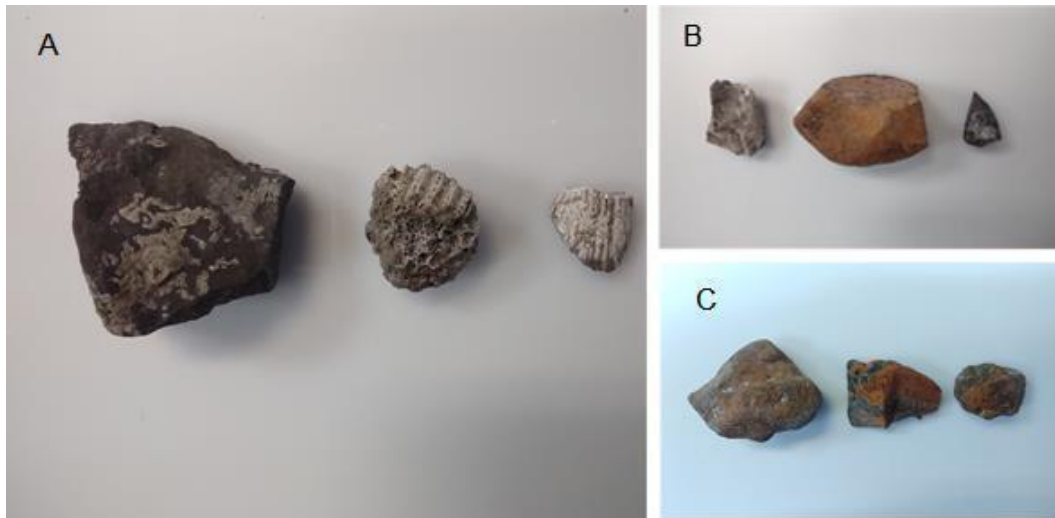


Figura 10: Diferencias en los sustratos de asentamiento en rodolitos nucleados: A) Weston, B) Silverado, C) Manuelita.

Tabla 1: Contenido de materia orgánica y de CaCO₃ (en % WW) y cantidad de carbonato almacenado por área de manto en los diferentes sitios de muestreo. Los datos muestran el promedio \pm DS.

Sitio	Profundidad (m)	Código cuadrícula	Biomasa (kg WW)	Materia orgánica (% WW)	Promedio por sitio	Contenido CaCO ₃ (% WW)	Promedio por sitio	Kg CaCO ₃ m ⁻²	Promedio por sitio
Weston	15	A1a	1.22	6.3 \pm 3.9	6.3 \pm 3.9	89.0 \pm 7.1	89.0 \pm 7.1	19.3 \pm 3.9	19.3 \pm 3.9
		A1b	1.47						
		A1c	1.38						
Silverado	12	B1a	1.29	9.7 \pm 2.8	10.4 \pm 2.3	81.9 \pm 13.5	80.5 \pm 9.4	11 \pm 3.9	15 \pm 3.9
		B1b	0.54						
		B1c	0.68						
	15	B2a	1.85	11.1 \pm 2.1	79.2 \pm 5.7	19 \pm 3.9			
		B2b	1.18						
		B2c	1.47						
Manuelita	7	C1a	1.95	4.6 \pm 0.7	4.4 \pm 0.6	65.1 \pm 3.1	57.1 \pm 13.1	22.5 \pm 3.9	22.7 \pm 3.9
		C1b	2.30						
		C1c	2.23						
			C3a	2.86	4.2 \pm 0.6	51.4 \pm 14.7	22.9 \pm 3.9		
			C3b	2.79					
			C3c	2.71					
Isla Pájara	15	D1a	2.04	13.9 \pm 2.9	13.9 \pm 2.9	86.1 \pm 2.9	86.1 \pm 2.9	22.9 \pm 3.9	22.9 \pm 3.9
		D1b	1.62						
		D1c	1.33						

Biodiversidad asociada

Los mantos de rodolitos de los cuatro sitios de muestreo (Weston, Silverado, Manuelita e Isla Pájara) mostraron diferencias respecto a la abundancia y riqueza de los principales grupos de organismos asociados (invertebrados, peces y macroalgas). Manuelita, Silverado e Isla Pájara mostraron similitudes en la composición general de invertebrados y macroalgas, Weston se diferenció, mostrando una mayor contribución de macroalgas en comparación a los demás sitios. Aunque Isla Pájara fue similar con Silverado y Manuelita en cuanto a la composición de invertebrados y macroalgas, fue el único sitio que mostró visiblemente la contribución de peces a su composición general de organismos asociados (Figura 11).

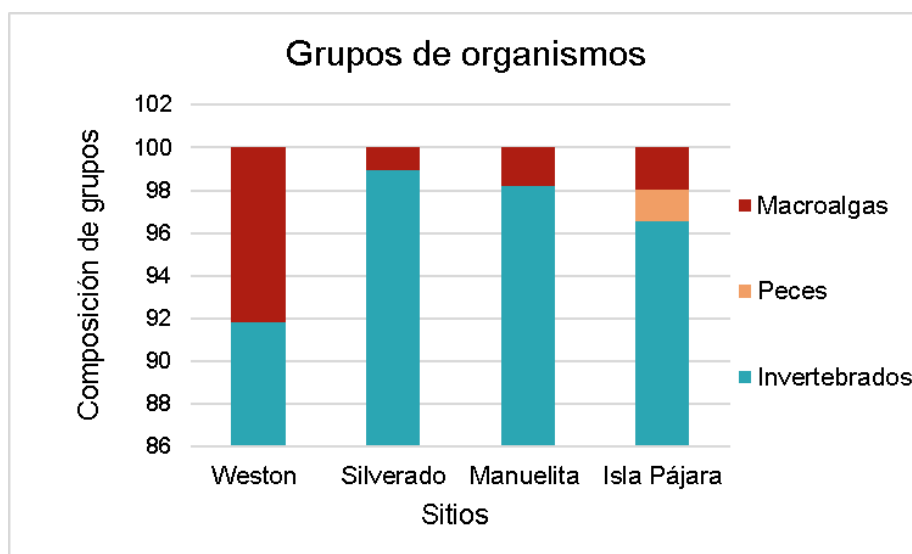


Figura 11: Composición general de los principales grupos de organismos en cada sitio de muestreo, del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).

En cuanto a la abundancia total de organismos (flora y fauna), también se obtuvieron diferencias significativas entre los cuatro sitios de muestreo (ANOVA, $p=0.0008992$). Isla Pájara fue el sitio con mayor abundancia de organismos por m^2 , Silverado y Weston fueron los sitios que presentaron la menor abundancia total de organismos, mientras Manuelita mostró abundancia intermedia, estadísticamente similar a los otros sitios (Figura 12A). Respecto a la riqueza general de taxones, Manuelita, Silverado e Isla Pájara mostraron valores muy similares

mientras que Weston fue diferente, manteniéndose por debajo de los demás sitios (Figura 12B). Sin embargo, estas diferencias no fueron significativas (ANOVA, $p=0.594319$).

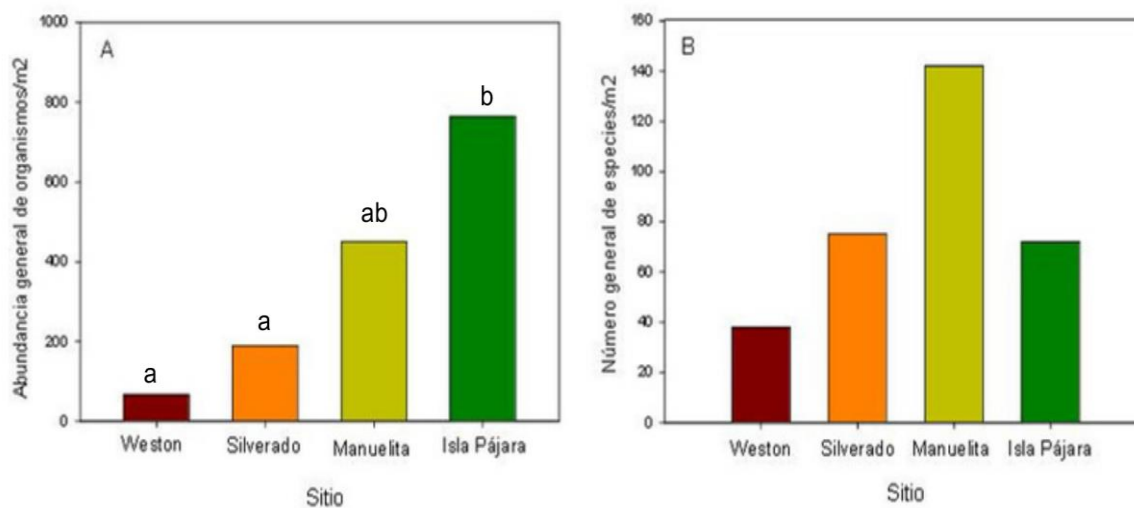


Figura 12: Comparación de la abundancia y número de especies entre los cuatro sitios de muestreo: A) Abundancia general de organismos por m^2 , B) Número general de especies por m^2 . Las letras indican las diferencias identificadas con la prueba post-hoc de Tukey para la abundancia.

Invertebrados

Se contabilizaron e identificaron un total de 1,544 organismos asociados a rodolitos para los cuatro sitios de muestreo (Weston, Silverado, Manuelita e Isla Pájara). Esos pertenecían a 114 morfoespecies, distribuidas en 10 filos, 34 órdenes, 20 clases y 67 familias. En general, los filos más representados por número de organismos en los cuatro sitios de muestreo fueron los anélidos, cnidarios, equinodermos y artrópodos. Mientras que los menos abundantes corresponden a cordados, briozoos, nematodos y platelmintos, con 10 o menos organismos en total (Figura 13). Los briozoos fueron observados adheridos únicamente a rodolitos de Weston y Manuelita, constituyendo el 6.7% y 0.1% del total de organismos.

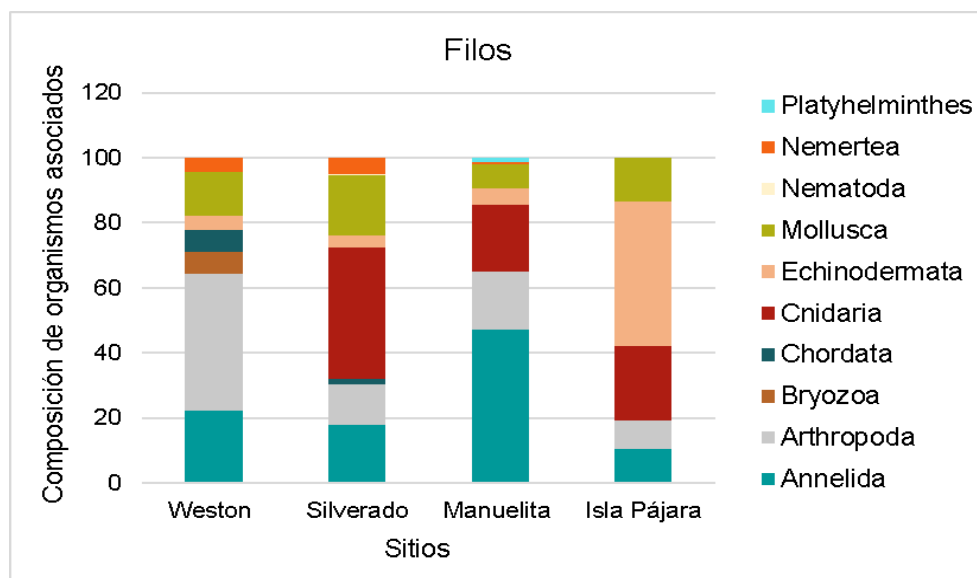


Figura 13: Composición de organismos por cada filo identificado en los cuatro sitios de muestreo del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).

La mayor abundancia de organismos correspondió a una familia de equinodermos (Ophiactidae), una de cnidarios (Sertulariidae), dos familias de anélidos (Nereididae y Eunicidae) y una de crustáceos (Gonodactilidae) (Figura 14). Las morfoespecies más abundantes fueron el crustáceo *Proccesa* sp., con un 13.3% en Weston, y un cnidario no identificado (Sertulariidae) en Silverado y Manuelita, con 18.2% y 35%, respectivamente. El equinodermo *Ophiactis savigny* fue el más abundante en Isla Pájara, con un aporte del 44.3% al total de organismos. Había morfoespecies que estuvieron relativamente bien representadas en la mayoría de los sitios, entre ellos: el poliqueto *Ceratonereis singularis*, un crustáceo anfípodo de la familia Melitidae (indet.1), el estomatópodo *Gonodactylus* sp. y un molusco gasterópodo de la familia Pisaniidae (indet.1). También se encontraron especies muy poco abundantes, representadas por un solo organismo, como el sipuncúlido *Apionsoma (Apionsoma) misakianum*, y dos poliquetos (*Neanthes acuminata* y *Caulleriella* sp.), con el 1% o menos del total de organismos. Durante la identificación se observaron hembras ovadas del crustáceo decápodo *Teleophrys* sp. y dos especies de picnogónidos del género *Tanystylum*.

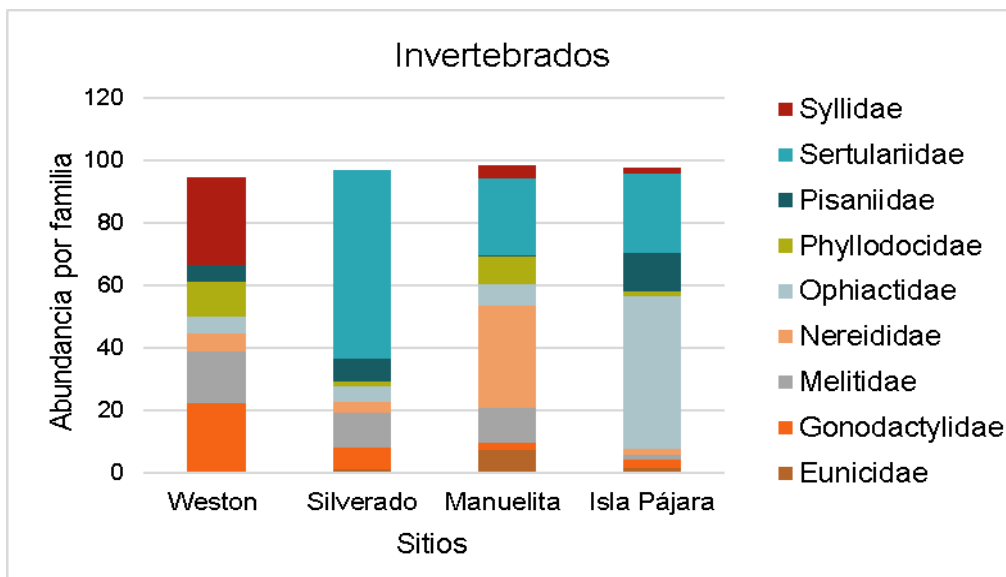


Figura 14: Composición de las familias de invertebrados más abundantes en los cuatro sitios de muestreo del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).

De los cuatro sitios de muestreo, Isla Pájara presentó la mayor abundancia (A) de fauna asociada a rodolitos por m² de manto, seguido por Manuelita; en comparación, el menos abundante fue Weston, mientras Silverado fue el tercer sitio con mayor abundancia (Tabla 2). Los sitios con mayor riqueza de especies fueron Manuelita y Silverado, mientras Weston fue el sitio que presentó menor número de taxones. Los valores más altos para índices de diversidad fueron para Manuelita y Weston, el menos diverso fue Isla Pájara (Tabla 2). Silverado presentó menores valores para el índice de Simpson, pero mayor valor de H' con respecto a Weston. En cuanto a la equitatividad de especies, Weston fue el que presentó el mayor valor, Silverado y Manuelita mostraron valores de (J) muy similares y el sitio con menor equitatividad de especies fue Isla Pájara (Tabla 2).

Tabla 2: Abundancia (A), riqueza de taxones (S), índices de diversidad de Simpson (1-D) y Shannon (H), y equitatividad (J), para cada grupo de organismos en cada sitio de muestreo. Los índices fueron calculados utilizando la abundancia de organismos por m².

Grupos	Sitio de muestreo	A	S	1-D	H	J
Invertebrados	Weston	56	24	0.93	2.91	0.92
	Silverado	188	49	0.86	2.98	0.76
	Manuelita	443	74	0.92	3.21	0.74
	Isla Pájara	729	42	0.73	1.95	0.52
Peces	Weston	0	8	0.81	1.8	0.86
	Silverado	0	10	0.89	2.27	0.99
	Manuelita	0	15	0.56	1.48	0.55
	Isla Pájara	11	15	0.34	0.8	0.28
Macroalgas	Weston	5	5	0.8	1.61	1
	Silverado	2	3	0.57	0.96	0.88
	Manuelita	8	11	0.85	2.17	0.9
	Isla Pájara	15	11	0.89	2.3	0.96

Peces

Se contabilizaron e identificaron un total de 1,356 peces conspicuos de nado errante, asociados a mantos de rodolitos, durante los censos visuales en los cuatro sitios de muestreo (Weston, Silverado, Manuelita e Isla Pájara). Estos están distribuidos taxonómicamente en dos clases (Actinopterygii y Elasmobranchii), siete órdenes, 15 familias y 28 especies. En general, las familias más abundantes para tres de los sitios de muestreo fueron Serranidae, Pomacentridae y Labridae, dentro del orden Perciformes. Excepto en Weston, donde la familia más abundante fue Balistidae, perteneciente al orden Tetraodontiformes (Tabla 3). Los peces identificados pertenecen a seis grupos tróficos: piscívoros, invertebrívoros, planctívoros, omnívoros, detritívoros y comedores de macroalgas (Figura 15).

Tabla 3: Familias de peces con mayor abundancia de individuos en cada sitio de muestreo del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).

Familias	Weston	Silverado	Manuelita	Isla Pájara
Acanthuridae	0	2	4	3
Balistidae	15	1	1	2
Congridae	6	1	0	0
Labridae	8	3	59	13
Pomacanthidae	0	1	0	31
Pomacentridae	0	0	5	110
Serranidae	1	1	2	1060

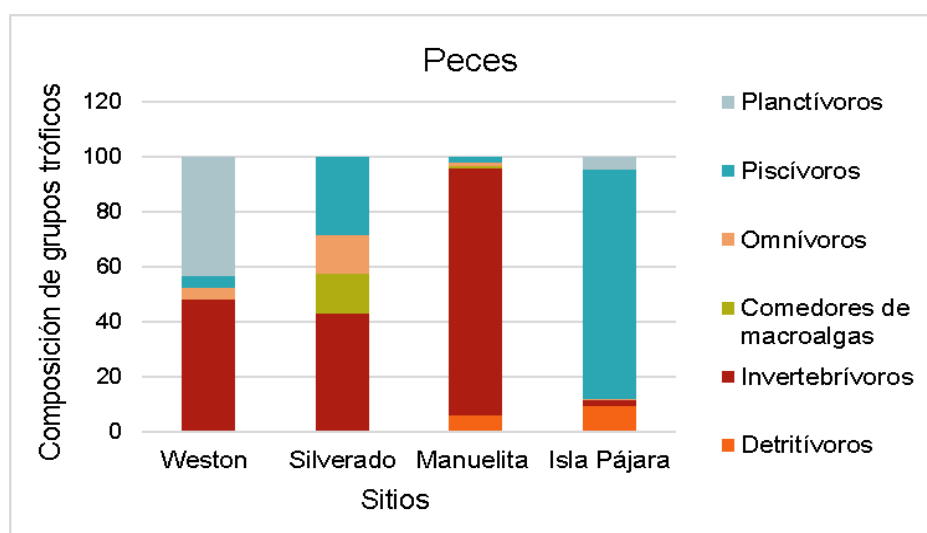


Figura 15: Proporción de los seis grupos tróficos de peces encontrados en cada sitio de muestreo del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).

Las especies más abundantes por cada sitio de muestreo fueron *Canthidermis maculata* con 29% en Weston, *Thalassoma lucasanum* con 64,9% en Manuelita y *Serranus tico* en Isla Pájara con un aporte del 80,8% al total de organismos dentro del sitio. En Silverado, la especie más abundante fue *Acanthurus triostegus*, representada únicamente por tres individuos. Las especies *Stegastes arcifrons*, *Paranthias colonus*, y *Halichoeres salmofasciatus* también fueron relativamente abundantes, principalmente en Isla Pájara (Tabla 4). Otras especies como

Cantherhines dumerilii, *Bodianus diplotaenia*, *Caranx melampygius*, *Cirrhitichthys oxycephalus* y *Melichthys vidua*, tuvieron un único registro durante los censos visuales.

Tabla 4: Individuos totales de las especies de peces más abundantes en cada sitio de muestreo del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).

Especies	Weston	Silverado	Manuelita	Isla Pájara
<i>Canthidermis maculata</i>	9	0	0	0
<i>Halichoeres discolor</i>	6	1	6	0
<i>Halichoeres salmofasciatus</i>	0	0	0	30
<i>Paranthias colonus</i>	0	0	0	60
<i>Serranus tico</i>	1	1	0	1000
<i>Stegastes arcifrons</i>	0	0	5	110
<i>Sufflamen verres</i>	5	1	1	2
<i>Thalassoma lucasanum</i>	0	0	50	11

El único sitio que mostró abundancia (A) de peces con valores superiores a uno por cada 100 m² fue Isla Pájara. Para los tres sitios restantes (Weston, Silverado y Manuelita) se obtuvieron valores menores a uno (Tabla 2). Los sitios con mayor riqueza de especies fueron Manuelita e Isla Pájara, seguido por Silverado y Weston. La mayor diversidad la mostró Silverado, seguido por Weston. Manuelita presentó valores de diversidad muy similares a Weston. El sitio menos biodiverso fue Isla Pájara (Tabla 2). Respecto a la equitatividad de especies, el mayor valor lo presentó Silverado, mientras los valores más bajos corresponden a Manuelita e Isla Pájara (Tabla 2).

Corales hermatípicos

Se contaron un total de 2,284 reclutas de coral sobre rodolitos, pertenecientes a tres especies de corales hermatípicos: *Psammocora stellata*, *Porites lobata* y *Pavona varians* (Figura 16). El sitio con mayor número de reclutas fue Isla Pájara con 1,247, seguido por Silverado con 470, Manuelita con 451 y en menor cantidad Weston con 116. Los resultados del ANOVA mostraron diferencias significativas ($p= 0.00084$) en el promedio de reclutas de coral entre los cuatro sitios de muestreo (Figura 17). Siendo Isla Pájara el que presentó una mayor cantidad de reclutas de coral en promedio respecto a los demás sitios.

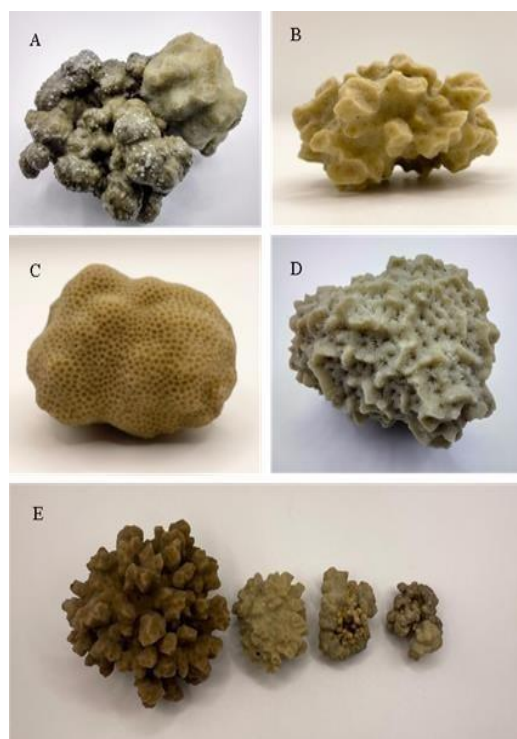


Figura 16: Reclutamiento de corales hermatípicos sobre rodolitos: A) Recluta, B) *Psammocora stellata*, C) *Porites lobata*, D) *Pavona varians*, y E) una serie de crecimiento sobre rodolito.

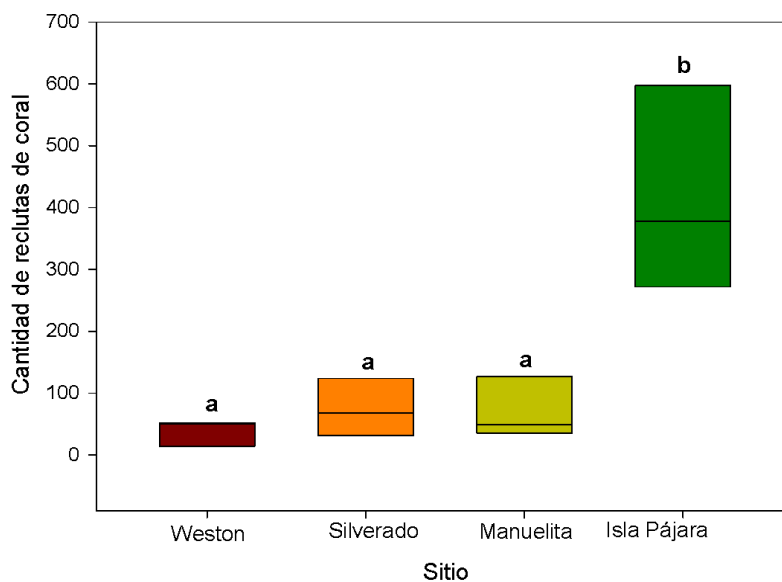


Figura 17: Promedio y varianza de reclutas de coral por sitio de muestreo en el Parque Nacional Isla del Coco (PNIC). Las letras indican las diferencias identificadas con la prueba post-hoc de Tukey.

Macroalgas

Se identificaron los tres grupos principales de macroalgas (rojas, verdes y pardas) en los mantos de rodolitos de estudio, observándose variación en su composición entre los cuatro sitios muestreados. Weston y Manuelita mostraron una composición similar de algas verdes y rojas, de las cuales, las algas rojas constituían la mayor proporción. Para Silverado la composición correspondió casi exclusivamente a algas rojas, con una mínima cantidad de algas verdes. Isla Pájara fue el único sitio que presentó especímenes representantes de las algas pardas (Figura 18).

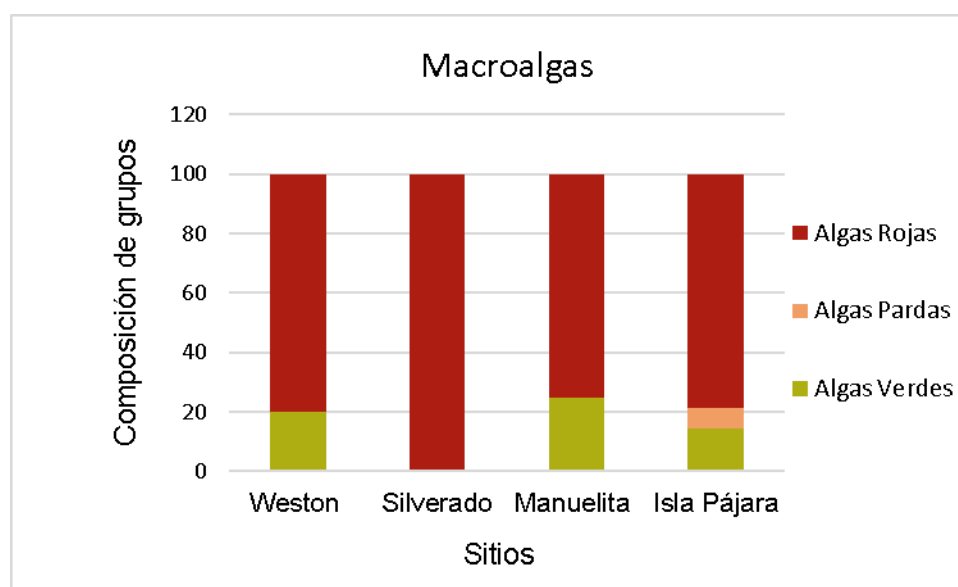


Figura 18: Composición general de los principales grupos de macroalgas en cada sitio de muestreo del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).

Se identificaron un total de 18 especies de macroalgas marinas, asociadas a rodolitos en los cuatro sitios de muestreo (Weston, Silverado, Manuelita e Isla Pájara), las cuales se distribuyeron en tres filos, tres clases (Florideophyceae, Phaeophyceae, Ulvophyceae), 10 órdenes y 15 familias. Del total de especies encontradas, 11 corresponden al filo Rhodophyta (79,5%), seis al filo Chlorophyta (18,2%) y una sola especie (*Padina* sp.) al filo Ochrophyta (2.3%). En general, la mayor abundancia de macroalgas estuvo distribuida en cuatro familias del filo Rhodophyta: Lithophyllaceae, Rhodomelaceae, Wrangeliaceae y Peyssonneliaceae (Tabla 5). La familia Lithophyllaceae fue la más abundante en Silverado y Manuelita, mientras que para

Isla Pájara fue Rhodomelaceae. Las únicas cuatro familias presentes en Weston (Cladophoraceae, Gelidiaceae, Lithophyllaceae y Rhodomelaceae) mostraron abundancias similares (Tabla 5).

Tabla 5: Familias de macroalgas más abundantes en cada sitio de muestreo del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).

Familias	Weston	Silverado	Manuelita	Isla Pájara
Bryopsidaceae	0	0	1	1
Ceramiales	0	0	1	1
Cladophoraceae	1	0	2	1
Gelidiaceae	1	0	1	1
Lithophyllaceae	1	3	6	2
Peyssonneliaceae	0	2	1	1
Rhodomelaceae	1	0	3	3
Wrangeliaceae	0	0	3	0

En cuanto a las especies, las más abundantes fueron *Amphiroa* sp., *Wrangelia* sp. y *Herposiphonia* sp. (Figura 19). Para Silverado y Manuelita, la mayor abundancia correspondió a *Amphiroa* sp., con un aporte del 60% y 30% del total de macroalgas por sitio. En el caso de Weston, las seis especies encontradas aportaron abundancias del 20%. Algunas especies fueron menos abundantes, encontrándose únicamente un organismo para un solo sitio de muestreo, por ejemplo: *Gracilaria* sp. en Weston, *Polystrata* sp. en Silverado, *Polysiphonia* sp., *Phyllocladon* sp. y *Parvocaulis parvula* en Manuelita, *Mastophoropsis canaliculata*, *Aglaothamnion* sp. y *Cladophora* sp. en Isla Pájara.

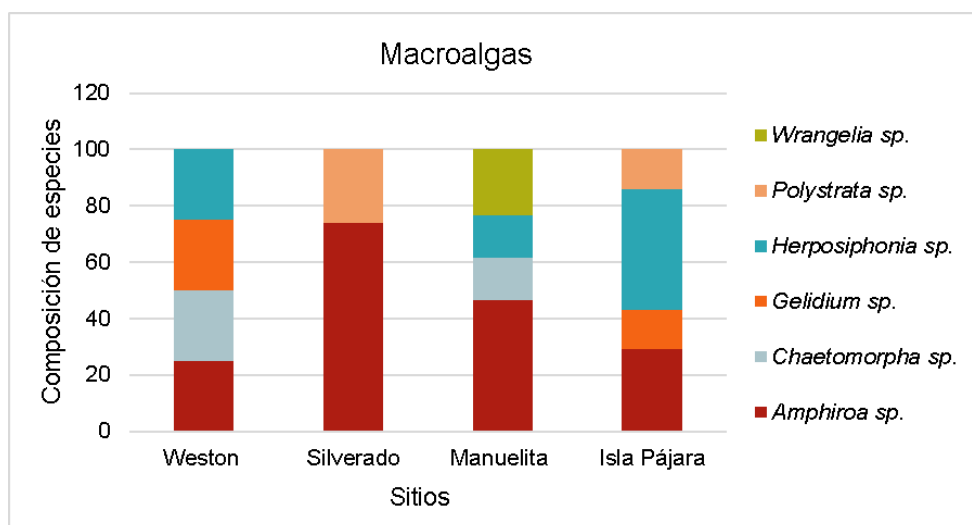


Figura 19: Composición de los géneros de macroalgas más abundantes en cada sitio de muestreo del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).

De los cuatro sitios de muestreo, Isla Pájara presentó la mayor abundancia de macroalgas por m² de manto ($A=15$), seguido por Manuelita ($A=14$), mientras que Weston y Silverado presentaron abundancias (A) de 5 y 2 respectivamente (Tabla 2). Los sitios con mayor riqueza de especies también correspondieron a Manuelita e Isla Pájara con valores de $S=11$, Weston presentó una riqueza de $S=5$ y Silverado de $S=3$. La mayor diversidad la mostró Isla Pájara con $1-D=0.89$ y $H'= 2.30$, aunque Manuelita mostró valores de diversidad muy similares ($1-D=0.85$, $H'= 2.17$) (Tabla 2). Los demás sitios de muestreo presentaron índices de diversidad más bajos, el menos biodiverso fue Silverado con valores de $1-D=0.57$ y $H'= 0.96$ (Tabla 2). En cuanto a la equitatividad de especies el mayor valor lo presentó Weston con índice $J=1$, los demás sitios mostraron valores de J mayores al 0.7, pero menores a 1 (Tabla 2).

DISCUSIÓN

Aunque los estudios científicos en la Isla del Coco iniciaron desde el siglo XIX y actualmente representa una de las regiones más investigadas de Costa Rica (Cortés, 2008), la mayoría de las investigaciones se han centrado en ciertos ecosistemas y grupos de organismos. De 300 publicaciones científicas sobre organismos marinos, ecosistemas, comportamientos y procesos, cerca del 70% son trabajos principalmente sobre taxonomía de moluscos, crustáceos

y peces (Cortés, 2008). Otros organismos y ecosistemas, como los mantos de rodolitos que tienen una gran representatividad dentro del área, han sido poco estudiados. Este estudio representa la primera caracterización de mantos de rodolitos en Costa Rica, que aborda varios aspectos relacionados a su biología y ecología, describiendo específicamente su función en la generación de hábitat para gran diversidad de organismos (invertebrados, peces y macroalgas), sus especies formadoras y su papel en el almacenamiento de carbonato de calcio (CaCO_3). Obtener datos relacionados a estos componentes de los mantos de rodolitos es vital para comprender su funcionamiento, factores influyentes y amenazas, permitiendo anticipar o mitigar los impactos generados por los cambios globales en las condiciones del océano y que repercuten directamente al ecosistema.

Identificación genética de rodolitos y las limitaciones

La identificación de las especies formadoras de rodolitos ha representado históricamente un tema complejo, como resultado de algunos factores que dificultan su identificación, incluyendo su plasticidad morfológica, caracteres diagnósticos errados y gran variabilidad genética, influenciada por las condiciones particulares del medio. Los factores que determinan la distribución de especies formadoras de rodolitos también siguen siendo poco conocidas (Rebelo et al., 2021). Además, se informa que los rodolitos son frecuentemente infértiles y, por lo tanto, no se pueden evaluar los caracteres distintivos críticos (Nelson et al., 2012). Por lo que no resulta extraño que cada estudio se relacione a nuevos hallazgos u ocurrencias en especies de algas formadoras de rodolitos (Amado-Filho et al., 2010; Pereira-Filho et al., 2012; Villas-Boas et al., 2009). Ante este contexto la investigación molecular se ha vuelto un aliado importante en la identificación de especies de rodolitos, especialmente cuando se combina con la identificación basada en caracteres morfológicos reproductivos. No obstante, esto muchas veces puede verse limitado por las condiciones de preservación de las muestras. Hay varios estudios que validan la utilización de los marcadores moleculares *psbA* y *COI* para la identificación de especies formadoras de (Bittner et al., 2011; Broom et al., 2008; Peña et al., 2021; Richards et al., 2016). Aunque para este estudio no se aseguró la identificación a nivel de especie, los resultados confirman la viabilidad de estos marcadores moleculares para caracterizar las algas coralinas no geniculadas.

Géneros y especies formadoras de rodolitos

Comparación con otros sitios

Según Konar et al. (2006), la mayoría de los mantos de rodolitos a nivel mundial están compuestos por dos o tres especies y cada rodolito individual generalmente está formado por una sola especie. No obstante, la región del Atlántico suroeste (Brasil) con los mantos de rodolitos más extensos hasta ahora conocidos, supera por mucho esta afirmación. Se han registrado 33 especies de algas coralinas crustosas formando rodolitos sobre su plataforma continental (Banco de Abrolhos), cimas de montañas submarinas (Cadena Vitória Trindade), plataformas insulares de islas oceánicas (Archipiélago Fernando de Noronha) y atolones (Amado-Filho et al., 2017). En Brasil, se pueden encontrar seis o más especies dentro de un área relativamente pequeña y no es raro encontrar hasta cuatro especies de CCA en un rodolito individual (Amado-Filho et al., 2010; 2012).

Los resultados demuestran que los mantos de rodolitos del PNIC están formados al menos por cuatro especies de rodolitos pertenecientes a cuatro géneros: *Lithophyllum*, *Lithothamnion*, *Mesophyllum* y *Roseolithon*. El género *Lithothamnion* fue el más común, siendo identificado como formador de rodolitos en los cuatro mantos de estudio (Weston, Silverado, Manuelita e Isla Pájara), seguido por *Lithophyllum*, identificado en tres sitios. *Roseolithon* y *Mesophyllum* se encontraron únicamente para Silverado e Isla Pájara respectivamente. Los géneros *Lithophyllum*, *Lithothamnion* y *Mesophyllum* ya habían sido previamente identificados para el Pacífico costarricense, tanto para rodolitos fósiles como actuales (Aguilar & Cortés, 2001; Bolz & Calvo, 2002, 2018, 2019; Fernández, 2008). No obstante, el género *Roseolithon* ha sido identificado mediante análisis moleculares como una especie críptica, clasificada previamente dentro del género *Lithothamnion* (Coutinho et al., 2021), correspondiendo a un nuevo registro para Costa Rica.

Aunque con variaciones en especies, los géneros *Lithophyllum*, *Lithothamnion* y *Mesophyllum* parecen ser los principales constituyentes de mantos de rodolitos templados y tropicales a nivel mundial. Investigaciones desarrolladas por Steller et al. (2003), para el Golfo de California, en México, han determinado que existen cuatro taxones a nivel de género que componen sus mantos: *Lithophyllum*, *Lithothamnion*, *Hydrolithon* y *Neogoniolithon*. Con una sola entidad específica en cada género, donde al parecer *Lithophyllum margaritae* es la especie más abundante en el sureste del Golfo de California. En Brasil, Amado-Filho et al. (2007) encontraron cinco géneros formadores de rodolitos dominando el área de estudio: *Hydrolithon*, *Lithophyllum* y *Neogoniolithon* (Corallinaceae), *Sporolithon* (Sporolithaceae) y *Lithothamnion* (Hapalidiaceae).

