

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
Sistema de Estudios de Posgrado

**Factores abióticos y bióticos que regulan
la estructura y dinámica de la comunidad fitopláctica en la
zona de Punta Morales, Golfo de Nicoya.**

Tesis sometida a la consideración del Programa de Estudios de Posgrado en
Biología para optar al grado de Magister Scientiae

Ernesto Brugnoli Olivera

Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio"
Costa Rica
1998

DEDICATORIAS

A *Adriana*, mi esposa

...y en la calle codo a codo
somos mucho más que dos

Mario Benedetti

A mis abuelos *Evangelina y Rufino*,
donde esté, ellos estarán
donde vaya, irán
siempre vivos...

Nace una flor
Todos los días sale el sol
De vez en cuando escuchas aquella voz
Como de pan gustosa de cantar
En los aleros de la mente
Con las chicharras
Pero a la vez existe un transformador
Que te consume lo mejor que tenés
Te tira atrás, te pide más y más
Y llega un punto en que no querés.
Mama la libertad
Siempre la llevarás
Dentro del corazón
Te pueden corromper
Te puedes olvidar
Pero ella siempre está.
Ayer soñé
Con los hambrientos
Los locos
Los que se fueron
Los que están en prisión
Hoy desperté
Cantando esta canción
Que ya fue escrita
Hace tiempo atrás
Es necesario cantar
De nuevo una vez más.

Inconciente colectivo, Charly García

AGRADECIMIENTOS

Al Programa Mutis de la Agencia Española de Cooperación Iberoamericana (A.E.C.I.), por financiarme los estudios de Maestría.

A Alvaro Morales, director de tesis, responsable de mi formación en el área de la planctología y por su apoyo humano durante el período de estudio.

A José Antonio Vargas, por sus sugerencias como miembro del Comité de tesis y por el apoyo brindado como director del Centro de Investigaciones en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), de la Universidad de Costa Rica.

A Jenaro Acuña por brindar sus sugerencias durante mis estudios y en la elaboración de la tesis.

A Roxana Víquez por formarme en el campo del fitoplancton y por las sugerencias realizadas en la última etapa de la tesis.

Al cuerpo de docentes del CIMAR (Daisy Arroyo, Jorge Cortés, Helena Molina, Myrna López, Margarita Sylva y Gerardo Umaña) que colaboraron durante mis estudios en el área de la biología marina.

A Roger Bonilla, Federico Bolaños y Juan B. Chavarría por sus conceptos vertidos en el área de bioestadística.

A Luis D'Croz (Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Panamá) por su asesoramiento en la parte inicial y final de este trabajo

A Heidi Collazo, Juan B. del Rosario, Plinio Góndola, del Laboratorio Naos, S.T.R.I. por sus conceptos prácticos brindados al comienzo de los trabajos de tesis y por su apoyo en el final de la misma.

Al CIMAR, Universidad de Costa Rica, por todo el apoyo brindado a lo largo de los años de estudios en el área logística, de laboratorio y de computo.

A la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica, por su apoyo económico al Proyecto 800-272 y al investigador responsable Alvaro Morales, por permitirme la utilización de los datos colectados para realizar el trabajo de tesis.

Al Sistema de Estudios de Posgrado de la Universidad de Costa Rica, por su apoyo económico en los momentos solicitados.

Al Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Panamá, por recibirme como voluntario al inicio de los trabajos de tesis y por el apoyo brindado en el área de computo al finalizar la misma.

Al personal administrativo del CIMAR (Carmen Duran, Ruth Mora y Mary Segura), por su calidez humana y capacidad de soportarme durante los años de estudio.

Al administrador Tito Aldabe y personal de la Estación de Ciencias Marinas (CONICIT) por su apoyo logístico durante el año de muestreo.

A Arturo Dominici y Carlos Pérez que colaboraron como asistentes de campo durante los muestreos.

A Mariana Delfino por su identificación de las especies de copépodos y a Edgardo Díaz- Férugson por la colaboración en la separación de los grupos del zooplancton.

A Arturo Dominici y Edgardo Díaz-Férugson por su apoyo intelectual y humano en las buenos y malos momentos.

A Henry Arias, Priscila Cubero, Esteban Estrada, Astrid Mischels, Marcos Quesada, Sylvia Solano y Cristina Villavicencio por su amistad durante los años de estudio.

Al grupo de uruguayos que nos apoyaron durante estos años.

A todas las personas que alguna vez integraron la "legión extranjera", gente que siempre recordaré por su actitud frente a la vida.

A la familias Brugnoli-Olivera y Fernández de Arteaga, por su apoyo a la lejanía.

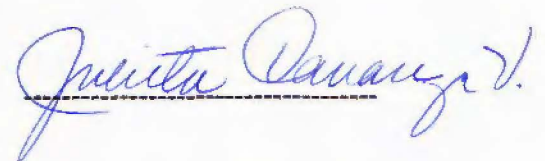
Un especial agradecimiento a las familias Ginestet-Traversa y Miranda-Bonilla por estar con nosotros durante ésta etapa de nuestras vidas.

A las personas que sin nombre y apellido han permitido llegar a buen término éste trabajo y la culminación de esta etapa de mi vida.

"Esta tesis fue aceptada por la Comisión del Programa de Estudios de Posgrado en Biología de la Universidad de Costa Rica, como requisito parcial para optar al grado de Magister Scientiae".

Comité asesor:

Julieta Carranza Velázquez Ph.D.
Representante de la Decana del
Sistema de Estudios de Posgrado



Alvaro Morales Ramírez Ph.D.
Director de Tesis



Jenaro Acuña González MSc.
Asesor



José Antonio Vargas Zamora Ph.D.
Asesor



Roxana Víquez Martínez MSc.
Asesor



Pilar Ramírez Fonseca Ph.D.
Directora del Programa de
Posgrado en Biología



Ernesto Brugnoli Olivera Lic.
Candidato

INDICE GENERAL

PORTADA.....	Pág. s/n
DEDICATORIAS.....	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
HOJA DE APROBACION.....	v
INDICE GENERAL.....	vi
PREFACIO.....	x
RESUMEN.....	xi
LISTA DE CUADROS.....	xiii
LISTA DE FIGURAS.....	xv
ABREVIACIONES Y UNIDADES UTILIZADAS EN EL APENDICE II	xvii
INTRODUCCION GENERAL	xviii

CAPITULO I

FACTORES ABIOTICOS QUE REGULAN LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD

<i>FITOPLANCTICA.....</i>	1
RESUMEN.....	1
INTRODUCCION.....	2
MATERIAL Y METODOS.....	3
Area de estudio.....	3
Parámetros meteorológicos.....	5
Colecta de muestras.....	5
Procesamiento de las muestras.....	6
Laboratorio de Campo.....	6
Laboratorios del CIMAR.....	6
Análisis estadístico.....	8
RESULTADOS.....	9
Parámetros meteorológicos.....	9
Parámetros ambientales.....	9
Nutrimentos inorgánicos disueltos.....	14
Biomasa fitopláctica fraccionada.....	19
Células fitoplácticas.....	21
Análisis multivariado.....	32

	Pág.
DISCUSION.....	33
Caracterización de la zona de Punta Morales.....	33
Factores que afectan la estructura de la comunidad fitopláncica.....	38
Temporales.....	38
Espaciales.....	39
Físicos.....	39
Ambientales.....	41
Químicos.....	43
Efectos sobre la comunidad fitopláncica.....	47
Biomasa fraccionada.....	47
Composición taxonómica.....	49
Cambios temporales en la composición taxonómica..	52
CONCLUSIONES.....	54
RECOMENDACIONES.....	55
REFERENCIAS.....	57

CAPITULO II

<i>UNA APROXIMACION AL EFECTO DE LA PRESION DE HERBIVORIA SOBRE LA COMUNIDAD FITOPLANCTICA EN LA ZONA DE PUNTA MORALES, GOLFO DE NICOYA.....</i>	71
RESUMEN.....	71
INTRODUCCION.....	72
MATERIAL Y METODOS.....	73
Area de estudio.....	73
Colecta de muestras.....	73
Procesamiento de las muestras.....	74
Laboratorios del CIMAR.....	74
Tasas de herbivoría.....	75
Consideraciones teóricas.....	75
Supuestos del modelo.....	76
Cálculo de la tasa y presión de herbivoría.....	77
Análisis estadístico.....	78

RESULTADOS.....	Pág. 79
Composición de la comunidad zoopláctica.....	79
Biomasa total zoopláctica.....	79
Organismos herbívoros.....	82
Abundancia.....	82
Biomasa.....	82
Presión de herbivoría.....	83
DISCUSION.....	85
Composición de la comunidad zoopláctica.....	85
Variación temporal.....	85
Organismos herbívoros.....	86
Abundancia específica.....	87
Biomasa.....	88
Presión de herbivoría.....	91
Tasa de crecimiento fitopláctico.....	91
Tasa de herbivoría.....	92
CONCLUSIONES.....	95
RECOMENDACIONES.....	96
REFERENCIAS.....	97
<u>CONSIDERACIONES FINALES</u>	109
Fuerzas abajo : arriba.....	109
Fuerzas arriba : abajo.....	111
Interacciones abajo : arriba – arriba : abajo y su relación con las redes tróficas dominantes.....	112
CONCLUSIONES.....	113
REFERENCIAS.....	114
<u>APENDICE I</u>	116
CONCLUSIONES FINALES.....	116
RECOMENDACIONES FINALES.....	116

	Pág.
<u>APENDICE II</u>	117
<i>VALORES OBTENIDOS DE LOS PARAMETROS ABIOTICOS Y BIOTICOS DURANTE EL PERIDO DE ESTUDIO</i>	117
EPOCA SECA.....	117
EPOCA DE TRANSICION.....	122
EPOCA LLUVIOSA.....	127

PREFACIO

Este documento fue escrito de acuerdo con el Reglamento de Tesis (Aprobado por el Consejo Universitario en su Sesión # 2469 del 5 de abril de 1978) del Sistema de Estudios de Posgrado de la Universidad de Costa Rica.

Incluye dos Capítulos, Consideraciones Finales y dos Apéndices.

RESUMEN

En la zona de Punta Morales, Golfo de Nicoya, se identificaron y cuantificaron los parámetros abióticos y bióticos que regulan la estructura y dinámica de la comunidad fitoplánctica.

El estudio se realizó durante 1997 en las épocas seca, de transición y lluviosa. En una estación de muestreo, se realizaron colectas a dos profundidades en los diferentes estados de marea. Se determinó *in situ* la transparencia, temperatura y salinidad del agua. Se tomaron muestras para cuantificar, los nutrientes inorgánicos disueltos, clorofila *a* por fracción fitoplánctica (fitoplancton de red y nanofitoplancton) e identificación taxonómica del fitoplancton. Mediante una red de 280 μm , se realizaron colectas de zooplancton para identificar los principales grupos, organismos y biomasa de herbívoros. Mediante un modelo teórico se determinó la presión de herbivoría.

Durante el período de estudio, la zona de Punta Morales presentó una mezcla vertical homogénea sin períodos de estratificación. Tuvo influencias de masas de origen fluvial y oceánico que modificaron los parámetros ambientales.

La biomasa de la comunidad fitoplánctica no presentó factores abióticos limitantes durante las épocas seca y lluviosa, mientras que durante la época de transición, las concentraciones de nutrientes y las proporciones de Redfield, sugieren que el nitrógeno fue el elemento limitante. La disponibilidad de las especies nitrogenadas (amonio y nitrato) afectaron la distribución temporal por tamaño de las biomásas fitopláncticas. La biomasa del fitoplancton de red presentó un comportamiento diferencial por época, mientras que la temperatura tuvo un efecto sobre las biomásas nanofitopláncticas. Durante el período de estudio, las diatomeas dominaron ambas fracciones y es posible la presencia de una sucesión ecológica, donde los nutrientes son los factores que regulan los cambios en la composición taxonómica.

La comunidad zooplánctica estuvo integrada por grupos típicos de zonas estuarinas, donde los copépodos dominaron el holozooplancton y las larvas de crustáceos el merozooplancton. La especie más abundante en los copépodos fue *Acartia lilljeborgii*. La biomasa de herbívoros presentó una distribución heterogénea y un comportamiento estacional. De acuerdo con el modelo planteado, se encontró una presión de herbivoría diferencial entre las épocas. En la época seca y lluviosa se presentó una presión de herbivoría selectiva, mientras que durante la época de transición se encontró una presión de herbivoría no selectiva. Durante la época seca y

lluviosa, los herbívoros regularon la composición de la comunidad fitoplanctónica pero no su biomasa. En la época de transición, la presión de herbivoría controló la biomasa del fitoplancton de red y la composición taxonómica de la comunidad fitoplanctónica fue regulada por las tasas de crecimiento específico.

De acuerdo con los resultados obtenidos, durante las épocas seca y lluviosa es posible la dominancia de una red clásica con un control del tipo abajo : arriba. En la época de transición, los resultados sugieren la predominancia de una red microbiana con un control arriba : abajo. Sin embargo, es posible que durante el período de estudio exista una interrelación entre los factores abajo : arriba – arriba : abajo y entre las redes clásica y microbiana. La dominancia de una u otra red, estará de acuerdo con las condiciones abióticas o bióticas presentes en el sistema.

Lista de Cuadros

	Pág.
Cuadro 1.1 Parámetros estadísticos de las variables ambientales, en las diferentes épocas de muestreo. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.....	13
Cuadro 1.2 Tasas de disipación de energía turbulenta ($\epsilon = \text{cm}^2 \text{s}^{-3} 10^{-2}$) durante 1997. Punta Morales, Golfo Nicoya. Costa Rica, 1997.....	14
Cuadro 1.3 Parámetros estadísticos de la concentración ($\mu\text{mol L}^{-1}$) de los nutrientes inorgánicos disueltos, por época de muestreo (ND: valor no detectado). Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	16
Cuadro 1.4 Porcentajes (%) aportados por las diferentes especie químicas nitrogenadas. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.....	18
Cuadro 1.5 Proporción N : Si : P. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	18
Cuadro 1.6 Correlaciones significativas $r_s (0.05, 2, n)$ entre los nutrientes inorgánicos disueltos y la salinidad, durante las diferentes épocas (NS: Valor no significativo). Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	18
Cuadro 1.7 Correlaciones significativas $r_s (0.05, 2, n)$ entre los nutrientes inorgánicos disueltos por época. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	18
Cuadro 1.8 Parámetros estadísticos de la concentración de clorofila a (mg Clo-a m^{-3}) de ambas fracciones fitopláncticas, durante las épocas de muestreo. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	20
Cuadro 1.9 Porcentaje (%) aportado por grupo fitoplánctico en ambas fracciones durante el período de estudio: a).- Fitoplancton de red; b).- Nanofitoplancton. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.....	23
Cuadro 1.10 Porcentaje (%) aportado por los grupos del fitoplancton, durante las épocas de muestreo. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	24
Cuadro 1.11 Porcentaje (%) aportado por los diferentes grupos fitopláncticos en ambas fracciones: I).- Epoca seca a).- Fitop. de red, b).- Nanofitoplancton; II).- Epoca de transición c).- Fitop. de red, d).- Nanofitoplancton; III).- Epoca lluviosa: e).- Fitop. de red, f).- Nanofitoplancton. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	26

Cuadro 1.12 Correlaciones significativas r_s ($0,05$ (2), n) entre parámetros abióticos y bióticos. ES:Epoca seca; ET: Epoca de transición; ELI: Epoca lluviosa; PE: Período de estudio; B.Fito red: Biomasa Fitoplancton de red; B.Nanof.: Biomasa Nanofitoplancton; Sal: Salinidad; Temp.:Temperatura; P.Secchi: Prof. disco Secchi; Ox. dis: Oxígeno disuelto superficial; Fito red: Abundancia Fitoplancton de red; Nanof: Abundancia nanofitoplántia. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	32
Cuadro 2.1 Abundancia total (ind. m^{-3}) y porcentaje (%) aportado por grupo zoopláncico durante el período de estudio. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	80
Cuadro 2.2 Porcentaje (%) aportado a la abundancia zoopláncica por grupos del holo y merozooplancton, durante el período de estudio. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.....	80
Cuadro 2.3 Abundancias (ind. m^{-3}) y porcentajes (%) de las especies de copépodos, durante el período de estudio. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	82

Lista de Figuras

	Pág.
Figura 1.1 Area de estudio. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	4
Figura 1.2 Parámetros meteorológicos: a).- Precipitación promedio acumulada (mm); b).- Temperatura promedio mensual (°C); c).- Velocidad promedio de los vientos (km h ⁻¹). Estación meteorológica Puntarenas. Costa Rica, 1997.	11
Figura 1.3 Parámetros ambientales durante el período de estudio: a).- Temperatura superficial del agua (°C); b).- Salinidad (Escala Práctica de Salinidad, 1978); c).- Profundidad promedio del disco Secchi (m) y concentración promedio del Oxígeno disuelto superficial (mg L ⁻¹) (ND: valor no detectado). Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	12
Figura 1.4 Concentración promedio (μmol L ⁻¹) de los nutrientes inorgánicos disueltos en la columna de agua: a).- Silicatos y Ortofosfatos; b).- Nitratos y Nitritos; c).- Amonio (ND: valor no detectado). Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	17
Figura 1.5 Concentraciones de clorofila a (mg Clo-a m ⁻³) por fracción fitopláncica, durante el período de estudio. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	20
Figura 1.6 Concentración promedio de clorofila a (mg Clo-a m ⁻³) por fracción fitopláncica, durante las épocas de muestreo. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	21
Figura 1.7 Abundancia (cel mL ⁻¹) de los principales grupos fitopláncicos, durante el período de estudio: a).- Fitop. de red; b).- Nanofitoplancton. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	25
Figura 1.8 Abundancia (cel mL ⁻¹) de los principales grupos fitopláncicos en la época seca: a).- Fitop. de red; b).- Nanofitoplancton. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	27
Figura 1.9 Abundancia (cel mL ⁻¹) de los principales grupos fitopláncicos, durante la época de transición: a).- Fitop. de red; b).- Nanofitoplancton. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	28
Figura 1.10 Abundancia (cel mL ⁻¹) de los principales grupos fitopláncicos en la época lluviosa: a).- Fitop. de red; b).- Nanofitoplancton. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	29

Figura 1.11 a).- Abundancia (cel mL^{-1}) de ambas fracciones fitopláncticas por época de muestreo; b).- Determinación de la clorofila a (mg Clo-a m^{-3}) de ambas fracciones fitopláncticas, en las épocas de muestreo. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	31
Figura 1.12 Promedios de las temperaturas superficiales del océan, diciembre, 1997. Golfo de Nicoya, Costa Rica, 1997. Laboratorio de Oceanografía y Manejo Costero. Universidad Nacional. Heredia, Costa Rica.....	35
Figura 1.13 Promedios de las temperaturas superficiales del océano, diciembre, 1997. Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997. Laboratorio de Oceanografía y Manejo Costero. Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica	36
Figura 2.1 Porcentaje (%) aportado a la abundancia total zooplánctica por los diferentes grupos: a).- Época seca; b).- Época de transición; c).- Época lluviosa. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica. 1997.	81
Figura 2.2 Biomasa de herbívoros (mg m^{-3}) durante el período de estudio. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	83
Figura 2.3 Tasa de herbivoría (d^{-1}) y de crecimiento fitoplánctico (d^{-1}), durante el período de estudio. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.	84
Figura 2.4 Tasa de herbivoría (d^{-1}) y crecimiento fitoplánctico (d^{-1}), durante las épocas de muestreo. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.....	84

ABREVIACIONES Y UNIDADES UTILIZADAS EN APENDICE II

Epoca: Epoca de muestreo de acuerdo con el promedio de precipitaciones acumuladas (Cap. I).

Marea: Estado de la marea de acuerdo con tablas mareales (Cap. I).

Hora: Hora de muestreo.

Nubosidad: Escala de nubosidad (1-8).

Temperatura: Temperatura superficial del agua (°C).

Salinidad: Salinidad superficial y profunda (Escala Práctica de Salinidad).

Oxígeno disuelto: Oxígeno disuelto superficial (mg L^{-1})

D. Secchi: Profundidad del disco Secchi (m).

% Penetra: Porcentaje de penetración de luz, de acuerdo con lo indicado en el Cap. I.

Prof. muest: Profundidad de muestreo (m).

Fosfatos, Silicatos, Nitratos, Nitritos, Amonio: Concentración de los nutrientes inorgánicos disueltos ($\mu\text{mol L}^{-1}$).

N : P : Razones molares del Nitrógeno y Fósforo

Si : P : Razones molares del Sílice y Fósforo.

Clo-a Total, Red y Nano: Concentración de la clorofila a total fitoplanctica, del fitoplancton de red y nanofitoplancton (mg m^{-3}).

Feop. Tot. : Concentración los feopigmentos totales (mg m^{-3}).

Ab. Total, Nano y Red: Abundancias de las células totales fitopláncticas, del nanofitoplancton y fitoplancton de red (cel ml^{-1}).

Fito. red y Nanofitop.: Abundancias de los diferentes géneros y especies observados (cel mL^{-1})

Grupo: Abundancia de grupos zoopláncticos (ind m^{-3}).

Tasa herbív.: Tasa de herbivoría (d^{-1}).

Tasa crecim.: Tasa de crecimiento fitoplánctico (d^{-1}).

Pres. herbív: Presión de herbivoría (%).

Biom. zoop. Tot. : Biomasa seca de la comunidad zooplánctica (mg m^{-3}).

Biom. herbív. : Biomasa seca de la comunidad herbívora de acuerdo con lo establecido en el Cap. II (mg m^{-3}).

Vol. filt.: Volumen de agua filtrado (m^{-3}).

INTRODUCCION GENERAL

Las comunidades de organismos marinos son afectadas por factores abióticos y bióticos. Los factores ambientales (luz, temperatura, concentración de oxígeno disuelto, salinidad, turbulencia y nutrientes), los competidores, descomponedores y la calidad o cantidad de alimento, son las fuerzas potenciales que determinan la estructura de las comunidades (Hunter & Price, 1992). En ecología marina, uno de los problemas a resolver es cómo los productores primarios son controlados por los recursos o los herbívoros, bajo qué condiciones operan y qué mecanismos de control presentan.

Para explicar la estructura de las comunidades acuáticas, la teoría del abajo - arriba : arriba - abajo propone una combinación entre la disponibilidad de los recursos y el efecto de los herbívoros (McQueen *et al.*, 1986). El término abajo - arriba se refiere a la situación donde la estructura de la comunidad depende de factores que producen variación en los niveles tróficos inferiores o en sus recursos, por ejemplo, la disponibilidad de nutrientes. El concepto arriba - abajo señala que la estructura (biomasa o composición) de los niveles tróficos inferiores depende de las actividades de los niveles tróficos superiores, por ejemplo, la presión de herbivoría (Menge, 1992).

El máximo disponible de biomasa es determinado por los nutrientes (abajo - arriba), mientras que la biomasa convertida es regulada por efectos combinados de fuerzas abajo - arriba : arriba - abajo (McQueen *et al.*, 1989). Probablemente, ambas fuerzas actúen relacionadas dinámicamente y no separadas o aisladas; sin embargo, existen pocos estudios que apoyen esta idea (Menge, 1992).

El plancton es una agrupación heterogénea de organismos acuáticos, uni y multicelulares, que tienen en común no poseer desplazamiento horizontal propio y estar suspendidos en los cuerpos de agua (Denman & Powell, 1984; Grahame, 1987). Está compuesto por bacterias (bacterioplancton), hongos (micoplancton), microalgas (fitoplancton), invertebrados (zooplancton) y larvas de vertebrados (ictioplancton). Sus integrantes cumplen un papel importante en las tramas tróficas marinas en la asimilación, transferencia y circulación de materia - energía (Ryther, 1969; Cushing, 1975; Sierbuth *et al.*, 1978; Smetacek, 1984; Fenchel, 1988; Lenz, 1992). Debido a las interacciones que se establecen entre las diferentes comunidades y el medio, el plancton presenta excelentes condiciones para determinar las fuerzas que regulan la estructura de sus comunidades.

El fitoplancton es el mayor productor primario en los océanos (Raymont, 1980); los factores que regulan su biomasa, están directamente relacionados con los procesos que afectan al sistema (Lampert *et al.*, 1986; Elser *et al.*, 1987; Thingstad & Sakshaug, 1990; Nessen *et al.*, 1987 *in* Odate, 1994). La distribución espacio - temporal de la comunidad fitopláncica está relacionada con las intensidades de luz, la disponibilidad de los nutrientes (Gowen *et al.*, 1995), las tasas de crecimiento (Turpin & Harrison, 1979; Tilman *et al.*, 1982; Dauchez *et al.*, 1996), los procesos físicos (turbulencia o mezcla) (Margalef, 1997) o la distribución y abundancia de los herbívoros que selectivamente forrajean sobre el fitoplancton (Malone, 1971; Napp *et al.*, 1988; Hansen *et al.*, 1990; Frost & Fronzen, 1992).

Los estuarios son cuerpos de agua neríticos, gobernados por procesos físicos, con elevada productividad (Day *et al.*, 1987; Hecky & Kilham, 1988) y presentan excelentes condiciones para examinar los factores que regulan la estructura de la comunidad fitopláncica. En ellos es posible cuantificar las interacciones entre el fitoplancton y los nutrientes; por los ríos afluentes ingresa material alóctono que estimula el crecimiento fitopláncico (Dagg, 1995). Las mareas son responsables de un 80 % de la variación y mezcla de las aguas que favorece la productividad del sistema (Voorhis *et al.*, 1983; Murillo, 1990). Además, elevadas tasas de forrajeo han sido observadas en zonas estuarinas (Dagg & Turner, 1982; Welschmeyer & Lorenzen, 1985), donde el principal grupo del mesozooplancton son los copépodos, con una abundancia mayor del 75% en zonas costeras tropicales (Chisholm & Roff, 1990; White & Roman, 1992).

El Golfo de Nicoya con un área total de 1.543 km² es un estuario tectónico tropical, localizado a 10° N y 85° O, en la costa pacífica de Costa Rica (Klemas *et al.*, 1981); se divide en una zona interna y otra externa de acuerdo con sus condiciones hidrográficas, físico-químicas y biológicas (Voorhis *et al.*, 1983). La zona externa, limitada internamente por la línea de la Isla San Lucas - Península de Puntarenas, desciende abruptamente hacia la cabecera y es bordeada por costas rocosas y playas arenosas (Wangelin & Wolff, 1996). La zona interna es poco profunda (< 25 m), bordeada de manglares, llanuras fangosas, costas rocosas y playas arenosas (Vargas, 1996). Presenta una marcada estacionalidad en sus condiciones físicas (Peterson, 1958; Lizano & Vargas, 1994) y mareas de ciclo semi-diurno lunar (Voorhis *et al.*, 1983). En esta zona se encuentra el área de Punta Morales, donde se observaron altos porcentajes de saturación del oxígeno (Epifanio *et al.*, 1983), elevada producción

primaria (Córdoba, 1993) y posibles cambios en la concentración de oxígeno disuelto, debido a los ciclos mareales y composición de las comunidades pláncnicas (Gocke *et al.*, 1990).

La hipótesis de trabajo que se planteó en la presente investigación, fue que la interrelación entre los efectos abajo - arriba (recursos), arriba - abajo (herbivoría) regulan la estructura de la comunidad fitopláncnica en la zona de Punta Morales, Golfo de Nicoya. Para verificarla, se identificaron y determinaron los factores abajo - arriba en el capítulo I y se cuantificaron los factores arriba - abajo en el capítulo II. Finalmente, se realizaron consideraciones sobre las interacciones entre ambos efectos en la escala temporal y su relación con el tipo de red presente en el sistema.

CAPITULO I

Factores abióticos que regulan la estructura de la comunidad fitoplanctónica.

RESUMEN

Durante los meses de marzo, abril, mayo, setiembre, octubre, noviembre y diciembre de 1997 se realizaron colectas en el sitio ubicado en la zona de Punta Morales, Golfo de Nicoya.

Durante dos días consecutivos se realizaron tres muestreos diarios en diferentes estados de marea. En la superficie se determinó la temperatura del agua y la concentración del oxígeno disuelto. Se colectaron muestras mediante una botella Niskin al 50% y 10% de penetración de luz, para la determinación de la salinidad, clorofila *a*, nutrientes inorgánicos disueltos e identificación taxonómica de la comunidad fitoplanctónica.

La temperatura superficial del agua mostró un promedio de 29.9 ± 0.9 °C, el oxígeno disuelto superficial tuvo una concentración promedio de 6.7 ± 0.6 mg L⁻¹, mientras que el disco Secchi mostró un promedio de 1.4 ± 0.5 m y la salinidad en ambas profundidades presentó una media de 26.6 ± 7.2 (Escala Práctica de Salinidad). Los valores de turbulencia corresponden a un estuario mareal y a una zona costera. Los silicatos presentaron una concentración promedio de 6.79 ± 4.4 μmol L⁻¹, los ortofosfatos de 1.12 ± 0.81 μmol L⁻¹, los nitratos mostraron una concentración media de 1.22 ± 1.4 μmol L⁻¹, mientras que los nitritos tuvieron un promedio de 0.43 ± 0.32 μmol L⁻¹ y el amonio de 3.96 ± 1.75 μmol L⁻¹. La biomasa del fitoplancton de red presentó un promedio de 3.1 ± 1.7 mg Clo-a m⁻³ y la fracción nanofitoplanctónica mostró una media de 2.5 ± 1.2 mg Clo-a m⁻³. El grupo más abundante en el fitoplancton de red fueron las diatomeas, mientras que en el nanofitoplancton se observó una codominancia entre las diatomeas céntricas, pennadas y flagelados menores. Las taxa más abundantes en ambas fracciones fueron *Skeletonema costatum*, *Cylindrotheca closterium* y *Chaetoceros spp.*

Se encontraron elevados promedios de temperatura superficial del agua que sugieren el efecto del fenómeno "El Niño". En ambas profundidades, no se observaron diferencias significativas en la salinidad, nutrientes inorgánicos disueltos y células fitoplanctónicas lo que sugiere una mezcla homogénea de la columna de agua. La comunidad fitoplanctónica no presentó limitación a la luz y se observaron valores de sobresaturación del oxígeno disuelto superficial que sugieren una producción primaria elevada. La biomasa del fitoplancton de red presentó un comportamiento estacional, mientras que la variabilidad de la biomasa nanofitoplanctónica fue explicada por el efecto de la temperatura. Los nutrientes ingresaron al sistema por masas de agua de origen fluvial u oceánico y presentaron correlaciones significativas entre ellos y con parámetros bióticos que sugieren flujos biogeoquímicos en la columna de agua. La proporción de Redfield y las correlaciones observadas, sugieren que el nitrógeno fue limitante durante la época de transición. Los porcentajes diferenciales aportados por las especies químicas nitrogenadas, evidenciaron una relación entre la disponibilidad de amonio y nitrato y las biomásas fitoplanctónicas fraccionadas. Las proporciones Redfield permiten explicar la dominancia de las diatomeas durante las épocas seca y lluviosa. La especie *S. costatum* dominó durante la época seca y lluviosa y coincide con elevados valores de nutrientes y turbulencia. Por otro lado, el género *Chaetoceros* presentó modificaciones en sus abundancias durante el período de estudio y sugiere la presencia de células vegetativas de resistencia. Es probable la presencia de una sucesión ecológica donde los nutrientes son los responsables de los cambios en la composición taxonómica.

La biomasa y composición de la comunidad fitoplanctónica fue regulada por factores temporales (época, periodo del día) y abióticos (salinidad y nutrientes) que actúan en conjunto y difieren de acuerdo con la época y fracción fitoplanctónica.

INTRODUCCION

La estructura y distribución espacio - temporal de las comunidades biológicas en términos de biomasa y composición de especies, es gobernada por principios fisiológicos y ecológicos. Para los productores primarios, los factores fisiológicos son la dependencia de las tasas metabólicas con el tamaño celular y la temperatura, mientras que los ecológicos son la disponibilidad de nutrimentos, luz, turbulencia y el efecto de herbivoría (Malone, 1980; Frost, 1987; Lenz, 1992; Margalef, 1997).

Dugdale (1967) y Eppley *et al.* (1969) encontraron que las tasas específicas de crecimiento, las cinéticas de incorporación de nutrimentos y sus factores asociados (V_{max} , μ_{max} y K_s), así como el tamaño celular, la relación superficie : volumen o la asimilación de nutrimentos (Frieble *et al.*, 1978; Karlson, 1989; Dauchez *et al.*, 1996) son factores claves para explicar la presencia, ausencia y sucesión temporal de ciertas especies fitopláncticas. En diversos estudios se observaron modificaciones en las comunidades fitopláncticas en zonas de afloramiento, estuarios o cultivos de laboratorio (Turpin & Harrison, 1979; Carpenter & Dunhan, 1985; Vanni, 1987; D'Croz *et al.*, 1991). Estos cambios fueron atribuidos a efectos de marea (Erkenbrecher & Stevenson, 1975; Paerl & MacKenzie, 1977), a variaciones en la temperatura (Goldman & Carpenter, 1974), en la intensidad de la luz (Margalef, 1978; Frenette *et al.*, 1996), en las especies químicas presentes en el medio (Stolte, 1996) o en las tasas de asimilación de nutrimentos (Thingstad & Sakshaug, 1990; Stolte, 1996). Los nutrimentos (silicio, fósforo y nitrógeno) son los factores generalmente considerados limitantes para la fotosíntesis (Hecky & Kilham, 1988; D'Croz *et al.*, 1991) y son los responsables de limitar la tasa de crecimiento y controlar la comunidad fitoplánctica (Rhee & Gothman, 1981; Tilman *et al.*, 1982; Thingstad & Sakshaug, 1990).

El objetivo del presente capítulo fue identificar y cuantificar los factores abajo - arriba, que regulan la biomasa y composición del fitoplancton de red (células > 30 μm ; Dussart, 1965) y del nanofitoplancton (células 2-30 μm) en la zona de Punta Morales.

MATERIAL Y METODOS

Area de estudio

El sitio de estudio fue Punta Morales, localizado en la costa este de la zona interna del Golfo de Nicoya, litoral pacífico de Costa Rica. Presenta una extensión aproximada de 5 km²; incluye la desembocadura del estero de Punta Morales, tres islas (Cortezas y Pájaros) y se encuentra bordeada por costas rocosas, zonas de manglar y planicies fangosas (Dittel & Epifanio, 1990). Es un ambiente somero con profundidades menores a 10 metros; un promedio de marea de 2.3 metros (Vargas, 1996) y de acuerdo con la época del año o estado de la marea, la columna de agua se encuentra homogéneamente mezclada con periodos de estratificación (Lizano & Vargas, 1994).

En la zona se han realizado diversos estudios en comunidades bénticas (Vargas, 1987, 1988a, 1988b, 1996), pláncticas (Hargraves & Víquez, 1981, 1985; Dittel & Epifanio, 1982, 1990; Ramírez *et al.*, 1989, 1990; Goecke *et al.*, 1990; Wehrtmann & Dittel., 1990; Morales & Vargas, 1995; Víquez & Hargraves, 1995; Morales, 1996) y nécticas (Bartels *et al.*, 1981, 1983). Se han encontrado una estacionalidad en las comunidades bénticas (Vargas, 1987), elevada productividad primaria (con un promedio de 450 g C m⁻² año; Córdoba, 1993), una comunidad fitoplánctica dominada por diatomeas (Hargraves & Víquez, 1985) y mareas rojas no tóxicas (Hargraves & Víquez, 1981, 1985) con la presencia de organismos potencialmente tóxicos (Víquez & Hargraves & , 1995).

Las colectas se realizaron en una estación situada en la zona sureste de la boca del estero y aproximadamente a 50 m, hacia tierra firme, de las islas Cortezas (Fig. 1.1).

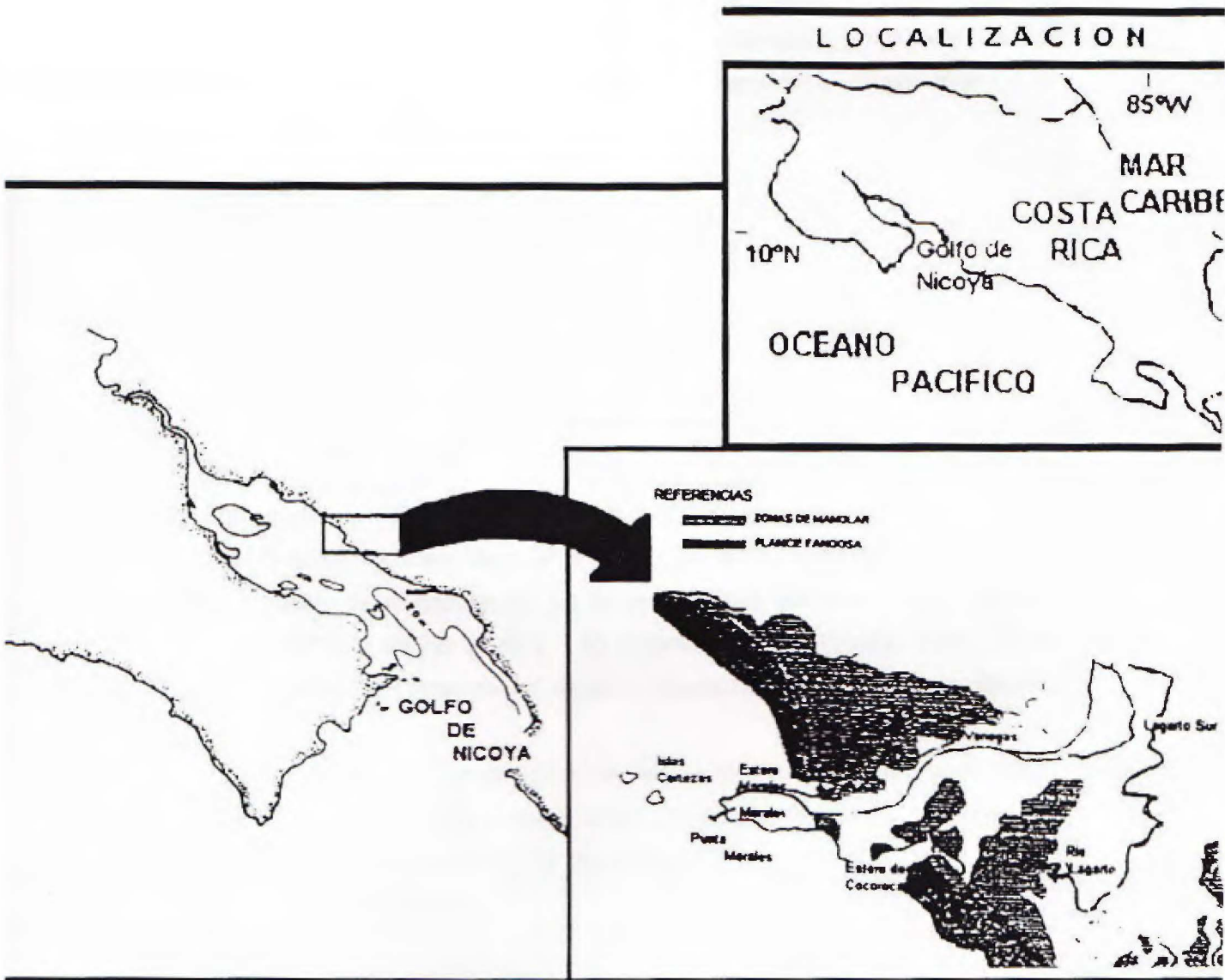


Figura 1.1 Area de estudio. Punta Morales. Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

Parámetros meteorológicos

Los valores de precipitación, temperatura del aire, dirección y velocidad de los vientos, fueron brindados por el Servicio Meteorológico Nacional y corresponden a la estación Puntarenas localizada 10 km al sur del punto de muestreo.

Colecta de muestras

Se visitó la estación de muestreo durante los meses de marzo, abril, mayo, setiembre, octubre, noviembre y diciembre de 1997. Se realizaron tres muestreos diarios durante dos días consecutivos en los diferentes estados de marea (baja, subiendo, alta y bajando).

La penetración de luz se cuantificó mediante un disco Secchi de 30 cm de diámetro. Las dos profundidades de colecta (50 y 10 % de penetración de luz) se determinaron mediante la multiplicación de la profundidad del disco Secchi por el coeficiente de penetración de luz (0.40 y 1.35 respectivamente; Gocke, 1986). En la superficie se determinó la temperatura y el oxígeno disuelto con un sensor polarográfico YSI modelo 57.

En ambas profundidades, se colectaron muestras de agua con una botella Niskin de 5 L para los análisis de clorofila *a*, nutrimentos inorgánicos disueltos, identificación taxonómica de la comunidad fitoplanctica y determinación *in situ* de la salinidad con un refractómetro Sper Scientific 300011.

Para las muestras de clorofila *a* total y nanofitoplanctica se colectaron tres réplicas y se colocaron en botellas plásticas oscuras de 500 mL. Se refrigeraron en una hielera (APHA, 1991) y se transportaron al laboratorio de campo situado en la Estación de Ciencias Marinas, Punta Morales.

Para los análisis cualitativos, se colectó una muestra por profundidad y se colocó en botellas de 125 mL. Se preservaron *in situ* con disolución de Lugol ácido (1mL / 100mL de muestra) (Popowski & Borrero, 1989; APHA, 1991) y se transportaron a los laboratorios del Centro de Investigaciones en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR) de la Universidad de Costa Rica.

Procesamiento de las muestras

Laboratorio de campo

El procesamiento de las muestras se realizó dos horas después de la colecta.

Las muestras para cuantificar la concentración de clorofila *a* total, se filtraron a través de un filtro Whatman GF/C de 1.2 μm de poro y 47 mm de diámetro. Se les agregó dos gotas de carbonato de magnesio (Strickland & Parsons, 1972), se colocaron en una refrigeradora y se transportaron a los laboratorios del CIMAR.

Las muestras se tamizaron en un tamiz de 30 μm (Dussart, 1965; Malone, 1971) para determinar la clorofila *a* nanofitopláctica y se filtraron a través de un filtro Whatman GF/C con 1.2 μm de poro y 47 mm de diámetro. Se les agregó dos gotas de carbonato de magnesio (Strickland & Parsons, 1972), se colocaron en una refrigeradora y se transportaron a los laboratorios del CIMAR.

