












Nuevas aportaciones sobre las esponjas de agua dulce (Porifera: Spongillidae) en aguas temporales de Costa Rica

Juan Rueda^{1,*} , Ángel Gálvez¹ , Andreu Castillo-Escrivà¹ , Fabián Bonilla² , Berenice de Manuel¹ , Liliam Morales² , Maria Bisquert¹ , Mahmood Sasa² , Juan Monrós¹ , Xavier Armengol¹  y Francesc Mesquita-Joanes¹ 

¹ Institut Cavanilles de Biodiversitat i Biologia Evolutiva (ICBiBE), Universitat de València. C/ Catedràtic José Beltrán Martínez, 2, 46980 Paterna València (España).

² Instituto Clodomiro Picado, Facultad de Microbiología, Universidad de Costa Rica, Dulce Nombre, Vázquez de Coronado, San José, Costa Rica.

* Corresponding author: juan.rueda@uv.es

Received: 04/07/22

Accepted: 13/02/23

RESUMEN

Nuevas aportaciones sobre las esponjas de agua dulce (Porifera: Spongillidae) en aguas temporales de Costa Rica

Entre 2017 y 2018 se realizó un estudio limnológico de 30 lagunas temporales de Costa Rica. Entre otros organismos, se estudiaron las esponjas de agua dulce (Porifera: Spongillidae), en cuya distribución se centra el presente estudio. De las muestras se aislaron 15 552 gémulas de esponjas repartidas en 21 localidades de la provincia de Guanacaste. Este material se obtuvo a lo largo de seis campañas de muestreo efectuadas entre mayo de 2017 y diciembre de 2018. Las especies de esponjas identificadas fueron *Radiospongilla crateriformis* (Potts, 1882), *Corvoheteromeyenia heterosclera* (Ezcurra de Drago, 1974), *Tubella variabilis* Bonetto & Ezcurra de Drago, 1973 y *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759) con nuevas localidades. Se recolectaron las cuatro especies juntas en una laguna denominada “El Sitio” y se citan dos nuevas localidades de *T. variabilis* en “Sainalosa” y “El Sitio” junto con *Ephydatia fluviatilis* y *Corvoheteromeyenia heterosclera* en la primera, ambas lagunas localizadas en la provincia de Guanacaste. Además, destaca la recolección de gémulas de *T. variabilis* aglutinadas en el tubo de alojamiento del oligoqueto *Aulophorus vagus* Leidy, 1880 (Annelida: Oligochaeta: Naididae). Todas las gémulas se recolectaron únicamente en la vertiente Pacífica de Costa Rica, mientras que no se encontró ninguna en las lagunas muestreadas en la vertiente Atlántica, correspondiéndose con una mayor disponibilidad de fitoplancton en la primera, y mayor transparencia y menor concentración de sales del agua en la segunda.

Palabras clave: Poríferos dulceacuícolas, lagunas temporales, *Corvoheteromeyenia heterosclera*, *Radiospongilla crateriformis*, *Tubella variabilis*, *Ephydatia fluviatilis*, Costa Rica

ABSTRACT

Contribution to the knowledge of freshwater sponges (Porifera: Spongillidae) from temporary water bodies of Costa Rica

Between 2017 and 2018 we carried out a limnological survey of 30 temporary water bodies in Costa Rica. Among other organisms, we studied freshwater sponges (Porifera: Spongillidae), on which this study is focused. We collected 15 552 sponge gemmules from 21 localities in the province of Guanacaste. This material was obtained throughout six sampling campaigns carried out between May 2017 and December 2018. The sponge species identified were *Radiospongilla crateriformis* (Potts, 1882), *Corvoheteromeyenia heterosclera* (Ezcurra de Drago, 1974), *Tubella variabilis* Bonetto & Ezcurra de Drago, 1973 and *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759), including new localities. The four species were collected together in a pond called “El Sitio”, and this site, together with “Sainalosa” are also two new localities for *T. variabilis*, found together with *Ephydatia fluviatilis* and *Corvoheteromeyenia heterosclera* in the latter locality, both ponds located in the province of Guanacaste. In addition, it is remarkable the finding of *T. variabilis* gemmules agglutinated over the housing tube of the oligochaete *Aulophorus vagus* Leidy, 1880, (Annelida: Oligochaeta: Naididae). All gemmules were collected only on the Pacific slope of Costa Rica, while we did not find any in the ponds sampled on the Atlantic slope, possibly related to the higher phytoplankton concentration in the

former, and the higher water transparency and lower salt content in the latter.

Key words: *freshwater sponges, temporary ponds, Corvoheteromeyenia heterosclera, Ephydatia fluviatilis, Radiospongilla crateriformis, Tubella variabilis, Costa Rica*

This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International (CC BY-NC 4.0) License.

INTRODUCCIÓN

Las esponjas de agua dulce tienen un ciclo biológico estacional con un rápido crecimiento a partir de las gémulas (elementos de reproducción asexual) (Calheira et al., 2019), que alterna con períodos de formación de gémulas, desintegración de la colonia y latencia de gémulas. Estas fases del ciclo varían según la especie y las condiciones climáticas locales. Estas esponjas se localizan más comunmente sobre las superficies inferiores que sobre las superiores de cualquier sustrato disponible. Los Spongillida están muy extendidos en todos los continentes, excluyendo la Antártida, y varias especies, probablemente en algunos casos incluso complejos de especies, muestran un amplio rango geográfico (Manconi & Pronzato, 2007, 2008, 2015). Varios registros se centran en condiciones extremadamente estresantes, por ejemplo, agua temporal (permafrost) en las regiones circumpolares del norte, agua temporal en desiertos cálidos, pequeños estanques temporales en condiciones subáridas-áridas, y cuencas hidrográficas tropicales caracterizadas por inundaciones y variaciones extremas del nivel del agua (Manconi & Pronzato, 2008, 2015) En la región subtropical se encuentran en diversos hábitats, incluidos los que experimentan una desecación estacional y los que tienen agua salobre (Poirrier, 1982, Manconi & Pronzato, 2016b), y las diferentes especies responden a una variedad de condiciones ambientales, incluyendo el tipo de sustrato, la hidrodinámica (aguas lóxicas y lénticas), la concentración de sales o el pH del agua (Docio et al., 2021).

Los Spongillida (Porifera) colonizan cuerpos de agua dulce temporales a nivel mundial. Para mejorar la colonización, la supervivencia, la persistencia a largo plazo y la dispersión, la mayoría de las esponjas continentales presentan la criptobiosis como latencia de los cuerpos de reposo, es

decir, gémulas asexuales, de 0.25 a 1 mm de diámetro, que contienen células estaminales protegidas por una teca colágena generalmente armada por espículas esqueléticas silíceas (Manconi & Pronzato, 2016b).

Las características de valor taxonómico asociadas a las gémulas son la disposición de las gemoscleras en el manto de la gémula, la estructura y el grosor de la capa neumática del manto (la capa intermedia que suele contener espacios de aire), la estructura del foramen (la abertura por la que las células salen de la gémula) y la ubicación de las gémulas dentro de la esponja, así como la morfología de los diferentes tipos de espículas (Volkmer-Ribeiro 1981, Manconi & Pronzato, 2007 en Custodio, Manconi & Pronzato, 2016b).