Amado-Filho et al. (2012), identificaron seis especies de algas coralinas incrustantes (CCA), formadoras de rodolitos en Brasil: *Hydrolithon rupestre*, *Lithophyllum stictaeforme*, *Mesophyllum engelhartii*, *Sporolithon epiesporo*, *Neogoniolithon brassica-florida* y *Lithothamnion crispatum*. Según Bahia (2014), las especies más comúnmente registradas en el rango latitudinal más amplio del Atlántico suroeste de Brasil, son: *Harveylithon rupestre*, *Lithothamnion crispatum*, *Melyvonnea erubescens* y *Sporolithon ptychoides*. En un estudio realizado por Robinson (2013), el concluyó que *Lithothamnion muelleri* tiene un amplio rango de distribución, desde Washington hasta el Pacífico de Costa Rica, siendo hasta el momento una de las especies de mayor interés en el PTO. Las especies *Lithothamnion coralliodes* y *Phymatolithon calcareum* parecen ser dominantes en otras latitudes (Atlántico nororiental) (Rendina et al., 2020).

Los análisis filogenéticos de las muestras de este estudio mostraron agrupaciones de tres de los cuatro géneros identificados (*Lithophyllum*, *Lithothamnion*, *Mesophyllum*) en clados con especies previamente identificadas para el Pacífico Tropical Oriental (PTO) (ver Robinson, 2013), la cuales corresponden a *Lithophyllum corallinae*, *Lithothamnion crispatum* y *Mesophyllum cf engelhartii* (Figura 5). No obstante, aunque las muestras se agrupan cercanamente con estas especies, los resultados no son suficientemente concluyentes para determinar si corresponden a las mismas o únicamente están estrechamente emparentadas. Pues tal como lo menciona Steller et al. (2003), las especies del género *Lithophyllum* presentan una gran variabilidad genética y morfológica, y suele estar representado, al menos en el Golfo de California, por más de una entidad, lo que se considera podría estar ocurriendo para los mantos del PNIC. Lo mismo ocurre para el género *Mesophyllum*, ya que estudios sugieren que sus especies representativas son taxonómicamente inestables, por lo que es importante incluir otros caracteres diagnósticos, como su forma de crecimiento y la organización de sus talos para delimitar las especies (Peña et al., 2011).

En una revisión reciente sobre la distribución biogeográfica de mantos de rodolitos, Rebelo et al. (2021) encontró un total de 106 especies formadoras de rodolitos a nivel mundial. De los 11 reinos biogeográficos, el Mar Atlántico Sudoccidental Tropical, el Mar Mediterráneo y el Pacífico Tropical Oriental obtuvieron la mayor diversidad de especies formadoras de rodolitos. Los múltiples retos que hasta hoy en día impone la identificación de especies coralinas, demuestran la importancia de emplear datos genéticos (secuencias de ADN), en conjunto con caracteres morfo-anatómicos confiables, para distinguir especies, principalmente aquellas crípticas (Amado-Filho et al., 2017). A partir de este contexto y considerando que para este estudio solo se logró la amplificación genética del 32% de las muestras de rodolitos, se vuelve

evidente la necesidad de complementar los análisis moleculares con la evaluación de caracteres taxonómicos modernos y confiables. Para determinar a ciencia cierta si las especies formadoras de rodolitos dentro del PNIC corresponden a las especies supuestas, son distintas o incluso nuevas, y si existen variaciones entre mantos, hay que procurar superar las limitaciones impuestas por la variabilidad morfológica, la infertilidad y el estado de conservación de las muestras.

Caracterización morfológica de rodolitos

Factores que influyen en la morfología

Se mencionan varios factores ambientales y biológicos que influyen en la variabilidad morfológica, tamaño, estabilidad y distribución de los rodolitos. Estos incluyen las condiciones hidrodinámicas del medio, la disponibilidad de luz, la especie, la sedimentación y la bioturbación (e.g., Basso, 1998; Foster, 2001; Rendina et al., 2020; Steller & Foster, 1995). La profundidad parece ser también un factor influyente en las dimensiones, forma y densidad de los rodolitos (Amado-Filho et al., 2007; Gagnon et al., 2012; Rendina et al., 2020). Según Foster (2001), la forma de los rodolitos es moldeada por su nivel de movimiento. En niveles bajos los rodolitos presentan formas irregulares, con tendencia esféricas en niveles moderados y formas fragmentadas en niveles altos, mientras los rodolitos con formas esferoidales o elipsoidales pueden indicar un hidrodinamismo de moderado a alto (Rendina et al., 2020), por lo que formas discoidales o irregulares podrían indicar un hidrodinamismo particularmente alto. Riosmena-Rodríguez (2001) menciona que se pueden distinguir entre mantos de oleaje y mantos de corriente.

Los cuatro sitios de estudio (Weston, Silverado, Manuelita e Isla Pájara) se ubican geográficamente al norte del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC). Las condiciones de corrientes, oleaje y vientos parecen estar muy diferenciadas entre la parte norte y sur de la Isla. El área sur recibe la predominancia de vientos y oleaje que llegan desde el suroeste, sin embargo, durante el invierno del hemisferio norte, las tormentas generan oleaje que puede alcanzar a la isla desde el noroeste (Alfaro, 2008; Lizano, 2008). Aunque para este estudio no se midieron patrones de corrientes, oleaje, ni vientos, considerando únicamente su ubicación geográfica (norte de la Isla), se supondría que los cuatro mantos de estudio presentan condiciones ambientales similares con baja influencia de vientos, oleaje o corrientes, al menos la mayor parte del año. No obstante, a parte de su ubicación geográfica, se debería poder observar diferencias o similitudes, según el nivel de exposición de los sitios: sitios menos expuestos

(Weston, Isla Pájara y Manuelita) versus sitio más expuesto (Silverado) y distante geográficamente, respecto a los demás (ver Alvarado et al., 2016). Sin embargo, ni la influencia de factores ambientales (oleaje, corrientes, vientos) determinados por su posición geográfica, ni el nivel de exposición por cercanía o distancia de la costa, parecieron influir o mostrar un patrón claro según los supuestos, en la dominancia y similitudes de ciertos tipos de crecimiento de rodolitos entre sitios de acuerdo con las condiciones ambientales.

En general la mayoría de los sitios presentaron formas esféricas, lo que indica según los postulados, al menos un nivel moderado de rotación de los rodolitos por condiciones hidrodinámicas. A excepción de Manuelita, cuyos rodolitos presentaron en su mayoría formas irregulares, indicando bajo nivel de movimiento. Las formas de los rodolitos para algunos sitios, no parece ser consistente con lo esperado. Pues sitios geográficamente más cercanos y con condiciones posiblemente muy similares (Weston e Isla Pájara) difirieron en las morfologías dominantes de sus rodolitos. Contrario a esto, se encontraron similitudes en las formas de crecimiento entre sitios más distanciados geográficamente (Isla Pájara y Silverado) y con condiciones de exposición aparentemente distintas. Dado que no se incluyó la medición de factores ambientales (corrientes, oleaje, sedimentación), los factores ambientales o biológicos determinantes de las formas de crecimiento de los rodolitos de los cuatro mantos de estudio aún deben ser identificados y comprobados.

Formas de crecimiento

Comparación entre sitios

Se han utilizado varios términos para describir las diferentes formas de crecimiento de los rodolitos. Según la clasificación de Woelkerling et al. (1993), que ha tenido gran adopción a nivel mundial, en general las diferentes formas de crecimiento en los rodolitos se integran en una red de diez puntos focales. Agrupando básicamente formas no consolidadas o incrustantes, formas con protuberancias (fruticoso, aterronado, verrucoso) y formas con laminillas (foliosa, en capas, discoide) (Figura 3). Se identificaron seis formas de crecimiento de rodolitos entre los cuatro sitios de estudio (Weston, Silverado, Manuelita e Isla Pájara) (Figura 7). Estas fueron básicamente de fruticosos a aterronados con varias ramificaciones, a aterronados y verrucosos con pequeñas protuberancias, similar a las formas de crecimiento determinadas por O'Connell et al. (2020) para el Golfo de Spencer, Australia. En el estudio realizado por Rendina et al. (2020), para mantos del Mediterráneo, las formas de crecimiento de los rodolitos variaron de fruticosos-aterronados a verrucosos e incrustantes. Para Bahía Magdalena, México, Ávila & Riosmena-

Rodríguez (2011), mencionaron que la especie formadora de rodolitos dominante presenta formas de crecimiento fruticoso y folioso. Aunque bajo condiciones de exposición aparentemente distintas, nuestros resultados mostraron similitudes en la dominancia de ciertas formas de crecimiento entre Weston y Manuelita, más del 80% de sus rodolitos correspondieron a formas aterronado/verrucoso con poco o nada de crecimientos fruticosos. Contrario a esto, más del 80% de los rodolitos de Silverado e Isla Pájara presentaron crecimiento de fruticoso a aterronado y sus formas intermedias (Figura 7).

Dimensiones de rodolitos y su relación con la profundidad

Los resultados de los estudios de Amado-Filho et al. (2007) y Gagnon et al. (2012), realizados en diferentes latitudes, mostraron una relación positiva entre la profundidad y el tamaño de los rodolitos. Amado-Filho et al. (2007) encontraron que en el estado de Espírito Santo (Brasil) el tamaño de los rodolitos aumentó desde zonas someras a más profundas. Consistente con estos resultados, en Canadá, Gagnon et al. (2012) observaron que los rodolitos eran un 50% más grandes en profundidades de 15 a 17 m que entre 8 y 10 m. Ellos consideraron que fue el resultado de las limitaciones en el crecimiento impuestas por las condiciones de oleaje o turbulencia en aguas poco profundas, en comparación con las partes más profundas. No obstante, otros estudios contrastan con estos resultados, por ejemplo, Littler et al. (1991) determinaron que los diámetros de los rodolitos de la montaña submarina San Salvador (Bahamas) oscilaron de 9 cm entre 67–91 m de profundidad, a 5 cm hacia profundidades de 200 m.

Para Baja California, Steller & Foster (1995), también encontraron que el tamaño de rodolitos generalmente decrece a mayor profundidad. Nuestros resultados parecen estar más alineados con este supuesto, contradiciendo que las dimensiones de los rodolitos aumentan con la profundidad. Pues los mantos de Silverado e Isla Pájara que fueron muestreados a mayor profundidad (12-15 m) presentaron los menores diámetros de rodolitos (2.5 cm para ambos), en comparación a Manuelita, que fue muestreada a 7 m de profundidad y para la cual se obtuvo el mayor diámetro promedio (4.5 cm). Ante la falta de claridad de la influencia de los factores ambientales, considerados en este estudio (nivel de exposición, profundidad), sobre la composición de los mantos del PNIC, para determinar con más certeza los factores determinantes de la morfología, tamaño y densidad de los rodolitos en cada uno de los mantos de estudio se recomienda incluir en estudios futuros: rangos de profundidad más marcados (solo se muestrearon profundidades entre los 7 y 15 m), mediciones de disponibilidad de luz, oleaje y

corrientes específicas para cada sitio, además de considerar la influencia de rotación por parte de organismos (bioturbación).

Almacenamiento de carbonato de calcio (CaCO₃)

Factores influyentes

Las macroalgas calcificadas (incluyendo los rodolitos) contribuyen significativamente a la deposición y almacenamiento de CaCO₃ en los ambientes marino-costeros profundos y poco profundos, un aspecto importante del ciclo global del carbono (Nelson, 2009) y su enterramiento (carbono azul). Son varios los factores ambientales que influyen en las tasas de calcificación, crecimiento y acumulación de los rodolitos en los fondos marinos. Para el desarrollo de los mantos de rodolitos, el movimiento del agua no debe ser tan fuerte, ya que causa su fragmentación o transporte fuera de las condiciones favorables de crecimiento. Así mismo, tampoco debe ser tan leve, pues causaría su enterramiento por sedimentos, y además la incidencia de luz debe ser suficiente para su crecimiento (Foster, 2001; Steller & Foster, 1995). Por ello, los rodolitos suelen acumularse cerca de bahías o ensenadas. O sobre plataformas anchas, protegidas del embate directo de las olas de tormentas y del aporte de sedimento terrígeno (Bosence & Wilson, 2003). Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez (2004) sugieren que la densidad de rodolitos es mayor cuando el movimiento del agua es menor. La temperatura también parece ser un factor determinante en las tasas de acumulación y calcificación (Bosence & Wilson, 2003; Martin et al., 2013).

Comparación con valores obtenidos en otros sitios

Las tasas de formación de rodolitos pueden expresarse como tasas de crecimiento de talos a corto plazo (mm yr⁻¹), como tasas de producción de carbonato de calcio (g CaCO₃ m⁻² yr⁻¹) o como tasas de acumulación a largo plazo (m kyr⁻¹ hasta m 1000 yr⁻¹) (Bosence & Wilson, 2003). Para este estudio no se obtuvieron las tasas de producción de CaCO₃, pero sí valores de almacenamiento (kg) por m² de manto, lo cual podría relacionarse hasta cierto punto con sus tasas de crecimiento o producción. Isla Pájara y Manuelita mostraron los valores más altos de almacenamiento de CaCO₃ por m², con promedios de 22.7 kg (±3.9) y 22.9 kg (±3.9), respectivamente, mientras el menor promedio se obtuvo para Silverado con 15 kg (±3.9). Casi el 100% de los rodolitos de Isla Pájara están constituidos totalmente por CaCO₃ y sus mantos mostraron grandes densidades (Figura 20 D), por lo que cobra sentido el haber presentado el mayor valor de almacenamiento. Para el caso de Manuelita, la mayoría de los rodolitos

presentaron núcleos de medianos a grandes que ocupaban un gran volumen de los rodolitos. A pesar de ello, el sitio presentó valores de almacenamiento de CaCO_3 muy similares a Isla Pájara, lo que se considera se dio por la compensación en tamaño, ya que estos presentaron los mayores diámetros, en comparación a los demás sitios.

Durante los muestreos se observaron altas densidades de rodolitos tanto en Isla Pájara, como en Manuelita (Figura 20. Panel D y C). Aunque con diferente unidad de medida, Schoenrock et al. (2018), determinaron que las concentraciones de CaCO_3 en algas coralinas (incluyendo rodolitos) en el suroeste de Groenlandia oscilaban entre 28,06 g y 103,73 g por m^{-3} , valores comparativamente más bajos que los determinados para los mantos del PNIC, lo cual puede estar influenciado por su ubicación en zonas templadas. En cuanto a datos de producción de CaCO_3 , Amado-Filho et al. (2012) estimaron tasas promedio de 1.060,7 $\text{kg m}^{-2} \text{año}^{-1}$ para mantos de la plataforma de Abrolhos (Brasil).

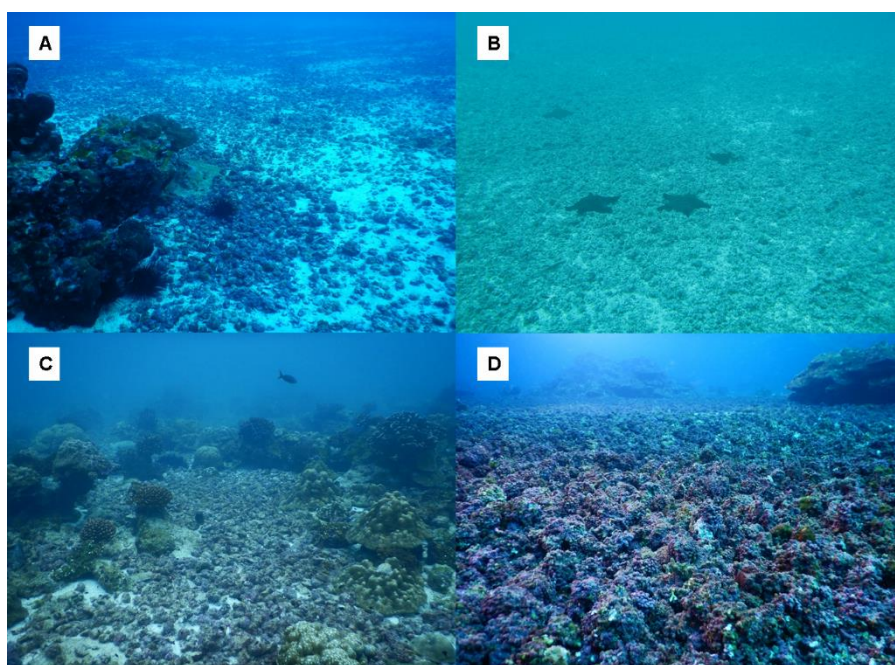


Figura 20: Densidades de los mantos de rodolitos de estudio: A) Weston, B) Silverado, C) Manuelita, D) Isla Pájara. (Fotos Cindy Fernández).

Aunque el efecto de la temperatura sobre la calcificación de las algas coralinas aún no se conoce bien a escala global, los resultados de Carvalho et al. (2020), indican que la densidad de rodolitos aumentó con la temperatura, con un límite de 28°C para su ocurrencia. “*Los modelos ecológicos indican que su ocurrencia está impulsada por el aumento de las temperaturas (hasta*

28°C) y por la disponibilidad de luz, mientras que los nutrientes son el principal predictor que explica la abundancia” (Carvalho et al., 2020). Por ejemplo, la calcificación en *Lithophyllum kotschyianum* aumentó linealmente con la temperatura durante la primavera, excepto cuando se expuso a un máximo térmico de 31.5°C (Comeau et al., 2016). La calcificación en el alga coralina costrosa del Mediterráneo *Lithophyllum cabiochiae* fue de cuatro a ocho veces mayor en verano que en invierno (Martin et al., 2013). La respuesta fisiológica positiva de las algas coralinas al aumento de la temperatura (hasta cierto límite) indica que los sitios tropicales cálidos son más adecuados para el crecimiento de mantos de rodolitos, respaldando el supuesto de Bosence & Wilson (2003), quienes concluyeron que las tasas de calcificación y acumulación de rodolitos parece ser menor en ambientes templados versus ambientes tropicales. No obstante, las tasas más bajas de crecimiento de rodolitos tropicales están dentro del rango de crecimiento de los rodolitos (Bosence & Wilson, 2003). La disponibilidad de luz, facilitada por la transparencia de las aguas tropicales, parece favorecer la ocurrencia y biomasa de capas de rodolitos (Carvalho et al., 2020).

Aunque para los mantos de rodolitos del PNIC no se realizaron mediciones de temperatura, incidencia de luz, ni corrientes, su ubicación, densidad y amplia distribución cerca de bahías (Weston) e islotes (Isla Pájara, Manuelita), protegidos del embate directo de las olas y corrientes, apoyan los supuestos sobre las condiciones viables para su crecimiento y acumulación. Sin embargo, los datos son insuficientes para determinar los factores ambientales específicos que están influyendo en las diferencias de almacenamiento de CaCO_3 tamaño y densidad entre los mantos de estudio. Por ello, se considera importante incluir en estudios futuros la determinación de tasas de crecimiento o producción de almacenamiento de CaCO_3 entre mantos, según los factores ambientales (profundidad, temperatura, luz, corrientes, oleaje) y especies formadoras de rodolitos dentro del PNIC. Lo cual permitirá determinar la importancia del ecosistema de mantos de rodolitos en la producción y almacenamiento de CaCO_3 dentro del sitio. Pues, considerando lo expresado por Cortés (2019), donde los mantos de rodolitos son el único ecosistema que se extiende desde el área somera (cerca de 15 m) al área profunda (90m) dentro del PNIC, representando el único grupo de organismos fotoautótrofos por debajo de los 50 m, dicho aporte puede ser muy significativo a escala regional o local, con implicaciones a nivel mundial. Pues representarían los únicos contribuyentes a la deposición de CaCO_3 a esas profundidades en la isla.

Sustratos de asentamiento de rodolitos

Se menciona que el origen de los rodolitos puede darse por el asentamiento libre de la espora del alga sobre un sustrato, o por crecimiento posterior a partir de talos fragmentados. Se observaron variaciones en los sustratos de asentamiento de los rodolitos nucleados de los cuatro mantos de estudio. Los rodolitos de Weston y Silverado presentaron diferentes sustratos de asentamiento, desde fragmentos de rocas y conchas de moluscos a fragmentos de corales. A diferencia de Manuelita donde el único sustrato correspondió a fragmentos de rocas de diferentes tamaños, posiblemente por las características geológicas de fondo. Los rodolitos de Isla Pájara mostraron diferencias, pues las muestras estaban compuestas totalmente por CaCO_3 lo que se considera es un indicador de su crecimiento a partir de talos de rodolitos preexistentes. Aunque con variaciones de acuerdo con las características geológicas y sedimentarias de fondo, y elementos biológicos de cada sitio y manto, estos corresponden a los típicos sustratos de asentamiento de los rodolitos (Riosmena-Rodríguez, 1997).

Biodiversidad asociada

Relación: morfología de rodolitos, diversidad y abundancia de organismos asociados

La complejidad estructural de los rodolitos parece ser un buen predictor de la diversidad y abundancia de su fauna asociada. Talos complejos pueden proporcionar más espacio, refugio y recursos y, por lo tanto, los factores que influyen en la estructura de los rodolitos también lo hacen en su comunidad asociadas (Otero-Ferrer et al., 2019; Steller et al., 2003). La alta complejidad estructural de los mantos de rodolitos les permite albergar una gran diversidad de organismos de fondos blandos y duros, que incluyen poliquetos, crustáceos, moluscos, ofiuroides (Foster et al., 2007; Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez, 2004; Riosmena-Rodríguez & Medina-López, 2010; Steller et al., 2003). Formas más complejas de rodolitos, suelen asociarse a mayor abundancia y diversidad de organismos asociados.

La densidad de rodolitos puede ser otro factor importante para la fauna asociada, al proporcionar estabilidad en regiones perturbadas por el oleaje y las corrientes (Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez, 2004). Aunque no se consideró la densidad de rodolitos, los resultados parecen respaldar en parte el supuesto de que la complejidad de los rodolitos influye en la abundancia de sus organismos asociados, mas no parece aplicar para la diversidad de especies. Más del 80% de los rodolitos de Isla Pájara correspondieron a formas fruticasas complejas, resultando ser el sitio con mayor abundancia de invertebrados. No obstante, presentó mucho menor diversidad en comparación a Manuelita, el sitio que obtuvo mayor

riqueza de especies a pesar de que más del 80% de sus rodolitos eran formas no complejas con crecimientos más incrustantes y no ramificados.

A pesar de que las formas de crecimiento de los rodolitos de Silverado fueron similares a las encontradas en Isla Pájara, se mantuvo por debajo en nivel de abundancia y riqueza de organismos, mostrando también diferencias en la composición de estos. Resultados similares se observaron para Weston y Manuelita, que, aunque similares en la dominancia en ciertas formas de rodolitos, mostraron que la composición de sus organismos asociados fue diferente. Al igual que estos resultados, otros estudios demuestran que estos supuestos no siempre se aplican o solo se aplican en parte. Por ejemplo, Solano-Barquero et al. (2022) determinó para otro manto del PNIC (no incluido en este estudio), que había más organismos en rodolitos más complejos, sin embargo, la complejidad del rodolito no influyó en el número de taxones ni la biomasa total de organismos. Los rodolitos más grandes en tamaño y masa, favorecieron una mayor cantidad de taxones y organismos (Solano-Barquero et al., 2022).

En un estudio realizado en el Golfo de California, Steller et al. (2003), observaron que el total de organismos criptofaunales también era mayor a medida que aumentaba la complejidad de las ramificaciones y el volumen del talo de rodolitos. Por su parte, Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez (2004) concluyeron que la abundancia de la fauna aumentó significativamente en relación con las especies formadoras de rodolitos. Pero no se observaron diferencias significativas según las formas de crecimiento. No obstante, sí mencionaron que la complejidad en asociación con la densidad de los rodolitos podría ser el factor determinante en las diferencias de riqueza y abundancia de organismos asociados. Lo cual se ve respaldado por los resultados de Solano-Barquero et al. (2022), quienes determinaron que la abundancia y diversidad de macrofauna, asociada a rodolitos del PNIC, era mayor en agregaciones intermedias de rodolitos. En algunos sitios puede haber una mayor abundancia asociada a formas foliosas y en otros a formas fruticosas (Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez, 2004). Por otra parte, Veras et al. (2020) concluyeron que los rodolitos de la zona eufótica sustentaron un 17% más organismos que la zona mesofótica. Considerando que se ha confirmado que los mantos del PNIC se extienden hasta los 90 m de profundidad (Cortés, 2019), se considera que sería posible comprobar este supuesto.

Patrones de composición, riqueza y abundancia en comparación a otros sitios

Invertebrados

Aunque con variaciones entre mantos, los poliquetos, moluscos, crustáceos y equinodermos fueron los grupos más representativos para invertebrados en este estudio, similar a los resultados obtenidos por Solano-Barquero (2011) para otro manto del Parque Nacional Isla del Coco. Sobre todo, respecto a la abundancia de ofiuroideas, sobre las cuales menciona que, si bien son uno de los grupos dominantes, no parecen ser tan abundantes en otros sitios. Los resultados también concuerdan con las familias de poliquetos más abundantes, los Phyllodocidae y Syllidae, como componentes importantes de los rodolitos de estudio. Según Solano-Barquero (2011), estas familias integran especies depredadoras que podrían estar alimentándose de abundantes presas pequeñas asociadas a los rodolitos, incluyendo moluscos, crustáceos o fauna sésil (hidrozoos y briozoos).

En general, en la mayoría de los estudios donde se analiza la fauna asociada a rodolitos, los poliquetos, equinodermos, crustáceos y moluscos suelen ser los grupos dominantes en riqueza y abundancia de especies (Foster et al., 2007; Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez, 2004; Solano-Barquero, 2011; Solano-Barquero et al., 2022; Steller et al., 2003; Veras et al., 2020). Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez (2004) encontraron que la mayor abundancia y riqueza de organismos en tres mantos correspondía a crustáceos, moluscos y poliquetos. No obstante, se han observado variaciones en la dominancia de estos grupos para el mismo sitio en diferentes años o estaciones. Por ejemplo, Steller et al. (2003) determinaron que, en Bahía Concepción, Golfo de California, los poliquetos y equinodermos dominaban sobre crustáceos y moluscos, resultados que variaron en años posteriores para el mismo manto (Foster et al., 2007; Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez, 2004; Steller et al., 2003). Riosmena-Rodríguez & Medina-López (2010) también encontraron que los crustáceos, moluscos y anélidos eran los taxones con mayor número de especies, pero con ciertas tendencias según las estaciones y tipo de manto. Navarro-Mayoral et al. (2021) encontraron variaciones en el ensamblaje de anfípodos asociados a rodolitos, según las estaciones.

Se encontraron 114 morfoespecies de invertebrados pertenecientes a 10 filos, incluyendo cordados asociados a los mantos del PNIC (Figura 21). Aunque es menor en comparación al número de especies encontradas en un estudio previo (n=145), realizado sobre fauna asociada a un manto del PNIC, sigue siendo mayor en número de filos y especies encontradas en comparación a otros estudios. Riosmena-Rodríguez (1997) encontró 103 especies de invertebrados pertenecientes a cuatro filos, asociados a mantos del Golfo de

California. En años posteriores, Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez (2004) encontraron 104 especies en su estudio de fauna asociada.

Hay varios factores que podrían haber influido en las diferencias de riqueza, abundancia y composición de organismos obtenidas en este estudio, con respecto a otros sitios, o mantos (área/profundidad de muestreo, densidad del manto, complejidad de rodolitos, etc.). En comparación con el estudio realizado previamente por Solano-Barquero et al. (2022) en el PNIC, se considera que las diferencias en la abundancia y número de taxones de invertebrados podrían haber sido influenciadas por el método de muestreo, además de las condiciones específicas de cada manto. Pues en el estudio anterior todos los rodolitos fueron cortados a la mitad, permitiendo agregar la criptofauna al conteo de la abundancia y riqueza de especies, lo cual no se realizó para este estudio, resultando en que tanto la riqueza como la abundancia pueden estar subestimadas.



Figura 21: Algunos filos asociados a mantos de rodolitos del PNIC. A) y B) Moluscos, C) Artrópodos, D) Anélidos, E) Equinodermos, F) Cordados.

Peces

Según Friedlander et al. (2012), las especies endémicas de la Isla del Coco son especies pequeñas de peces sedentarios que habitan en los arrecifes y mantos de rodolitos, por lo que su conservación es importante para mantener esta diversidad. Los presentes resultados contribuyen a lo expresado por Friedlander et al. (2012), pues las mayores abundancias de las

28 especies de peces conspicuos, asociados a los mantos de rodolitos de estudio, correspondieron a especies clasificadas en su momento como endémicas del PNIC (e.g., *Serranus tico*, *Stegastes arcifrons*, *Paranthias colonus*, *Halichoeres discolor*), pero ahora reconocidas con endemismo regional, al ser observadas en otras islas del PTO como Malpelo y Galápagos (Friedlander et al. 2012). El manto de Isla Pájara presentó la mayor abundancia de estas especies, con más del 83% del total de sus individuos y del total de peces censados, donde *Serranus tico* fue la especie dominante.

En el estudio de Friedlander et al. (2012) determinaron al lábrido *Thalassoma lucasanum* como la especie más abundante, con 47,1% de la abundancia, seguido por la damisela de cola amarilla (*Stegastes arcifrons*, 20,6%) y el pez de Coco (*Halichoeres discolor*) que también tuvo una abundancia importante. En este estudio, *Thalassoma lucasanum* fue la especie más abundante para el manto de Manuelita con el 80% del total de individuos en el sitio, mientras que *Stegastes arcifrons* fue la segunda más abundante (9%) para Isla Pájara, después de *Serranus tico*. Mientras que *Halichoeres discolor* fue la especie más abundante para Weston con el 42.9%. Tal como mencionan Amado-Filho et al. (2012), además de la gran diversidad de organismos asociados, se ha demostrado que los mantos de rodolitos son el hábitat principal de especies de distribución restringida (endémicas).

En el estudio realizado por Alvarado et al. (2016) identificaron 93 especies de peces asociados a ecosistemas coralinos del PNIC, donde predominaron depredadores topes, herbívoros y planctívoros. A diferencia de estos resultados, en este estudio se encontró una mayoría de invertebrívoros, piscívoros y planctívoros. Se plantea que esa diferencia en la dominancia de invertebrívoros en los mantos de rodolitos versus depredadores tope en los arrecifes coralinos se debe a las diferencias en las dimensiones verticales entre estos ecosistemas.

Los mantos de rodolitos son conocidos por albergar una gran diversidad de invertebrados, por lo que tiene sentido que sus peces asociados correspondan a grupos tróficos relacionados a su fauna. En cambio, los arrecifes coralinos presentan mayores dimensiones, por lo que dan lugar a especies de peces de diferentes tallas que atraen a depredadores tope para alimentarse. Además, se asocian los herbívoros y planctívoros que se alimentan de las macroalgas carnosas que compiten con los corales. Lo cual, según Alvarado et al. (2016), es un indicador de la salud de los ecosistemas de la isla. En el censo, realizado por Friedlander et al. (2012), encontraron que para la Isla del Coco también los depredadores como tiburones, jureles y meros representaban casi el 40% de la biomasa total de peces. Mencionando la importante

abundancia de tiburones pelágicos y de arrecife, particularmente especies amenazadas, como el tiburón martillo. A pesar de que durante los censos de peces en los mantos de rodolitos no se observaron grandes cantidades de depredadores tope, como tiburones martillo y punta blanca; en comunicación personal con tours operadores de la isla mencionaron que suelen verse varias especies de tiburones (punta blanca, punta negra y martillo), asociados a los mantos de rodolitos de estudio, ya sea descansando o utilizándolos como sitios de paso.

Otro aspecto importante de recalcar en el PNIC es que, según la Unión Internacional de Conservación de la Naturaleza (UICN, 2001), alberga una cantidad grande de especies en alguna categoría dentro de la lista roja de especies (Alvarado et al., 2016). De acuerdo con las categorías de la lista roja de UICN, de las 28 especies de peces identificadas para los mantos de este estudio: tres especies (*Halichoeres discolor*, *Halichoeres salmofasciatus*, *Triaenodon obesus*) están bajo la categoría de vulnerable (VU). Estos resultados, en conjunto con las especies endémicas identificadas, apoyan el reconocimiento de los mantos de rodolitos como sitios importantes para el soporte de la diversidad de especies de distribución restringida, vulnerables, amenazadas o bajo otra categoría de protección (Figura 22). Esto revela aún más la importancia de la conservación y manejo de este ecosistema, con importante distribución dentro del PNIC, ya que esto también tiene implicaciones para la conservación de la biodiversidad global.

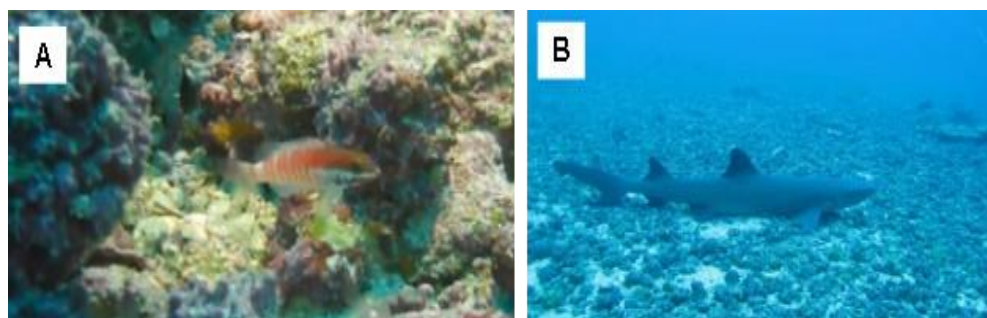


Figura 22: Especies de importancia para la conservación asociadas a mantos de rodolitos del PNIC; A) *Serranus tico* (endémica), B) *Triaenodon obesus* (vulnerable). (Foto A Beatriz Naranjo).

Macroalgas

Número de taxones asociados en comparación a otros sitios

El número de especies de macroalgas encontradas en este estudio (n=18) es mucho menor en comparación a las reportadas en varios estudios realizados en mantos del Golfo de California y Brasil, así como de mantos europeos. En Brasil, se han reportado entre 56 y 190 especies de algas asociadas a mantos de rodolitos (Amado-Filho et al., 2010; Bahia et al., 2010; Riul et al., 2009). Brasileiro et al. (2016) contabilizaron 146 especies de algas (incluyendo CCA), asociadas a mantos de rodolitos de Abrolhos (Brasil), de los 20 a 70 m de profundidad. Además, se han encontrado nuevos registros de algas asociadas específicamente a mantos de rodolitos (Amado-Filho et al., 2010; Guimarães & Amado-Filho, 2009; Riul et al., 2009).

Los registros de epiflora, asociada a maërl en Galicia, han ascendido a 226 (Peña & Bárbara, 2008). Peña & Bárbara (2010) reportaron 23 especies de algas coralinas crustosas asociadas a mantos submareales. Para Nueva Zelanda, Nelson et al. (2014) contabilizaron un total de 103 especies de macroalgas asociadas a rodolitos. Lo cual puede deberse tanto a las diferencias en la ubicación latitudinal, extensión y características propias de los mantos, como a la metodología y esfuerzos de muestreo. Y como este representa la primera caracterización de las macroalgas asociadas a mantos de rodolitos de Costa Rica, no se pueden establecer comparaciones con otros sitios del país.

Influencia de la variabilidad estacional

Varios estudios validan la fuerte influencia de la estacionalidad en la diversidad y abundancia de las macroalgas asociadas a mantos de rodolitos (Amado-Filho et al., 2007; Bárbara et al., 2004; Peña & Bárbara, 2010; Riul et al., 2009; Steller et al., 2003). La composición de especies de macroalgas varía estacionalmente, por la posible influencia del fotoperíodo y la temperatura (Bárbara et al., 2004; Peña & Bárbara, 2010). Hinojosa-Arango et al. (2009) también mencionan que la rotación de los rodolitos representa un evento de perturbación potencial para sus algas asociadas, ya que pueden ser arrancadas, rotas o sepultadas por el movimiento. Amado-Filho et al. (2007) observaron cambios en la biomasa y composición de macroalgas entre los meses de invierno y verano en mantos de rodolitos de Brasil, con registros menores en invierno (65 taxones) que en verano (109 taxones), y que algunas especies, sobre todo las gelatinosas o efímeras (*Halymenia*; *Ceramium*, *Hypoglossum*) se observaron únicamente en verano.

Nelson et al. (2014) mencionan que en tres fondos de rodolitos gallegos poco profundos, la mayor riqueza de especies y porcentaje total de cobertura de macroalgas se registraron en primavera y verano, y los más bajos en otoño e invierno. Otros estudios contrastan con estos resultados, por ejemplo, en Bahía Concepción (México), Mateo-Cid et al. (1993) determinaron que la riqueza de especies de macroalgas encontradas en invierno era más del doble que la encontrada en verano (81 versus 30 especies). En la misma región, Steller et al. (2003) también encontraron una mayor riqueza de macroalgas en invierno (n=36 especies), comparada con la época de verano (n=6-7 especies) y consideraron que esto se debía a las altas temperaturas del agua y condiciones anóxicas impuestas por la época seca. Según Steller et al. (2003), las condiciones de luz y altas temperaturas del verano parecen influir positivamente en el crecimiento de microalgas y negativamente en la abundancia de la macroflora.

Debido a que los esfuerzos de muestreo sólo se realizaron en verano para el PNIC y no se midieron parámetros como luz y temperatura, lo cual impide identificar los impulsores reales de la composición de macroalgas en los mantos estudiados. Es importante la complementación e integración de muestreos estacionales e interanuales y la medición conjunta de sus parámetros ambientales asociados, para determinar los patrones de composición, diversidad y abundancia de macroalgas asociados a estos factores y sus variaciones entre sitios. Con base en los supuestos, muy posiblemente se obtendrían diferencias en la composición de las macroalgas asociadas entre sitios y entre mantos para diferentes períodos o estaciones. Aunque en este estudio no se calculó la biomasa algal, la mayoría de los talos mostraron tamaños muy reducidos, la única especie que mostró cantidades y extensiones de talos considerables fue el alga coralina geniculada *Amphiroa* sp. Según Littler et al. (1995), además de los factores abióticos mencionados, la herbivoría es un importante impulsor de la composición de macroalgas, por lo que se asume que además de estos, la composición de peces o invertebrados herbívoros encontrados pueden ser también un factor influyente en la poca biomasa de macroalgas carnosas observadas en asociación a los rodolitos de la presente investigación.

Composición y patrones de diversidad en comparación a otros sitios

Algunos estudios no han identificado diferencias en la composición de macroalgas entre estaciones (invierno y verano), pero si entre sitios de muestreo en una misma área (Nelson et al., 2014). Aunque con ciertas variaciones, en general los mantos de rodolitos de estudio del PNIC (Weston, Silverado, Manuelita e Isla Pájara) estaban compuestos principalmente por macroalgas rojas, seguidos por macroalgas verdes. Weston, Manuelita e Isla Pájara mostraron

composiciones muy similares de estas macroalgas. No obstante, casi el 100% de las muestras de Silverado correspondieron a macroalgas rojas. Para el caso de las macroalgas pardas, estas fueron identificadas únicamente en Isla Pájara y con una sola especie (*Padina* sp.).