Para determinar la concentración de los nutrientes inorgánicos disueltos, el agua filtrada de las tres réplicas de la clorofila *a* total, se colectó en erlenmeyers. El contenido, se trasvasó a botellas plásticas de 500 mL, se colocaron en un refrigerador y se transportaron a los laboratorios del CIMAR.

Laboratorios del CIMAR

Los análisis de clorofila *a* se llevaron a cabo una semana después del muestreo.

La extracción de pigmentos se realizó con acetona al 90%, según Strickland & Parsons (1972) y recomendaciones de SCOR/UNESCO (1978). El filtro se trituró con un homogenizador de tejidos Glas-Col®. Las absorbancias se determinaron mediante un espectrofotómetro Shimadzu U V-160 y la concentración de clorofila *a* se cuantificó mediante la ecuación propuesta por SCOR/UNESCO (1966 *in* Strickland & Parsons, 1972):

$$\text{Clo-}a \text{ (mg m}^{-3}\text{)} = \frac{10 \times V \text{ acetona} \{ [11.64 (A_{663} - A_{750}) - 2.16 (A_{645} - A_{750}) + 0.1 (A_{630} - A_{750})] \}}{V \text{ muestra} \times \text{Ancho cubeta}}$$

Las concentraciones de la clorofila *a* del fitoplancton de red se determinaron mediante la substracción de los valores de la clorofila *a* total y la clorofila *a* nanofitopláncica.

Las muestras para determinar las concentraciones de los nutrimentos inorgánicos disueltos, se congelaron a -20 °C al arribo a los laboratorios del CIMAR. En las semanas subsiguientes se cuantificaron las concentraciones mediante análisis espectrofotométricos (Strickland & Parsons, 1972; modificado para un volumen de 10 mL). Se utilizó un espectrofotómetro Shimadzu UV-160 A y las curvas de calibración se realizaron con el programa SMAC que determina los límites de detección y cuantificación (Meler & Zünd, 1993).

Los nutrimentos limitantes se determinaron con las especies inorgánicas analizadas mediante el cálculo de la proporción N : Si : P (Redfield, 1958).

Los principales grupos del fitoplancton se identificaron y cuantificaron mediante el análisis de 45 muestras (15 por época de ambas profundidades). En el período previo al análisis se revisaron las muestras y al observar una decoloración, se agregó disolución Lugol. Las botellas se agitaron suavemente durante 5 minutos, se tomaron 10 mL y se sedimentaron en una probeta por 24 horas. Por aspiración al vacío, se removieron dos tercios del líquido sobrenadante y se colocaron 3 mL en una cámara de sedimentación de Uthermöhl durante una hora. Los taxa se identificaron y cuantificaron mediante conteo por transectos (Uthermöhl, 1958) en un microscopio invertido Nikon Diaphot equipado con contrastes de fases. En cada muestra se cuantificaron al menos 360 células, magnitud que le corresponde un error estadístico del 10 % (Lund *et al.*, 1958). Las células iguales o mayores a 30 µm (diatomeas céntricas, pennadas y dinoflagelados) se identificaron y cuantificaron en el menor aumento (40 X), mientras que las células menores de 30 µm (diatomeas céntricas, pennadas, dinoflagelados, cianobacterias y flagelados menores) se cuantificaron en los mayores aumentos (200 X y 400 X). La identificación taxonómica se realizó según claves de Subrahmanyam (1946), Cupp (1977), Humm & Wicks (1980), Tomas (1993, 1996).

Análisis estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron con el programa SYSTAT (Wilkinson, 1987), a un nivel de confianza del 95% (Gutiérrez, 1995).

Las diferentes variables se compararon con distribuciones normales teóricas mediante pruebas de Kolmogorov-Smirnov e histogramas de frecuencias (Gutiérrez, 1995; Zar, 1996); debido a que no presentaron una distribución normal, se utilizaron pruebas no paramétricas (Siegel, 1975; Gutiérrez, 1995). Las mismas fueron pruebas de U de Mann Whitney y Kruskal-Wallis (Gutiérrez, 1995), para encontrar diferencias entre las muestras y correlaciones de rangos de Spearman para establecer asociaciones entre las muestras (Siegel, 1975; Gutiérrez, 1995).

Se utilizó una regresión lineal múltiple tipo "backward" por pasos (Sokal & Rohlf, 1969; Kerling & Pedhazur, 1987; James & McCulloch, 1990; Zar, 1996), para explicar la variación en la estructura de la comunidad fitoplanctica (biomasa y composición). Las variables dependientes fueron las biomásas del fitoplancton de red y nanofitoplancton, mientras que las independientes (período del día, época, marea, nubosidad, profundidad disco Secchi, profundidad zona eufótica, temperatura superficial, salinidad, concentración de silicatos, ortofosfatos, nitratos, nitritos y amonio, abundancia del fitoplancton de red y del nanofitoplancton) fueron agrupadas de acuerdo con su categoría (factores temporales y ambientales, concentración de nutrientes y abundancia por fracción) y consideradas significativas a un nivel de confianza del 95 %.

RESULTADOS

Parámetros meteorológicos

Durante 1997, la precipitación media acumulada fue de 1357 mm; presentó un valor máximo de 366 mm en noviembre y mínimo de 0 mm en marzo (Fig. 1.2 a).

La temperatura del aire tuvo un promedio de 27.5 °C, mostró un máximo de 29.0 °C en mayo y un mínimo de 25.2 °C en enero (Fig. 1.2 b).

Los vientos dominantes del cuadrante sur - sureste presentaron una velocidad promedio de 6.7 km h⁻¹, con una velocidad máxima de 8.5 km h⁻¹ en febrero y una mínima de 5.8 km h⁻¹ en noviembre (Fig. 1.2 c).

De acuerdo con los promedios de precipitación acumulada mensual (Fig 1.2 a), se asignaron a los meses de marzo y diciembre como época seca, los meses de abril y mayo como época de transición mientras que setiembre, octubre y noviembre se clasificaron como época lluviosa.

Parámetros ambientales

La temperatura superficial del agua presentó un promedio de 29.9 ± 0.9 °C, con un coeficiente de variación de 0.03. Tuvo un valor máximo de 31.5 °C (abril) y un mínimo de 28.0 °C (marzo y octubre) (Fig. 1.3 a y Cuadro 1.1)

La salinidad en ambas profundidades mostró un promedio de 26.6 ± 7.2 (Escala práctica de Salinidad, 1978) y un coeficiente de variación de 0.27. Tuvo un valor máximo de 35 durante diciembre y un mínimo de 10 en el mes de octubre (Fig. 1.3 b). No se observaron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre profundidades, épocas o mareas (Cuadro 1.1).

La profundidad del disco Secchi presentó un promedio de 1.4 ± 0.5 m y un coeficiente de variación de 0.27. Mostró una oscilación entre un valor máximo de 3.0 m

en marzo y un mínimo de 0.5 m en octubre (Fig 1.3 c). Se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre épocas y mareas (Cuadro 1.1).

La concentración del oxígeno disuelto superficial presentó un promedio de $6.7 \pm 0.6 \text{ mg L}^{-1}$ con un coeficiente de variación de 0.08. Tuvo una concentración máxima de 8.0 mg L^{-1} en noviembre y una mínima de 5.8 mg L^{-1} en diciembre (Fig. 1.3 c). Se detectaron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre épocas (Cuadro 1.1).

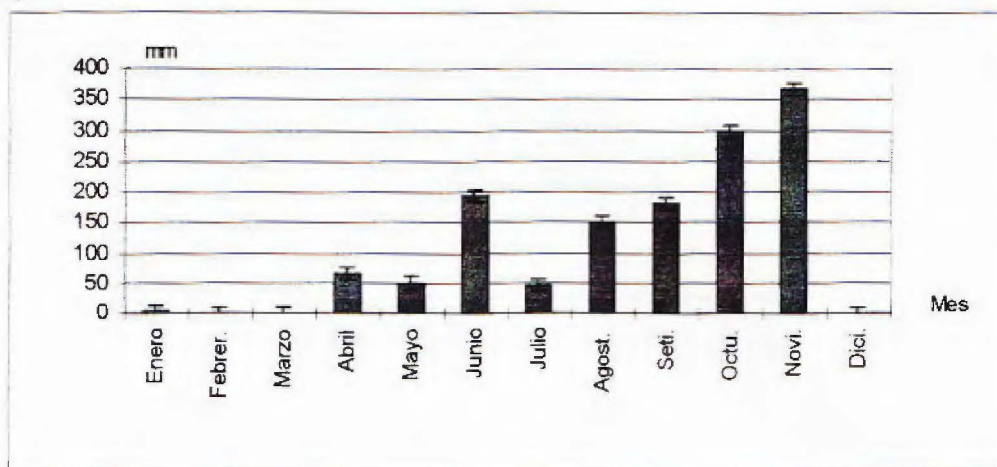
La turbulencia en la zona de muestreo se determinó mediante el parámetro ε (tasa de disipación de energía turbulenta) (MacKenzie & Lagget, 1993) (1). Durante el período de estudio, los valores presentaron un máximo en el mes de febrero y los mínimos se observaron en la época lluviosa (Cuadro 1.2).

$$\varepsilon \text{ (cm}^2 \text{ s}^{-3}\text{)} = (5.82 \times 10^{-6}) W^3 / z$$

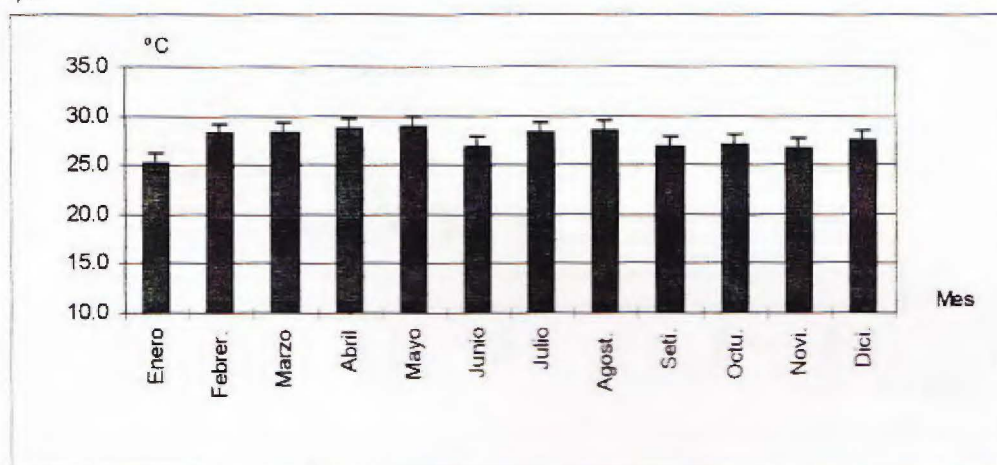
$$W = \text{velocidad del viento (m s}^{-1}\text{)} \quad (1)$$

$z = \text{profundidad de la columna de agua (8 m)}$

a).-



b).-



c).-

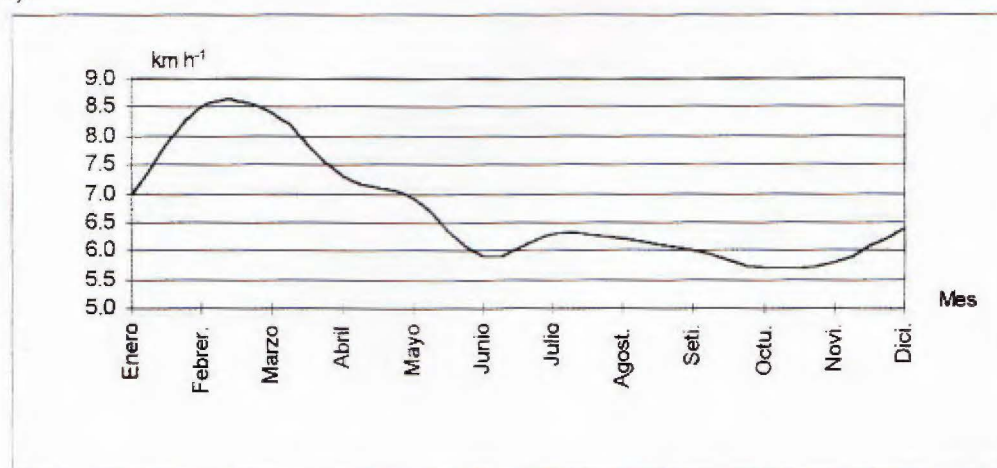
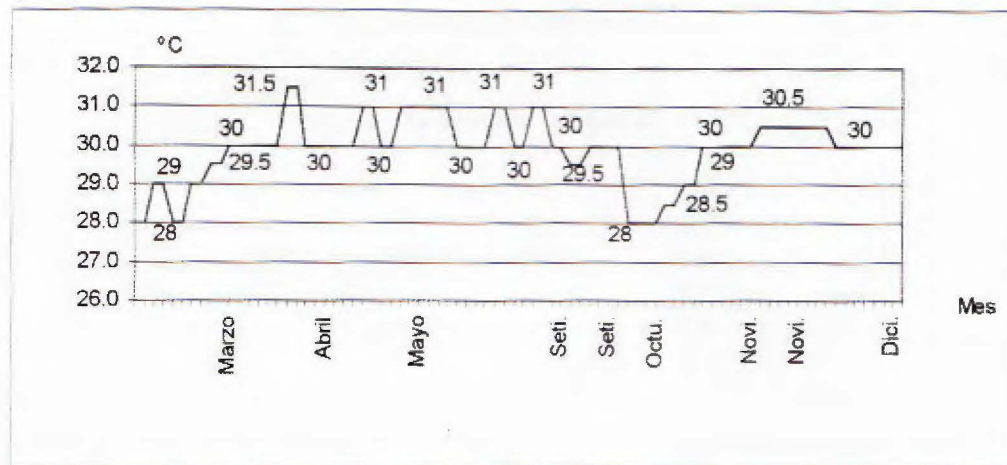
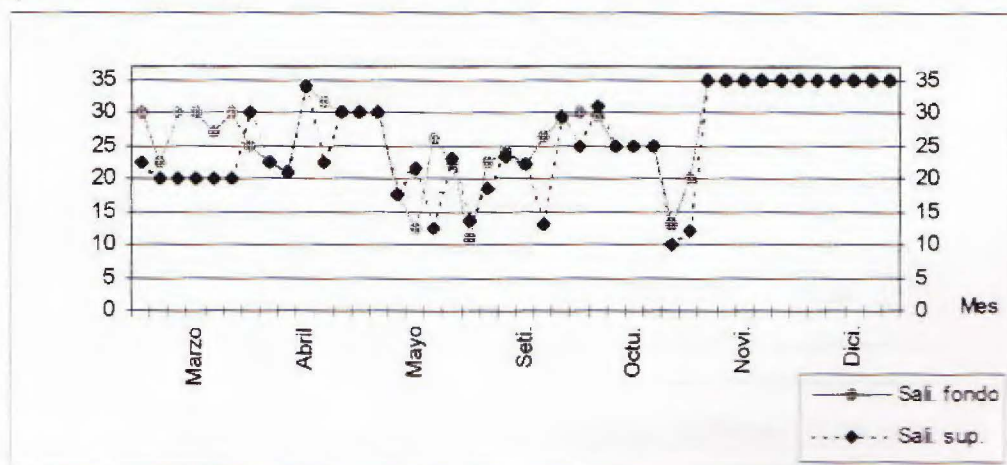


Figura 1.2 Parámetros meteorológicos: a).- Precipitación promedio acumulada (mm); b).-Temperatura promedio mensual (°C); c).-Velocidad promedio de los vientos (km h⁻¹). Estación meteorológica Puntarenas. Costa Rica, 1997.

a).-



b).-



c).-

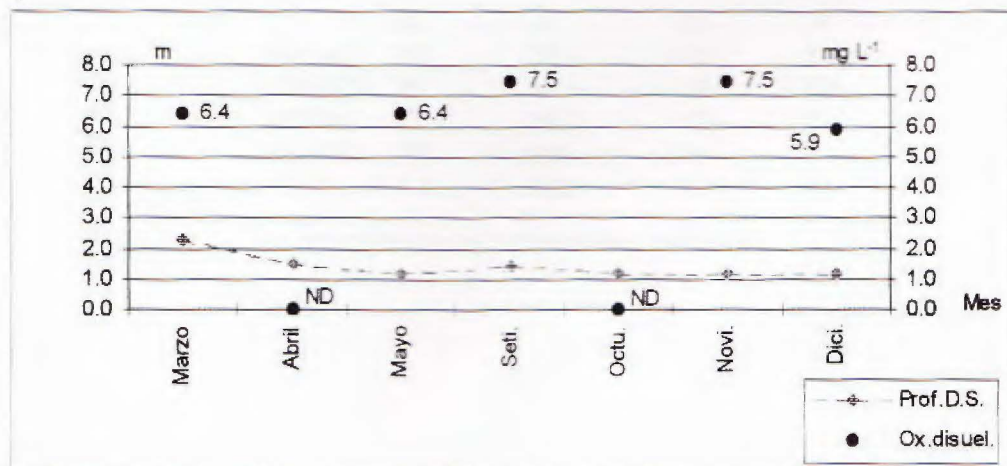


Figura 1.3 Parámetros ambientales durante el período de estudio: a).- Temperatura superficial del agua (°C); b).- Salinidad (Escala Práctica de Salinidad); c).- Profundidad promedio del disco Secchi (m) y concentración promedio del oxígeno disuelto superficial (mg L⁻¹) (ND:valor no detectado). Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica, 1997.

Cuadro 1.1 Parámetros estadísticos de las variables ambientales, en las diferentes épocas de muestreo. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

Epoca				
Seca	Salinidad	Temperat.	d.Secchi	O.disuelto
		°C	m	mg L ⁻¹
N	26	26	26	26
MINIMO	28	29	1.8	5.8
MAXIMO	35	30	3.0	7.2
MEDIA	28	29	1.8	6.2
DES.STD.	6.0	0.7	0.6	0.4
C.V.	0.2	0.02	0.3	0.01

Epoca de transición				
	Salinidad	Temperat.	d.Secchi	O.disuelto
		°C	m	mg L ⁻¹
N	24	24	24	12
MINIMO	11	30	1.0	6.2
MAXIMO	34	31.5	1.8	6.6
MEDIA	23	30	1.3	6.4
DES.STD.	7.0	0.6	0.3	0.1
C.V.	0.3	0.02	0.2	0.02

Epoca lluviosa				
	Salinidad	Temperat.	d.Secchi	O.disuelto
		°C	m	mg L ⁻¹
N	32	32	32	24
MINIMO	10	28	0.5	7.2
MAXIMO	35	31	2.0	8.0
MEDIA	27.5	29.7	1.2	7.5
DES.STD.	7.7	0.9	0.4	0.2
C.V.	0.3	0.03	0.3	0.03

Cuadro 1.2 Tasas de disipación de energía turbulenta (ϵ : $\text{cm}^2\text{c}^{-3}\text{s}^{-2}$) durante 1997. Punta Morales. Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

Tasa de disipación	
ENERO	1.1
FEBRERO	2.1
MARZO	2.0
ABRIL	1.3
MAYO	1.1
JUNIO	6.9
JULIO	8.4
AGOSTO	0.80
SETIEMBRE	0.73
OCTUBRE	0.62
NOVIEMBRE	0.66
DICIEMBRE	0.89

Nutrientes inorgánicos disueltos

Durante el período de estudio la concentración de silicatos (Si(OH)O^{3-}) presentó un promedio de $6.79 \pm 4.4 \mu\text{mol L}^{-1}$, un coeficiente de variación de 0.64; un máximo de $19.08 \mu\text{mol L}^{-1}$ en el mes de mayo y valores no detectados por el método de análisis en marzo y setiembre (Cuadro 1.3 y Fig. 1.4 a).

Los ortofosfatos (PO_4^{3-}) presentaron una concentración promedio de $1.12 \pm 0.81 \mu\text{mol L}^{-1}$ con un coeficiente de variación de 0.72 y oscilaron entre un máximo de $3.40 \mu\text{mol L}^{-1}$ en el mes de diciembre y un mínimo de $0.17 \mu\text{mol L}^{-1}$ en mayo (Cuadro 1.3 y Fig. 1.4 a).

Las concentraciones de nitratos (NO_3^-) tuvieron un promedio de $1.22 \pm 1.4 \mu\text{mol L}^{-1}$, presentaron un coeficiente de variación de 1.14, un valor máximo de $9.77 \mu\text{mol L}^{-1}$ en octubre y valores no detectados en marzo, abril, mayo y setiembre (Cuadro 1.3 y Fig. 1.4 b).

Los nitritos (NO_2^-) presentaron una concentración promedio de $0.43 \pm 0.32 \mu\text{mol L}^{-1}$, con un coeficiente de variación de 0.73. Tuvieron una concentración máxima de $1.64 \mu\text{mol L}^{-1}$ en setiembre y concentraciones no detectadas en marzo y abril (Cuadro 1.3 y Fig. 1.4 b).

La determinación de amonio (NH_4^+) tuvo diversos problemas metodológicos y únicamente pudo ser cuantificado en muestras de marzo, abril, mayo y noviembre. Presentó un promedio de $3.96 \pm 1.75 \mu\text{mol L}^{-1}$ con un coeficiente de variación de 0.44, un máximo de $9.45 \mu\text{mol L}^{-1}$ en el mes de diciembre y un mínimo de $1.39 \mu\text{mol L}^{-1}$ en octubre (Cuadro 1.3 y Fig. 1.4 c).

No se observaron diferencias significativas ($p > 0.05$) en las concentraciones de los diferentes nutrientes inorgánicos disueltos entre las profundidades de muestreo; sin embargo, la concentración de nitratos presentó diferencias significativas ($p < 0.05$) al compararse la profundidad del 50 % de penetración de luz en las diferentes épocas.

No se observaron diferencias significativas ($p > 0.05$) en la concentración de silicatos, ortofosfatos y nitritos entre los diferentes meses de estudio; sin embargo, la concentración de nitrato y amonio presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre los meses de estudio.

Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) en la concentración de nitratos entre las épocas seca-lluviosa y lluviosa-transición.

En el cuadro 1.4, se presenta los porcentajes aportados por las diferentes especies nitrogenadas durante el período de estudio.

Durante el período de estudio, se observó un coeficiente global de N : Si : P igual a 3 : 7 : 1 (Cuadro 1.5).

En los cuadros 1.6 y 1.7, se pueden observar las correlaciones significativas entre los nutrientes inorgánicos disueltos con la salinidad y entre las diferentes especies químicas analizadas.

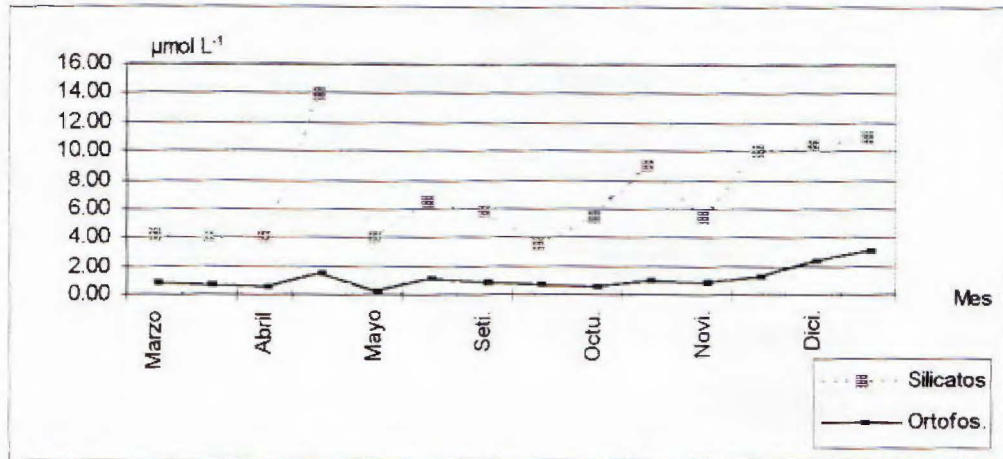
Cuadro 1.3 Parámetros estadísticos de la concentración ($\mu\text{mol L}^{-1}$) de los nutrientes inorgánicos disueltos por época de muestreo (ND : valor no detectado). Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

Epoca seca	Silicato	Ortofosf.	Nitrato	Nitrito	Amonio
N	26	26	12	20	12
MINIMO	ND	0.18	0.24	0.02	ND
MAXIMO	14.80	3.40	3.11	1.40	9.45
MEDIA	6.74	1.66	1.40	0.50	2.33
DES.STD	4.47	1.15	0.70	0.40	2.80
C.V.	0.66	0.70	0.50	0.80	1.20

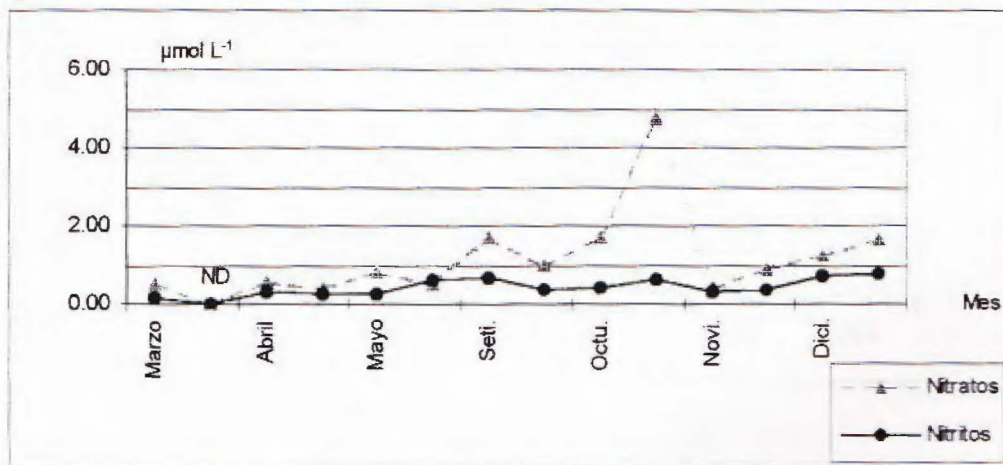
Epoca de transición	Silicatos	Ortofosf.	Nitrato	Nitrito	Amonio
N	24	24	20	23	0
MINIMO	0.36	0.17	0.20	0.05	--
MAXIMO	19.08	2.02	1.92	0.95	--
MEDIA	7.12	0.86	0.58	0.35	--
DES.STD	5.54	0.54	0.43	0.24	--
C.V.	0.77	0.63	0.74	0.70	--

Epoca lluviosa	Silicatos	Ortofosf.	Nitrato	Nitrito	Amonio
N	32	32	28	32	17
MINIMO	ND	0.40	0.11	0.12	ND
MAXIMO	14.17	1.38	9.77	1.64	5.90
MEDIA	6.57	0.87	1.61	0.46	1.62
DES.STD	3.27	0.28	1.87	0.31	1.78
C.V.	0.50	0.32	1.16	0.68	1.10

a).-



b).-



c).-

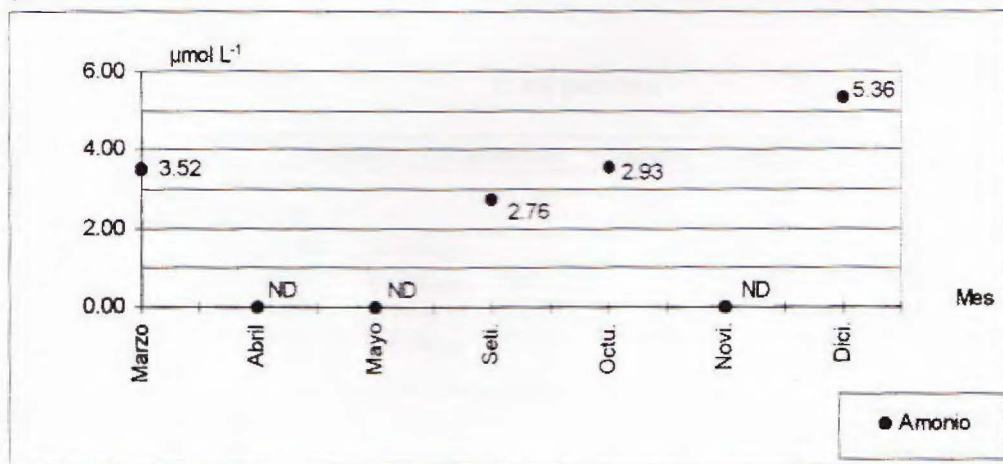


Figura 1.4 Concentración promedio ($\mu\text{mol L}^{-1}$) de los nutrientes inorgánicos disueltos en la columna de agua: a).- Silicatos y Ortofosfatos; b).- Nitratos y Nitritos; c).- Amonio. (ND: valor no detectado). Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

Cuadro 1.4 Porcentajes (%) aportados por las diferentes especies químicas nitrogenadas. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

	Total período	Epoca seca	Epoca de transición	Epoca lluviosa
NO ₃ ⁻	34	19	57	40
NO ₂ ⁻	15	12	43	14
NH ₄ ⁺	51	69	--	46

Cuadro 1.5 Proporción N : Si : P . Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

	Total período	Epoca seca	Epoca de transición	Epoca lluviosa
N : Si : P	3 : 7 : 1	2 : 3 : 1	1 : 9 : 1	4 : 8 : 1

Cuadro 1.6 Correlaciones significativas, r_s ($0.05, 2, n$) entre los nutrientes inorgánicos disueltos y la salinidad, durante las diferentes épocas. (NS: valor no significativo). Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

	Silicato	Ortofosfato	Nitrato	Nitrito	Amonio
Sal. Seca	0.769 ₍₂₆₎	0.740 ₍₂₆₎	0.591 ₍₁₂₎	0.850 ₍₂₀₎	0.800 ₍₁₅₎
Sal. Lluvi.	NS	0.348 ₍₃₂₎	-0.750 ₍₂₈₎	NS	NS

Cuadro 1.7. Correlaciones significativas, r_s ($0.05, 2, n$) entre los nutrientes inorgánicos disueltos por época. (NS: valor no significativo). Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

	Total período				
	Silicato	Ortofosfato	Nitrato	Nitrito	Amonio
Silicato	1				
Ortofosf.	0.506 ₍₈₂₎	1			
Nitrato	0.310 ₍₆₀₎	NS	1		
Nitrito	0.374 ₍₇₅₎	0.316 ₍₇₅₎	0.675 ₍₆₀₎	1	
Amonio	0.684 ₍₃₃₎	0.517 ₍₃₃₎	NS	0.430 ₍₃₁₎	1

Epoca seca

	Silicato	Ortofosfato	Nitrato	Nitrito	Amonio
Silicato	1				
Ortofosf.	0.626 ₍₂₆₎	1			
Nitrato	NS	NS	1		
Nitrito	0.612 ₍₂₀₎	0.771 ₍₂₀₎	0.874 ₍₁₂₎	1	
Amonio	0.707 ₍₁₅₎	0.768 ₍₁₅₎	NS	NS	1

Epoca de transición (Ortofosfato y Silicatos : 0.533₍₂₄₎)

Epoca lluviosa

	Silicato	Ortofosfato	Nitrato	Nitrito	Amonio
Silicato	1				
Ortofosf.	0.383 ₍₃₂₎	1			
Nitrato	NS	NS	1		
Nitrito	NS	NS	0.746 ₍₂₈₎	1	
Amonio	0.515 ₍₁₇₎	NS	NS	NS	1

Biomasa fitopláncica fraccionada

La concentración de la clorofila *a* se utilizó como indicador de la biomasa fitopláncica (Raymont, 1980).

La concentración de clorofila *a* del fitoplancton de red presentó un promedio de 3.1 ± 1.7 mg Clo-*a* m⁻³ y el coeficiente de variación fue de 0.5. Tuvo un valor máximo de 7.6 mg Clo-*a* m⁻³ en setiembre y un mínimo de 0.0 mg Clo-*a* m⁻³ (debido al método de cuantificación) en diciembre (Fig. 1.5 y Cuadro 1.8).

La concentración de clorofila *a* nanofitopláncica tuvo un promedio de 2.5 ± 1.2 mg Clo-*a* m⁻³ y presentó un coeficiente de variación de 0.4. Durante mayo, mostró una concentración máxima de 5.9 mg Clo-*a* m⁻³ y en setiembre una mínima de 0.5 mg Clo-*a* m⁻³ (Fig. 1.5 y Cuadro 1.8).

No se observaron diferencias significativas ($p > 0.05$) en la biomasa de ambas fracciones entre las profundidades de muestreo.

No se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) en las biomásas de ambas fracciones entre la época seca y lluviosa; sin embargo se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en ambas fracciones entre las épocas de transición y lluviosa.

Se detectaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en la biomasa nanofitopláctica entre la época seca y la época de transición (Fig. 1.6).

Se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) en la biomasa del fitoplancton de red entre marea alta y baja. Se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en la biomasa nanofitopláctica entre las mareas baja - subiendo y mareas subiendo - bajando.

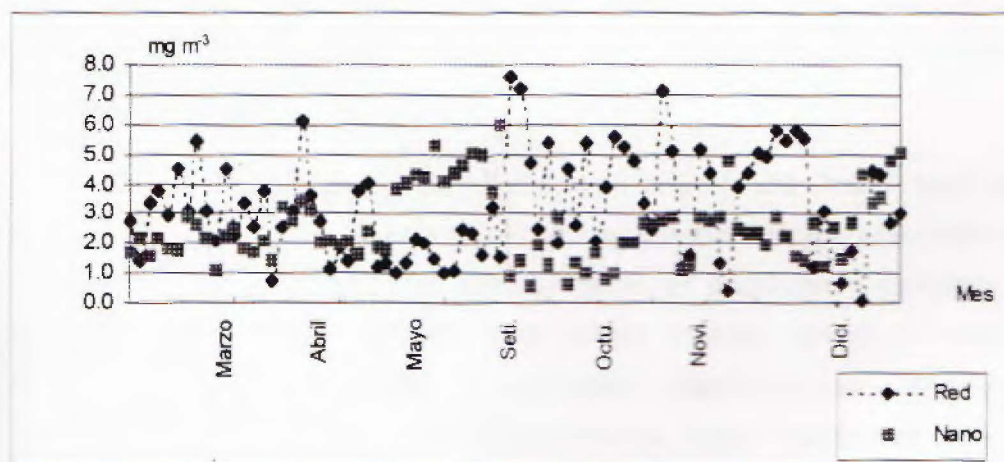


Figura 1.5 Concentraciones de clorofila a (mg Clo-a m^{-3}) por fracción fitopláctica, durante el período de estudio. Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica, 1997.

Cuadro 1.8 Parámetros estadísticos de la concentración de clorofila a (mg Clo-a m^{-3}) de ambas fracciones fitoplácticas, durante las épocas de muestreo. Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica, 1997.

	Epoca seca		Epoca de transición		Epoca lluviosa	
	Clo-a nanof.	Clo-a red	Clo-a nanof.	Clo-a red	Clo-a nanof.	Clo-a red
N	26	26	24	24	32	32
MINIMO	1.0	0.0	1.6	1.0	0.5	0.3
MAXIMO	5.0	5.4	5.9	6.1	4.7	7.6
MEDIA	2.4	2.7	3.4	2.2	1.9	4.2
DES.STD.	1.0	1.4	1.2	1.2	0.9	1.8
C.V.	0.4	0.5	0.3	0.5	0.4	0.4

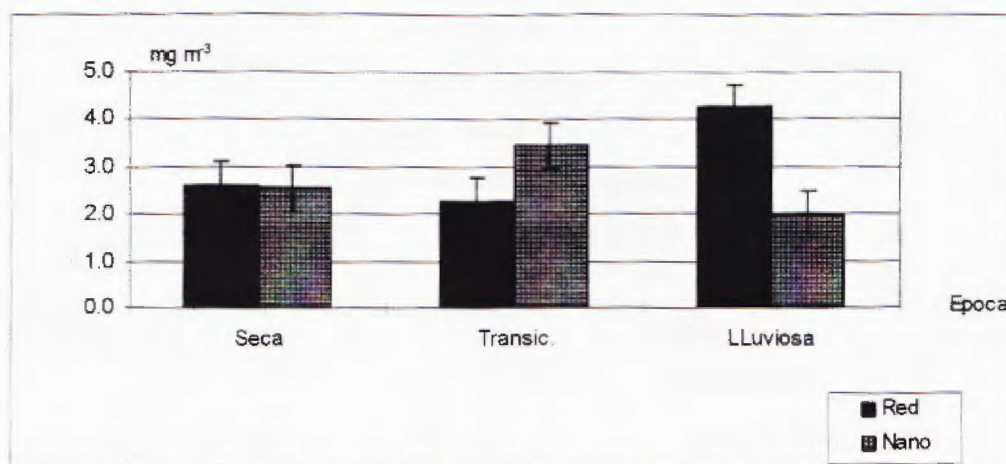


Figura 1.6 Concentración promedio de clorofila a (mg Clo-a m^{-3}) por fracción fitopláncica, durante las épocas de muestreo. Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica, 1997.

Células fitopláncticas

Se identificaron un total de 43 taxa entre grupos, Sub Orden¹, familias, géneros y especies. Se observaron 32 taxa de diatomeas (22 céntricas y 10 pennadas), 6 géneros de dinoflagelados, 3 géneros de cianobacterias, el grupo de euglenofitos y un grupo denominado flagelados menores. Este último, incluyó células menores a $30 \mu\text{m}$ pertenecientes a las clases Dinophyceae, Cryptophyceae, Prymnesiophyceae, Chrysophyceae, Raphidophyceae, Chlorophyceae, Dictyochophyceae y Prasinophyceae (Tomas, 1993).

Durante el período de estudio, las diatomeas céntricas, pennadas y los flagelados menores representaron el 90 % de la abundancia total del fitoplancton (Cuadro 1.9).

El grupo más abundante en la fracción del fitoplancton de red fue el de las diatomeas céntricas, mientras que el nanofitoplancton presentó como grupos más abundantes a las diatomeas céntricas, pennadas y flagelados menores (Cuadro 1.10).

¹ El Sub Orden Coscinodiscinae incluye a células de los géneros Coscinodiscus y Thalassiosira.

En la fracción de células mayores a 30 μm (fitoplancton de red) las diatomeas fueron el grupo más abundante y *Skeletonema costatum* (32%) fue la especie más abundante. Los géneros *Chaetoceros* (22.3%), *Biddulphia* (11.6%) y el Sub Orden Coscinodiscineae (11.5%) fueron los que siguieron en abundancia. En los restantes grupos, los géneros *Anabaena* (2.9%) y *Ceratium* (3.3%) fueron los más abundantes (Cuadro 1.9 y Fig. 1.7).

En el nanofitoplancton, *Chaetoceros* (23.7%) fue el género más abundante, seguido por los flagelados menores (23%), la especie *Cylindrotheca closterium* (13.1%), los géneros *Navícula* (8.5%), *Leptocylindrus* (4.5%) y el Sub Orden Coscinodiscineae (6.0%) (Cuadro 1.9 y Fig. 1.7).

Durante la época seca en la fracción del fitoplancton de red, el taxón más abundante fue *S. costatum* (46.6%), seguido por *Chaetoceros spp.* (17.4%), el Sub Orden Coscinodiscineae (17.7%) y *Biddulphia spp.* (6.1%). En el nanofitoplancton, el género de mayor abundancia fue *Chaetoceros* (21.6%), la especie *C. closterium* (16.5%) y el grupo de flagelados menores con un 15.6%; con menor abundancia *Navícula* (8.7%), *S. costatum* (6.6%) y el Sub Orden Coscinodiscineae (5.4%) (Cuadro 1.11 y Fig. 1.8).

En la época de transición, los géneros *Chaetoceros* (18.6%), *Biddulphia spp.* (13.7%) y el Sub Orden Coscinodiscineae (19.8%) dominaron las diatomeas del fitoplancton de red, mientras que *Ceratium* (13.4%) dominó en el resto de los grupos. El nanofitoplancton presentó una composición dominada por los flagelados menores (34%), seguido de las diatomeas del género *Chaetoceros* (15.1%) y de *C. closterium* (14.8%) (Cuadro 1.11 y Fig. 1.9).

Durante la época lluviosa, se observó que el fitoplancton de red estuvo principalmente compuesto por diatomeas de la especie *S. costatum* (29.2%), el género *Chaetoceros* (26.2%) y *Biddulphia spp.* (14.7%); mientras que *Anabaena* (5.4%) dominó en el resto de los grupos. El nanofitoplancton presentó a *Chaetoceros* (39.4%) como el género con mayor abundancia, seguido por los flagelados menores (22.6%), el Sub Orden Coscinodiscineae (8.0%), *S. costatum* (7.1%) y *Navícula spp.* (7.2 %) (Cuadro 1.11 y Fig. 1.10).