Según Poirrier (1982), en la fecha del estudio solo se conocían tres especies de esponjas de agua dulce para América Central: *Eunapius fragilis* (Leidy, 1851) para Guatemala, citada por Meek (1905) y Penney & Racek (1968), *Trochospongilla leidyi* (Bowerbank, 1863) y *Tubella horrida* (Weltner, 1883) para Panamá, citadas por Jones & Rutzler (1975) y Poirrier (1990) respectivamente, *Anheteromeyenia ryderii* (Potts, 1882) para Belize (Poirrier, 1977) y las *Spongilla alba* Carter, 1849 y *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759) para el Salvador (Poirrier & Trabanino, 1989). Además, Murillo & Mora (1994) informaron de la presencia de *E. fluviatilis* en la provincia de Guanacaste (Costa Rica) según comunicación personal de Poirrier. Manconi y Pronzato (2005) aportan la presencia de una nueva especie para Cuba, *Anteromeyenia cheguevarai*, junto con *Ephydatia facunda* Weltner, 1895, *Radiospongilla crateriformis* (Potts, 1882) y *Radiospongilla* sp. Volkmer-Ribeiro & Machado (2009) citan por primera vez *Tubella variabilis* Bonetto & Ezcurra de Drago, 1973 para el área caribeña, concretamente en Costa Rica. Previamente, Roush (1999) ya había citado para este país *Radiospongilla* sp.,

Dosilia sp., *Corvomeyenia* sp., *Spongilla cenota* y *Trochospongilla* sp.

Dado el escaso conocimiento de este grupo en la región, en el presente trabajo aportamos nuevos datos sobre el filo Porifera (orden Spongillida) gracias al estudio de muestras de invertebrados de aguas temporales de Costa Rica. Se realizaron muestreos durante seis campañas, desde mayo de 2017 hasta diciembre de 2018 en 30 lagunas someras repartidas entre las provincias de Guanacaste, Heredia y Limón (Fig. 1; Figuras S1-S4 (material suplementario disponible en <http://www.limnetica.net/es/limnetica>)). Este nuevo estudio sobre el orden Spongillida de Costa Rica es una continuación de los que se emprendieron entre los años 2010 y 2011 en Nicaragua y Costa Rica (Rueda & Mesquita-Joanes, 2016; 2018), ampliando el conocimiento sobre la distribución geográfica de estos organismos en Costa Rica.

METODOLOGÍA

Se seleccionaron treinta cuerpos de agua de manera no aleatoria para asegurar la representación de una mayor diversidad de organismos en lagunas de diferentes tamaños y estacionalidad en tres provincias de Costa Rica; 21 localidades en Guanacaste, pertenecientes a la costa del Pacífico y nueve en las provincias de Heredia y Limón en la costa del Atlántico (Fig. 1, Tabla S1 (material suplementario disponible en <http://www.limnetica.net/es/limnetica>)). Más detalles de esta selección y sobre la toma de datos *in situ*, así como sobre los análisis posteriores de las muestras en laboratorio (conductividad, temperatura del agua, pH, oxígeno, alcalinidad, nitritos, nitratos, amonios, clorofila *a*, cloruros y sulfatos) se pueden ver en Olmo et al. (2022) y Gálvez et al. (2022). Durante los trabajos de toma de muestras de macroinvertebrados se realizó al mismo tiempo la cuantificación de las variables físico-químicas o la obtención de muestras para posteriores análisis en el laboratorio que se han listado. Se efectuaron seis campañas de muestreo entre mayo de 2017 y diciembre 2018. Los datos de las precipitaciones, basados en el periodo 1970-2000, se obtienen del servidor worldclim.org (Fick and Hijmans, 2017) y la altitud de las imágenes de satélite de Google Earth (Google inc.).

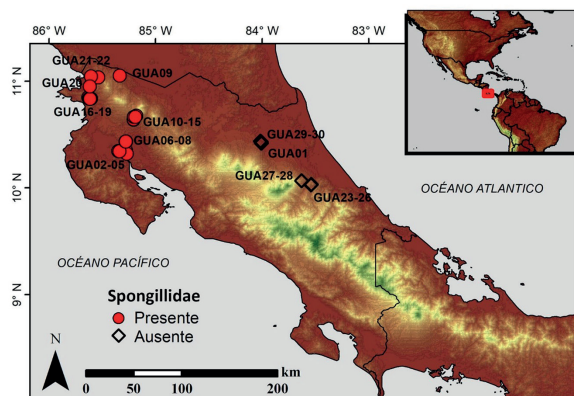


Figura 1. Situación de las 30 lagunas de Costa Rica muestreadas durante 2017-2018. *Location of the 30 Costa Rican ponds sampled during 2017-2018.*

Se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para ordenar las muestras según sus características ambientales, mediante el programa PAST v. 3.0 (Hammer et al., 2001; Hammer, 2013). Para ello se utilizó el promedio de los valores medidos en las seis campañas de muestreo en cada laguna. Previamente al PCA, para evitar la multicolinearidad, se realizó una selección de los parámetros a utilizar en análisis posteriores en base al análisis de correlación lineal de Pearson. Se usó para ello una correlación superior a 0.8 (en valor absoluto) con un *p*-valor inferior a 0.001.

Para la recolección semi-cuantitativa de los macroinvertebrados acuáticos, se utilizó una red de mano cuya malla posee una luz de poro de 250 μm . Dicha red de 25 cm de ancho se introduce mediante un barrido en la parte inferior de la columna de agua de todos los hábitats diferenciados en cada laguna. El material biológico recolectado se acumula en una bandeja hasta la finalización del muestreo. El material se guarda en un envase de polietileno, al cual se le añade etanol al 70 % para su conservación. La identificación de los organismos en general y el recuento de los mismos se realiza en laboratorio mediante lupa binocular (Motic Digital Microscope DM-143). Posteriormente, tras la separación e identificación de los organismos y sus formas de resistencia, en este caso correspondientes a las esponjas de agua dulce, se aislaron las espículas y las gemoscleras y

se recubrieron con oro-paladio en el servicio de microscopía de la Universidad de Valencia para observarlas al microscopio electrónico de barrido SEM Hitachi S4800. La morfología del esqueleto y de las gémulas de los poríferos se considera el mejor carácter diagnóstico de identificación (Manconi & Pronzato 2002). Se realizaron fotografías al microscopio óptico y electrónico de gémulas y espículas. Para poder observar las espículas y las gemoscleras se prepararon mediante el protocolo de Volkmer-Ribeiro (1985). Además, la primera identificación se realizó también con una gémula introducida dentro de una gota de lejía expuesta sobre un porta objetos con cubreobjetos de cristal y se esperaba unos cinco minutos. Tras la digestión de la espongina por la lejía se pueden observar perfectamente las gemoscleras totalmente limpias.

RESULTADOS Y DISCUSIONES

Identificación de las especies

El material examinado durante la identificación de los macroinvertebrados de las muestras permitió aislar 15 552 gémulas y algunos restos de individuos de poríferos, distribuidos en las lagunas situadas en la vertiente del Pacífico; no se recolectó ningún ejemplar en las muestras de la vertiente Atlántica. La clasificación de los Porifera Grant, 1836 se realizó principalmente según los criterios de Bonetto & Ezcurra de Drago (1973), Pinheiro et al. (2015), Calheira & Pinheiro (2016) y Manconi & Pronzato (2016a), con los que se identificaron cuatro especies: *Corvoheteromeyenia heterosclera* (Ezcurra de Drago, 1974), *Radiospongilla crateriformis* (Potts, 1882), *Tubella variabilis* Bonetto & Ezcurra de Drago, 1973 y *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759). A continuación, aportamos la clasificación sistemática de las especies identificadas, además de su distribución en las muestras e información sobre su biología (ver también Fig. 5, Tablas S1, S2 y S3 (material suplementario disponible en <http://www.limnetica.net/es/limnetica>)). Todo el material estudiado está depositado en el Museo de la Universidad de Valencia de Historia Natural (MUVHN) en Burjassot (España) con los códigos: ZT0115, ZT0116 para las gémulas y PVA000

para la preparación al microscopio electrónico de barrido (SEM).