En un estudio previo, realizado por Alvarado et al. (2016), sobre la estructura de los ecosistemas coralinos del PNIC con cobertura de rodolitos de moderada a muy alta, encontraron que los tapetes de algas estaban compuestos por una combinación de especies de algas rojas, verdes y pardas, las cuales también variaron en composición en cada uno de los sitios muestreados. Entre las principales especies/géneros mencionan: *Dictyota humifusa*, *Cladophora*, *Chlorodesmis*, *Polysiphonia*, *Ceramium*, *Gelidium*, *Amphiroa*, identificando también los géneros *Lithophyllum* y *Lithothamnion* entre los formadores de rodolitos. Varias de las especies identificadas también estuvieron presentes en este estudio, sobre todo el género *Amphiroa* que fue dominante en la mayoría de los mantos de estudio, mientras *Gelidium* también tuvo gran representatividad.

La proporción en la composición de macroalgas encontrada para este estudio concuerda con los hallazgos en otras investigaciones. Las macroalgas rojas fueron dominantes, seguidas por las macroalgas verdes y con un mínimo porcentaje las algas pardas. Del total de especies encontradas (n=18), 11 pertenecieron al filo Rhodophyta (79,5%), seis al filo Chlorophyta (18,2%) y una sola especie (*Padina* sp.) al filo Ochrophyta (2.3%). De las 23 especies reportadas por Peña & Barbara (2010), 15 pertenecían a la división Rhodophyta y 8 a la Ochrophyta. Nelson et al. (2014) también identificaron a las algas rojas como dominantes, con 67 especies, seguidas por las algas pardas con 24 y finalmente, las algas verdes con 12 especies. También se han encontrado resultados similares para mantos de maërl de Galicia (Peña & Bárbara, 2008). En estudios realizados en México, Mateo-Cid et al. (2003) y Steller et al. (2003) determinaron que las algas rojas aportaron el mayor número de especies en los sitios de estudio. En la investigación de Steller et al. (2003), 46 de las 72 especies correspondieron a la división Rhodophyta, 14 a la división Chlorophyta y 12 a la división Phaeophyta.

Importancia en la formación y conexión de arrecifes

A pesar de su naturaleza dura, los mantos de rodolitos carecen de dimensiones verticales superiores a unos cuantos centímetros, por lo que varias especies, principalmente peces conspicuos (> 5 cm) de los ecosistemas arrecifales adyacentes, lo utilizan principalmente como sitios de paso (Amado-Filho et al., 2012), descanso, limpieza o alimentación. A pesar de esta limitante, a partir de ello los mantos de rodolitos han obtenido un importante reconocimiento

en la conexión ecológica y genética con otros ecosistemas marino-costeros, principalmente para el movimiento de peces y crustáceos (Amado-Filho et al., 2012; Carneiro et al., 2022; Moura et al., 2021; Pinho-Costa et al., 2020). “*Los mantos de rodolitos proporcionan corredores de migración para varias especies, cuando cubren grandes áreas entre arrecifes*” (Amado-Filho et al., 2012), ya que proveen espacios amplios para el movimiento de organismos entre estos. Los resultados del presente estudio respaldan el reconocimiento de los mantos de rodolitos como ecosistemas importantes en la conexión ecológica con otros ecosistemas. La mayoría de las especies de peces identificadas durante los censos visuales, corresponden a especies identificadas previamente en estudios de peces y ecosistemas arrecifales del PNIC (ver Alvarado et al., 2016; Friedlander et al., 2012). De hecho, se ha demostrado que los mantos de rodolitos son características importantes del fondo que aumentan la condición de los peces nectobentónicos, proporcionando refugio y recursos alimentarios en áreas aplanadas entre arrecifes dispersos mesofóticos, especialmente en áreas oceánicas oligotróficas (Ordines et al., 2015). Amado-Filho et al. (2016), destacan que las áreas oceánicas, como la que se describe aquí, constituyen un excelente modelo para probar y comprender la influencia de los mantos de rodolitos en el mantenimiento de la biodiversidad marina y la promoción de la conectividad demográfica entre los arrecifes consolidados poco profundos y mesofóticos.

El reconocimiento de mantos de rodolitos como ecosistemas de conexión con arrecifes también se relaciona con su papel como precursores en la construcción de este hábitat. Se contabilizaron un total de 2,284 reclutas de coral asentadas sobre los rodolitos de los cuatro mantos de estudio (Weston, Silverado, Manuelita e Isla Pájara) que pertenecían a tres especies de corales hermatípicos: *Psammocora stellata*, *Porites lobata* y *Pavona varians*. Esto respalda la hipótesis de que los mantos pueden dar paso hacia la sucesión de arrecifes coralinos. Según Riosmena-Rodríguez et al. (2017) y Ritson-Williams et al. (2009), las reclutas de coral se benefician del sustrato duro de los rodolitos, ya que les brindan un hábitat estable para unirse. Tierney & Johnson (2012) mencionan que los mantos de rodolitos pueden desempeñar un papel estabilizador que permite el asentamiento de corales y, por lo tanto, el establecimiento de arrecifes de coral en escalas de tiempo geológicas.

La primera asociación de corales hermatípicos con rodolitos para el Golfo de California la realizaron Reyes-Bonilla et al. (1997), encontrando cinco especies: *Psammocora stellata*, *Porites panamensis*, *Porites sverdrupi*, *Fungia curvata* y *Fungia distorta*, de las cuales una coincide con la encontrada para este estudio (*Psammocora stellata*). Para un estudio desarrollado en Isla Ryukyu, Japón, Bosence (1983) menciona que el crecimiento de *Acropora*, *Pocillopora* y *Favia*

en las superficies de los rodolitos da más evidencia de su papel en la estabilización de arrecifes. Aunque no hace referencia a las especies, más actualmente Riosmena-Rodríguez (2001) mencionan que, para el Golfo de California, los mantos de rodolitos son el hábitat de unas 12 o 15 especies de corales que se consideran expatriadas. Lo cual también evidencia su importancia como refugio ante condiciones de estrés ambiental.

En comunicación personal con varios investigadores y operadores de tours del Parque Nacional Isla del Coco mencionaron haber visto colonias tempranas de corales sobre los rodolitos. El posible papel de los mantos de rodolitos de la isla en la formación o conexión de arrecifes también está respaldada por observaciones de campo durante la obtención de las muestras de rodolitos. Se observaron pequeños parches de arrecifes formándose entre los mantos de rodolitos (Figura 23), tal como lo mencionaron los investigadores y operadores de tours que han frecuentado el área. Además, agregaron que los mantos mantienen espacios de conexión entre conglomerados de arrecifes, sobre todo para peces y crustáceos, y que son importantes en términos de conectividad con la zona mesofótica. Toda la evidencia encontrada durante el trabajo de campo, juntamente con lo expresado por los investigadores y operadores de tours del PNIC, da mayor soporte al supuesto manejado por varios autores sobre el papel de los mantos de rodolitos en la formación y conexión de arrecifes y el soporte a su diversidad asociada. Sin embargo, se considera importante realizar más esfuerzos de investigación dirigidos al conocimiento y entendimiento de las interacciones ecológicas de los mantos de rodolitos y de los arrecifes coralinos. En el interés de entender las dinámicas ecológicas que median el crecimiento, protección y movilización de especies entre estos ecosistemas, lo cual influye y forma parte del equilibrio ecológico dentro del área.

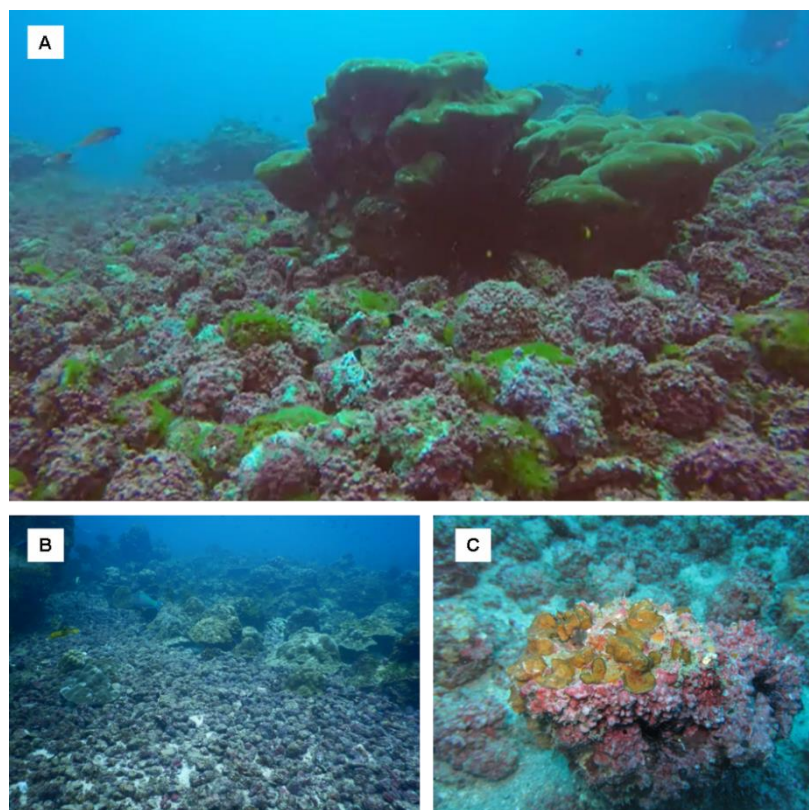


Figura 23: Evidencia del papel de los mantos de rodolitos en la formación y estabilización de arrecifes coralinos dentro del Parque Nacional Isla del Coco: A) Parches en Isla Pájara, B) Parches en Manuelita, C) Reclutas de coral creciendo sobre rodolitos.

CONCLUSIONES

Los mantos del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC) están compuestos al menos por cuatro especies de rodolitos, pertenecientes a los géneros *Lithophyllum*, *Lithothamnion*, *Roseolithon* y *Mesophyllum*, de los cuales el género *Roseolithon* representa un nuevo registro para el país. Es importante complementar la identificación genética de los rodolitos con el análisis de caracteres morfo-anatómicos para determinar las especies.

Los rodolitos del PNIC presentan formas de crecimiento “fruticoso”, “aterronado”, “verrucoso”, y sus formas intermedias; de “fruticoso a aterronado”, de “fruticoso a verrucoso” y de “aterronado a verrucoso”. Las formas “fruticasas” con ramificaciones fueron dominantes en Silverado e Isla Pájara, mientras que las formas menos complejas como las “verrucosa” dominaron en Weston y Manuelita.

Isla Pájara y Manuelita son los sitios con mayor almacenamiento de CaCO_3 por m^2 de manto, mientras Silverado contiene la menor cantidad. Asimismo, Manuelita y Silverado representaron los rodolitos más grandes (3.5-4 cm). Como no se midieron parámetros ambientales, no se logró correlacionar su influencia sobre los valores de almacenamiento de CaCO_3 y el tamaño de los rodolitos.

Los mantos de rodolitos del PNIC son el hábitat y refugio para gran diversidad de organismos pertenecientes a varios filos, incluyendo especies endémicas y vulnerables, principalmente para el caso de peces conspicuos. Lo cual es un indicador de la importancia de su conservación y sus implicaciones en el mantenimiento de la diversidad global.

Aunque con variaciones entre sitios, los grupos de invertebrados más dominantes, encontrados asociados a rodolitos, fueron los poliquetos, crustáceos, cnidarios, moluscos y ofiuroides, grupos característicos asociados a mantos de rodolitos a nivel mundial.

El sitio con mayor abundancia general de organismos por m^2 fue Isla Pájara, mientras que el sitio con mayor riqueza fue Manuelita. Casi para todos los grupos de organismos (invertebrados, peces y macroalgas), la riqueza y abundancia de Weston y Silverado se mantuvo por debajo de los valores de Isla Pájara y Manuelita. No obstante, estos presentaron la mayor equitatividad de especies.

Las macroalgas rojas fueron dominantes en los cuatro mantos de estudio seguidas por las macroalgas verdes, las macroalgas pardas estuvieron presentes únicamente en Isla Pájara

con una sola especie (*Padina* sp.). A falta de otros datos estacionales, no se logró establecer relaciones claras entre la composición de macroalgas y el periodo de muestreo.

La complejidad estructural de los rodolitos pareció influir en la riqueza de especies, pero no en la abundancia, pues formas menos complejas presentaron los mayores valores de esta. Se requieren más estudios que integren la medición de aspectos biológicos y parámetros ambientales (estacionales e interanuales) para determinar su influencia en la composición de especies y sus variaciones entre mantos.

Se contabilizaron un total de 2,284 reclutas de corales hermatípicos (*Psammocora stellata*, *Porites lobata* y *Pavona varians*) creciendo sobre los rodolitos del PNIC, lo que respalda los supuestos sobre su función en la conexión y estabilización de arrecifes coralinos.

Las diferentes funciones biológicas y ecológicas de los mantos de rodolitos, identificadas en este estudio, relacionadas con su papel en el almacenamiento de CaCO_3 , la conexión y construcción de hábitat y refugio para una gran diversidad de invertebrados bentónicos y peces asociados, justifican la orientación de acciones dirigidas a la conservación de este ecosistema clave.

BIBLIOGRAFÍA

- Acuña, F. H., Cortés, J., Garese, A., & González-Muñoz, R. (2020). The sea anemone *Exaiptasia diaphana* (Actiniaria: Aiptasiidae) associated to rhodoliths at Isla del Coco National Park, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 68(1), 283-288. <https://doi.org/10.15517/rbt.v68iS1.41191>
- Aguilar, T., & Cortés, J. (2001). Arrecifes coralinos del Oligoceno Superior-Mioceno Inferior, de Turrialba, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 49(2), 203-213.
- Alfaro, E. J. (2008). Ciclo diario y anual de variables troposféricas y oceánicas en la Isla del Coco, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 56(2), 19-29. <https://doi.org/10.15517/rbt.v56i2.26936>
- Alvarado, J. J., Beita-Jiménez, A., Mena, S., Fernández-García, C., Guzman-Mora, A. G., & Cortés, J. (2016). Ecosistemas coralinos del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica: Estructura y comparación 1987-2014. *Revista de Biología Tropical*, 64(1), 153. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i1.23423>
- Peña, V., & Bárbara, I. (2010). New records of crustose seaweeds associated with subtidal maërl beds and gravel bottoms in Galicia (NW Spain). *Botánica Marina*, 53(1), 41-61. <https://doi.org/10.1515/BOT.2010.008>
- Amado-Filho, G., & Pereira-Filho, G. H. (2012). Lechos de rodolitos en Brasil: Un nuevo hábitat potencial para la bioprospección marina. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 22(4), 782-788.
- Amado-Filho, G., Bahia, R. G., Pereira Filho, G. H., & Longo, L. L. (2017). South Atlantic rhodolith beds: Latitudinal distribution, species composition, structure and ecosystem Functions, Threats and Conservation Status. En R. Riosmena-Rodríguez, W. Nelson, & J. Aguirre (Eds.), *Rhodolith/Maërl beds: A global perspective* (Vol. 15, pp. 299-317). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29315-8_12
- Amado-Filho, G., Maneveldt, G., Manso, R., Marins-Rosa, B., Pacheco, M., & Guimarães, S. (2007). Structure of rhodolith beds from 4 to 55 meters deep along the southern coast of Espírito Santo State, Brazil. *Ciencias Marinas*, 33(4), 399-410. <https://doi.org/10.7773/cm.v33i4.1148>
- Amado-Filho, G., Maneveldt, G., Pereira-Filho, G., Manso, R., Bahia, R., Barros-Barreto, M., & Guimarães, S. (2010). Seaweed diversity associated with a Brazilian tropical rhodolith bed *Ciencias Marinas*, 36(4), 371-391.
- Amado-Filho, G., Moura, R. L., Alex, B., Salgado, L. T., Sumida, P. Y. G., Güth, A. Z., Francini-Filho, R. B., Pereira Filho, G. H., Abrantes, D. P., Brasileiro, P. S., Bahia, R. G., Leal, R.

- N., Kaufman, L., Kleypas, J., Farina, M., & Thompson, F. L. (2012). Rhodolith beds are major CaCO₃ bio-factories in the tropical south west Atlantic. *PLoS ONE*, 7(4), e35171. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035171>
- Amado-Filho, G., Moura, R. L., Bastos, A. C., Francini-Filho, R. B., Pereira-Filho, G. H., Bahia, R. G., Moraes, F. C., & Motta, F. S. (2016). Mesophotic ecosystems of the unique south Atlantic atoll are composed by rhodolith beds and scattered consolidated reefs. *Marine Biodiversity*, 46(4), 933-936. <https://doi.org/10.1007/s12526-015-0441-6>
- Amador, J. A., Alfaro, E. J., Lizano, O. G., & Magaña, V. O. (2006). Atmospheric forcing of the Eastern Tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 101-142. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.007>
- Angeles, A. (2014). Descripción de un nuevo género de algas rojas coralinas (Corallinales, Rhodophyta) [Tesis de maestría]. Universidad Autónoma de Baja California Sur.
- Ávila, E., & Riosmena-Rodríguez, R. (2011). A preliminary evaluation of shallow-water rhodolith beds in Bahia Magdalena, Mexico. *Brazilian Journal of Oceanography*, 59(4), 365-375. <https://doi.org/10.1590/S1679-87592011000400007>
- Bahia, R. G., Abrantes, D. P., Brasileiro, P. S., Pereira Filho, G. H., & Amado Filho, G. M. (2010). Rhodolith bed structure along a depth gradient on the northern coast of Bahia State, Brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*, 58(4), 323-337. <https://doi.org/10.1590/S1679-87592010000400007>
- Bahia, R. G., Amado-Filho, G. M., Maneveldt, G. W., Adey, W. H., Johnson, G., Marins, B. V., & Longo, L. L. (2014). *Sporolithon tenue* sp. Nov. (Sporolithales, Corallinophycidae, Rhodophyta): A new rhodolith-forming species from the tropical southwestern Atlantic. *Phycological research*, 62(1), 44-54. <https://doi.org/10.1111/pre.12033>
- Bárbara, I., Cremades, J., & Veiga, A. J. (2004). Floristic study of a maërl and gravel subtidal bed in the 'Ría de Arousa' (Galicia, Spain). *Botánica Complutensis*, 28, 27-37.
- Barbera, C., Bordehore, C., Borg, J. A., Glémarec, M., Grall, J., Hall-Spencer, J. M., De La Huz, Ch., Lanfranco, E., Lastra, M., Moore, P. G., Mora, J., Pita, M. E., Ramos-Esplá, A. A., Rizzo, M., Sánchez-Mata, A., Seva, A., Schembri, P. J., & Valle, C. (2003). Conservation and management of northeast Atlantic and Mediterranean maërl beds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 13(S1), S65-S76. <https://doi.org/10.1002/aqc.569>

- Basso, D. (1998). Deep rhodolith distribution in the Pontian Islands, Italy: A model for the paleoecology of a temperate sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 137(1-2), 173-187. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(97\)00099-0](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(97)00099-0)
- Basso, D., Babbini, L., Kaleb, S., Bracchi, V. A., & Falace, A. (2016). Monitoring deep Mediterranean rhodolith beds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 26(3), 549-561. <https://doi.org/10.1002/aqc.2586>
- Bittner, L., Payri, C. E., Maneveldt, G. W., Couloux, A., Cruaud, C., De Reviers, B., & Le Gall, L. (2011). Evolutionary history of the Corallinales (Corallinophycidae, Rhodophyta) inferred from nuclear, plastidial and mitochondrial genomes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 61(3), 697-713. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.07.019>
- Bolz, A., & Calvo, C. (2002). Calizas lutetianas del arco interno Paleógeno de Costa Rica. *Revista Geológica de América Central*, 26, 7-24. <https://doi.org/10.15517/rgac.v0i26.8527>
- Bolz, A., & Calvo, C. (2018). Carbonate platform development in an intraoceanic Arc setting: Costa Rica's largest limestone sequence - The fila de cal formation (Middle Eocene to Lower Oligocene). *Revista Geológica de América Central*, 58, 85-114. <https://doi.org/10.15517/rgac.v58i0.32845>
- Bolz, A., & Calvo, C. (2019). Eocene resedimented limestone deposits from the Osa Peninsula, Costa Rica: Slope-apron accumulation in a volcanic forearc environment. *Facies*, 65(2), 8. <https://doi.org/10.1007/s10347-018-0549-9>
- Bosence, D. (1983). The occurrence and ecology of recent rhodoliths: A review. En T. M. Peryt (Ed.), *Coated Grains* (pp. 225-242). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-68869-0_20
- Bosence, D., & Wilson, J. (2003). Maerl growth, carbonate production rates and accumulation rates in the ne atlantic. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 13(1), 21-31. <https://doi.org/10.1002/aqc.565>
- Brasileiro, P. S., Pereira-Filho, G. H., Bahia, R. G., Abrantes, D. P., Guimarães, S. M. P. B., Moura, R. L., Francini-Filho, R. B., Bastos, A. C., & Amado-Filho, G. M. (2016). Macroalgal composition and community structure of the largest rhodolith beds in the world. *Marine Biodiversity*, 46(2), 407-420. <https://doi.org/10.1007/s12526-015-0378-9>
- Breedy, O., Van Ofwegen, L., McFadden, C. S., & Murillo-Cruz, C. (2021). Rhodolitica on rhodoliths: A new stoloniferan genus (Anthozoa, Octocorallia, Alcyonacea). *ZooKeys*, 1032, 63-77. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1032.63431>

- Broom, J. E. S., Hart, D. R., Farr, T. J., Nelson, W. A., Neill, K. F., Harvey, A. S., & Woelkerling, W. J. (2008). Utility of psbA and nSSU for phylogenetic reconstruction in the Corallinales based on New Zealand taxa. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46(3), 958-973. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.12.016>
- Carneiro, P. B. M., Ximenes Neto, A. R., Jucá-Queiroz, B., Teixeira, C. E. P., Feitosa, C. V., Barroso, C. X., Matthews-Cascon, H., De Moraes, J. O., Freitas, J. E. P., Santander-Neto, J., De Araújo, J. T., Monteiro, L. H. U., Pinheiro, L. S., Braga, M. D. A., Cordeiro, R. T. S., Rossi, S., Bejarano, S., Salani, S., Garcia, T. M., ... Soares, M. O. (2022). Interconnected marine habitats form a single continental-scale reef system in south America. *Scientific Reports*, 12(1), 17359. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-21341-x>
- Carvalho, V. F., Assis, J., Serrão, E. A., Nunes, J. M., Anderson, A. B., Batista, M. B., Barufi, J. B., Silva, J., Pereira, S. M. B., & Horta, P. A. (2020). Environmental drivers of rhodolith beds and epiphytes community along the South Western Atlantic coast. *Marine Environmental Research*, 154, 104827. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104827>
- Comeau, S., Carpenter, R. C., Lantz, C. A., & Edmunds, P. J. (2016). Parameterization of the response of calcification to temperature and pCO₂ in the coral *Acropora pulchra* and the alga *Lithophyllum kotschyianum*. *Coral Reefs*, 35(3), 929-939. <https://doi.org/10.1007/s00338-016-1425-0>
- Cornwall, C. E., Comeau, S., & McCulloch, M. T. (2017). Coralline algae elevate pH at the site of calcification under ocean acidification. *Global Change Biology*, 23(10), 4245-4256. <https://doi.org/10.1111/gcb.13673>
- Cortés, J. (2008). Historia de la investigación marina de la Isla del Coco, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 56(2), 1-18. <https://doi.org/10.15517/rbt.v56i2.26934>
- Cortés, J. (2012). Marine biodiversity of an Eastern Tropical Pacific oceanic island, Isla del Coco, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 60(3), 131-185. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i3.28356>
- Cortés, J. (2016). Isla del Coco: Coastal and marine ecosystems. En Costa Rican Ecosystems (Kappelle Maarten, Vol. 7, pp. 162-191). University of Chicago Press Chicago and London.
- Cortés, J. (2019). Isla del Coco, Costa Rica, Eastern Tropical Pacific. En Y. Loya, K. A. Puglise, & T. C. L. Bridge (Eds.), Mesophotic coral ecosystems (Vol. 12, pp. 465-475). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-92735-0_26

- Cortés, J. (2021). Compilación y traducción de algunas publicaciones sobre el Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica. Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR) Universidad de Costa Rica. pp.184.
- Cortés, J., & Jiménez, C. (2003). Corals and coral reefs of the Pacific of Costa Rica: History, research and status. *In Latin American Coral Reefs*, 361-385. <https://doi.org/10.1016/B978-044451388-5/50017-5>
- Cortés, J., Enochs, I. C., Sibaja-Cordero, J., Hernández, L., Alvarado, J. J., Breedy, O., Cruz-Barraza, J. A., Esquivel-Garrote, O., Fernández-García, C., Hermosillo, A., Kaiser, K. L., Medina-Rosas, P., Morales-Ramírez, Á., Pacheco, C., Pérez-Matus, A., Reyes-Bonilla, H., Riosmena-Rodríguez, R., Sánchez-Noguera, C., Wieters, E. A., & Zapata, F. A. (2017). Marine Biodiversity of Eastern Tropical Pacific Coral Reefs. En P. W. Glynn, D. P. Manzello, & I. C. Enochs (Eds.), *Coral reefs of the Eastern Tropical Pacific* (Glynn, P., Manzello, D., Enochs, I., Vol. 8, pp. 203-250). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4_7
- Costa, A. C. P., Garcia, T. M., Paiva, B. P., Neto, A. R. X., & Soares, M. O. (2020). Seagrass and rhodolith beds are important seascapes for the development of fish eggs and larvae in tropical coastal areas. *Marine Environmental Research*, 161, 105064. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.105064>
- Coutinho, L.M., Gomes, F.P., Sissini, M.N., Vieira-Pinto, T., Henriques, M.C.M.O., Oliveira, M.C., Horta, P.A., Barreto, M.B.B.B. (2021). Cryptic diversity in non-geniculate coralline algae: a new genus *Roseolithon* (Hapalidiales, Rhodophyta) and seven new species from the Western Atlantic. *European Journal Phycology*. 57 (2), 227–250.
- De León-González, J. A., Bastida Zavala, J. R., Carrera Parra, L. F., García Garza, M. E., Salazar, S. I., Solís Weiss, V., & Tovar Hernández, M. A. (2021). Anélidos marinos de México y América tropical. Editorial Universitaria Universidad Autónoma de Nuevo León.
- Edgar, G. J., Stuart-Smith, R. D., Willis, T. J., Kininmonth, S., Baker, S. C., Banks, S., Barrett, N. S., Becerro, M. A., Bernard, A. T. F., Berkhout, J., Buxton, C. D., Campbell, S. J., Cooper, A. T., Davey, M., Edgar, S. C., Försterra, G., Galván, D. E., Irigoyen, A. J., Kushner, D. J., ... Thomson, R. J. (2014). Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature*, 506(7487), 216-220. <https://doi.org/10.1038/nature13022>
- Fernández, C. (2008). Flora marina del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, Pacífico Tropical Oriental. *Revista de Biología Tropical*, 56(2), 57-69.

- Figueiredo, M. A. O., Coutinho, R., Villas-Boas, A. B., Tâmega, F. T. S., & Mariath, R. (2012). Deep-water rhodolith productivity and growth in the southwestern Atlantic. *Journal of Applied Phycology*, 24(3), 487-493. <https://doi.org/10.1007/s10811-012-9802-8>
- Fonseca, A. C., M. Guzmán, H., Cortés, J., & Soto, C. (2009). Marine habitats map of Isla del Caño, Costa Rica, comparing quickbird and hymap images classification results. *Revista de Biología Tropical*, 58(1), 373-381. <https://doi.org/10.15517/rbt.v58i1.5216>
- Foster, M. (2001). Rhodoliths: Between rocks and soft places. *Journal of Phycology*, 37(5), 659-667. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2001.00195.x>
- Foster, M., McConnico, L., Lundsten, L., Wadsworth, T., Kimball, T., Brooks, L., Medina-López, M., Riosmena-Rodríguez, R., Hernández-Carmona, G., Vásquez-Elizondo, R., Johnson, S., & Steller, D. (2007). Diversity and natural history of a *Lithothamnion muelleri*-*Sargassum horridum* community in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 33(4), 367-384. <https://doi.org/10.7773/cm.v33i4.1174>
- Fragkopoulou, E., Serrão, E. A., Horta, P. A., Koerich, G., & Assis, J. (2021). Bottom trawling threatens future climate refugia of rhodoliths globally. *Frontiers in Marine Science*, 7, 594537. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.594537>
- Fredericq, S., Krayesky-Self, S., Sauvage, T., Richards, J., Kittle, R., Arakaki, N., Hickerson, E., & Schmidt, W. E. (2019). The critical importance of rhodoliths in the life cycle completion of both macro- and microalgae, and as holobionts for the establishment and maintenance of marine biodiversity. *Frontiers in Marine Science*, 5, 502. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00502>
- Friedlander, A. M., Zgliczynski, B. J., Ballesteros, E., Aburto-Oropeza, O., Bolaños, A., & Sala, E. (2012). The shallow-water fish assemblage of Isla del Coco National Park, Costa Rica: Structure and patterns in an isolated, predator-dominated ecosystem. *Revista de Biología Tropical*, 60(3), 321-338. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i3.28407>
- Gagnon, P., Matheson, K., & Stapleton, M. (2012). Variation in rhodolith morphology and biogenic potential of newly discovered rhodolith beds in Newfoundland and Labrador (Canada). *Botánica Marina*, 55(1), 85-99. <https://doi.org/10.1515/bot-2011-0064>
- Grall, J., & Hall-Spencer, J. M. (2003). Problems facing maerl conservation in Brittany. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 13(1), 55-64. <https://doi.org/10.1002/aqc.568>
- Guimarães, S. M. P. B., & Amado-Filho, G. M. (2009). First record of *Reticuloaulis mucosissimus* I. A. Abbott (Naccariaceae, Rhodophyta) for the western Atlantic Ocean.

Revista Brasileira de Botânica, 32(4), 671-675. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042009000400006>

Guzmán, H. M., & Cortés, J. (1992). Cocos Island (Pacific of Costa Rica) coral reefs after the 1982-83 El Niño disturbance. *Revista de Biología Tropical*, 40(3), 309-324.

Hall-Spencer, J., White, N., Gillespie, E., Gillham, K., & Foggo, A. (2006). Impact of fish farms on maerl beds in strongly tidal areas. *Marine Ecology Progress Series*, 326, 1-9. <https://doi.org/10.3354/meps326001>

Hinojosa-Arango, G., & Riosmena-Rodríguez, R. (2004). Influence of rhodolith-forming species and growth-form on associated fauna of rhodolith beds in the Central-West Gulf of California, México. *Marine Ecology*, 25(2), 109-127. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2004.00019.x>

Hinojosa-Arango, G., Maggs, C. A., & Johnson, M. P. (2009). Like a rolling stone: The mobility of maerl (Corallinaceae) and the neutrality of the associated assemblages. *Ecology*, 90(2), 517-528. <https://doi.org/10.1890/07-2110.1>

<https://doi.org/10.1080/09670262.2021.1950839>.

Hu, Q., Yang, F., Wei, Z., Mo, J., Long, C., Tian, X., & Long, L. (2020). Detail description of *Lithophyllum okamurae* (Lithophylloideae, Corallinales), a widely distributed crustose coralline alga in marine ecosystems. *Acta Oceanologica Sinica*, 39(6), 96-106. <https://doi.org/10.1007/s13131-019-1470-y>

Hurtado, A., Santamaría Gómez, M., & Matallana Tobón, C. Lucía. (2013). Bases conceptuales sobre servicios ecosistémicos para identificar y priorizar los requerimientos de información para la gestión en conservación. En Plan de investigación y monitoreo del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SINAP): (Avances construidos desde la mesa de investigación y monitoreo entre 2009 y 2012) (pp. 127-146). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Kamenos, N., Moore, P., & Hall-Spencer, J. (2004). Nursery-area function of maerl grounds for juvenile queen scallops *Aequipecten opercularis* and other invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 274, 183-189. <https://doi.org/10.3354/meps274183>

Konar, B., Riosmena-Rodríguez, R., & Iken, K. (2006). Rhodolith bed: A newly discovered habitat in the north Pacific Ocean. *Botánica Marina*, 49(4), 356-359. <https://doi.org/10.1515/BOT.2006.044>

Littler, M. M., Littler, D. S., & Dennis Hanisak, M. (1991). Deep-water rhodolith distribution, productivity, and growth history at sites of formation and subsequent degradation. *Journal*

- of *Experimental Marine Biology and Ecology*, 150(2), 163-182.
[https://doi.org/10.1016/0022-0981\(91\)90066-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(91)90066-6)
- Littler, M. M., Littler, D. S., & Taylor, P. R. (1995). Selective herbivore increases biomass of its prey: A chiton-coralline reef-building association. *Ecology*, 76(5), 1666-1681.
- Lizano, O. G. (2008). Dinámica de aguas alrededor de la Isla del Coco, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 56(2), 31-48.
- Martín-López, B., Gómez-Baggethun, E., González, J. A., Lomas, P. L., & Montes, C. (2009). The assessment of ecosystem services provided by biodiversity: Re-thinking concepts and research needs. *Handbook of Nature Conservation: Global, Environmental and Economic Issues*, 261-282.
- Martin, S., & Gattuso, J.-P. (2009). Response of Mediterranean coralline algae to ocean acidification and elevated temperature. *Global Change Biology*, 15(8), 2089-2100.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01874.x>
- Martin, S., & Hall-Spencer, J. M. (2017). Effects of Ocean Warming and Acidification on Rhodolith/Maërl Beds. En R. Riosmena-Rodríguez, W. Nelson, & J. Aguirre (Eds.), *Rhodolith/Maërl Beds: A Global Perspective* (Vol. 15, pp. 55-85). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29315-8_3
- Martin, S., Cohu, S., Vignot, C., Zimmerman, G., & Gattuso, J. (2013). One-year experiment on the physiological response of the Mediterranean crustose coralline alga, *Lithophyllum cabiochae*, to elevated pCO₂ and temperature. *Ecology and Evolution*, 3(3), 676-693.
<https://doi.org/10.1002/ece3.475>
- Mateo-Cid, L. E., Sanchez-Rodríguez, I., Rodríguez-Montesinos, E., & Casas-Valdez, M. (1993). Estudio florístico de las algas marinas bentónicas de Bahía Concepción, BCS, México. *Ciencias Marinas*, 19(1), 41-60.
- McCoy, S. J., & Kamenos, N. A. (2015). Coralline algae (Rhodophyta) in a changing world: Integrating ecological, physiological, and geochemical responses to global change. *Journal of Phycology*, 51(1), 6-24. <https://doi.org/10.1111/jpy.12262>
- Moura, R. L., Abieri, M. L., Castro, G. M., Carlos-Júnior, L. A., Chiroque-Solano, P. M., Fernandes, N. C., Teixeira, C. D., Ribeiro, F. V., Salomon, P. S., Freitas, M. O., Gonçalves, J. T., Neves, L. M., Hackrad, C. W., Felix-Hackrad, F., Rolim, F. A., Motta, F. S., Gadig, O. B. F., Pereira-Filho, G. H., & Bastos, A. C. (2021). Tropical rhodolith beds are a major and belittled reef fish habitat. *Scientific Reports*, 11(1), 794.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-80574-w>

- Naughton-Treves, L., Holland, M. B., & Brandon, K. (2005). The role of protected areas in conserving biodiversity and sustaining local livelihoods. *Annual Review of Environment and Resources*, 30(1), 219-252. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.30.050504.164507>
- Navarro-Mayoral, S., Fernandez-Gonzalez, V., Otero-Ferrer, F., & Tuya, F. (2021). Spatio-temporal variability of amphipod assemblages associated with rhodolith seabeds. *Marine and Freshwater Research*, 72(1), 76. <https://doi.org/10.1071/MF19360>
- Nelson, W. (2009). Calcified macroalgae - critical to coastal ecosystems and vulnerable to change: A review. *Marine and Freshwater Research*, 60(8), 787-801. <https://doi.org/10.1071/MF08335>
- Nelson, W., D'Archino, R., Neill, K., & Farr, T. (2014). Macroalgal diversity associated with rhodolith beds in northern New Zealand. *Cryptogamie, Algologie*, 35(1), 27-47. <https://doi.org/10.7872/crya.v35.iss1.2014.27>
- Nelson, W., Neill, K. F., Farr, T. J., Barr, N., D'Archino, R., Miller, S., & Stewart, R. (2012). Rhodolith beds in northern New Zealand: Characterisation of associated biodiversity and vulnerability to environmental stressors. *New Zealand Aquatic Environment and Biodiversity Report*, 99.
- O'Connell, L. G., James, N. P., Harvey, A. S., Luick, J., Bone, Y., & Shepherd, S. A. (2020). Reevaluation of the inferred relationship between living rhodolith morphologies, their movement, and water energy: Implications for interpreting paleoceanographic conditions. *Palaios*, 35(12), 543-556. <https://doi.org/10.2110/palo.2019.101>
- Ordines, F., Bauzá, M., Sbert, M., Roca, P., Gianotti, M., & Massutí, E. (2015). Red algal beds increase the condition of nekto-benthic fish. *Journal of Sea Research*, 95, 115-123. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.08.002>
- Otero-Ferrer, F., Mannarà, E., Cosme, M., Falace, A., Montiel-Nelson, J. A., Espino, F., Haroun, R., & Tuya, F. (2019). Early-faunal colonization patterns of discrete habitat units: A case study with rhodolith-associated vagile macrofauna. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 218, 9-22. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.11.020>
- Peña, V., & Bárbara, I. (2008). Maërl community in the north-western Iberian Peninsula: A review of floristic studies and long-term changes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 18(4), 339-366. <https://doi.org/10.1002/aqc.847>

- Peña, V., & Bárbara, I. (2010). New records of crustose seaweeds associated with subtidal maërl beds and gravel bottoms in Galicia (NW Spain). *Botánica Marina*, 53(1), 41-61. <https://doi.org/10.1515/BOT.2010.008>
- Peña, V., Adey, W. H., Riosmena-Rodríguez, R., Jung, M.-Y., Afonso-Carrillo, J., Choi, H.-G., & Bárbara, I. (2011). *Mesophyllum sphaericum* sp. nov. (Corallinales, Rhodophyta): A new maërl-forming species from the northeast Atlantic. *Journal of Phycology*, 47(4), 911-927. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2011.01015.x>
- Peña, V., Bárbara, I., Grall, J., Maggs, C. A., & Hall-Spencer, J. M. (2014). The diversity of seaweeds on maerl in the NE Atlantic. *Marine Biodiversity*, 44(4), 533-551. <https://doi.org/10.1007/s12526-014-0214-7>
- Peña, V., Bélanger, D., Gagnon, P., Richards, J. L., Le Gall, L., Hughey, J. R., Saunders, G. W., Lindstrom, S. C., Rinde, E., Husa, V., Christie, H., Fredriksen, S., Hall-Spencer, J. M., Steneck, R. S., Schoenrock, K. M., Gitmark, J., Grefsrud, E. S., Anglès d'Auriac, M. B., Legrand, E., ... Gabrielson, P. W. (2021). *Lithothamnion* (Hapalidiales, Rhodophyta) in the changing Arctic and Subarctic: DNA sequencing of type and recent specimens provides a systematics foundation*. *European Journal of Phycology*, 56(4), 468-493. <https://doi.org/10.1080/09670262.2021.1880643>
- Pereira-Filho, G. H., Amado-Filho, G. M., De Moura, R. L., Bastos, A. C., Guimarães, S. M. P. B., Salgado, L. T., Francini-Filho, R. B., Bahia, R. G., Abrantes, D. P., Guth, A. Z., & Brasileiro, P. S. (2012). Extensive rhodolith beds cover the summits of southwestern Atlantic Ocean seamounts. *Journal of Coastal Research*, 28(1), 261-269. <https://doi.org/10.2112/11T-00007.1>
- Rebelo, A. C., Johnson, M. E., Rasser, M. W., Silva, L., Melo, C. S., & Ávila, S. P. (2021). Global biodiversity and biogeography of rhodolith-forming species. *Frontiers of Biogeography*, 13(1), 1-16. <https://doi.org/10.21425/F5FBG50646>
- Rendina, F., Kaleb, S., Caragnano, A., Ferrigno, F., Appolloni, L., Donnarumma, L., Russo, G. F., Sandulli, R., Roviello, V., & Falace, A. (2020). Distribution and characterization of deep rhodolith beds off the Campania coast (SW Italy, Mediterranean Sea). *Plants*, 9(8), 985. <https://doi.org/10.3390/plants9080985>
- Reyes-Bonilla, H., Foster, M. S., & Riosmena-Rodríguez, R. (1997). Hermatypic corals associated with rhodolith beds in the Gulf of California, México. *Pacific Science*, 51(3), 328-337.