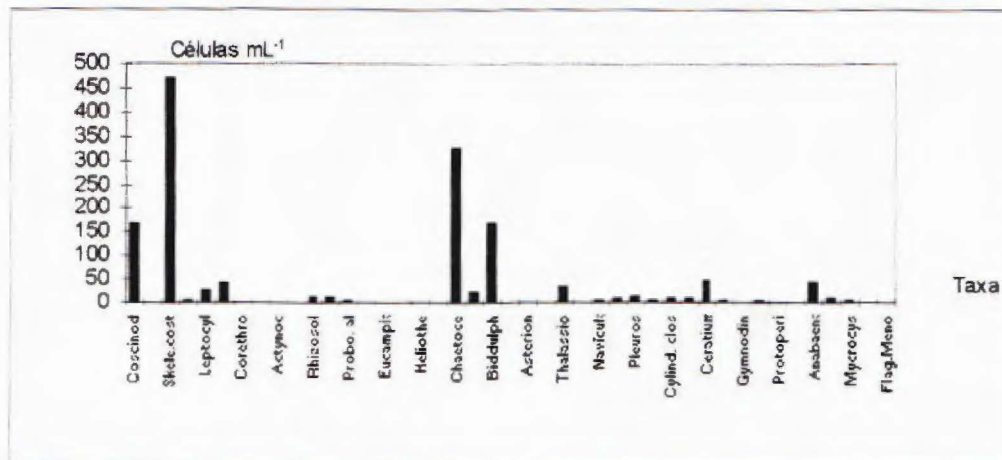
Cuadro 1.9 Porcentaje (%) aportado por grupo fitopláctico en ambas fracciones, durante el período de estudio: a).- Fitoplancton de red; b).- Nanofitoplancton. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

		a	b
DIATOMEAS			
Céntricas:S.O	Coscinodiscineae	11.5	6.0
	F.Thalassiosiraceae		
	<i>Lauderia</i>	0.0	0.1
	<i>Skeletonema costatum</i>	32.6	5.3
	<i>Thalassiosira</i>	0.2	0.8
	F. Melosiraceae		
	<i>Stephanophyxis</i>	2.8	0.4
	F. Leptocylindraceae		
	<i>Leptocylindrus</i>	1.8	4.5
	<i>Corethron</i>	0.0	0.1
	F. Coscinodiscaceae		
	<i>Coscinodiscus</i>	0.0	0.1
	F. Hemidiscaceae		
	<i>Actynocyclus</i>	0.0	0.1
	F. Asterolampraceae		
	<i>Asterolamphallus</i>	0.0	0.1
	S.O Rhizosoleniineae		
	<i>Rhizosolenia</i>	0.8	0.3
	F. Rhizosoleniaceae		
	<i>Guinardia</i>	1.0	0.7
	<i>Proboscia alata</i>	0.2	0.0
	S.O Biddulphiineae		
	<i>Climacodium</i>	0.0	0.1
	F. Hemiaulaceae		
	<i>Eucampia</i>	0.1	0.5
	<i>Hemiaulus</i>	0.1	0.3
	<i>Heliotheca</i>	0.0	0.1
	F. Chaetoceroceae		
	<i>Bacteriastrum</i>	0.1	0.0
	<i>Chaetoceros</i>	22.3	23.7
	F. Lithodesmiaceae		
	<i>Ditylum</i>	1.5	0.5
	<i>Lythodesmiun</i>	0.0	0.3
	<i>Biddulphia</i>	11.6	1.3
	PARCIAL	86.6	45.7
Pennadas:O.	Bacillariales		
	<i>Asterionellopsis</i>	0.1	0.4
	F.Fragilariaceae		
	<i>Fragilaria</i>	0.0	0.1
	F.Thalassionematacea		
	<i>Thalassionema</i>	2.2	2.5
	<i>Thalassiothrix</i>	0.0	0.4
	F.Naviculaceae		
	<i>Navícula</i>	0.4	8.5
	<i>Haslea</i>	0.5	1.6
	<i>Pleurosigma</i>	0.7	0.3
	F.Bacillariaceae		
	<i>Cylindrotheca closterium</i>	0.2	13.1
	<i>Nitzschia</i>	0.6	1.5
	<i>Pseudo nitzschia</i>	0.6	0.7
DINOFLAGELADOS			
	<i>Ceratium</i>	3.3	0.1
	<i>Dinophysis</i>	0.4	0.0
	<i>Gymnodinium</i>	0.0	0.3
	<i>Peridinium</i>	0.2	0.0
	<i>Protopteridinium</i>	0.1	0.1
	<i>Prorocentrum</i>	0.1	0.3
CIANOBACTERIAS			
	<i>Anabaena</i>	2.9	1.1
	<i>Johanebaptista</i>	0.5	0.5
	<i>Mycrocystis</i>	0.3	0.0
EUGLENOFITAS			
		0.0	0.2
FLAGELADOS MENORES			
		0.0	23.0
	TOTAL	100	100

Cuadro 1.10 Porcentaje (%) aportado por los grupos fitoplácticos, durante las épocas de muestreo. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

Periodo de estudio		
Epoca seca		
Fito. de red	Diatomeas Céntricas:	95%
	Otros:	5%
Nanofitoplancton:	Diatomeas Céntricas:	50%
	Diatomeas Pennadas:	33%
	Flagelados Menores:	15%
	Otros:	2%
Comunidad Total:	Diatomeas Céntricas:	50%
	Diatomeas Pennadas:	27%
	Flagelados Menores:	21%
	Otros:	2%
Epoca de transición		
Fito. de red	Diatomeas Céntricas:	70%
	Dinoflagelados :	15%
	Otros:	25%
Nanofitoplancton:	Diatomeas Céntricas:	31%
	Diatomeas Pennadas:	32%
	Flagelados Menores:	33%
	Otros:	4%
Comunidad Total:	Diatomeas Céntricas:	32%
	Diatomeas Pennadas:	32%
	Flagelados Menores:	33%
	Otros:	3%
Epoca lluviosa		
Fito. de red	Diatomeas Céntricas:	85%
	Otros:	15%
Nanofitoplancton:	Diatomeas Céntricas:	61%
	Diatomeas Pennadas:	14%
	Flagelados Menores:	23%
	Otros:	2%
Comunidad Total:	Diatomeas Céntricas:	63%
	Diatomeas Pennadas:	15%
	Flagelados Menores:	19%
	Otros:	3%

a).-



b).-

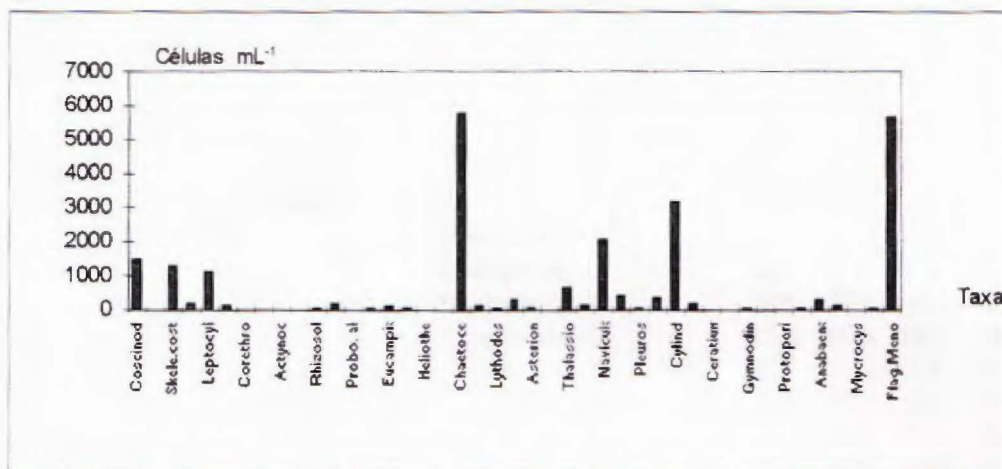
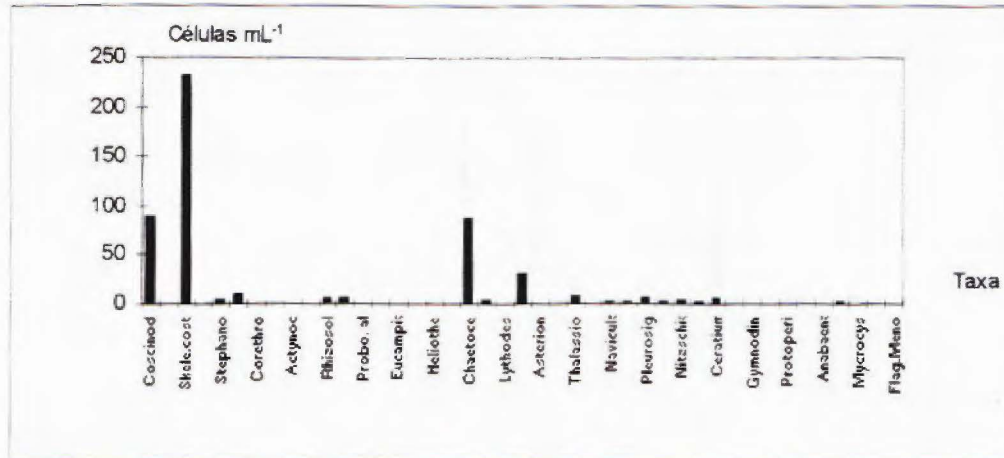


Figura 1.7 Abundancia (cel mL⁻¹) de los principales grupos fitoplancticos, durante el periodo de estudio: a).- Fitoplancton de red; b).- Nanofitoplancton. Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica, 1997.

Cuadro 1.11 Porcentaje (%) aportado por época de los diferentes grupos fitoplácticos en ambas fracciones: I).- Epoca seca a).- Fitop. de red, b).- Nanofitop.; II).- Epoca de transición c).- Fitop. de red, d).- Nanofitop.; III).- Epoca lluviosa e).- Fitop. de red, f).- Nanofitop. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

		I		II		III	
		a	b	c	d	e	f
DIATOMEAS							
Céntricas: S.O Coscinodiscineae		17.9	5.4	19.8	5.4	5.6	8.0
F. Thalassiosiraceae							
	<i>Lauderia</i>	0.0	0.2	0.4	0.0	0.0	0.0
	<i>Skeletonema costatum</i>	46.6	6.6	8.1	2.0	29.2	7.1
	<i>Thalassiosira</i>	0.2	0.8	0.9	1.5	0.0	0.0
F. Melosiraceae							
	<i>Stephanophyxis</i>	1.0	0.1	0.9	0.3	4.4	1.4
F. Leptocylindraceae							
	<i>Leptocylindrus</i>	2.1	5.5	3.4	3.7	1.3	3.4
	<i>Corethron</i>	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.1
F. Coscinodiscaceae							
	<i>Coscinodiscus</i>	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0
F. Hemidiscaceae							
	<i>Actynocyclus</i>	0.0	0.2	0.3	0.0	0.0	0.0
F. Asterolampraceae							
	<i>Asterolamphallus</i>	0.0	0.0	0.1	0.4	0.0	0.0
S.O Rhizosoleniineae							
	<i>Rhizosolenia</i>	1.2	0.5	2.5	0.2	0.1	0.0
F. Rhizosoleniaceae							
	<i>Guinardia</i>	1.2	1.3	0.7	0.3	0.9	0.3
	<i>Proboscia alata</i>	0.0	0.0	0.9	0.0	0.1	0.0
S.O Biddulphiineae							
	<i>Climacodium</i>	0.0	0.0	0.1	0.4	0.0	0.1
F. Hemiaulaceae							
	<i>Eucampia</i>	0.1	0.7	0.3	0.5	0.1	0.2
	<i>Hemiaulus</i>	0.1	0.4	0.3	0.1	0.0	0.1
	<i>Heliotheca</i>	0.1	0.1	0.1	0.1	0.0	0.0
F. Chaetoceroceae							
	<i>Bacteriastrum</i>	0.0	0.0	0.1	0.0	0.1	0.0
	<i>Chaetoceros</i>	17.4	21.6	18.6	15.1	26.3	39.4
F. Lithodesmiaceae							
	<i>Ditylum</i>	0.9	0.5	2.6	0.2	1.7	0.7
	<i>Lythodesmium</i>	0.0	0.7	0.0	0.0	0.0	0.0
	<i>Biddulphia</i>	6.1	2.2	13.7	0.6	14.7	0.3
Pennadas: O. Bacillariales							
	<i>Asterionellopsis</i>	0.1	0.2	0.5	0.6	0.1	0.4
F. Fragilariaceae							
	<i>Fragilaria</i>	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0
F. Thalassionemataceae							
	<i>Thalassionema</i>	1.6	3.2	1.5	1.5	2.7	2.6
	<i>Thalassiothrix</i>	0.0	0.5	0.1	0.4	0.0	0.2
F. Naviculaceae							
	<i>Navícula</i>	0.4	8.7	0.9	9.0	0.2	7.2
	<i>Haslea</i>	0.4	1.4	1.2	3.0	0.5	0.0
	<i>Pleurosigma</i>	1.1	0.4	2.2	0.3	0.2	0.1
F. Bacillariaceae							
	<i>Cylindrotheca closterium</i>	0.2	16.5	0.6	14.8	0.0	4.1
	<i>Nitzschia</i>	0.9	2.2	0.1	1.2	0.5	0.6
	<i>Pseudo nitzschia</i>	0.6	0.3	0.0	1.2	0.7	1.0
DINOFLAGELADOS							
	<i>Ceratium</i>	1.0	0.1	13.4	0.1	2.5	0.0
	<i>Dinophysis</i>	0.0	0.0	0.2	0.0	0.7	0.0
	<i>Gymnodinium</i>	0.0	0.3	0.0	0.6	0.0	0.0
	<i>Peridinium</i>	0.1	0.0	0.1	0.0	0.4	0.0
	<i>Protoperdinium</i>	0.0	0.0	1.1	0.2	0.0	0.0
	<i>Prorocentrum</i>	0.0	0.4	0.5	0.2	0.8	0.1
CIANOBACTERIAS							
	<i>Anabaena</i>	0.0	1.6	1.3	1.2	5.4	0.0
	<i>Johanebaptista</i>	0.4	0.9	2.0	0.2	0.2	0.0
	<i>Mycrocystis</i>	0.0	0.1	0.0	0.0	0.6	0.0
EUGLENOFITAS							
		0.0	0.3	0.0	0.2	0.0	0.0
FLAGELADOS MENORES							
		0.0	15.6	0.0	34.3	0.0	22.6

a).-



b).-

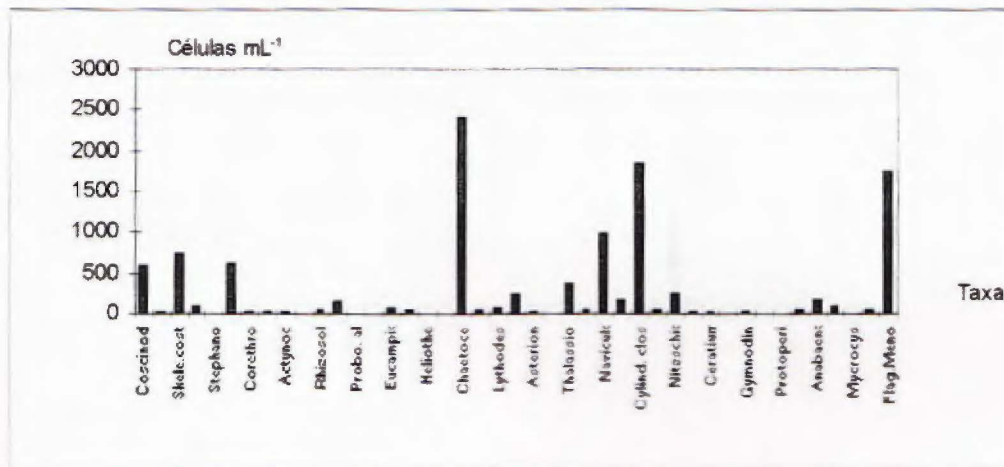
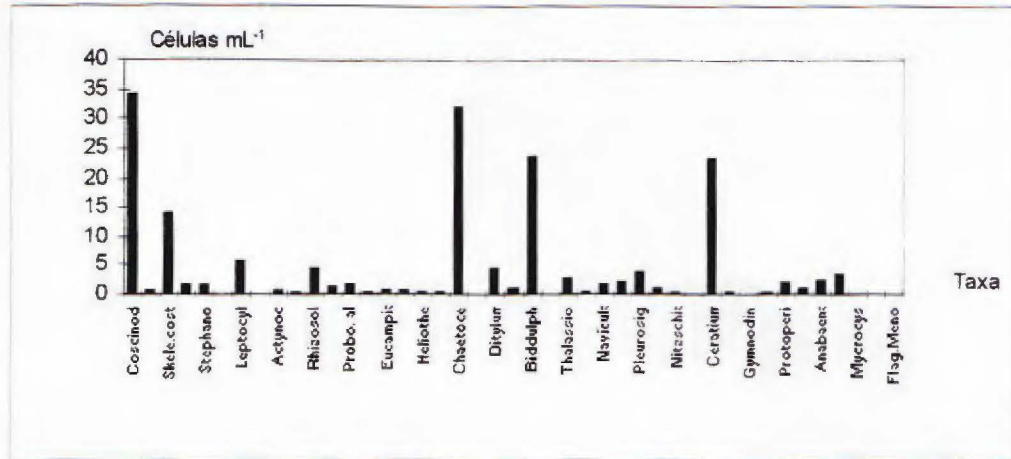


Figura 1.8 Abundancia (cel mL⁻¹) de los principales grupos fitopláncnicos, en la época seca: a).- Fitoplancton de red; b).- Nanofitoplancton. Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica, 1997.

a).-



b).-

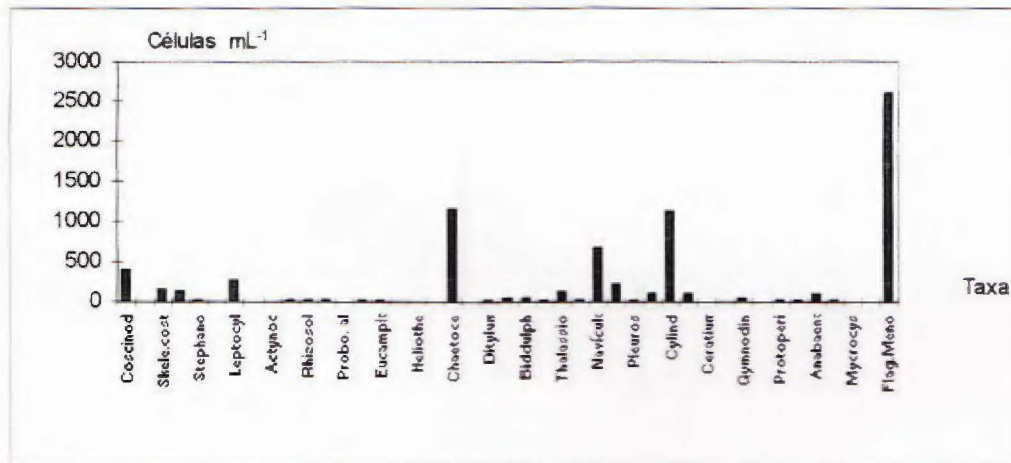
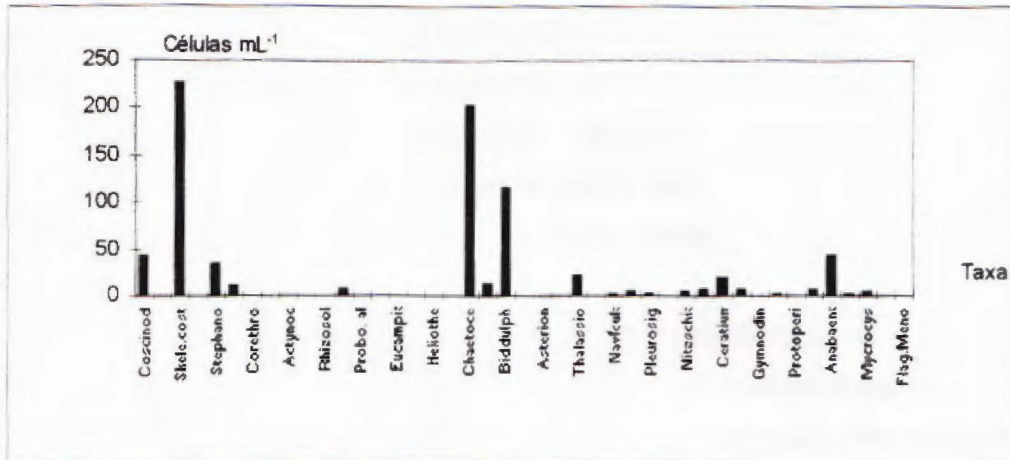


Figura 1.9 Abundancia (cel mL⁻¹) de los principales grupos fitoplancticos, durante la época de transición: a).- Fitoplancton de red; b).- Nanofitoplancton. Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica, 1997.

a).-



b).-

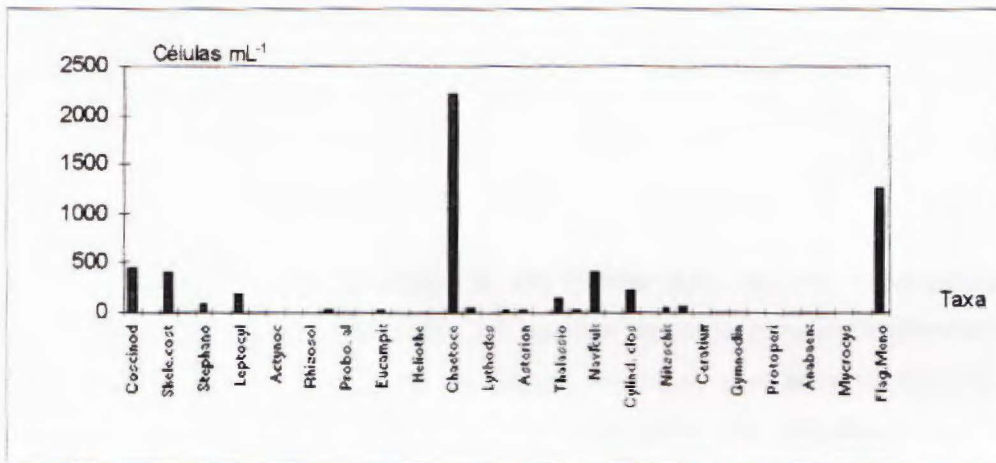


Figura 1.10 Abundancia (cel mL⁻¹) de los principales grupos fitoplácticos, en la época lluviosa: a).- Fitoplancton de red; b).- Nanofitoplancton. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

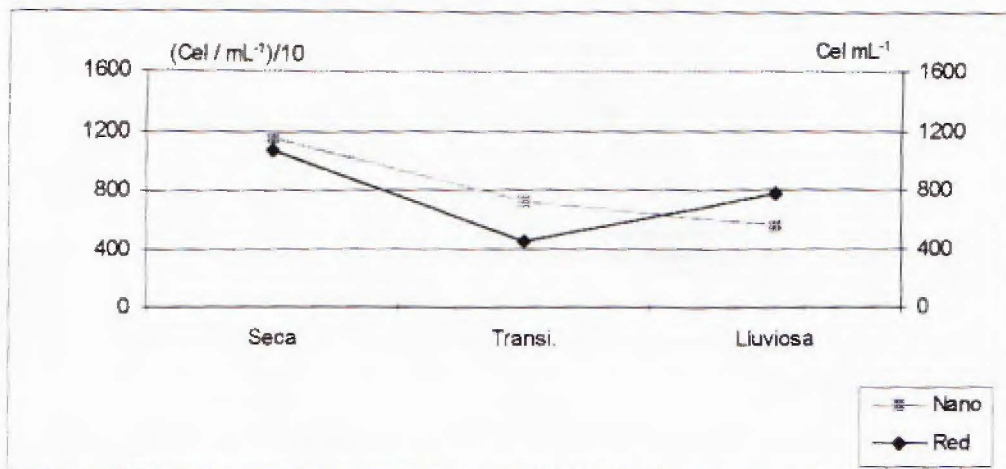
El número total de células de ambas fracciones no presentó diferencias significativas ($p > 0.05$) entre ambas profundidades y días de muestreo. Por otra parte, no se observaron diferencias significativas ($p > 0.05$) en el número de células del fitoplancton red, entre las diferentes épocas. Sin embargo, la fracción del nanofitoplancton mostró diferencias significativas ($p < 0.05$) durante el período de estudio y entre las épocas lluviosa - transición y lluviosa - seca.

En los principales grupos por fracción fitopláctica (diatomeas céntricas, diatomeas pennadas, dinoflagelados, euglenofitas y flagelados menores), el número de células del fitoplancton de red no presentó diferencias significativas ($p > 0.05$) entre las profundidades, días de una misma época, o entre épocas; sin embargo, en la fracción nanofitopláctica se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en el número de células durante el período de muestreo. También se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) en el número de células entre las épocas lluviosa - seca y lluviosa - transición.

Los máximos de abundancia del fitoplancton de red y nanofitoplancton se presentaron durante la época seca; los valores mínimos para el fitoplancton de red, se observaron durante la época de transición, mientras que para el nanofitoplancton se encontraron en la época lluviosa. Por otra parte, los máximos de biomasa del fitoplancton de red se presentaron durante la época de transición y los mínimos en la época de transición y lluviosa para la fracción del fitoplancton de red y nanofitoplancton respectivamente (Fig. 1.11).

El cuadro 1.12, presenta las correlaciones significativas encontradas entre los parámetros abióticos y bióticos durante el período de estudio y en las diferentes épocas. Las biomásas de ambas fracciones presentaron asociaciones significativas con factores abióticos (época, temperatura, concentración del oxígeno disuelto superficial, profundidad del disco Secchi, concentración de nutrientes); la salinidad presentó correlaciones significativas con las concentraciones de los nutrientes y el oxígeno disuelto y la profundidad del disco Secchi una asociación significativa con la época. Por otro lado, las abundancias de ambas fracciones presentaron asociaciones significativas con las concentraciones de los nutrientes y con la época.

a).-



b).-

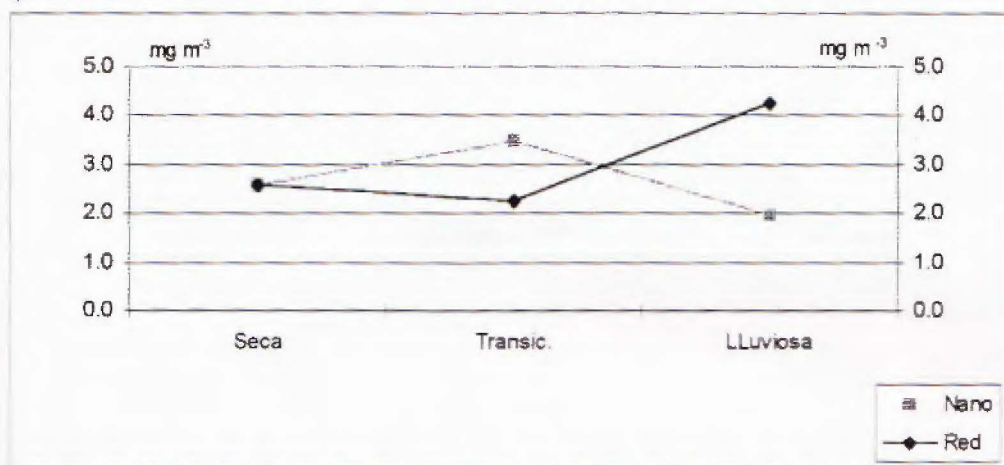


Figura 1.11 a).- Abundancia (cel mL⁻¹) de ambas fracciones fitopláncticas, por época de muestreo; b).- Determinación de la clorofila a (mg Clo-a m⁻³) de ambas fracciones fitopláncticas, en las épocas de muestreo. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

Cuadro 1.12 Correlaciones significativas r_s ($0.05, 2, n$) entre parámetros abióticos y bióticos. ES: Epoca seca; ET: Epoca de transición; ELL: Epoca lluviosa; PE: Período de estudio; B. Fito red: Biomasa Fitoplancton de red; B. Nanof.: Biomasa Nanofitoplancton; Sal.:Salinidad; Temp.: Temperatura; P.Secchi: Profundidad disco Secchi; Ox.dis.:Oxígeno disuelto superficial; Fito Red: Abundancia Fitoplancton de Red; Nanof.: Abundancia Nanofitoplancton. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

	B.Fito Red	B.Nanof.	Sal.	P. Secchi	Mareas	Ox.dis.	Fito Red	Nanof
Epoca	0.357 _{(82)PE}	-----	-----	-0.451 _{(82)PE}	-----	0.808 _{(62)PE}	-----	- 0.473 _{(43)PE}
Temp.	-----	0.259 _{(82)PE}	0.471 _{(32)EII}	-----	-----	-0.729 _{(26)ES}	-----	-----
Ox.dis.	0.509 _{(62)PE}	0.358 _{(82)PE}	-0.575 _{(26)ES}	-----	-0.506 _{(24)ELL}	-----	-----	-----
Secchi	-----	-0.325 _{(82)PE}	-----	-----	-----	-----	-----	-----
Silicatos	-----	-----	0.403 _{(82)PE}	-0.541 _{(25)ES}	-----	-----	-----	-----
Ortofosf.	-----	-----	0.447 _{(82)PE}	-----	-----	-----	0.611 _{(35)ES}	-----
Nitrato	-----	-----	-----	-----	-----	-----	0.454 _{(32)PE}	-----
Nitrito	-----	0.429 _{(23)ET}	-----	-----	-----	-0.658 _{(20)ES}	0.502 _{(40)PE}	-----
Amonio	-----	-----	0.378 _{(33)PE}	-----	-----	-0.738 _{(27)PE}	-----	-----

Análisis multivariado

De acuerdo con las regresiones múltiples, durante el período de estudio el factor que explicó la variación en la biomasa del fitoplancton de red fue la época con un R^2 de 0.176 a una $p < 0.05$ con un coeficiente de 0.922; mientras que la temperatura explicó la variación de la biomasa nanofitopláctica con un R^2 de 0.385 a una $p < 0.05$ y un coeficiente de 0.385.

Durante la época seca y al nivel de significancia determinado, no fue posible precisar los factores que explicaron la variación en la biomasa del fitoplancton de red, mientras que la variabilidad en la biomasa del nanofitoplancton fue explicada por la salinidad con un R^2 de 0.254 y un coeficiente de 0.084.

En la época de transición la variabilidad en la biomasa del fitoplancton de red fue explicada por la salinidad con un R^2 de 0.206 a una $p < 0.05$ y un coeficiente de 0.080 y

la biomasa del nanofitoplancton fue explicada por la concentración de nitritos y la salinidad con un R^2 de 0.379 a una $p < 0.05$ con coeficientes respectivos de -0.106 y 2.614.

Para la época lluviosa se observó que el período del día, fue el factor que explicó la variabilidad en la biomasa del fitoplancton de red con un R^2 0.184 a una $p < 0.05$ con un coeficiente de -1.549. En la fracción menor a 30 μm , se observó que la concentración de ortofosfatos y el cociente N : P con un R^2 de 0.539 a una $p < 0.05$ con coeficientes respectivos de -1.208 y 0.130, fueron los factores que explicaron la variabilidad en su biomasa.

Durante el periodo de estudio y en las diferentes épocas, no fue posible obtener factores que explicaran la variabilidad en el número de células del fitoplancton de red y del nanofitoplancton a una $p < 0.05$.

DISCUSION

Caracterización de la zona de Punta Morales

La temperatura superficial del agua mostró un promedio característico para zonas tropicales (Raymont, 1980; Mann & Lazier, 1991) y coincidieron con los valores observados (29°C) por Epifanio *et al.* (1983), Voorhis *et al.* (1983) y Lizano & Vargas (1994).

Durante la época seca se observó un promedio de 29.5 °C con dos periodos: marzo y diciembre (Fig. 1.3 a). Los valores de marzo coincidieron con los observados en superficie por Epifanio *et al.* (1983) y Lizano & Vargas (1994), mientras que los correspondientes a diciembre son mayores a los observados en ambos estudios. Estas diferencias pueden ser consecuencia de un fenómeno "El Niño". Según la Comisión Permanente del Pacífico Sur (1997), durante 1997 se presentó un calentamiento de las aguas superficiales en la zona del Pacífico Oriental, donde se detectaron anomalías de hasta 3.3 °C frente a la costa Sudamericana. Dichas masas de agua con elevada temperatura, son transportadas por diferentes ondas oceánicas en dirección norte y sur (Mann & Lazier, 1991). En el mes de diciembre se observó una masa de agua con una

elevada temperatura superficial (Fig. 1.12) y evidenció un efecto del fenómeno "El Niño" en el Golfo de Nicoya.

Es probable que esta masa de agua oceánica con elevada temperatura, con respecto a los estudios de Epifanio *et al.* (1983) y Lizano & Vargas (1994), haya ingresado por zonas profundas del Golfo de Nicoya (Epifanio *et al.*, 1983) con un desplazamiento hacia la zona interna (Fig. 1.13). Según Voorhis *et al.* (1983), durante la época lluviosa (setiembre a noviembre en el presente estudio) en la zona interna predominan los flujos submareales con dirección sur, mientras que en la época seca (marzo y diciembre) el agua fluye cerca del fondo por el lado este en dirección norte. Los tiempos de circulación del Golfo de Nicoya (1 mes; Voorhis *et al.*, 1983) y la topografía de la zona de Punta Morales (profundidad promedio de 8 metros, en la zona este del canal principal), sugieren que la masa de agua presente en la zona de estudio durante los meses de octubre y noviembre (Fig. 1.3 a) fue reemplazada por otra masa de agua con características propias (Fig. 1.3 y Fig. 1.13), que discurrió desde el canal principal hacia la zona de Punta Morales. Esto permite explicar en el mes de diciembre la presencia de una masa de agua con elevadas salinidades (Fig. 1.3 b), altas concentraciones de nutrimentos (Fig. 1.4) y bajas concentraciones de oxígeno disuelto (Fig. 1.3 c).

Durante la época de transición la temperatura promedio coincidió con los estudios de Lizano & Vargas (1994); sin embargo, en el presente estudio durante la época lluviosa, se observó un descenso de 2 °C (Fig. 1.3 a y Cuadro 1.1). Durante esta época se encontró una asociación significativa, al 95 % de confianza entre la salinidad y la temperatura superficial del agua (Cuadro 1.12) que sugiere un efecto de las descargas de los ríos afluentes sobre la zona de Punta Morales.

La salinidad presentó valores que oscilaron entre 23 y 28 (Cuadro 1.1) y coincidieron con los encontrados por Voorhis *et al.* (1983) y Lizano & Vargas (1994). Sin embargo, en contraste con los estudios anteriores, la salinidad no presentó diferencias significativas entre profundidades y no se observaron períodos de estratificación. La turbulencia determinada para la zona de Punta Morales (Cuadro 1.2) y la profundidad de la columna de agua de 8 metros, permiten explicar la ausencia de una estratificación salina.

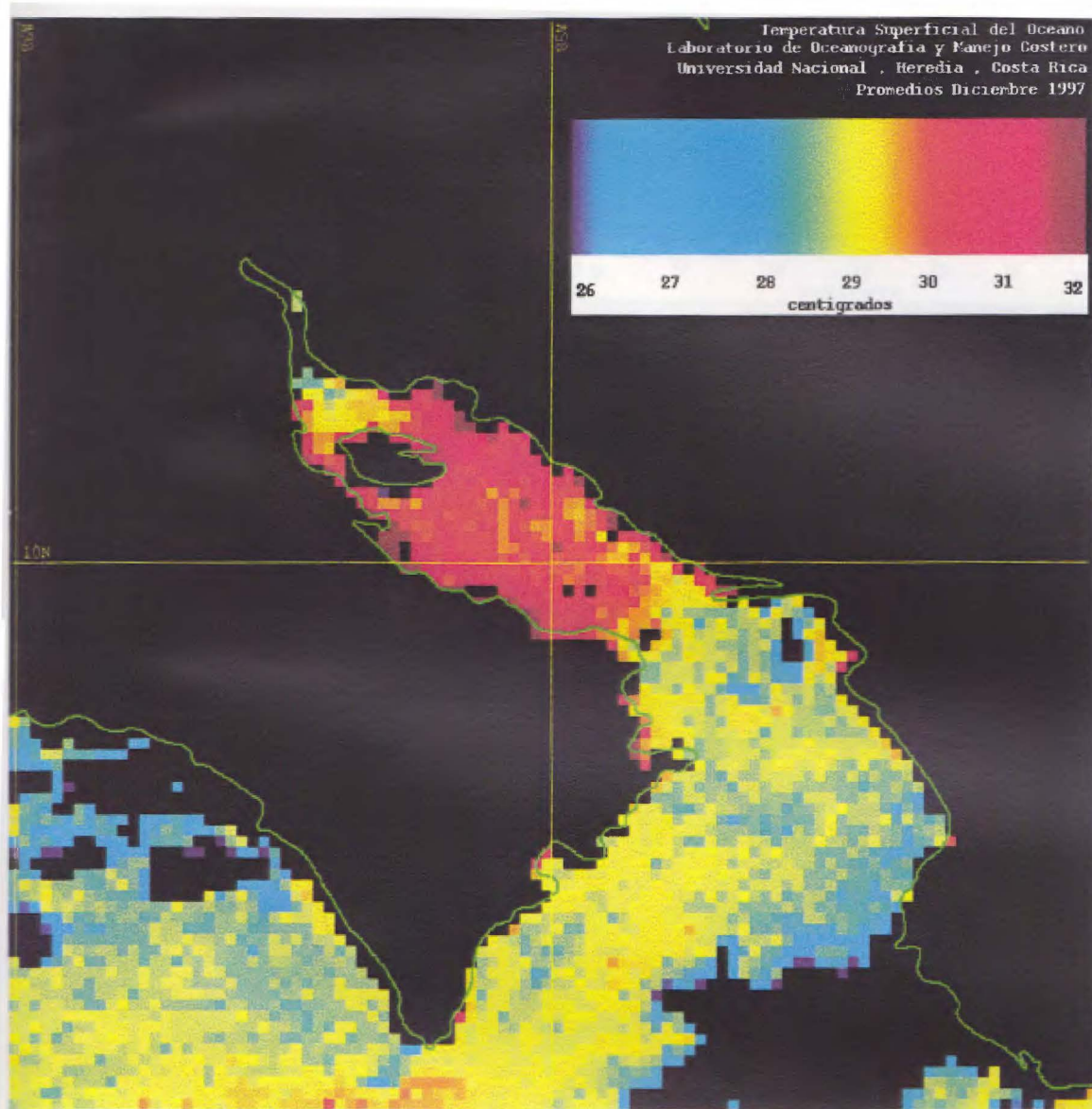


Figura 1.12 Promedios de las temperaturas superficiales del océano, diciembre 1997. Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997. Laboratorio de Oceanografía y Manejo Costero. Universidad Nacional, Heredia. Costa Rica.

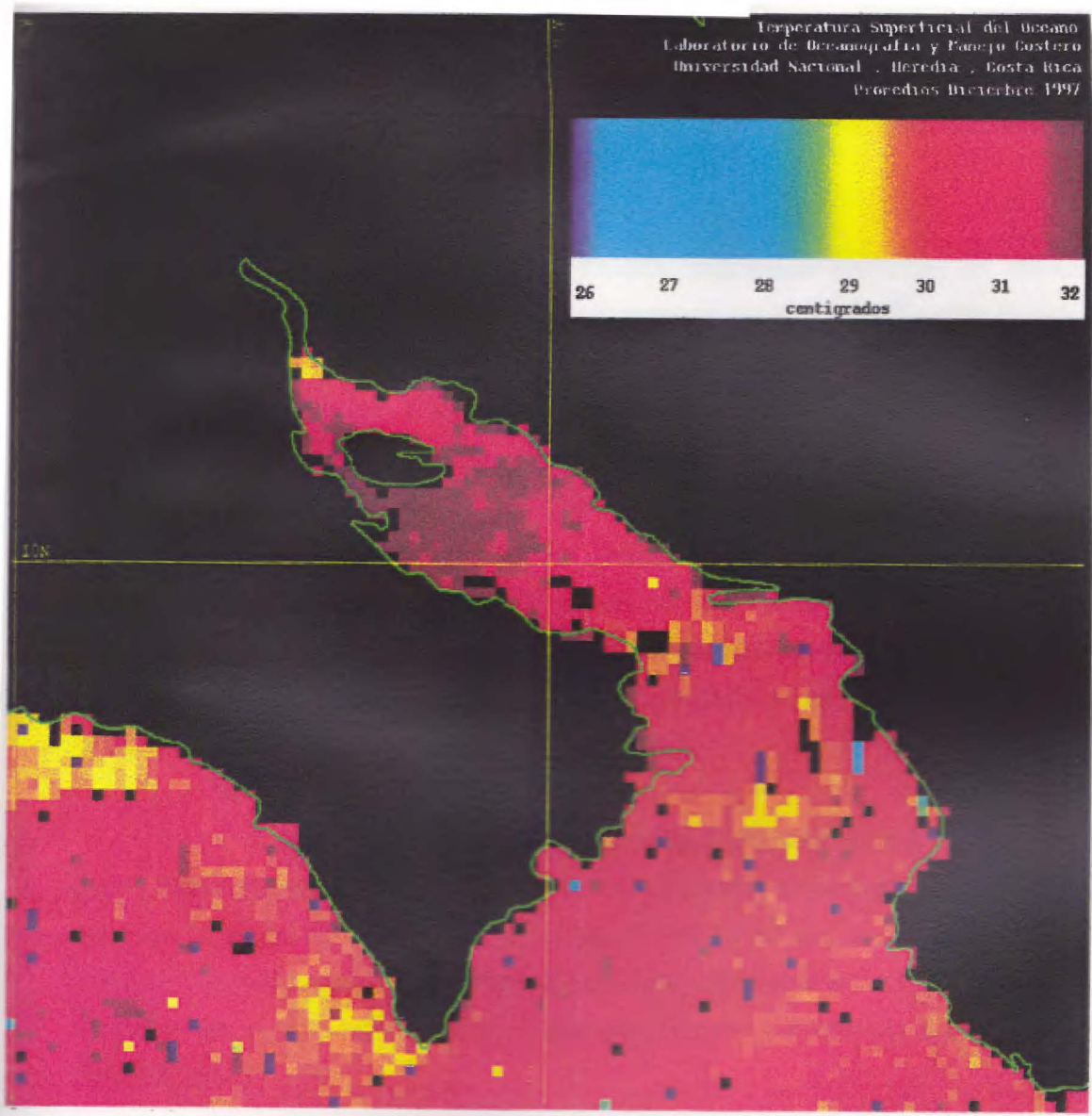


Figura 1.13 Promedio de la temperaturas superficiales del océano, diciembre 1997. Golfo de Nicoya, Costa Rica, 1997. Laboratorio de Oceanografía y Manejo Costero. Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.

Las profundidades del disco Secchi fueron máximas (3 m) en marzo, mínimas (0.5 m) en octubre y coincidieron con los meses de máximas y mínimas precipitaciones (Fig. 1.2 a). Además, presentaron una asociación significativa inversa, a un nivel del 95 % de confianza con la época (Cuadro 1.12). De acuerdo con Holmes (1970) los sólidos en suspensión disminuyen la penetración de luz en la columna de agua y en la zona de Punta Morales éstos son mayores durante la época lluviosa y menores en la época seca (Van Driel, 1988).