Filo: PORIFERA Grant, 1836

Clase: DEMOSPONGIAE Sollas, 1885

Orden: SPONGILLIDA Manconi & Pronzato, 2002

Familia: Spongillidae Gray, 1867

Género: *Corvoheteromeyenia* Ezcurra de Drago, 1979

1.-Especies: *Corvoheteromeyenia heterosclera* (Ezcurra de Drago, 1974) (Figs. 2A-D; 4A-B).

Aisladas 8532 gémulas y restos de esponjas. Se colectan gémulas de esta especie en 20 localidades de la costa del Pacífico de las 30 que se muestrearon en el presente estudio. Esta especie ha resultado ser la de mayor presencia ya que la encontramos en 20 de las 21 lagunas muestreadas en Guanacaste (Fig. 5, Tablas S1 y S2). Casi siempre se encuentra acompañada de *Radiospongilla crateriformis* salvo en cinco lagunas (Gua11, 14, 19, 20 y 21). En la primera campaña, la mayor cantidad de gémulas se contabilizaron en “Falconiana 2” (406-Gua07) y “Juncos” (402-Gua15). Durante la segunda campaña, la mayor fue en Jícaro (341-Gua18), en la tercera en el “Parque Nacional Nicaragua” (435-Gua3), en la cuarta, la quinta y la sexta fue en “Estero Blanco” (481/2730/886-Gua13).

Diámetro de las gémulas [mínimo-(promedio)-máximo]: 348.1-(401.2)-443.7 μm (Fig. 2A). Longitud de las gemoscleras birrotuladas: 49.6-(66.8)-89.3 μm (Fig. 2B-C), insertadas radialmente en las gémulas (Fig. 2C). Longitud de las microscleras acanthoxeas: 56.8-(93.9)-110.1 μm (Fig. 2D).

Corvoheteromeyenia es un género endémico de la región Neotropical. Brasil ha colocado en su lista roja a la especie *C. heterosclera* junto con otras tres (Amaral et al., 2008). El género incluye tres especies, *C. australis* (Bonetto & Ezcurra de Drago, 1966), *C. sanidastosclera* (Pinheiro, Silva & Calheira, 2015) y *C. heterosclera* (Ezcurra de Drago, 1974). Esta última está citada en Argentina, Brasil (Volkmer-Ribeiro et al. 1998, Nicacio & Pinheiro 2015, Pinheiro et al. 2015, Calheira & Pinheiro 2016), Venezuela (Volkmer-Ribeiro & Pauls 2000), Curaçao (Debrot & van Soest 2001;

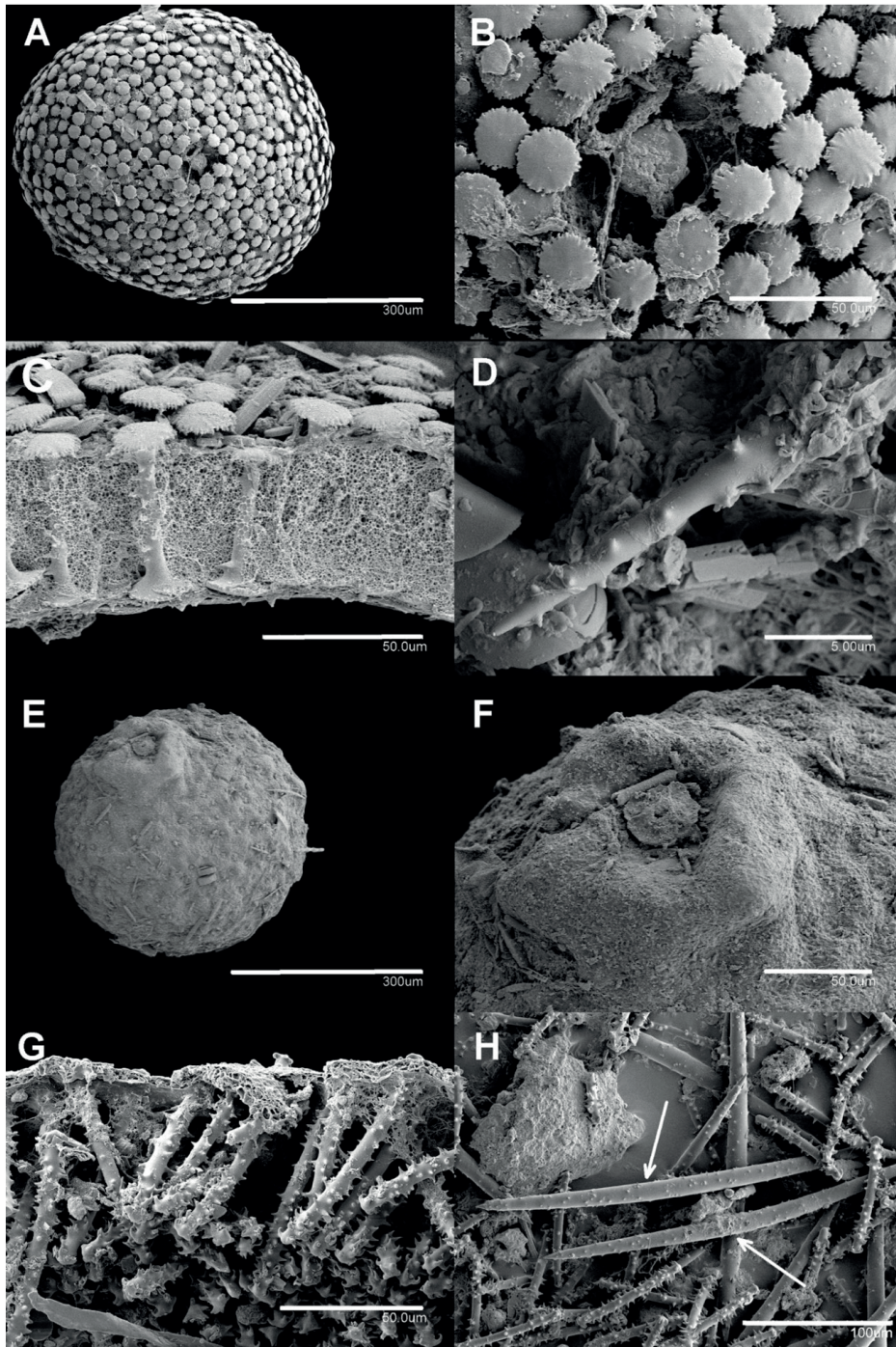


Figura 2. A-H: Fotografías al microscopio electrónico de barrido (SEM). A: Gémula de *Corvoheteromeyenia heterosclera*, B: Cabeza exterior de las espículas birrotuladas de *C. heterosclera*, C: capa externa de una gémula de *C. heterosclera*, D: Microsclera de *C. heterosclera*, E: Gémula de *Radiospongilla crateriformis*, F: detalle del foramen de *R. crateriformis*, G: capa externa de una gémula de *R. crateriformis*, H: Megasclera de *R. crateriformis*. A-H: Scanning electron microscope (SEM) photographs. A: gemmule of *Corvoheteromeyenia heterosclera*, B: outer head of the birotulate spicules of *C. heterosclera*, C: outer layer of a gemmule of *C. heterosclera*, D: Microsclera of *C. heterosclera*, E: gemmule of *Radiospongilla crateriformis*, F: detail of the foramen of *R. crateriformis*, G: outer layer of a gemmule of *R. crateriformis*, H: Megasclera of *R. crateriformis*.