- Richards, J. L., Vieira-Pinto, T., Schmidt, W. E., Sauvage, T., Gabrielson, P. W., Oliveira, M. C., & Fredericq, S. (2016). Molecular and morphological diversity of *Lithothamnion* spp. (Hapalidiales, Rhodophyta) from deepwater rhodolith beds in the northwestern Gulf of Mexico. *Phytotaxa*, 278(2), 81. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.278.2.1>
- Riosmena-Rodríguez, R. (1997). Morfología funcional de mantos de rodolitos en el golfo de California, México [Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. B086]. Universidad Autónoma de Baja California Sur. Área Interdisciplinaria de Ciencias del Mar.
- Riosmena-Rodríguez, R. (2001). Mantos de rodolitos en el golfo de California: Implicaciones en la biodiversidad y el manejo de la zona costera. *Biodiversitas*, 36, 12-14.
- Riosmena-Rodríguez, R., & Medina-López, M. A. (2010). The role of rhodolith beds in the recruitment of invertebrate species from the southwestern Gulf of California, México. En J. Seckbach, R. Einav, & A. Israel (Eds.), *Seaweeds and their Role in Globally Changing Environments* (Vol. 15, pp. 127-138). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-90-481-8569-6_8
- Riosmena-Rodríguez, R., & Woelkerling, W. J. (2000). Taxonomic biodiversity of Corallinales (Rhodophyta) in the Gulf of California, México: Towards an initial assessment. *Cryptogamie Algologie*, 21(4), 315-354.
- Riosmena-Rodríguez, R., Woelkerling, Wm. J., & Foster, M. S. (1999). Taxonomic reassessment of rhodolith-forming species of *Lithophyllum* (Corallinales, Rhodophyta) in the Gulf of California, México. *Phycologia*, 38(5), 401-417. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-38-5-401.1>
- Ritson-Williams, R., Arnold, S., Fogarty, N., Steneck, R. S., Vermeij, M., & Paul, V. J. (2009). New perspectives on ecological mechanisms affecting coral recruitment on reefs. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*, 38, 437-457. <https://doi.org/10.5479/si.01960768.38.437>
- Riul, P., Lacouth, P., Pagliosa, P. R., Christoffersen, M. L., & Horta, P. A. (2009). Rhodolith beds at the easternmost extreme of South America: Community structure of an endangered environment. *Aquatic Botany*, 90(4), 315-320. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2008.12.002>
- Robinson, N. M. (2013). Sistemática de las especies de algas coralinas (corallinophycidae, rhodophyta) formadoras de mantos de rodolitos en el Pacífico Tropical Oriental [Tesis de maestría]. Universidad Autónoma de Baja California Sur.

- Salgado-Barragán, J., & Hendrickx, M. E. (2010). Clave ilustrada para la identificación de los estomatópodos (Crustacea: Hoplocarida) del Pacífico oriental. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 81, 1-49. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2010.0.224>
- Schoenrock, K., Vad, J., Muth, A., Pearce, D., Rea, B., Schofield, J., & Kamenos, N. (2018). Biodiversity of kelp forests and coralline algae habitats in southwestern Greenland. *Diversity*, 10(4), 117. <https://doi.org/10.3390/d10040117>
- Simon-Nutbrown, C., Hollingsworth, P. M., Fernandes, T. F., Kamphausen, L., Baxter, J. M., & Burdett, H. L. (2020). Species distribution modeling predicts significant declines in coralline algae populations under projected climate change with implications for conservation policy. *Frontiers in Marine Science*, 7, 575825. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.575825>
- SINAC. (2016). Propuesta de actualización del plan general de manejo del Parque Nacional Isla del Coco 2017-2026. Costa Rica.
- Sissini, M. N., Koerich, G., De Barros-Barreto, M. B., Coutinho, L. M., Gomes, F. P., Oliveira, W., Costa, I. O., De Castro Nunes, J. M., Henriques, M. C., Vieira-Pinto, T., Torrano-Silva, B. N., Oliveira, M. C., Le Gall, L., & Horta, P. A. (2022). Diversity, distribution, and environmental drivers of coralline red algae: The major reef builders in the Southwestern Atlantic. *Coral Reefs*, 41(3), 711-725. <https://doi.org/10.1007/s00338-021-02171-1>
- Solano-Barquero, A. (2011). Macrofauna asociada a rodolitos en el Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica [Tesis de Licenciatura]. Universidad de Costa Rica.
- Solano-Barquero, A., Sibaja-Cordero, J. A., & Cortés, J. (2022). Macrofauna associated with a rhodolith bed at an oceanic island in the Eastern Tropical Pacific (Isla del Coco National Park, Costa Rica). *Frontiers in Marine Science*, 9, 858416. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.858416>
- Steller, D., & Foster, S. (1995). Environmental factors influencing distribution and morphology of rhodoliths in Bahía Concepción, B.C.S., México. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 194, 201-212.
- Steller, D., Hernandez-Ayón, J., Riosmena-Rodríguez, R., & Cabello-Pasini, A. (2007). Effect of temperature on photosynthesis, growth and calcification rates of the free-living coralline alga *Lithophyllum margaritae*. *Ciencias Marinas*, 33(4), 441-456. <https://doi.org/10.7773/cm.v33i4.1255>
- Steller, D., Riosmena-Rodríguez, R., Foster, M. S., & Roberts, C. A. (2003). Rhodolith bed diversity in the Gulf of California: The importance of rhodolith structure and consequences

- of disturbance. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 13(1), 5-20. <https://doi.org/10.1002/aqc.564>
- Stelzer, P. S., Mazzuco, A. C. A., Gomes, L. E., Martins, J., Netto, S., & Bernardino, A. F. (2021). Taxonomic and functional diversity of benthic macrofauna associated with rhodolith beds in SE Brazil. *PeerJ*, 9, e11903. <https://doi.org/10.7717/peerj.11903>
- Tamura, K., Stecher, G., & Kumar, S. (2021). MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 1.
- Teed, L., Bélanger, D., Gagnon, P., & Edinger, E. (2020). Calcium carbonate (CaCO₃) production of a subpolar rhodolith bed: Methods of estimation, effect of bioturbators, and global comparisons. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 242, 106822. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106822>
- Tierney, P. W., & Johnson, M. E. (2012). Stabilization role of crustose coralline algae during Late Pleistocene reef development on Isla Cerralvo, Baja California Sur (Mexico). *Journal of Coastal Research*, 28(1), 244-254.
- Tuya, F., Schubert, N., Aguirre, J., Basso, D., Bastos, E. O., Berchez, F., Bernardino, A. F., Bosch, N. E., Burdett, H. L., Espino, F., Fernández-García, C., Francini-Filho, R. B., Gagnon, P., Hall-Spencer, J. M., Haroun, R., Hofmann, L. C., Horta, P. A., Kamenos, N. A., Le Gall, L., ... Tâmega, F. T. S. (2023). Levelling-up rhodolith-bed science to address global-scale conservation challenges. *Science of the Total Environment*, 892, 164818. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.164818>
- Valdez, C. G., Guzmán, M. A., Valdés, A., Forougbakhch, R., Alvarado, M. A., & Rocha, A. (2018). Estructura y diversidad de la vegetación en un matorral espinoso prístino de Tamaulipas, México. *Revista de Biología Tropical*, 66(4), 1674-1682. <http://dx.doi.org/10.15517/rbt.v66i4.32135>
- Veras, P. D. C., Pierozzi-Jr., I., Lino, J. B., Amado-Filho, G. M., Senna, A. R. D., Santos, C. S. G., Moura, R. L. D., Passos, F. D., Giglio, V. J., & Pereira-Filho, G. H. (2020). Drivers of biodiversity associated with rhodolith beds from euphotic and mesophotic zones: Insights for management and conservation. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 18(1), 37-43. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2019.12.003>
- Villas-Boas, A. B., Riosmena-Rodríguez, R., Amado-Filho, G. M., Maneveldt, G. W., & Figueiredo, M. A. D. O. (2009). Rhodolith-forming species of *Lithophyllum* (Corallinales; Rhodophyta) from Espírito Santo State, Brazil, including the description of *L. depressum* sp. Nov. *Phycologia*, 48(4), 237-248. <https://doi.org/10.2216/08-35.1>

- Wehrtmann, I. S., & Cortés, J. (Eds.). (2009). Marine biodiversity of Costa Rica, Central America (Vol. 86). Springer Springer Science & Business Media.
- Woelkerling, W. J., Irvine, L., & Harvey, A. S. (1993). Growth-forms in non-geniculate coralline red algae (Coralliinales, Rhodophyta). *Australian systematic botany*, 6(4), 277-293.

CAPÍTULO II: IDENTIFICACIÓN DE SERVICIOS ECOSISTÉMICOS DE LOS MANTOS DE RODOLITOS DEL PARQUE NACIONAL ISLA DEL COCO (PNIC): RECOMENDACIONES PARA SU CONSERVACIÓN Y MANEJO

RESUMEN

La función y estructuración compleja de los mantos de rodolitos, les ha ganado la atribución de importantes servicios ecosistémicos (SE) a nivel mundial. No obstante, aún no se cuenta con la identificación y clasificación específica de sus servicios ecosistémicos asociados, como lo existe para otros ecosistemas marino-costeros como los arrecifes, pastos marinos o manglares. Este estudio identificó y validó los servicios ecosistémicos brindados por los mantos de rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC) ubicado en el Pacífico costarricense, base para obtener información y generar recomendaciones de conservación y manejo del hábitat. La identificación de los SE se abordó mediante la aplicación de un diseño de investigación mixto concurrente, que integró un método de investigación cualitativa y un método de investigación cuantitativa.

Dentro de la investigación cualitativa se llevó a cabo la revisión de fuentes de información secundarias y la aplicación de entrevistas a 14 usuarios de los SE (investigación social empírica). Por su parte, la investigación cuantitativa correspondió a la caracterización biológica-ecológica de los mantos de rodolitos de estudio como medio para la identificación de las posibles unidades suministradoras de servicios ecosistémicos. Los servicios ecosistémicos fueron identificados y validados complementando la información obtenida bajo los dos tipos de investigación. Utilizando tres métodos específicos: investigación mediante fuentes de información secundarias, investigación social empírica (entrevistas a actores), e investigación biológica (trabajo de campo y laboratorio). Se identificaron un total de 34 servicios ecosistémicos asociados a mantos de rodolitos a nivel mundial, entre los tres métodos de investigación. De esos, 11 correspondieron a servicios de soporte y culturales, cinco a servicios de regulación y siete a servicios de aprovisionamiento. De los 34 SE identificados, 27 fueron validados para los mantos de rodolitos del PNIC y seis fueron identificados únicamente para estos mediante las entrevistas a actores y el trabajo de campo y laboratorio. No se identificaron SE aprovisionamiento para los mantos del PNIC. El 18.52% de los SE identificados para el PNIC, fueron validados por un método de investigación, el 51.85% por dos y el 29.63% por los tres métodos empleados. Los servicios culturales y de soporte fueron los más validados por las personas entrevistadas, la mayor validación de algunos SE sobre otros pareció estar

influenciada por el tipo de uso y conocimiento sobre el ecosistema. La cantidad y tipos de SE claves identificados para los mantos de rodolitos del PNIC evidencian la necesidad de dirigir acciones que permitan mantener la estabilidad de este ecosistema y el flujo de sus servicios ecosistémicos asociados. Para lo cual se considera es urgente desarrollar mayor investigación, en conjunto con procesos de visibilización, concientización, inclusión y educación sobre los mantos de rodolitos. Para asegurar medidas de conservación y manejo efectivas del ecosistema, de sus servicios ecosistémicos y sus beneficios tanto a nivel local, como mundial.

INTRODUCCIÓN

El concepto de servicios ecosistémicos surge de la necesidad de enfatizar la estrecha relación que existe entre los ecosistemas y el bienestar de las poblaciones humanas (Balvanera & Cotler, 2007). Los servicios ecosistémicos no eran considerados en análisis económicos ni sociales hasta hace algunas décadas, desconociéndose su contribución al sistema económico y a la vida humana en general (Oropeza et al., 2015). Actualmente economía y ecología se fusionan para reconocer y estimar la contribución de los servicios ecosistémicos (Oropeza et al., 2015), y la importancia de conservar los ecosistemas que los proveen. Los ecosistemas marinos al igual que todos los ecosistemas del planeta, tienen la capacidad de generar múltiples servicios ecosistémicos a partir de sus funciones ecosistémicas intrínsecas. Por lo que su conservación y manejo resulta clave para mantener tanto sus características ecológicas, como el valor económico asociado (Barbera et al., 2003). Y es que, en la búsqueda de satisfacer nuestras necesidades, los humanos hemos degradado y transformado nuestros ecosistemas marinos a tasas aceleradas, superando por mucho las acciones orientadas a su conservación.

Los efectos nocivos sobre la biodiversidad deben ser entendidos en el contexto socio-ecológico, ya que factores que afectan la biodiversidad también tienen efectos directos sobre los servicios ecosistémicos. Y los cambios en los servicios ecosistémicos pueden incidir negativamente en el bienestar humano (Castañeda, 2014). Esta aseveración se basa en el entendimiento de la relación que existe entre el funcionamiento de los ecosistemas, la influencia de nuestras decisiones conscientes e inconscientes sobre ellos y sus consecuencias sobre nuestro bienestar (Balvanera & Cotler, 2007). El entendimiento de la relación entre el adecuado funcionamiento de los ecosistemas, y el bienestar humano desde el enfoque de los servicios ecosistémicos ha ganado gran aceptación a nivel académico, científico y en diseño de políticas públicas (Balvanera & Cotler, 2007).

Son varios los términos alrededor de la definición de servicios ecosistémicos, no obstante, para este estudio se adopta la definición dada por Costanza et al. (1997), quien define los servicios ecosistémicos como los beneficios que las poblaciones humanas obtienen, directa o indirectamente de las funciones de los ecosistemas. Se han descrito cuatro categorías de servicios ecosistémicos: regulación, aprovisionamiento, culturales y soporte (Camacho & Ruiz, 2012). Los servicios de regulación son los beneficios indirectos obtenidos de procesos de los ecosistemas, como la purificación del agua, el control de la erosión del suelo y la regulación del clima, etc. (Camacho & Ruiz, 2012; Martín-López & Montes, 2010). Los servicios de aprovisionamiento son los productos obtenidos directamente de los ecosistemas, como el alimento, la madera y el agua, etc. (Martín-López & Montes, 2010). En cambio, los servicios culturales son los beneficios no materiales que se obtienen a través de las experiencias estéticas, de turismo, espirituales (Martín-López & Montes, 2010) o cognitivas. Finalmente, los servicios de soporte son los procesos ecológicos que subyacen al mantenimiento del flujo de los demás servicios (Martín-López & Montes, 2010), como la formación de suelos o el reciclaje de nutrientes.

Los servicios ecosistémicos se gestan a partir de las funciones de los ecosistemas, por lo que, para comprender la contribución de los servicios de ecosistemas a la sociedad se deben abordar principalmente dos aspectos: el suministro de servicios por parte de las especies, grupos funcionales, comunidades o paisajes (Luck et al., 2009) y el reconocimiento o la demanda de estos, realizada por los (Campos-Rojas et al., 2022). Las funciones ecosistémicas sólo se transforman en servicios reales en el momento en que son usadas de forma consciente o inconsciente por los beneficiarios (Castañeda, 2014). Entender cómo los actores locales se relacionan con los ecosistemas y cómo estos perciben los servicios que obtienen a través de diversas actividades, es una tarea que se reconoce como esencial para formular estrategias de manejo que beneficien tanto los medios de vida comunidades y otros actores como la conservación del (Villamagua, 2017).

Aunque que se reconoce la gran importancia del abordaje de los servicios ecosistémicos y su aceptación actual en el mundo académico y científico, su concepto en sí rara vez se aplica en la planificación y gestión (Böhnke-Henrichs et al., 2013). Lo que se atribuye a la falta de una clasificación y evaluación de los servicios de los ecosistemas marinos (Böhnke-Henrichs et al., 2013). Específicamente en Costa Rica, recién en el 2018 se aprobó el Reglamento para la gestión y reconocimiento de servicios ecosistémicos -N°41124 del Ministerio de Ambiente y Energía (Avendaño-Leadem et al., 2020). Por lo que aún son limitadas las investigaciones que

abordan la identificación y valoración de los servicios ecosistémicos brindados por los hábitat marino-costeros, con enfoque en conservación y manejo (Arguedas-Marín, 2015; Avendaño-Leadem et al., 2020; Leguía et al., 2008; Moreno-Díaz, 2012; Navarro-Ortega, 2012; Steinvort-Rojas, 2012). Los cuales se reconocen como importantes proveedores de todos los tipos de servicios ecosistémicos y que sin embargo podrían verse seriamente afectados por los cambios ambientales (Cornwall et al., 2017; Martin & Gattuso, 2009; Martin & Hall-Spencer, 2017; Nelson, 2009).

Los mantos de rodolitos son un ecosistema que, si bien se le ha atribuido la generación de diversos servicios ecosistémicos claves, equivalentes a los brindados por otros ecosistemas marino-costeros como manglares, arrecifes y pastos marinos; en Costa Rica, su conocimiento en general es limitado y aún no han sido abordados desde el concepto de servicios ecosistémicos. Es por esto que nos planteamos como objetivo, identificar los servicios ecosistémicos que brindan los mantos de rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC). A través de su caracterización biológica-ecológica (datos biológicos), de actividades socioeconómicas ligadas al ecosistema y entrevistas a actores usuarios de sus servicios ecosistémicos (datos socio-económicos y socio-culturales). Base para obtener información relevante y generar recomendaciones orientadas a su conservación y manejo, en pro del mantenimiento de sus servicios ecosistémicos asociados

MÉTODOS

Diseño de investigación

Los servicios ecosistémicos asociados a mantos de rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC) fueron identificados mediante la aplicación de un diseño de investigación mixto concurrente. El cual implica un proceso de recolección, análisis y vinculación de datos cualitativos y cuantitativos en un mismo estudio o una serie de investigaciones, para responder a una problemática determinada (Hernández-Sampieri & Fernández-Collado, 2014). Dicha metodología involucró la recolección y análisis de los datos cuantitativos y cualitativos de manera concurrente (ambos tipos de datos se recolectaron y analizaron más o menos al mismo tiempo). No obstante, aunque los datos se recabaron en paralelo, se obtuvieron de manera independiente (Hernández-Sampieri & Fernández-Collado, 2014). Para identificar y evaluar los servicios ecosistémicos se usó como base la aproximación metodológica propuesta por Martín-López & Montes (2010). Que integra cinco pasos principales en la caracterización de los

servicios ecosistémicos (Figura 24). Utilizando los datos socio-económicos, correspondiente a la investigación cualitativa (revisión de fuentes de información secundaria y entrevistas a actores). Y los datos biológicos correspondientes a la investigación cuantitativa (caracterización biológica-ecológica de los mantos de rodolitos).

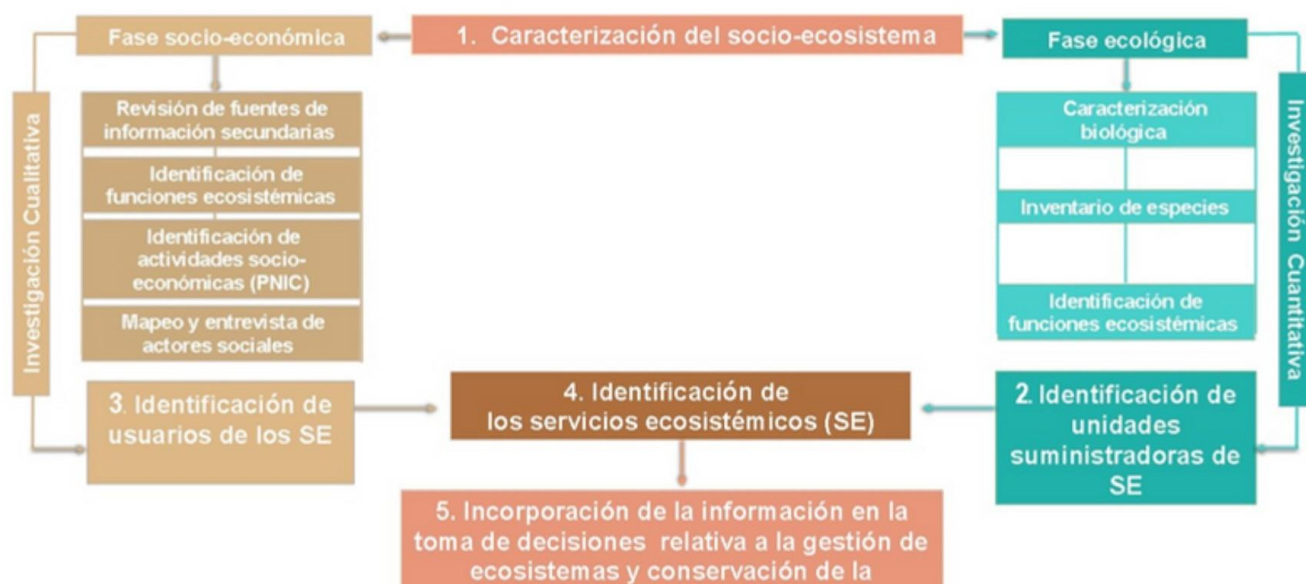


Figura 24: Diseño metodológico empleado para la identificación de los servicios ecosistémicos. Modificado de (Martín-López & Montes, 2010).

Investigación cuantitativa

Caracterización biológica-ecológica

Para identificar los Servicios Ecosistémicos (SE) que puede suministrar un ecosistema objeto de estudio, es necesario conocer cuáles son las unidades suministradoras de esos servicios (Martín-López & Montes, 2010). Las unidades suministradoras de SE pueden ser entendidas como aquellos componentes de un ecosistema, llámese organismos, especies, poblaciones o comunidades que tienen la capacidad de desarrollar funciones ecosistémicas (Martín-López & Montes, 2010). Las cuales a su vez pueden derivar en uno o varios SE que resulten de interés para los beneficiarios (Martín-López & Montes, 2010). La identificación de las posibles unidades suministradoras de servicios ecosistémicos de los mantos de rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC), se realizó mediante su caracterización biológica y ecológica, la cual integró trabajo de campo y laboratorio. Se muestrearon cuatro mantos de rodolitos dentro del sitio de estudio (PNIC), registrando su ubicación y realizándose un inventario

sobre su biodiversidad asociada (macroalgas y fauna). Además, se calculó el almacenamiento (kg) de CaCO_3 por m^2 de manto e identificaron taxonómicamente las especies formadoras de rodolitos. Las posibles unidades suministradoras de servicios ecosistémicos identificadas durante la caracterización e inventario de especies asociadas fueron integradas en la entrevista de actores beneficiarios para validar su vinculación en la provisión de uno o varios servicios ecosistémicos.

Investigación cualitativa

Revisión de fuentes de información secundarias

Como primer paso dentro de la investigación cualitativa, se llevó a cabo la búsqueda y revisión exhaustiva de fuentes de información secundarias para la identificación de los servicios ecosistémicos atribuidos o asociados a mantos de rodolitos. Para una caracterización más completa de la importancia del ecosistema en la provisión de SE se consideró tanto la información sobre el estado del arte en Costa Rica, como a nivel mundial. En la revisión se incluyeron artículos científicos, tesis (grado y posgrado), planes de manejo, reportes, informes u otros documentos técnicos con información relevante. La información y fuentes de respaldo correspondientes a cada uno de los servicios ecosistémicos fue incluida en la sistematización de los mismos (Tabla 6: Anexo 2). Conjuntamente la revisión de literatura permitió obtener datos sobre las actividades socioculturales y socioeconómicas desarrolladas dentro del PNIC y sus actores asociados.

Tabla 6: Resumen de cómo se sistematizó la información correspondiente a cada servicio ecosistémico identificado.

Tipo de función ecosistémica	Tipo de servicio	Función ecosistémica específica	Servicios ecosistémicos derivados	Investigación de respaldo	Referencias de respaldo
Función de regulación	Servicio de regulación	Descripción específica de la función ecosistémica	Servicio ecosistémico derivado de cada función ecosistémica	Método (s) de validación correspondiente a cada servicio ecosistémico	Fuentes de respaldo para cada servicio ecosistémico
Función de producción	Servicio de aprovisionamiento				
Función de sustrato	Servicio de soporte				

Identificación de usuarios de los SE

La revisión de fuentes de información secundarias y comunicaciones personales permitió realizar el censo de los posibles actores sociales beneficiarios de los SE ligados a los mantos de rodolitos del PNIC, a través de las actividades socioeconómicas y socioculturales desarrolladas dentro del área. Se entiende por actor social a aquella persona u organización con un particular interés en el uso o gestión de los servicios ecosistémicos (Martín-López & Montes, 2010). Debido al carácter experimental de esta investigación para identificar servicios ecosistémicos y la limitada afluencia de personas en el área debido a su ubicación geográfica, se procuró entrevistar a todos los tipos de actores con actividades asociadas a los mantos de rodolitos de estudio. Estos fueron contactados personalmente o vía correo electrónico según el caso, para confirmar su relación y conocimiento sobre el ecosistema, y con base en esto se consideraron para la aplicación de entrevistas. Al contactar a los diversos actores se les consultó sobre su conocimiento de otras personas que desarrollaban actividades en los mantos de rodolitos del sitio de estudio, medio que permitió ampliar el alcance de las entrevistas. La integración de los actores en el proceso de entrevista se basó fundamentalmente en criterios de conocimiento, usos, beneficios, responsabilidades y amenazas directas e indirectas respecto a los recursos relacionados a los mantos de rodolitos.

Dentro de los diferentes tipos de actores identificados, se lograron contactar un total de 20 personas para la aplicación de las entrevistas orientadas a la validación de servicios ecosistémicos del PNIC. No obstante, cuatro de ellas expresaron no recordar información sobre sus inmersiones en mantos de rodolitos. De los 16 restantes, dos fueron seleccionadas para la validación de la herramienta de abordaje (guía de preguntas). Se lograron entrevistar 14 actores usuarios de los servicios ecosistémicos de los mantos de rodolitos del (PNIC). Dos guardaparques del área protegida (SINAC), ocho investigadores científicos (entre coordinadores y asistentes de la Universidad de Costa Rica), un voluntario y tres operadores de turismo (dos guías de buceo y un capitán de embarcación). Los tours operadores representaban las principales empresas de turismo dentro del parque (Aventuras Marítimas Okeanos y Undersea Hunter Group). Debido a que la gran mayoría de los turistas que visitan el PNIC son extranjeros y que estos son llevados por los tours operadores se decidió no considerarlos como actores

objetivos de entrevistas. Por medio de los tours operadores se lograron validar las actividades realizadas por los turistas sobre los mantos de rodolitos. Sin embargo, es importante mencionar que, indirectamente sí se logró abordar este tipo de actor (turistas) ya que dos investigadores mencionaron también haber realizado inmersiones de recreación.

Aplicación y procesamiento de entrevistas

El instrumento de abordaje para la identificación de los servicios ecosistémicos correspondió a una entrevista semiestructurada, la cual se caracteriza por ser un medio de investigación flexible que le permite al investigador profundizar en los puntos de interés al guiar la entrevista (Díaz-Bravo et al., 2013). La guía de preguntas para las entrevistas fue elaborada a partir de la operacionalización de variables, las cuales describen de manera específica el objetivo de estudio (identificación de los servicios ecosistémicos). La operacionalización es un proceso metodológico que se aplica con el fin de convertir el problema de investigación en un fenómeno medible a través de la aplicación de un instrumento de abordaje (López, 2000), que para este estudio correspondió a la entrevista semiestructurada. Para este proceso se siguió una serie de pasos, partiendo del objetivo propuesto, sobre el cual se establecieron cuatro categorías (tipos de SE) que lo componen y sobre estas una serie de variables analíticas que las describen de manera específica, al final cada variable fue transformada en una pregunta concreta (Tabla 7).

Tabla 7: Ejemplo de cómo se llevó a cabo la operacionalización de variables para la construcción de la guía de entrevista.

Objetivo de estudio	Categorías analíticas	Variables	Preguntas
Identificar los posibles servicios ecosistémicos de los mantos de rodolitos mediante su caracterización biológica-ecológica, de actores y	Servicios ecosistémicos brindados por los mantos de rodolitos, relacionados con la provisión de recursos	Importancia del ecosistema en actividades económicas	Durante sus inmersiones ¿Ha visto usted en los mantos de rodolitos especies de interés comercial?

actividades ligadas al hábitat	Servicios ecosistémicos de los mantos de rodolitos, relacionados con la regulación de procesos ecológicos	Función en la regulación de la calidad del aire y del agua	¿Qué importancia le daría a la absorción de gases contaminantes por parte de los rodolitos?
	Servicios ecosistémicos no materiales brindados a partir del estado del ecosistema, relacionados al bienestar y la salud humana	Beneficios estéticos, de recreación y ecoturismo	¿Qué tipo de impresiones o emociones le genera estar cerca de mantos de rodolitos y sus animales asociados?
	Servicios ecosistémicos ecológicos claves que sustentan el flujo de los demás tipos de servicios ecosistémicos	Funciones de hábitat y refugio que permiten el mantenimiento de los ciclos de vida de la biodiversidad	Durante estas inmersiones que usted menciona ¿Qué tipo de animales ha podido observar asociados a los mantos de rodolitos?

La guía final de entrevista estuvo constituida por 20 preguntas (Anexo 1), una vez estructurada fue aplicada en pruebas piloto con dos de los actores contactados, para probar su efectividad en la obtención de la información que respondiera al objetivo de estudio. Las entrevistas fueron realizadas y grabadas por medio de la plataforma en línea ZOOM, facilitando el posterior procesamiento y análisis de la información. Cada una de las grabaciones correspondientes a las entrevistas fueron sistematizadas utilizando el software de transcripción (SONIX, 2023), la información obtenida fue posteriormente analizada y depurada para eliminar los errores resultantes de la transcripción automatizada. Debido a la gran amplitud de diseños metodológicos, el diseño de análisis cualitativo de las entrevistas viene dado por las especificidades que impone el objetivo de investigación (Seid, 2016).

Posterior a la transcripción y para facilitar la interpretación de los resultados, la información obtenida de las entrevistas se clasificó y codificó mediante el método de codificación abierta, utilizando el software (MAXQDA versión 2022). La codificación y categorización son parte del proceso de análisis de los datos. Los códigos consisten en breves etiquetas que se

construyen en la interacción con la información obtenida de las entrevistas (Vives-Varela & Hamui-Sutton, 2021). El método de codificación abierta permite “segmentar” los datos de las entrevistas, ya sea en palabras, líneas, oraciones o párrafos, asignándoles un código (Vives-Varela & Hamui-Sutton, 2021). Para este estudio el proceso de codificación se realizó línea por línea, asignándole un carácter visual (colores) a cada código, al final los códigos fueron agrupados en categorías acordes con los descubrimientos relevantes para la pregunta de investigación (Vives-Varela & Hamui-Sutton, 2021). Las categorías correspondieron a cada uno de los tipos de servicios ecosistémicos (soporte, regulación, culturales), dentro de las cuales se incluyeron los segmentos de códigos que validaban los diferentes servicios ecosistémicos dentro de cada tipo.

Limitaciones del estudio

Aunado a las limitaciones impuestas por la ubicación geográfica del sitio de estudio (ubicado a 500 km de la costa Pacífica de Costa Rica), lo cual limita el acceso o afluencia de personas dentro del área, la cantidad de entrevistas fueron condicionadas por la disponibilidad y conocimiento sobre el ecosistema de cuatro de los actores contactados, quienes reconocieron haber realizado inmersiones en mantos de rodolitos, pero no recordar información que fuera de aporte para la investigación. Además de esto, aunque inicialmente se estipuló como mejor opción aplicar las entrevistas por vía plataforma de ZOOM para una mejor interacción con la persona entrevistada y facilidad de grabación de la información para su posterior análisis. Tres de las entrevistas fueron realizadas vía WhatsApp debido a las limitaciones impuestas por las condiciones de trabajo para estos entrevistados.

Identificación y validación de los servicios ecosistémicos

La identificación y validación de los servicios ecosistémicos brindados por los mantos de rodolitos del PNIC, se efectuó mediante la integración sistemática de los resultados de la investigación cuantitativa y cualitativa. Se emplearon tres metodologías de investigación específicas dentro de los dos tipos de investigación, para la identificación y validación de cada uno de los servicios ecosistémicos; la investigación social empírica (entrevistas a actores) e investigación mediante fuentes de información secundarias como parte de la investigación cualitativa y la investigación biológica (caracterización biológica-ecológica de los mantos) dentro de la investigación cuantitativa (Figura 24). Posterior a la recolección de datos e interpretación de resultados de los componentes cuantitativos y cualitativos, se establecieron “metainferencias”

permitiendo integrar los hallazgos, identificar conexiones y concluir a partir de ambos métodos (Hernández-Sampieri & Fernández-Collado, 2014).

Recomendaciones de conservación y manejo

Las recomendaciones para la conservación y manejo del ecosistema de mantos de rodolitos del PNIC fueron generadas a partir de su estado de conocimiento y de los servicios ecosistémicos identificados. Además, integraron las acciones consideradas como prioritarias por los usuarios de los servicios ecosistémicos durante las entrevistas, a partir de su percepción y conocimiento del ecosistema de mantos de rodolitos. Se integró toda la información relevante obtenida durante el proceso de investigación cualitativa y cuantitativa. Para un mayor soporte, las recomendaciones de conservación y manejo fueron también alineadas bajo la visión y objetivos del plan de manejo del área de estudio (PNIC). También se consideraron otras recomendaciones relevantes identificadas durante la revisión de fuentes de información secundarias, que son aplicables a la conservación y manejo de los mantos de rodolitos en general. Resaltando la necesidad de priorizar su integración en actividades de investigación y planificación, como medio para mantener el flujo de los servicios ecosistémicos a través del tiempo, para beneficio actual y de las futuras generaciones.

RESULTADOS

Investigación cuantitativa

Caracterización biológica-ecológica

La caracterización biológica-ecológica complementada por el trabajo de campo y laboratorio permitió validar varios componentes biológicos y físicos de los mantos de rodolitos del PNIC, como unidades suministradoras de 10 servicios ecosistémicos de soporte y culturales. Se identificó una gran diversidad de organismos asociados a los mantos de rodolitos. El inventario ascendió a 1,544 invertebrados, distribuidos en 114 morfoespecies, incluyendo: moluscos, crustáceos, equinodermos, cnidarios, poliquetos, sipuncúlidos y nematodos, entre otros. Se contabilizaron 1,356 peces de nado errante asociados a los mantos, estos pertenecían a 29 especies y seis grupos tróficos; piscívoros, invertebrívoros, planctívoros, omnívoros, detritívoros y comedores de macroalgas. Algunos de los organismos asociados se encontraban en estadios juveniles o se observaron cargando huevos, esto fue observado principalmente en crustáceos y picnogónidos, lo cual también da soporte a su función como sustrato para el

desarrollo de ciclos de vida de organismos. Con respecto a las macroalgas, se identificaron 18 especies, en su mayoría algas rojas (incluyendo otras algas rojas calcáreas), seguido por algas verdes y en menor cantidad algas pardas. Estos resultados respaldan la mención de los mantos de rodolitos como sitios que sirven de hábitat para gran diversidad funcional de organismos, representantes de diferentes taxones y niveles tróficos (Ávila & Riosmena-Rodríguez, 2011; Barbera et al., 2003; Basso et al., 2016). Lo que podría estar generando diversas interacciones entre organismos en un complejo de redes alimentarias aportando al equilibrio ecológico dentro del área.

Durante los muestreos en campo también se encontró evidencia del papel que ha sido atribuido a rodolitos como precursores en la formación y conexión de arrecifes coralinos, a partir del asentamiento de larvas de coral sobre sus estructuras. Se observaron varios parches aislados de arrecifes creciendo sobre los mantos de rodolitos. Durante el procesamiento de los rodolitos en el laboratorio se contabilizaron 2,253 reclutas pertenecientes a tres especies de corales hermatípicos: *Psammocora stellata*, *Porites lovata* y *Pavona varians*. Además, se determinó que hay un valor promedio máximo de 22.9 kg y mínimo de 15 kg de CaCO_3 almacenados por m^2 de manto evidencia que da soporte al importante papel del ecosistema de rodolitos en la producción y almacenamiento de CaCO_3 (Amado-Filho et al., 2012; Bosence, 2007; Bosence & Wilson, 2003; Teed et al., 2020; Van Der Heijden & Kamenos, 2015).

Investigación cualitativa

Revisión de fuentes de información secundarias

Se revisaron un total de 148 fuentes de información secundarias (en su mayoría artículos científicos) con información relevante sobre funciones y servicios ecosistémicos asociados al ecosistema de mantos de rodolitos. De estos, 18 correspondieron específicamente a información sobre rodolitos en Costa Rica. Los estudios en el país han sido realizados principalmente sobre su fauna asociada y registros fósiles (e.g., Acuña et al., 2020; Bolz & Calvo, 2002, 2019; Breedy et al., 2021; Solano-Barquero, 2011; Solano-Barquero et al., 2022).