La concentración del oxígeno disuelto superficial presentó un máximo de 3.0 mg L⁻¹ durante la época lluviosa y un mínimo de 5.7 mg L⁻¹ en la época seca. Durante la época lluviosa tuvo una asociación significativa a un nivel del 95 % de confianza con las mareas (Cuadro 1.12) que sugiere la influencia del estero de Punta Morales sobre la zona de muestreo y coincide con lo señalado por Van Driel (1988).

Las concentraciones mínimas observadas durante la época seca, pueden ser efectos combinados entre la temperatura, salinidad y la solubilidad de este gas (Aston, 1980; Van Driel, 1988). Durante esta época, se observó una correlación inversa a un 95 % de confianza entre la concentración del oxígeno disuelto con la salinidad y la temperatura (Cuadro 1.12) y correspondencias entre el aumento de la temperatura y la solubilidad de este gas en el medio (Fig. 1.3 b y c).

Se encontraron asociaciones significativas a un nivel de significancia del 95%, entre la concentración de silicatos y la salinidad durante el periodo de estudio y con la penetración de luz en la época seca (Cuadro 1.12). Estos resultados sugieren que en la zona de Punta Morales, la concentración de este nutrimento es afectada por el ingreso de masas de agua oceánicas o por partículas terrígenas (Goldman & Carpenter, 1974; Hecky & Kilham, 1988).

Durante el período de estudio, la concentración de ortofosfatos presentó una asociación significativa a un nivel del 95% de confianza con la salinidad (Cuadro 1.6). Estos resultados sugieren un aporte de este nutrimento por fuentes externas a la zona.

Las correlaciones obtenidas a un nivel de significancia del 95% entre la concentración de silicatos y ortofosfatos con las diferentes variables abióticas y bióticas (Cuadro 1.6, 1.7 y 1.12), sugieren que en la zona de Punta Morales, los aportes alóctonos al sistema, los procesos físicos y la asimilación por los organismos vivos,

cumplen un papel importante en los ciclos biogeoquímicos de estos nutrientes (Aston, 1980; Smith, 1984).

La concentración máxima y mínima de nitratos se presentó durante la época lluviosa, donde se observó el coeficiente máximo de variación (Cuadro 1.3) y una asociación significativa inversa a un 95 % de confianza con la salinidad (Cuadro 1.6). Este comportamiento coincide con el descrito para dicha especie nitrogenada en estuarios templados, durante las épocas de precipitaciones máximas (Hobbie *et al.*, 1975 *in* Aston, 1980). Estos resultados sugieren que durante la época lluviosa en la zona de Punta Morales, los nitratos ingresaron por los ríos en forma de pulsos.

La concentración de nitritos presentó la menor desviación estándar en las diferentes épocas (Cuadro 1.3) y evidencia que esta especie química durante el período de estudio, tuvo una menor variabilidad que las otras especies nitrogenadas.

La concentración de amonio observada fue similar a la encontrada por Epifanio *et al.* (1983, Cuadro 1). Por otro lado, la asociación significativa a un nivel de confianza del 95 % entre la concentración de amonio y la salinidad (Cuadro 1.12), sugiere un aporte de este nutriente por fuentes externas a la zona.

Factores que afectan la estructura de la comunidad fitoplánctica

Temporales

Diferentes estudios en la zona de Punta Morales han encontrado un comportamiento estacional de las comunidades pláncticas; Córdoba (1993) encontró diferencias (aunque no significativas) entre la producción primaria por épocas y Gocke *et al.* (1990) observaron un comportamiento estacional en la ocurrencia de las mareas rojas. Durante el período de estudio, la biomasa de la fracción del fitoplancton de red presentó un máximo en la época lluviosa, valores mínimos en la época de transición (Fig. 1.5 y Cuadro 1.8), una asociación significativa a un nivel de confianza del 95 % con la época (Cuadro 1.12) y las épocas de muestreo explicaron la variabilidad en la biomasa de esta fracción ($R^2 = 0.176$).

Por otro lado, la fracción nanofitoplánctica presentó una asociación significativa entre el número de células nanofitopláncticas con la época (Cuadro 1.12) y diferencias significativas en las abundancias entre las épocas de muestreo.

Estos resultados obtenidos en un año atípico debido a la presencia del fenómeno "El Niño" (C.P.P.S, 1997), sugieren una variación temporal en la biomasa del fitoplancton de red y en las abundancias nanofitopláncticas.

Espaciales

Las diferencias no significativas encontradas en la salinidad, concentración de los nutrimentos, clorofilas y en el número de células por fracción fitoplánctica entre ambas profundidades, permiten afirmar que la columna de agua presentó una mezcla vertical homogénea durante el periodo de estudio. Esta mezcla afectará directamente la fisiología y estructura de la comunidad fitoplánctica (Estrada & Berdalet, 1997; Margalef, 1997).

La distribución en parches del fitoplancton es consistente con la existencia de pequeñas áreas ricas en energía productiva y con una fuerte turbulencia (Margalef, 1997). Las características de la zona de estudio, con un área de 5 km², elevada producción primaria (Córdoba, 1993) y rica en energía por efectos de las mareas (Murillo, 1990), sugieren que el fitoplancton presentó una distribución heterogénea. Esta heterogeneidad permitirá establecer interacciones entre las especies fitopláncticas (Duson & Travis, 1991 *in* Hunter & Price, 1992) y en las tramas tróficas del sistema (Powell *et al.*, 1975; Hunter & Price, 1992).

Físicos

La advección vertical del fitoplancton afecta la estructura de la comunidad fitoplánctica (Margalef, 1997) y se debe a las ondas internas, turbulencia o celdas de Langmuir (Denman & Gargett, 1983).

En una zona mezclada sin gradientes de densidad, el efecto de las ondas internas es despreciable (Powell *et al.*, 1975). La mezcla homogénea en la zona de

Punta Morales, junto con las diferencias no significativas en la salinidad entre ambas profundidades, sugieren que la columna de agua no presentó gradientes marcados de densidad y el efecto de las ondas internas es despreciable en la advección vertical del fitoplancton.

La turbulencia consiste en un movimiento irregular de moléculas en un fluido, donde la energía mecánica generada es necesaria para la vida pláncica (Margalef, 1997). La zona de Punta Morales presenta fluctuaciones en la velocidad de las corrientes menores a su velocidad promedio ($-0.4 - 5.3 \text{ cm s}^{-1}$; $x = 7 \text{ cm s}^{-1}$. Apéndice 3 *in* Van Driel, 1988). Por otro lado, durante el período de estudio predominaron los vientos del sur-sureste con una velocidad promedio de 6.7 km h^{-1} . De acuerdo con Powell *et al.* (1975), en zonas donde las fluctuaciones en la velocidad de la corriente son menores a la velocidad promedio, es posible utilizar la hipótesis de turbulencia y Margalef (1997) señala que la mezcla turbulenta es causada principalmente por el viento. Debido al comportamiento de las variables en la zona de Punta Morales, la turbulencia es uno de los procesos físicos que intervienen en la advección vertical del fitoplancton.

Las variaciones en los valores de la tasa de disipación (Cuadro 1.2), coinciden con la fluctuación en la velocidad de los vientos (Fig. 1.2 c). Además, están de acuerdo con MacKenzie & Lagget (1993), quienes indican que los cambios en la turbulencia pueden ser debidos a la variabilidad en la velocidad de los vientos, al balance de ingreso : pérdidas de calor o a las condiciones hidrográficas del sistema.

De acuerdo con la clasificación de Estrada & Bardalet (1997, Cuadro 1), durante la época seca y de transición, en la zona de Punta Morales se presentaron tasas de disipación que corresponden a una zona costera, mientras que durante la época lluviosa a un estuario mareal. Estos valores coinciden con lo sugerido por Voorhis *et al.* (1983) quienes mencionan que durante la época lluviosa en la zona interna del Golfo de Nicoya predominan los flujos mareales. Durante dicha época, es probable que las mareas aumenten la turbulencia en la zona de Punta Morales (Kjørbe & Saiz, 1995; Gargett, 1997).

Por otro lado, las células del fitoplancton en zonas con flujos turbulentos realizan un desplazamiento vertical de 10 metros en menos de una hora (Denman & Gargett, 1983). Para que las células del fitoplancton presenten fotoinhibición, deben de tener un

período constante de exposición a la luz mayor a dos horas (Marra, 1978 *in* Gargett, 1997). A su vez, el desplazamiento vertical de las células en la columna de agua, genera un fenómeno conocido como fotoaclimatación (Kirk, 1994, *in* Estrada & Bardalet, 1997). El tiempo requerido para la fotoaclimatación es posible que sea mayor al tiempo de mezcla (Lizon *et al.*, 1995). De acuerdo con el tiempo de desplazamiento vertical sugerido, la mezcla homogénea y la profundidad promedio de la columna de agua, es probable que en la zona de Punta Morales las células del fitoplancton presentaron propiedades lumínicas similares, sin limitación de luz o efecto de fotoinhibición.

Las celdas de Langmuir penetran hasta aproximadamente 5 metros de profundidad, existen cuando la velocidad de los vientos superan a los 3 m s^{-1} (Pollard, 1971 *in* Hammer & Schneider, 1986) y los mecanismos de transferencia energética generada por procesos turbulentos, son importantes para su circulación (Faller, 1971). De acuerdo con la profundidad promedio, la velocidad de los vientos y la turbulencia de la zona de Punta Morales, es probable que las celdas de Langmuir sean responsables de la advección vertical del fitoplancton.

Las diferencias significativas observadas entre las mareas en las biomásas de ambas fracciones fitopláncticas, sugieren un efecto de las corrientes de marea sobre la comunidad fitoplánctica. En otros estudios, se ha observado la influencia de las mareas sobre la estructura de las comunidades fitopláncticas (Erkenbrecher & Stevenson, 1975; Signoret & Santoro, 1980, *in* Viquez, 1983) y según Denman & Powell (1984), las células del fitoplancton en zonas estuarinas modifican su posición espacial de acuerdo con los movimientos del cuerpo de agua.

Ambientales

La variabilidad física del ambiente genera, a gran escala, gradientes de luz y nutrientes; a pequeña escala, genera parches por turbulencia o mezcla por vientos, mientras que a microescala existen parches causados por la excreción del zooplancton (Tilman *et al.*, 1982; Estrada & Bardalet, 1997). Las diferencias significativas encontradas entre las épocas en la profundidad de penetración de luz, en las concentraciones del oxígeno disuelto, concentración de nitratos a la profundidad del 50 % de penetración de luz y en las biomásas por fracción fitoplánctica, permiten

afirmar que el fitoplancton fue afectado en la escala espacial por las variables ambientales.

Durante el período de estudio, la biomasa nanofitopláncica presentó una asociación significativa a un 95 % de confianza con la temperatura (Cuadro 1.12) y un aumento en la biomasa de dicha fracción a partir del mes de diciembre (Fig. 1.5) que coincidió con un incremento en la temperatura superficial del agua (Fig. 1.2 a). Además durante el período de estudio, la temperatura fue el factor que explicó la variabilidad en la biomasa del nanofitoplancton ($R^2= 0.075$). Un cambio en la temperatura puede incrementar la tasa de crecimiento, de acuerdo con el óptimo de temperatura, ingreso de nutrientes o de la especie fitopláncica (Goldman & Carpenter, 1974; Rhee & Gotham, 1981). Lenz (1992) señala que las células fitopláncicas de pequeño tamaño, pueden ser favorecidas en las tasas de crecimiento por un aumento de temperatura, debido a sus altos coeficientes superficie : volumen.

Se encontró durante el período de estudio, una correlación inversa significativa a un nivel del 95 % de confianza entre la profundidad del disco Secchi y la biomasa del nanofitoplancton (Cuadro 1.12). Estos resultados están de acuerdo con Kjørbe (1993) y Margalef (1997) quienes sugieren que las células flageladas son capaces de modificar sus posición en la columna de agua para obtener condiciones más favorables y acceder a microzonas ricas en nutrientes.

Las concentraciones promedio del oxígeno disuelto superficial (Fig. 1.3 c), presentaron valores de sobresaturación de acuerdo con las Tablas de saturación del oxígeno (UNESCO, 1973). Además, presentaron una asociación significativa a un nivel del 95% de confianza con la época y con las biomásas del fitoplancton de red y nanofitoplancton (Cuadro 1.12). Estos resultados sugieren diferencias en las concentraciones de oxígeno entre las épocas y una elevada producción primaria que coincidió con lo observado por Córdoba (1993).

Químicos

El silicato disuelto en el agua de mar (ácido ortosilícico) es transformado a sílica amorfa, principalmente por las diatomeas y su asimilación está relacionada con la temperatura y la penetración de luz (Paasche, 1980). La asociación significativa inversa a un nivel del 95 % de confianza entre la concentración de silicato con la profundidad del disco Secchi durante la época seca (Cuadro 1.12), sugiere una relación entre la asimilación de silicatos por el fitoplancton de red y la penetración de luz en la columna de agua.

Durante el período de estudio se encontró una correlación significativa a un nivel de confianza del 95 % entre la concentración de ortofosfato y el número de células del fitoplancton de red (Cuadro 1.12). Veldhuis & Admirall (1987), encontraron que el fosfato afecta diferentes procesos metabólicos en las células del fitoplancton. Los resultados obtenidos sugieren un efecto positivo del ortofosfato sobre las abundancias del fitoplancton de red.

Los porcentajes aportados por las especies químicas nitrogenadas (Cuadro 1.4), evidencian que durante el período de estudio, el amonio fue la especie de mayor disponibilidad en la zona de Punta Morales y estuvo de acuerdo con lo encontrado por Epifanio *et al.* (1983). Por otro lado, en las diferentes épocas, el amonio alterna con el nitrato como las especies nitrogenadas de mayor disponibilidad (Cuadro 1.4).

La capacidad competitiva de los tamaños fitoplácticos (Frieble *et al.*, 1978; Karlson, 1989), la concentración y disponibilidad de las especies nitrogenadas (Parsons & Takahashi, 1973) o la preferencia por nitrato o amonio (Malone, 1980; Probyn, 1985) pueden modificar las abundancias de los tamaños fitoplácticos (De Manche *et al.*, 1979; Suttle *et al.*, 1987; Stolte, 1996). En el presente estudio se encontró una mayor disponibilidad de nitrato y amonio (Cuadro 1.4), diferencias significativas entre las concentraciones de ambas especies durante el período de estudio, una asociación significativa a un nivel del 95 % de confianza entre el nitrato y la abundancia del fitoplancton de red y una asociación inversa significativa al 95 % de confianza entre la concentración del amonio y el oxígeno disuelto superficial (Cuadro 1.12). Según Stolte (1996), las células del fitoplancton de red son favorecidas en ambientes donde existe una fluctuación en la concentración de nitratos. Eppley *et al.* (1969), señala que el

amonio es la especie nitrogenada preferentemente utilizada por el fitoplancton, particularmente en zonas estuarinas y Dugdale & Goering (1967 *in* Mc Carthy, 1980), encontraron que cuando se compara la incorporación fotosintética del carbón, solo con la absorción de amonio es suficiente para permitir una nutrición consistente con la composición elemental C : N del fitoplancton. Estos resultados sugieren que en la zona de Punta Morales, se presentó una relación entre la disponibilidad de nitrato y amonio con las abundancias del fitoplancton de red y con la producción primaria de la comunidad fitopláncica.

Las correlaciones significativas a un nivel del 95 % de confianza entre el nitrito con la biomasa nanofitopláncica y con el número de células del fitoplancton de red (Cuadro 1.12), sugieren la utilización y/o excreción de esta especie nitrogenada por la comunidad fitopláncica. Estudios encontraron que en aguas superficiales, esta especie nitrogenada es utilizada por el fitoplancton y es un producto de su excreción (Mc Carthy, 1980).

La proporción Redfield (Redfield, 1958), fue propuesta como una aproximación para resolver el papel limitante de los nutrientes sobre el fitoplancton. Está basada en una proporción constante que existe en la materia orgánica y en el agua marina, entre las razones atómicas del C : N : P, con un valor de 106 : 16 : 1 (Redfield, 1958). Por otro lado, estudios señalan una proporción N : Si, cercana a 1 : 1.21 en la biomasa de las diatomeas (Brzezinski, 1985 *in* Gibson *et al.*, 1997). Proporciones por debajo de las mencionadas, pueden inhibir el crecimiento fitopláncico, ya que estos elementos son utilizados por el fitoplancton para formar materia orgánica.

Durante el período de estudio, la proporción N : P (Cuadro 1.5), fue menor a la propuesta por Redfield (1958) y sugiere que el nitrógeno es el nutriente limitante en ciertas épocas en la zona de Punta Morales. Estos resultados coinciden con Epifanio *et al.* (1983, Cuadro 4) quienes señalan la probable limitación de este nutriente durante la época seca. Sin embargo, Ryther & Dunstan (1971) mencionan que proporciones menores a 15 : 1 son normales en zonas costeras y las razones N : P, pueden variar de 15 : 1 a 2.3 : 1, relacionados con los aportes de las especies químicas orgánicas e inorgánicas. Debido a que en el presente estudio no se cuantificaron las especies orgánicas, no es posible afirmar la existencia de una baja proporción N : P que limite el crecimiento fitopláncico.

Las proporciones N : Si son superiores (Cuadro 1.5) a las encontradas por Brzezinski (1958 *in* Gibson *et al.*, 1997) y permiten afirmar que durante el período de estudio en la zona de Punta Morales, el Si no es un nutrimento limitante para el fitoplancton.

La absorción de los nutrimentos por las células del fitoplancton, depende de la concentración y difusión del nutrimento en el medio (Pasciack & Gavis, 1974), de la velocidad a la cual las células acceden a este (Pasciack & Gavis, 1974; Suttle *et al.*, 1987), del tamaño celular (Karlson, 1989) y de la relación superficie : volumen (Lewis, 1976; Karlson, 1989; Lenz, 1992). Para determinar si un nutrimento es limitante en el crecimiento del fitoplancton, es necesario relacionar bajo condiciones experimentales, las tasas de crecimiento específico, la concentración de nutrimentos en el medio y la cinética de absorción de nutrimentos de acuerdo con la ecuación de Micheaelis-Menten (Pasciack & Gavis, 1974; Rhee, 1978; Suttle *et al.*, 1987; Hecky & Kilham, 1988). Existe un método simple para determinar el nutrimento limitante; en este se compara su concentración en el medio con las constantes de saturación medias de absorción (Fisher *et al.*, 1988). Estas constantes representan la concentración a la cual, la absorción de nutrimentos se encuentra en la mitad de su máximo valor; concentraciones por debajo de estos valores, están asociadas a tasas de absorción reducidas y que potencialmente limitan las tasas de crecimiento fitopláctico, mientras que concentraciones mayores tendrán un efecto positivo sobre las tasas de absorción de nutrimentos (Fisher *et al.*, 1988; Irigoien & Castel, 1997). Las concentraciones de las constantes de saturación fueron determinadas para poblaciones naturales; para nitratos, nitritos y amonio son del orden de 1.0-2.0 μM ; para ortofosfatos en el ámbito 0.1-0.5 μM , mientras que para silicatos oscilan entre 1.0 y 5.0 μM (Fisher *et al.*, 1988). De acuerdo con el Cuadro 1.3, la concentración media de silicatos, ortofosfatos y especies nitrogenadas son mayores que los valores superiores de los ámbitos antes indicados; sin embargo, durante la época de transición las tres especies nitrogenadas presentaron concentraciones promedio menores a 1.0-2.0 $\mu\text{mol L}^{-1}$ lo que sugiere una limitación de nitrógeno en esta época.

Durante la época seca se observó un aumento en las concentraciones de los nutrimentos (Fig. 1.4) y coincide con estudios de Chaves *et al.* (1994). Además, durante esta época, se encontró una correlación positiva a un nivel de confianza del 95% entre

los diferentes nutrientes y la salinidad (Cuadro 1.6), que sugiere un ingreso de nutrientes de origen oceánico (Fig. 1.12, 1.13). Brenes *et al.* (1996) observaron una influencia oceánica sobre el Golfo de Nicoya y Viquez (1983) sugiere que la misma ocurre principalmente durante la época seca. Por otro lado, durante esta época, la asociación significativa a un nivel de confianza del 95 % entre las diferentes especies nitrogenadas (Cuadro 1.7) y entre las concentraciones del oxígeno disuelto superficial y nitrito (Cuadro 1.12), sugieren procesos de nitrificación (Aston, 1980) y flujos biogeoquímicos en la columna de agua (Litaker *et al.*, 1993).

Durante la época de transición no se observaron asociaciones significativas que indiquen ingreso de nutrientes, relaciones entre los diferentes nutrientes o flujos biogeoquímicos (Cuadro 1.6 y 1.7).

Durante la época lluviosa los ríos aportaron nutrientes al sistema (Cuadro 1.6). Además, se encontraron asociaciones significativas a un nivel del 95 % de confianza entre los diferentes nutrientes (Cuadro 1.7) y sugieren una interrelación entre los ciclos de los nutrientes así como procesos de nitrificación.

Según Eppley *et al.* (1973), si un nutriente no es reemplazado continuamente, puede limitar el crecimiento fitoplanctónico. Smith (1984) menciona que si los flujos hidrográficos son pequeños, entonces los flujos biogeoquímicos del nitrógeno posiblemente no generen limitación de este nutriente. En el presente estudio se encontró durante las épocas seca y lluviosa un ingreso de nutrientes al sistema provenientes de diferentes masas de agua, flujos biogeoquímicos y procesos de nitrificación en la columna de agua (Cuadro 1.7 y 1.12). Estos resultados evidencian que en la zona de Punta Morales durante la época seca y lluviosa, el fitoplancton no presentó limitación de nutrientes en sus tasas de crecimiento.

Los resultados obtenidos durante la época de transición, sugieren una limitación de nitrógeno para las células del fitoplancton. De ser así, es probable que los ciclos biogeoquímicos presentaron una elevada velocidad. Smith (1984) señaló que al existir tasas rápidas de intercambio (flujos de nutrientes, fijación en la columna de agua, procesos de nitrificación, desnitrificación en los sedimentos y pérdida del nitrógeno fijado), es posible que la producción de materia orgánica esté limitada por el nitrógeno.

Efectos sobre la comunidad fitopláctica

Biomasa fraccionada

Los valores que presentaron las concentraciones de clorofila *a* en ambas fracciones fitoplácticas (Cuadro 1.8), concuerdan con los reportados para clorofila total por Córdoba (1993) y por Hopcroft & Roff (1990) en zonas tropicales y áreas de afloramiento (3.0-5.0 mg Clo-*a* m⁻³).

Durante el período de estudio, la biomasa de la fracción nanofitopláctica presentó una menor variación que la fracción del fitoplancton de red y está de acuerdo con Hopcroft & Roff (1990). Dichos autores sugieren una mayor estabilidad en la clorofila nanofitopláctica comparada con la del fitoplancton de red. Es posible que la disponibilidad del amonio y la temperatura superficial del agua en la zona de Punta Morales, determinó la presencia del nanofitoplancton en concentraciones estables durante el período de estudio. Este nutriente es ingresado al sistema por aportes externos o procesos biogeoquímicos (Cuadro 1.6, 1.7 y 1.12) y durante 1997 se desarrolló el fenómeno conocido como “El Niño” (C.P.P.S, 1997).

En la época seca, se observaron promedios similares de biomásas fitoplácticas en ambas fracciones (Fig. 1.6). Según Stolte (1996), se presenta una selección favorable a las células grandes, cuando el nitrato es la única fuente de nitrógeno, mientras que no hay selección por tamaño celular, cuando el nitrógeno es ingresado en forma de amonio. De acuerdo con el Cuadro 1.4 durante esta época, el amonio es la principal fuente de nitrógeno que ingresa al sistema y permite explicar el comportamiento similar en las concentraciones de clorofila *a* en ambas fracciones fitoplácticas.

Durante la época seca, para la biomasa del fitoplancton de red, no se encontraron factores que expliquen su variabilidad; mientras que el factor que explicó la variabilidad en la biomasa de la fracción nanofitopláctica, fue la salinidad ($R^2= 0.254$). Este factor durante el período de estudio presentó una correlación significativa a un nivel de significancia del 95 % con el amonio (Cuadro 1.12) y sugiere una relación entre la biomasa nanofitopláctica y este nutriente.

Durante la época de transición, se observaron las máximas biomásas nanofitopláncticas (Fig. 1.5 y Cuadro 1.8). En esta época, no se detectaron concentraciones de amonio (Cuadro 1.3) y existe una probable limitación de nitrógeno (Cuadro 1.5). Es posible que las células nanofitopláncticas hayan consumido el amonio. Malone (1980) sugiere la preferencia de esta especie nitrogenada por células nanofitopláncticas. Por otro lado, de existir una limitación de nitrógeno durante dicha época, se espera que las células pequeñas compitan por los nutrientes, mejor que las células del fitoplancton de red (Stolte, 1996).

Durante la época de transición, la salinidad explicó la variabilidad en la biomasa del fitoplancton de red ($R^2= 0.206$). La época de transición, presentó un promedio de precipitación de 50 mm, mayor al encontrado durante la época seca (0 mm) y menor al observado en la época lluviosa (400 mm) (Fig. 1.2 a). Durante la época lluviosa, los nitratos ingresaron por los ríos en forma de pulsos (Cuadro 1.3 y 1.6) y generaron un aumento en la biomasa del fitoplancton de red (Fig. 1.6). Es probable que en la época de transición y durante los pulsos (menores) de los ríos afluentes, ingresó nitrato al sistema y estimuló el crecimiento del fitoplancton de red en la zona de Punta Morales. Las diatomeas son capaces de realizar un consumo abundante y presentan un elevado volumen de reserva que les permite sostener el crecimiento en condiciones de bajo aporte de nutrientes (Sommer, 1985; Sciandra, 1991; Stolte, 1996).

Por otra parte, la concentración de nitritos explicó la variabilidad en la biomasa nanofitoplánctica ($R^2= 0.749$). En aguas superficiales, el nitrito es un intermediario en la asimilación del nitrato por organismos fotosintetizadores (Wada & Hattori, 1971). Además, estudios sugieren que ciertas bacterias y organismos fitopláncticos son capaces de oxidar el amonio o reducir el nitrato a nitrito (McCarthy, 1980). Estos resultados sugieren que durante la época de transición la fracción nanofitoplánctica presentó una asimilación de nitrito como especie nitrogenada.

En la época lluviosa, los nitratos presentaron los valores máximos y los mayores coeficientes de variación (Cuadro 1.3). Durante dicha época, existe un ingreso de nitratos proveniente de los ríos (Cuadro 1.6) y un aumento en la biomasa del fitoplancton de red (Fig. 1.6). En comunidades dominadas por diatomeas, son requisitos indispensables las elevadas concentraciones de nitratos e intensidades de luz (Probyn, 1985; Ondrusek *et al.*, 1991). Las células del nanofitoplancton, debido a la disponibilidad de amonio durante dicha época (Cuadro 1.4), presentaron una mayor absorción de este

nutrimento que las de mayor tamaño (Malone, 1980; Geider *et al.*, 1986) y mantuvieron los niveles de clorofila *a* en un ámbito reducido de concentración (Fig. 1.6 y Cuadro 1.8).

Durante la época lluviosa, el período del día, permitió explicar la variabilidad de la biomasa del fitoplancton de red ($R^2= 0.184$). De acuerdo con el aporte de nitrato sugerido para la época lluviosa, es probable que los ríos presentaron un caudal diferencial, relacionado con la variación en la precipitación diaria.

Por otro lado, para la biomasa nanofitopláncica, la concentración de ortofosfatos y el coeficiente N : P, explicaron la variabilidad en esta época ($R^2= 0.539$). De acuerdo con Karlson (1989) los elevados coeficientes superficie : volumen, pueden explicar la efectividad en la asimilación de fosfato por organismos pequeños. Los coeficientes N : P, fueron mayores durante la época lluviosa (Cuadro 1.5) y el mayor aporte de amonio en esta época (Cuadro 1.4), permite explicar la variabilidad en la biomasa nanofitopláncica.

Composición taxonómica

A pesar de no haber sido cuantificado el total de las muestras colectadas para la determinación taxonómica, las correspondencias observadas entre el número de células fitopláncicas y el contenido de clorofila *a* en ambas fracciones (Fig. 1.11 A y B), sugieren que durante el período de estudio existió una caracterización real de la comunidad fitopláncica. Sin embargo, en la Fig. 1.11 se observa durante la época de transición, un comportamiento diferencial entre el número de células de ambas fracciones y la concentración de la clorofila fraccionada. Estos resultados sugieren en la mencionada época una subestimación en las abundancias nanofitopláncicas, donde es probable que haya sido consecuencia de la metodología empleada. El microscopio invertido utilizado, no permite detectar células menores a $2 \mu\text{m}$ (Chisholm *et al.*, 1988) y pertenecientes al picoplancton (Dussart, 1965). Según Hopcroft & Roff (1990), cuando la biomasa del fitoplancton de red disminuye (Fig. 1.11), la fracción del picoplancton aumenta. Por otro lado, estos autores señalan para zonas tropicales, valores promedio de biomasa del picoplancton que oscilan entre 0.45 y $1.0 \text{ mg Clo-a m}^{-3}$. De acuerdo con la Fig. 1.11 durante la época de transición, la diferencia entre las biomásas de ambas fracciones fitopláncicas es de aproximadamente $1.0 \text{ mg Clo-a m}^{-3}$. Estos resultados, sugieren durante la época de transición un aporte de la fracción del picoplancton y

permite explicar los bajos valores de células nanofitopláncticas y elevadas concentraciones de clorofila *a*.

D´Croz *et al.* (1991) señalan que las comunidades fitopláncticas dominadas por diatomeas céntricas, son características de zonas costeras y dominan en ambientes ricos en nutrientes (Ishizaka *et al.*, 1986); estudios en otras zonas climáticas señalan la presencia de diatomeas pequeñas y flagelados autotróficos como los grupos fitopláncticos más comunes (Booth & Smith, 1997). Las diatomeas sin movimiento propio, dependen de los movimientos del agua para permanecer suspendidas en la columna de agua y acceder a microzonas con concentraciones diferenciales de nutrientes (Kjørbe, 1993; Margalef, 1997); presentan una mayor absorción de nutrientes en sistemas turbulentos (Kjørbe, 1993) y dominan en ambientes con elevadas concentraciones de nutrientes, disponibilidad de luz y turbulencia (Margalef, 1978; Stolte, 1996). En el presente estudio, en ambas fracciones las diatomeas mostraron su mayor abundancia durante la época seca (Cuadro 1.10), donde se observaron los valores máximos del parámetro ϵ (Cuadro 1.2) y en la época lluviosa (Cuadro 1.10) donde las concentraciones de nutrientes fueron máximas (Fig. 1.3).

Las proporciones de N : Si encontradas durante las épocas seca y lluviosa, fueron superiores a las observadas en la época de transición; mientras que las razones de Si : P encontradas en la época de transición, fueron mayores a las observadas durante las épocas seca y lluviosa (Cuadro 1.5). De acuerdo con Furnas (1982), los descensos en las concentraciones de silicatos coincidieron con un aumento de las diatomeas. En el presente estudio, se encontraron concentraciones mínimas de silicatos durante la época seca y lluviosa y máximos durante la época de transición (Cuadro 1.3) y coincidieron con variaciones en la dominancia de las diatomeas (Cuadro 1.10).

El género de mayor abundancia fue *Chaetoceros* y coincide con los estudios de Hargraves & Viquez (1985), que lo describen como el género de mayor número de especies en el Golfo de Nicoya y con una distribución cosmopolita (Hargraves & Viquez, 1985). En dicho género, determinadas especies presentan células vegetativas o tienen la capacidad de formar esporas de resistencia bajo condiciones adversas del medio (French & Hargraves, 1980; Sicko-Goad *et al.*, 1989; Kuwata & Takahashi, 1990). En la presente investigación no fueron observadas esporas de resistencia y Hargraves &

Viquez (1985) indican que la existencia de células de resistencia en especies tropicales, es discutible debido a la uniformidad interanual del medio. Por otro lado, Ishzaka (1987 *in* Kuwata & Takahashi, 1990), sugiere que por su rápido crecimiento, las células vegetativas tienen mayor capacidad de mantener las poblaciones fitopláncticas que las esporas de resistencia, en regiones donde los pulsos de nutrimentos ocurren en intervalos cortos de tiempo. Los considerables aumentos de *Chaetoceros spp.* durante la época seca y lluviosa (Fig. 1.8 y 1.10 y Cuadro 1.11), sugieren que las tasas de crecimiento fueron favorecidas por un enriquecimiento del medio en un intervalo corto de tiempo (Fig. 1.4). Estos resultados sugieren la probable presencia de células vegetativas y la ausencia de esporas de resistencia como mecanismo para el mantenimiento de las poblaciones de *Chaetoceros spp.* en la zona de Punta Morales. Sin embargo, al no realizar una determinación a nivel de especie, no es posible afirmar que las poblaciones de este género en la zona de Punta Morales, sean autóctonas o alóctonas al sistema. Hargraves & Viquez (1985), encontraron que *Chaetoceros lorenzianus*, especie alóctona y capaz de formar esporas de resistencia, fue una de las más abundantes en la zona interna del Golfo de Nicoya.

Los géneros *Navicula* y *Nitzschia* presentaron elevadas abundancias durante el período de estudio (Cuadro 1.9) y dominan las comunidades microalgales epibénticas (Leach, 1970). Esto evidencia una mezcla homogénea de la columna de agua y un aporte del fitobentos a las comunidades pelágicas. Córdoba (1993) sugiere dicha posibilidad y Santojo & Signoret (1979 *in* Viquez, 1983) observaron al género *Nitzschia* en muestras pláncticas, donde su ocurrencia fue atribuida a la turbulencia producida por los vientos que mezclan las poblaciones fitobénticas con las fitopláncticas.

Las especies de mayor abundancia fueron *Skeletonema costatum* y *Cylindrotheca closterium* y coinciden con los estudios Hargraves & Viquez (1985), quienes las describen como especies cosmopolitas. Durante la época seca y lluviosa se observó en la fracción del fitoplancton de red la dominancia de *S. costatum* (Fig. 1.8 y Fig. 1.10), mientras que en la fracción nanofitoplánctica *C. closterium* dominó durante la época seca (Fig. 1.8). En estuarios el hecho de que una o dos especies dominen durante diferentes meses en número y abundancia, ha sido discutido por Hulburt (1970).

Ditylium brightwellii presentó su mayor abundancia en la época de transición (Fig. 1.9) conjuntamente con los máximos de biomasa nanofitopláctica (Fig. 1.6). Estos resultados concuerdan con lo sugerido por Parsons & Takahashi (1973) quienes indican que *D. brightwellii* tiene una elevada tasa de crecimiento en zonas dominadas por células del nanofitoplancton.

El dinoflagelado *Ceratium spp.* presentó un aumento durante la época de transición (Fig. 1.9) y es característico de ambientes pobres en nutrientes (Margalef, 1978). Las células flageladas pueden ser favorecidas por concentraciones bajas de nutrientes o por una disminución en la turbulencia (Margalef, 1978, 1997). Durante la época de transición, la zona de Punta Morales no presentó una disminución en la turbulencia (Cuadro 1.2) y sugiere que el género *Ceratium spp.*, fue favorecido por bajos niveles en los nutrientes. Por otro lado, durante dicha época, en la zona de Punta Morales existe la posibilidad de mareas rojas (Gocke *et al.*, 1990), sin embargo en el Golfo de Nicoya, las mareas rojas presentan una mayor frecuencia de ocurrencia durante la época lluviosa (Viquez & Hargraves, 1995). Durante las mareas rojas, los organismos presentan abundancias del orden de 4×10^6 cel L⁻¹; sin embargo durante el período de estudio, *Ceratium spp.* presentó una concentración total de 4.8×10^4 cel L⁻¹. Estos resultados sugieren que durante el período de estudio en la zona de Punta Morales, no se registró un fenómeno de marea roja.

Cambios temporales en la composición taxonómica

Las diferencias no significativas encontradas en la abundancia total de células del fitoplancton de red, entre los días del período de muestreo y entre los días de una misma época, sugieren la existencia de una comunidad típica del fitoplancton de red en la zona de Punta Morales. Por otro lado, durante el período de estudio esta comunidad presentó variaciones en las dominancias de las especies que la integran (Cuadro 1.11). Los resultados están de acuerdo con Viquez (1983), quien menciona la posibilidad de una comunidad típica en la zona interna del Golfo de Nicoya. D´Croz *et al.* (1991) encontraron poblaciones fitoplácticas autóctonas de la bahía de Panamá y Hopcroft & Roff (1990) señalaron patrones de residencia fitopláctica para la bahía Kingston, Jamaica.

El número de células de la fracción nanofitopláncica presentó diferencias significativas entre épocas y sugiere cambios cuantitativos en las abundancias de las especies del nanofitoplancton (ej: flagelados menores, Cuadro 1.11), posibles modificaciones en el tamaño celular o en el largo de las cadenas celulares de especies que integran el fitoplancton de red (ej: *Chaetoceros spp.* y *S. costatum* Fig. 1.8, 1.10 y Cuadro 1.11). Las células fitopláncicas por condiciones adversas, regulan sus tasas poblacionales, tamaño y tipo celular (Kuwata & Takahashi, 1990; Margalef, 1997). Además, Turner *et al.* (1983 *in* Turner & Roff, 1993) encontró que *S. costatum* presenta variaciones temporales en sus abundancias debido a cambios en el tamaño celular y largo de las cadenas celulares.

Los principales grupos fitopláncicos varían sus abundancias de acuerdo con los cambios en las condiciones ambientales, nutrimentos o factores físicos (Margalef, 1978; Smayda, 1980; Sommer, 1989). Si los nutrimentos son los factores que generan los cambios en las poblaciones fitopláncicas, la competencia por los recursos regula la composición de la comunidad fitopláncica (Hulburt, 1970) y se establece una sucesión ecológica en una escala temporal (Margalef, 1982). No obstante, si los cambios en las poblaciones fitopláncicas son controlados por fenómenos de advección y transporte de masas de agua, se establecerá una secuencia fitopláncica (Margalef, 1997).

En el presente estudio, las diatomeas céntricas dominaron en abundancia durante la época seca y lluviosa, mientras que durante la época de transición las diatomeas céntricas, pennadas y los flagelados menores aportaron igual porcentaje a la abundancia total fitopláncica (Cuadro 1.10). De acuerdo con las Fig. 1.8 y 1.10, se observa que *S. costatum* dominó durante la época seca y codominó con *Chaetoceros spp.* durante la época lluviosa; mientras que en la época de transición se observó una comunidad fitopláncica dominada por células de pequeño tamaño: diatomeas céntricas, pennadas y flagelados menores (Cuadro 1.10).

Estudios indican que el patrón sucesional en zonas estuarinas, presentan una marcada tendencia de que ciertas especies exhiban uno o varios pulsos anuales. Estas especies incluyen a *S. costatum* y son euritolerantes a la temperatura o a las condiciones de los nutrimentos (Smayda, 1980). Por otro lado, Margalef (1978), encontró que *S. costatum* y especies pequeñas de *Chaetoceros spp.* son taxa dominantes en la primera etapa de la sucesión en zonas de afloramiento. Esta codominancia se observó durante la época lluviosa y sugiere la presencia de un estado

inicial de sucesión ecológica. Por otro lado, las diatomeas pennadas y flagelados menores son abundantes en sistemas con concentraciones de nutrimentos intermedias y bajas (Turpin & Harrison, 1979) que coincide con las bajas concentraciones de nutrimentos obtenidos durante la época de transición (Cuadro 1.3).

Durante la época seca y lluviosa es probable que las diatomeas céntricas consumieron abundantemente los nutrimentos, presentaron mayor tasa de crecimiento (Takahashi *et al.*, 1986 *in* Kuwata & Takahshi, 1990). Debido a la limitación de nutrimentos durante la época de transición, presentaron bajas tasas de crecimiento (Sommer, 1985). En ambientes pobres en nutrimentos, las abundancias de las células con altos coeficientes superficie : volumen son favorecidas (Hirche *et al.*, 1994 *in* Booth & Smith, 1997) por su mayor capacidad competitiva por el recurso (Stolte, 1996). De acuerdo con los resultados obtenidos en la zona de Punta Morales (Cuadro 1.10), es probable que el cambio observado en la composición de la comunidad fitopláctica, fue debido a la competencia por el recurso y se estableció una sucesión ecológica.

No obstante, es posible que la presencia de determinados grupos fitoplácticos, respondan a las masas de agua oceánicas, estuarinas o fluviales, presentes en la zona de Punta Morales durante el período de estudio. De ser así, se tratará de una secuencia fitopláctica (Smayda, 1980) con grupos fitoplácticos típicos de ambientes oceánicos, estuarinos o fluviales.

CONCLUSIONES

- La zona de Punta Morales presentó una mezcla vertical homogénea sin periodos de estratificación. Durante el período de estudio, tuvo influencias de masas oceánicas y fluviales que modificaron los parámetros ambientales (temperatura, salinidad, penetración de luz, oxígeno disuelto superficial y concentración de nutrimentos). Se detectó un calentamiento superficial de las aguas con temperaturas mayores al promedio que evidenciaron un efecto del fenómeno “El Niño”.
- Las células de la comunidad fitopláctica no presentaron limitación de luz, se distribuyeron de forma aglomerada y tuvieron una advección vertical por turbulencia o celdas de Langmuir.
- La biomasa fitopláctica no presentó factores abióticos limitantes durante la época seca y lluviosa; durante la época de transición es probable una limitación de

nutrimentos para la fracción del fitoplancton de red, no así el nanofitoplancton que es favorecido por presentar una mayor capacidad competitiva en ambientes pobres en nutrientes. Durante la época de transición, existe la posibilidad de un aporte importante de picoplancton.