Manconi & Pronzato 2007), Nicaragua (Rueda & Mesquita-Joanes, 2018) y Costa Rica (Volkmer-Ribeiro *et al.*, 2009), aunque según Calheira & Pinheiro (2016), esta última cita es dudosa y debería asignarse a *Corvoheteromeyenia* sp. sin especificar. Según la clave de las especies del género, Calheira & Pinheiro (2016: 372) establecen que *C. heterosclera* se separa de las otras dos (*C. australis* y *C. sanidastosclera*), por poseer microscleras acanthoxeas. En las muestras obtenidas en el presente estudio no se observaron ni megascleras, microscleras pseudorótulas ni gemoscleras sanidaster. Sin embargo, el primer tipo de microscleras acanthoxeas, encontradas en las campañas de 2010-11 (Rueda & Mesquita-Joanes, 2018) sí que se localizan, aunque muy escasamente, en las campañas del presente estudio, al disponer básicamente de gémulas y escaso material de las esponjas. Al disponer de alguna de este tipo, (Fig. 2D) se observa una similitud con las presentadas por Volkmer-Ribeiro & Machado (Fig: 27 pág. 339; 2009), por lo que pensamos que nos podríamos encontrar con dos especies del género *Corvoheteromeyenia* en las aguas estudiadas, por un lado, *C. heterosclera*, que ya se presentaron en Rueda & Mesquita-Joanes (2018; Figs. 3B y 3G-H) para Costa Rica y Nicaragua y, por otro, de *Corvoheteromeyenia* sp. como sugiere uno de los revisores en relación a la duda que plantean Calheira & Pinheiro (2016) de las citas de *C. heterosclera* de Costa Rica. Por lo tanto, sería interesante obtener más muestras de material, a ser posible de individuos desarrollados de esponjas de estas localidades, para la comparación con los diferentes tipos de espículas de los neotipos de *C. heterosclera* como se revisan en Calheira & Pinheiro (2016) para confirmar si se trata de esta u otra especie por describir del género *Corvoheteromeyenia*.

Género: *Radiospongilla* Penney & Racek, 1968
2.-Especies: *Radiospongilla crateriformis* (Potts, 1882). (Figs. 2E-H, 4C-D)

Aisladas 6986 gémulas. Se colectan gémulas de esta especie en 16 lagunas, todas ellas en la vertiente del Pacífico. Casi siempre se encuentra acompañando a *C. heterosclera* salvo en una laguna “Falconiana pequeña” (Gua08, Palo Verde) (Fig. 5, Tablas S1 y S2). En la primera y segunda campaña, la mayor cantidad de gémulas se reco-

lectan en “Jícara” (908/488-Gua18, Santa Rosa, Guanacaste). Durante la tercera fue en “La Bocana” (1270-Gua02, Palo Verde). En la cuarta campaña la mayor cantidad se encuentran en “Altamira” (515-Gua12, Miravalles). En la quinta es “La Escondida” (262-Gua16, Santa Rosa) y en la sexta fue en “Estero Blanco” (752-Gua13).

Diámetro de las gémulas: 198.3-(403.8)-432.7 μm . Longitud de las gemoscleras: 52.7-(73.5)-85.9 μm , insertadas radialmente en las gémulas.

La especie se distribuye por Estados Unidos (Potts, 1882, Penney & Racek, 1968), Canadá (Ricciardi, 1992, Ricciardi & Reiswig, 1993), Australia (Reiswig *et al.*, 2010), Sureste de Asia, incluyendo Indonesia y Java (Manconi *et al.*, 2013) y Centroamérica: Barbados (Bass & Volkmer-Ribeiro, 1998), Cuba (Manconi & Pronzato, 2005), Costa Rica (Volkmer-Ribeiro & Machado, 2009), México (Old, 1936, revisado en Nicacio *et al.*, 2011) y Nicaragua (Rueda & Mesquita-Joanes, 2016).

Género: *Tubella* Carter, 1881

3.-Especies: *Tubella variabilis* Bonetto y Ezcurra de Drago, 1973. (Figs. 3A-H)

Aisladas 29 gémulas con restos de esponjas en dos lagunas, todas ellas en la costa del Pacífico. Alguna embebida en la estructura del tubo de alojamiento de un ejemplar de la especie de oligoqueto *Aulophorus vagus* (Fig. 3H). Se colectan en dos únicas muestras de la costa del Pacífico. Se aportan dos nuevas localidades a la citada por Volkmer-Ribeiro & Machado (2009) en Guanacaste (Fig. 5, Tablas S1 y S2), la primera en “Sainalosa” con cinco gémulas (Gua11), Miravalles, y la otra localidad en “El Sitio” (Gua22), La Cruz, durante la campaña de mayo-junio 2017 con 21 gémulas y tres más en octubre del mismo año.

Megascleras pequeñas, delgadas, ligeramente curvadas, anfioxa espinosa, con tamaños bastante variables y extremidades gradualmente afiladas y/o muy afiladas con espinas diminutas y escasamente distribuidas (Fig. 4F). Longitud de las megascleras: 312.3-(454.9)-496.8 μm y microscleras ausentes. Gemoscleras birrotuladas con ambas rótulas vueltas hacia fuera (Figs. 3F-G), la interna conteniendo la externa. Rótula interna grande y plana (Fig. 3G), con borde fino y liso; rótula ex-