Identificación de usuarios de los servicios ecosistémicos

En un análisis de conglomerados de actividades del PNIC, Moreno-Díaz (2012) encontró que los ejes principales alrededor de la protección y conservación del área son: la recreación y la vivencia espiritual, la investigación y educación, la gestión/manejo y las actividades

económicas. Dentro de las actividades socioeconómicas participan diferentes actores: capitanes de embarcaciones y guías turísticos, investigadores académicos, funcionarios de gobierno (guardaparques) e instituciones privadas que velan por la protección y conservación de los recursos del área. La principal actividad económica del PNIC es el turismo, y de esta dependen los operadores turísticos, restaurantes y empresas de transporte (Moreno-Díaz, 2012). Las empresas de turismo autorizadas por el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SINAC) son: Aventuras Marítimas Okeanos, Undersea Hunter Group y Golfo Express.

El trabajo relativo a la gestión es desarrollado por los guardaparques (SINAC), responsables de velar por la regulación y cumplimiento de las actividades de manejo y conservación dentro del área protegida. Apoyados por ONG's y fundaciones como (MARVIVA) y Fundación Amigos de la Isla del Coco (FAICO) (Moreno-Díaz, 2012). A partir del desarrollo de actividades relacionadas al ecosistema, se identificaron a tours operadores, capitanes de embarcaciones, investigadores (academia), voluntarios (apoyan en educación ambiental, investigación y actividades operativas) y guardaparques (encargados de la investigación y monitoreo del estado de los recursos) como posibles actores usuarios de los servicios ecosistémicos de los mantos de rodolitos del (PNIC) corresponden (Figura 25). Dentro de las instituciones académicas la mayor presencia corresponde a investigadores del Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR) de la Universidad de Costa Rica (UCR) y la Universidad Nacional (UNA).

Aplicación de entrevistas

Se aplicaron un total de 14 entrevistas a cinco de los tipos de actores usuarios de los servicios ecosistémicos de los mantos de rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC). Específicamente se entrevistaron siete investigadores del CIMAR y UCR y una investigadora del Instituto Smithsonian de Panamá y un capitán y dos touroperadores de las empresas turísticas aventuras Marítimas Okeanos y Undersea Hunter Group. Además, se aplicó la entrevista a dos funcionarios guardaparques del SINAC y un voluntario de apoyo a las actividades de investigación realizadas dentro del área. Dichas entrevistas permitieron la validación de 34 ecosistémicos (incluyendo servicios de regulación, soporte y culturales) asociados específicamente a mantos del PNIC. De estos 24 fueron validados por investigadores, 11 por parte de guardaparques y tour operadores, 18 por un capitán de embarcación y 8 por parte del actor voluntario (Figura 25).

Identificación y validación de servicios ecosistémicos



Figura 25: Actores entrevistados y cantidad de servicios ecosistémicos validados por cada uno de ellos.

Se identificaron un total de 34 servicios ecosistémicos asociados a mantos de rodolitos a nivel mundial, mediante la aplicación de las tres metodologías de investigación: investigación mediante fuentes de información secundarias, investigación social empírica e investigación biológica (Anexo 2). De estos, cinco corresponden a servicios de regulación, siete a servicios de aprovisionamiento y 11 tanto para servicios de soporte como para servicios culturales (Figura 26). Del total de los 34 servicios ecosistémicos identificados, 27 fueron validados para los mantos de rodolitos del PNIC, seis de estos fueron identificados únicamente para este. Haciendo referencia específicamente a los SE identificados para el PNIC, el 18.52% fueron validados por un método de investigación, el 51.85% por dos y el 29.63% por los tres métodos empleados (Tabla 8).



Figura 26: Cantidad de servicios ecosistémicos identificados para mantos de rodolitos por cada una de las cuatro categorías de clasificación.

Tabla 8: Porcentajes de servicios ecosistémicos identificados para el PNIC por cada método de investigación. Los colores representan cada tipo de SE: regulación (azul), soporte (gris) culturales (rojo).

Un método: 18.52 %	Dos métodos: 51.85%	Tres métodos: 29.63%
Regulación de la calidad del aire	Regulación del clima o mitigación del cambio climático	Formación de otros hábitats: arrecifes y playas
	Regulación y saneamiento del agua	Formación de suelo marino-costero
	Prevención o moderación de disturbios	Hábitat y refugio
	Control de la erosión y estabilización de sedimentos	Mantenimiento de ciclos de vida
Mantenimiento de la complejidad estructural	Reciclaje de nutrientes	Conexión de hábitats
	Sustento de mayor diversidad y abundancia de organismos	Soporte a la diversidad biológica

Recreación y ecoturismo	Regiones de estabilidad ante cambios ambientales Generación de alta diversidad funcional por complejidad estructural	Asociación de especies carismáticas
Patrimonio cultural e identidad	Disfrute estético y de paisaje	Información para el desarrollo cognitivo
Información para cultura arte y diseño	Indicador paleoambiental o paleoecológico Indicador paleoclimático Indicadores de cambios físico-químicos en el agua Información para el desarrollo cognitivo	Información para el desarrollo cognitivo
	Fuente para estudios de datación	

Servicios de regulación

Los servicios de regulación incluyen aquellos beneficios que las personas obtienen de los mantos de rodolitos a partir de funciones ecosistémicas claves, como la fotosíntesis y la producción de carbonato de calcio (CaCO_3) en los ecosistemas marino-costeros. Se identificaron cinco servicios de regulación atribuidos a mantos de rodolitos: regulación del clima o mitigación del cambio climático, regulación de la calidad del aire, regulación y saneamiento del agua, prevención o moderación de disturbios, y producción y estabilización de sedimentos. En su investigación sobre la tipología de los servicios ecosistémicos marinos para su planificación y gestión, Böhnke-Henrichs et al. (2013) describe los servicios ecosistémicos identificados de la siguiente manera: la regulación del clima es la contribución de los elementos bióticos de un ecosistema marino-costero para el mantenimiento de un clima favorable a través de su impacto en el ciclo hidrológico y su contribución a las sustancias que influyen en el clima.

El servicio sobre regulación de la calidad del aire hace referencia a la purificación del aire por parte de un ecosistema marino-costero a través de la eliminación de contaminantes como polvo, materia particulada, dióxido de azufre y dióxido de carbono entre otros (Böhnke-Henrichs et al., 2013). Por su parte, la prevención o moderación de disturbios se define como la reducción

de la intensidad o del daño causado por perturbaciones ambientales, resultantes directamente de las estructuras de los ecosistemas (Böhnke-Henrichs et al., 2013). Según Costanza et al. (1997), el control de la erosión y retención de sedimentos se refiere a la prevención de la pérdida de suelo por procesos de remoción, a partir de la retención y almacenamiento de sedimentos dentro de un ecosistema. Basado en la definición de (Böhnke-Henrichs et al., 2013) y (Barragán & Chica, 2013) la regulación y saneamiento del agua se define como la eliminación por parte de los ecosistemas marino-costeros, de contaminantes añadidos por acciones humanas, a través de procesos bioquímicos, almacenamiento, asimilación o entierro.

Cuatro de los cinco servicios ecosistémicos de regulación identificados fueron validados mediante la investigación social empírica (entrevistas) e investigación de fuentes de información secundaria y uno por investigación social (Tabla 9). Para el caso específico de los servicios ecosistémicos de regulación asociados a mantos de rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC), tres de las 14 personas entrevistadas validaron el servicio de producción y estabilización de sedimentos, al igual que la regulación y saneamiento del agua. Uno de los entrevistados mencionó: “los rodolitos al cubrir toda la parte de arena la sedimentación es muy poca” La regulación de la calidad del aire y del clima fueron validados por cinco y cuatro personas entrevistadas respectivamente. Todos los actores que validaron el servicio de regulación de la calidad del aire correspondían a investigadores científicos. Lo cual puede estar relacionado con su conocimiento sobre los procesos de absorción de gases contaminantes por parte de los rodolitos durante el proceso de fotosíntesis y su influencia en la purificación del aire. Sobre esto mencionaron: “son muy importantes para el ambiente, porque absorben carbono”. Como parte de la validación del SE de prevención y moderación de disturbios comentaron: “los rodolitos ayudan a amortiguar las corrientes fuertes”

Tabla 9: Servicios ecosistémicos de regulación identificados para el ecosistema de mantos de rodolitos y sus respectivos métodos de validación.

Tipo de servicio	Servicios ecosistémicos	Métodos de validación
Regulación	1 Regulación del clima o mitigación del cambio climático	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas

2	Regulación de la calidad del aire	<ul style="list-style-type: none"> • Entrevistas
3	Regulación y saneamiento del agua	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas
4	Prevención o moderación de disturbios	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas
5	Control de la erosión y estabilización de sedimentos	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas

Servicios de soporte

Los servicios de soporte asociados a mantos de rodolitos serán definidos como aquellos beneficios que se derivan de procesos ecológicos claves que se desarrollan dentro del ecosistema y que garantizan el mantenimiento y flujo de los demás tipos de servicios ecosistémicos. Se identificaron un total de 11 servicios ecosistémicos de soporte asociados a mantos de rodolitos. Seis de estos fueron validados mediante los tres métodos de investigación (Tabla 10). Cuatro durante las entrevistas a actores y revisión de fuentes de información secundaria y uno mediante entrevistas. Los 10 servicios de soporte identificados para los mantos de rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC), obtuvieron gran validación por parte de los cinco tipos de actores entrevistados. Los servicios de soporte relacionados con el sostenimiento de la diversidad están entre los más reconocidos para mantos de rodolitos. Para este estudio se identificaron cuatro: servicio de hábitat y refugio, servicio por mantenimiento de ciclos de vida, servicio de soporte a la biodiversidad y asociación de mayor abundancia y diversidad de especies (Tabla 10). El servicio de hábitat fue validado por las 14 personas entrevistadas, la mayor abundancia y diversidad de organismos por 13, el mantenimiento de ciclos de vida por nueve y el soporte a la diversidad por diez. Como parte de los comentarios que validaron estos SE durante las entrevistas se mencionan: “hay algunos peces que uno no los encuentra ni el arrecife rocoso ni en el coralino, solo en los rodolitos”, “una de las cosas interesantes es que hay muchos juveniles de especies que después encontramos en otras partes de las zonas rocosas y arrecifes de la Isla del Coco”, “he visto tiburones cazando”. Otros

servicios como el reciclaje de nutrientes, la formación y conexión de hábitat y la formación de suelo, fueron validados en seis o menos entrevistas, lo que podría deberse a que son servicios difícilmente percibidos ya que no se hace uso directo de ellos, o su percepción puede verse limitada por el conocimiento sobre el ecosistema.

El servicio de hábitat y refugio se definirá como el papel de los rodolitos en la construcción de hábitat "bioingenieros de ecosistemas". Ya que a partir de su complejidad estructural generan hábitats y refugios ecológicos "relativamente estables" en grandes extensiones para gran diversidad de (Amado-Filho et al., 2007; Moura et al., 2021; Otero-Ferrer et al., 2019; Peña et al., 2014; Simon et al., 2016; Stelzer et al., 2021). Esto incluye el hábitat y refugio para especies residentes y transitorias (Costanza et al., 1997). En cambio, el servicio de mantenimiento de ciclos de vida hace referencia específicamente a la contribución del ecosistema a las poblaciones de especies migratorias (de otros hábitats). A través de la provisión espacios esenciales de reproducción, asentamiento de larvas y guardería para la maduración de organismos juveniles (Böhnke-Henrichs et al., 2013). El servicio de soporte de la biodiversidad por su parte, lo definiremos como la contribución del ecosistema al mantenimiento de la diversidad biológica a través de la generación de espacios para el desarrollo de actividades que aportan a su supervivencia. Y sea como sitios de paso, descanso, caza, alimentación o limpieza. Incluyendo el soporte a especies de otros hábitats o de profundidad. Parte de los comentarios obtenidos durante las entrevistas y que permitieron la identificación de este SE para los mantos del PNIC son: "en los *Porites* viven peces que van a alimentarse a los rodolitos", "son fuentes de alimento para especies de más profundidad, que pueden alimentarse de especies asociadas a rodolitos" (ver Anexo 3). Además, se les atribuye el servicio de sostenimiento de mayor abundancia y diversidad en relación con otros hábitats adyacentes menos complejos (Neves & Costa, 2022; Steller et al., 2003; Teichert, 2014). Dentro de los servicios de soporte, los rodolitos también son reconocidos como importantes formadores (Amado-Filho et al., 2012; Bosence, 1983; Ledesma-Vázquez et al., 2009; Riosmena-Rodríguez et al., 2017; Sissini, 2021) y conectores de otros hábitats (Carneiro et al., 2022; Costa et al., 2022; Moura et al., 2021), principalmente de arrecifes coralinos y playas.

Además de los servicios de soporte relacionados directamente a la biodiversidad, también se reconoce el papel de los mantos de rodolitos en los procesos geológicos y sedimentarios, dentro de estos servicios se mencionan: el reciclaje de nutrientes y la formación de suelo marino-costero. Basado en la definición de (Costanza et al., 1997), el reciclaje de nutrientes se refiere al ciclo interno, procesamiento y adquisición de nutrientes que se da dentro

del ecosistema (mantos de rodolitos). Mientras que la formación de suelo es el proceso de meteorización, acumulación y almacenamiento de materia orgánica que se da dentro y por parte del ecosistema, respecto a esto una de las personas entrevistadas mencionó “se va formando arena y cascajo que eso da heterogeneidad al sustrato sedimentario”. A los mantos de rodolitos también se les reconoce como regiones de estabilidad ante cambios ambientales (Fredericq et al., 2019; Voerman et al., 2022). El mantenimiento de la complejidad estructural corresponde a un servicio de soporte validado específicamente para el sitio de estudio (PNIC), durante la investigación social (Tabla 10). Las personas entrevistadas atribuyeron gran importancia a la amplia distribución del ecosistema de rodolitos dentro del área, y a su capacidad de mantener espacios estructuralmente complejos aun al final de su ciclo de vida. Un ejemplo de los comentarios que validaron este SE fue “aun después de morir siguen proporcionando una estructura tridimensional para el ambiente”.

Tabla 10: Servicios ecosistémicos de soporte identificados para mantos de rodolitos y sus respectivos métodos de validación.

Tipo de servicio	Servicios ecosistémicos	Métodos de validación
Soporte	1 Formación de otros hábitats: arrecifes coralinos y playas	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas • Investigación biológica
	2 Reciclaje de nutrientes	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas
	3 Formación de suelo marino-costero	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas • Investigación biológica
	4 Conexión de hábitats	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas • Investigación biológica
	5 Soporte a la diversidad	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información

	biológica	secundarias <ul style="list-style-type: none"> • Entrevistas • Investigación biológica
6	Mantenimiento de ciclos de vida	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas • Investigación biológica
7	Hábitat y refugio	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas • Investigación biológica
8	Sustento de mayor diversidad y abundancia de organismos	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas
9	Regiones de estabilidad ante cambios ambientales	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas
10	Generación de alta diversidad funcional por complejidad estructural	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Investigación biológica
11	Mantenimiento de la complejidad estructural	<ul style="list-style-type: none"> • Entrevistas

Servicios culturales

Los servicios culturales asociados a mantos de rodolitos, son aquellos beneficios no materiales que las personas reciben de este ecosistema, a partir de sus características o elementos particulares, contribuyendo a su bienestar. Se identificaron 11 servicios ecosistémicos culturales atribuidos a mantos de rodolitos a nivel mundial (Tabla 11). De estos, dos fueron validados mediante las tres metodologías de identificación aplicadas (fuentes de información secundarias, Investigación social empírica, e Investigación biológica). Cinco mediante fuentes de información secundarias e investigación social empírica y tres únicamente mediante esta última. Uno de los servicios ecosistémicos fue validado solamente con fuentes de

información secundarias (Tabla 11). De los 11 servicios ecosistémicos culturales identificados para el PNIC, cinco obtuvieron una particular validación por parte de las 14 personas entrevistadas, siendo mencionados por todas o la mayoría de ellas. Esos servicios corresponden a los siguientes: asociación de especies carismáticas (validado en las 14 entrevistas), recreación y ecoturismo (validado en 12 entrevistas), y la importancia como indicadores de cambios físico-químicos (validado en nueve entrevistas). La importancia del ecosistema de rodolitos como fuente de información para el desarrollo cognitivo y el disfrute estético fueron validados por 13 de los 14 actores entrevistados.

Según Böhnke-Henrichs et al., (2013) el servicio de información para el desarrollo cognitivo es la contribución que un ecosistema marino-costero o sus elementos, hacen a la educación y la investigación. Por su parte, el beneficio de información estética se define como la contribución que un ecosistema marino-costero hace a la existencia de una superficie o paisaje, el cual genera una respuesta emocional notable en las personas que los observan (Böhnke-Henrichs et al., 2013). Mientras que el servicio de recreación y ecoturismo, se refiere a la provisión de oportunidades para la recreación y ocio que dependen de un estado particular del ecosistema marino-costero (Böhnke-Henrichs et al., 2013). En relación a este SE ecosistémico brindado por los mantos de rodolitos del PNIC, una de las personas entrevistadas mencionó “los dive máster suelen llevar a los turistas a los mantos para ver animales pequeños que se entierran ahí”. Para este estudio definiremos el servicio de indicador de cambios físico-químicos en el agua, como la importancia potencial de los mantos de rodolitos debido a su composición química, como primeros indicadores de cambios en el medio marino (Cornwall et al., 2017; Martin & Gattuso, 2009; Martin & Hall-Spencer, 2017; Ragazzola et al., 2016). Principalmente en procesos de acidificación, calcificación y el impacto del calentamiento global sobre ellos.

En cuanto al servicio cultural relacionado con la asociación de especies carismáticas, se define como el estado de satisfacción generado en las personas, por el descubrimiento, avistamiento o mera existencia de especies particulares dentro de un ecosistema. Por ser llamativas, raras, nuevas, endémicas o estar categorizadas bajo amenaza. Algunos de los servicios ecosistémicos como la información para cultura, arte y diseño, y patrimonio cultural e identidad fueron validados por menos actores (dos) en comparación a los demás servicios culturales validados, pero merecen igual importancia. La información para cultura, arte y diseño es la contribución que un ecosistema hace a la existencia de características ambientales que inspiran esos elementos (Böhnke-Henrichs et al., 2013), como la pintura y la fotografía entre otros.

El servicio de patrimonio e identidad integra la apreciación de comunidades o individuos por los entornos y ecosistemas marino-costeros (Böhnke-Henrichs et al., 2013) y el sentido de pertenencia respecto a ellos, como lo mencionaron durante las entrevistas. Como validación de este SE ecosistémicos uno de los entrevistados mencionó “poder rescatar no solamente digamos como el interés que tiene desde el punto de vista natural, sino también como patrimonio” (Anexo 3).

Tabla 11: Servicios ecosistémicos culturales identificados para mantos de rodolitos y sus respectivos métodos de validación.

Tipo de servicio	Servicios ecosistémicos	Métodos de validación
Cultural	1 Indicadores para la ampliación de áreas marinas protegidas	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias
	2 Asociación de especies carismáticas	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas • Investigación biológica
	3 Recreación y ecoturismo	<ul style="list-style-type: none"> • Entrevistas
	4 Información para el desarrollo cognitivo	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas • Investigación biológica
	5 Disfrute estético y de paisaje	<ul style="list-style-type: none"> • Investigación Entrevistas • Investigación biológica
	6 Indicador paleoambiental	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información

	o paleoecológico	secundarias
		<ul style="list-style-type: none"> • Investigación social empírica
7	Indicador paleoclimático	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Investigación social empírica
8	Indicadores de cambios físico-químicos en el agua	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Investigación social empírica
9	Fuente para estudios de datación	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas
10	Patrimonio cultural e identidad	<ul style="list-style-type: none"> • Entrevistas
11	Información para cultura arte y diseño	<ul style="list-style-type: none"> • Entrevistas

Servicios de aprovisionamiento

Para este estudio definiremos los servicios de aprovisionamiento como aquellos beneficios directos que las personas obtienen de los mantos de rodolitos, ya sea por obtención de recursos sustentados por el ecosistema, o por la extracción de los rodolitos para ser utilizados como materia prima en procesos industriales. Se identificaron siete servicios ecosistémicos de aprovisionamiento asociados a rodolitos a nivel mundial (Tabla 12). No obstante, ninguno de estos servicios fue validado por los actores entrevistados, para los mantos de rodolitos del PNIC. La estructura a base de CaCO_3 de los rodolitos ha sido utilizada como fuente de materia prima en diversas industrias, incluyendo la industria médica y farmacéutica. Donde son utilizados para la producción de medicamentos, como suplementos de calcio y resina para la regeneración ósea y aplicaciones dentales (Felício-Fernandes & Laranjeira, 2000; Kao & Scott, 2007; Nelson, 2009; Oliveira et al., 2007).

Dentro de la industria cosmética, los rodolitos han sido fuente para elaboración de varios productos, como pasta de dientes y sales de baño (Augris & Berthou, 1990). En la Industria pecuaria han sido utilizados como suplemento alimenticio para animales (Costa et al., 2022). Riosmena-Rodríguez (2001) menciona que los mantos de rodolitos se han estudiado tradicionalmente en Europa, donde se explotan comercialmente como fuente de fertilizante para terrenos agrícolas con alta acidificación (industria agrícola). Además, los rodolitos pueden tener uso como biofiltro desnitrificador, eliminador de toxinas y como tratamiento reductor de la acidez del agua para uso común y usos industriales para síntesis de filtros de depuradoras (Birkett et al., 1998; Blunden et al., 1975; Costa et al., 2022; Foster, 2001; Grall & Hall-Spencer, 2003). Adicionalmente los mantos han sido reconocidos por su contribución a la producción pesquera, ya que a través de la producción de metabolitos secundarios inducen el asentamiento y desarrollo del ciclo de vida de especies de interés (Pereira & Da Gama-Bahia, 2021) contribuyendo como zonas de alta actividad pesquera (Birkett et al., 1998).

Tabla 12: Servicios ecosistémicos de aprovisionamiento identificados para mantos de rodolitos y sus respectivos métodos de validación.

Tipo de servicio	Servicios ecosistémicos	Métodos de validación
Aprovisionamiento	1 Inducción del asentamiento y desarrollo especies de interés comercial	Fuentes de información secundarias
	2 Contribución a la producción pesquera/pesca sostenible	
	3 Materia prima en la industria cosmética	
	4 Materia prima en la industria agrícola	
	5 Materia prima en la Industria pecuaria	

	6 Biofiltro desnitrificador	
--	-----------------------------	--

DISCUSIÓN

En esta sección se discuten cada uno de los 34 servicios ecosistémicos identificados para el ecosistema de mantos de rodolitos. Su validación dentro de cada una de las tres metodologías de investigación empleadas: investigación mediante fuentes de información secundarias, investigación social empírica (entrevistas a actores usuarios de los SE) e investigación biológica (caracterización biológica-ecológica de los mantos de rodolitos del PNIC). Los ecosistemas marino-costeros son reconocidos por proveer importantes servicios ecosistémicos (regulación, soporte, aprovisionamiento y culturales), no obstante, este reconocimiento se ha dado principalmente para arrecifes coralinos, manglares o pastos marinos, hacia donde se han enfocado la mayoría de las investigaciones en relación con esta temática (e.g., Avendaño et al., 2019; Bonilla et al., 2014; Carvajal-Oses et al., 2020; Hernández-Félix et al., 2017; Samper-Villarreal, 2019; Villamizar, 2021).

Estas investigaciones reconocen SE claves sobre estos hábitats, entre los que destacan: el secuestro de carbono, la conservación de la biodiversidad y sustento de pesquerías a través del mantenimiento de ciclos de vida de especies, tanto de importancia ecológica como comercial y la protección costera entre otros. Lo cual los convierte en focos importantes para la investigación y conservación de sus recursos, que son sustento de las poblaciones costeras. Aunque aún no son igualmente reconocidos, los mantos de rodolitos representan ecosistemas claves para la provisión de estos importantes servicios ecosistémicos que derivan en múltiples beneficios para la sociedad. En investigaciones actuales el reconocimiento de los mantos de rodolitos como un ecosistema igualmente importante para el suministro de diversos servicios ecosistémicos se hace cada vez más evidente, mencionándose frecuentemente su gran relevancia en diferentes procesos ecológicos claves y los servicios ecosistémicos derivados de estos (Tuya et al., 2023).

Los servicios de soporte constituyen la base que sustenta el flujo de los demás tipos de servicios ecosistémicos (aprovisionamiento, regulación y culturales). Para el caso específico de los mantos de rodolitos, la mayoría de los servicios ecosistémicos de soporte se derivan de sus funciones ecosistémicas de sustrato. A partir de la generación de estructuras tridimensionales complejas a base de CaCO_3 , de cuyas características se derivan los servicios ecosistémicos de soporte asociados al hábitat. El papel de los rodolitos como constructores de hábitats y refugios

esenciales para gran diversidad de organismos, incluyendo especies raras, endémicas o amenazadas, además del mantenimiento de sus ciclos de vida y soporte en general, representan algunos de los servicios de soporte más valorados asociados al ecosistema. Siendo mencionados y validados en la mayoría de las investigaciones pasadas y recientes (Amado-Filho et al., 2007; Ávila & Riosmena-Rodríguez, 2011; Foster, 2001; Foster et al., 2007; Littler & Littler, 2008; Moura et al., 2021; Simon et al., 2016; Sissini, 2021; Solano-Barquero et al., 2022; Veras et al., 2020).

Para el caso específico del servicio de hábitat y refugio (servicio de soporte), derivado de la función ecosistémica de producción de sustrato por parte de los rodolitos; Tuya et al. (2023) mencionan que se han encontrado una gran diversidad de infauna y epifauna (crustáceos, moluscos, equinodermo, poliquetos y nematodos, entre otros) asociada a mantos de rodolitos. Siendo ratificado en la mayoría de los estudios a nivel mundial (Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez, 2004; Sánchez-Latorre et al., 2020; Steller et al., 2003; Stelzer et al., 2021; Veras et al., 2020; Voerman et al., 2022). Esto se da a partir de la estructura del rodolito, que proporciona un sustrato tridimensional duro que sirve como micro-hábitat para la asociación de una amplia diversidad de organismos, incluyendo invertebrados, algas y peces. Costa et al. (2022), menciona que las corales estrella tropicales son un ejemplo de organismos que aprovechan el refugio y la superficie de unión que proporciona los rodolitos convirtiéndolos en su hogar. En Costa Rica se ha encontrado gran diversidad de invertebrados asociados a mantos de rodolitos del PNIC, incluyendo nuevas especies y nuevos registros (Acuña et al., 2020; Breedy et al., 2021; Solano-Barquero, 2011; Solano-Barquero et al., 2022). La importancia de los mantos de rodolitos como generadores de hábitat y refugio para varias especies también obtuvo gran reconocimiento en este estudio, siendo validado durante la investigación social empírica y la investigación biológica. Trece de las personas 14 personas entrevistadas mencionaron que los mantos de rodolitos del PNIC son hábitats y refugios importantes para los organismos pequeños, principalmente peces, que se resguardan de las corrientes o depredadores entre las grietas de los rodolitos (Figura 27: Anexo 3). Además, mencionaron que algunos de los organismos son específicos de rodolitos, ya que no se encuentra ni el arrecife rocoso, ni en el coralino.

El mantenimiento de ciclos de vida y el soporte a la biodiversidad (servicios de soporte), están biológica y ecológicamente relacionados al servicio de hábitat y refugio, aunque en esencia derivan en diferentes beneficios. Mientras que el servicio de hábitat y refugio hace referencia a la generación por parte de los rodolitos de un espacio que es utilizado por los

organismos para vivir y refugiarse; El mantenimiento de ciclos de vida describe específicamente la contribución del ecosistema a las poblaciones de especies migratorias (de otros hábitats) a través de la provisión de espacios esenciales de reproducción, asentamiento de larvas y guardería para la maduración de organismos juveniles, tal como lo menciona Böhnke-Henrichs et al. (2013). Para el presente estudio se ha definido el servicio de soporte a la biodiversidad por parte del ecosistema de rodolitos, más allá de su reconocimiento como generadores de hábitat y refugio, validando también su importancia como espacios para el desarrollo de otros procesos o actividades biológicas claves que contribuyen al mantenimiento de las poblaciones de organismos. Ya sea como sitios de paso, de descanso, caza, alimentación o limpieza, el cual fue definido con base en lo expresado por las personas entrevistadas (Anexo 3). El servicio incluye el soporte a especies de otros hábitats o de profundidad.

El servicio de mantenimiento de ciclos de vida por parte del ecosistema de rodolitos ha sido respaldado por varios autores, quienes mencionan que, por aumento en la complejidad y heterogeneidad estructural, los mantos de rodolitos son importantes zonas de crianza para el reclutamiento de estadios tempranos de organismos y su protección contra depredadores (Kamenos et al., 2004; Otero-Ferrer et al., 2019; Steller et al., 2003). En un estudio desarrollado en el Golfo de California, Riosmena-Rodríguez & Medina López (2010), encontraron resultados que respaldan el valor de los mantos de rodolitos como hábitat de reclutamiento, ya que la mayoría de los organismos identificados correspondían a individuos juveniles. Los mantos de rodolitos representan “bancos de semillas” para varios juveniles de peces de (Carvalho et al., 2020; Simon et al., 2016), y etapas microscópicas de algas e invertebrados (Fredericq et al., 2019). La complejidad estructural del ecosistema de rodolitos, también influye en la cantidad y diversidad de organismos asociados. De hecho, los mantos de rodolitos son reconocidos por el sustento de mayor diversidad y abundancia de organismos (servicio de soporte) en comparación a otros hábitats menos complejos. En sus resultados, Steller et al. (2003) y Neves & Costa (2022), mencionan que encontraron una mayor biodiversidad asociada a mantos de rodolitos en comparación a sustratos adyacentes. Neves & Costa (2022), encontraron diferencias específicas en cuanto la composición de la fauna bentónica entre rodolitos y sustratos no consolidados, donde los rodolitos presentaron mayor número de taxones y diversidad de meiofauna y macrofauna asociada. Por su parte, Otero-Ferrer et al. (2019) y Riosmena-Rodríguez et al. (2017) también mencionan que los mantos de rodolitos tienden a soportar una mayor abundancia y riqueza de organismos epifaunales en relación con los fondos adyacentes.

Tanto el servicio de soporte de la biodiversidad, como el mantenimiento de los ciclos de vida y el sustento de mayor abundancia y diversidad de organismos, por parte de los mantos fueron también validados mediante la investigación social empírica. El servicio de mantenimiento de ciclos de vida fue mencionado en nueve de las 14 entrevistas (representa el 64% de los entrevistados), mientras que el soporte a la biodiversidad (como sitios de descanso, caza, alimentación y limpieza) en diez. Dentro de la importancia en el mantenimiento de los ciclos de vida, los actores entrevistados reconocen que dentro del PNIC los mantos de rodolitos cumplen la función de desarrollo para especies juveniles, siendo importantes como criaderos (Figura 27: Anexo 3). Ya que hay muchos juveniles de especies que viven en mantos de rodolitos y posteriormente se desplazan a las zonas rocosas y arrecifes de la Isla del Coco. Y que además son utilizados por ciertos grupos para reproducirse (ver Anexo 3). Las personas entrevistadas también mencionaron que suelen verse tiburones descansando o cazando sobre los mantos y que en los corales viven peces que se alimentan en los rodolitos (servicio de soporte a la diversidad).

En cuanto a la diversidad y abundancia de organismos, siete de los entrevistados mencionaron que los rodolitos tienen mucho más abundancia y riqueza de organismos con respecto a los fondos arenosos (Anexo 3). Coincidiendo específicamente con algunos estudios (Foster et al., 2013; Steller et al., 2003; Stelzer et al., 2021) que indican que los rodolitos tienen una mayor riqueza y diversidad asociada en comparación con los fondos arenosos adyacentes. Principalmente de peces, ya que estos los utilizan para esconderse. Las diversas interacciones de organismos (competencia, pastoreo y depredación) generadas por la alta diversidad y abundancia de organismos a partir de la complejidad estructural de los rodolitos, resultan en una alta diversidad funcional asociada (De-Grave et al., 2000; Foster et al., 2007), constituyendo otro servicio ecosistémico atribuido a mantos de rodolitos.

Las investigaciones de campo y laboratorio también reforzaron la importancia de los mantos de rodolitos en la provisión de hábitat y refugio para gran diversidad de invertebrados (poliquetos, crustáceos, equinodermos, moluscos, etc.) encontrándose un total de 114 morfoespecies. Entre los que se pudieron observar moluscos en estadios juveniles, y hembras de crustáceos y picnogónidos ovados, lo que también respalda su papel en el mantenimiento de ciclos de vida. Durante los censos visuales de peces se observaron gran cantidad de peces pequeños escondiéndose entre los talos de los rodolitos. Las 28 especies de peces identificadas correspondieron a seis grupos tróficos, lo que puede ser un indicador de la alta diversidad funcional asociada. Durante la investigación de campo, también se observaron comportamientos

de descanso de tiburones sobre rodolitos (Figura 29), lo cual coincide con lo mencionado por los entrevistados, validando el servicio de soporte a la diversidad.



Figura 27: Ejemplos de algunos de los servicios ecosistémicos de soporte validados para el Parque Nacional Isla del Coco durante las entrevistas. Las frases entre comillas corresponden a la importancia atribuida a cada servicio por parte de las personas entrevista. Las imágenes representan la validación observada en campo o laboratorio.



Figura 28: Organismos carismáticos mencionados durante las entrevistas incluyendo: nuevos, raros, endémicos, amenazados y llamativos. El tamaño de las palabras representa la frecuencia de mención entre uno y diez.



Figura 29: Organismos carismáticos observados durante los muestreos en campo: A) *Serranus tico*, B) *Triaenodon obesus*, C) *Aulostomus chinensis*. (Foto A Beatriz Naranjo).

La provisión por parte de los mantos de rodolitos de hábitats o refugios claves que albergan gran diversidad de organismos, incluyendo especies nuevas, raras, endémicas o amenazadas, donde además ocurren interacciones biológicas entre estas, también los convierte en sitios de atracción para el desarrollo turístico, el disfrute y la investigación. La asociación con especies carismáticas fue uno de los servicios culturales más validados para los mantos de rodolitos de este estudio, siendo mencionado por 13 de las 14 personas entrevistadas (98%). La mayoría de las menciones se la llevaron especies endémicas y raras como el pez *Serranus tico*, el pez murciélago de labios rojos, el pez sapo y especies llamativas como los peces de arrecifes o los camarones mantis (Figura 28). Además de varias especies de tiburones, entre ellas: tiburón martillo, tiburón punta blanca, tiburón punta plateada y tiburón tigre (Figura 28). Cuyo avistamiento o mera existencia genera satisfacción o interés en los visitantes de la isla. Las personas entrevistadas les atribuyeron gran importancia a estos servicios ecosistémicos, mencionando que algunos de los buceos turísticos se realizan específicamente sobre mantos de rodolitos de Isla Pájara (uno de los sitios de estudio). Donde suelen llevar a los turistas para ver al *Serranus tico* (Anexo 3) que siempre se encuentra en los rodolitos, u otros animales pequeños que se entierran ahí. También comentaron que otros buceos se enfocan mucho en buscar el pez murciélago de labios rojo.

La asociación de estas especies carismáticas con los mantos de rodolitos, resulta de gran importancia para la sociedad, especialmente para las empresas turísticas que operan dentro del PNIC. Ya que su presencia genera oportunidades para el desarrollo de actividades de recreación y ecoturismo, otro servicio cultural que fue ampliamente validado por los actores beneficiarios entrevistados. Principalmente los tours operadores, quienes les atribuyeron gran importancia a los peces sapo o camarones mantis (Figura 28). Durante la investigación biológica, específicamente durante los censos visuales de peces se logró constatar la presencia en mantos de rodolitos de grandes cantidades del ya mencionado *Serranus tico*, principalmente para el manto de rodolito de Isla Pájara, lo cual coincide con lo mencionado por los entrevistados como sitio importante para su avistamiento.

El conjunto de características particulares del ecosistema de rodolitos, incluyendo sus especies asociadas, parecen ser los elementos que generan una serie de emociones positivas en las personas que interactúan con ellos. El servicio de disfrute estético y de paisaje (servicio cultural) también fue atribuido a los mantos de rodolitos del PNIC (Anexo 3). Todas las personas entrevistadas expresaron haber experimentado al menos una emoción o pensamiento positivo durante sus interacciones con mantos de rodolitos en la isla. La mayoría de las personas entrevistadas consideran que los mantos de rodolitos son sitios realmente asombrosos,

interesantes y que llenan de emoción por su magnitud de colores, gran extensión y diversidad de vida asociada. Uno de los actores mencionó que era como ver una “colcha rosa gigante” (ver Anexo 3). Estas características particulares de los mantos también los convierte en espacios únicos para realizar actividades que contribuyen al desarrollo cognitivo (servicio cultural). Incluyendo las investigaciones a partir de los componentes físicos y biológicos del ecosistema y el desarrollo de actividades de educación ambiental. A pesar de que las investigaciones realizadas en mantos de rodolitos del PNIC han sido casi nulas en comparación a otros hábitats, hay ciertos estudios que se han realizado específicamente sobre su fauna asociada (ver Acuña et al., 2020; Breedy et al., 2021; Solano-Barquero, 2011; Solano-Barquero et al., 2022).

De las 14 personas entrevistadas, 12 expresaron haber realizado alguna actividad relacionada con el desarrollo cognitivo. Algunos comentaron que han desarrollado muestreos en varios ecosistemas incluyendo mantos de rodolitos “también han hecho recolecta de rodolitos para investigar y apreciar la composición de su fauna” (Figura 27: Anexo 3). Los servicios culturales de información para cultura, arte y diseño, y sentido de identidad, también fueron validados durante las entrevistas. Dos de los tours operadores comentaron que a los turistas les gusta tomar fotografías sobre los mantos ya que los contrastes de colores se ven visualmente muy agradables y que, además, son buenos sitios para obtener fotografías con macro (Anexo 3). Respecto al servicio de identidad cultural, uno de los entrevistados mencionó “la importancia y representatividad del ecosistema de rodolitos dentro de la isla da como un sentido de identidad” y “pues creo que deberían ser considerados un patrimonio natural definitivamente” (Anexo 3). Todos estos servicios ecosistémicos derivados de funciones ecosistémicas de información demuestran la importancia del ecosistema de mantos de rodolitos al contribuir en el bienestar humano a través de la generación de experiencias, de conocimiento y relaciones espirituales con la naturaleza.



Figura 30: Ejemplos de algunos de los servicios ecosistémicos culturales validados para el Parque Nacional Isla del Coco durante las entrevistas. Las frases entre comillas corresponden a la importancia atribuida a cada servicio por parte de las personas entrevistadas. Las imágenes representan la validación observada en campo o laboratorio.