- En la zona de Punta Morales, la disponibilidad de las especies químicas nitrogenadas amonio y nitrato, afectan la distribución temporal por tamaño de las biomásas fitopláncticas.
- La biomasa del fitoplancton de red presentó un comportamiento diferencial por épocas debido al ingreso de nutrientes al sistema.
- La temperatura y el amonio explicó la variabilidad en las biomásas nanofitopláncticas durante el período de estudio.
- El género *Chaetoceros* y las especies *Skeletonema costatum* y *Cylindrotheca closterium*, fueron los taxa más abundantes durante el período de estudio. Además, es posible la presencia de células vegetativas como mecanismo para el mantenimiento de las poblaciones de *Chaetoceros spp.* en la zona de Punta Morales.
- La biomasa y composición de la comunidad fitoplanctica, es regulada por factores temporales (época y período del día) y abióticos (salinidad y nutrientes) que actúan en conjunto y difieren de acuerdo con la época y fracción fitoplánctica.
- De presentarse una sucesión ecológica, es probable que los nutrientes sean los factores abióticos que regulen los cambios en la composición taxonómica de la comunidad fitoplánctica en la zona de Punta Morales. Sin embargo en sucesiones ecológicas, no deben de descartarse los factores hidrográficos o bióticos (herbivoría) (Smayda, 1980).

RECOMENDACIONES

- Para describir con mayor exactitud la dinámica de la zona de Punta Morales, es necesario en futuros estudios determinar las épocas de muestreo de acuerdo con un promedio estandarizado de precipitación acumulada mensual, aumentar la periodicidad de los muestreos durante las tres épocas y considerar un número mayor de estaciones de colecta

- Incluir cuantificaciones de los diferentes parámetros (velocidad de la corriente, profundidad de la columna de agua, velocidad de los vientos, radiación incidente, amplitud mareal) para determinar los cambios en los flujos turbulentos de la zona de Punta Morales.
- Determinar con un instrumento de precisión la penetración de luz en la columna de agua.
- Determinar los nutrientes limitantes para el crecimiento fitopláctico, mediante incubaciones *in situ*. Cuantificar las diferentes fracciones (orgánicas y particuladas) de los nutrientes limitantes para el fitoplancton.
- Realizar estudios con microscopio de epifluorescencia para determinar la presencia de organismos fitoplácticos menores a 2 μm .
- Identificar la existencia de células vegetativas o esporas de resistencia en especies de *Chaetoceros spp.*; estos estudios deben de realizarse entre épocas donde existan cambios en las concentraciones de los nutrientes.
- Determinar la existencia de poblaciones fitoplácticas residentes y cuantificar los tiempos de circulación y retención de la zona interna del Golfo de Nicoya.

REFERENCIAS

- APHA. 1991. Standard methods for the examination of water and wastewater. 18 th. Amer. Pub. Health. Ass. Inc. N.Y.
- Aston, S. R. 1980. Nutrients, dissolved gases and general biogeochemistry in estuaries. In Chemistry and Biogeochemistry of Estuarine. pp 233-257. Olausson, S. & I. Cato. (Eds.). J. Willey-Sons. N.Y.
- Bartels, C. E. 1981. Occurrence, distribution, abundance, and diversity of fishes in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. University of Delaware. Master Thesis. 120 p.
- Bartels, C.; K. Price; M. Lopez and W. Bussing. 1983. Occurrence, distribution, abundance and diversity of fishes in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 31(1): 75-101.
- Booth, B. and W. Smith Jr. 1997. Autotrophic flagellates and diatoms in the Northeast water Polynya, Greenland: Summer 1993. Jour. Mar. Syst. 10: 241-261.
- Brenes, C.; S. León and G. Arroyo. 1996. Influence on some physical and chemical oceanographic characteristics of Gulf of Nicoya, Costa Rica. Top. Meteorol. Oceanogra. 3(2): 65-72.
- Carpenter, E. and S. Dunham. 1985. Nitrogenous nutrient uptake, primary production, and species composition of phytoplankton in the Carmans River estuary, Long Island, New York. Limnol.-Oceanogr. 30(3): 513-526.
- Chaves, J.; M. Birkicht; K. Lean and S. Madrigal, A. 1994. Nutrient profile. Leng 1-4: macroscale evaluation. pp 10-17. In R.V. Victor Hensen Costa Rica expedition 1993/1994. Cruise report. Wolf, M. & J. Vargas (Eds). ZMT. Bremen Contribution.
- Chisholm, L. and J. Roff. 1990. Abundances, growth rates, and production of tropical neritic copepods off Kingston, Jamaica. Mar. Biol. 106: 79-89.
- Chisholm, L.; R. Olson; E.R. Zettler; R. Goericke; J.B. Waterbury and N. Welschmeyer. 1988. A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. Nature 334: 340-343.

- Comisión Permanente del Pacífico Sur (CPPS). 1997. Boletín de Alerta Climático N° 81, 9 p.
- Córdoba, M. R. 1993. Productividad Primaria en la columna de agua. Golfo de Nicoya, Costa Rica. Tesis Maestría. Sistema de Estudios de Posgrado. Universidad de Costa Rica. 73p.
- Cupp, E. 1977. Marine plankton of the west coast of North America. Doeltz Sci. Pub. Koenigstein. 237 p.
- Cushing, D. H. 1975. Marine Ecology and Fisheries. Cambridge Press, U.K. 278 p.
- Dagg, M. 1995. Ingestion of phytoplankton by the micro-and mesozooplankton communities in a productive subtropical estuary. Jour. Plank. Res. 17(4): 845-857.
- Dagg, M. J. and J. T. Turner. 1982. The impact of copepod grazing on the phytoplankton of Georges Bank and the New York Bight. Can. Jour. Fish. Aquat. Sci. 39: 979-990.
- Dauchez, S.; L. Legendre; L. Fortier and M. Levasseur. 1996. Nitrate uptake by size-fractionated phytoplankton on the Scotian Shelf (North West Atlantic): spatial and temporal variability. Jour. Plank. Res. 18(4): 577-595.
- Day, J. W.; C.A. Hall; W.M. Kemp and A. Yañez Arancibia. 1987. Estuarine Ecology. Willey & Sons (Eds.). N.Y. 557p.
- De Manche, J. ; H. Curt; D. Lundry and P. Donaghay. 1979. The rapid response of the marine diatom *Skeletonema costatum* to changes in external and internal nutrient concentration. Mar. Biol. 53: 323-333.
- Denman, K and E. Gargett. 1983. Time and space scales of vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean. Limnol.-Oceanogr. 28(5): 801-815.
- Denman, K and T. Powell. 1984. Effects of physical process on planktonic ecosystems in the coastal ocean. Oceanog. Mar. Biol. Ann. Rev. 22: 125-168.

- D'Croz, L.; J. del Rosario and J. Gómez. 1991. Upwelling and phytoplankton in the Bay of Panama. *Rev. Biol.Trop.* 39(2): 233-241.
- Dittel, A. I. and C. E. Epifanio. 1982. Comparison of dispersal of crab larvae in Delaware Bay (USA) and the Gulf of Nicoya, Central América. pp. 447-487. In: *Estuarine comparisons*. Kennedy. (Ed.). Acad. Press. N.Y.
- Dittel, A. I. and C. E. Epifanio. 1990. Seasonal and tidal abundance of crab larvae in a tropical mangrove system, Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 65: 25- 34.
- Dugdale, R.C. 1967. Nutrient limitation in the sea: dynamics, identification and significance. *Limnol.-Oceanogr.* 12: 685-694.
- Dussart, B. H. 1965. Les différentes catégories du plancton. *Hydrobiol.* 26: 72-74.
- Elser, J.; N. Goff; N. McKay; A. St Amand; M. Elser and S. Carpenter. 1987. Species-specific algal responses to zooplankton: experimental and field observations in three nutrient- limited lakes. *Jour. Plank. Res.* 9(4): 699- 717.
- Epifanio, C. E.; D. Maurer and A. I. Dittel. 1983. Seasonal changes in nutrients and dissolved oxygen in the Gulf of Nicoya, a tropical estuary on the Pacific coast of Central America. *Hydrobiol.* 101: 231-238.
- Eppley, R.; E. Renger; E. Vermick and M. Mullin. 1973. A study of plankton dynamics and nutrient cycling in the central gyre of the North Pacific ocean. *Limnol.-Oceanogr.* 18 (4): 534-551.
- Eppley, R.; J. Rogers and J. McCarthy. 1969. Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnol.-Oceanogr.* 14: 912-920.
- Erkenbrecher, C. and L. Stevenson. 1975. The influence of tidal flux in microbial biomass in salt marsh creeks. *Limnol.-Oceanogr.* 20(4): 619-625.
- Estrada, M and E. Bardalet. 1997. Phytoplankton in a turbulent world. *Sci. Mar.* 61(1):125-140.

- Faller, A. 1971. Oceanic turbulence and the Langmuir circulations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2 : 201-236.
- Fenchel, T. 1988. Marine plankton food chains. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19: 19-38.
- Fisher, T.; L. Harding; D. Stanley and L. Ward. 1988. Phytoplankton, nutrients and turbidity in the Chesapeake, Delaware and Hudson estuaries. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 27: 61-93.
- Frenette, J. J.; S. Demers; L. Legnedre and M. Boulé. 1996. Size-related photosynthetic characteristics of phytoplankton during periods of seasonal mixing and stratification in an oligotrophic multibasin lake system. *Jour. Plank. Res.* 18(1): 45-61.
- Frieble, E.; D. Correll and M. Faust. 1978. Relationship between phytoplankton cell size and the rate of orthophosphate uptake: *In situ* observations of an estuarine population. *Mar. Biol.* 45: 39-52.
- Frost, B.W. 1987. Grazing control of phytoplankton stock in the open subarctic Pacific Ocean: a model assessing the role of mesozooplankton, particularly the large calanoid copepods *Neocalanus spp.* *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 39 : 49- 68
- Frost, B.W. and N.C. Fronzen. 1992. Grazing and iron limitation in the control of phytoplankton stock and nutrient concentration: a chemostat analogue of the Pacific equatorial upwelling zone. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 83: 291- 303.
- Furnas, M.J. 1982. Growth rates of summer nannoplankton (<10 μm) populations in lower Narragansett Bay, Rhode Island, USA. *Mar. Biol.* 70: 105-115.
- Gargett, A, 1997. "Theories" and techniques for observing turbulence in the ocean euphotic zone. *Sci. Mar.* 61(1): 25-45.
- Geider, R.; T. Platt. and J. Raven. 1986. Review: Size dependence of growth and photosynthesis in diatoms: a synthesis. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 30: 93-104.
- Gibson, C.E.; B. Stewart and R. Gowen. 1997. A synoptic study of nutrients in the North-West Irish Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 45: 27-38.

- Gocke, K. 1986. Manual para la determinación de "Procesos de producción y degradación en biotopos marinos especialmente en lagunas costeras y manglares".s.p. (mimeo).
- Gocke, K.; J. Cortés, and C. Villalobos. 1990. Effects of red tides on oxygen concentration and distribution in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 35(2B): 401- 407.
- Goldman, J. and E. Carpenter. 1974. A kinetic approach to the effect of temperatur on algal growth. *Limnol.-Oceanogr.* 19(5): 756-773.
- Gowen, R.; B. Stewart; D. Mills and Elliot, P. 1995. Regional differences in stratification and its effect on phytoplankton production and biomass in the northwestern Irish Sea. *Jour. Plank. Res.* 17(4): 753-769.
- Grahame, J. 1987. Plankton and fisheries. Arnold. Maryland. 140 p.
- Gutiérrez, E. 1995. Métodos estadísticos (para las ciencias biológicas). EUNA. Heredia. 175 p.
- Hammer, W. and D. Schneider. 1986. Regularly spaced rows of medusae in the Bering Sea: role of Langmuir circulation. *Limnol.-Oceanogr.* 31(1): 171-177.
- Hansen, B.; K. S. Tande and U. C. Berggreen. 1990. On trophic fate of *Phaecystis pouchetii* (Hariot). III. Functional responses in grazing demonstrated on juvenile stages of *Calanus firmarcicus* (Copepoda) feed diatoms and *Phaecystis*. *Jour. Plank. Res.* 12 (6): 1173- 1187.
- Hargraves, P.E. and R. Viquez. 1981. The dinoflagellate red tide in Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 29(1): 31-38.
- Hargraves, P. E. and R. Viquez. 1985. Spatial and temporal diistribution of phytoplankton in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Bull. Mar. Sci.* 37(2): 557- 585.
- Hecky, R. and P. Kilham. 1988. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnol.-Oceanogr.* 33(4: 2): 796-822.

- Holmes, R. 1970. The Secchi disk in turbid coastal waters. *Limnol.-Oceanogr.* 15: 688-694.
- Hopcroft, R. and J.C. Roff. 1990. Phytoplankton size fractions in a tropical neritic ecosystem near Kingston-Jamaica. *Jour. Mar. Res.* 12(5): 1069-1088.
- Hulburt, E. 1970. Russell's description analysis of production and limitation of phytoplankton species: *Mar. Biol.* 52: 321-329.
- Humm, H. and S. Wicks. 1980. Introduction and guide to marine blue green algae. Wiley & Sons. N.Y. 194 p.
- Hunter, M. and P. Price. 1992. Playing chutes and ladders. Heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73(3): 724-732.
- Irigoin, X. and J. Castel. 1997. Light illumination and distribution of chlorophyll pigments in a highly turbid estuary: the Gironde (SW France). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 44: 507-517.
- Ishizaka, J.; M. Takahashi and S. Ichimura. 1986. Changes in the growth rate of phytoplankton in local around the Izu Peninsula, Japan. *Jour. Plank. Res.* 8(1): 169-181.
- James, F. and Ch. McCulloch. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: Panacea or Pandora's box?. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 21:129-166.
- Karlson, B. 1989. Seasonal phosphate uptake by size-fractionated plankton in the Skagerrak. *Jour. Mar. Biol. Ecol.* 127: 141-154.
- Kerlinger, F. and E. Pedhazur. 1987. Multiple regression in behavioral research. Rinehar & Winstonic. N.Y. 534 p.
- Kjørbe, T. 1993. Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. *Adv. Mar. Biol.* 29: 1-73

- Kjørbe, T. and E. Saiz. 1995. Planktivorous feeding in calm and turbulent environments, with emphasis on copepods. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 122: 135-155.
- Klemas, V.; M. Ackleson; M. Murillo and J.A.Vargas. 1981. Water quality assessment of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. pp. 1-96. In: Progress Report of the 1980-1981. International Sea Grant Program. University of Delaware. College of Marine Science.
- Kuwata, A. and M. Takahashi. 1990. Life-form population responses of a marine planktonic diatom, *Chaetoceros pseudocurvisetus*, to oligotrophication in regionally upwelled water. *Mar. Biol.* 107: 503-512.
- Lampert, W.; W. Fleckner; B. Rai and R. Taylor. 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study on the spring clear water phase. *Limnol.-Oceanogr.* 31: 478-490.
- Leach, J. 1970. Epibenthic algal production in an intertidal mudflat. *Limnol.-Oceanogr.* 15: 514-521.
- Lenz, J. 1992. Microbial loop, microbial food web and classical food chain: their significance in pelagic marine ecosystems. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 37: 265-278.
- Lewis, W. 1976. Surface : volumen ratio: implications for phytoplankton morphology. *Science* 192: 885-887.
- Litaker, W.; C. Duke; B. Kennedy and J. Ramus. 1993. Short-term environmental variability and phytoplankton abundance in a shallow tidal estuary. II. Spring and fall. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 34: 141-154.
- Lizano, O. y J.A. Vargas. 1994. Distribución espacio temporal de la salinidad y la temperatura en la parte interna del Golfo de Nicoya. *Tec. En Marcha* 12(2): 3-16.
- Lizon, F.; Y. Lagadeuc; C. Brunnet; D. Aelbrecht and D. Bentley. 1995. Primary production and photoadaptation of phytoplankton in relation with tidal mixing in coastal waters. *Jour. Plankt. Res.* 17(5): 1039-1055.

- Lund, J.; G. Kipling and E. Le Creen. 1958. The inverted microscope method of estimating algae numbers and the statistical bases of estimates by counting. *Hidrobiol.* 11: 143-170.
- MacKenzie, B.R. and W.C. Lagget. 1993. Wind based model estimating the dissipation rates of turbulent energy in aquatic environments: empirical comparisons. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 94: 207-216.
- Malone, T.C. 1971. The relative importance of nanoplankton and netplankton as primary producers in tropical oceanic and neritic phytoplankton communities. *Limnol.-Oceanogr.* 6(4) : 633- 639.
- Malone, T.C. 1980. Algal size. pp. 433-464. In: *The physiological ecology of phytoplankton.* Morris (Ed.) University of California. L.A.
- Mann, K.H. and J.R. Lazier. 1991. *Dynamics of marine ecosystems.* Blackwell Sci. Pub. Oxford. 466p.
- Margalef, R. 1978. Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta* 1(4): 493-509.
- Margalef, R. 1982. *Ecología.* Omega. Barcelona. 951 p.
- Margalef, R. 1997. Turbulence and marine life. *Sci. Mar.* 69(1): 109-123.
- McCarthy. 1980. Nitrogen. pp 191-258. In *The physiological ecology of phytoplankton.* Morris I. (Ed.). Univ. California. L.A.
- McQueen, D.; R. Post and E. Mills. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. Jour. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1571-1581.
- McQueen, D.; M. Johannes; J. Post; T. Stewart, and D. Lean. 1989. Bottom-up and top-down impacts on freshwater community structure. *Ecol. Monogr.* 59(3): 289-309.
- Meler, P.C. and Zünd, R. 1993. *Statistical Methods in Analytical Chemistry.* Wiley & Sons. N.Y. 321 p.

- Menge, B. 1992. Community regulation: under what conditions are bottom-up important factors on rocky shores? *Ecology* 73(3): 755-765.
- Morales, A. y J.A. Vargas 1995. Especies comunes de copépodos (Crustacea: Copepoda) pelágicos del Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 43(1): 207- 218.
- Morales, A. 1996. Checklist of copepods from Gulf of Nicoya, Coronado Bay and Golfo Dulce Pacific coast of Costa Rica, with comments on their distribution. *Rev. Biol. Trop.* 44 (3): 103-113.
- Morris, T. 1980. The physiological ecology of phytoplankton. University of California. L.A. 625 p.
- Murillo, L. M. 1990. La circulación de las mareas en el Golfo de Nicoya. *Tec. En Marcha* 10(4): 51- 76.
- Napp, J. M.; E.R. Brooks; P. Matrai and M.M. Mullin. 1988. Vertical distribution of marine particles and grazers. II. Relation of grazer distribution to food quality and quantity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 50: 59-72.
- Odate, T. 1994. Zooplankton biomass and its long-term variation in the western North Pacific Ocean, Tohoku Sea area. *Japan. Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab.* 56: 115-173.
- Ondrusek, M.; L. Bidigare; S. Sweet; D. DeFreitas and J. Brooks. 1991. Distribution of phytoplankton pigments in the North Pacific ocean in relation to physical and optical variability. *Deep Sea Res.* 38(2): 243-266.
- Paasche, E. 1980. Silicon. pp 259-284. In: The physiological ecology of phytoplankton. Morris (Ed.) University of California. L.A.
- Paerl, W. and L. Mackenzie. 1977. A comparative study of the diurnal carbon fixation patterns on nanoplankton and net plankton. *Limnol.-Oceanogr.* 22(4): 733- 738.
- Pasciak, W. and J. Gavis. 1975. Transport limited nutrient uptake rates in *Ditylum brightwellii*. *Limnol.-Oceanogr.* 20(4) : 605-617.

- Parsons, T.R. and M. Takahashi. 1973. Environmental control of phytoplankton cell size. *Limnol.-Oceanogra.* 18(4): 511-515.
- Peterson, C. L. 1958. The physical oceanography of the Gulf of Nicoya, Costa Rica, a tropical estuary. *Bull. Intern. Am. Trop. Tuna Comm.* 3: 139-188.
- Popowski, G. y N. Borrero. 1989. Utilización de fijadores en la conservación de flagelados y su influencia en la determinación de la concentración del fitoplancton en el Golfo de Batabanó, Cuba. Reporte de Investigación del Instituto de Oceanología N° 11, 8 p y 8 Figs.
- Powell, T.; P. Richerson; T. Dillon; B. Agee; B. Dozier; D. Godden and D. Myrupl. 1975. Spatial scales of current speed and phytoplankton biomass fluctuations in Lake Tahoe. *Science* 189. 1088-1090.
- Probyn, T. 1985. Nitrogen uptake by size-fractionated phytoplankton populations in the Southern Benguela system. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 22: 249-258.
- Ramírez, A.; M. I. Lopez and W.A. Szelistowski. 1990. Composition and abundance of ichthyoplankton in a Gulf of Nicoya mangrove estuary. *Rev. Biol. Trop.* 38(2B): 463- 466.
- Ramírez, A., W.A. Szelistowski and M.I. Lopez. 1989. Spawning pattern and larval recruitment in Gulf of Nicoya anchovies (Pisces: Engraulidae). *Rev. Biol. Trop.* 37(1): 55- 62.
- Raymont, J. 1980. Plankton and productivity in the oceans. Second. Ed. Vol. 1. Phytoplankton. Pergamont Press. Oxford. 484 p.
- Redfield, A.C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *Am. Scient.* 46: 205-221.
- Rhee, G. and Y. Gotham. 1981. The effect of environmental factors on phytoplankton growth: temperature and the interactions of temperature with nutrient limitation. *Limnol.-Oceanogr.* 26(4): 635-648.
- Ryther, J. H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. *Science* 166: 72-76.

- Ryther, J. and W. Dunstan. 1971. Nitrogen and phosphorus on eutrophication in the coastal marine environment. *Science* 171: 1008-1013.
- Sciandra, A. 1991. Coupling and uncoupling between nitrate uptake and growth rate in *Prorocentrum minimum* (Dinophyceae) under different frequencies of pulsed nitrate supply. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 72: 261-269.
- SCOR/UNESCO. 1978. Determination of chlorophyll in sea water. UNESCO. Techn. Paper in Mar. Sci. 35, 20 p.
- Sicko-Goad, L.; E. Stoermer and J.P. Kocielek. 1989. Diatom resting cell rejuvenation and formation: time course, species records and distribution. *Jour. Plank. Res.* 11(2): 375-389.
- Siegel, S. 1975. *Estadística no paramétrica (aplicada a las ciencias de la conducta)*. Ed. Trillas. México. 346 p.
- Sierbuth, J. Mc.; V. Smetacek and J. Lenz. 1978. Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size interactions. *Limnol.-Oceanogr.* 23(6): 256-263.
- Smayda, T. 1980. Phytoplankton species succession. pp 493-571. In: *The physiological ecology of phytoplankton*. Morris (Ed.) University of California. L.A.
- Smetacek, V. 1984. The supply of food to the benthos. pp. 517-547. In: *Flow of energy and materials in marine ecosystems*. Fashman (Ed.). Plenum. N.Y.
- Smith, S. V. 1984. Phosphorus versus nitrogen limitation in the marine environment. *Limnol.-Oceanogr.* 29(6): 1149-1160.
- Sommer, U. 1985. Comparison between steady-state and non steady state competition: experiments with natural phytoplankton. *Limnol.- Oceanogr.*, 30(2): 335-346.
- Sommer, U. 1989. *Plankton ecology. Succession in plankton communities..* Springer-Verlag. N.Y. 367 p.

- Sokal, W. and F.S.Rohlf. 1981. Biometry. S. Francisco W.H. Freeman (Eds.). Second Ed.
- Stolte, W. 1996. Size-dependent restrictions on competition for nutrients by marine phytoplankton. Proefschrift. RijksUniversiteit Groningen. Amsterdam. 122pp
- Strickland, J. D. and T. R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis Fish. Res. Board. Canada. Second Ed. 310p.
- Subrahmanyam, R. 1946. A systematic account of the madras coast. Repr. "The Proceedings of the Indian Academy of Sciences". Vol XXIV, N° 4 Secc. B. 197 p.
- Suttle, C.; J. Stockner and P. Harrison. 1987. Effects of nutrient pulses on community structure and cell size of a freshwater phytoplankton assemblages in culture. Can. Jour. Fish. Aquat. Sci. 44: 1768-1775.
- Thingstad, T.F. and E. Sakshaug. 1990. Control of phytoplankton growth in nutrient recycling ecosystems. Theory and terminology. Mar. Ecol. Prog. Ser. 63: 261-272.
- Tilman, D.; S. Kilham and P. Kilham. 1982. Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients. Ann. Rev. Ecol. Syst. 13: 349-372.
- Tomas, C. 1993. Marine phytoplankton. Academic Press, Inc. S.Diego. 263 p.
- Tomas, C. 1996. Identifying marine diatoms and dinoflagellates. Academic Press, Inc. S. Diego. 597 p.
- Turner, J. and J.C. Roff. 1993. Trophic levels and trophospecies in marine plankton: lessons from the microbial food web. Mar. Micr. Food Webs 7(2): 225-248.
- Turpin, D and P. Harrison. 1979. Limiting nutrients patchiness and its role in phytoplankton ecology. Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol., 39: 151-166.
- UNESCO. 1973. Tablas oceanográficas internacionales. UNESCO. 141 p.
- Uthermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodik. Mitt. Int. Verein. thero. angew. Limnol. 5: 567-596.

- Van Driel, E. 1988. Phosphate fluxes in the waterinlet of Punta Morales, Gulf of Nicoya, Costa Rica. Agricultural University Wageningen. Thesis. 71 p.
- Vanni, M. 1987. Effects of nutrients and zooplankton size on the structure of a phytoplankton community. *Ecology* 68(3): 624-635.
- Vargas, J.A. 1987. The bentic community of an intertidal mud flat in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Description of the community. *Rev. Biol. Trop.*, 35: 229-316.
- Vargas, J.A. 1988a. Community structure of macrobenthos and the results of macropredator exclusion on a tropical mud flat. *Rev. Biol.Trop.* 36: 287-308.
- Vargas, J.A. 1988b. A survey of the maiofauna of an Eastern Tropical Pacific intertidal mud flat. *Rev. Biol.Trop.* 36: 541-544.
- Vargas, J.A. 1996. Ecological dynamics of a tropical intertidal mudflat community. pp 356-371. In: *Estuarine Shores*. Nordstrom & Roman (Eds). NY.
- Veldhius, M. and W. Admirall. 1987. Influence of phosphate depletion on the growth and colony formation of *Phaeocystis pouchetti*. *Mar. Biol.* 95 : 47-54.
- Viquez, R. 1983. Ocurrance and distribution of planktonic diatoms in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Univ.of Rhode Island. Master Thesis. 89 p.
- Viquez, R. and P.E. Hargraves. 1995. Annual cycle of potentially harmful dinoflagellates in the Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Bull. Mar. Sci.* 57 (2): 467-475.
- Voorhis, A.D.; C.E. Epifanio; D. Maurer; A.I. Dittel and J. A.Vargas. 1983. The estuarine character of the Gulf of Nicoya, an embayment on the Pacific coast of Central America. *Hidrobiol.* 99: 225- 237.
- Wada, E. and A. Hattori. 1971. Nitrite metabolism in the euphotic layer of the Central North Pacific Ocean. *Limnol.-Oceanogr.* 16(2): 766-772.
- Wangelin, M. and M. Wolff. 1996. Comparative biomasss spectra and species composition of the zooplankton communities in Golfo Dulce and Golfo de Nicoya, Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44, (3): 135-156.

- Wehrtmann, Y. S. and A. I. Dittel. 1990. Utilization of floating mangrove leaves as a transport mechanism of estuarine organisms, with emphasis on decapod crustacea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 60: 67- 73.
- Welschmeyer N. A and C.J. Lorenzen. 1985. Chlorophyll budgets, zooplankton grazing and phytoplankton growth in a temperate fjord and the Central Pacific gyres. *Limnol.- Oceanogra.* 30(1): 1-21.
- White, J.R. and M. Roman. 1992. Seasonal study by metazoan zooplankton in the mesohaline Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 86: 251- 261.
- Wilkinson, L. 1987. SYSTAT. The system for statistic. Evanston, Ill : SYSTAT.
- Zar, J. 1996. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, inc. N.J. 800 p.

CAPITULO II

Una aproximación al efecto de la presión de herbivoría sobre la comunidad fitoplanctica en la zona de Punta Morales, Golfo de Nicoya

RESUMEN

Durante los meses de marzo, abril, mayo, setiembre, octubre, noviembre y diciembre de 1997 se realizaron colectas en el sitio de estudio, ubicado en la zona de Punta Morales, Golfo de Nicoya.

Durante dos días consecutivos se realizaron tres muestreos diarios en diferentes estados de marea. Mediante arrastes superficiales de tres minutos, a una velocidad de un nudo con una red de 50 cm de diámetro y 280 μm de tamaño de malla, se colectaron muestras y se fijaron *in situ*. Posteriormente se transportaron a los laboratorios del CIMAR para la identificación de los principales grupos zooplácticos, identificación y cuantificación de las especies de copépodos y determinación de la biomasa de herbívoros. Mediante un modelo teórico basado en un presupuesto de pigmentos, se determinó la presión de herbivoría, donde se consideraron a las especies dominantes de copépodos (*Acartia lilljeborgii*, *Paracalanus parvus*, *Pseudodiaptomus spp.*), herbívoros.

La comunidad zoopláctica estuvo caracterizada por formas estuarinas, donde los copépodos fueron el grupo más abundantes con un 59 %, seguido de las larvas de crustáceos y los quetognatos con un 12%. En la abundancia total zoopláctica, el holozoplancton estuvo representado por un 74.5% y el merozooplancton por un 35.5%. Se identificaron 12 especies de copépodos con la dominancia de *Acartia lilljeborgii* (80%). La biomasa de herbívoros presentó un promedio de $55.4 \pm 46.6 \text{ mg m}^{-3}$ y la presión de herbivoría mostró un promedio del $57.6 \pm 35.1\%$ del consumo de la biomasa fitopláctica.

La dominancia de los copépodos y la presencia de grupos típicos estuarinos, confirma el carácter de zona interna del Golfo de Nicoya. El ictioplancton y las larvas de los crustáceos fueron importantes en el merozooplancton y sus abundancias están relacionadas con el tipo de hábitat (manglar) cercano a la zona de muestreo, utilizado por estos grupos como área de crianza y alimentación. Se encontraron diferencias significativas entre las mareas en las abundancias de las larvas de los crustáceos que sugiere un comportamiento de retención larval. La dominancia de *Acartia lilljeborgii* coincide con otros estudios en zonas costeras y su presencia puede deberse a elevadas tasas de limpieza o a la adaptación a ambientes turbulentos. Es posible un comportamiento estacional en la biomasa de los herbívoros, debido a una predación por los quetognatos, a un incremento en el stress metabólico o a una limitación en el alimento. Se encontraron variaciones estacionales de las tasas de herbivoría, probablemente debido a los cambios en las intensidades de la turbulencia, efectos de mezcla o a la alimentación no sincrónica por los herbívoros. De acuerdo con el modelo planteado, durante la época seca y lluviosa se presentó una presión de herbivoría selectiva que controló la composición de la comunidad fitopláctica pero no la biomasa; en la época de transición se encontró una presión de herbivoría no selectiva que controló la biomasa del fitoplancton de red, pero la composición de la comunidad fitopláctica fue regulada por las tasas de crecimiento específico.

La zona de Punta Morales es dominada por autótrofos que canalizan parte de su producción hacia los herbívoros, estos sistemas son eficientes en soportar elevadas biomásas de niveles tróficos superiores.

INTRODUCCION

Los organismos que integran el zooplancton se clasifican como holozooplancton o merozooplancton de acuerdo con el tiempo de permanencia en las comunidades pláncticas (Levinton, 1995). Los primeros conforman las comunidades zoopláncticas durante toda su vida, presentan baja diversidad y los copépodos dominan en biomasa y abundancia (Raymont, 1983; Longhurst, 1985). El merozooplancton es abundante en ambientes neríticos y está integrado por huevos o estadios larvales de organismos que conformarán las comunidades bénticas y nécticas (Raymont, 1983).

Los copépodos son utilizados como indicadores de contaminación marina (Hirota *et al.*, 1983a, 1983b), o de áreas de afloramiento (Björneberg, 1981), y sus comportamientos alimentarios (herbivoría, detritivoría y carnivoría) reflejan la complejidad de las tramas tróficas pláncticas (Björneberg, 1981; Fransz & Gieskes, 1984; Kleppel, 1993; Odate, 1994). Son los consumidores primarios de mayor abundancia en los océanos y su papel principal se refleja en la transferencia de la materia orgánica, desde los productores primarios hacia los niveles tróficos superiores (Vidal, 1980).

La herbivoría, función del número de herbívoros y de la densidad algal, es un proceso variable en escalas temporales, espaciales y geográficas (Cushing, 1975; Raymont, 1983). La comunidad herbívora presenta un comportamiento alimentario diferencial de acuerdo con la cantidad o calidad del alimento (Frost, 1974; Mullin & Fuglister, 1974; Vidal, 1980; De Mott, 1988a; De Mott & Desiree, 1991; Perissinotto, 1992), tamaño de la partícula (Frost, 1972, 1977; Barlow & Monteiro, 1979), o cambios en la temperatura (Vidal, 1980).

Pocos estudios estacionales se basan en cuantificaciones *in situ* de las tasas de herbivoría (White & Roman, 1992). Estas cuantificaciones son complejas y deben de realizarse experimentos, mediciones *in situ*, o trabajar con modelos teóricos. Sin embargo, una elevada cifra de modelos y ecuaciones se han desarrollado para especies de copépodos en zonas templadas, subtropicales y tropicales (Huntley & Boyd, 1984; Welschmeyer & Lorenzen, 1985). Desafortunadamente las condiciones experimentales y mediciones *in situ* de las tasas de herbivoría, nunca son idénticas y existe una elevada fuente de error al realizar las cuantificaciones (Barlow & Monteiro, 1979; Peters

& Downing, 1984; Turner & Tester 1989). Una determinación teórica de la tasa de herbivoría, permitirá una aproximación al efecto de la presión de herbivoría sobre la estructura de la comunidad fitopláncica en la zona de Punta Morales.

El objetivo del presente capítulo fue cuantificar mediante cálculos teóricos, la tasa de herbivoría y su efecto sobre la estructura de la comunidad fitopláncica (biomasa y composición). Como objetivos específicos se propuso determinar la composición de la comunidad mesozoopláncica (holo y merozooplancton) y cuantificar las poblaciones de herbívoros (abundancia y biomasa) en la zona de Punta Morales.

MATERIAL Y METODOS

Area de estudio

La zona de Punta Morales fue descrita en el capítulo I. Es un área muy productiva (con un promedio de 450 g C m⁻² año; Córdoba, 1993), donde se han encontrado a *Acartia lilljeborgii*, *Paracalanus parvus* y *Pseudodiaptomus spp.*, como las especies de copépodos más frecuentes (Morales & Vargas, 1995); quetognatos de la especie *Sagitta friderici*, con una variación estacional en su abundancia (Hossfeld, 1996) y la presencia de mecanismos de transporte larval para los crustáceos (Werthmann & Dittel, 1990). Además, se considera como sitio de crianza y alimentación de larvas del ictioplancton (Ramírez *et al.*, 1989, 1990; Wehrtmann & Dittel, 1990) donde dominan las familias Engraulidae, Gobiidae, Scianidae y Haemulidae (Ramírez *et al.*, 1990).

Colecta de muestras

La estación de muestreo, se visitó durante 1997 con la periodicidad descrita en el capítulo I de este documento. Mediante una embarcación, se realizó un arrastre oblicuo durante tres minutos a una velocidad de 1 nudo con una red de 50 cm de diámetro y una malla de 280 µm. Para determinar el volumen de agua filtrado, se colocó en la boca de la red un medidor de flujo marca General Oceanics Inc. modelo 2030 R. La muestra se fijó *in situ* con formalina al 5% (Omori & Ikeda, 1984) y se transportó a los

laboratorios del Centro de Investigaciones en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR) de la Universidad de Costa Rica.

Procesamiento de las muestras

Laboratorios del CIMAR

Para analizar la composición de la comunidad zoopláctica y determinar la biomasa de herbívoros, se seleccionaron dieciocho muestras, tres réplicas por marea en las diferentes épocas. Según Lee & McAlice (1979), en los estuarios las mareas afectan directamente la abundancia de los organismos zooplácticos.

Las muestras se lavaron y se colocaron en agua destilada una semana después de la colecta (Omori, 1978). Se separaron mediante un separador de plancton Folsom (Sell & Evans, 1982; Van Guelpen *et al.*, 1982) y de acuerdo con la cantidad de plancton existente en la muestra, se fraccionaron hasta 1/16, 1/32 o 1/64. Se analizó una fracción para identificar la composición taxonómica de la comunidad zoopláctica y la otra se utilizó para determinar la biomasa seca de la comunidad zoopláctica. El resto de la muestra se preservó en alcohol al 50% por 24 horas y posteriormente en alcohol al 70% (Omori, 1978). Se asumió que en ambas fracciones, los organismos presentaron igual distribución (Van Guelpen *et al.*, 1982).

La fracción para identificar y cuantificar la composición del zooplancton, se preservó en alcohol al 50 % y después en alcohol al 70%. Se colocaron alícuotas en una cámara de Bogorov, se observaron en un estereoscopio Wilde M 5 A, se separaron en los diferentes grupos y se cuantificaron con un contador manual. Las identificaciones de los grupos zooplácticos se realizaron según las claves de Newell & Newell (1975), Smith (1977) y Boltovskoy (1981). Las especies de copépodos se determinaron según las claves de Todd & Laverack (1991), Campos & Suarez (1994) y Morales & Vargas (1995).

La fracción para determinar la biomasa seca de la comunidad zoopláctica permaneció en agua destilada para su inmediato procesamiento según el método de Omori & Ikeda (1984). Se filtró en un filtro Whatman GF/C (1.2 μ m de poro y 47mm de

diámetro) previamente pesado en balanza analítica, se desecó durante 24 horas en una estufa a 80 °C (Downing & Rigler, 1984), se aclimató a temperatura ambiente y se determinó el peso final. La biomasa total se cuantificó mediante la substracción entre el peso del filtro desecado y el peso del filtro inicial. De acuerdo con Omori & Ikeda (1984), la biomasa se expresó en mg m^{-3} .

Las especies más comunes de copépodos presentes en la zona de Punta Morales (*Acartia lilljeborgii*, *Paracalanus parvus* y *Pseudodiaptomus spp.*; Morales & Vargas, 1995), fueron consideradas como herbívoras y responsables de la presión de herbivoría. De acuerdo con Paffennöfer & Steams (1988) *Acartia spp.* se alimenta de fitoplancton y *Paracalanus* es un género principalmente herbívoro (Turner, 1984). Por otra parte, aunque no existen reportes de los hábitos alimentarios de *Pseudodiaptomus spp.*, es un género asociado en zonas costeras con *Acartia spp.* (Walter, 1986, 1989), donde las concentraciones de fitoplancton son elevadas (Malone, 1980). De acuerdo con los resultados obtenidos en el presente capítulo, se asumió que los organismos herbívoros representan el 95 % de la abundancia total de los copépodos.

Para determinar la biomasa de herbívoros, se cuantificó la abundancia de los copépodos (ind. m^{-3}), se determinó el porcentaje aportado por este grupo a la biomasa de la comunidad zoopláctica, se estableció la relación entre ambas estimaciones y se realizaron las correcciones para un 95 %. Los valores de la biomasa de herbívoros se expresaron en mg m^{-3} .

Tasa de herbivoría

Consideraciones teóricas

La clorofila a y los feopigmentos son conocidos como los productos directos del crecimiento fitopláctico y de la herbivoría del zooplancton. La clorofila a se utiliza como indicador de biomasa algal y los feopigmentos permiten estimar la presión de herbivoría del zooplancton (Welschmeyer & Lorenzen, 1985). La conversión de la clorofila a feopigmentos es 100 % eficiente en términos molares y puede ser utilizada para desarrollar presupuestos de pigmentos y estimar las tasas de herbivoría, mediante la cuantificación de la concentración de los feopigmentos (Shuman & Lorenzen, 1975).

En la zona eufótica, diversos procesos afectan la concentración de la clorofila y los feopigmentos: crecimiento del fitoplancton, sedimentación celular, envejecimiento

celular, fotodegradación, mezcla física o transporte advectivo, herbivoría del zooplancton y sedimentación de materia fecal (Welschmeyer & Lorenzen, 1985).

Supuestos del modelo

* Al considerarse el presupuesto de pigmentos en un día, pueden ser descartados los procesos de degradación de la clorofila por efectos de exposición a la oscuridad, envejecimiento y pérdidas por sedimentación celular (Downs & Lorenzen, 1985; Welschmeyer & Lorenzen, 1985). En la presente investigación, se asumió que la fuente dominante de los feopigmentos fue la herbivoría del mesozooplancton (copépodos) y se aceptó que la producción de feopigmentos por exposición prolongada a la oscuridad, envejecimiento, degradación bacteriana ó pérdida por sedimentación celular, afectan en menor grado a la concentración de feopigmentos que la herbivoría.

* La única forma de producir feopigmentos es una hidrólisis ácida de la clorofila (la feofitina ácida libera el Mg del anillo de porfirina y se forma feoforbida después de la pérdida de la cadena de fitol; Arfi & Guiral, 1994). Los productos de degradación de la clorofila son reportados como feoforbida, feofitina o ambos (Yentsch, 1967). La técnica espectrofotométrica de Strickland & Parsons (1972), no permite la distinción entre ambos feopigmentos, sin embargo la feoforbida aparece como el mayor producto de degradación observado en la materia fecal (Lorenzen, 1967a *in* Shuman & Lorenzen, 1975). En el presente estudio se asumió que la feoforbida es el único feopigmento cuantificado.

* Los feopigmentos presentes en las materias fecales del mesozooplancton, exhiben tiempos cortos de residencia en la zona eufótica y raramente son colectados por botellas Niskin (Lorenzen & Welschmeyer, 1983; McCave, 1975 y Lorenzen *et al.*, 1983b *in* Welschmeyer & Lorenzen, 1985). Sin embargo, se ha observado lo opuesto y los feopigmentos son detectados y colectados dentro de la zona eufótica con la misma probabilidad que las células del fitoplancton (Welschmeyer & Lorenzen, 1985). En la presente investigación, la tasa de herbivoría se cuantificó mediante la distribución en la zona eufótica de los pigmentos fitoplácticos muestreados con botella Niskin (Welschmeyer & Lorenzen, 1985).