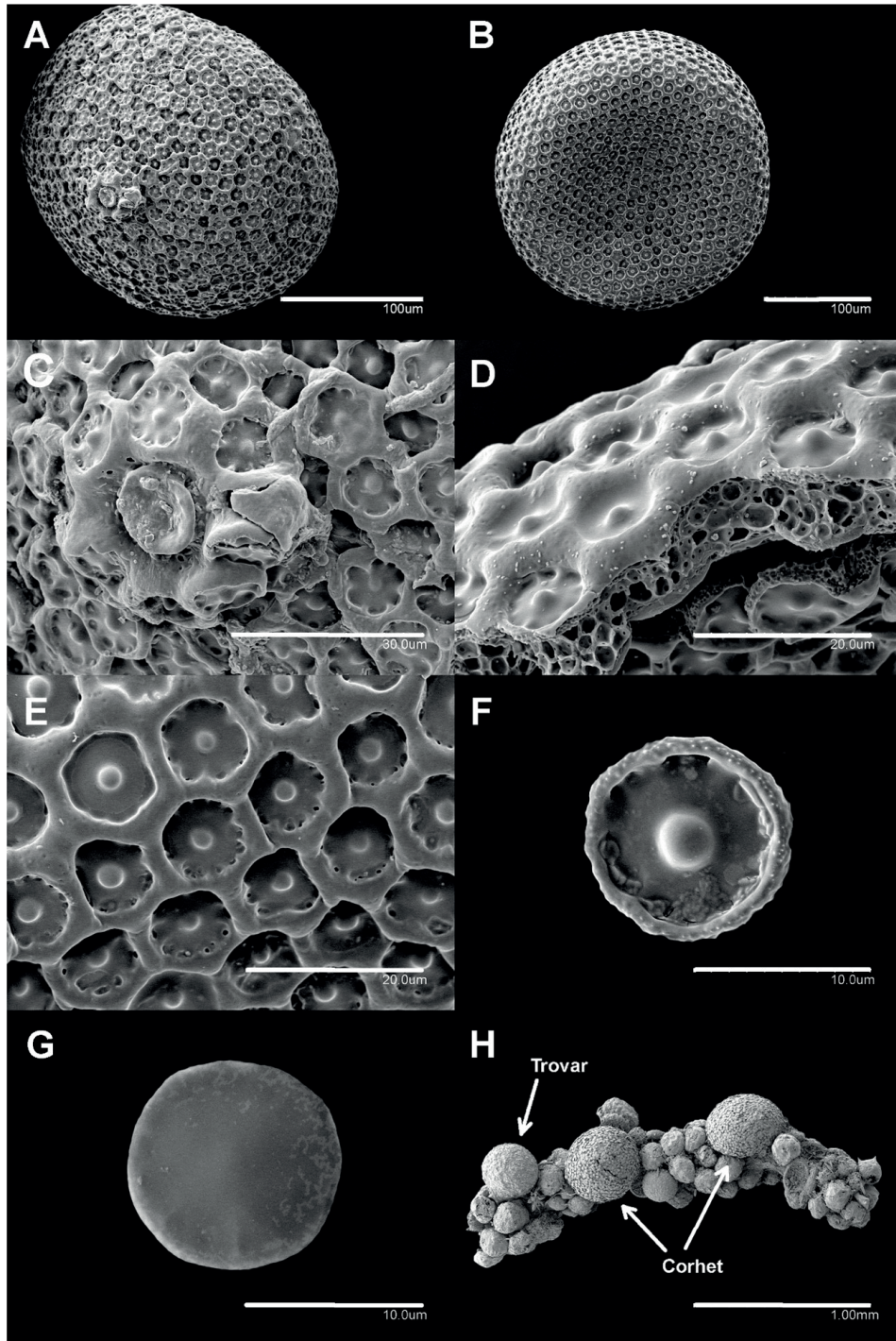


Figura 3. A-H: Fotografía al microscopio electrónico de barrido (SEM): *Tubella variabilis*, A: Gémula, B: Gémula ventral, C: Foramen, D: capa externa de una gémula, E: detalle de la parte superior de la capa externa de la gémula, F: cara externa de una birrotulada, G: cara interna de una birrotulada, H: tubo de *Aulophorus vagus* con una gémula de *T. variabilis* (Trovar) y dos de *C. heterosclera* (Corhet) incrustadas. A-H: Scanning electron microscope (SEM) photographs: *Tubella variabilis*, A: gemmule, B: gemmule, C: foramen, D: outer layer of a gemmule, E: detail of the upper part of the outer layer of the gemmule, F: outer face of a birotule, G: inner face of a birotule, H: tube of *Aulophorus vagus* with one gemmule of *T. variabilis* (Trovar) and two of *C. heterosclera* (Corhet) embedded.

terna ligeramente más pequeña, copa perfilada, borde grueso, exterior circular y liso con su porción interna ondulada, de aspecto floral, microespinado en su borde y que contiene la proyección redondeada del eje. Éste es liso y afinado hacia su parte central (Fig. 3F). Longitud de los gemoscleras: 8.8-(10.7)-11.8 μm . Las gémulas son diminutas: 193.9-(221.4)-261.1 μm , esféricas o cóncavas (Figs. 3A-B, 4E). Tubo foraminal corto (Fig. 3C), provisto o no de un cuello irregularmente perfilado de espongina. Capa gemular interna en dos capas finas; capa neumática formada por una red regular de fibras de espongina produciendo también celdas de aire esféricas regulares (Fig. 3D). Gemoscleras radialmente incrustadas en la capa neumática, las rotulas exteriores y la extremidad del eje que contienen llegan más allá de la gruesa capa externa (Figs. 3C-E).

La especie fue descrita por Bonetto & Ezcurra de Drago (1973) en aguas argentinas bajo el género *Trochospongilla* Vejdovsky 1883. Posteriormente, Pinheiro & Nicacio (2012) restituyen el género *Tubella* Carter 1881, considerando *Trochospongilla* como una sinonimia junior de aquel. Volkmer-Ribeiro & Machado (2009) citan por primera vez la especie para el área caribeña, concretamente en Costa Rica. Nuestra aportación supondría la segunda cita con dos lagunas más para Guanacaste. Los resultados aportados sugieren la protección de los hábitats en los que se ha encontrado hasta la fecha, al ser una zona de bosque tropical seco cuya extensión se ha visto reducida drásticamente en los últimos años.

Género: *Ephydatia* Lamouroux, 1816

4.-Especies: *Ephydatia fluviatilis* (Linnaeus, 1759). (Figs. 4H-I)

Se colectan gémulas únicamente en mayo de 2017 (Fig. 5, Tablas S1 y S2) en “Sainalosa” (dos-Gua11, Miravalles) y en “El Sitio” (tres-Gua22-La Cruz) con dos megascleras (de 216 y 271 μm de longitud) adheridas en una de ellas y colectadas en dos únicas muestras casualmente coincidentes con *Tubella variabilis*. Longitud de las gemoscleras birrotuladas: 24.3-(27.7)-31.5 μm . Las gémulas miden: 344.3-(399.4)-463.1 μm , esféricas.

Se trata de una especie sub-cosmopolita (Morales & Negro, 2015) de la que, según Murillo & Mora (1994), hasta la fecha de su estudio no exis-

tiría ningún registro de esponjas de agua dulce en Costa Rica. Sin embargo, aportan una “com. pers.” de Poirrier sobre la existencia de *Ephydatia fluviatilis* y *Radiospongilla* en la provincia de Guanacaste (sin localización). Además, citan el desarrollo de masas blanquecinas que posteriormente fueron identificadas por Volkmer-Ribeiro (según agradecimientos) como *Ephydatia fluviatilis* y que podrían haber estado sobre *Polygonum punctatum* (Elliot), y *Echinochloa pyramidalis* (Lam.) Hitchc. & Chase, vegetación trasladada en un tanque de asbesto (amianto). Las dos plantas fueron recolectadas en el Refugio Nacional de Vida Silvestre Caño Negro (Costa Rica) (Murillo & Mora, 1994).

Las esponjas en el marco de la físico-química de las aguas muestreadas

Tras el análisis de correlación, se quedaron los siguientes parámetros por debajo del valor de correlación límite utilizado: fosfatos, amonios, nitritos y nitratos, clorofila *a*, Secchi, pH, conductividad, oxígeno, altitud y precipitaciones (Tabla S3, material suplementario disponible en <http://www.limnetica.net/es/limnetica>), los cuales se utilizaron para el PCA. Los dos primeros factores del análisis de componentes principales (PCA) (Fig. 5) explican respectivamente el 31.52 % y el 15.77 % de la varianza total. El primer factor se correlaciona principalmente con el disco de Secchi, la altitud, el oxígeno, las precipitaciones y los nitratos/nitritos, de forma negativa, frente al pH, la conductividad, los amonios, los fosfatos y la clorofila *a* con una correlación positiva. Por tanto, este factor puede interpretarse como de pH, clorofila, amonios, conductividad y fosfatos crecientes, y transparencia del agua, precipitaciones, altitud, oxígeno y relación nitratos/nitritos decrecientes hacia los valores positivos del eje. El segundo factor contraponen el pH, la conductividad, los fosfatos, el oxígeno, la altitud y Secchi, en la parte negativa, frente al amonio principalmente en la positiva. Podemos interpretar el primer factor como de elevadas precipitaciones y altitud ligadas a la baja conductividad y clorofila *a* en el agua (en su parte negativa, correspondiente a lagunas de la vertiente atlántica), mientras que el segundo factor parece estar más bien relacionado