La importancia de la complejidad estructural de los rodolitos a base de CaCO_3 no solo ha sido atribuida a su papel en la generación de hábitats y refugios para gran diversidad de especies, si no por constituir *per se* la base para la formación de otros hábitats (servicio de soporte), particularmente arrecifes coralinos y playas. El papel de los rodolitos en la formación y estabilización de estos hábitats ha sido abordado por varios autores (Amado-Filho et al., 2012; Foster, 2001; Ledesma-Vázquez et al., 2009; Nelson, 2009; Reyes-Bonilla et al., 1997; Riosmena-Rodríguez et al., 2017; Sissini, 2021; Steller et al., 2003). Y aunque aún no ha sido ratificado, existen varios reportes que respaldan el posible papel de los mantos de rodolitos hacia la sucesión de arrecifes coralinos. La cual se daría a partir del asentamiento de larvas de diversas especies de corales *hermatípicos* formadores de arrecifes sobre la estructura carbonatada de los rodolitos.

Según Riosmena-Rodríguez et al. (2017) y Ritson-Williams et al. (2009), los rodolitos brindan un hábitat estable para la unión de los corales, ya que sus reclutas se benefician de su superficie coralina. Por su parte Tiemey & Johnson (2012) mencionan que los mantos de rodolitos pueden desempeñar un papel estabilizador físico que permite el asentamiento de corales y el establecimiento de arrecifes de coral en escalas de tiempo geológicas. En cuanto a la formación de playas, según (Harvey et al., 2018; Rebelo et al., 2022) los rodolitos que llegan a la costa pueden constituir una gran proporción de los depósitos de estas. Canarias es un buen ejemplo, donde varias playas, llamadas “playas de palomitas” pueden estar formadas por más de 5000 rodolitos por metro cuadrado (Rebelo et al., 2022).

Además de la formación de otros hábitats los mantos de rodolitos juegan un papel importante en la conexión ecológica y genética (servicio de soporte) con otros ecosistemas marino-costeros, como arrecifes de coral, pastos marinos y manglares (Carneiro et al., 2022; Moura et al., 2021; Pinho-Costa et al., 2020). Ya que proveen espacios amplios para el movimiento de organismos entre estos. Tal como lo menciona Amado-Filho et al. (2012) “los mantos de rodolitos proporcionan corredores de migración para varias especies cuando cubren grandes áreas entre arrecifes”. Los servicios de formación y conexión de hábitats por parte de los mantos de rodolitos, también fueron validados mediante la investigación social e investigación biológica. Durante las entrevistas, dos de los actores mencionaron que los fragmentos de rodolitos son una buena fuente para los procesos de sedimentación y formación de playas, y que en algunos sitios del PNIC se ven colonias tempranas de corales como inicio de un arrecife sobre los mantos de rodolitos (Figura 27: Anexo 3). En cuanto a la conexión de

hábitats, 13 de los 14 entrevistados atribuyeron alguna relación de los mantos en la conexión de hábitats. Entre otras cosas, mencionaron que los mantos mantienen espacios de conexión entre conglomerados de arrecifes, sobre todo para peces y crustáceos, que son importantes en términos de conectividad con la zona mesofótica (Anexo 3). Estas menciones por parte de los entrevistados también fueron validadas mediante la investigación de campo y laboratorio. Durante la recolección de muestras se observaron rodolitos parcial o totalmente cubiertos por corales hermatípicos (Figura 31C). También se observaron pequeños parches de arrecifes creciendo entre los mantos de rodolitos (Figura 31 Panel A y B), tal como lo mencionaron los entrevistados. En el laboratorio se contabilizaron un total de 2,284 reclutas pertenecientes a tres especies de corales formadores de arrecifes (*Psammocora stellata*, *Pavona varians* y *Porites lobata*) creciendo sobre rodolitos.

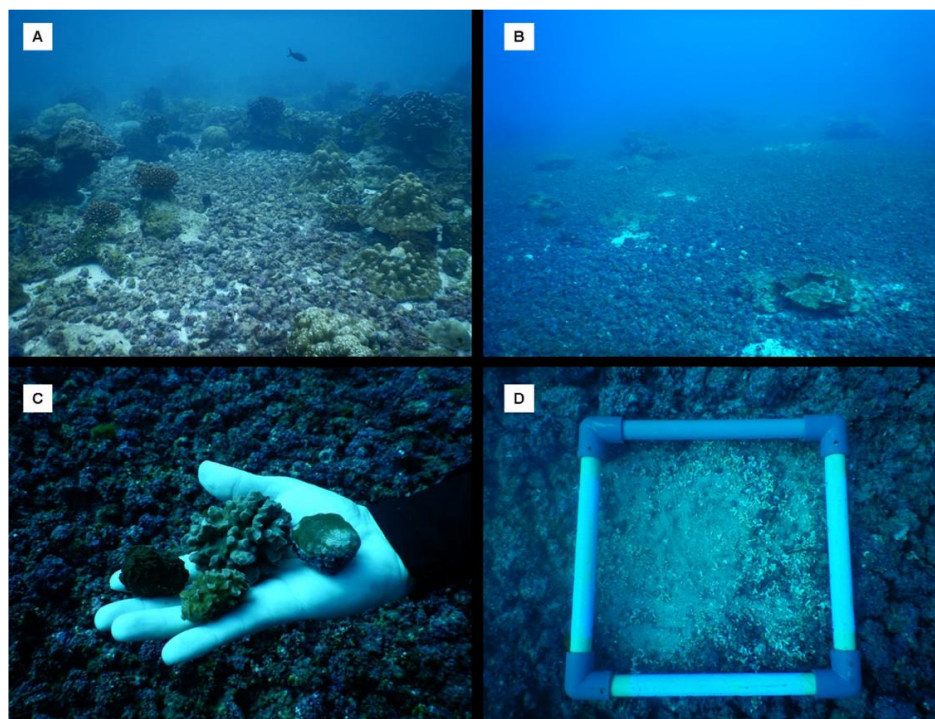


Figura 31: Observación en campo del papel de los mantos en la provisión de servicios de soporte dentro del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC). Conexión y formación de hábitat; A) Manuelita, B) Isla Pájara, C) Corales asentados sobre rodolitos, D) Formación de suelo.

Los servicios de generación y conexión de hábitats (servicios de soporte), por parte de los mantos de rodolitos, deriva directamente en la provisión de un importante servicio ecosistémico de aprovisionamiento (contribución a la producción pesquera). Y es que los mantos de rodolitos no solo son reconocidos por ser hábitats y refugio importantes para especies de importancia ecológica, sino también por albergar estadios juveniles de especies de importancia comercial que luego se movilizan a otros hábitats. Lo cual ha sido confirmado en varias investigaciones. Por ejemplo (Carneiro et al., 2022; Costa et al., 2022; Hall-Spencer et al., 2006; Moura et al., 2021; Steller et al., 2003), reconocen que los mantos de rodolitos son hábitats esenciales para la biodiversidad asociada, incluyendo una gran diversidad de especies comercialmente importantes (como peces y vieiras) y sus primeras etapas de desarrollo. Por su parte Pinho-Costa et al. (2020) y Moura et al. (2021), mencionan que los rodolitos permiten la migración de peces de arrecife hacia las zonas de desove, aumentando su abundancia al asegurar la supervivencia de los individuos juveniles. Lo cual, según Tuya et al. (2023), los vuelve sitios vitales para la producción pesquera (servicio de aprovisionamiento). Según Pereira & da Gama Bahia (2021), la inducción del asentamiento y desarrollo especies de interés comercial (servicio de aprovisionamiento), se daría a través de la función de producción de metabolitos secundarios por parte de los rodolitos.

Aunque la importancia económica de los mantos de rodolitos en términos de servicios de aprovisionamiento (desde las funciones ecosistémicas de sustrato) es referida a su servicios de hábitat y conexión para el mantenimiento de ciclos de vida de especies de interés comercial; hay varios servicios ligados desde las funciones ecosistémicas de producción (capacidad de producir biomasa susceptible de ser utilizado como recurso de consumo o producción de materias primas) asociada a la explotación directa de los rodolitos y sus especies asociadas por parte de diversas industrias (Tuya et al., 2023). La explotación comercial de miles de toneladas de maerl (incluida dentro del concepto de rodolitos) en Europa se menciona desde hace varias décadas, principalmente para varias regiones de Gran Bretaña (Blunden et al., 1975), siendo descrita por varios autores (Augris & Berthou, 1990; Blunden et al., 1975). Costa et al. (2022) mencionan que, para los humanos, los rodolitos son fuentes importantes de piedra caliza marina para varios usos. Los rodolitos han sido utilizados en la industria agrícola para reducir la acidez del suelo (Amado-Filho et al., 2007; Birkett et al., 1998; Blunden et al., 1975; Bosence, 1983; Foster, 2001; Steller et al., 2003). Principalmente en cultivo de hortalizas (Blunden et al., 1975). López-Benito (1963), analizó la composición de un género de rodolitos (*Lithothamnion*),

confirmando que, debido al alto contenido de calcio y considerable contenido de magnesio, fósforo, nitrógeno y potasio, son un excelente corrector de acidez en suelos, además de constituir un abono importante.

En la industria pecuaria los rodolitos han sido utilizados como suplemento alimenticio para animales, en particular para el ganado vacuno y porcino (Blunden, 1975; Costa et al. 2022). Mientras que en la industria cosmética los han empleado para producir pasta de dientes y sales de baño (Augris & Berthou, 1990). Dentro de la industria médica los rodolitos han sido utilizados en importantes aplicaciones, por ejemplo: se ha demostrado que el extracto de *Lithothamnion calcareum* (especie de rodolito) suprime eficazmente in vitro, la proliferación de células cancerígenas en el colon (Aslam et al., 2009). Los rodolitos también pueden ser utilizados para crear implantes óseos compatibles con los tejidos humanos (Costa et al., 2022). En un experimento Felício-Fernandes & Laranjeira (2000), sintetizaron hidroxiapatita (HAp) no estequiométrica utilizando CaCO_3 de un alga marina calcárea, asegurando que el hecho de que la HAp sintetizada sea no estequiométrica representa una ventaja, debido a que es la misma composición del hueso humano, por lo que podría ser utilizada en implantes óseos.

En general los rodolitos han sido utilizados en la industria médica-farmacéutica para la producción de medicamentos, como suplementos de calcio y resina para la regeneración ósea y aplicaciones dentales (Birkett et al., 1998; Costa et al., 2022; Felício-Fernandes & Laranjeira, 2000; Oliveira et al., 2007). Además, los rodolitos pueden tener uso como biofiltro desnitrificador, eliminador de toxinas y como tratamiento reductor de la acidez del agua para uso común; y en usos industriales en la síntesis de filtros de (Birkett et al., 1998; Costa et al., 2022; Foster, 2001; Grall & Hall-Spencer, 2003; Gray, 2000; Nelson, 2009). No se logró validar para el PNIC, ninguno de los servicios ecosistémicos de aprovisionamiento atribuidos al ecosistema a nivel mundial. Lo que se considera se debe a que el PNIC es un área protegida de no extracción o uso comercial de sus recursos, característica definitoria de los servicios de aprovisionamiento, que se da cuando las personas hacen uso directo de los recursos de los ecosistemas. Si bien no se validó ningún servicio de aprovisionamiento relacionado al uso de los rodolitos por parte de industrias, para el sitio de estudio, se considera que podrían tener un importante potencial de uso para la sociedad dentro de la industria médica, pero dándose de forma no extractiva.

Debido a las características particulares del ecosistema de mantos de rodolitos en cuanto a composición y distribución, también han sido reconocidos como posibles regiones de estabilidad ante cambios ambientales (servicio de soporte) asociados al cambio climático. Los mantos de rodolitos se visualizan como potenciales regiones de estabilidad climática, que podrían proporcionar una conservación efectiva de la biodiversidad global, y que como tales son de particular interés para la conservación (Fragkopoulou et al., 2021; Simon-Nutbrown et al., 2020). Simon-Nutbrown et al. (2020) realizaron proyecciones en la distribución de especies ante escenarios de cambios climáticos. Las proyecciones mostraron expansiones y contracciones hacia los polos de hábitats adecuados en latitudes más bajas, donde los mantos de rodolitos estructuran refugios profundos crípticos, particularmente evidentes en el escenario de calentamiento global más severo (RCP 8.5). La visualización de los mantos de rodolitos como zonas de estabilidad también fue evidenciada durante la investigación social. Dos de las personas entrevistadas mencionaron que los mantos podrían ser sitios importantes para mantener funciones en declive. Y que en el caso que se degraden los arrecifes coralinos del PNIC por el calentamiento de las aguas, los mantos podrían ser un hábitat adicional para el resguardo de especies pequeñas en busca de espacios más frescos (Anexo 3).

Las funciones de producción de carbonato de CaCO_3 por parte de los rodolitos también influyen en los procesos geológicos o sedimentarios marino-costeros (función ecosistémica de regulación). Tal como se ha resaltado, la mayoría de los servicios ecosistémicos asociados a mantos de rodolitos están relacionados a su estructura carbonatada compleja. El peso seco de los rodolitos está compuesto en gran parte por carbonato de calcio (aproximadamente 80%) y carbonato de magnesio (10-12%), además están presentes muchos oligoelementos y una pequeña cantidad de materia orgánica (Blunden, 1975). De la composición elemental de los rodolitos se derivan tres servicios ecosistémicos: la formación de suelo marino costero y el reciclaje de nutrientes (servicios de soporte) y la producción y estabilización de sedimentos (servicios de regulación). Los servicios ecosistémicos de formación de suelo marino-costero y reciclaje de nutrientes fueron validados por tres y cinco actores entrevistados respectivamente. Quienes mencionaron que los rodolitos dentro del Parque Nacional Isla del Coco, son una buena fuente para los procesos de sedimentación. Ya que al morir y fragmentarse las corrientes o marea los lleva hacia la playa y siguen formando arena y cascajo, dando heterogeneidad al sustrato sedimentario (Figura 27: Anexo 3). Proceso durante el cual además aseguraron, se va cumpliendo todo el proceso del ciclo de nutrientes, ya que, al liberar nutrientes a la columna de

agua, estos pueden ser asimilados por otros organismos. Tal como lo mencionan Costa et al. (2022), que es mediante este proceso que los rodolitos moribundos son una de las principales fuentes de carbonato de calcio en los océanos de todo el mundo. Las algas formadoras de rodolitos producen un sustrato duro heterogéneo en varios ambientes de depósito que incluyen sustrato fangoso, arenoso y de grava o mezclas entre estos (Hall-Spencer, 1998). Los entrevistados expresaron que los rodolitos producen generalmente suelos de grano blanco muy grueso, lo cual fue verificado durante el muestreo de campo donde posterior a la obtención de las muestras de rodolitos se observó un fondo de arena blanca (Figura 31D). Los mantos de rodolitos también son un hábitat para una comunidad diversificada y abundante de heterótrofos, involucrados en la producción y el reciclaje de nutrientes (Martin et al., 2007).

Los rodolitos son especies de crecimiento lento (en escala de vida humana) y larga vida útil, por lo cual constituyen excelentes registros fósiles (e.g., Costa et al., 2022; Foster, 2001) estas características particulares se presentan como importantes unidades suministradoras de información. Según Foster (2001) las bandas internas de crecimiento en rodolitos y su estructura en general, son importantes archivos de información de los cambios en la dinámica del océano a través del tiempo. En varios estudios los rodolitos han sido evidenciados como importantes indicadores paleo-ambientales o paleo-ecológicos, indicadores paleo-climáticos e indicadores de cambios en la fisicoquímica del agua (servicios culturales) (Aguilar & Cortés, 2001; Bassi et al., 2009; Bolz & Calvo, 2002, 2018, 2019; Frantz et al., 2000; Halfar et al., 2007). Sus fuentes vivientes y registro fósiles son utilizados como indicadores o medio de interpretación de las condiciones de profundidad, geografía, temperatura y energía hidráulica predominantes del pasado (Aguirre et al., 2010; Bassi et al., 2000; Basso, 1998; Cintra-Buenrostro et al., 2002). Pueden proporcionar información sobre los procesos geológicos y usarse como indicadores de las condiciones paleo-ecológicas cuando se combinan con información sobre la composición de las especies (Aguirre et al., 2010; Bassi et al., 2000; Basso, 1998; Cintra-Buenrostro et al., 2002). Y según Bolz & Calvo (2018), estos organismos también son fuente para el análisis de datación.

Cintra-Buenrostro et al. (2002) mencionan que la vida marina en el Golfo de California ha experimentado grandes cambios en el clima y el nivel del mar durante los últimos cientos de miles de años. Y para evaluar los efectos potenciales de estos cambios en la riqueza y similitud de las especies de moluscos marinos, compararon conjuntos de moluscos modernos asociados con mantos de rodolitos en el suroeste del Golfo de California con sus contrapartes fósiles del

período interglaciar de isótopos de oxígeno de hace aproximadamente 125 años. La forma y estructura interna de los rodolitos, así como su composición taxonómica pueden ser utilizados para diferenciar la paleoecología de los depósitos fósiles (Bassi et al., 2009).

Varios estudios realizados para formaciones fósiles de Costa Rica también han identificado la importancia de los rodolitos en los registros sobre condiciones paleo-ambientales o paleo-ecológicas (Aguilar & Cortés, 2001; Aguirre et al., 2010; Bolz & Calvo, 2002, 2018, 2019). Por ejemplo, Bolz & Calvo (2002), en un análisis detallado de microfacies de piedra caliza y datación micro-paleontológica de una localidad ubicada al sur del Valle Central de Costa Rica, determinaron una de las microfacies como Packstone con rodolitos, constituida por los géneros (*Archaeolithothamnium*, *Lithoporella* y *Mesophyllum*) con hasta 2,5 cm de diámetro, en cuya asociación con frecuencia se encontraron serpúlidos y en especial foraminíferos incrustantes. Fragmentos de algas, briozoos, corales e intraclastos formaron los núcleos de la mayoría de los rodolitos fósiles. Muy similar a los sustratos de asentamientos de rodolitos nucleados encontrados en el presente estudio que corresponden principalmente a guijarros, restos de corales y conchas de moluscos. En otra investigación Bolz & Calvo (2018), encontraron rodolitos de hasta 15 mm de diámetro con abundantes individuos incrustantes de *Fabiania cassis* (foraminífero). En el estudio realizado por Aguilar & Cortés (2001) sobre ambientes y estratigrafía sedimentaria de arrecifes coralinos del oligoceno-superior, mioceno-inferior de Turrialba, analizaron la estructura de las diferentes comunidades con base en la diversidad específica, determinando el papel ecológico que cumplieron los diferentes organismos encontrados.

Entre los macrofósiles más importantes por la relación masa-volumen, estuvieron los corales (40%) y las algas calcáreas (30%). A este punto, es pertinente mencionar que esta investigación forma parte de un proyecto macro que tiene el objetivo de caracterizar tanto los rodolitos vivos como fósiles de Costa Rica, asociándolos con importantes procesos ecológicos pasados y presentes para generar recomendaciones orientadas a su conservación. La importancia de los rodolitos como indicadores paleo-ecológicos o paleo-ambientales fue validada por cinco de las personas entrevistadas durante la investigación social. Mencionando que los rodolitos pueden proporcionar información de otros organismos o condiciones ambientales pasadas o de cambios oceanográficos que hubiesen afectado. Y que para los rodolitos del PNIC se podrían hacer análisis de C14, isótopos estables y hacer estudios de datación a partir de bandas de crecimiento (Anexo 3).

Las fuentes vivas y fósiles de rodolitos, también tienen el potencial de proporcionar registros importantes sobre la variabilidad climática a través del tiempo. Los yacimientos fósiles de rodolitos han sido identificados como importantes indicadores de registros paleo-climáticos y fuente para estudios de datación (Amado-Filho et al., 2012; Bassi et al., 2009; Foster, 2001; Frantz et al., 2000; Halfar et al., 2007; Riosmena-Rodríguez, 2001). Frantz et al. (2000), determinaron la tasa de crecimiento de la especie de rodolito *Lithothamnium crassiusculum* en 0,6 milímetros al año, a través del análisis de C14 usando espectrometría de masas con acelerador (AMS). Con base en esto determinaron que esta especie puede vivir más de cien años, al encontrarse con radios de más de 6 cm. Concluyendo que el análisis de C14 en yacimientos fósiles de rodolitos también podrían revelar su capacidad para registrar cambios en la circulación oceánica relacionados con cambios en condiciones climáticas pasadas. Con relación a esto, Birkket (1998) menciona que los fondos de maërl muertos en algunas partes del Reino Unido, parecen ser relictos e indicar los efectos del cambio climático pasado. La utilidad de los rodolitos como indicadores paleo-climáticos y uso potencial como material para datación también fue validado durante la investigación social, siendo mencionados por cinco y seis entrevistados respectivamente. Entre otras cosas comentaron que los rodolitos son una importante fuente de información para modelar eventos climáticos. Que en general serían una buena fuente para obtener datos sobre clima, geología marina y realizar estudios de datación (Anexo 3).

La composición elemental (calcita con alto contenido de magnesio) que constituye a los rodolitos, es la forma más soluble de los minerales comunes de CaCO_3 (Ragazzola et al., 2016). Volviéndolos muy sensibles a los cambios en las condiciones oceánicas, sobre todo a los cambios de (de Nooijer et al., 2009; Georgiou et al., 2015), en comparación a otros organismos carbonatados como los corales cuya composición tiene menor contenido de Mg. A partir de esto se considera que los rodolitos podrían ser los primeros indicadores en procesos de acidificación en los océanos, de cara a la previsión en la reducción del pH (0,3 unidades) para finales de siglo (Georgiuo et al., 2015), lo cual los coloca también en una situación vulnerable ante estos cambios. Lo rodolitos como indicadores físico-químicos permitirían anticipar los impactos potenciales de estos cambios ambientales futuros en procesos ecológicos, como la reducción del asentamiento larvario y el desove de corales, para establecer estrategias de mitigación oportunas (Andersson et al., 2008; Basso & Granier, 2012; Cornwall et al., 2017; Jokiel et al., 2008; Martin & Gattuso, 2009; Martin & Hall-Spencer, 2017; McCoy &

Kamenos, 2015; Noisette et al., 2013; Ragazzola et al., 2016). En un estudio sobre la geoquímica de la especie de rodolito *Lithothamnion glaciale* cultivada bajo una alta concentración de CO₂ (589 μ atm) prevista para el futuro (año 2050), Ragazzola et al. (2016) determinaron que bajo estos niveles no se reconocían bandas de Mg. Esta reducción de Mg en el carbonato socava la precisión de la relación Mg/Ca como indicador de temperaturas pasadas en intervalos de tiempo, con una química de carbonato significativamente diferente (Ragazzola et al., 2016). Martin & Hall-Spencer (2017) recopilaron las publicaciones sobre las respuestas de las especies formadoras de rodolitos ante el calentamiento y acidificación de los océanos, y la mayoría de los estudios muestran una respuesta evidente, aunque variable entre especies. Los resultados de Cornwall et al (2017) confirman que la respuesta de los rodolitos al aumento de pH depende de la especie. La importancia de los rodolitos como indicadores de cambios en las condiciones físico-químicas del agua fue validado por nueve de las personas entrevistadas. Al mencionar que los rodolitos serían un buen indicador de cambios en el agua, ya que responden ante la acidificación o concentraciones altas de CO₂ (Anexo 3).

Como se ha discutido, la mayoría de todos los tipos de servicios ecosistémicos esenciales atribuidos a mantos de rodolitos están relacionados directamente con su composición carbonatada estructuralmente compleja, y los servicios de regulación como la prevención y mitigación de disturbios, producción y retención de sedimentos, no son la excepción. El ecosistema de mantos de rodolitos no solo genera microhábitats y refugios (servicio de soporte) para gran diversidad de organismos, sino que también constituye fuertes barreras que previenen o mitigan disturbios (servicio de regulación). La importancia del ecosistema de rodolitos en la mitigación de disturbios ambientales también ha sido reconocido. Costa et al., (2022) mencionan que los mantos de rodolitos pueden proteger las costas contra la acción erosiva de las olas. Este servicio ecosistémico también fue validado por uno de los actores entrevistados, asegurando que los rodolitos de la isla ayudan a amortiguar las corrientes fuertes ya que forman parte de la barrera (Figura 32).

La estructura de los rodolitos también cumple un papel importante en la producción y estabilización de sedimentos (servicio de regulación) (Payri & Cabioch, 2004; Riosmena-Rodríguez, 2001). Según Nelson (2009) las macroalgas calcificadas contribuyen significativamente a la deposición de carbonatos en ambientes costeros. Además, las macroalgas coralinas no geniculadas son componentes importantes de los arrecifes de coral tropicales, ya que refuerzan la estructura esquelética de los corales, rellenan las grietas y

cementan gran parte de la arena, el coral muerto y los desechos, creando un sustrato estable y reduciendo la erosión del (Bjork et al., 1995; Bosence, 1983; Diaz-Pulido et al., 2007). Payri & Cabioch (2004) proporcionaron evidencia de la importancia de las algas calcáreas en la estabilización de sustratos (arrecifales) y construcción de arrecifes de barrera en Nueva Caledonia, con datos sobre la presencia y la forma de los rodolitos. Para el Golfo de California Riosmena-Rodríguez (2001), encontró que los mantos por su extensión o cobertura constituyen un importante sedimento natural, el cual sirve como sustrato para la fijación de moluscos y desove de peces de importancia económica (relación con servicio de aprovisionamiento). Por su parte Bassi et al. (2009), mencionan que las algas coralinas contribuyen significativamente a la producción de sedimentos en plataformas abiertas. El servicio de retención de sedimentos dentro de los mantos de rodolitos fue validado por tres personas durante la investigación social. Las personas entrevistadas mencionaron que los mantos retienen sedimentos, que juegan un papel importante en los procesos de sedimentación (Figura 32: Anexo 3).

El dióxido de carbono (CO_2) está naturalmente presente en la atmósfera, no obstante, durante los últimos dos siglos, su concentración ha aumentado considerablemente debido a la quema de combustibles fósiles, contribuyendo de manera significativa al cambio climático (Costa et al., 2022). Al clasificar taxonómicamente dentro de las algas, la función de fotosíntesis es inherente a los rodolitos, proceso durante el cual atrapan el dióxido de carbono (CO_2) disuelto en el agua integrándolo a sus estructuras como carbonato de calcio (CaCO_3), lo cual se define como entierro de carbono. El carbono almacenado en los ecosistemas marinos se conoce como carbono azul (Costa et al., 2022). Esta importante función ecosistémica de regulación por parte del ecosistema de rodolito reduce los niveles de (CO_2) contribuyendo directamente con la provisión de dos importantes servicios ecosistémicos estrechamente relacionados (la regulación de la calidad del aire y la regulación del clima o mitigación del cambio climático).

La absorción de CO_2 y otros gases contaminantes de efecto invernadero por parte los rodolitos, influye directamente en la calidad del aire a escala local o regional, contribuyendo conjuntamente a la regulación del clima o mitigación del cambio climático. Dos de los servicios de regulación más valorados actualmente por la sociedad debido a sus repercusiones en el bienestar humano. Varias investigaciones a nivel mundial respaldan la importancia del ecosistema de mantos de rodolitos en la regulación del clima o mitigación cambio climático, a través de su influencia en el ciclo global del carbono (Amado-Filho et al., 2012; Barbera et al.,

2003; Frantz et al., 2000; Van Der Heijden & Kamenos, 2015). En su estudio, Van Der Heijden & Kamenos (2015) concluyen que las algas coralinas (que incluyen los rodolitos) tienen tasas de producción similares a las de los manglares, las marismas y los pastos marinos con un almacenamiento de carbono aún no cuantificado pero significativo.

La importancia de los mantos de rodolitos en el proceso de fijación y el entierro de carbono y su efecto en la generación de importantes servicios ecosistémicos de regulación (regulación de la calidad del aire y regulación del clima) también fue validado por los actores entrevistados. Para este estudio, cuatro de las personas entrevistadas mencionaron que por fijación de carbono los mantos de rodolitos son importantes mitigadores o amortiguadores del cambio climático (Figura 32: Anexo 3). Si partimos del contexto que identifica al dióxido de carbono (CO_2) como uno de los gases más contaminantes o nocivo tanto para la atmósfera como del medio acuático, los rodolitos al absorber el dióxido de carbono (durante la fotosíntesis y mineralización) que por difusión se integra desde el aire hacia las aguas oceánicas, no sólo están desempeñando un papel importante en la regulación del clima y la regulación de la calidad del aire. Si no que, conjuntamente están influyendo en la regulación y saneamiento del agua (servicio de regulación). El servicio de saneamiento del agua también ha sido reconocido para mantos de rodolitos (Canals & Ballesteros, 1997). Las algas pueden utilizar el CO_2 disuelto que entra en la célula por difusión como fuente de carbono para la fotosíntesis. (Riosmena-Rodríguez et al., 2017). Cinco de los actores entrevistados también reconocieron la importancia de este servicio para los mantos de rodolitos del PNIC, mencionando que los mantos de rodolitos funcionan también como un filtro, que ayudan a una mejor visibilidad y al mantenimiento de aguas más limpias (Anexo 3). Tanto la regulación de la calidad del aire, la regulación y saneamiento del agua y la regulación del clima, se dan a partir de la función de los rodolitos en la absorción de gases contaminantes. Principalmente por la absorción y fijación de carbono durante el proceso de fotosíntesis y mineralización (producción de CaCO_3).



Figura 32: Ejemplos de algunos de los servicios ecosistémicos de regulación validados para el Parque Nacional Isla del Coco durante las entrevistas. Las frases entre comillas corresponden a la importancia atribuida a cada servicio por parte de las personas entrevistadas.

CONCLUSIONES

Tanto los rodolitos como sus organismos asociados representan importantes unidades suministradoras de servicios ecosistémicos, capaces de desarrollar de manera individual o conjunta, una serie de funciones ecosistémicas de sustrato, regulación y producción, los cuales a su vez derivan en múltiples servicios ecosistémicos (de soporte, aprovisionamiento, regulación y culturales).

Se identificaron un total de 34 servicios ecosistémicos asociados a mantos de rodolitos a nivel mundial. De esos, 11 corresponden a servicios de soporte, cinco a servicios de regulación, 7 a servicios de aprovisionamiento y otros 11 a servicios culturales, dichos resultados demuestran la importancia del ecosistema de mantos de rodolitos en la provisión de varios SE en tipos y cantidad.

De los 34 servicios ecosistémicos identificados, seis fueron validados únicamente para los mantos de rodolitos del sitio de estudio, ya sea mediante la investigación social empírica (entrevistas) o mediante la investigación biológica (trabajo de campo y laboratorio). No se identificaron servicios de aprovisionamiento para los mantos de rodolitos del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC).

El 79% de los servicios ecosistémicos atribuidos a los mantos de rodolitos a nivel mundial fueron validados para el Parque Nacional Isla del Coco, lo cual evidencia la importancia del ecosistema dentro del área.

No se logró validar para el sitio de estudio, ninguno de los servicios ecosistémicos de aprovisionamiento atribuidos al ecosistema de rodolitos a nivel mundial. Lo que se considera se debe a que el PNIC corresponde a un área protegida de no extracción o uso directo de sus recursos, característica definitoria de los servicios ecosistémicos de aprovisionamiento.

El 32.4 % del total de los servicios ecosistémicos fueron identificados mediante la implementación de las tres metodologías de investigación (investigación mediante fuentes de información secundarias, investigación social empírica, e investigación biológica), el 35.3 % mediante dos metodologías y el 32.3 % mediante una.

La identificación o validación de algunos servicios ecosistémicos por parte de los usuarios, pareció estar influenciada por el conocimiento de algunos aspectos químicos y biológicos del ecosistema, así como el tipo de uso.

Los servicios de soporte y culturales relacionados con experiencias directas a través de la visualización de componentes del ecosistema y sus organismos asociados, obtuvieron la mayor validación por parte de todos los tipos de actores entrevistados.

Los servicios culturales relacionados con experiencias visuales relacionadas con un estado particular del ecosistema, como la asociación de especies carismáticas, el disfrute estético y la recreación fueron validados por todos los tipos de actores.

Los servicios ecosistémicos relacionados con procesos ecológicos que se desarrollan dentro del ecosistema pero que no son fácilmente percibidos como algunos servicios de regulación y soporte (e.g., regulación de la calidad del aire, retención de sedimentos, reciclaje de nutrientes, formación de suelo), obtuvieron menor validación por parte de las personas entrevistadas.

La identificación y validación por parte de los usuarios de diversos tipos de servicios ecosistémicos en tipo y cantidad brindados por los mantos de rodolitos del PNIC, respaldan la importancia de la inclusión del hábitat en acciones de conservación y manejo dentro del área protegida.

RECOMENDACIONES DE CONSERVACIÓN Y MANEJO

Actualmente, el manejo dentro del Parque Nacional Isla del Coco (PNIC) se centra en cinco componentes denominados Elementos Focales de Manejo (EFM), que corresponden a: ecosistema bosque, arrecifes, especies pelágicas, legado histórico y formaciones geológicas (SINAC, 2016). Dichos elementos fueron seleccionados y priorizados bajo el enfoque metodológico MARISCO (Manejo Adaptativo de Riesgo y Vulnerabilidad en Sitios de Conservación), el cual como su nombre lo indica, considera el riesgo y la vulnerabilidad en el manejo de los sitios de conservación. Dentro de este enfoque se incluyeron como segunda y tercera fase: la priorización de los EFM y los beneficios recibidos de los ecosistemas (servicios ecosistémicos) (SINAC, 2016). La priorización de cada uno de los EFM se realizó bajo la justificación de la provisión de servicios ecosistémicos, ya sea como sitios importantes para el hábitat y refugio de especies (incluyendo especies endémicas) y su importancia como indicadores de cambio climático, específicamente para el caso de los arrecifes (SINAC, 2016).

A pesar de que los mantos de rodolitos son ecosistemas que proveen funciones y servicios ecosistémicos equivalentes a los arrecifes dentro del PNIC, estos no están contemplados igualmente como uno de los elementos focales de manejo (EFM), comenzando

por la falta de su reconocimiento como un ecosistema más en el área protegida, en cuyo plan de manejo ni siquiera son mencionados. En el Plan de Manejo del PNIC, se reconocen un total de 16 servicios ecosistémicos asociados a los EFM. Entre estos servicios se incluyen: la provisión de hábitats marinos para el refugio, la alimentación y la reproducción de especies, la formación de suelo y el mantenimiento de los ciclos biogeoquímicos (carbono, oxígeno, calcio), como parte de los servicios de soporte (SINAC, 2016). La regulación del clima, control de la erosión y regulación de perturbaciones naturales (dentro de los servicios de regulación). Y la producción de peces, recursos genéticos y agua (dentro de los servicios de aprovisionamiento), y el conocimiento científico, educación ambiental, identidad cultural, disfrute estético de los paisajes, y actividades recreativas (ecoturismo) dentro de los servicios culturales (SINAC, 2016).

Si consideramos el reconocimiento y validación por parte de los actores beneficiados, de la provisión por parte del ecosistema de mantos de rodolitos de 11 de los 16 servicios ecosistémicos bajo los cuales se justifican la priorización de áreas de manejo dentro del PNIC; se vuelve evidente la necesidad de la inclusión de los mantos de rodolitos en las acciones de manejo de la conservación, como un ecosistema más e igualmente importante que los arrecifes. A esto sumamos el hecho de que la visión del área protegida estipula *“El Parque Nacional Isla del Coco será un área protegida oceánica modelo de conservación de la biodiversidad que brinda servicios ecosistémicos para la humanidad”* (SINAC, 2016). Además de que uno de los objetivos específicos del Plan general de Manejo establece *“Mantener la viabilidad de los ecosistemas y especies que generan beneficios a la sociedad”* (SINAC, 2016). Lo cual viene a respaldar aún más la importancia de la inclusión de los mantos de rodolitos en acciones de conservación y manejo dentro del PNIC, como un ecosistema que beneficia a la sociedad a través de la provisión de diversos servicios ecosistémicos tanto de regulación, como de soporte y culturales. Bajo el contexto de la importancia del ecosistema de mantos de rodolitos en la provisión de SE y su vulnerabilidad por la falta inclusión en acciones de planificación, se recomiendan ciertas acciones de conservación y manejo del ecosistema. Esto, en el afán de mantener su estado ecológico integral y por ende el flujo de sus servicios ecosistémicos, en pro de nuestro bienestar y el de las futuras generaciones. Las recomendaciones de conservación y manejo han sido orientadas no solo a los mantos de rodolitos dentro del PNIC si no a nivel de país. Siendo guiadas por ciertas líneas de abordaje claves recomendadas por los actores durante las entrevistas (Figura 33) y su estado de conocimiento en general.



Figura 33: Acciones principales expresadas por los actores entrevistados durante la investigación social, como base para la conservación y manejo de los mantos de rodolitos y sus servicios ecosistémicos.

La conservación y manejo de los recursos marinos solo es posible desde el conocimiento de los ecosistemas que los proveen. Por lo que, considerando el estado actual de conocimiento sobre los mantos de rodolitos a nivel de país, es clave generar más investigación sobre el ecosistema. Principalmente sobre sus dinámicas ecológicas, de distribución e interacción con otros ecosistemas, así como sus amenazas y respuestas ante perturbaciones, base para orientar estrategias de conservación y manejo efectivas.

Es necesario definir rutas concretas de conservación sobre el ecosistema de mantos de rodolitos, considerando su vulnerabilidad y amenazas particulares.

Considerando las tasas de crecimiento lento del ecosistema de rodolitos, es necesario crear e implementar programas de monitoreo a largo plazo para determinar su estado, utilizando indicadores de salud basados en el conocimiento de su composición y dinámica ecológica. Esto debe realizarse para todos los sitios identificados con presencia de mantos de rodolitos, incluyendo áreas protegidas y no protegidas.

Los planes de monitoreo a largo plazo deben ser estandarizados, de manera que permitan el aporte de datos replicables y comparables para ser considerados como válidos y den soporte a las acciones relativas al manejo y conservación del ecosistema.

Debido a las características biológicas y de distribución particulares de los mantos de rodolitos, su monitoreo o seguimiento puede resultar una tarea compleja en términos de tiempo, recursos técnicos y económicos. Por ende, es importante vincular su seguimiento con el estado o las condiciones locales de otros ecosistemas adyacentes. Además de gestionar fondos orientados específicamente a su investigación.

A pesar de que se ha reportado la presencia de rodolitos en varias zonas del Pacífico costarricense, aún no se tiene un inventario verificado de todos los mantos presentes y su distribución real, lo cual dificulta tomar acciones orientadas a su conservación. Por lo que comenzar con procesos de mapeo geoespacial para determinar a ciencia cierta sus extensiones y distribución, es vital para priorizar estas acciones.

A través de la caracterización biológica-ecológica y espacial de los mantos de rodolitos presentes en Costa Rica, se pueden identificar áreas prioritarias para protección e investigación considerando sus características particulares.