Cálculo de la tasa y presión de herbivoría

La tasa de herbivoría se calculó de acuerdo con la ecuación de Welschmeyer & Lorenzen (1985) modificada para un ambiente mezclado (1). La ecuación original considera los flujos verticales de clorofila *a* y de feopigmentos en dos profundidades; sin embargo el presente estudio se realizó en un ambiente mezclado (Cap. I) que obligó a modificar la ecuación original.

$$g (d^{-1}) = \frac{[(\sum feop_{10\%-50\% T1}) - (\sum feop_{10\%-50\% T0})] \ln[(\sum Clo-a_{10\%-50\% T1}) * (\sum Clo-a_{10\%-50\% T0})^{-1}]}{T [(\sum Clo-a_{1\%-50\% T1}) - (\sum Clo-a_{1\%-50\% T0})]} \quad (1)$$

g = tasa de herbivoría (d^{-1}); T = tiempo (período intermareal)(1-4)

$Clo-a$ = clorofila *a* ($mg\ m^{-2}$); $feop$ = feopigmentos ($mg\ m^{-2}$)

Los valores de clorofila *a* total fueron determinados en el capítulo I del presente documento. A partir de las muestras obtenidas para clorofila *a* total, se cuantificaron los feopigmentos de acuerdo con Strickland & Parsons (1972).

Se convirtieron los feopigmentos en equivalentes de clorofila *a* (feopigmentos \times 1.51, debido al peso molecular de la *Clo-a* : 894 y el de la feoforbida *a* : 593) para calcular los presupuestos de feopigmentos (Shuman & Lorenzen, 1975).

El flujo de feopigmentos se consideró como la concentración acumulada en la zona eufótica en un tiempo T , donde T corresponde a un periodo intermareal.

La tasa de herbivoría fue expresada en d^{-1} y representa la cantidad de pigmentos removidos diariamente de la biomasa fitopláctica permanente (Welschmeyer & Lorenzen, 1985).

Las tasas de crecimiento fitopláctico (μ), se determinaron para evaluar el efecto de la presión de herbivoría sobre la comunidad fitopláctica. Las tasas de herbivoría (g), determinadas en la ecuación (1) fueron substituidas en la ecuación (2) de acuerdo con Welschmeyer & Lorenzen (1985)

$$\mu = g + \ln [(\sum C_{10\%-50\%} T_1) * (\sum C_{10\%-50\%} T_0)^{-1}] \quad (2)$$

Para determinar la presión de herbivoría se asumió que la tasa de crecimiento fitopláctico y la tasa de herbivoría se encuentran en equilibrio (Welschmeyer & Lorenzen, 1985).

La presión de herbivoría se cuantificó como la cantidad de pigmentos removidos diariamente (g) de la biomasa fitopláctica permanente (μ) y se expresó en términos de porcentaje.

Análisis estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron con el programa SYSTAT (Wilkinson, 1987) a un nivel de confianza del 95% (Gutiérrez, 1995).

Las diferentes variables se compararon mediante pruebas de Kolmogorov-Smirnov e histogramas de frecuencias (Gutiérrez, 1995; Zar, 1996) con distribuciones normales teóricas. Debido a que no presentaron una distribución normal, se utilizaron pruebas no paramétricas (Siegel, 1975; Gutiérrez, 1995). Las mismas fueron pruebas U de Mann Whitney y Kruskal-Wallis (Gutiérrez, 1995), para encontrar diferencias entre las muestras y correlaciones de rangos de Spearman (Siegel, 1975; Gutiérrez, 1995), para establecer asociaciones entre las muestras.

RESULTADOS

Composición de la comunidad zoopláncica

La comunidad zoopláncica estuvo caracterizada por la presencia de diferentes grupos, donde los copépodos fueron los más abundante con un 59%, seguidos por las larvas de crustáceos y quetognatos (12%) (Cuadros 2.1 y 2.2).

Durante el período de estudio, la concentración total de zooplancton fue de 78580 ind. m⁻³, donde 58574 ind. m⁻³ (74.5%) correspondieron a organismos holozoopláncicos y 20006 ind. m⁻³ (35.5%) a formas merozoopláncicas. El holozooplancton presentó por muestra un total de 3254 ind. m⁻³, mientras que el merozooplancton mostró un total de 1111 ind. m⁻³ en cada muestra.

No se observaron diferencias significativas ($p > 0.05$) en el total de individuos del zooplancton ni en el total de individuos del holo y merozooplancton entre épocas y mareas.

Las abundancias de los grupos del holozooplancton y merozooplancton entre épocas o mareas no presentaron diferencias significativas ($p > 0.05$) (Fig. 2.1); sin embargo, las larvas de los crustáceos presentaron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre mareas.

Biomasa total zoopláncica

La biomasa total zoopláncica, presentó un promedio de 64.9 ± 40.0 mg m⁻³ un coeficiente de variación de 0.62, un máximo de 215.9 mg m⁻³ durante abril y un mínimo de 15.7 mg m⁻³ en setiembre.

Durante el período de estudio, no se observaron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre horas de muestreo o estados de la marea. Sin embargo, se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las épocas seca y de transición.

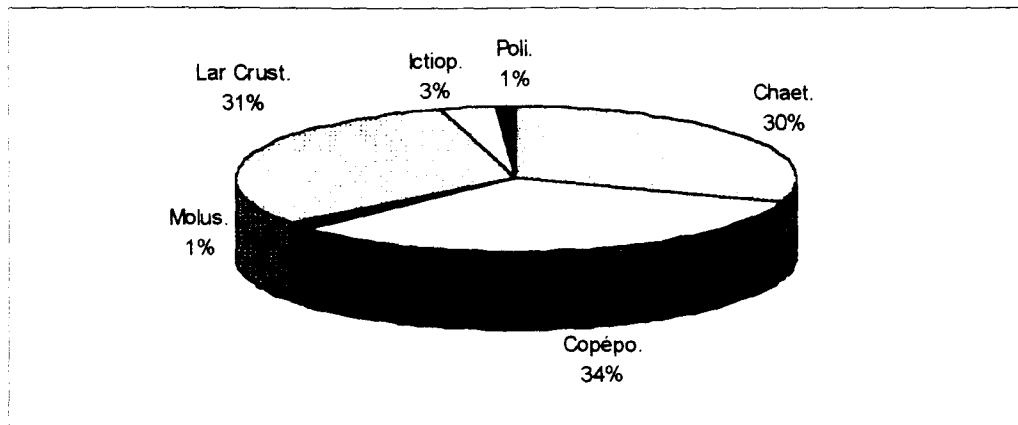
Cuadro 2.1 Abundancia total (ind. m⁻³) y porcentaje (%) aportado por grupo zoopláctico, durante el período de estudio. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

GRUPO	ind m ⁻³	($\bar{x} \pm s$)	%
COPEPODOS	46820	(15606±7832)	59.6
LAR. DE CRUSTACEOS	9775	(3258 ± 2936)	12.4
QUETOGNATOS	9679	(3226 ± 2394)	12.3
ICTIOPLANCTON	6454	(2151 ± 1424)	8.2
MOLUSCOS	1751	(583 ± 862)	2.2
POLIKUETOS	1059	(353 ± 348)	1.3
CLADOCEROS	892	(297 ± 406)	1.1
LAR. DE BRAQUIOPO.	675	(225 ± 180)	0.8
OSTRACODOS	1059	(353 ± 13)	0.6
APENDICULARIOS	355	(118 ± 160)	0.4
LAR. EQUINODERMO.	291	(97 ± 83)	0.4
FORAMINIFEROS	144	(48 ± 61)	0.3
CNIDARIOS	243	(81 ± 27)	0.3

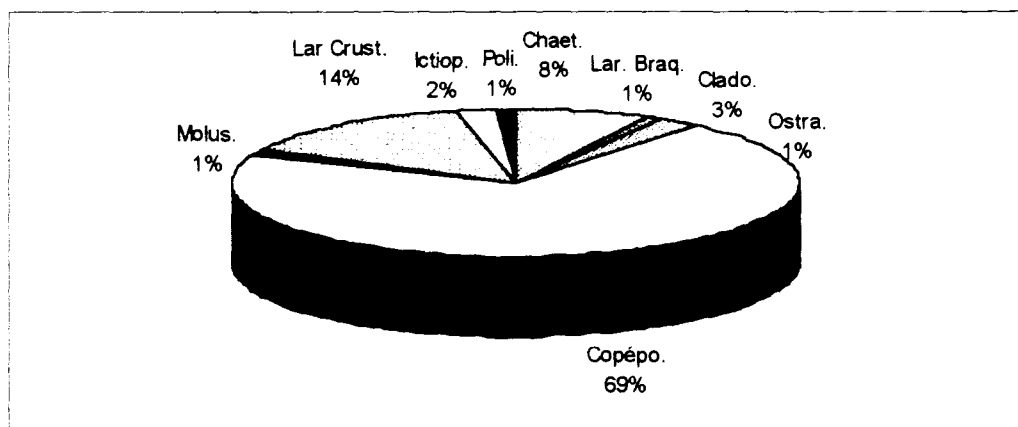
Cuadro 2.2 Porcentaje (%) aportado a la abundancia zoopláctica, por grupo del holo y merozooplancton, durante el período de estudio. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

GRUPOS HOLOZOOPLANCTON	%	GRUPOS MEROZOOPLANCTON	%
COPEPODOS	80.0	LAR. DE CRUSTACE.	48.8
QUETOGNATOS	16.5	ICTIOPLANCTON	32.2
CLADOCEROS	1.5	MOLUSCOS	9.0
OSTRACODOS	0.8	LAR. DE BRAQUIOP.	3.4
APENDICULARIOS	0.6	POLIKUETOS	5.3
CNIDARIOS	0.4	LAR. DE EQUINODE.	1.3
FORAMINIFEROS	0.2		

a).-



b).-



c).-

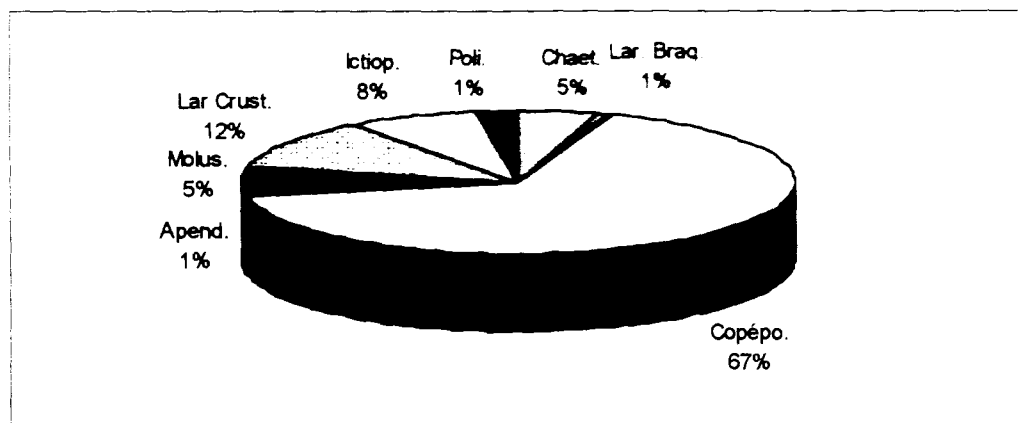


Figura 2.1 Porcentaje (%) aportado a la abundancia total zoopláncica por los diferentes grupos: a).- Epoca seca; b).- Epoca de transición; c).- Epoca lluviosa. Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica, 1997.

Organismos herbívoros

Abundancia

La concentración total de copépodos fue de 46820 ind m⁻³, con un promedio de 2602 ind. m⁻³ por muestreo. Se identificaron 12 especies con la dominancia de *Acartia lilljeborgii*, (79.9%), seguida de *Pseudodiaptomus sp.* (11.2%), *Paracalanus parvus* (5.5 %) y *Canthocalanus pauper* (1.9%) (Cuadro 2.3).

Cuadro 2.3 Abundancias (ind. m⁻³) y porcentajes (%) de las especies de copépodos, durante el período de estudio. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

Especie	ind m ⁻³	($\bar{x} \pm s$)	%
<i>Acartia lilljeborgii</i>	37445.2	(6241 ± 4221)	79.93
<i>Pseudodiaptomus sp.</i>	5244.2	(812 ± 1104)	11.20
<i>Paracalanus parvus</i>	2573.2	(429 ± 215)	5.49
<i>Canthocalanus pauper</i>	900.7	(150 ± 91)	1.92
<i>Euterpina acutifrons</i>	390.1	(65 ± 75)	0.83
<i>Hemycyclops th.</i>	181.8	(42 ± 33)	0.39
<i>Corycaeus sp.</i>	43.1	(10 ± 8)	0.09
<i>Centropages furcatus</i>	30.5	(7 ± 4)	0.07
<i>Pseudodiaptomus wrighti</i>	13.3	(3 ± 1)	0.03
<i>Eucalanus monachus</i>	11.1	(2 ± 1)	0.02
<i>Pseudodiaptomus panamensis</i>	8.3	(1 ± 1)	0.02
<i>Paracalanus crassirostris</i>	3.5	(0.6 ± 1.4)	0.01

Biomasa

La biomasa de herbívoros presentó un promedio de 55.4 ± 46.6 mg m⁻³, un coeficiente de variación de 0.76, con un máximo de 167.3 mg m⁻³ en octubre y un mínimo de 7.1 mg m⁻³ en setiembre (Fig. 2.2).

El promedio del volumen de agua filtrado fue de 18.6 ± 6.3 m⁻³ y presentó una asociación significativa a un nivel del 95 % de confianza con la biomasa de herbívoros ($r_{s 0.05, 2, 40} = -0.444$).

No se observaron diferencias significativas ($p > 0.05$) en la biomasa de los herbívoros entre las horas de muestreo y estado de marea. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas ($p < 0.05$) en la biomasa de herbívoros entre las épocas de muestreo. Por otro lado, se encontró una correlación significativa al 95 % de confianza entre la biomasa de herbívoros y la época ($r_{s\ 0.05, 2, 40} = 0.504$), con una mayor biomasa de los herbívoros durante la época lluviosa.

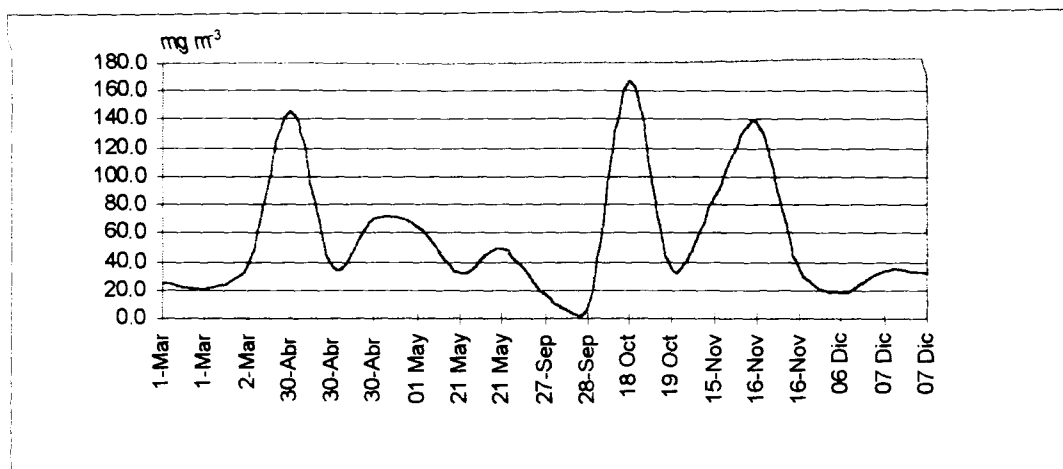


Figura 2.2 Biomasa de herbívoros (mg m^{-3}) durante el período de estudio. Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica, 1997.

Presión de herbivoría

La tasa de herbivoría presentó un promedio de $0.67 \pm 0.83 \text{ d}^{-1}$ y un coeficiente de variación de 1.36. En el mes de mayo se observaron el máximo de 3.82 d^{-1} y el mínimo de 0.004 d^{-1} (Fig. 2.3).

La tasa de crecimiento fitopláctico mostró un promedio de $0.77 \pm 0.66 \text{ d}^{-1}$ con un coeficiente de variación de 0.97. Su máximo (3.16 d^{-1}) y mínimo (0.04 d^{-1}), se observaron durante mayo (Fig. 2.3).

La presión de herbivoría presentó un promedio de consumo de la biomasa fitopláctica de $57.6 \pm 35.1 \%$. Un coeficiente de variación de 0.57, su mínimo fue de 9.79 % en mayo, mientras que los valores máximos, superiores al 100% del consumo herbívoro diario, se observaron durante setiembre y octubre.

No se observaron diferencias significativas ($p > 0.05$) en las tasas de herbivoría, las tasas de crecimiento y la presión herbívora, entre las mareas u horas del día.

Se observaron diferencias significativas ($p < 0.05$) en las tasas de herbivoría y la presión herbívora entre las épocas (Fig 2.4).

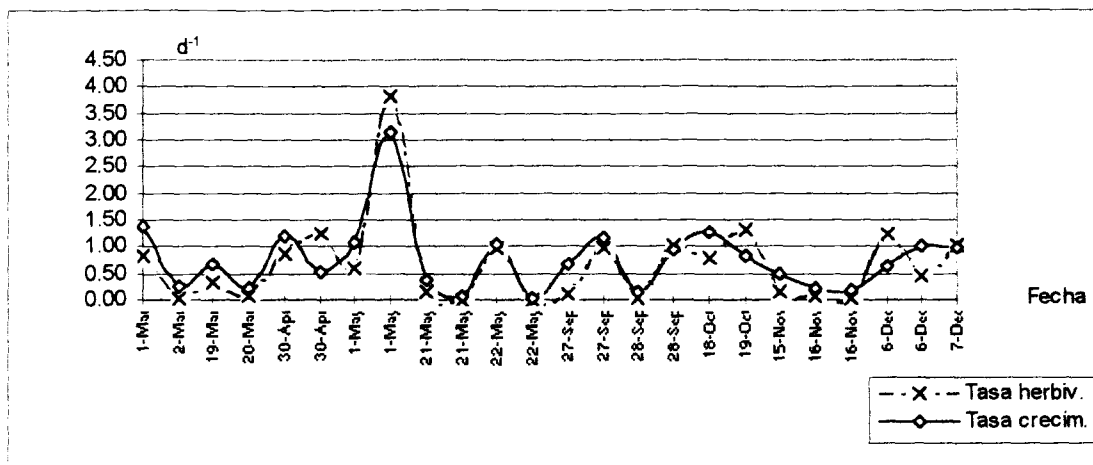


Figura 2.3 Tasas de herbivoría (d^{-1}) y crecimiento fitopláctico (d^{-1}), durante el periodo de estudio. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

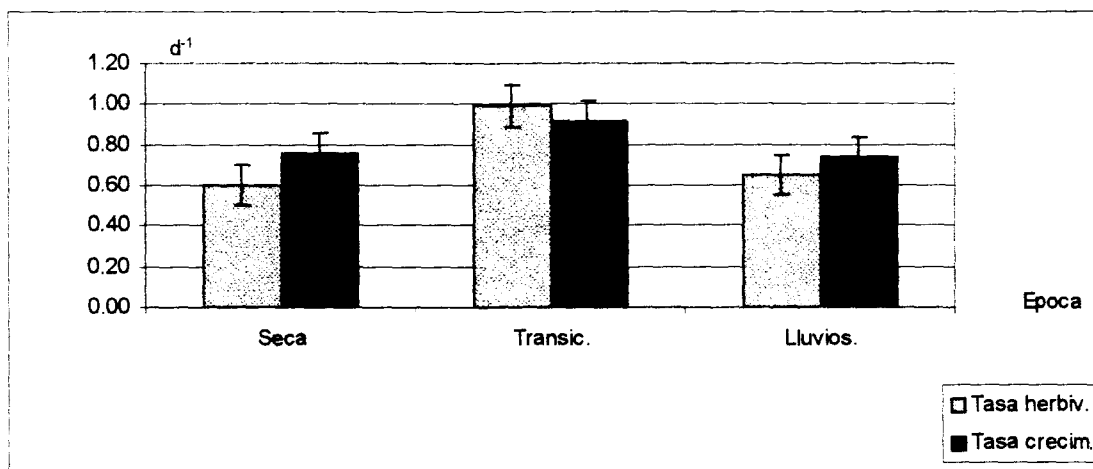


Figura 2.4 Tasas de herbivoría (d^{-1}) y crecimiento fitopláctico (d^{-1}), durante las épocas de muestreo. Punta Morales, Golfo de Nicoya. Costa Rica, 1997.

DISCUSION

Composición de la comunidad zooplánctica

Los organismos zoopláncticos, desarrollan estrategias poblacionales para mantenerse en las zonas estuarinas, donde los cortos ciclos reproductivos y las elevadas tasas de incremento poblacional deben ser al menos, igual a las tasas de pérdida del sistema (Ketchum, 1954; Wooldridge & Erasmus, 1980; Morgan *et al.*, 1997). Además, presentan comportamientos de acuerdo con la hidrografía del lugar: copépodos del género *Acartia*, tienen huevos bénticos de resistencia lo que sugiere un elevado reclutamiento en hábitats someros (Kaartvedt & Svendsen, 1995) y diferentes especies de este grupo, utilizan las corrientes profundas para su dispersión, movimientos laterales hacia áreas de menor flujo o desarrollan un comportamiento de migración vertical (Stubblefield *et al.*, 1984; Castel & Veiga, 1990). Es probable que para permanecer en la zona de Punta Morales, las poblaciones zoopláncticas presentaron diferentes estrategias poblacionales (ciclos reproductivos cortos y elevadas tasas de incremento poblacional) y desarrollaron un comportamiento de acuerdo con las condiciones hidrográficas y oceanográficas del área (mezcla vertical homogénea, profundidad de 8 metros y zonas de manglar).

La composición de la comunidad zooplánctica (Cuadro 2.1) correspondió con lo señalado por Raymont (1983), quien menciona que las comunidades estuarinas están representadas por copépodos, quetognatos, ostrácodos, cladóceros, apendicularios, cnidarios, foraminíferos, larvas y huevos de invertebrados bénticos o de peces. Estos resultados concuerdan con el carácter estuarino sugerido para el Golfo de Nicoya por Peterson (1958) y Voorhis *et al.* (1983).

Los organismos holozoopláncticos representaron un 74 % de la abundancia total zooplánctica con la dominancia de los copépodos (59%) y de *Acartia lilljeborgii* (80%) en este grupo. Esto concuerda con lo sugerido por Raymont (1983), quien menciona que el holozooplancton es más abundante en zonas estuarinas debido a la dominancia de ciertas especies.

En el merozooplancton, dominaron las larvas de crustáceos con un 49 % (Cuadro 2.2) lo que evidencia su importancia ecológica en la zona, en las comunidades pláncnicas (Epifanio & Dittel, 1984) o bénticas (Maurer *et al.*, 1980; Vargas, 1988; Dittel *et al.*, 1991). A su vez sugiere una estrecha relación entre estos organismos y las zonas de manglar cercanas al sitio de muestreo, utilizadas como áreas de crianza y alimentación (D´Croz & Kwiecinski, 1980; Dittel & Epifanio, 1990; Wehrtmann, 1990).

El ictioplancton con un alto porcentaje (32%) de la abundancia total merozoopláncnica, refuerza lo sugerido por Ramírez *et al.* (1989, 1990), quien menciona la zona de Punta Morales como sitio de crianza y desove para diversas especies ícticas.

Variación temporal

La estacionalidad no marcada de los diferentes grupos zoopláncnicos, coincidió con estudios en zonas tropicales (Raymont, 1983); sin embargo, no está de acuerdo con el comportamiento estacional observado en la zona para diferentes especies bénticas, con estadios de vida pláncnicos (DeVries *et al.*, 1983; Vargas, 1987; Dittel *et al.*, 1991). Debido a los objetivos de la investigación, no se realizó una identificación a nivel de especie de las larvas del merozooplancton. Es posible que al determinar las larvas a nivel de grupo, los máximos reproductivos específicos presentaron un solapamiento temporal que impidió observar un comportamiento estacional.

Las diferencias significativas encontradas en las abundancias de las larvas de los crustáceos entre marea alta y baja, sugieren un comportamiento de retención larval (Cronin, 1982; Epifanio & Dittel, 1982). Este comportamiento ha sido observado en la zona de Punta Morales donde se encontró un 90% de larvas de crustáceos en marea alta (Wehrtmann & Dittel, 1990). En diversos sistemas estuarinos, también se observó retención larval y se describe como un proceso de adaptación evolutiva, a los diferentes flujos del sistema (Cronin & Forward, 1979; Cronin, 1982; Epifanio & Dittel, 1982). Esto permite a las larvas de los crustáceos, minimizar las pérdidas de organismos hacia hábitats inhóspitos, mantenerlas cercanas a las poblaciones de adultos (Epifanio & Dittel, 1982; Dittel *et al.*, 1991) e incrementar las ventajas de la especie (Cronin & Forward, 1979). En el Golfo de Nicoya los crustáceos están representados por diferentes grupos: Anomura, Braquiura, Penaiidea, Caridea y Estomatopoda (Jesse,

1996). Es posible que en la zona de Punta Morales, los diferentes estadios de los crustáceos presentaron una determinada fototaxia (positiva o negativa) (Raymont, 1983), se ubicaron en la columna de agua de acuerdo con la distribución de las poblaciones de adultos (Dittel *et al.*, 1991) y se desplazaron por medio del flujo mareal hacia zonas de crianza y desove ubicadas en las áreas de manglar (D'Croz & Kwiecinski, 1980; Dittel & Epifanio, 1990). En el presente estudio, se encontró una mayor abundancia de larvas de los crustáceos en marea alta y sugiere un desplazamiento hacia las zonas de manglar. Estos resultados permiten afirmar que el flujo mareal es el responsable de mantener las poblaciones de crustáceos en la zona de Punta Morales y coincide con lo sugerido por Dittel *et al.* (1991).

Organismos herbívoros

Abundancia específica

El número de especies de copépodos encontradas (12), coincidió con las observadas por Morales & Vargas (1995) y corresponde a una baja diversidad sugerida para zonas estuarinas (Hopcroft *et al.*, 1998); sin embargo, Hopcroft *et al.* (1998) señalaron la presencia de pequeñas especies en zonas tropicales que no son colectadas efectivamente por mallas mayores de 200 μm . Esto sugiere que en el presente estudio debido al tamaño de malla utilizado (280 μm), es probable que se haya subestimado el número de especies de copépodos.

La dominancia del género *Acartia* está de acuerdo con otros estudios en zonas costeras (Palomares-García & Gómez-Gutiérrez, 1996; Zaballa & Gaudy, 1996). Este género es típicamente estuarino y generalmente domina en dichos sistemas (Kimmerer & MacKinnon, 1987). Probablemente su presencia se debe a la capacidad para mantener altas tasas de limpieza (Paffenhöfer & Stearns, 1988), a las elevadas tasas reproductivas (Turner, 1984), a su condición eurífaga (Palomares-García & Gómez-Gutiérrez, 1996) o a su adaptación a ambientes turbulentos (Kjørbe & Saiz, 1995).

Durante el período de estudio las especies de copépodos dominantes fueron *Acartia lilljeborgii*, *Paracalanus parvus* y *Pseudaptomus sp.* (Cuadro 2.3). Según

Björnberg (1981) dichas especies son típicamente estuarinas lo que reafirma el carácter de la zona interna del Golfo de Nicoya (Peterson, 1958). Por otro lado, la presencia de *Centropages furcatus* y *Canthocalanus pauper* (Cuadro 2.3), comunicados para el Domo de Costa Rica por Suárez & Gasca (1989), sugieren durante el período de estudio, una influencia oceánica en la zona de Punta Morales.

Morales & Vargas (1995) y Morales (1996), señalaron que *Acartia lilljeborgii* fue la especie más común en la zona interna del Golfo de Nicoya y coincide con los resultados obtenidos en el presente estudio; sin embargo, otros estudios señalan que *Acartia lilljeborgii* y *Paracalanus parvus* alternan en la dominancia de acuerdo con períodos fríos o cálidos de las aguas superficiales (Palomares-García & Gómez-Gutiérrez, 1996). En los mismos se observó que *Acartia lilljeborgii* domina durante los períodos de calentamiento. Según la C. P. P. S. (1997), durante 1997 se desarrolló un período de calentamiento superficial de las aguas costeras del Pacífico Oriental. Esto sugiere que la dominancia de *Acartia lilljeborgii* pudo ser debida a un efecto del calentamiento superficial de las aguas. Sin embargo, según Morales (com. pers) la especie *Acartia lilljeborgii*, domina en la fracción zoopláctica de 250-500 μm durante todo el año en el Golfo de Nicoya, en años en los que no se detectó un calentamiento superficial de las aguas; esto reafirma los resultados obtenidos en el presente estudio.

Biomasa

Los valores de la biomasa de herbívoros coincidieron con los rangos (0.6 - 50.0 mg m^{-3}) encontrados para zonas neríticas tropicales por Hopcroft *et al.* (1998); sin embargo, difieren con los promedios observados (10.0 mg m^{-3}) para zonas oceánicas tropicales por Chisholm & Roff (1990). Esto refuerza las condiciones de aguas internas de la zona de Punta Morales, Golfo de Nicoya.

La correlación significativa inversa a un nivel de significancia del 95 % entre la biomasa de herbívoros y el volumen filtrado, sugieren que en la zona de Punta Morales durante el período de estudio, la comunidad de herbívoros presentó una distribución heterogénea.

Las diferencias significativas en la biomasa de herbívoros entre las épocas, la correlación significativa a un nivel de confianza del 95 % entre la biomasa de herbívoros y las épocas, así como la Fig. 2.2, sugieren un cambio estacional en la biomasa de los copépodos. El comportamiento estacional de la biomasa de herbívoros en zonas tropicales es un tema controversial (Hopcroft *et al.*, 1998). Sin embargo, estos resultados coincidieron con los patrones de comportamiento de la biomasa zoopláncica, señalados por Wangelin & Wolff (1996) para el Golfo de Nicoya. En el presente estudio se observaron los máximos en época lluviosa y los mínimos en época seca, opuesto a lo encontrado por Wangelin & Wolff (1996). Es probable que estas diferencias fueron debidas a la determinación de las épocas de muestreo en ambos estudios. Los mencionados autores consideraron diciembre como época lluviosa y febrero como seca; en el presente estudio se consideró diciembre y marzo como época seca. No obstante, en ambos estudios se presentaron tendencias similares en las biomásas zoopláncticas. Los mínimos encontrados durante diciembre (Fig. 2.2), coincidieron con los observados por Wangelin & Wolff (1996) en el mismo mes. Por otro lado, los máximos de biomasa zoopláncica encontrados durante la época lluviosa y de transición (Fig. 2.2), concuerdan con el aumento observado por Wangelin & Wolff (1996) a partir de diciembre.

Según Baird & Ulanowicz (1989), durante el verano en diversos estuarios de la costa noroeste de Estados Unidos, fueron encontrados valores bajos de biomasa zoopláncica debido a una predación sobre los herbívoros por ctenóforos y peces. En el presente estudio, existe un incremento en la abundancia de los quetognatos durante la época seca (Fig 2.1) y concuerda con el comportamiento estacional sugerido para este grupo en el Golfo de Nicoya (Hossfeld, 1996). Es probable que en la zona de Punta Morales, exista una relación entre las abundancias de los quetognatos y las densidades de los copépodos (Marazzo & Nogueira, 1996; Wiafe & Leslie *et al.*, 1996); la disminución en la biomasa de los herbívoros durante diciembre (Fig. 2.2) pudo ser consecuencia de una intensa predación por los quetognatos, donde una elevada zooplanctivoría reduce la biomasa y su estructura de tamaños (Sterner *et al.*, 1992). Kimmeres (1991), señala que en poblaciones de zonas costeras, una parte significativa de la pérdida de los copépodos es debida a la predación y Wangelin & Wolff (1996), encontraron durante diciembre en la zona interna del Golfo de Nicoya una discontinuidad de las biomásas y estas se concentran en los menores tamaños.

Alcaraz *et al.* (1988) sugieren que la biomasa de *Acartia itálica* en ambientes turbulentos, es menor al compararla con ambientes no turbulentos. De acuerdo con el Cuadro 1.2, la turbulencia en la zona de Punta Morales es mayor durante los meses de la época seca. Es posible que debido a un incremento en el stress metabólico, causado por respuestas a los flujos turbulentos (Kiørbe, 1993; Kiørbe & Saiz, 1995), *Acartia lilljeborgii* presentó un efecto negativo sobre las tasas de encuentro de alimento (Costello *et al.*, 1990) que se reflejó en una menor biomasa de los herbívoros (Fig. 2.2) durante los meses de mayor turbulencia en la zona de Punta Morales.

Las explicaciones antes sugeridas no son antagónicas, sino que se complementan. Kiørbe & Saiz (1995), sugieren que la turbulencia es potencialmente significativa para los predadores de mediano tamaño y MacKenzie & Leggett (1991) señalan que para los predadores de copépodos, la turbulencia puede incrementar los contactos predador-presa. Es probable que la disminución en la biomasa de herbívoros en la zona de Punta Morales durante la época seca (Fig. 2.2), fue un reflejo de la predación de los quetognatos, donde la turbulencia del sistema cumple un papel muy importante.

Por otro lado es posible que durante la época seca, los organismos herbívoros presentaron una limitación de alimento que se reflejó en una menor biomasa. En sistemas costeros con elevada productividad y temperaturas, el crecimiento y la producción de huevos es limitado por el alimento (Kimmeres & MacKinnon, 1987). Estudios de Chisholm & Roff (1990) en zonas tropicales, indican que la producción de huevos para *Acartia tonsa* decrece a concentraciones menores de $1.0 - 2.0 \mu\text{g Cl}o-a \text{ L}^{-1}$, mientras que para tasas de crecimiento mayores a 0.42 d^{-1} , las concentraciones de carbón deben ser superiores a los $300.0 \mu\text{g C L}^{-1}$. En el presente estudio, los valores observados de clorofila a (Cap. I) sugieren que en la zona de Punta Morales no existe limitación de alimento para la producción de huevos. Además, Huntley & Boyd (1984), señalan que en zonas costeras, el crecimiento del zooplancton no es limitado por el alimento. Por otro lado, según Chisholm & Roff (1990), los copépodos tienen la capacidad de explotar pequeños parches de fitoplancton y modificar sus hábitos alimenticios (Kleppel, 1993). De acuerdo con la distribución heterogénea del fitoplancton (Cap. I), de los organismos herbívoros y lo señalado por Huntley & Boyd (1984), es probable que la comunidad herbívora en la zona de Punta Morales, no presentó limitación de alimento; sin embargo para evaluar el efecto de los parches de fitoplancton

sobre las tasas de crecimiento zoopláctico, deben ser consideradas la tasas de ingestión de alimento, de asimilación y de respiración (Kremer & Kremer, 1988) que no fueron determinadas en el presente estudio.

Presión de herbivoría

Tasa de crecimiento fitopláctico

Las tasas de crecimiento fitopláctico son gobernadas por diferentes parámetros fisiológicos y ambientales, como la composición química de las células, el tamaño y volumen celular, los procesos fotosintéticos, las concentraciones de nutrientes, la disponibilidad de luz y la temperatura (Banse, 1976; Geider *et al.*, 1988; Strom & Welschmeyer, 1991). En el presente estudio, las tasas de crecimiento fitopláctico fueron determinadas indirectamente mediante la suma de la tasa de herbivoría y el aumento de clorofila *a* en un intervalo de tiempo, correspondiente a un período intermareal. Este factor podría ser una importante fuente de variabilidad para las tasas de crecimiento fitopláctico, especialmente en la zona de Punta Morales (Murillo, 1990). Sin embargo, a pesar de ser un cálculo teórico, las tasas de crecimiento fitopláctico se encuentran dentro de los rangos señalados por Ryther *et al.* (1949 *in* Ketchum, 1954) (0.09 - 1.03 d^{-1}), Harvey *et al.* (1953 *in* Ketchum, 1954) (0.46 - 0.92 d^{-1}) y los encontrados por Welschmeyer & Lorenzen (1985) para zonas oceánicas tropicales (0.53 - 0.81 d^{-1}). Además, las tasas máximas de crecimiento fitopláctico observadas durante el período de estudio (3.16 d^{-1}), son similares a las encontradas (3.6 d^{-1}) para cultivos artificiales de fitoplancton a 26 °C. bajo regímenes de luz continua (Eppley *et al.*, 1972 *in* Cullen *et al.*, 1992).

De acuerdo con los promedios obtenidos en las tasas de crecimiento fitopláctico, es probable que las células presentaron una duplicación diaria menor a 1. Estas tasas de duplicación son relativamente bajas de acuerdo con los resultados de Eppley (1972 *in* Eppley *et al.*, 1973), que encontró tasas máximas de duplicación diaria de 1.7, a una temperatura de 22 °C, en condiciones óptimas de luz y nutrientes. No obstante, los resultados están de acuerdo con la variabilidad encontrada en zonas tropicales con tiempos de generación mínimos de 5 horas (Sheldon *et al.*, 1973 *in* Sheldon & Sutcliffe, 1978) y de hasta 3 - 5 días (Eppley *et al.*, 1973).

Durante el período de estudio, se encontró una correlación significativa inversa a un nivel de confianza del 95 %, entre la concentración de nitratos y la tasa de crecimiento fitopláctico ($r_{s, 0.05, 2, 28} = -0.385$) y entre la tasa de crecimiento fitopláctico y la biomasa del fitoplancton de red ($r_{s, 0.05, 2, 29} = -0.398$). El nitrato es una de las especies nitrogenadas preferentemente asimiladas por el fitoplancton, para formar materia orgánica (McCarthy, 1980), mientras que las células de crecimiento lento, presentan un menor contenido de clorofila a (De Mott, 1988b). Estos resultados sugieren que las tasas de crecimiento determinadas teóricamente, se acercan a los valores reales.

Tasa de herbivoría

En la zona de Punta Morales, se encontró que la comunidad herbívora consume un promedio del 57.6% de la biomasa fitopláctica. Estos resultados están de acuerdo con investigaciones en zonas tropicales estuarinas, donde se presentó una presión de herbivoría que varió entre el 35 % y 68% del consumo de la biomasa fitopláctica (Sautour *et al.*, 1996). Diversos autores señalan variaciones entre el 5 y el 100% de la presión de herbivoría (Roman *et al.*, 1986; Perissinotto, 1992) y coincide con los máximos y mínimos observado en el presente estudio.

La tasa de alimentación puede ser considerada como equivalente a la presión de herbivoría, debido a que ambas son gobernadas por el tamaño, la concentración, la calidad de alimento (Raymont, 1983; De Mott, 1988b; Kleppel, 1993) y por la tasa de limpieza, variable de acuerdo con las formas de alimentación y características de las especies herbívoras (Paffenhöfer, 1988). Estudios de tasas de alimentación han encontrado variaciones entre el 35 y 65% (Rodríguez & Durbin 1992 *in* Paffenhöfer *et al.*, 1995) que coincide con la observada en la presión de herbivoría (C.V= 57%), durante el período de estudio.

La fuente de variación en la herbivoría puede ser asociada a cambios en la intensidad de la turbulencia (Costello *et al.*, 1990), efectos de mezcla (Lara-Lar & Matus-Herrera, 1997) o a una alimentación no sincrónica e intermitente de *Acartia* que se ajusta a la disponibilidad espacio-temporal del alimento (Durbin *et al.*, 1990; Dagg, 1995; Sautour *et al.*, 1996). En el Cap. I se encontraron cambios temporales en la turbulencia de la zona de Punta Morales, una columna de agua con una mezcla homogénea y una distribución agregada de la comunidad fitopláctica; mientras que en el presente capítulo, se observó la dominancia de *Acartia lilljeborgii* (Cuadro 2.3) y una

distribución heterogénea de los herbívoros. Estos resultados sugieren que la dispersión observada en la herbivoría y el posible comportamiento estacional de las tasas de herbivoría, pueden estar asociados a los cambios temporales en los flujos turbulentos, a la mezcla de la columna de agua o a la distribución heterogénea de los organismos pláncnicos.

Las correlaciones significativas a un nivel del 95 % de confianza entre la biomasa de herbívoros con la presión de herbivoría, sugieren una aproximación real a la presión de herbivoría ejercida por la comunidad herbívora sobre la biomasa permanente del fitoplancton.

Durante las épocas seca y lluviosa, se observó que las tasas de crecimiento fitopláncnico fueron mayores que las tasas de herbivoría (Fig. 2.3). Esto sugiere que durante dichas épocas, la comunidad zoopláncnica no controló la biomasa fitopláncnica. Según Frost (1980), cuando la tasa de herbivoría (g), es menor que μ (Fig. 2.4), la tasa de crecimiento fitopláncnico puede ser principalmente determinada por las propiedades ambientales que afectan la tasa de división celular (disponibilidad de luz y concentración de nutrientes).

De acuerdo con la Fig. 1.6, durante dichas épocas, la comunidad fitopláncnica presentó las mayores biomásas en la fracción del fitoplancton de red. En el Cap. I, se evidenció un aporte externo de nutrientes (Cuadro 1.6) que probablemente genere un aumento en las tasas de crecimiento fitopláncnico. Las células con mayor crecimiento contienen mayor proporción de proteínas, aminoácidos disueltos y clorofila por célula, que las de crecimiento lento (De Mott, 1988b). Por otro lado, *Acartia tonsa* puede discriminar entre células que difieren en las tasas de crecimiento y composición química (Cowles *et al.*, 1988). Probablemente durante las épocas seca y lluviosa, la comunidad herbívora consumió selectivamente las células con mayores tasas de crecimiento. De presentarse una presión de herbivoría selectiva, la comunidad fitopláncnica tiene un mayor crecimiento, pero la composición del fitoplancton dependerá de la herbivoría y ciertas especies fitopláncnicas, pueden dominar (Frost, 1980). De acuerdo con las Fig. 1.8 y 1.10, durante las épocas seca y lluviosa, *Skeletonema costatum* domina en la fracción del fitoplancton de red. Esta especie, presenta elevadas tasas de crecimiento y compete mejor en ambientes con elevadas concentraciones de nitrato (Eppley *et al.*, 1969). Es probable que durante estas épocas, *S. costatum* presentó elevadas tasas de crecimiento con cadenas largas de células (Turner & Roff, 1993) que fueron consumidas

efectivamente por los herbívoros (Martin, 1970 *in* Smayda, 1980). Así, la distribución de frecuencia por tamaño y clase del fitoplancton fue alterada y generó una modificación potencialmente significativa para otros herbívoros que coincide con lo sugerido por Smayda (1980). Estos resultados sugieren que en la zona de Punta Morales durante las épocas seca y lluviosa, la comunidad herbívora presentó una herbivoría selectiva que reguló la composición por especies del fitoplancton de red, pero no la biomasa de la comunidad fitopláncica. El consumo selectivo está de acuerdo con la teoría de forrajeo óptimo que predice que es mayor la discriminación con base a la calidad del alimento cuando la misma en el medio es elevada (De Mott, 1988b).