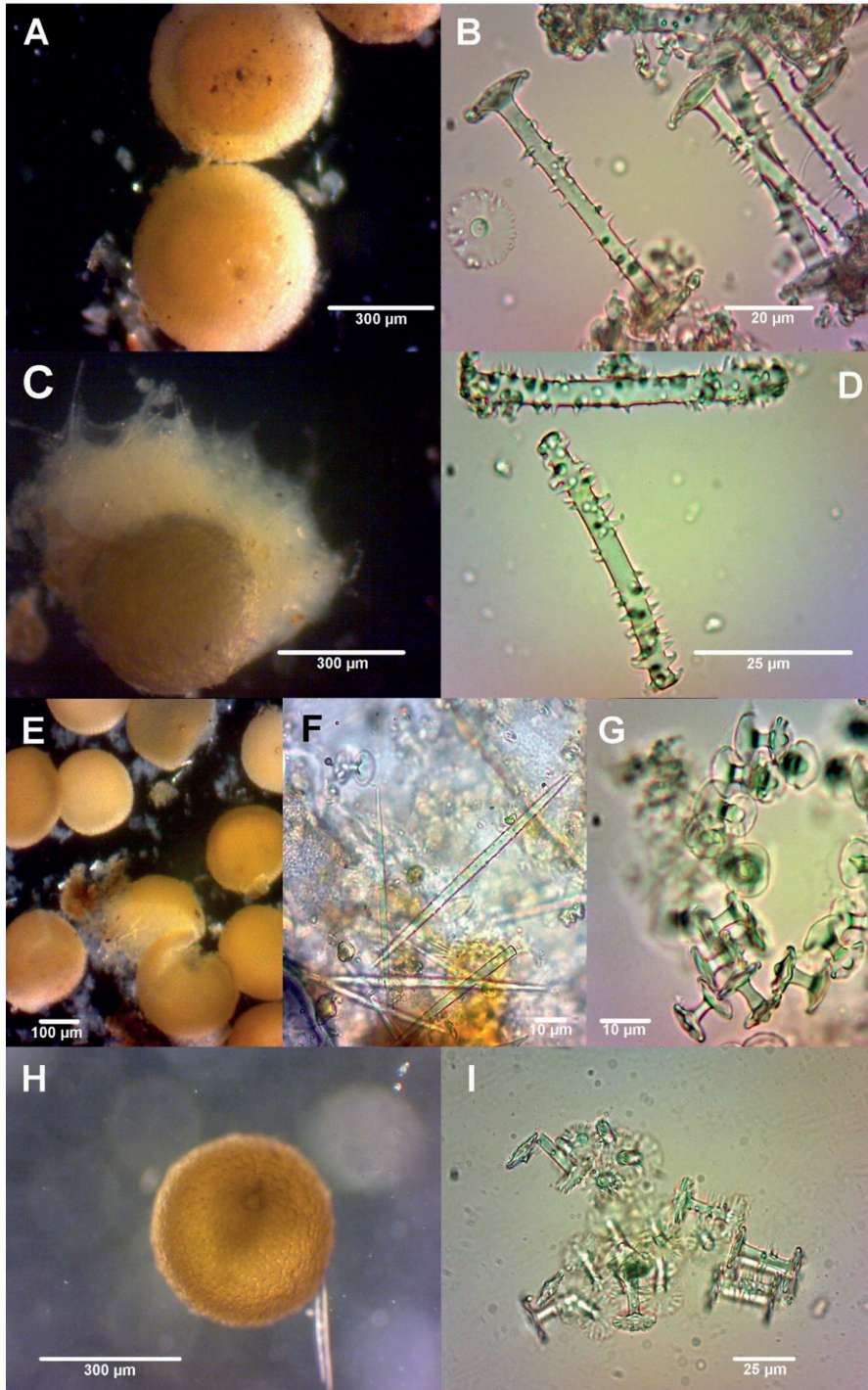


Figura 4. A-I: Fotografías al microscopio óptico, A-B: *Corvoheteromeyenia heterosclera*, A: gémulas, B: espículas birrotuladas, C-D: *Radispongilla crateriformis*, C: gémula con restos de esponja, D: espículas de una gémula, E-G: *Tubella variabilis*, E: Gémulas, F: Megascleras, G: Gemoscleras birrotuladas, H-I: Gémula y espículas birrotuladas de *Ephydatia fluviatilis*. A-I: Optical microscope photographs, A-B: *Corvoheteromeyenia heterosclera*, A: gemmules, B: birrotulate spicules, C-D: *Radispongilla crateriformis*, C: gemmule with sponge remains, D: spicules of a gemmule, E-G: *Tubella variabilis*, E: Gemmules, F: Megascleres, G: birrotulate gemmules, H-I: gemmule and birrotulate spicules of *Ephydatia fluviatilis*.

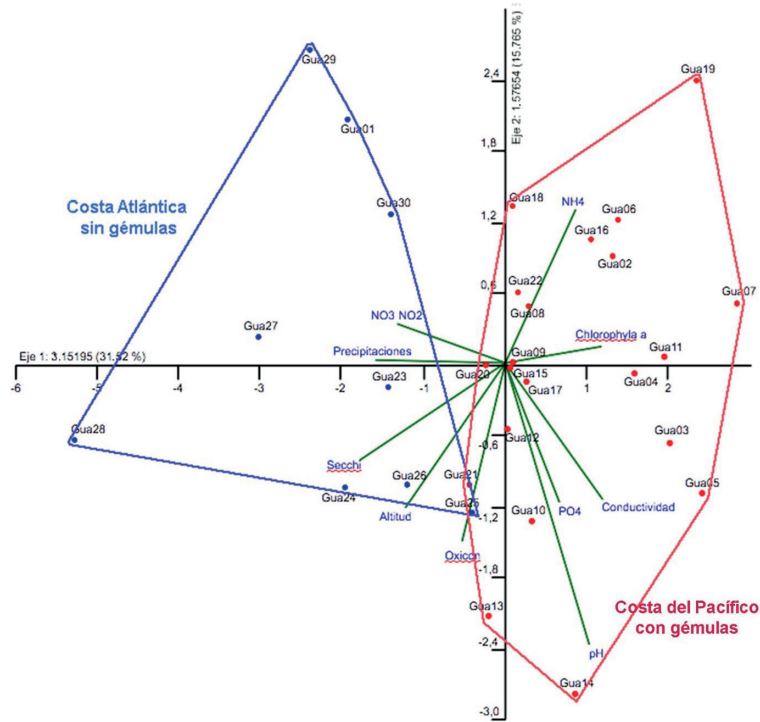


Figura 5. Análisis de componentes principales (PCA) de los datos físico-químicos promedio de las muestras obtenidas en el presente estudio durante 2017-18. La elipse roja agrupa las lagunas con presencia de esponjas. La elipse azul agrupa las lagunas sin esponjas de agua dulce. *Principal component analysis (PCA) of the mean physico-chemistry data of the samples obtained in this study during 2017-18. The red ellipse groups the ponds with the presence of sponges. The blue ellipse groups the ponds without freshwater sponges.*

con la oxigenación y estado de oxidación de la laguna; lagunas más ácidas, con menos oxígeno y más descomposición probablemente en la parte positiva del segundo eje.

La mayor parte de las lagunas sin esponjas, correspondientes a la vertiente atlántica, se ordenan en la parte negativa del primer eje. En cualquier caso, la figura 5 nos indica cómo se ordenan las muestras principalmente según su hidroperiodo y altitud. Se observa que a menores precipitaciones, mayor conductividad y concentración de clorofila *a*, tenemos también menor altitud y menor transparencia del agua, correspondiente a las lagunas ocupadas por esponjas. Se podría decir que, según los resultados del PCA, en las zonas bajas del estudio existen mayores concentraciones de algas (clorofila *a*) y materia orgánica en descomposición (sugerido por el NH_4 y PO_4), alimento básico para las esponjas (Manconi & Pronzato, 2015).