Es apremiante la concientización y educación en todos los niveles sobre la importancia ecológica y socio-económica del ecosistema. Comenzando con los actores u organizaciones base, con influencia directa o indirecta sobre su estado, a través de la toma de decisiones (responsables políticos) o el desarrollo de actividades de manejo, conservación, investigación o turismo.

Es importante la valoración económica de los servicios ecosistémicos asociados a los mantos de rodolitos, para tener un respaldo más concreto sobre los beneficios percibidos.

Es importante generar la necesidad de conservación de los mantos de rodolitos en la sociedad. Resaltando su vulnerabilidad y la conexión entre el mantenimiento de la salud del ecosistema y los beneficios que se perciben del mismo. Tanto desde el disfrute del espacio y todos sus organismos asociados, como de los beneficios económicos vinculados a los mismos y a nuestro bienestar.

El poco reconocimiento y conocimiento de los mantos de rodolitos en la actualidad, puede deberse en gran medida a su poco atractivo visual en comparación con otros ecosistemas como los arrecifes coralinos. Por lo que es necesario generar estrategias de visibilización, utilizando medios audiovisuales o redes sociales para publicar contenidos atractivos que capten la atención hacia el ecosistema y su importancia.

En conjunto con el desarrollo de procesos de visibilización y concientización sobre la importancia del ecosistema de mantos de rodolitos, se deben realizar talleres y conferencias con actores claves con influencia o interés sobre el estado del ecosistema, como un espacio para generar redes de cooperación orientadas a su conservación o manejo.

Como estrategia básica en la concientización sobre la importancia de los mantos de rodolitos, estos deben ser incluidos en los procesos de educación formal y no formal, a través de la creación de materiales educativos ilustrativos que permitan una mejor comprensión de sus funciones claves e importancia para la sociedad.

A partir del conocimiento sobre la provisión de múltiples servicios ecosistémicos brindados por el ecosistema de mantos de rodolitos, es válido promover su inclusión o consideración en espacios de discusión o debates relacionados al manejo de las zonas marino costeras y sus recursos.

La investigación con enfoque en la identificación y valoración del uso de los servicios ecosistémicos se ha convertido en una importante herramienta en los procesos de manejo de los recursos, por lo que es importante continuar generando investigación con este enfoque. A fin de asegurar mejores decisiones de compensación a través de los procesos de política pública. No obstante, es necesario estandarizar los métodos de identificación y valoración económica de los mismos, para establecer comparaciones entre estado-beneficio.

Es pertinente aprovechar la interacción actual de diversos actores (e.g., investigadores, voluntarios, guardaparques, turistas y tours operadores) con los mantos de rodolitos, considerándose como una puerta de apertura para implementar proyectos de ciencia ciudadana. Conectando actividades de turismo con investigación científica, para aportar al conocimiento del ecosistema con reducción de costos. Generando conjuntamente el sentido de conservación en los actores con mayor influencia sobre el estado del mismo, resultando en acciones de conservación y manejo más efectivas.

Como un paso vital hacia la conservación efectiva de los mantos de rodolitos y sus SE asociados, es relevante procurar su integración como un eje de gestión más dentro del área protegida, respaldando la relevancia de su inclusión en el cumplimiento de todos los criterios para la selección y priorización de los mismos.

BIBLIOGRAFÍA

- Acuña, F. H., Cortés, J., Garese, A., & González-Muñoz, R. (2020). The sea anemone *Exaiptasia diaphana* (Actiniaria: Aiptasiidae) associated to rhodoliths at Isla del Coco National Park, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 68(1), 283-288.
<https://doi.org/10.15517/rbt.v68iS1.41191>
- Aguilar, T., & Cortés, J. (2001). Arrecifes coralinos del oligoceno Superior- Mioceno Inferior, de Turrialba, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 49(2), 203-213.
- Aguirre, J., Perfectti, F., & Braga, J. C. (2010). Integrating phylogeny, molecular clocks, and the fossil record in the evolution of coralline algae (Corallinales and Sporolithales, Rhodophyta). *Paleobiology*, 36(4), 519-533. <https://doi.org/10.1666/09041.1>
- Alvarado, J. J., Beita-Jiménez, A., Mena, S., Fernández-García, C., Guzman-Mora, A. G., & Cortés, J. (2016). Ecosistemas coralinos del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica: Estructura y comparación 1987-2014. *Revista de Biología Tropical*, 64(1), 153.
<https://doi.org/10.15517/rbt.v64i1.23423>
- Amado-Filho, G., & Pereira-Filho, G. H. (2012). Lechos de rodolitos en Brasil: Un nuevo hábitat potencial para la bioprospección marina. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, 22(4), 782-788.
- Amado-Filho, G., Bahia, R. G., Pereira Filho, G. H., & Longo, L. L. (2017). South Atlantic Rhodolith Beds: Latitudinal distribution, species composition, structure and ecosystem functions, threats and conservation status. En R. Riosmena-Rodríguez, W. Nelson, & J. Aguirre (Eds.), *Rhodolith/Maërl beds: A global perspective* (Vol. 15, pp. 299-317). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29315-8_12
- Amado-Filho, G., Maneveldt, G., Manso, R., Marins-Rosa, B., Pacheco, M., & Guimarães, S. (2007). Structure of rhodolith beds from 4 to 55 meters deep along the southern coast of Espírito Santo State, Brazil. *Ciencias Marinas*, 33(4), 399-410.
<https://doi.org/10.7773/cm.v33i4.1148>
- Amado-Filho, G., Maneveldt, G., Pereira-Filho, G., Manso, R., Bahia, R., Barros-Barreto, M., & Guimarães, S. (2010). Seaweed diversity associated with a Brazilian tropical rhodolith bed. *Ciencias Marinas*, 36(4), 371-391.
- Amado-Filho, G., Moura, R. L., Alex, B., Salgado, L. T., Sumida, P. Y. G., Güth, A. Z., Francini-Filho, R. B., Pereira Filho, G. H., Abrantes, D. P., Brasileiro, P. S., Bahia, R. G., Leal, R. N., Kaufman, L., Kleypas, J., Farina, M., & Thompson, F. L. (2012). Rhodolith beds are

- major CaCO₃ bio-factories in the tropical South West Atlantic. *PLoS ONE*, 7(4), e35171. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035171>
- Amado-Filho, G., Moura, R. L., Bastos, A. C., Francini-Filho, R. B., Pereira-Filho, G. H., Bahia, R. G., Moraes, F. C., & Motta, F. S. (2016). Mesophotic ecosystems of the unique South Atlantic atoll are composed by rhodolith beds and scattered consolidated reefs. *Marine Biodiversity*, 46(4), 933-936. <https://doi.org/10.1007/s12526-015-0441-6>
- Andersson, A., Mackenzie, F., & Bates, N. (2008). Life on the margin: Implications of ocean acidification on Mg-calcite, high latitude and cold-water marine calcifiers. *Marine Ecology Progress Series*, 373, 265-273. <https://doi.org/10.3354/meps07639>
- Angeles, A. (2014). Descripción de un nuevo género de algas rojas coralinas (Corallinales, Rhodophyta) [Tesis de maestría]. Universidad Autónoma de Baja California Sur.
- Arguedas-Marín, M. (2015). Valoración económica de servicios ecosistémicos brindados por el manglar del Golfo de Nicoya, Costa Rica [Tesis de maestría]. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza.
- Aslam, M. N., Bhagavathula, N., Paruchuri, T., Hu, X., Chakrabarty, S., & Varani, J. (2009). Growth-inhibitory effects of a mineralized extract from the red marine algae, *Lithothamnion calcareum*, on Ca²⁺-sensitive and Ca²⁺-resistant human colon carcinoma cells. *Cancer Letters*, 283(2), 186-192. <https://doi.org/10.1016/j.canlet.2009.03.037>
- Augris, C., & Berthou, P. (1990). Les gisements de maerl en Bretagne (Internal Report). Institut français de recherche pour l'exploitation de la mer (IFREMER). <http://archimer.ifremer.fr/doc/00082/19357/16951.pdf>.
- Avendaño-Leadem, D., Cedeño-Montoya, B., & Arroyo-Zeledón, M. S. (2020). Integrande el concepto de servicios ecosistémicos en el ordenamiento territorial. *Revista Geográfica de América Central*, 2(65), 63-90. <https://doi.org/10.15359/rgac.65-2.3>
- Avendaño, J., Alexandra, R., & Diana, G. (2019). Servicios ecosistémicos marinos y costeros de Colombia "Énfasis en manglares y pastos marinos". INVEMAR.
- Ávila, E., & Riosmena-Rodríguez, R. (2011). A preliminary evaluation of shallow-water rhodolith beds in Bahia Magdalena, Mexico. *Brazilian Journal of Oceanography*, 59(4), 365-375. <https://doi.org/10.1590/S1679-87592011000400007>
- Balvanera, P., & Cotler, H. (2007). Acercamientos al estudio de los servicios ecosistémicos. *Gaceta Ecológica*, 84-85, 8-15.

- Bárbara, I., Cremades, J., & Veiga, A. J. (2004). Floristic study of a maërl and gravel subtidal bed in the 'Ría de Arousa' (Galicia, Spain). *Botánica Complutensis*, 28, 27-37.
- Barbera, C., Bordehore, C., Borg, J. A., Glémarec, M., Grall, J., Hall-Spencer, J. M., De La Huz, Ch., Lanfranco, E., Lastra, M., Moore, P. G., Mora, J., Pita, M. E., Ramos-Esplá, A. A., Rizzo, M., Sánchez-Mata, A., Seva, A., Schembri, P. J., & Valle, C. (2003). Conservation and management of northeast Atlantic and Mediterranean maerl beds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 13(1), S65-S76.
<https://doi.org/10.1002/aqc.569>
- Barragán, J. M., & Chica, J. A. (2013). Evaluación de los ecosistemas litorales del milenio de España: Una herramienta para la sostenibilidad de la zona costera. *Revista Eubacteria*, 31, 1-6.
- Bassi, D., Nebelsick, J. H., Checconi, A., Hohenegger, J., & Iryu, Y. (2009). Present-day and fossil rhodolith pavements compared: Their potential for analysing shallow-water carbonate deposits. *Sedimentary Geology*, 214(1-4), 74-84.
<https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2008.03.010>
- Bassi, D., Woelkerling, W. J., & Nebelsick, J. H. (2000). Taxonomic and biostratigraphical reassessments of *Subterraneaniphyllum ellioti* (Corallinales, Rhodophyta). *Palaeontology*, 43(3), 405-425. <https://doi.org/10.1111/j.0031-0239.2000.00133.x>
- Basso, D. (1998). Deep rhodolith distribution in the Pontian Islands, Italy: A model for the paleoecology of a temperate sea. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 137(1-2), 173-187. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(97\)00099-0](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(97)00099-0)
- Basso, D., & Granier, B. (2012). Calcareous algae in changing environments. *Geodiversitas*, 34(1), 5-11. <https://doi.org/10.5252/g2012n1a1>
- Basso, D., Babbini, L., Kaleb, S., Bracchi, V. A., & Falace, A. (2016). Monitoring deep Mediterranean rhodolith beds. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 26(3), 549-561. <https://doi.org/10.1002/aqc.2586>
- Birkett, D. A., Maggs, C., & Dring, M. J. (1998). Maërl, Volume V : An overview of dynamic and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. Oban, uK: Scottish association for Marine Science.
- Bjork, M., Mohammed, S., Bjorklund, M., & Semesi, A. (1995). Coralline algae, important coral-reef builders threatened by Pollution. *Ambio*, 24(7-8), 502-505.
- Blunden, G., Binns, W. W., & Perks, F. (1975). Commercial collection and utilisation of maerl. *Economic Botany*, 29, 140-145.

- Böhnke-Henrichs, A., Baulcomb, C., Koss, R., Hussain, S. S., & De Groot, R. S. (2013). Typology and indicators of ecosystem services for marine spatial planning and management. *Journal of Environmental Management*, 130, 135-145.
<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2013.08.027>
- Bolz, A., & Calvo, C. (2002). Calizas lutetianas del arco interno Paleógeno de Costa Rica. *Revista Geológica de América Central*, 26, 7-24.
<https://doi.org/10.15517/rgac.v0i26.8527>
- Bolz, A., & Calvo, C. (2018). Carbonate platform development in an intraoceanic arc setting: Costa Rica's largest limestone sequence - The fila de cal formation (Middle Eocene to Lower Oligocene). *Revista Geológica de América Central*, 58, 85-114.
<https://doi.org/10.15517/rgac.v58i0.32845>
- Bolz, A., & Calvo, C. (2019). Eocene resedimented limestone deposits from the Osa Peninsula, Costa Rica: Slope-apron accumulation in a volcanic forearc environment. *Facies*, 65(2), 8. <https://doi.org/10.1007/s10347-018-0549-9>
- Bonilla, H. R., Álvarez del Castillo, P. A., Calderón, L., Erosa Ricárdez, C., Fernández Rivera, F. J., C. Frausto, M., Tannia, Lun a Salguero, B. M., Moreno Sánchez, X. G., Mozqueda Torres, M. C., Norzagaray López, C. O., & Petatán Ramírez, D. (2014). Capítulo 3 Servicios Ambientales de Arrecifes Coralinos: El Caso del Parque Nacional Cabo Pulmo, Baja California Sur. En *Desarrollo Regional en Baja California Sur: Una Perspectiva de los Servicios Ecosistémicos* (p. 49).
- Bordehore, C., Ramos-Esplá, A. A., & Riosmena-Rodríguez, R. (2003). Comparative study of two maerl beds with different otter trawling history, southeast Iberian Peninsula. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 13(1), 43-54.
<https://doi.org/10.1002/aqc.567>
- Bosence, D. (1983). The occurrence and ecology of recent rhodoliths: A Review. En T. M. Peryt (Ed.), *Coated Grains* (pp. 225-242). Springer Berlin Heidelberg.
https://doi.org/10.1007/978-3-642-68869-0_20
- Bosence, D. (2007). Sedimentary facies, production rates and facies models for recent coralline algal gravels, Co. Galway, Ireland. *Geological Journal*, 15(2), 91-111.
<https://doi.org/10.1002/gj.3350150203>
- Bosence, D., & Wilson, J. (2003). Maerl growth, carbonate production rates and accumulation rates in the ne atlantic. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 13(1), 21-31. <https://doi.org/10.1002/aqc.565>

- Breedy, O., Van Ofwegen, L., McFadden, C. S., & Murillo-Cruz, C. (2021). Rhodolítica on rhodoliths: A new stoloniferan genus (Anthozoa, Octocorallia, Alcyonacea). *ZooKeys*, 1032, 63-77. <https://doi.org/10.3897/zookeys.1032.63431>
- Camacho, V., & Ruiz, A. (2012). Conceptual framework and classification of ecosystem services. *Biociencias*, 1(4), 3-15.
- Campos-Rojas, G. G., Lacayo Moya, M. F., & Chavarría Fernández, K. L. (2022). Identificación de servicios de los ecosistemas: Reconocimiento y desafíos para la planificación del desarrollo. *Revista ABRA*, 42(65), 1-23. <https://doi.org/10.15359/abra.42-65.1>
- Canals, M., & Ballesteros, E. (1997). Production of carbonate particles by phytobenthic communities on the Mallorca-Menorca shelf, northwestern Mediterranean Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 44(3-4), 611-629. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(96\)00095-1](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(96)00095-1)
- Carneiro, P. B. M., Ximenes Neto, A. R., Jucá-Queiroz, B., Teixeira, C. E. P., Feitosa, C. V., Barroso, C. X., Matthews-Cascon, H., De Moraes, J. O., Freitas, J. E. P., Santander-Neto, J., De Araújo, J. T., Monteiro, L. H. U., Pinheiro, L. S., Braga, M. D. A., Cordeiro, R. T. S., Rossi, S., Bejarano, S., Salani, S., Garcia, T. M., ... Soares, M. O. (2022). Interconnected marine habitats form a single continental-scale reef system in South America. *Scientific Reports*, 12(1), 17359. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-21341-x>
- Carvajal-Oses, M., Herrera-Ulloa, Á., Valdés-Rodríguez, B., & Campos-Rodríguez, R. (2020). Manglares y sus servicios ecosistémicos: Hacia un desarrollo sostenible. *Gestión y Ambiente*, 22(2), 277-290. <https://doi.org/10.15446/ga.v22n2.80639>
- Carvalho, V. F., Assis, J., Serrão, E. A., Nunes, J. M., Anderson, A. B., Batista, M. B., Barufi, J. B., Silva, J., Pereira, S. M. B., & Horta, P. A. (2020). Environmental drivers of rhodolith beds and epiphytes community along the South Western Atlantic coast. *Marine Environmental Research*, 154, 104827. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104827>
- Castañeda, A. C. (2014). Diseño de una metodología para evaluar el estado de los servicios ecosistémicos. [oai:repository.unimilitar.edu.co:10654/10960](https://oai.repository.unimilitar.edu.co/10654/10960)
- Cavalcanti, G. S., Shukla, P., Morris, M., Ribeiro, B., Foley, M., Doane, M. P., Thompson, C. C., Edwards, M. S., Dinsdale, E. A., & Thompson, F. L. (2018). Rhodoliths holobionts in a changing ocean: Host-microbes interactions mediate coralline algae resilience under ocean acidification. *BMC Genomics*, 19(1), 1-13. <https://doi.org/10.1186/s12864-018-5064-4>

- Cintra-Buenrostro, C. E., Foster, M. S., & Meldahl, K. H. (2002). Response of nearshore marine assemblages to global change: A comparison of molluscan assemblages in Pleistocene and modern rhodolith beds in the southwestern Gulf of California, México. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 183(3-4), 299-320. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(02\)00248-1](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(02)00248-1)
- Cornwall, C. E., Comeau, S., & McCulloch, M. T. (2017). Coralline algae elevate pH at the site of calcification under ocean acidification. *Global Change Biology*, 23(10), 4245-4256. <https://doi.org/10.1111/gcb.13673>
- Cortés, J., & Jiménez, C. (2003). Corals and coral reefs of the Pacific of Costa Rica: History, research and status. In *Latin American Coral Reefs*, 361-385. <https://doi.org/10.1016/B978-044451388-5/50017-5>
- Cortés, J., Enochs, I. C., Sibaja-Cordero, J., Hernández, L., Alvarado, J. J., Breedy, O., Cruz-Barraza, J. A., Esquivel-Garrote, O., Fernández-García, C., Hermosillo, A., Kaiser, K. L., Medina-Rosas, P., Morales-Ramírez, Á., Pacheco, C., Pérez-Matus, A., Reyes-Bonilla, H., Riosmena-Rodríguez, R., Sánchez-Noguera, C., Wieters, E. A., & Zapata, F. A. (2017). Marine Biodiversity of Eastern Tropical Pacific Coral Reefs. En P. W. Glynn, D. P. Manzello, & I. C. Enochs (Eds.), *Coral reefs of the Eastern Tropical Pacific* (Glynn, P., Manzello, D., Enochs, I., Vol. 8, pp. 203-250). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7499-4_7
- Costa, D., Massei, K., Moura, A., Christoffersen, M. L., & Dolbeth, M. (2022). Rhodoliths: Our “rock-and-rolling” underwater friends. *The Ocean*, 2, 132. <https://doi.org/10.3389/frym.2022.675695>
- Costanza, R., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P., d'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., & van den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253-260.
- de Nooijer, L. J., Langer, G., Nehrke, G., & Bijma, J. (2009). Physiological controls on seawater uptake and calcification in the benthic foraminifer *Ammonia tepida*. *Biogeosciences*, 6, 2669-2675.
- De O Figueiredo, M., Santos-de Menezes, K., Costa-Paiva, E., Paiva, P., & Ventura, C. (2007). Experimental evaluation of rhodoliths as living substrata for infauna at the Abrolhos Bank, Brazil. *Ciencias Marinas*, 33(4), 427-440. <https://doi.org/10.7773/cm.v33i4.1221>

- De Oliveira, N., Bastos, A. C., Da Silva Quaresma, V., & Vieira, F. V. (2020). The use of Benthic Terrain Modeler (BTM) in the characterization of continental shelf habitats. *Geo-Marine Letters*, 40(6), 1087-1097. <https://doi.org/10.1007/s00367-020-00642-y>
- De-Grave, S., Fazakerley, H., Kelly, L., Guiry, M. D., Ryan, M., & Walshe, J. (2000). A Study of selected maërl beds in irish waters and their potential for sustainable extraction. [Marine Resource Series 10] Marine Institute, Dublin, 44.
- Díaz-Bravo, L., Torruco-García, U., Martínez-Hernández, M., & Varela-Ruiz, M. (2013). La entrevista, recurso flexible y dinámico. *Investigación en Educación Médica*, 2(7), 162-167. [https://doi.org/10.1016/S2007-5057\(13\)72706-6](https://doi.org/10.1016/S2007-5057(13)72706-6)
- Diaz-Pulido, G., McCook, L. J., Larkum, A. W., Lotze, H. K., Raven, J. A., Schaffelke, B., Smith, J. E., & Steneck, R. S. (2007). Vulnerability of macroalgae of the Great Barrier Reef to climate change. En *Climate change and the Great Barrier Reef: A vulnerability assessment* (Vol. 7, pp. 154-192). The Great Barrier Reef Marine Park Authority.
- Edgar, G. J., Stuart-Smith, R. D., Willis, T. J., Kininmonth, S., Baker, S. C., Banks, S., Barrett, N. S., Becerro, M. A., Bernard, A. T. F., Berkhout, J., Buxton, C. D., Campbell, S. J., Cooper, A. T., Davey, M., Edgar, S. C., Försterra, G., Galván, D. E., Irigoyen, A. J., Kushner, D. J., ... Thomson, R. J. (2014). Global conservation outcomes depend on marine protected areas with five key features. *Nature*, 506(7487), 216-220. <https://doi.org/10.1038/nature13022>
- Felício-Fernandes, G., & Laranjeira, M. C. M. (2000). Calcium phosphate biomaterials from marine algae. Hydrothermal synthesis and characterisation. *Química Nova*, 23(4), 441-446. <https://doi.org/10.1590/S0100-40422000000400002>
- Fernández, C. (2008). Flora marina del Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica, Pacífico Tropical Oriental. *Revista de Biología Tropical*, 56(2), 57-69.
- Figueiredo, M. A. O., Coutinho, R., Villas-Boas, A. B., Tâmega, F. T. S., & Mariath, R. (2012). Deep-water rhodolith productivity and growth in the southwestern Atlantic. *Journal of Applied Phycology*, 24(3), 487-493. <https://doi.org/10.1007/s10811-012-9802-8>
- Foster, M. (2001). Rhodoliths: Between rocks and soft places. *Journal of Phycology*, 37(5), 659-667. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2001.00195.x>
- Foster, M., Filho, G. M. A., Kamenos, N. A., Riosmena-R, R., & Steller, D. (2013). Rhodoliths and Rhodolith Beds. En *Research and discoveries: The revolution of science through SCUBA* (Lang, M. A.; Marinelli, R. L.; Roberts, S. J.; Taylor, P. R. (Eds.), pp. 143-155). Smithsonian Institution Scholarly Press.

- Foster, M., McConnico, L., Lundsten, L., Wadsworth, T., Kimball, T., Brooks, L., Medina-López, M., Riosmena-Rodríguez, R., Hernández-Carmona, G., Vásquez-Elizondo, R., Johnson, S., & Steller, D. (2007). Diversity and natural history of a *Lithothamnion muelleri*-*Sargassum horridum* community in the Gulf of California. *Ciencias Marinas*, 33(4), 367-384. <https://doi.org/10.7773/cm.v33i4.1174>
- Fragkopoulou, E., Serrão, E. A., Horta, P. A., Koerich, G., & Assis, J. (2021). Bottom trawling threatens future climate refugia of rhodoliths globally. *Frontiers in Marine Science*, 7, 594537. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.594537>
- Frantz, B. R., Kashgarian, M., Coale, K. H., & Foster, M. S. (2000). Growth rate and potential climate record from a rhodolith using ¹⁴C accelerator mass spectrometry. *Limnology and Oceanography*, 45(8), 1773-1777. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.8.1773>
- Fredericq, S., Krayesky-Self, S., Sauvage, T., Richards, J., Kittle, R., Arakaki, N., Hickerson, E., & Schmidt, W. E. (2019). The critical importance of rhodoliths in the life cycle completion of both macro- and microalgae, and as holobionts for the establishment and maintenance of marine biodiversity. *Frontiers in Marine Science*, 5, 502. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00502>
- Friedlander, A. M., Zgliczynski, B. J., Ballesteros, E., Aburto-Oropeza, O., Bolaños, A., & Sala, E. (2012). The shallow-water fish assemblage of Isla del Coco National Park, Costa Rica: Structure and patterns in an isolated, predator-dominated ecosystem. *Revista de Biología Tropical*, 60(3), 321-338. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i3.28407>
- Gauci, A., Deidun, A., Abela, J., & Zarb Adami, K. (2016). Machine learning for benthic sand and maerl classification and coverage estimation in coastal areas around the Maltese Islands. *Journal of Applied Research and Technology*, 14(5), 338-344. <https://doi.org/10.1016/j.jart.2016.08.003>
- Georgiou, L., Falter, J., Trotter, J., Kline, D. I., Holcomb, M., Dove, S. G., Hoegh-Guldberg, O., & McCulloch, M. (2015). pH homeostasis during coral calcification in a free ocean CO₂ enrichment (FOCE) experiment, Heron Island reef flat, Great Barrier Reef. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(43), 13219-13224. <https://doi.org/10.1073/pnas.1505586112>
- Grall, J., & Hall-Spencer, J. M. (2003). Problems facing maerl conservation in Brittany. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 13(1), 55-64. <https://doi.org/10.1002/aqc.568>

- Gray, S. (2000). The nutrient assimilative capacity of maerl as a substrate in constructed wetland systems for waste treatment. *Water Research*, 34(8), 2183-2190. [https://doi.org/10.1016/S0043-1354\(99\)00414-5](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(99)00414-5)
- Halfar, J., Steneck, R., Schöne, B., Moore, G. W. K., Joachimski, M., Kronz, A., Fietzke, J., & Estes, J. (2007). Coralline alga reveals first marine record of subarctic North Pacific climate change. *Geophysical Research Letters*, 34(7), L07702. <https://doi.org/10.1029/2006GL028811>
- Hall-Spencer, J. (1998). Conservation issues concerning the molluscan fauna of maerl beds. *Journal of Conchology Special Publication*, 2, 271-286.
- Hall-Spencer, J., Grall, J., Moore, P. G., & Atkinson, R. J. A. (2003). Bivalve fishing and maerl-bed conservation in France and the UK? retrospect and prospect. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 13(1), 33-41. <https://doi.org/10.1002/aqc.566>
- Hall-Spencer, J., White, N., Gillespie, E., Gillham, K., & Foggo, A. (2006). Impact of fish farms on maerl beds in strongly tidal areas. *Marine Ecology Progress Series*, 326, 1-9. <https://doi.org/10.3354/meps326001>
- Harvey, A., Johnson, M. E., & Harvey, R. (2018). Heterozoan carbonate-enriched beach sand and coastal dunes—With particular reference to rhodoliths, Dirk Hartog Island, Shark Bay, Western Australia. *Facies*, 64(3), 23. <https://doi.org/10.1007/s10347-018-0533-4>
- Hernández-Félix, L., Molina Rosales, D., & Agraz Hernández, C. (2017). Servicios ecosistémicos y estrategias de conservación en el manglar de Isla Arena. *Agricultura Sociedad y Desarrollo*, 14(3), 427. <https://doi.org/10.22231/asyd.v14i3.644>
- Hernández-Sampieri, R., & Fernández-Collado, C. (2014). Metodología de la investigación (P. Baptista Lucio, Ed.; Sexta edición). McGraw-Hill.
- Hinojosa-Arango, G., & Riosmena-Rodríguez, R. (2004). Influence of rhodolith-forming species and growth-form on associated fauna of rhodolith beds in the Central-West Gulf of California, México. *Marine Ecology*, 25(2), 109-127. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2004.00019.x>
- Hinojosa-Arango, G., Maggs, C. A., & Johnson, M. P. (2009). Like a rolling stone: The mobility of maerl (Corallinaceae) and the neutrality of the associated assemblages. *Ecology*, 90(2), 517-528. <https://doi.org/10.1890/07-2110.1>
- Hurtado, A., Santamaría Gómez, M., & Matallana Tobón, C. Lucía. (2013). Bases conceptuales sobre servicios ecosistémicos para identificar y priorizar los requerimientos de información para la gestión en conservación. En Plan de investigación y monitoreo del

- Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SINAP): (Avances construidos desde la mesa de investigación y monitoreo entre 2009 y 2012) (pp. 127-146). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Jokiel, P. L., Rodgers, K. S., Kuffner, I. B., Andersson, A. J., Cox, E. F., & Mackenzie, F. T. (2008). Ocean acidification and calcifying reef organisms: A mesocosm investigation. *Coral Reefs*, 27(3), 473-483. <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0380-9>
- Kamenos, N., Moore, P., & Hall-Spencer, J. (2004). Nursery-area function of maerl grounds for juvenile queen scallops *Aequipecten opercularis* and other invertebrates. *Marine Ecology Progress Series*, 274, 183-189. <https://doi.org/10.3354/meps274183>
- Kao, S. T., & Scott, D. D. (2007). A review of bone substitutes. *Oral and Maxillofacial Surgery Clinics of North America*, 19(4), 513-521. <https://doi.org/10.1016/j.coms.2007.06.002>
- Konar, B., Riosmena-Rodríguez, R., & Iken, K. (2006). Rhodolith bed: A newly discovered habitat in the north Pacific Ocean. *Botánica Marina*, 49(4), 356-359. <https://doi.org/10.1515/BOT.2006.044>
- Ledesma-Vázquez, J., Johnson, M. E., Gonzalez-Yajimovich, O., & Santamaría-del-Angel, E. (2009). Gulf of California geography, geological origins, oceanography, and sedimentation patterns. En atlas of coastal ecosystems in the western Gulf of California (Jonshon M.E., Ledesma-Vázquez, J, pp. 1-10).
- Leguía, E. J., Locatelli, B., Imbach, P., Pérez, C. J., & Vignola, R. (2008). Servicios ecosistémicos e hidroenergía en Costa Rica. *Revista Ecosistemas*, 17(1), 16-23.
- Littler, M. M., & Littler, D. S. (2008). Coralline algal rhodoliths form extensive benthic communities in the Gulf of Chiriqui, Pacific Panama. *Coral Reefs*, 27(3), 553-553. <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0368-5>
- Littler, M. M., Littler, D. S., & Dennis Hanisak, M. (1991). Deep-water rhodolith distribution, productivity, and growth history at sites of formation and subsequent degradation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 150(2), 163-182. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(91\)90066-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(91)90066-6)
- Littler, M. M., Littler, D. S., & Taylor, P. R. (1995). Selective herbivore increases biomass of its prey: A chiton-coralline reef-building association. *Ecology*, 76(5), 1666-1681.
- López-Benito, M. (1963). Estudio de la composición química del *Lithothamnium calcareum* (Aresch) y su aplicación como corrector de terrenos de cultivo. *Instituto de Investigación Pesquera*, 23, 53-70.

- López, S. I. B. (2000). Operacionalización de Variables. *Hacia la promoción de la salud*, 5, 19-28.
- Luck, G. W., Harrington, R., Harrison, P. A., Kremen, C., Berry, P. M., Bugter, R., Dawson, T. P., De Bello, F., Díaz, S., Feld, C. K., Haslett, J. R., Hering, D., Kontogianni, A., Lavorel, S., Rounsevell, M., Samways, M. J., Sandin, L., Settele, J., Sykes, M. T., ... Zobel, M. (2009). Quantifying the contribution of organisms to the provision of ecosystem services. *BioScience*, 59(3), 223-235. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.3.7>
- Marrack, E. C. (1999). The relationship between water motion and living rhodolith beds in the southwestern Gulf of California, México. *Palaios*, 14(2), 159-171. <https://doi.org/10.2307/3515371>
- Martín-López, B., & Montes, C. (2010). Funciones y servicios de los ecosistemas: Una herramienta para la gestión de los espacios naturales. *Guía científica de Urdaibai*, 1, 13-32.
- Martín-López, B., Gómez-Baggethun, E., González, J. A., Lomas, P. L., & Montes, C. (2009). The assessment of ecosystem services provided by biodiversity: Re-thinking concepts and research needs. *Handbook of Nature Conservation: Global, Environmental and Economic Issues*, 261-282.
- Martin, S., & Gattuso, J.-P. (2009). Response of Mediterranean coralline algae to ocean acidification and elevated temperature. *Global Change Biology*, 15(8), 2089-2100. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01874.x>
- Martin, S., & Hall-Spencer, J. M. (2017). Effects of Ocean Warming and Acidification on Rhodolith/Maërl Beds. En R. Riosmena-Rodríguez, W. Nelson, & J. Aguirre (Eds.), *Rhodolith/Maërl Beds: A Global Perspective* (Vol. 15, pp. 55-85). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-29315-8_3
- Martin, S., Clavier, J., Chauvaud, L., & Thouzeau, G. (2007). Community metabolism in temperate maerl beds. II. Nutrient fluxes. *Marine Ecology Progress Series*, 335, 31-41. <https://doi.org/10.3354/meps335031>
- Martin, S., Cohu, S., Vignot, C., Zimmerman, G., & Gattuso, J. (2013). One-year experiment on the physiological response of the Mediterranean crustose coralline alga, *Lithophyllum cabiochae*, to elevated pCO₂ and temperature. *Ecology and Evolution*, 3(3), 676-693. <https://doi.org/10.1002/ece3.475>
- MAXQDA. (1995). The #1 software for qualitative and mi methods data analysis (versión 2022). <https://www.maxqda.com/es/descargar>

- McCoy, S. J., & Kamenos, N. A. (2015). Coralline algae (Rhodophyta) in a changing world: Integrating ecological, physiological, and geochemical responses to global change. *Journal of Phycology*, 51(1), 6-24. <https://doi.org/10.1111/jpy.12262>
- Metri, R. (2006). Ecologia de um banco de algas calcárias da Reserva Biológica Marinha do Arvoredo, SC, Brasil [Tesis Doctoral]. Universidade Federal do Paraná.
- Moreno-Díaz, M. L. (2012). Actividades socioeconómicas en el Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica y posibles efectos de la variabilidad climática. *Revista de Biología Tropical*, 60(3), 113-129. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i3.28350>
- Moura, R. L., Abieri, M. L., Castro, G. M., Carlos-Júnior, L. A., Chiroque-Solano, P. M., Fernandes, N. C., Teixeira, C. D., Ribeiro, F. V., Salomon, P. S., Freitas, M. O., Gonçalves, J. T., Neves, L. M., Hackradt, C. W., Felix-Hackradt, F., Rolim, F. A., Motta, F. S., Gadig, O. B. F., Pereira-Filho, G. H., & Bastos, A. C. (2021). Tropical rhodolith beds are a major and belittled reef fish habitat. *Scientific Reports*, 11(1), 794. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-80574-w>
- Naughton-Treves, L., Holland, M. B., & Brandon, K. (2005). The role of protected areas in conserving biodiversity and sustaining local livelihoods. *Annual Review of Environment and Resources*, 30(1), 219-252. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.30.050504.164507>
- Navarro-Ortega, M. A. (2012). Evaluación participativa del aporte de fincas integrales a los servicios ecosistémicos ya la calidad de vida de las familias en el Área de Conservación Tortuguero, Costa Rica [Tesis de maestría]. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza.
- Nelson, W. (2009). Calcified macroalgae - critical to coastal ecosystems and vulnerable to change: A review. *Marine and Freshwater Research*, 60(8), 787-801. <https://doi.org/10.1071/MF08335>
- Nelson, W., D'Archino, R., Neill, K., & Farr, T. (2014). Macroalgal diversity associated with rhodolith beds in northern New Zealand. *Cryptogamie, Algologie*, 35(1), 27-47. <https://doi.org/10.7872/crya.v35.iss1.2014.27>
- Nelson, W., Neill, K. F., Farr, T. J., Barr, N., D'Archino, R., Miller, S., & Stewart, R. (2012). Rhodolith beds in northern New Zealand: Characterisation of associated biodiversity and vulnerability to environmental stressors (Report, 99). New Zealand Aquatic Environment and Biodiversity.