Según el modelo presentado, durante la época de transición, se observó que la tasa de herbivoría superó a la tasa de crecimiento fitopláncico. Según Frost (1980), si las tasas de herbivoría son relativamente mayores que las tasas de crecimiento (Fig 2.4), estas últimas no están fuertemente relacionadas con las propiedades ambientales que afectan a la división celular. Durante ésta época se observó que los máximos de biomasa se encuentran en la fracción nanofitopláncica con una posible limitación de nutrimentos para el fitoplancton de red (Cap. I). Según Turner (1984), *Acartia* es oportunista y prefiere partículas grandes, debido a que las características morfológicas de sus apéndices bucales, le impide alimentarse efectivamente de las pequeñas (Marshall, 1973; Irigoien *et al.*, 1993). Estos resultados sugieren que durante la época de transición, la comunidad herbívora realizó un consumo no selectivo de células del fitoplancton de red y concuerda con lo sugerido por De Mott (1988b) que indica que *Acartia* no se alimenta selectivamente a bajas concentraciones de alimento.

Bajo una herbivoría no selectiva, el fitoplancton crece más lentamente que cuando no existe herbivoría, pero la composición del fitoplancton depende de las tasas de crecimiento relativo y no de la presión de herbivoría (Frost, 1980). En el presente estudio se observó durante la época de transición un mayor número de taxa en la fracción del fitoplancton de red (Fig 1.10), en comparación con las dos épocas restantes (Fig. 1.9 y 1.11). Por otro lado, Viquez (1983) encontró que en dicha época, los parámetros poblacionales fitopláncicos cambian rápidamente y la comunidad es dominada por pequeños grupos de especies. Estos resultados sugieren que durante la época de transición, la comunidad herbívora controló las biomásas del fitoplancton de red, pero la estructura de esta fracción, fue regulada por las tasas diferenciales de crecimiento fitopláncico.

CONCLUSIONES

- En la zona de Punta Morales, la comunidad zoopláncica estuvo integrada por grupos típicos de zonas estuarinas con la dominancia de los copépodos y la presencia de otros grupos de importancia ecológica en la zona (quetognatos, larvas de crustáceos, icitoplancton y poliquetos).
- La comunidad zoopláncica, presentó variaciones en sus abundancias debido a factores bióticos y abióticos. En los organismos holozoopláncicos son probables las relaciones de predación y comportamiento de herbivoría. Por otro lado, en el merozooplancton las mareas cumplen un papel muy importante en la dispersión larval de los crustáceos.
- La comunidad de herbívoros (copépodos) durante el período de estudio, fue dominada por *Acartia lilljeborgii* y conjuntamente con *Paracalanus parvus* y *Pseudodiaptumus spp.* fueron las especies más comunes.
- La biomasa de herbívoros presentó una distribución heterogénea y un probable comportamiento estacional.
- En la zona de Punta Morales, es probable una presión de herbivoría selectiva y no selectiva de acuerdo con la calidad y cantidad de alimento. De existir una presión selectiva durante las épocas seca y lluviosa, los herbívoros regularon la composición del fitoplancton de red pero no la biomasa de la comunidad fitopláncica. De presentarse durante la época de transición una herbivoría no selectiva, es probable que la composición del fitoplancton de red fue regulada por las tasas de crecimiento específico, mientras que la presión de herbivoría controló la biomasa del fitoplancton de red.
- El ecosistema de Punta Morales es dominado por autótrofos que canalizan parte de su producción hacia los herbívoros. Estos ecosistemas son más eficientes en soportar elevadas biomásas de niveles tróficos superiores (Duarte & Cebrián, 1996) y concuerda con estudios de Ramírez *et al.* (1989, 1990) y Dittel & Epifanio (1990) que consideran a la zona como área de alimentación para diversas especies ícticas y de crustáceos.

RECOMENDACIONES

- Realizar estudios durante al menos dos años para verificar la dominancia de *Acartia liljeborgii*.
- Identificar los grupos de herbívoros presentes en la zona de Punta Morales.
- Determinar tasas de ingestión, asimilación y respiración de la comunidad herbívora.
- Realizar experimentos para determinar las tasas de crecimiento fitopláctico, calidad y cantidad de alimento y relacionarlas con las tasas de herbivoría y presión de herbivoría. Estos estudios son de importancia, ya que los parámetros alimenticios influyen en la biomasa zoopláctica, en el tipo de desarrollo de la comunidad herbívora (Landry *et al.*, 1975; Miller *et al.*, 1977; Kimmeres & MacKinnon, 1987; Berggreen *et al.*, 1988), en la producción secundaria (Jónasdóttir, 1994; Hirche *et al.*, 1997), en el tipo de cadena alimentaria dominante en la zona (Fenchel, 1988) y en la productividad del sistema (White & Roman, 1992).

REFERENCIAS

- Alcaraz, M.; E. Saiz ; C. Marrasé; and D. Vaqué. 1988. Effects of turbulence on the development of phytoplankton biomass and copepod populations in marine microcosms. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 41: 117-125.
- Arfi, R. and D. Guiral. 1994. Chlorophyll budget in a productive tropical pond: algal production, sedimentation, and grazing by microzooplankton and rotifers. *Hydrobiol.* 272: 239-249.
- Baird, D. and R. Ulanowicz. 1989. The seasonal dynamics of the Chesapeake Bay ecosystem. *Ecol. Mon.* 59(4) : 329-364.
- Banse, K. 1976. Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell size - A review -. *Jour. Phycol.* 12: 134-140.
- Barlow, J.P. and J.D. Monteiro. 1979. Selective grazing by zooplankton populations in Southampton water. *Mar. Biol.* 53: 335-344.
- Berggreen, U.; B. Hansen and T. Kiørboe. 1988. Food size spectra, ingestion and growth of copepod *Acartia tonsa* during development: implications for determination of copepod production. *Mar. Biol.* 19: 340- 352.
- Björneberg, T. 1981. Copépoda. pp. 587-603. En: Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y metodología de trabajo con el zooplancton marino. Boltovoskoy (Ed). Publ. del INIDEP. Mar del Plata, Argentina. Mar del Plata.
- Boltovskoy, D. 1981. Atlas del zooplancton del Atlántico Sudoccidental y metodología de trabajo con el zooplancton marino. Boltovosky (Ed). Publ. del INIDEP, Mar del Plata, Argentina. Mar del Plata. 933 p.
- Campos, A. y E. Suarez. 1994. Copépodos pelágicos del Golfo de México y Mar Caribe. I. Biología y sistemática. Centro de Investigaciones de Quintam Roo. México. 353 p.
- Castel, J. and J. Veiga. 1990. Distribution and retention of the copepod *Eurytemora affinis hirudoides* in a turbid estuary. *Mar. Biol.* 107: 119-128.

- Chisholm, L. and J.C. Roff. 1990. Abundances, growth rates, and production of tropical neritic copepods off Kingston, Jamaica. *Mar. Biol.* 106: 79-89.
- Comisión Permanente del Pacífico Sur (C.P.P.S.). 1997. Boletín de Alerta Climático. N° 81, 9p.
- Córdoba, M. R. 1993. Productividad Primaria en la columna de agua. Golfo de Nicoya, Costa Rica. Tesis Maestría. Sistema de Estudios de Posgrado. Universidad de Costa Rica. 73p.
- Costello, J.; J. Strickler; C. Marrasé; G. Trager; R. Zeller and A. Freise. 1990. Grazing in a turbulent environment: behavior a response of a calanoid copepod, *Centropages hamatus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 87: 1648-1652.
- Cowles, T.; R. Olson and S. Chisholm. 1988. Food selection by copepods: discrimination on the basis of food quality. *Mar. Biol.* 100: 41-49.
- Cronin, T. and R. Forward. 1979. The vertical migration: an endogenous rhythm in estuarine crab larvae. *Science* 205 (7): 1020-1021.
- Cronin, T. 1982. Estuarine retention of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Estuar. Coast. and Shelf Sci.* 15 : 207-220.
- Cullen, J.; M. Lewis; D. Curtis and R. Barber. 1992. Photosynthetic characteristics and estimated growth rates indicate grazing is the proximate control of primary production in the Equatorial Pacific. *Jour. Geoph. Res.* 97(C1) : 639-654.
- Cushing, D. H. 1975. *Marine Ecology and Fisheries*. Cambridge Press, U.K. 278p.
- Dagg, M. 1995. Copepod grazing and the fate of phytoplankton in the northern Gulf of Mexico. *Cont. Shelf. Res.* 15(11): 1303-1317.
- D'Croz, L. y B. Kwiecinski. 1980. Contribución de los manglares a las pesquerías de la Bahía de Panamá. *Rev. Biol. Trop.* 28 (1): 13-29.
- De Mott, W. R. 1988a. Discrimination between algae and detritus by freshwater and marine zooplankton. *Bull. Mar. Sci.* 43(3): 486-499.

- De Mott, W.R. 1988b. Discrimination between algae and artificial particles by freshwater and marine copepods. *Limnol.-Oceanogr.* 33(3): 397-408.
- De Mott, W.R. and M.W. Desiree. 1991. Remote detection of algae by copepods: responses to algal size, eddors and motility. *Jour. Plank. Res.* 13(6): 1203-1222.
- DeVries, M.; C. Epifanio and A. Dittel. 1983. Reproduction periodicity of the tropical crab *Callinectes arcuatus ordway* in Central America. *Estuar. Coast. and Shelf Sci.* 17: 709-716.
- Dittel, A. and C. Epifanio. 1990. Seasonal and tidal abundance of crab larvae in a tropical mangrove system, Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 65: 25-34.
- Dittel, A.; C. Epifanio C. and O. Lizano. 1991. Flux of crab larvae in Mangrove creek in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Estuar. Coast. and Shelf Sci.* 32 : 1259-140.
- Dowing, J. and Rigler, F.H. 1984. A manual on methods for assessment of secondary productivity in fresh waters. Blackwell Sci. Pub.Oxford. pp. 229-263.
- Downs, J. and C. Lorenzen. 1985. Carbon: pheopigment ratios of zooplankton fecal pellets as an index of herbivorous feeding. *Limnol.-Oceanogr.* 30(5): 1024-1036.
- Duarte, C. and J. Cebrián. 1996. The fate of marine autotrophic production. *Limnol.-Oceanogr.* 41(8) :1758-1766.
- Durbin, A.; E. Durbin and E. Wlodarczyk. 1990. Diel feeding behavior in the marine copepod *Acartia tonsa* in relation to food availability. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 68: 23-45.
- Epifanio, C.E. and A. Dittel. 1982. Comparison of dispersal of crab larvae in Delaware Bay (USA), and the Gulf of Nicoya, Central America. pp 447-487. In: Kennedy (Ed.). *Estuarine Comparisons*. Academic Press. N.Y.

- Epifanio, C. and A. Dittel. 1984. Seasonal abundance of Brachyuran crab larvae in a tropical estuary: Gulf of Nicoya, Costa Rica, Central America. *Estuaries* 7 (4B): 501-505.
- Eppley, R.; E. Renger; E. Venrick and M. Mullin. 1973. A study of plankton dynamics and nutrient cycling in the central gyre of the North Pacific ocean. *Limnol.-Oceanogr.* 18(4): 535-551.
- Eppley, R.; J. Rogers and J. J. MacCarthy. 1969. Half saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnol.-Oceanogr.* 14: 912 - 920.
- Fenchel, T. 1988. Marine plankton food chains. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19 : 19-38.
- Fransz, H.G. and W.W. Gieskes. 1984. The unbalance of phytoplankton and copepods in the North Sea. *Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* 183: 218-225.
- Frost, B.W. 1972. Effects on size and concentrations of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnol.-Oceanogr.* 17: 805-815
- Frost, B.W. 1974. Feeding processes at lower trophic levels in pelagic communities. pp. 59-77. In: *The biology of the Oceanic Pacific*. Miller (Ed.). Corvallis. Oregon State University Press.
- Frost, B.W. 1977. Feeding behavior of *Calanus pacificus* in mixtures of food particles. *Limnol.-Oceanogr.* 22: 125-141.
- Frost, B. W. 1980. Grazing. pp. 405-492. In: *The physiological ecology of phytoplankton*. Morris (Ed.). University of California. L.A.
- Geider, R.; T. Platt and J. Raven. 1988. Review. Size dependence of growth and photosynthesis in diatoms: a synthesis. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 30: 93-104.
- Gutiérrez, E. 1995. *Métodos estadísticos (para las ciencias biológicas)*. EUNA. Heredia. 175 p.
- Hirche, H. J.; U. Meyer and B. Niehoff. 1997. Egg production of *Calanus finmarchicus*: effect of temperature, food and season. *Mar. Biol.* 127: 609-620.

- Hirota, R.; J. Asada; S. Tijima, Y; Hirano and M. Fujiki. 1983a. Mercury contents of copepods collected in three inland sea regions along the coast of Western Japan. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 49(8): 1245-1247.
- Hirota, R.; J. Asada; S. Tijima and M. Fujiki. 1983b. Accumulation of mercury by the marine copepod *Acartia clausi*. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 49(8): 1249-1251.
- Hopcroft, R.; J.C. Roff and D. Lombard. 1998. Production of tropical copepods in Kingston Harbour, Jamaica: the importance of small species. *Mar. Biol.* 130: 593-604.
- Hossfeld, B. 1996. Distribution and biomass of arrow worms (Chaetognata) in Golfo de Nicoya and Golfo Dulce, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44 (3): 157-172.
- Huntley, M. and C. Boyd. 1984. Food-limited growth of marine zooplankton. *Amer. Natu.* 124: 455- 478.
- Irigoien, X.; J. Castel and B. Sautour. 1993. *In situ* grazing activity of planktonic copepods in the Gironde estuary. *Cah. Biol. Mar.* 34: 225-237.
- Jesse, S. 1996. Demersal crustacean assemblages along the Pacific coast of Costa Rica: a quantitative and multivariate assessment based on the Victor Hensen Costa Rica Expedition (1993/1994). *Rev. Biol. Trop.* 44(3): 115-134.
- Jónasdóttir, S.H. 1994. Effects of food quality on the reproductive success of *Acartia tonsa* and *Acartia hudsonica*: laboratory observations. *Mar. Biol.* 121: 67-81.
- Kaartvedt, S. and H. Svendsen. 1995. Effect of freshwater discharge, intrusions of coastal water, and bathymetry on zooplankton distribution in a Norwegian fjord system. *Jour. Plankt. Res.* 17(3): 493-511.
- Ketchum, B. 1954. Relation between circulation and planktonic population in estuaries. *Ecology* 35(2): 191-200.
- Kimmerer, W. and A.D. MacKinnon. 1987. Growth, mortality, and secondary production of copepod *Acartia tranteri* in Westport Bay, Australia. *Limnol.-Oceanogr.* 32(1): 14-28.

- Kimmerer, W. 1991. Predatory influences on copepod distributions in coastal waters. Proc. Fourth. Conf. Copepoda. Bull. Plank. Soc. Japan, Spec. 161-164.
- Kjørbe, T. 1993. Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. Adv. Mar. Biol. 29: 1-73.
- Kjørbe, T. and E. Saiz. 1995. Planktivorous feeding in calm and turbulent environments, with emphasis on copepods. Mar. Ecol. Progr. Ser. 122: 133-145.
- Kleppel, G. S. 1993. On the diets of calanoid copepods. Mar. Ecol. Progr. Ser. 99: 183-195.
- Kremer, P. and J. Kremer. 1988. Energetic and behavioral implications of pulsed food availability for zooplankton. Bull. Mar. Sci. 43(3): 797-809.
- Landry, M. 1975. The relationship between temperature and the development of life stages of the marine copepod *Acartia clausi* Giesbr. Limnol.-Oceanog. 20: 854-857.
- Lara-Lara, J. and M. Matus-Herrera. 1997. Daily zooplankton grazing rates off the coast of Baja California. Ciencias Marinas 23(1): 71-81.
- Lee, W. and B. McAlice. 1979. Sampling variability of marine zooplankton in a tidal estuary. Est. Coast. Mar. Sci. 8: 565-582.
- Levinton, J. 1995. Marine Biology. Oxford University Press. New York. 420p.
- Longhurst, A. 1985. The structure and evolution of plankton communities. Progr. Oceanogr. 15: 1-35.
- Lorenzen, C. and N. Weleschmeyer. 1983. The *in situ* sinking rates of herbivore fecal pellets. Jour. Plank. Res. 5: 929-933
- MacKenzie, B. and W. Leggett. 1993. Wind-based models for estimating the dissipation rates of turbulent energy in aquatic environments: empirical comparisons. Mar. Ecol. Progr. Ser. 94: 207-216.

- Malone, T. 1980. Algal size. pp. 433-463. In: The physiological ecology of phytoplankton. Morris (Ed.). University of California. L.A.
- Marazzo, A. and C. S. Nogueira. 1996. Composition, spatial and temporal variations of Chaetognata in Guanabara Bay, Brazil. Jour. Plankt. Res. 18(12): 2367-2377.
- Marshall, S. 1973. Respiration and feeding in copepods. Adv. Mar. Biol. 11: 57-120.
- Maurer, D.; C. Epifanio; K. Price; J. Vargas; M. Murillo; K. Dean; S. Howe and R. Monahan. 1980. Megabenthic invertebrate survey. pp 145-306. In: Maurer, D.; C. Epifanio & K. Price (Eds.). Ecological assessment of finfish and megabenthic invertebrate as indicators of natural and impacted habitats in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Progress Report of th 1979 Internat. Sea Grant Report. Univ. of Delaware, Newark.
- McCarthy, C. 1980. Nitrogen. pp. 191-258. In : The physiological ecology of phytoplankton. Morris I. (Ed.). Univ. California. L.A.
- Miller, C.; J. Johnson and D. Heinle. 1977. Growth rules in the marine copepod genus *Acartia*. Limnol.-Oceanogr. 22(2): 327-335.
- Morales, A. y J.A. Vargas 1995. Especies comunes de copépodos (Crustácea: Copépoda) pelágicos del Golfo de Nicoya, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 43(1): 207- 218.
- Morales, A. 1996. Checklist of copepods from Gulf of Nicoya, Coronado Bay and Golfo Dulce, Pacific coast of Costa Rica, with comments on their distribution. Rev. Biol. Trop. 44(3): 103-113.
- Morgan, C.A.; J.R. Cordell and C.A. Simenstad. 1997. Sink or swim? Copepod population maintenance in the Columbia river estuarine turbidity-maxima region. Mar. Biol. 129: 309-317.
- Mullin, M. and F. Fuglister. 1974. Ingestion by planktonic grazers as function of concentration of food. Limnol.-Oceanogr. 20(2): 259-262.

- Murillo, M. 1990. La circulación de las mareas en el Golfo de Nicoya. Tec. En Marcha 10(4): 51-76.
- Newell, G. and R. Newell. 1975. Marine Plankton. A practical guide. Hutchinson (Ed.). London. 221 p.
- Odate, T. 1994. Zooplankton biomass and its long-term variation in the western North Pacific Ocean, Tohoku sea area. Japan. Bull. Tohoku Reg. Fish. Res. Lab. 56: 115-173.
- Omori, M. 1978. Some factors affecting on dry weight, organic weight and concentrations of carbon and nitrogen in freshly prepared and in preserved zooplankton. Int. Rev. Hydrobiol. 68(2): 261-269.
- Omori, M. and T. Ikeda. 1984. Methods in marine zooplankton ecology. Wiley & Sons (Eds.). 332p.
- Paffenhöfer, G. 1988. Feeding rates and behavior of zooplankton. Bull. Mar. Sci. 43(3): 430-445.
- Paffenhöfer, G. and D. Stearns. 1988. Why is *Acartia tonsa* (Copepoda: Calanoida) restricted to nearshore environments? Mar. Ecol. Progr. Ser. 42 : 33-38.
- Paffenhöfer, G.; M. Bundy; K. Lewis and C. Metz. 1995. Rates of ingestion and their variability between individual calanoid copepods: direct observations. Jour. Plankt. Res. 17(7): 1573-1585.
- Palomares-Garcia, R. and J. Gómez-Gutierrez. 1996. Copepod community structure at Bahía Magdalena, Mexico during El Niño 1983-1984. Estuar. Coast. and Shelf Sci. 43: 583-595.
- Perisinotto, R. 1992. Mesozooplankton size-selectivity and grazing impact on the phytoplankton community of the Prince Edward Archipelago (Southern Ocean). Mar. Ecol. Progr. Ser. 79: 243-258.
- Peters, R. and J. Downing. 1984. Empirical analysis of zooplankton filtering and feeding rates. Limnol.-Oceanogr. 24(4): 763-784.

- Peterson, C.L. 1958. The physical oceanography of the Gulf of Nicoya, Costa Rica, a tropical estuary. *Bull Inter.- Ame. Trop. Tuna Comm.* 3: 139-216.
- Ramírez, A.; M.I. Lopez and W.A. Szelistowski. 1990. Composition and abundance of ichthyoplankton in a Gulf of Nicoya mangrove estuary. *Com. Rev. Biol. Trop.* 38(2B): 463- 466.
- Ramírez, A.; W.A. Szelistowski and M.I. Lopez. 1989. Spawning pattern and larval recruitment in Gulf of Nicoya anchovies (Pisces: Engraulidae). *Rev. Biol. Trop.* 37(1): 55- 62.
- Raymont, J. 1983. Plankton and productivity in the oceans. Vol. 2. Zooplankton. Pergamon Press. Oxford. 824 p.
- Roman, M.R.; C.S. Yenstch; A.L. Gauzen and D.A. Phinney. 1986. Grazer control of the fine - scale distributions of phytoplankton in warm-core Gulf Stream rings. *Jour. Mar. Res.* 44: 795-813.
- Sautour, B.; F. Artigas; A. Herbland and A. Laborde. 1996. Zooplankton grazing impact in the plume of dilution of the Gironde estuary (France) prior to the spring bloom. *Jour. Plankt. Res.* 18(6): 835-853.
- Sell, D. and M. Evans. 1982. A statistical analysis of subsampling and an evaluation of the Folsom plankton splitter. *Hidrobiol.* 94: 223-230.
- Sheldom, R. and W. Sutcliffe. 1978. Generation times of 3 h for Sargasso Sea microplankton determined by ATP analysis. *Limnol.- Oceanogr.* 19: 1051-1055.
- Shuman, F. and J. Lorenzen. 1975. Quantitative degradation of chlorophyll by a marine herbivore. *Limnol.-Oceanogr.* 20: 580-586.
- Siegel, S. 1975. Estadística no paramétrica (aplicada a las ciencias de la conducta). Trillas (Ed.). México. 346 p.
- Smayda, T. 1980. Phytoplankton species succession. pp. 493-571. In: *The physiological ecology of phytoplankton.* Morris (Ed.). University of California. L.A.

- Smith, D. 1977. A guide to marine coastal plankton and marine invertebrate larvae. First Ed. Kendall & Hunt. U.S.A. 140 p.
- Sterner, R.; J. Elser and D. Hessen. 1992. Stoichiometric relationship among producers, consumers and nutrient cycling in pelagic ecosystems. *Biogeochem.* 17: 49-67.
- Strickland, J.D. and T. R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. Fish. Res. Board. Canada. Second Ed. 310p.
- Strom, S. and N. Welschmeyer. 1991. Pigment-specific rates of phytoplankton growth and microzooplankton grazing in the open subarctic Pacific ocean. *Limnol.-Oceanogr.* 36(1): 50-63.
- Stubblefield, C.L.; C.M. Lascara and M. Vecchione. 1984. Vertical distribution of zooplankton in a shallow turbid estuary. *Contr. in Mar. Sci.* 27: 93-104.
- Suarez, E. y R. Gasca. 1989. Copépodos calonoides epipelágicos del Domo de Costa Rica. (Junio-Agosto, 1982). *Ciencias Marinas* 15: 89-102.
- Todd, C. and M. Laverack. 1991. Coastal marine zooplankton. A practical manual for students. Cambridge. 106 p.
- Turner, J. 1984. The Feeding ecology of some zooplankters that are important prey items of larval fish. NOAA Technical Report NMFS 7. U.S. Dep. Commerce. 28 p.
- Turner, J.T. and P.A. Tester. 1989. Zooplankton feeding ecology: nonselective grazing by the copepods *Acartia tonsa* Dana, *Centropages velificatus* De Olivera, and *Eucalanus pilatus* Giesbrecht in the plume of the Mississippi River. *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 126: 21-43.
- Turner, J. and J.C. Roff. 1993. Trophic levels and the trophospecies in marine plankton: lessons from the microbial food webs. *Mar. Micr. Food Webs* 37(2): 225-248.
- Van Guelpen, L.; F.D. Markle and J. Duggan. 1982. An evaluation of accuracy, precision, and speed of several zooplankton subsampling techniques. *Jour. Cons. Int. Explor. Mer.* 40: 227-236.

- Vargas, J. 1987. The benthic community of an intertidal mud flat in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Description of the community. *Rev. Biol. Trop.* 35(2): 299-316.
- Vargas, J. 1988. Community structure of macrobenthos and the results of macropredator exclusion on a tropical mud flat. *Rev. Biol. Trop.* 35: 541-544.
- Vidal, J. 1980. Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus sp.* *Mar. Biol.* 56: 111-134.
- Viquez, R. 1983. Occurrence and distribution of planktonic diatoms in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Univ. of Rhode Island. Master Thesis. 89 p.
- Voorhis, A.D.; C. Epifanio; E. Maurer; A. Dittel and J. Vargas. 1983. The estuarine character of the Gulf of Nicoya, an embayment on the Pacific Coast of Central America. *Hydrobiol.* 99: 225-237.
- Wangelin, M. and M. Wolff. 1996. Comparative biomass spectra and species composition of the zooplankton communities in Golfo Dulce and Golfo de Nicoya, Pacific coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 3(44): 135-156.
- Walter, T. 1986. New and poorly know Indo-Pacific species of *Pseudiaptomus* (Copepoda: Calanoida), with a key to the species groups. *Jour. Plank. Res.* 8(1): 129-168.
- Walter, T. 1989. Review of the new world species *Pseudiaptomus* (Copepoda: Calanoida), with a key to the species. *Bull. Mar. Sci.* 45(3): 590-628.
- Wehrtmann, I. 1990. Distribution and reproduction of *Ambidexter panamense* and *Palaemonetes schmitti* (Crustacea, Decapoda) in Pacific Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 28(2A): 327-329.
- Wehrtmann, I. and A. I. Dittel. 1990. Utilization of floating mangrove leaves as a transport mechanism of estuarine organisms, with emphasis on decapod crustacea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 60: 67- 73.

- Welschmeyer N. A and C.J. Lorenzen. 1985. Chlorophyll budgets, zooplankton grazing and phytoplankton growth in a temperate fjord and the Central Pacific gyres. *Limnol.-Oceanogr.* 30(1): 1:21.
- White, J.R. and M. Roman. 1992. Seasonal study by metazoan zooplankton in the mesohaline Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 86: 251- 261.
- Wife, G. and Ch. Leslie. 1996. Short-term temporal variation in coastal zooplankton communities: the relative importance of physical and biological mechanisms. *Jour. Plankt. Res.* 18(8): 1485-1501.
- Wilkinson, L. 1987. SYSTAT. The system for statistic. Evanston, Ill: SYSTAT.
- Wooldridge, T. and T. Erasmus. 1980. Utilization of tidal currents by estuarine zooplankton. *Estuar. and Coast. Mar. Sci.* II: 107-114.
- Yentsch, C.S. 1967. The measurement of chloroplastic pigments-thirty years of progress?, pp. 225-270. In *Chemical environment in the aquatic habitat*. Golterman & Clymo (Eds.). North-Holland.
- Zaballa, J.D. and R. Gaudy. 1996. Seasonal variations in the zooplankton and in the population structure of *Acartia tonsa* in a very eutrophic area: La Habana Bay (Cuba). *Jour. Plankt. Res.* 18(7): 1123-1135.
- Zar, J. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Inc. N.J. 800 p.

CONSIDERACIONES FINALES

La determinación del tipo de control ejercido en las poblaciones pláncicas, es esencial para comprender los flujos oceánicos de materia orgánica (Dufour & Torretón, 1996). Los ecosistemas donde existe una importante exportación de la producción primaria hacia niveles tróficos superiores, presentan una tendencia de ser controlados por fuerzas abajo : arriba, mientras que en sistemas donde la regeneración de nutrimentos o la herbivoría es elevada, el control es dominado por factores arriba : abajo (Lenz, 1992 ; Duarte & Cebrián, 1996).

En ambientes con elevada turbulencia y nutrimentos, las diatomeas son el grupo dominante en los productores primarios (Turner & Roff, 1993 ; Margalef, 1997) y los copépodos son los consumidores preferenciales (Cushing, 1989 *in* Duarte & Cebrián, 1996); en contraste, en ambientes con baja turbulencia el fitoplancton es dominado por organismos nanopláncicos (Margalef, 1978 ; Turner & Roff, 1993 ; Margaleff, 1997), cuya producción es principalmente transferida hacia las redes microbianas (Legendre & Ressler, 1995 *in* Duarte & Cebrián, 1996). En estos sistemas, es de esperar respectivamente la dominancia de una red clásica y una microbiana (Lenz, 1992).

Las interacciones entre los factores abajo : arriba - arriba : abajo y las redes clásicas y microbianas, son complejas de determinar en investigaciones de campo, debido a la variabilidad ambiental y a la dinámica de las comunidades pláncicas (Raymont, 1983; Menge, 1992; Estrada & Bardalet, 1997). Sin embargo, existen estudios que plantean probables inter-relaciones entre ambos factores y las redes tróficas (Menge, 1992).

Fuerzas abajo : arriba

El modelo del control abajo : arriba predice que los efectos abajo : arriba son mayores en los niveles tróficos inferiores, decrece hacia niveles tróficos superiores y la biomasa disponible es determinada por los nutrimentos (McQueen *et al.*, 1989).

En el presente trabajo, se observaron durante las épocas seca y lluviosa, un ingreso de nutrimentos al sistema (Cuadro 1.6) y similares coeficientes N : Si : P

(Cuadro 1.5). Estos resultados obtenidos en las mencionadas épocas, sugieren la ausencia de un nutrimento limitante para el crecimiento fitopláctico.

En la fracción del fitoplancton de red, *Skeletonema costatum* fue el taxón dominante en ambas épocas (Cuadro 1.11). Su dominancia probablemente es debida a una elevada turbulencia y a un enriquecimiento del sistema. Esta especie presenta elevadas tasas de crecimiento y una mayor capacidad competitiva en sistemas con elevada turbulencia (Cuadro 1.2) y altas concentraciones de nutrimentos (Cuadro 1.2, 1.3 y Fig. 1.4) (Eppley *et al.*, 1969; Smayda, 1980; Margalef, 1997).

Por otra parte, la biomasa nanofitopláctica en estas épocas estuvo relacionada con el ingreso y disponibilidad de amonio en la zona de Punta Morales (Cuadro 1.4 y 1.6)

Según Lenz (1992), la coexistencia de ambas fracciones fitoplácticas, es posible debido a que no existe una limitación de los recursos (nutrimentos y luz). En el presente trabajo esta situación se observó durante las épocas seca y lluviosa (Fig. 1.6). Sin embargo, se observó una mayor biomasa del fitoplancton de red durante la época lluviosa (Fig. 1.6). Las células grandes presentan una mayor capacidad competitiva sobre las pequeñas en ambientes donde existe un ingreso de nutrimentos por escorrentía o por afloramiento; bajo estas condiciones se desarrolla una red clásica (Turner & Roff, 1993).

Durante las épocas seca y lluviosa, la tasa de herbivoría fue menor a la tasa de crecimiento fitopláctico (Fig. 2.3) y sugiere que la presión de herbivoría no controló la biomasa de la comunidad fitopláctica. Según Frost (1980), cuando la tasa de herbivoría es menor a la tasa de crecimiento fitopláctico, las propiedades ambientales (disponibilidad de la luz y concentración de nutrimentos), afectan la tasa de división celular.

Los quetognatos durante la época seca presentaron su mayor abundancia (Figura 2.1) y una posible predación sobre la comunidad herbívora (Cap. II). De ser así, durante dicha época se establecería una red clásica con la transferencia de materia orgánica hacia niveles tróficos superiores (Raymont, 1983).

Los resultados obtenidos, sugieren que durante las épocas seca y lluviosa, la comunidad fitoplanctica fue regulada principalmente por factores abajo : arriba (nutrimentos y luz) con la predominancia de una red clásica.

Fuerzas arriba : abajo

Los modelos arriba : abajo predicen que cuando los piscívoros son abundantes, los peces pequeños zooplanctívoros son escasos, la biomasa del zooplancton herbívoro es elevada, dominado por especies grandes y la biomasa de los productores primarios es relativamente baja. Además, cuando la composición de especies del fitoplancton es afectada por los niveles tróficos superiores, la respuesta de las asociaciones es menos predecible que la de sus biomásas (Vanni & Layne, 1997). En sistemas oligotróficos, las cascadas arriba : abajo pueden extenderse hacia los productores primarios y el zooplancton puede controlar efectivamente el fitoplancton (McQueen *et al.*, 1989).

Durante la época de transición, se observaron bajas concentraciones de los nutrimentos (Cuadro 1.3) y de la biomasa del fitoplancton de red (Fig. 1.6 y Cuadro 1.8). Las menores abundancias del ictioplancton (Fig. 2.1) y bajas biomásas de herbívoros (Fig. 2.2), dominado por especies grandes (Cuadro 2.3).

Los bajos valores de biomasa de herbívoros, no coinciden con los modelos arriba : abajo (McQueen *et al.*, 1989); sin embargo, en el presente estudio, únicamente se consideraron a los copépodos como organismos herbívoros. Diversos estudios indican que los nauplios de copépodos, larvas de crustáceos, poliquetos o copépodos ciclopoideos, son organismos herbívoros (Smayda, 1980 y referencias; Turner, 1984; Paaffenhöfer, 1971 *in* White & Roman, 1992). De acuerdo con lo señalado y con la Fig. 2.1, durante las épocas seca y lluviosa, los herbívoros aportan respectivamente un 68% y 80% a la biomasa zooplánctica; mientras que en la época de transición, se observa un mayor aporte (85%) que coincide con las elevadas biomásas de herbívoros sugeridas en los modelos de McQueen *et al.* (1989).

Durante esta época, se encontró que las biomásas del fitoplancton de red fueron controladas por la presión de herbivoría con una respuesta menos predecible en la composición de especies, debido a una elevado número de taxa (Cuadro 1.11).

Las biomásas de la comunidad nanofitopláncica presentaron sus valores máximos (Fig 1.5, 1.6 y Cuadro 1.8) y existe un posible aporte de organismos del picoplancton a la biomasa nanofitopláncica (Cap. I). Durante la época de transición, la concentración de nitritos fue el factor que explicó la variabilidad en la biomasa de esta fracción fitopláncica. Estudios sugieren que ciertas bacterias y organismos fitopláncicos son capaces de oxidar el amonio o reducir el nitrato a nitrito (McCarthy, 1980). En experimentos controlados a diferentes concentraciones de nitratos, se observó que células de *Chaetoceros sp.* excretan nitrito (Vaccaro & Ryther, 1960 *in* Wada & Hattori 1971). En el presente estudio, se encontró que la especie nitrogenada dominante durante la época de transición fue el nitrato (Cuadro 1.5), aunque en menores concentraciones que las observadas durante la época lluviosa (Cuadro 1.3). Estos resultados sugieren que durante la época de transición, las células nanofitopláncicas utilizaron nitrito proveniente del medio o de la excreción de las células fitopláncicas.

Por otro lado, durante esta época, se sugiere la limitación de nitrógeno, donde las células del nano y picoplancton presentan menores constantes de saturación que las células del fitoplancton de red que les confiere una ventaja competitiva (Turner & Roff, 1993). Cuando el ingreso de nutrimentos decae, la red clásica declina y el sistema presenta una predominancia de la red microbiana (Sherr & Sherr 1988 *in* Turner & Roff, 1993).

Los resultados obtenidos, sugieren que durante la época de transición, la comunidad fitopláncica fue regulada principalmente por factores arriba : abajo con la predominancia de una cadena microbiana.

Interacciones abajo: arriba – arriba: abajo y su relación con las redes tróficas dominantes.

La especie *S. costatum* dominó durante las épocas seca y lluviosa debido a condiciones favorables del medio (elevados nutrimentos y turbulencia). Es probable que las largas cadenas de esta especie, fueron forrajeadas por los herbívoros (Cap. II) y permitió el acceso de pequeños organismos herbívoros a partículas de menor tamaño (Smayda, 1980). De existir una comunidad herbívora integrada por organismos con diferente tamaño y grupo taxonómico, es posible que la presión de herbivoría, esté

relacionada con la composición de la comunidad zoopláctica (White & Roman, 1992). Así, la composición de la comunidad zoopláctica, el tamaño y hábito alimenticio tendrá una influencia directa sobre el tipo de trama trófica dominante en el sistema (Lenz, 1992; Turner & Roff, 1993).

Por otro lado, cuando las células pequeñas son controladas por la herbivoría, esta no le permite al nanofitoplancton tomar ventaja de los recursos sobre las células del fitoplancton de red. Este efecto, se ha tomado en término general como una regla de co-ocurrencia entre las redes clásicas y microbianas (Lenz, 1992) y en el presente estudio es probable que se haya presentado durante las épocas seca y lluviosa (Fig. 1.6).

Las células nanofitoplácticas, son la base de las redes microbianas (Lenz, 1992). En la presente investigación y durante el período de estudio, la variación en la biomasa nanofitopláctica fue explicada por la temperatura y presentó una menor dispersión que la biomasa del fitoplancton de red.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos sugieren que en la zona de Punta Morales durante las épocas seca y lluviosa, la comunidad fitopláctica presentó un control abajo : arriba con la dominancia de una red clásica; mientras que durante la época de transición predominaron los factores arriba : abajo y la dominancia de una red microbiana. Sin embargo, es posible que durante el período de estudio exista una interrelación entre los factores abajo : arriba – arriba : abajo y entre las redes clásica y microbiana. La dominancia de una u otra cadena trófica en las diferentes épocas, estará de acuerdo con las condiciones, abióticas o bióticas, predominantes en la zona.

REFERENCIAS

- Duarte, C. and J. Cebrián. 1996. The fate of marine autotrophic production. *Limnol.-Oceanogr.* 41(8) : 1758-1766.
- Dufour, P.H. and J.P. Torreton. 1996. Bottom - up and top - down control of bacterioplankton from eutrophic to oligotrophic sites in the tropical northeastern Atlantic Ocean. *Deep Sea Res.* 43(8) : 1305-1320.
- Eppley, R.; J. Rogers and J.J. McCarthy. 1969. Half saturation constants for uptake and nutrient cycling in the central gyre of the North Pacific ocean. *Limnol.-Oceanogr.* 18(4): 538-551.
- Estrada, M. and E. Bardalet. 1997. Phytoplankton in a turbulent world. *Sci. Mar.* 61 (1) : 125-140.
- Frost, B.W. 1980. Grazing. pp. 405-492. In : *The Physiological ecology of phytoplankton.* Morris (Ed.). University of California. L.A.
- Lenz, J. 1992. Microbial loop, microbial food web and classical food chain : their significance in pelagic marine ecosystems. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 37 : 2658-278.
- Margalef, R. 1978. Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta* 1(4) : 493-509.
- Margalef, R. 1997. Turbulence and marine life. *Sci. Mar.* 69(1) : 109-123.
- McCarthy, C. 1980. Nitrogen. pp. 191-258. In : *The physiological ecology of phytoplankton.* Morris I. (Ed.). Univ. California. L.A.
- McQueen, D.; R. Johannes; J.R. Post; T. Stewart and D. Lean. 1989. Bottom - up and top - down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecolog. Monogr.* 59(3) : 289-309.
- Menge, B. 1992. Community regulation : under what conditions are bottom : up factors important on rocky shores? *Ecology* 73(3) : 755-765.

- Raymont, J. 1983. Plankton and productivity in the oceans. Vol. 2. Zooplankton. Pergamont Press. Oxford. 824 p.
- Smayda, T. 1980. Phytoplankton species succession. pp. 493-571. In : The physiological ecology of phytoplankton. Morris (Ed.). University of California. L.A.
- Turner, J. 1984. The feeding ecology of some zooplankters that are important prey items of larval fish. NOAA Technical Report NMFS 7. U.S. Dep. Commerce. 28p.
- Turner, J. and J.C.Roff. 1993. Trophic levels and the trophospecies in marine plankton: lessons from the microbial food webs. *Mar. Micr. Food Webs* 37(2): 225-248.
- Vanni, M. and C. Layne. 1997. Nutrient recycling and herbivory as mechanisms in the "top - down" effect of fish on algal in lakes. *Ecology* 78(1) : 21-40.
- White, J.R. and M. Roman. 1992. Seasonal study by metazoan zooplankton in the mesohaline Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 86: 251- 261.
- Wada, E. and Hattori, A. 1971. Nitrite metabolism in the euphotic layer of the Central North Pacific Ocean. *Limnol.-Oceanogr.* 16(2): 766-772.

APENDICE I

CONCLUSIONES FINALES

Los resultados del presente trabajo, evidenciaron que durante el período de estudio en la zona de Punta Morales, la biomasa y composición de la comunidad fitopláncica fue regulada por los nutrientes (Cap. I), por los niveles tróficos superiores (herbivoría) (Cap. II) y que existe una posible inter-relación entre las fuerzas abajo : arriba - arriba : abajo (Cap.III).

De acuerdo con los resultados obtenidos, se acepta la hipótesis planteada.