Se registran en total cuatro especies de es-

ponjas de agua dulce con escaso material de los individuos, cuyas identificaciones se han podido realizar gracias a la separación de gran cantidad de gémulas de *Corvoheteromeyenia heterosclera* (8532 ej.), de *Radiospongilla crateriformis* (6986 ej.) y muy pocas de *Tubella variabilis* (29 ej.) y de *Ephydatia fluviatilis* (5 ej.) con un total de 15 552, incluyendo segundas citas de las dos últimas, confirmando la presencia de *E. fluviatilis* y aportando dos nuevas localidades de *T. variabilis* para Costa Rica. Todas ellas se encontraron en las muestras de las lagunas de la costa del Pacífico, existiendo siempre presencia de alguna especie en todas ellas y ninguna en la costa Atlántica, más lluviosa y con características limnológicas distintas. Se ha sugerido que la formación de gémulas podría estar relacionada con un hábitat más adverso (Docio *et al.*, 2021), lo cual podría indicar que en las lagunas de la vertiente pacífica, con menor precipitación y quizás mayor tiempo

de secado y probabilidad de cambios estacionales, se produzcan más gémulas como estructuras de resistencia que son, las cuales hemos encontrado. Aún así, los pocos fragmentos de esponja encontrados también lo han sido en esta vertiente pacífica. También podría darse el hecho de que las lagunas de la vertiente atlántica, por un exceso de precipitación, tengan una mayor dilución de sales y del plancton (indicado por la menor salinidad y concentración de clorofila *a* y mayor transparencia), lo que provocaría una menor densidad y crecimiento de esponjas y menor producción también de gémulas, o incluso su ausencia, ya que no hemos encontrado ningún resto. En cualquier caso, las cuatro especies se encontraron juntas en “El Sitio” (La Cruz, Guanacaste), tres en “Sainalosa” (Miravalles, Guanacaste), dos en Gua02 a Gua07, Gua09-10, Gua12-13, Gua15 a 18 y una sola en Gua08, Gua19 a 21. Todas las aportaciones son nuevas localidades catalogadas para la ciencia, siendo importantes para una gestión de protección de las lagunas citadas con presencia muy escasa de *T. variabilis* y *E. fluviatilis* pero, sin dejar de lado a las demás lagunas a causa de los beneficios ecosistémicos que aportan en “pro” de la biodiversidad y de los apartados 3, 6, 13 y 15 (en particular), y en general dentro de los Objetivos de Desarrollo Sostenible (ODS-2030) propuestos por las Naciones Unidas (UN).

AGRADECIMIENTOS

Se agradecen las aportaciones realizadas por los dos revisores del presente estudio permitiendo mejorar el manuscrito. Este estudio ha sido sostenido por el Ministerio de Economía, Industria y Competitividad-AEI, y FEDER (UE), a través del proyecto METACOM-SET (CGL2016-78260-P). Ángel Gálvez también fue apoyado por una beca FPI BES-2017-080022 del Ministerio de Economía, Industria y Competitividad de España. Agradecemos también la ayuda prestada por el Servicio de Microscopía del SCSIE de la Universidad de Valencia por su apoyo en la obtención de fotografías con el SEM.

REFERENCIAS

Amaral, A. C. Z., Volkmer-Ribeiro, C., Dreher-

- Mansur, M. C., Barbosa Dos Santos, S., Palva-Avelar, W. E., Matthews-Cascon, H., ... Gonçalves-Tiago, C. (2008). *A situação de ameaça dos invertebrados acuáticos no Brasil*. En *Livro vermelho da fauna brasileira ameaçada de extinção: invertebrados acuáticos* (Machado ABM, Drummond GM & Paglia AP, eds.) Vol I. Ministério do Meio Ambiente. Brasília. Brasil.
- Bass, D. & Volkmer-Ribeiro, C. (1998). *Radiospongilla crateriformis* (Porifera: Spongillidae) in the West Indies and taxonomic notes. *Iheringia, Série Zoologia*, 85, 123-128.
- Bonetto, A. A. & Ezcurra de Drago, I. (1973). Las esponjas del género *Trochospongilla* Veldovsky en aguas argentinas. *Physis* (Sección B), 32(84), 13-18.
- Calheira, L. & Pinheiro, U. (2016). *Corvoheteromeyenia* Ezcurra de Drago, 1979 (Spongillidae, Porifera): Genus review with proposal of neotype of *Corvoheteromeyenia heterosclera* (Ezcurra de Drago, 1974). *Zootaxa*, 4126(3), 351-374. DOI: 10.11646/zootaxa.4126.3.3
- Calheira, L., Lanna, E. & Pinheiro, U. (2019). Tropical freshwater sponges develop from gemmules faster than their temperate-region counterparts. *Zoomorphology*, 138, 425-436. DOI: 10.1007/s00435-019-00458-0
- Debrot, A. O. & Van Soest, R. W. M. (2001). First records of the freshwater sponges *Corvoheteromeyenia heterosclera* and *Spongilla alba* (Porifera: Spongillidae) from Curaçao, with species descriptions and data from Transplantation Experiments. *Caribbean Journal of Science*, 37(1-2), 88-94.
- Docio, L., Parolin, M. & Pinheiro, U. (2021). A contribution to adequate use of freshwater sponges as a proxy in paleoenvironmental studies. *Zootaxa*, 4915(4), 506-528. DOI: 10.11646/zootaxa.4915.4.3
- Fick, S. E. & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2, new 1km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302-4315. DOI: 10.1002/joc.5086
- Gálvez, Á., Peres-Neto, P. R., Castillo-Escrivà, A., Bonilla, F., Camacho, A., García-Roger, ... Mesquita-Joanes, F. (2022). Inconsistent response of taxonomic groups to space and en-