- Neves, S. B., & Costa, K. G. (2022). Diversity of benthic fauna of rhodoliths and sediments deposited on sandstone reefs in southeast Brazil. *Ocean and Coastal Research*, 70, e22010. <https://doi.org/10.1590/2675-2824070.21029sbn>
- Noisette, F., Egilsdottir, H., Davoult, D., & Martin, S. (2013). Physiological responses of three temperate coralline algae from contrasting habitats to near-future ocean acidification. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 448, 179-187. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.07.006>
- O'Connell, L. G., James, N. P., Harvey, A. S., Luick, J., Bone, Y., & Shepherd, S. A. (2020). Reevaluation of the inferred relationship between living rhodolith morphologies, their movement, and water energy: Implications for interpreting paleoceanographic conditions. *Palaios*, 35(12), 543-556. <https://doi.org/10.2110/palo.2019.101>
- Oliveira, J. M., Grech, J. M. R., Leonor, I. B., Mano, J. F., & Reis, R. L. (2007). Calcium-phosphate derived from mineralized algae for bone tissue engineering applications. *Materials Letters*, 61(16), 3495-3499. <https://doi.org/10.1016/j.matlet.2006.11.099>
- Ordines, F., Bauzá, M., Sbert, M., Roca, P., Gianotti, M., & Massutí, E. (2015). Red algal beds increase the condition of nekto-benthic fish. *Journal of Sea Research*, 95, 115-123. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.08.002>
- Oropeza, M. G., Urciaga, J. I., & Ponce, G. (2015). Importancia económica y social de los servicios de los ecosistemas: Una revisión de la agenda de investigación. *Revista Global de Negocios*, 3(2), 103-113. <https://ssrn.com/abstract=2657766>
- Otero-Ferrer, F., Mannarà, E., Cosme, M., Falace, A., Montiel-Nelson, J. A., Espino, F., Haroun, R., & Tuya, F. (2019). Early-faunal colonization patterns of discrete habitat units: A case study with rhodolith-associated vagile macrofauna. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 218, 9-22. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.11.020>
- Payri, C. E., & Cabioch, G. (2004). The systematics and significance of coralline red algae in the rhodolith sequence of the amédée 4 drill core (Southwest New Caledonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 204(3-4), 187-208.
- Peña, V., Bárbara, I., Grall, J., Maggs, C. A., & Hall-Spencer, J. M. (2014). The diversity of seaweeds on maerl in the NE Atlantic. *Marine Biodiversity*, 44(4), 533-551. <https://doi.org/10.1007/s12526-014-0214-7>
- Peña, V., Bélanger, D., Gagnon, P., Richards, J. L., Le Gall, L., Hughey, J. R., Saunders, G. W., Lindstrom, S. C., Rinde, E., Husa, V., Christie, H., Fredriksen, S., Hall-Spencer, J. M., Steneck, R. S., Schoenrock, K. M., Gitmark, J., Grefsrud, E. S., Anglès d'Auriac, M. B.,

- Legrand, E., ... Gabrielson, P. W. (2021). *Lithothamnion* (Hapalidiales, Rhodophyta) in the changing Arctic and Subarctic: DNA sequencing of type and recent specimens provides a systematics foundation*. *European Journal of Phycology*, 56(4), 468-493. <https://doi.org/10.1080/09670262.2021.1880643>
- Pereira-Filho, G. H., Amado-Filho, G. M., De Moura, R. L., Bastos, A. C., Guimarães, S. M. P. B., Salgado, L. T., Francini-Filho, R. B., Bahia, R. G., Abrantes, D. P., Guth, A. Z., & Brasileiro, P. S. (2012). Extensive rhodolith beds cover the summits of southwestern Atlantic Ocean seamounts. *Journal of Coastal Research*, 28(1), 261-269. <https://doi.org/10.2112/11T-00007.1>
- Pereira, R. C., & Da Gama-Bahia, R. (2021). Rhodoliths: Can Its Importance on a Large Scale Be Promoted by a Microscale and Invisible Phenomenon? *Frontiers in Marine Science*, 8, 630517. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.630517>
- Pinho-Costa, A. C. P., Garcia, T. M., Paiva, B. P., Neto, A. R. X., & Soares, M. O. (2020). Seagrass and rhodolith beds are important seascapes for the development of fish eggs and larvae in tropical coastal areas. *Marine Environmental Research*, 161, 105064. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.105064>
- Ragazzola, F., Foster, L. C., Jones, C. J., Scott, T. B., Fietzke, J., Kilburn, M. R., & Schmidt, D. N. (2016). Impact of high CO₂ on the geochemistry of the coralline algae *Lithothamnion glaciale*. *Scientific Reports*, 6(1), 20572. <https://doi.org/10.1038/srep20572>
- Rebelo, A. C., Martín-González, E., Melo, C. S., Johnson, M. E., González-Rodríguez, A., Galindo, I., Quartau, R., Baptista, L., Ávila, S. P., & Rasser, M. W. (2022). Rhodolith beds and their onshore transport in Fuerteventura Island (Canary Archipelago, Spain). *Frontiers in Marine Science*, 9, 917883. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.917883>
- Reyes-Bonilla, H., Foster, M. S., & Riosmena-Rodríguez, R. (1997). Hermatypic corals associated with rhodolith beds in the Gulf of California, México. *Pacific Science*, 51(3), 328-337.
- Ribeiro, C., & Neves, P. (2020). Habitat mapping of Cabo Girão Marine Park (Madeira island): A tool for conservation and management. *Journal of Coastal Conservation*, 24(2), 22. <https://doi.org/10.1007/s11852-019-00724-9>
- Riosmena-Rodríguez, R. (1997). Morfología funcional de mantos de rodolitos en el Golfo de California, México [Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. B086]. Universidad Autónoma de Baja California Sur. Área Interdisciplinaria de Ciencias del Mar.

- Riosmena-Rodríguez, R. (2001). Mantos de rodolitos en el Golfo de California: Implicaciones en la biodiversidad y el manejo de la zona costera. *Biodiversitas*, 36, 12-14.
- Riosmena-Rodríguez, R., & Medina-López, M. A. (2010). The role of rhodolith beds in the recruitment of invertebrate species from the southwestern Gulf of California, México. En J. Seckbach, R. Einav, & A. Israel (Eds.), *Seaweeds and their role in globally changing environments* (Vol. 15, pp. 127-138). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-90-481-8569-6_8
- Riosmena-Rodríguez, R., & Woelkerling, W. J. (2000). Taxonomic biodiversity of Corallinales (Rhodophyta) in the Gulf of California, México: Towards an initial assessment. *Cryptogamie Algologie*, 21(4), 315-354.
- Riosmena-Rodríguez, R., Nelson, W., & Aguirre, J. (Eds.). (2017). *Rhodolith/Maërl beds: A global perspective* (Vol. 15). Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-29315-8>
- Riosmena-Rodríguez, R., Woelkerling, Wm. J., & Foster, M. S. (1999). Taxonomic reassessment of rhodolith-forming species of *Lithophyllum* (Corallinales, Rhodophyta) in the Gulf of California, México. *Phycologia*, 38(5), 401-417. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-38-5-401.1>
- Ritson-Williams, R., Arnold, S., Fogarty, N., Steneck, R. S., Vermeij, M., & Paul, V. J. (2009). New perspectives on ecological mechanisms affecting coral recruitment on reefs. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences*, 38, 437-457. <https://doi.org/10.5479/si.01960768.38.437>
- Riul, P., Lacouth, P., Pagliosa, P. R., Christoffersen, M. L., & Horta, P. A. (2009). Rhodolith beds at the easternmost extreme of South America: Community structure of an endangered environment. *Aquatic Botany*, 90(4), 315-320. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2008.12.002>
- Samper-Villarreal, J. (2019). Las praderas de pastos marinos en Costa Rica. *Memorias Del I Congreso Internacional de Ciencias Exactas y Naturales*, 3. <https://doi.org/10.15359/cicen.1.5>
- Sánchez-Latorre, C., Triay-Portella, R., Cosme, M., Tuya, F., & Otero-Ferrer, F. (2020). Brachyuran crabs (Decapoda) associated with rhodolith beds: Spatio-temporal variability at Gran Canaria Island. *Diversity*, 12(6), 223. <https://doi.org/10.3390/d12060223>

- Schoenrock, K., Vad, J., Muth, A., Pearce, D., Rea, B., Schofield, J., & Kamenos, N. (2018). Biodiversity of Kelp Forests and coralline algae habitats in southwestern Greenland. *Diversity*, 10(4), 117. <https://doi.org/10.3390/d10040117>
- Seid, G. (2016). Procedimientos para el análisis cualitativo de entrevistas. Una propuesta didáctica.V Encuentro Latinoamericano de Metodología de las Ciencias Sociales, 16 al 18 de noviembre de 2016, Mendoza, Argentina.
- Simon-Nutbrown, C., Hollingsworth, P. M., Fernandes, T. F., Kamphausen, L., Baxter, J. M., & Burdett, H. L. (2020). Species distribution modeling predicts significant declines in coralline algae populations under projected climate change with implications for conservation policy. *Frontiers in Marine Science*, 7, 575825. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.575825>
- Simon, T., Pinheiro, H. T., Moura, R. L., Carvalho-Filho, A., Rocha, L. A., Martins, A. S., Mazzei, E., Francini-Filho, R. B., Amado-Filho, G. M., & Joyeux, J.-C. (2016). Mesophotic fishes of the Abrolhos shelf, the largest reef ecosystem in the south Atlantic: Abrolhos' mesophotic fishes. *Journal of Fish Biology*, 89(1), 990-1001. <https://doi.org/10.1111/jfb.12967>
- SINAC. (2016). Propuesta de actualización del Plan general de manejo del Parque Nacional Isla del Coco 2017-2026. Costa Rica.
- Sissini, M. N. (2021). Algas calcáreas nos recifes brasileiros: Diversidade, macroecologia e conservação [Tesis Doctoral]. Universidade Federal de Santa Catarina.
- Sissini, M. N., Koerich, G., De Barros-Barreto, M. B., Coutinho, L. M., Gomes, F. P., Oliveira, W., Costa, I. O., De Castro Nunes, J. M., Henriques, M. C., Vieira-Pinto, T., Torrano-Silva, B. N., Oliveira, M. C., Le Gall, L., & Horta, P. A. (2022). Diversity, distribution, and environmental drivers of coralline red algae: The major reef builders in the southwestern Atlantic. *Coral Reefs*, 41(3), 711-725. <https://doi.org/10.1007/s00338-021-02171-1>
- Solano-Barquero, A. (2011). Macrofauna asociada a rodolitos en el Parque Nacional Isla del Coco, Costa Rica [Tesis de licenciatura]. Universidad de Costa Rica.
- Solano-Barquero, A., Sibaja-Cordero, J. A., & Cortés, J. (2022). Macrofauna associated with a rhodolith bed at an oceanic island in the Eastern Tropical Pacific (Isla del Coco National Park, Costa Rica). *Frontiers in Marine Science*, 9, 858416. <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.858416>
- SONIX. (2023). La mejor transcripción en línea de audio a texto (versión 2023). <https://sonix.ai/audio-transcription?locale=es>

- Steinvort-Rojas, K. (2012). Evaluación integral del impacto de los bienes y servicios ecosistémicos provistos por el Parque Nacional Marino Ballena sobre las estrategias y medios de vida locales [Tesis de maestría]. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza.
- Steller, D., & Cáceres-Martínez, C. (2009). Coralline algal rhodoliths enhance larval settlement and early growth of the Pacific calico scallop *Argopecten ventricosus*. *Marine Ecology Progress Series*, 396, 49-60. <https://doi.org/10.3354/meps08261>
- Steller, D., & Foster, S. (1995). Environmental factors influencing distribution and morphology of rhodoliths in Bahía Concepción, B.C.S., México. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 194, 201-212.
- Steller, D., Hernandez-Ayón, J., Riosmena-Rodríguez, R., & Cabello-Pasini, A. (2007). Effect of temperature on photosynthesis, growth and calcification rates of the free-living coralline alga *Lithophyllum margaritae*. *Ciencias Marinas*, 33(4), 441-456. <https://doi.org/10.7773/cm.v33i4.1255>
- Steller, D., Riosmena-Rodríguez, R., Foster, M. S., & Roberts, C. A. (2003). Rhodolith bed diversity in the Gulf of California: The importance of rhodolith structure and consequences of disturbance. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 13(1), 5-20. <https://doi.org/10.1002/aqc.564>
- Stelzer, P. S., Mazzuco, A. C. A., Gomes, L. E., Martins, J., Netto, S., & Bernardino, A. F. (2021). Taxonomic and functional diversity of benthic macrofauna associated with rhodolith beds in SE Brazil. *PeerJ*, 9, e11903. <https://doi.org/10.7717/peerj.11903>
- Teed, L., Bélanger, D., Gagnon, P., & Edinger, E. (2020). Calcium carbonate (CaCO₃) production of a subpolar rhodolith bed: Methods of estimation, effect of bioturbators, and global comparisons. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 242, 106822. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106822>
- Teichert, S. (2014). Hollow rhodoliths increase Svalbard's shelf biodiversity. *Scientific Reports*, 4(1), 6972. <https://doi.org/10.1038/srep06972>
- Tierney, P. W., & Johnson, M. E. (2012). Stabilization role of crustose coralline algae during Late Pleistocene reef development on Isla Cerralvo, Baja California Sur (Mexico). *Journal of Coastal Research*, 28(1), 244-254.
- Tuya, F., Schubert, N., Aguirre, J., Basso, D., Bastos, E. O., Berchez, F., Bernardino, A. F., Bosch, N. E., Burdett, H. L., Espino, F., Fernández-García, C., Francini-Filho, R. B., Gagnon, P., Hall-Spencer, J. M., Haroun, R., Hofmann, L. C., Horta, P. A., Kamenos, N.

- A., Le Gall, L., ... Tâmega, F. T. S. (2023). Levelling-up rhodolith-bed science to address global-scale conservation challenges. *Science of The Total Environment*, 892, 164818. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2023.164818>
- Van Der Heijden, L. H., & Kamenos, N. A. (2015). Calculating the global contribution of coralline algae to carbon burial [Preprint]. *Biogeochemistry: Coastal Ocean*. <https://doi.org/10.5194/bgd-12-7845-2015>
- Veras, P. D. C., Pierozzi-Jr., I., Lino, J. B., Amado-Filho, G. M., Senna, A. R. D., Santos, C. S. G., Moura, R. L. D., Passos, F. D., Giglio, V. J., & Pereira-Filho, G. H. (2020). Drivers of biodiversity associated with rhodolith beds from euphotic and mesophotic zones: Insights for management and conservation. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 18(1), 37-43. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2019.12.003>
- Vieira, R. R. S., Pressey, R. L., & Loyola, R. (2019). The residual nature of protected areas in Brazil. *Biological Conservation*, 233, 152-161. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.02.010>
- Villamagua, G. C. V. (2017). Percepción social de los servicios ecosistémicos en la microcuenca El Padmi, Ecuador. *Revista Iberoamericana de Economía Ecológica*, 27, 102-114. <https://redibec.org/revista/numeros-anteriores/>
- Villamizar, E. (2021). Impactos de los derrames de petróleo sobre los arrecifes coralinos y sus bienes y servicios ecosistémicos. *Boletín de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales*, 81(1), 45-52.
- Vives-Varela, T., & Hamui-Sutton, L. (2021). La codificación y categorización en la teoría fundamentada, un método para el análisis de los datos cualitativos. *Investigación en Educación Médica*, 40, 97-104. <https://doi.org/10.22201/fm.20075057e.2021.40.21367>
- Voerman, S. E., Marsh, B. C., Bahia, R. G., Pereira-Filho, G. H., Yee, T. W., Becker, A. C. F., Amado-Filho, G. M., Ruseckas, A., Turnbull, G. A., Samuel, I. D. W., & Burdett, H. L. (2022). Ecosystem engineer morphological traits and taxon identity shape biodiversity across the euphotic–mesophotic transition. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 289(1969), 20211834. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1834>

ANEXOS

Anexo 1. Guía de entrevista aplicada para la identificación y validación de los servicios ecosistémicos del Parque Nacional Isla del Coco.

GUÍA DE ENTREVISTA

1. ¿Para usted qué son rodolitos y mantos de rodolitos?
2. ¿Ha observado rodolitos o mantos de rodolitos en sus inmersiones en el Parque Nacional Isla del Coco? Si la respuesta es positiva ¿En qué sitios y a que profundidad los ha observado?
3. ¿Qué fin tenían las inmersiones durante las cuales observó estos mantos de rodolitos? (investigación, recreación, turismo, etc.)
4. ¿Qué tipo de actividades aparte de la que usted realiza sabe que se llevan a cabo en los mantos de rodolitos del PNIC?
5. Durante estas inmersiones que usted menciona ¿Qué tipo de animales ha podido observar asociados a los mantos de rodolitos? (pueden ser nombres comunes o científicos).
6. ¿Recuerda qué actividades realizaban o, qué comportamientos tenían estos animales? (comer, esconderse, nadar, aparearse, etc.)
7. De estos animales que me comenta ¿sabe si algunos son de interés comercial o turístico? En caso de respuesta afirmativa ¿cuáles?
8. Relacionado siempre con los animales que observó, ¿recuerda haber identificado animales endémicos, raros o protegidos? En caso de respuesta afirmativa ¿cuáles?
9. ¿Qué otros ambientes marinos ha observado alrededor de los mantos de rodolitos en el PNIC? (arrecifes coralinos, fondos arenosos o rocosos).
10. ¿Considera usted que los mantos de rodolitos tienen una importancia para los animales que habitan en estos ambientes cercanos? En caso de respuesta afirmativa ¿Por qué son importantes?
11. ¿Recuerda alguna diferencia en la cantidad o tipo de animales que vio en los mantos de rodolitos, en comparación con los fondos arenosos?
12. ¿Qué tipo de impresiones o emociones le genera estar cerca de mantos de rodolitos y sus animales asociados?
13. ¿Usted considera que los mantos de rodolitos podrían ser sitios importantes para actividades de educación ambiental, recreación o turismo? En caso de respuesta afirmativa : ¿Por qué?
14. Los rodolitos al morir son fragmentados por varios factores, incluyendo las olas o las corrientes ¿aún sin vida, qué función o importancia piensa usted que pueden tener esos fragmentos de rodolitos?
15. ¿Sabía usted que debido a su larga vida, y crecimiento lento, los rodolitos pueden ser importantes registros fósiles. En caso de respuesta afirmativa ¿qué información relevante piensa usted que se podría obtener de estos fósiles?
16. En comparación a otros organismos, los rodolitos podrían evidenciar más rápidamente algunos cambios en la salud del agua ¿cuál considera usted que puede ser la utilidad de esto?
17. Usted sabía que los rodolitos absorben gases contaminantes del agua. En caso de respuesta afirmativa ¿Qué importancia le daría a esta función?
18. Los mantos de rodolitos son uno de los hábitat más importantes en términos de extensión dentro del PNIC, siendo el único ambiente que podemos encontrar desde lo somero hasta los 80m de profundidad. Basado en esto ¿Qué relevancia considera que tiene su presencia para el área protegida?
19. ¿Qué acciones piensa usted que se podrían orientar para la conservación o manejo de los mantos de rodolitos?
20. Aparte de lo que ya se ha comentado ¿considera usted que puede existir algún otro beneficio asociado a los mantos de rodolitos?

Anexo 2. Total, de servicios ecosistémicos (SE) identificados a nivel mundial, incluyendo el Parque Nacional Isla del Coco (PNIC): funciones ecosistémicas, servicios ecosistémicos derivados e investigación de respaldo (nd significa que no encontraron referencias de respaldo para ese SE).

Tipo de función ecosistémica	Tipo de servicio	Función ecosistémica específica	Servicios ecosistémicos derivados	Investigación de respaldo	Ejemplos de referencias
Funciones de regulación: capacidad que tiene el ecosistema de mantos de rodolitos para regular procesos ecológicos claves	Regulación	Proceso de fotosíntesis y calcificación	Regulación del clima/ mitigación del cambio climático	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas • Investigación biológica 	Amado-Filho et al., 2012; Barbera et al., 2003; Bassi et al., 2009; Martin & Gattuso, 2009; Nelson, 2009; Van Der Heijden & Kamenos, 2015
			Regulación de la calidad del aire	<ul style="list-style-type: none"> • Entrevistas 	nd
		Regulación y saneamiento del agua	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas 	Littler et al., 1991	
		Producción y almacenamiento de CaCO ₃ en los sistemas marino-costeros	Prevención o moderación de disturbios	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas 	Costa et al., 2022
	Soporte	Producción y	retención de	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información 	Payri & Cabioch 2004; Riosmena-Rodríguez et

		almacenamiento de CaCO_3 en los sistemas marino-costeros	sedimentos	secundarias <ul style="list-style-type: none"> • Entrevistas 	al., 2017
		Formación de suelo marino-costero	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas • Investigación biológica 	nd	
		Formación de otros hábitats: arrecifes coralinos, playas y dunas	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas • Investigación biológica 	Amado-Filho et al., 2012; Cortés et al., 2017; Fernández, 2008; Nelson, 2009; Riosmena-Rodríguez et al., 2017	
		Suministro y absorción de nutrientes de la columna de agua	Reciclaje de nutrientes	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas 	Little et al., 1991; Martin et al., 2007; Nelson, 2009; Schubert et al., 2019; Teed et al., 2020
		Producción y almacenamiento de CaCO_3 en los sistemas marino-costeros	Conexión de hábitats	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas • Investigación biológica 	Amado-Filho et al., 2012; Carneiro et al., 2022; Costa et al., 2022; Moura et al., 2021; Sissini, 2021
Funciones de sustrato: la provisión por parte del	Soporte	Producción y almacenamiento de CaCO_3	Soporte a la diversidad biológica	<ul style="list-style-type: none"> • Entrevistas • Investigación biológica 	Ávila & Riosmena-Rodríguez, 2011; Barbera et al., 2003; Basso et al.,

<p>ecosistema de mantos de rodolitos, de ciertas condiciones ambientales para el mantenimiento de la biodiversidad, a partir de su estructura carbonatada estructuralmente compleja.</p>		<p>en los sistemas marino-costeros</p>			<p>2016; Foster et al., 2013; Metri, 2006; Nelson, 2009; Riosmena-Rodríguez, 2001; Riosmena-Rodríguez & Medina-López, 2010; Solano-Barquero et al., 2022; Steller & Cáceres-Martínez, 2009)</p>
			<p>Mantenimiento de ciclos de vida</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Entrevistas • Investigación biológica 	<p>Metri, 2006; Riosmena-Rodríguez, 2001; Solano-Barquero, 2011; Solano-Barquero et al., 2022; Steller et al., 2003; Steller & Cáceres-Martínez, 2009</p>
			<p>Hábitat y refugio</p>	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas • Investigación biológica 	<p>Amado-Filho et al., 2007, 2012; Amado-Filho & Pereira-Filho, 2012; Basso et al., 2016; Foster et al., 2007, 2013; Fredericq et al., 2019; Friedlander et al., 2012; Veras et al., 2020; Voerman et al.,</p>

					2022
			Sustento de mayor diversidad y abundancia de organismos	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas 	Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez, 2004; Kamenos et al., 2004; Nelson et al., 2012; Otero-Ferrer et al., 2019; Riul et al., 2009; Steller & Foster, 1995; Stelzer et al., 2021; Teichert, 2014
		Refugio potencial para organismos, ante condiciones de estrés ambiental y antropogénico.	Regiones de estabilidad ante cambios ambientales	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas 	Fragkopoulou et al., 2021; Fredericq et al., 2019; Riosmena-Rodríguez, 2001; Simon-Nutbrown et al., 2020; Voerman et al., 2022
		Producción y almacenamiento de CaCO ₃ en los sistemas marino-costeros	Generación de alta diversidad funcional por complejidad estructural	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas 	Foster et al., 2007; Schoenrock et al., 2018
			Mantenimiento de la complejidad espacial	<ul style="list-style-type: none"> • Entrevistas 	nd
	Cultural	Producción y almacenamiento	Indicadores para la	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información 	Ávila & Riosmena-

		to de CaCO ₃ en los sistemas marino-costeros	ampliación, monitoreo o mapeo de hábitats en áreas marinas protegidas.	secundarias	Rodríguez, 2011; Cortés & Jiménez, 2003; De Oliveira et al., 2020; Gauci et al., 2016; Ribeiro & Neves, 2020; Vieira et al., 2019
			Asociación de especies carismáticas	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas • Investigación biológica 	Amado-Filho et al., 2010; De O Figueiredo et al., 2007; Kamenos et al., 2004; Ordines et al., 2015; Peña et al., 2014
	Aprovisionamiento	Producción de metabolitos secundarios	Inducción del asentamiento y desarrollo especies de interés comercial	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias 	Pereira & Da Gama-Bahia, 2021
Funciones de información: es la capacidad que tiene el ecosistema de mantos de rodolitos de contribuir al bienestar humano a través de la	Cultural	Fuente de información biológica, ecológica y ambiental	Recreación y ecoturismo	<ul style="list-style-type: none"> • Entrevistas 	nd
			Información para el desarrollo cognitivo	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas • Investigación biológica 	Alvarado et al., 2016; Breedy et al., 2021; Fernández, 2008; Solano-Barquero, 2011; Solano-Barquero et al., 2022

generación de experiencias, del conocimiento y las relaciones culturales con la naturaleza.		Disfrute estético y de paisaje	<ul style="list-style-type: none"> • Entrevistas • Investigación biológica 	nd
		Indicador paleoambiental o paleoecológico	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas 	Aguilar & Cortés, 2001; Bassi et al., 2000; Bolz & Calvo, 2002, 2018, 2019; Marrack, 1999
		Indicador paleoclimático	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas 	Amado-Filho et al., 2012; Foster, 2001; Frantz et al., 2000; Halfar et al., 2007; Riosmena-Rodríguez, 2001
	Producción y almacenamiento de CaCO ₃ en los sistemas marino-costeros	Asociación de especies carismáticas: raras, nuevas endémicas o amenazadas	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas • Investigación biológica 	Foster et al., 2007; Friedlander et al., 2012; Hall-Spencer et al., 2003; Hinojosa-Arango & Riosmena-Rodríguez, 2004; Teichert, 2014
	Fuente de información biológica, ecológica y ambiental	Indicadores de cambios físico-químicos en el agua	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias • Entrevistas 	Andersson et al., 2008; Basso & Granier, 2012; Cavalcanti et al., 2018; Frantz et al., 2000; Martin & Gattuso, 2009; McCoy &

					Kamenos, 2015
			Fuente para estudios de datación	<ul style="list-style-type: none"> • Entrevistas 	nd
			Patrimonio cultural e identidad	<ul style="list-style-type: none"> • Entrevistas 	nd
			Información para cultura arte y diseño	<ul style="list-style-type: none"> • Entrevistas 	nd
Funciones de producción: capacidad que tiene el ecosistema de mantos de rodolitos para producir biomasa susceptible de ser utilizada como recurso de consumo o producción de materias primas.	Aprovisionamiento	Componente de redes tróficas marinas	Contribución a la producción pesquera	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias 	Barbera et al., 2003; Bordehore et al., 2003; Moura et al., 2021; Steller & Cáceres-Martínez, 2009
		Producción y almacenamiento de CaCO_3 en los sistemas marino-costeros	Materia prima en la industria cosmética para elaboración de pasta de dientes y sales de baño	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias 	Augris & Berthou, 1990
			Materia prima en la industria agrícola como amortiguador de pH en suelos y biofertilizante para cultivos	<ul style="list-style-type: none"> • Fuentes de información secundarias 	Birkett et al., 1998; Blunden et al., 1975; Foster, 2001; Steller et al., 2003

			Materia prima en la industria pecuaria como suplemento alimenticio para animales	<ul style="list-style-type: none"> Fuentes de información secundarias 	Costa et al., 2022
		Producción y almacenamiento de CaCO ₃ en los sistemas marino-costeros	Uso como biofiltro desnitrificador, eliminador de toxinas y reductor de la acidez del agua para uso común. Y otros usos industriales en la síntesis de filtros de depuradoras	<ul style="list-style-type: none"> Fuentes de información secundarias 	Birkett et al., 1998; Blunden et al., 1975; Costa et al., 2022; Nelson, 2009
			Recurso medicinal para la industria médica y farmacéutica como suplementos de calcio y resina para la regeneración	<ul style="list-style-type: none"> Fuentes de información secundarias 	Felício-Fernandes & Laranjeira, 2000; Kao & Scott, 2007; Nelson, 2009; Oliveira et al., 2007

			ósea y aplicaciones dentales		
--	--	--	------------------------------------	--	--

Anexo 3. Servicios ecosistémicos identificados para el Parque Nacional Isla del Coco (PNIC), descripción y validación por parte de las personas entrevistadas. Las frases entre comillas corresponden a los comentarios específicos sobre cada SE durante las entrevistas.

Tipo de servicio	Servicios ecosistémicos	Descripción	Comentarios en entrevistas
Regulación	Regulación del clima/ mitigación del cambio climático	Contribución de los elementos bióticos del ecosistema, al mejoramiento del clima a través de la absorción y fijación de gases contaminantes como el dióxido de carbono.	<ul style="list-style-type: none"> • “Bueno, como amortiguadores de cambio climático serían” • “Mitigan efectos de cambio climático”
	Prevención o moderación de disturbios	Contribución de la estructura del ecosistema de rodolitos como zonas de amortiguamiento ante la intensidad de perturbaciones ambientales, como corrientes fuertes o huracanes.	<ul style="list-style-type: none"> • “Los rodolitos ayudan a amortiguar las corrientes fuertes” • “Los rodolitos son parte de la barrera”
	Regulación y saneamiento del agua	Contribución por parte del ecosistema a la eliminación de contaminantes, y regulación de parámetros físico-químicos del agua.	<ul style="list-style-type: none"> • “Son como amortiguadores de contaminación” • “Es que sabe, funcionan también como un filtro, ayudan a una mejor visibilidad, aguas más limpias” • “Son bastante susceptibles a ir pegando contaminantes a su cuerpo”
	Regulación de la calidad del aire	Contribución del ecosistema al mejoramiento de la calidad del aire a través de la absorción de contaminantes como el dióxido de carbono.	<ul style="list-style-type: none"> • “Son fijadores de carbono” • El tema de reservorios de carbono, y su papel en cuanto a la dinámica de carbono” • “Son muy importantes para el ambiente, porque absorben carbono” • “Bueno y está como la reserva de carbono que puedan ellos como tener”
	Producción y estabilización de sedimentos	Contribución del ecosistema al proceso de deposición y control de sedimentos en los fondos bentónicos.	<ul style="list-style-type: none"> • “Son una buena fuente para los procesos de sedimentación” • “Pueden ser como una forma de retener sedimentos también”

			<ul style="list-style-type: none"> • “Los rodolitos al cubrir toda la parte de arena la sedimentación es muy poca”
Soporte	Reciclaje de nutrientes	Contribución del ecosistema al ciclo natural de nutrientes a través de su captación o liberación a la columna de agua, como resultado de sus procesos biológicos.	<ul style="list-style-type: none"> • “Se va a ir devolviendo parte del carbonato al agua, se cumple como todo este rol del ciclo de nutrientes” • “Ellos dejan ciertas sustancias o nutrientes que hay en el agua” • “Pueden aportar al ciclo del carbonato, al fragmentarse pueden reincorporarse para ser asimilados por otros organismos” • “Después de morir pueden aportar al ciclo del carbonato”
	Formación de otros hábitats	Contribución del ecosistema de rodolitos para la formación de otros hábitats, a partir del aporte de sedimento de origen biogénico y su estructura carbonatada: esto incluye la formación de arrecifes coralinos y playas.	<ul style="list-style-type: none"> • “Y en algunos de los sitios se ve, como inicio de un arrecife, porque se ven ya colonias tempranas” • “Si, pienso que son una buena fuente para los procesos de sedimentación y formación de playas” • “Sus fragmentos generan formación de playas”
	Conexión de hábitats	Contribución del ecosistema al establecimiento de corredores para la migración o movilización de especies entre hábitats, cuando cubren grandes áreas.	<ul style="list-style-type: none"> • “Este es un lugar que mantiene espacios entre conglomerado de arrecifes” • “Y esta esa conexión con lo que está cerca de los rodolitos” • “Sí, creo que son importantes en términos de conectividad dentro de la zona mesofótica” • “Lo que sí, es que sirven como sitio de paso, para conectar pensando en peces o crustáceos que pueden como trasladarse por los rodolitos”
	Soporte a la diversidad biológica	Contribución del ecosistema al mantenimiento de la diversidad biológica a través de la generación de espacios para el desarrollo de	<ul style="list-style-type: none"> • “En los <i>Porites</i> viven peces que van a alimentarse a los rodolitos” • “Fuentes de alimento para especies de más profundidad, que pueden alimentarse

		actividades que aportan a su supervivencia, como sitios de paso, de descanso, caza, alimentación y limpieza. Esto incluye a especies de otros hábitats o de profundidad.	<p>de especies asociadas a rodolitos”</p> <ul style="list-style-type: none"> • “Vi punta blanca descansando” • “He visto tiburones cazando”
	Mantenimiento de ciclos de vida	Contribución del ecosistema como un espacio esencial de reproducción, asentamiento de larvas y guardería para la maduración de organismos juveniles de especies migratorias (de otros hábitats) o especies que cumplen su ciclo de vida en los rodolitos.	<ul style="list-style-type: none"> • “Una de las cosas interesantes es que hay muchos juveniles de especies que después encontramos en otras partes de las zonas rocosas y arrecifes de la Isla del Coco” • “He visto peces cirujanos y balistidos apareándose y erizos proxoneutes reproduciéndose” • “De allí los organismos se desplazan a los arrecifes, entonces está cumpliendo esa función de desarrollo para las especies juveniles” • “Se ve que son importantes para el tema de criadero de algunas especies que están empezando”
	Formación de suelo marino-costero	Contribución del ecosistema a la producción de sedimentos de origen biogénico para la formación de suelo.	<ul style="list-style-type: none"> • “Diay, la marea los lleva hacia la playa y siguen formando arena” • “Se va formando arena y cascajo que eso da heterogeneidad al sustrato sedimentario” • “Los sedimentos generalmente son de grano blanco muy grueso”
	Hábitat y refugio	Contribución del ecosistema a la generación de hábitat y refugio para muchas especies. Incluyendo organismos juveniles, especies restringidas, específicas y de otros hábitats.	<ul style="list-style-type: none"> • “Hay algunos peces que uno no los encuentra ni el arrecife rocoso ni en el coralino, solo en los rodolitos” • “Muchos peces pequeños se ocultan o se resguardan de los depredadores entre las grietas o paredes de los rodolitos” • “Los peces más pequeñitos o juveniles que usan el hábitat como refugio” • “Vienen a ser un refugio para todo ese

			semillero para ese crecimiento de las nuevas generaciones”
	Sustento de mayor diversidad y abundancia de organismos	La complejidad estructural del ecosistema contribuye a la asociación de una mayor riqueza y abundancia de especies en comparación a ecosistemas más homogéneos.	<ul style="list-style-type: none"> • “La cantidad de peces aumenta montones cuando están los rodolitos” • “Los rodolitos tienen mucho más que los fondos arenosos” • “Y estoy casi seguro de que el número de especies va a ser mucho menos en arena que en rodolitos” • “Definitivamente versus los areneros se nota que tienen una mayor diversidad”
	Mantenimiento de la complejidad espacial	Contribución del ecosistema al mantenimiento de fondos bentónicos más heterogéneos aun después de finalizar su ciclo de vida.	<ul style="list-style-type: none"> • “Es una estructura tridimensional mucho más compleja que un fondo de arena” • “Aun después de morir siguen proporcionando una estructura tridimensional para el ambiente” • “Desde el punto de vista físico, eso otorga tridimensionalidad, que también puede ser utilizado por los organismos” • “Su estructura tridimensional, puede seguir siendo hábitat de otros organismos”
	Regiones de estabilidad climática	Visualización que se tiene del ecosistema como sitios para la conservación efectiva de la biodiversidad global, a partir del mantenimiento de funciones en declive, ante condiciones de estrés o cambios en las condiciones ambientales.	<ul style="list-style-type: none"> • “Si se degradan los arrecifes coralinos por calentamiento de las aguas podrían ser para algunas especies sobre todo pequeñas como un hábitat adicional para suplir funciones de los arrecifes coralinos buscando ambientes más frescos” • “Los mantos podrían ser sitios para mantener funciones que se pueden estar perdiendo en otros sitios”
Cultural	Recreación y ecoturismo	Provisión por parte del ecosistema, de oportunidades para la recreación o desarrollo de actividades ecoturísticas que dependen de un estado particular del mismo.	<ul style="list-style-type: none"> • “Los dive máster suelen llevar a los turistas a los mantos para ver animales pequeños que se entierran ahí” • “El de Isla Pájara en sí, es un buceo que se hace específicamente sobre el manto”

			<ul style="list-style-type: none"> • “He visto rodolitos en buceos turísticos buscando bath fish” • “Los turistas empiezan a ver cosas ahí en las que nunca se habían fijado, lo cual es muy valioso”
	Información para el desarrollo cognitivo	La contribución del ecosistema para el desarrollo de la educación ambiental (formal y no formal), investigación científica y del conocimiento en general.	<ul style="list-style-type: none"> • “He hecho recolecta de rodolitos para investigar la composición de fauna y hacer una apreciación” • Mi inmersión era para poner BRUVS de investigación” • “Podría servir como herramienta de educación para los turistas” • “He hecho investigación de varios ecosistemas, incluyendo muestreos en mantos de rodolitos”
	Disfrute estético y de paisaje	La contribución que hace el ecosistema a la creación de un paisaje que genera una respuesta emocional notable en el observador individual.	<ul style="list-style-type: none"> • “Es impresionante, me encanta el color la luz, el panorama” • “Asombrada por la vida que hay ahí” • “Uno se emociona de verlos, la magnitud los colores” • “Da una sensación de grandeza” • “Yo los veo como una gran colcha rosa”
	Indicador paleoambiental o paleoecológico	Sus fuentes vivientes y registros fósiles son utilizados como indicadores o medio de interpretación de la composición de especies, condiciones de profundidad, geografía, temperatura y energía hidrodinámica del pasado.	<ul style="list-style-type: none"> • “Pueden proporcionar esta información de otros organismos en el pasado” • “Pueden dar información de condiciones ambientales pasadas” • “Se podría ver cuando hubo momentos de acreción y cuando paran a través del tiempo” • “Se pueden hacer una radiografía para ver si se ven bandas de crecimiento como los corales, o con isótopos estables”
	Indicador paleoclimático	Potencial que tienen las fuentes fósiles de rodolitos, de proporcionar registros importantes sobre la variabilidad	<ul style="list-style-type: none"> • “También pueden dar información de cambios oceanográficas que hubiesen afectado”

		climática a través del tiempo, como resultado de sus tasas de crecimiento lento y vida larga.	<ul style="list-style-type: none"> • “Fuente de información para modelar eventos climáticos” • “Por tener carbonatos pueden tener información paleo-climática” • “Pueden dar información sobre eventos climáticos extremos o condición del agua en diferentes periodos”
Asociación de especies carismáticas		Contribución del ecosistema al avistamiento de especies que generan satisfacción o interés turístico por ser nuevas, raras, llamativas, endémicas o amenazadas.	<ul style="list-style-type: none"> • “Si, es un buceo que se enfoca mucho en buscar esos peces sapo y en buscar los camarones mantis ahí” • “Por ejemplo ahí en los rodolitos muchas veces hay peces sapo entonces van y se los enseñan a los turistas” • “Si, en buceos turísticos buscando bath fish, el pez murciélago de labios rojos que es endémico de la isla” • “Al final de los buceos, los dive máster llevan a los turistas a ver peces pequeños ahí, como el <i>Serranus tico</i> que esta siempre en los rodolitos”
Indicadores de cambios físico-químicos en el agua		Los componentes bióticos del ecosistema pueden ser indicadores de cambios en los parámetros físico-químicos del agua, incluyendo temperatura y procesos de acidificación.	<ul style="list-style-type: none"> • “Pienso que sería un indicador demasiado bueno para estudiar la temperatura del agua o el oleaje” • “Ahí se refleja el daño que se está ocasionando por los cambios de temperatura, como un indicador” • “Responden ante la acidificación y ante concentraciones altas de dióxido de carbono” • “Son un indicador de fuentes de contaminación”
Fuente para estudios de datación		Fuente de información para la atribución de tiempo o fecha de existencias a organismos y procesos en el tiempo.	<ul style="list-style-type: none"> • “Sería súper interesante sacarle datos sobre clima, hacer datación” • “Está toda la parte de geología marina” • “¿Verdad que tal vez sacar una muestra, hacer un carbono 14? “

			<ul style="list-style-type: none"> • “Podríamos tener un control cruzado poder confirmar la edad de la isla, la edad de los islotes”
	Patrimonio cultural e identidad	Contribución del ecosistema al patrimonio cultural y de identidad. Incluyendo la apreciación del ambiente por parte de las personas y la importancia global asociada al paisaje marino.	<ul style="list-style-type: none"> • “Pues creo que deberían ser considerados un patrimonio natural definitivamente” • “Poder rescatar no solamente digamos como el interés que tiene desde el punto de vista natural, sino también como patrimonio” • “Dan como sentido de identidad”
	Información para cultura arte y diseño	Contribución del ecosistema a la existencia de características ambientales que inspiran elementos de cultura, arte y diseño.	<ul style="list-style-type: none"> • “Sí, se puede usar para turismo para buceo, para fotografía, con macro” • A los turistas les gusta mucho porque a la hora de tomar fotografías los contrastes de colores se ven muy bonitos” • “Les gusta para fotografías de revista”