- vironment in mediterranean and tropical pond metacommunities. *Ecology*, 104(1), 1-16. DOI: 10.1002/ecy.3835
- Hammer, Ø. (2013). *PAST: PAleontological STatistics; Version 3.0: Reference manual*. Natural History Museum, University of Oslo, 221 pp. <http://folk.uio.no/ohammer/past/>
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1-9 pp.
- Jones, M. L. & Rützler, K. (1975). Invertebrates of the upper chamber, Gatún locks, Panama Canal, with emphasis on *Trochospongilla leidi* (Porifera). *Marine Biology*, 33, 57-66.
- Manconi, R. & Pronzato, R. (2002). Spongillina n. subord. Lubomirskiidae, Malawispongiidae n. fam., Metaniidae, Metschnikowiidae, Palaeospongillidae, Potamolepiidae, Spongillidae. In: Hooper, J. N. A., van Soest, R. W. M., (ed.) *Systema Porifera: a guide to the classification of sponges*. Volume 1: 921-1019.: Kluwer Academic/ Plenum Publishers, New York. USA.
- Manconi, R. & Pronzato, R. (2005). Freshwater sponges of the West Indies: discovery of Spongillidae (Haplosclerida, Spongillina) from Cuba with biogeographic notes and a checklist for the Caribbean area. *Journal of Natural History*, 39(36), 3235-3253. DOI: 10.1080/00222930500307327
- Manconi, R. & Pronzato, R. (2007). Gemmules as a key structure for the adaptive radiation of freshwater sponges: A morphofunctional and biogeographical study. In: Custódio, M. R., Lôbo-Hajdu, G., Hajdu, E. & Muricy, M. (Ed.), *Porifera Research: Biodiversity, Innovation, Sustainability*. Museu Nacional, Serie Livros 28: 61-77. Rio de Janeiro. Brasil.
- Manconi, R. & Pronzato, R. (2008). Global diversity of sponges (Porifera: Spongillina). *Hydrobiologia*, 595, 27-33.
- Manconi, R. & Pronzato, R. (2015). Phylum Porifera. In: Thorp & Covich's, *Freshwater invertebrates; Vol I. Ecology and General Biology*, Elsevier, London. UK.
- Manconi, R. & Pronzato, R. (2016a). Phylum Porifera. In: Thorp & Covich's (Eds.), *Freshwater Invertebrates. Vol II. Keys to Nearctic fauna*. Elsevier, Amsterdam. EU.
- Manconi, R. & Pronzato, R. (2016b). How to survive and persist in temporary freshwater? Adaptive traits of sponges (Porifera: Spongillida): A review. *Hydrobiologia*: 782, 11-22. DOI: 10.1007/s10750-016-2714-x
- Manconi, R., Ruengsawang, N., Vannachak, V., Hanjavanit, C., Sangpradub, N. & Pronzato, R. (2013). Biodiversity in South East Asia: an overview of freshwater sponges (Porifera: Demospongiae: Spongillina). *Journal of Limnology*, 72(s2), 313-326.
- Meek, S. E. (1905). The zoology of Lake Amatitlan, Guatemala with special reference to the ichthyology. Field Columbian Museum Publication núm. 127, *Zoological series*, 7(6), 159-206.
- Morales, J. & Negro, A.I. (2015). Nuevos registros con notas ecológicas y taxonómicas de esponjas dulceacuícolas (Porifera, Spongillida) en la Cuenca del Duero. *Graellsia*, 71 (1): 1-15.
- Murillo, R. & Mora, M. (1994). Presencia de *Ephydatia fluviatilis* (Porifera: Spongillidae) en Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 42(3), 761.
- Nicacio, G. & Pinheiro, U. (2015). Biodiversity of freshwater sponges (Porifera: Spongillina) from northeast Brazil: new species and notes on systematics. *Zootaxa*, 3981(2), 220-240. DOI: 10.11646/zootaxa.3981.2.4
- Nicacio, G., Severi, W. & Pinheiro, U. (2011). New species of *Radiospongilla* (Porifera: Spongillidae) from Brazilian inland waters. *Zootaxa*, 3132, 56-63. DOI: 10.11646/zootaxa.3132.1.2
- Old, M.C. (1936) Yucatan freshwater sponges. In: Pearse, Creaser & Hall (Eds). *The Cenotes of Yucatan*. Carnegie Institution Publication, 457, 29-32. Washington, D.C.
- Olmo, C., Gálvez, Á., Bisquert-Ribes, M. Bonilla, F., Vega, C., Castillo-Escrivà, A., De Manuel, B., Mesquita-Joanes F. (2022). The environmental Framework of temporary ponds: A tropical-mediterranean comparison. *Catena*, 210, 105845: 1-11. DOI: 10.1016/j.catena.2021.105845
- Penney, J. T. & Racek, A. A. (1968). Comprehensive revision of a worldwide collection of

- freshwater sponges (Porifera: Spongillidae). *United States Natural History Bulletin*, 272, 1-184.
- Pinheiro, U. & Nicacio, L. (2012). Resurrection and redefinition of the genus *Tubella* (Porifera: Spongillidae) with a Worldwide list of valid species. *Zootaxa*, 3269, 65-68. DOI: 10.11646/zootaxa.3269.1.6
- Pinheiro, U., Silva, C. & Calheira, L. (2015). Saniaster in freshwater sponges: an unexpected spicule for the birotuled Genus *Corvoheteromeyenia* Ezcurra de Drago, 1979. *Zoosystema*, 37 (3), 449-456. DOI: 10.11646/zootaxa.4034.2.7
- Poirrier, M. A. (1977). Systematic and ecological Studies of *Anheteromeyenia ryderi* (Porifera: Spongillidae) in Louisiana. *Transactions of the American Microscopical Society*, 96(1), 62-67.
- Poirrier, M. A. (1982). Porifera. In: Hulbert, Sh & A. Villalobos-Figueroa (eds). *Aquatic biota of Mexico, Central America and West Indies*. pp. 59-61. San Diego State University. San Diego. USA.
- Poirrier, M. A. (1990). Freshwater sponges (Porifera: Spongillidae) from Panama. *Hydrobiologia* 194: 203-205.
- Poirrier, M. A. & Trabanino, S. (1989). Freshwater sponges (Porifera: Spongillidae) from lake Ilopango, El Salvador, with observations on spicule malformation in *Spongilla alba*. *Transactions of the American Microscopical Society*, 108(2), 211-214.
- Potts, E. (1882). Three more fresh-water sponges. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 1883, 9-14.
- Reiswig, H. M., Frost, T. M. & Ricciardi, A. (2010). Porifera in: Thorp JM & Covich AP (Ed.). *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*: 97-133. Academic Press. London. UK.
- Ricciardi, A. & Reiswig, H. M. (1993). Freshwater sponges (Porifera, Spongillidae) of Eastern Canada: taxonomy, distribution and ecology. *Canadian Journal of Zoology*, 71, 665-682.
- Ricciardi, A. (1992). Taxonomy, distribution and ecology of the freshwater sponges (Porifera: Spongillidae) and bryozoans (Ectoprocta) of Eastern Canada. (PhD. Tesis, McGill University, Montreal, Canada).
- Roush, S. A. (1999). Freshwater sponges (Porifera: Spongillidae) of the Guanacaste Conservation area, Costa Rica: a preliminary survey. *Memoirs of the Queensland Museum*, 44 540
- Rueda, J. & Mesquita-Joanes, F. (2016). Primera cita para Nicaragua de la esponja de agua dulce *Radiospongilla crateriformis* (Potts, 1882) (Porifera: Spongillidae). *Anales de Biología*, 38, 103-107. DOI: 10.6018:analesbio.38.11
- Rueda, J. & Mesquita-Joanes, F. (2018). Nuevas aportaciones al conocimiento de macroinvertebrados de agua dulce de Costa Rica y Nicaragua, con especial énfasis en las esponjas. *Anales de Biología*, 40, 9-20. DOI: 10.6018:analesbio.40.02
- Volkmer-Ribeiro, C. & Pauls, S. M. (2000). Esponjas de agua dulce (Porifera, Demospongiae) de Venezuela. *Acta Biológica Venezolana*, 20(1), 1-28.
- Volkmer-Ribeiro, C., Machado, V. S. (2009). Freshwater sponges (Porifera, Demospongiae) in a benthic filter feeding community at the Guanacaste Dry Forest, Costa Rica. *Iheringia, Sér. Zool.*, Porto Alegre, 99(4), 335-344.
- Volkmer-Ribeiro, C., Mansur, M. C. D., Mera, P. S. & Ross, S. M. (1998). Biological indicators in the aquatic habitats of the Ilha de Maracá. In: Milliken W & Ratter JA (Eds). *Maracá: The Biodiversity and Environment of an Amazonian Rainforest*, pp. 403-414. John Wiley, Chichester. UK.
- Volkmer-Ribeiro, C. (1981.) Porifera. In: Hurlbert S.H., Rodriguez G., Dos Santos N.D. (Eds) *Aquatic Biota of Tropical South America, Part 2: Anarthropoda*: 86-95. San Diego State University, San Diego. USA.
- Volkmer-Ribeiro, C. (1985). Esponjas de Água doce. Manual de Técnicos para a preparação de coleções zoológicas 3. *Curitiba: Sociedade Brasileira de Zoologia*, 3, 1-7.