RECOMENDACIONES FINALES

Realizar investigaciones en varias estaciones de muestreo durante un intervalo de tiempo no menor a dos años, con un muestreo extensivo durante las épocas seca y lluviosa y uno intensivo (ciclos diarios), durante la época de transición.

Incluir paralelamente incubaciones *in situ* y colecta de datos en el campo de los factores abióticos y bióticos que regulan la composición y estructura por tamaño de la comunidades fitopláncicas.

Apendice II

Valores obtenidos de los parámetros abióticos y bióticos durante el período de estudio

EPOCA SECA

Fecha	Epoca	Marea	Hora	Nubo	Temperat.	Salinid.	Oxig. disuelto	D. Secchi	% Penetra.	Prof. muest.
01-Mar	Seca	Alta	07:30	7	28,00	30	7,20	2,50	10	3,50
01-Mar	Seca	Alta	07:30	7	28,00	22,5	7,20	2,50	50	1,00
01-Mar	Seca	Baja	12:30	1	29,00	22,5	6,70	2,00	10	2,80
01-Mar	Seca	Baja	12:30	1	29,00	20	6,70	2,00	50	0,80
02-Mar	Seca	Subiendo	07:30	7	28,00	30	6,00	2,10	10	2,90
02-Mar	Seca	Subiendo	07:30	7	28,00	20	6,00	2,10	50	0,80
02-Mar	Seca	Baja	13:30	1	29,00	30	6,60	2,00	10	2,80
02-Mar	Seca	Baja	13:30	1	29,00	20	6,60	2,00	50	0,80
19-Mar	Seca	Subiendo	08:15	1	29,50	27	6,80	2,00	10	2,80
19-Mar	Seca	Subiendo	08:15	1	29,50	20	6,80	2,00	50	0,80
19-Mar	Seca	Bajando	13:15	1	30,00	30	6,00	2,00	10	2,80
19-Mar	Seca	Bajando	13:15	1	30,00	20	6,00	2,00	50	0,80
19-Mar	Seca	Subiendo	11:15	1	30,00	25	5,70	3,00	10	4,20
19-Mar	Seca	Subiendo	11:15	1	30,00	30	5,70	3,00	50	1,20
19-Mar	Seca	Bajando	16:30	7	30,00	22,5	6,50	2,50	10	3,50
19-Mar	Seca	Bajando	16:30	7	30,00	22,5	6,50	2,50	50	1,00
06-Dic	Seca	Alta	07:30	1	30,50	35	5,80	1,50	10	2,00
06-Dic	Seca	Alta	07:30	1	30,50	35	5,80	1,50	50	0,50
06-Dic	Seca	Subiendo	17:30	1	30,00	35	5,90	1,00	10	2,00
06-Dic	Seca	Subiendo	17:30	1	30,00	35	5,90	1,00	50	0,50
07-Dic	Seca	Alta	07:30	1	30,00	35	6,00	2,00	10	3,00
07-Dic	Seca	Alta	07:30	1	30,00	35	6,00	2,00	50	1,00
07-Dic	Seca	Bajando	12:30	1	30,00	35	6,00	0,75	10	1,00
07-Dic	Seca	Bajando	12:30	1	30,00	35	6,00	0,75	50	0,30
07-Dic	Seca	Baja	16:00	1	30,00	35	5,90	0,75	10	1,00
07-Dic	Seca	Baja	16:00	1	30,00	35	5,90	0,75	50	0,30

Fecha	Epoca	Marea	Hora	% Penetra.	Fosfato	Silicatos	Nitratos	Nitritos	Amonio	N : P	Si : P
1-Mar	Seca	Alta	7:30	10	1.48	4.00	0.77	0.15		0.62	2.70
1-Mar	Seca	Alta	7:30	50	1.19	3.60		0.11		0.09	3.03
1-Mar	Seca	Baja	12:30	10	0.80	4.07		0.02		0.03	5.09
1-Mar	Seca	Baja	12:30	50	1.28	3.20	0.24	0.11		0.27	2.50
2-Mar	Seca	Subiendo	7:30	10	0.94	14.14		0.14		0.15	15.04
2-Mar	Seca	Subiendo	7:30	50	0.94	7.51		0.22		0.23	7.99
2-Mar	Seca	Baja	13:30	10	0.64	4.11				0.00	6.42
2-Mar	Seca	Baja	13:30	50	0.33	3.93				0.00	11.91
19-Mar	Seca	Subiendo	8:15	10	1.33	0.00		0.25		0.19	0.00
19-Mar	Seca	Subiendo	8:15	50	0.74	0.00		0.23		0.31	0.00
19-Mar	Seca	Bajando	13:15	10	0.18	7.96		0.30		1.67	44.22
19-Mar	Seca	Bajando	13:15	50	0.30	1.40		0.10		0.33	4.67
19-Mar	Seca	Subiendo	11:15	10	0.65	4.16				0.00	6.40
19-Mar	Seca	Subiendo	11:15	50	0.33	3.93				0.00	11.91
19-Mar	Seca	Bajando	16:30	10	0.79	4.94			3.67	4.65	6.25
19-Mar	Seca	Bajando	16:30	50	0.88	0.00			3.43	3.90	0.00
6-Dic	Seca	Alta	7:30	10	2.96	7.46	1.55	0.76	6.64	3.02	2.52
6-Dic	Seca	Alta	7:30	50	3.14	14.80	1.59	1.08	9.45	3.86	4.71
6-Dic	Seca	Subiendo	17:30	10	3.07	8.68	1.58	0.99	5.25	2.55	2.83
6-Dic	Seca	Subiendo	17:30	50	2.90	11.53	1.12	0.75	4.51	2.20	3.98
7-Dic	Seca	Alta	7:30	10	2.87	9.25	1.77	0.81	4.08	2.32	3.22
7-Dic	Seca	Alta	7:30	50	2.90	11.53	1.48	0.83	4.10	2.21	3.98
7-Dic	Seca	Bajando	12:30	10	3.40	12.04	3.11	1.40	4.26	2.58	3.54
7-Dic	Seca	Bajando	12:30	50	3.20	12.00	0.72	0.35	4.78	1.83	3.75
7-Dic	Seca	Baja	16:00	10	3.23	11.73	1.53	0.59	5.87	2.47	3.63
7-Dic	Seca	Baja	16:00	50	2.68	9.29	1.36	0.61	4.66	2.47	3.47

Fecha	Epoca	Marea	Hora	%	Clo-a Penetra.	Clo-a Tot.	Clo-a Red	Clo-a Nano	Feop. Tot.	Ab. Total	Ab. Nano	Ab. Red
1-Mar	Seca	Alta	7:30	10	4.43	2.75	1.68	0.70	861.00	791.25	69.75	
1-Mar	Seca	Alta	7:30	50	3.58	1.44	2.13	0.90	1506.83	1500.82	6.10	
1-Mar	Seca	Baja	12:30	10	4.92	3.37	1.55	0.20	440.72	414.32	26.40	
1-Mar	Seca	Baja	12:30	50	5.90	3.73	2.16	0.00	418.76	346.41	75.36	
2-Mar	Seca	Subiendo	7:30	10	4.83	2.99	1.84	0.40				
2-Mar	Seca	Subiendo	7:30	50	6.25	4.53	1.73	0.30				
2-Mar	Seca	Baja	13:30	10	5.97	3.08	2.90	0.40	1454.89	1444.26	10.63	
2-Mar	Seca	Baja	13:30	50	8.05	5.45	2.60	0.60	816.93	808.53	8.40	
19-Mar	Seca	Subiendo	8:15	10	5.21	3.08	2.13	2.00	579.36	571.30	8.06	
19-Mar	Seca	Subiendo	8:15	50	3.17	2.11	1.06	0.36	1064.94	1048.65	16.29	
19-Mar	Seca	Bajando	13:15	10	6.69	4.48	2.21	0.00	1212.44	1200.27	12.17	
19-Mar	Seca	Bajando	13:15	50	4.79	2.30	2.49	0.00	737.77	732.76	20.06	
19-Mar	Seca	Subiendo	11:15	10	5.19	3.36	1.83	2.00				
19-Mar	Seca	Subiendo	11:15	50	4.25	2.54	1.70	1.00				
19-Mar	Seca	Bajando	16:30	10	5.82	3.75	2.08	0.70				
19-Mar	Seca	Bajando	16:30	50	2.16	0.76	1.40	0.64				
6-Dic	Seca	Alta	7:30	10	3.90	1.23	2.67	0.00	292.94	229.34	63.60	
6-Dic	Seca	Alta	7:30	50	4.30	3.06	1.23	0.00				
6-Dic	Seca	Subiendo	17:30	10	2.39	-0.14	2.53	0.00				
6-Dic	Seca	Subiendo	17:30	50	2.16	0.66	1.50	1.38				
7-Dic	Seca	Alta	7:30	10	4.38	1.72	2.67	0.00				
7-Dic	Seca	Alta	7:30	50	4.41	0.09	4.32	1.92				
7-Dic	Seca	Bajando	12:30	10	7.83	4.44	3.39	0.60	1023.65	970.55	53.10	
7-Dic	Seca	Bajando	12:30	50	7.80	4.27	3.53	0.38	666.92	622.84	47.85	
7-Dic	Seca	Baja	16:00	10	7.41	2.67	4.74	1.10	375.60	291.00	84.60	
7-Dic	Seca	Baja	16:00	50	8.03	3.01	5.02	2.40	565.52	477.32	88.20	

		Fitop. Red	Nanofitop.
DIATOMEAS			
Céntricas:			
S.O.Coscinodiscineae		88,89	599,41
F.Thalassiosiraceae	<i>Lauderia</i>	0,00	24,08
	<i>Skeletonema costatum</i>	231,10	735,51
	<i>Thalassiosira</i>	0,93	87,14
F.Melosiraceae	<i>Stephanophyxis</i>	4,75	8,53
F.Leptocylindraceae	<i>Leptocylindrus</i>	10,52	619,35
	<i>Corethron</i>	0,00	20,59
F.Coscinodiscaceae	<i>Coscinodiscus</i>	0,00	20,07
F.Hemidicaceae	<i>Actynocyclus</i>	0,17	20,09
F.Asterolampraceae	<i>Asterolamphallus</i>	0,00	0,00
S.O. Rhizosoleniineae	<i>Rhizosolenia</i>	6,19	52,43
F.Rhizosoleniaceae	<i>Guinardi</i>	6,08	140,76
	<i>Proboscia alata</i>	0,00	0,00
S.O.Biddulphiineae	<i>Climocodium</i>	0,00	0,00
F.Hemiaulaceae	<i>Eucampia</i>	0,30	83,31
	<i>Hemiaulus</i>	0,51	50,19
	<i>Heliotheca</i>	0,54	7,53
F.Chaetoceroceae	<i>Bacteriastrum</i>	0,00	2,01
	<i>Chaetoceros</i>	86,55	2419,14
F.Lithodesmiaceae	<i>Ditylum</i>	4,24	60,76
	<i>Lythodesmiun</i>	0,00	78,37
	<i>Biddulphia</i>	30,06	247,32
Pennadas: O.Bacillariales	<i>Asterionnellopsis</i>	0,40	24,08
F.Fragilariaceae	<i>Fragilaria</i>	0,00	0,00
F.Thalassionemataceae	<i>Thalassionema</i>	7,88	362,03
	<i>Thalassiothrix</i>	0,00	50,69
F.Naviculaceae	<i>Navícula</i>	2,15	979,17
	<i>Haslea</i>	2,19	160,18
	<i>Pleurosigma</i>	5,24	1845,85
F.Bacillariaceae	<i>Cylindrotheca closterium</i>	1,20	42,16
	<i>Nitzschia</i>	4,63	241,43
	<i>Pseudo nitzschia</i>	3,00	29,12
DINOFLAGELADOS			
	<i>Ceratium</i>	5,21	14,57
	<i>Dinophysis</i>	0,17	3,01
	<i>Gymnodinium</i>	0,00	34,15
	<i>Peridinium</i>	0,29	3,51
	<i>Protoperidinium</i>	0,00	0,00
	<i>Prorocentrum</i>	0,00	48,22
CIANOBACTERIAS			
	<i>Anabaena</i>	0,00	181,71
	<i>Johanebaptista</i>	2,23	100,91
	<i>Mycrocystis</i>	0,00	7,53
EUGLENOFITAS		0,00	39,16
FLAGELADOS MENORES		0,00	1749,03

GRUPO	ind m ⁻³
COPEPODOS	2192,28
LAR.CRUSTAC.	2052,29
QUETOGNATOS	1982,95
ICTIOPLANCTON	226,62
MOLUSCOS	36,99
POLIQUETOS	35,47
CLADOCEROS	2,97
LAR.BRAQUIOP.	31,06
OSTRACODOS	31,53
APENDICULAR.	16,48
LAR.EQUINOD.	1,70
FORAMINIFERO	9,21
CNIDARIOS	16,53

Fecha	Epoca	Marea	Hora	%	Tasa Penetra.	Tasa herbív. crecim.	Pres. herbív.	Biom. zoop.tot.	Biom. herbív.	Vol. filt.
1-Mar	Seca	Alta	7:30	10				38.21	25.98	29.7
1-Mar	Seca	Alta	7:30	50	0.82	1.37	60.08			
1-Mar	Seca	Baja	12:30	10				30.115	20.48	29.7
1-Mar	Seca	Baja	12:30	50						
2-Mar	Seca	Subiendo	7:30	10	0.03	0.27	11.72	64.862		29.7
2-Mar	Seca	Subiendo	7:30	50						
2-Mar	Seca	Baja	13:30	10				54.95	37.36	29.7
2-Mar	Seca	Baja	13:30	50						
19-Mar	Seca	Subiendo	8:15	10	0.34	0.66	52.31	65.353		21.2
19-Mar	Seca	Subiendo	8:15	50						
19-Mar	Seca	Bajando	13:15	10				36.53		23
19-Mar	Seca	Bajando	13:15	50						
19-Mar	Seca	Subiendo	11:15	10	0.06	0.23	26.51	53.553		22.29
19-Mar	Seca	Subiendo	11:15	50						
19-Mar	Seca	Bajando	16:30	10						
19-Mar	Seca	Bajando	16:30	50						
6-Dic	Seca	Alta	7:30	10	0.17	0.50	33.19	26.78		19
6-Dic	Seca	Alta	7:30	50						
6-Dic	Seca	Subiendo	17:30	10				29.78		24.6
6-Dic	Seca	Subiendo	17:30	50						
7-Dic	Seca	Alta	7:30	10	0.09	0.22	40.04	50	34	16
7-Dic	Seca	Alta	7:30	50						
7-Dic	Seca	Bajando	12:30	10				43.34		11
7-Dic	Seca	Bajando	12:30	50	0.04	0.18	22.48			
7-Dic	Seca	Baja	16:00	10				48.42	32.92	7.6
7-Dic	Seca	Baja	16:00	50						

EPOCA DE TRANSICION

Fecha	Epoca	Marea	Hora	Nubo	Temperat.	Salinid.	Oxig. disuelto	D. Secchi	% Penetra.	Prof. muestr.
30-Abr	Transición	Alta	08:30	1	31,50	21		1,25	10	2,00
30-Abr	Transición	Alta	08:30	1	31,50	21		1,25	50	0,50
30-Abr	Transición	Baja	13:30	1	30,00	34		1,50	10	1,60
30-Abr	Transición	Baja	13:30	1	30,00	34		1,50	50	0,70
30-Abr	Transición	Alta	17:30	1	30,00	31,5		1,80	10	2,50
30-Abr	Transición	Alta	17:30	1	30,00	22,5		1,80	50	0,50
01-May	Transición	Subiendo	08:15	1	30,00	30		1,50	10	2,00
01-May	Transición	Subiendo	08:15	1	30,00	30		1,50	50	0,50
01-May	Transición	Bajando	13:30	1	31,00	30		1,30	10	1,80
01-May	Transición	Bajando	13:30	1	31,00	30		1,30	50	0,50
01-May	Transición	Subiendo	17:30	5	30,00	30		1,00	10	0,40
01-May	Transición	Subiendo	17:30	5	30,00	30		1,00	50	1,40
21-May	Transición	Baja	08:00	1	31,00	17,5	6,40	1,50	10	2,00
21-May	Transición	Baja	08:00	1	31,00	19,5	6,40	1,50	50	0,50
21-May	Transición	Subiendo	12:30	7	31,00	12,5	6,50	1,50	10	2,00
21-May	Transición	Subiendo	12:30	7	31,00	21,5	6,50	1,50	50	1,00
21-May	Transición	Bajando	17:30	8	31,00	26	6,40	1,00	10	1,40
21-May	Transición	Bajando	17:30	8	31,00	12,5	6,40	1,00	50	0,40
22-May	Transición	Baja	08:00	1	30,00	22,5	6,40	1,00	10	1,50
22-May	Transición	Baja	08:00	1	30,00	23	6,40	1,00	50	0,50
22-May	Transición	Subiendo	12:00	8	30,00	11	6,60	1,00	10	1,50
22-May	Transición	Subiendo	12:00	8	30,00	13,5	6,60	1,00	50	0,50
22-May	Transición	Bajando	17:00	8	31,00	22,5	6,20	1,00	10	1,50
22-May	Transición	Bajando	17:00	8	31,00	18,5	6,20	1,00	50	0,50

Fecha	Epoca	Marea	Hora % Penetra.	Fosfato	Silicatos	Nitratos	Nitritos	Amonio	N : P	Si : P
30-Abr	Transición Alta		8:30	10	0.86	1.29	0.39	0.12	0.59	1.50
30-Abr	Transición Alta		8:30	50	0.67	0.36			0.00	0.54
30-Abr	Transición Baja		13:30	10	0.43	14.33	0.80	0.61	3.28	33.33
30-Abr	Transición Baja		13:30	50	0.23	3.70	0.75	0.45	5.22	16.09
30-Abr	Transición Alta		17:30	10	0.37	1.78		0.37	1.00	4.81
30-Abr	Transición Alta		17:30	50	0.97	2.40	0.22	0.05	0.28	2.47
1-May	Transición Subiendo		8:15	10	2.02	13.40	0.67	0.24	0.45	6.63
1-May	Transición Subiendo		8:15	50	1.91	15.27	0.57	0.20	0.40	7.99
1-May	Transición Bajando		13:30	10	1.19	4.46	0.21	0.21	0.35	3.75
1-May	Transición Bajando		13:30	50	1.73	14.61	0.42	0.26	0.39	8.45
1-May	Transición Subiendo		17:30	10	1.16	19.08		0.27	0.23	16.45
1-May	Transición Subiendo		17:30	50	0.87	16.68	0.21	0.27	0.55	19.17
21-May	Transición Baja		8:00	10	0.17	6.89	0.38	0.08	2.71	40.53
21-May	Transición Baja		8:00	50	0.17	2.76	0.45	0.06	3.00	16.24
21-May	Transición Alta		12:30	10	0.34	0.77	0.55	0.09	1.88	2.26
21-May	Transición Alta		12:30	50	0.29	2.08	0.33	0.29	2.14	7.17
21-May	Transición Bajando		17:30	10	0.61	8.33	1.92	0.67	4.25	13.66
21-May	Transición Bajando		17:30	50	0.33	3.27	1.33	0.22	4.70	9.91
22-May	Transición Baja		8:00	10	1.43	7.57	1.10	0.95	1.43	5.29
22-May	Transición Baja		8:00	50	1.03	5.76	0.27	0.82	1.06	5.59
22-May	Transición Subiendo		12:00	10	1.12	5.50	0.56	0.36	0.82	4.91
22-May	Transición Subiendo		12:00	50	0.99	5.27	0.20	0.45	0.66	5.32
22-May	Transición Bajando		17:00	10	0.58	7.38	0.39	0.61	6.47	12.88
22-May	Transición Bajando		17:00	50	1.25	8.14		0.48	0.38	6.51

Fecha	Epoca	Marea	Hora	%	Clo-a Penetra.	Clo-a Tot.	Clo-a Red	Clo-a Nano	Feop. Tot.	Ab. Total	Ab. Nano	Ab. Red
30-Abr	Transición Alta		8:30	10	5.81	2.58	3.23	0.00	883.80	874.71	9.09	
30-Abr	Transición Alta		8:30	50	5.87	3.11	2.76	1.00	872.10	861.99	10.11	
30-Abr	Transición Baja		13:30	10	9.51	6.11	3.40	1.20	744.81	728.36	16.46	
30-Abr	Transición Baja		13:30	50	6.78	3.66	3.12	3.52	1214.68	1193.08	21.60	
30-Abr	Transición Alta		17:30	10	4.79	2.76	2.03	1.80	310.00	25.36	284.63	
30-Abr	Transición Alta		17:30	50	3.18	1.12	2.06	3.20				
1-May	Transición Subiendo		8:15	10	3.78	1.86	1.92	1.60	475.79	466.45	9.34	
1-May	Transición Subiendo		8:15	50	3.46	1.38	2.08	0.53	827.58	804.44	23.14	
1-May	Transición Bajando		13:30	10	5.43	3.79	1.64	0.48	485.68	476.60	9.09	
1-May	Transición Bajando		13:30	50	6.47	4.02	2.44	0.50	309.76	290.22	19.54	
1-May	Transición Subiendo		17:30	10	3.09	1.23	1.86	4.84				
1-May	Transición Subiendo		17:30	50	3.06	1.32	1.74	2.88				
21-May	Transición Baja		8:00	10	4.85	1.03	3.82	1.60	328.81	316.30	12.51	
21-May	Transición Baja		8:00	50	5.41	1.36	4.04	0.47	309.30	294.48	14.83	
21-May	Transición Alta		12:30	10	6.48	2.15	4.33	3.42	373.00	362.28	10.71	
21-May	Transición Alta		12:30	50	6.27	2.02	4.26	0.66	439.43	429.83	9.60	
21-May	Transición Bajando		17:30	10	6.75	1.45	5.30	1.90				
21-May	Transición Bajando		17:30	50	5.10	1.00	4.10	1.22				
22-May	Transición Baja		8:00	10	5.50	1.10	4.40	0.62				
22-May	Transición Baja		8:00	50	7.14	2.50	4.64	3.50				
22-May	Transición Subiendo		12:00	10	7.34	2.33	5.01	0.90				
22-May	Transición Subiendo		12:00	50	6.61	1.63	4.98	1.19				
22-May	Transición Bajando		17:00	10	6.91	3.23	3.69	1.86				
22-May	Transición Bajando		17:00	50	7.54	1.55	5.99	1.67				

Fitop. red Nanofitop.

DIATOMEAS

Céntricas:

S.O.Coscinodiscineae		34,29	412,43
F.Thalassiosiraceae	<i>Lauderia</i>	0,69	2,71
	<i>Skeletonema costatum</i>	13,97	153,31
	<i>Thalassiosira</i>	1,54	113,44
F.Melosiraceae	<i>Stephanophyxis</i>	1,54	24,21
F.Leptocylindraceae	<i>Leptocylindrus</i>	0,09	0,75
	<i>Corethron</i>	5,91	285,35
F.Coscinodiscaceae	<i>Coscinodiscus</i>	0,00	0,75
F.Hemidicaceae	<i>Actynocyclus</i>	0,51	1,51
F.Asterolampraceae	<i>Asterolamphallus</i>	0,17	27,87
S.O. Rhizosoleniineae	<i>Rhizosolenia</i>	4,29	13,65
F.Rhizosoleniaceae	<i>Guinardi.</i>	1,29	19,96
	<i>Proboscia alata</i>	1,63	2,26
S.O.Biddulphiineae	<i>Climocodium</i>	0,17	28,88
F.Hemiaulaceae	<i>Eucampia</i>	0,60	35,35
	<i>Hemiaulus</i>	0,60	9,29
	<i>Heliotheca</i>	0,17	6,15
F.Chaetoceroceae	<i>Bacteriastrum</i>	0,17	0,00
	<i>Chaetoceros</i>	32,23	1150,73
F.Lithodesmiaceae	<i>Ditylum</i>	4,54	16,25
	<i>Lythodesmiun</i>	0,00	0,00
	<i>Biddulphia</i>	23,66	42,56
Pennadas: O.Bacillariales	<i>Asterionnellopsis</i>	0,86	43,57
F.Fragilariaceae	<i>Fragilaria</i>	0,09	16,95
F.Thalassionemataceae	<i>Thalassionema</i>	2,66	116,06
	<i>Thalassiothrix</i>	0,17	30,88
F.Naviculaceae	<i>Navicula</i>	1,63	685,17
	<i>Haslea</i>	2,14	225,09
	<i>Pleurosigma</i>	3,86	22,63
F.Bacillariaceae	<i>Cylindrotheca closterium</i>	1,03	1124,62
	<i>Nitzschia</i>	0,17	89,70
	<i>Pseudoni.</i>	0,00	94,38

DINOFLAGELADOS

<i>Ceratium</i>	23,23	10,69
<i>Dinophysis</i>	0,34	0,00
<i>Gymnodinium</i>	0,00	43,91
<i>Peridinium</i>	0,26	3,01
<i>Protoperdinium</i>	1,89	15,57
<i>Prorocentrum</i>	0,94	14,56

CIANOBACTERIAS

<i>Anabaena</i>	2,31	92,67
<i>Johanebaptista</i>	3,51	18,90
<i>Mycrocystis</i>	0,00	1,51

EUGLENOFITAS

0,00 11,55

FLAGELADOS MENORES

0,00 2611,79

GRUPO	ind m ⁻³
COPEPODOS	6858,32
LAR.CRUSTAC.	1383,90
QUETOGNATOS	762,49
ICTIOPLANCTON	226,62
MOLUSCOS	94,74
POLIUETOS	50,68
CLADOCEROS	254,11
LAR.BRAQUIOP.	56,02
OSTRACODOS	75,79
APENDICULAR.	1,38
LAR.EQUINOD.	5,24
FORAMINIFERO	32,35
CNIDARIOS	20,37

Fecha	Epoca	Marea	Hora	% Penetra.	Tasa herbív.	Tasa crecim.	Pres. herbív.	Biom. zoop.tot.	Biom. herbív. fit.	Vol.
30-Abr	Transición Alta		8:30	10				215.88	146.80	7.04
30-Abr	Transición Alta		8:30	50						
30-Abr	Transición Baja		13:30	10	1.22	0.63	100.00	53.80	36.59	26.70
30-Abr	Transición Baja		13:30	50						
30-Abr	Transición Alta		17:30	10				103.54		20.71
30-Abr	Transición Alta		17:30	50	0.44	1.02	43.59			
1-May	Transición Subiendo		8:15	10				150.17		9.99
1-May	Transición Subiendo		8:15	50	1.00	0.99	100.00			
1-May	Transición Bajando		13:30	10				53.06		27.08
1-May	Transición Bajando		13:30	50						
1-May	Transición Subiendo		17:30	10	0.85	1.18	71.98	94.74	64.42	14.05
1-May	Transición Subiendo		17:30	50						
21-May	Transición Baja		8:00	10				46.07	31.78	19.59
21-May	Transición Baja		8:00	50	1.25	0.53	100.00			
21-May	Transición Alta		12:30	10						
21-May	Transición Alta		12:30	50						
21-May	Transición Bajando		17:30	10				35.99	49.66	29.70
21-May	Transición Bajando		17:30	50	0.60	1.10	54.81			
22-May	Transición Baja		8:00	10	3.83	3.17	100.00	52.93		22.07
22-May	Transición Baja		8:00	50						
22-May	Transición Subiendo		12:00	10				71.11		15.21
22-May	Transición Subiendo		12:00	50						
22-May	Transición Bajando		17:00	10	0.16	0.38	42.97	70.85		8.72
22-May	Transición Bajando		17:00	50						

EPOCA LLUVIOSA

Fecha	Epoca	Marea	Hora	Nubo	Temperat.	Salinid.	Oxig. disuelto.	D. Secchi	% Penetra.	Prof. muest.
27-Sep	Lluviosa	Subiendo	08:00	7	30,00	24	7,60	1,50	10	3,00
27-Sep	Lluviosa	Subiendo	08:00	7	30,00	23,5	7,60	1,50	50	1,00
27-Sep	Lluviosa	Alta	12:00	7	31,00	22	7,40	2,00	10	2,50
27-Sep	Lluviosa	Alta	12:00	7	31,00	22	7,40	2,00	50	0,80
27-Sep	Lluviosa	Bajando	17:00	8	30,00	26,5	7,40	1,00	10	1,50
27-Sep	Lluviosa	Bajando	17:00	8	30,00	13	7,40	1,00	50	0,50
28-Sep	Lluviosa	Baja	08:00	8	29,50	29	7,40	1,00	10	1,50
28-Sep	Lluviosa	Baja	08:00	8	29,50	29,5	7,40	1,00	50	0,50
28-Sep	Lluviosa	Subiendo	12:00	2	30,00	30	7,60	2,00	10	2,50
28-Sep	Lluviosa	Subiendo	12:00	2	30,00	25	7,60	2,00	50	0,80
28-Sep	Lluviosa	Bajando	17:00	8	30,00	29,5	7,40	1,00	10	1,50
28-Sep	Lluviosa	Bajando	17:00	8	30,00	31	7,40	1,00	50	0,50
18-Oct	Lluviosa	Bajando	08:30	8	28,00	25		0,50	10	0,50
18-Oct	Lluviosa	Subiendo	13:30	7	28,00	25		0,75	50	0,50
18-Oct	Lluviosa	Alta	17:30	8	28,00	25		1,50	10	2,00
18-Oct	Lluviosa	Alta	17:30	8	28,00	25		1,50	50	0,50
19-Oct	Lluviosa	Baja	11:00	1	28,50	13		1,00	10	1,50
19-Oct	Lluviosa	Baja	11:00	1	28,50	10		1,00	50	0,50
19-Oct	Lluviosa	Alta	17:00	7	29,00	20		1,50	10	2,00
19-Oct	Lluviosa	Alta	17:00	7	29,00	12		1,50	50	0,50
15-Nov	Lluviosa	Baja	09:00	2	30,00	35	8,00	1,00	10	1,50
15-Nov	Lluviosa	Baja	09:00	2	30,00	35	8,00	1,00	50	0,50
15-Nov	Lluviosa	Subiendo	13:00	7	30,00	35	7,20	1,50	10	2,00
15-Nov	Lluviosa	Subiendo	13:00	7	30,00	35	7,20	1,50	50	0,50
15-Nov	Lluviosa	Alta	16:30	8	30,00	35	7,40	1,00	10	1,50
15-Nov	Lluviosa	Alta	16:30	8	30,00	35	7,40	1,00	50	0,50
16-Nov	Lluviosa	Baja	09:30	1	30,50	35	7,50	1,00	10	1,50
16-Nov	Lluviosa	Baja	09:30	1	30,50	35	7,50	1,00	50	0,50
16-Nov	Lluviosa	Subiendo	12:30	1	30,50	35	7,50	1,00	10	1,50
16-Nov	Lluviosa	Subiendo	12:30	1	30,50	35	7,50	1,00	50	0,50
16-Nov	Lluviosa	Alta	16:30	8	30,50	35	7,20	1,50	10	2,00
16-Nov	Lluviosa	Alta	16:30	8	30,50	35	7,20	1,50	50	0,50

Fecha	Epoca	Marea	Hora	% Penetra.	Fosfato	Silicatos	Nitratos	Nitritos	Amonio	N : P	Si : P
27-Sep	Lluviosa	Subiendo	8:00	10	1.08	0.00	2.40	1.64	1.52	5.15	0.00
27-Sep	Lluviosa	Subiendo	8:00	50	0.96	5.30	1.54	0.95	4.02	6.78	5.52
27-Sep	Lluviosa	Alta	12:00	10	0.98	7.82		0.20	2.42	2.67	7.98
27-Sep	Lluviosa	Alta	12:00	50	0.87	8.12		0.18	2.79	3.41	9.33
27-Sep	Lluviosa	Bajando	17:00	10	0.53	8.28	1.14	0.33	2.10	6.74	15.62
27-Sep	Lluviosa	Bajando	17:00	50	0.49	5.60	1.65	0.59		4.57	11.43
28-Sep	Lluviosa	Baja	8:00	10	0.95	4.02	1.68	0.82	4.27	7.13	4.23
28-Sep	Lluviosa	Baja	8:00	50	0.80	6.29	1.70	0.85	2.10	5.81	7.86
28-Sep	Lluviosa	Subiendo	12:00	10	0.39	2.36	0.36	0.13	2.02	6.44	6.05
28-Sep	Lluviosa	Subiendo	12:00	50	0.41	0.00	0.21	0.22	2.63	7.46	0.00
28-Sep	Lluviosa	Bajando	17:00	10	0.96	3.94		0.16	3.27	3.57	4.10
28-Sep	Lluviosa	Bajando	17:00	50	0.80	4.25		0.12	3.31	4.29	5.31
18-Oct	Lluviosa	Bajando	8:30	10	0.55	4.21	2.76	0.83	1.39	9.05	7.65
18-Oct	Lluviosa	Subiendo	13:30	50	0.70	8.23	1.80	0.27	4.61	9.54	11.76
18-Oct	Lluviosa	Alta	17:30	10	0.50	4.16	1.39	0.42	1.86	7.34	8.32
18-Oct	Lluviosa	Alta	17:30	50	0.42	8.50	1.55	0.50	3.50	13.21	20.24
19-Oct	Lluviosa	Baja	11:00	10	0.91	9.05	4.51	0.93		5.98	9.95
19-Oct	Lluviosa	Baja	11:00	50	0.80	7.67	2.47	0.59		3.83	9.59
19-Oct	Lluviosa	Alta	17:00	10	1.33	9.02	9.77	0.56	5.90	12.20	6.78
19-Oct	Lluviosa	Alta	17:00	50	0.86	10.39	2.37	0.38	4.10	7.97	12.08
15-Nov	Lluviosa	Baja	9:00	10	0.92	4.70	0.11	0.30		0.45	5.11
15-Nov	Lluviosa	Baja	9:00	50	0.77	6.20	0.76	0.36		1.45	8.05
15-Nov	Lluviosa	Subiendo	13:00	10	0.56	2.73	0.40	0.23		1.13	4.88
15-Nov	Lluviosa	Subiendo	13:00	50	0.91	8.17	0.40	0.42		0.90	8.98
15-Nov	Lluviosa	Alta	16:30	10	1.22	4.51	0.36	0.27		0.52	3.70
15-Nov	Lluviosa	Alta	16:30	50	0.98	6.50	0.43	0.33		0.78	6.63
16-Nov	Lluviosa	Baja	9:30	10	1.14	7.68	1.21	0.36		1.38	6.74
16-Nov	Lluviosa	Baja	9:30	50	1.38	14.17	0.97	0.47		1.04	10.27
16-Nov	Lluviosa	Subiendo	12:30	10	1.28	12.36	1.07	0.34		1.10	9.66
16-Nov	Lluviosa	Subiendo	12:30	50	1.20	10.87	0.56	0.35		0.76	9.06
16-Nov	Lluviosa	Alta	16:30	10	1.23	5.03	0.82	0.35		0.95	4.09
16-Nov	Lluviosa	Alta	16:30	50	1.20	10.37	0.65	0.40		0.88	8.64

Fecha	Epoca	Marea	Hora %	Penetra.	Clo-a Tot.	Clo-a Red	Clo-a Nano	Feop. Tot.	Ab. Total	Ab.No no	Ab. Red
27-Sep	Lluviosa	Subiendo	8:00	10	8.50	7.61	0.89	0.77	457.43	393.08	64.95
27-Sep	Lluviosa	Subiendo	8:00	50	8.62	7.21	1.41	0.00	740.95	702.70	38.25
27-Sep	Lluviosa	Alta	12:00	10	5.30	4.74	0.56	0.19	408.13	351.43	56.70
27-Sep	Lluviosa	Alta	12:00	50	4.46	2.50	1.96	0.37	.	.	.
27-Sep	Lluviosa	Bajando	17:00	10	6.62	5.36	1.26	0.00	.	.	.
27-Sep	Lluviosa	Bajando	17:00	50	4.88	2.02	2.86	0.32	.	.	.
28-Sep	Lluviosa	Baja	8:00	10	5.13	4.52	0.61	0.65	899.16	873.19	26.42
28-Sep	Lluviosa	Baja	8:00	50	3.98	2.60	1.37	0.35	277.91	216.11	88.81
28-Sep	Lluviosa	Subiendo	12:00	10	6.34	5.37	0.98	0.26	.	.	.
28-Sep	Lluviosa	Subiendo	12:00	50	3.71	2.06	1.65	0.11	.	.	.
28-Sep	Lluviosa	Bajando	17:00	10	4.69	3.90	0.79	1.31	.	.	.
28-Sep	Lluviosa	Bajando	17:00	50	6.64	5.61	1.03	0.83	.	.	.
18-Oct	Lluviosa	Bajando	8:30	10	7.27	5.23	2.04	0.51	489.42	427.71	36.61
18-Oct	Lluviosa	Subiendo	13:30	50	6.82	4.78	2.05	3.00	323.98	304.75	17.97
18-Oct	Lluviosa	Alta	17:30	10	6.01	3.34	2.67	0.96	513.08	422.88	98.47
18-Oct	Lluviosa	Alta	17:30	50	5.13	2.49	2.60	0.76	193.53	108.73	86.40
19-Oct	Lluviosa	Baja	11:00	10	9.84	7.10	2.74	5.16	513.30	467.98	51.75
19-Oct	Lluviosa	Baja	11:00	50	7.95	5.09	2.86	4.05	.	.	.
19-Oct	Lluviosa	Alta	17:00	10	2.23	1.12	1.12	0.90	317.43	277.38	33.77
19-Oct	Lluviosa	Alta	17:00	50	2.88	1.63	1.25	0.32	279.75	248.23	38.50
15-Nov	Lluviosa	Baja	9:00	10	8.08	5.20	2.89	0.51	.	.	.
15-Nov	Lluviosa	Baja	9:00	50	7.16	4.38	2.77	0.00	348.60	297.75	50.91
15-Nov	Lluviosa	Subiendo	13:00	10	4.26	1.35	2.91	1.22	323.75	273.56	43.71
15-Nov	Lluviosa	Subiendo	13:00	50	5.16	0.39	4.77	0.00	269.48	227.48	42.75
15-Nov	Lluviosa	Alta	16:30	10	6.37	3.88	2.49	0.25	.	.	.
15-Nov	Lluviosa	Alta	16:30	50	6.78	4.40	2.38	1.86	.	.	.
16-Nov	Lluviosa	Baja	9:30	10	7.44	5.06	2.38	0.00	.	.	.
16-Nov	Lluviosa	Baja	9:30	50	6.85	4.90	1.96	0.06	.	.	.
16-Nov	Lluviosa	Subiendo	12:30	10	8.64	5.76	2.89	1.53	.	.	.
16-Nov	Lluviosa	Subiendo	12:30	50	7.63	5.42	2.21	0.77	.	.	.
16-Nov	Lluviosa	Alta	16:30	10	7.30	5.76	1.54	0.32	.	.	.
16-Nov	Lluviosa	Alta	16:30	50	6.90	5.50	1.40	1.05	.	.	.

		Fitop. red	Nanofitop
DIATOMEAS			
Céntricas:			
S.O.Coscinodiscineae		43,21	448,88
F.Thalassiosiraceae	<i>Lauderia</i>	0,00	0,00
	<i>Skeletonema costatum</i>	226,58	398,24
	<i>Thalassiosira</i>	0,00	0,00
F.Melosiraceae	<i>Stephanophyxis</i>	34,53	76,35
F.Leptocylindraceae	<i>Leptocylindrus</i>	10,03	189,17
	<i>Corethron</i>	0,00	6,28
F.Coscinodiscaceae	<i>Coscinodiscus</i>	0,00	0,00
F.Hemidicaceae	<i>Actynocyclus</i>	0,00	0,00
F.Asterolampraceae	<i>Asterolamphallus</i>	0,00	0,00
S.O. Rhizosoleniineae	<i>Rhizosolenia</i>	1,06	1,51
F.Rhizosoleniaceae	<i>Guinardia</i>	6,81	19,57
	<i>Proboscia alata</i>	0,60	0,00
S.O.Biddulphiineae	<i>Climocodium</i>	0,00	6,02
F.Hemiaulaceae	<i>Eucampia</i>	0,45	10,54
	<i>Hemiaulus</i>	0,00	4,52
	<i>Heliotheca</i>	0,00	0,00
F.Chaetoceroceae	<i>Bacteriastrum</i>	0,60	0,00
	<i>Chaetoceros</i>	203,76	2209,18
F.Lithodesmiaceae	<i>Ditylum</i>	13,34	38,41
	<i>Lythodesmiun</i>	0,00	0,00
	<i>Biddulphia</i>	114,44	16,56
Pennadas: O.Bacillariales	<i>Asterionnellopsis</i>	0,43	19,83
F.Fragilariaceae	<i>Fragilaria</i>	0,00	0,00
F.Thalassionemataceae	<i>Thalassionema</i>	21,33	144,28
	<i>Thalassiothrix</i>	0,00	12,56
F.Naviculaceae	<i>Navícula</i>	1,69	405,85
	<i>Haslea</i>	3,53	0,00
	<i>Pleurosigma</i>	1,65	6,02
F.Bacillariaceae	<i>Cylindrotheca closterium</i>	0,00	227,94
	<i>Nitzschia</i>	4,21	36,12
	<i>Pseudo nitzschia.</i>	5,41	56,47
DINOFLAGELADOS			
	<i>Ceratium</i>	19,11	0,60
	<i>Dinophysis</i>	5,53	0,00
	<i>Gymnodinium</i>	0,00	0,00
	<i>Peridinium</i>	3,01	0,00
	<i>Protoperidinium</i>	0,00	0,00
	<i>Prorocentrum</i>	6,32	6,02
CIANOBACTERIAS			
	<i>Anabaena</i>	42,21	0,00
	<i>Johanebaptista</i>	1,44	0,00
	<i>Mycrocystis</i>	4,67	0,00
EUGLENOFITAS		0,00	0,00
FLAGELADOS MENORES		0,00	1264,64

GRUPO	ind m ⁻³
COPEPODOS	6564,37
LAR.CRUSTAC.	1112,10
QUETOGNATOS	481,55
ICTIOPLANCTON	751,79
MOLUSCOS	526,72
POLIQUETOS	67,12
CLADOCEROS	40,42
LAR.BRAQUIOP.	143,60
OSTRACODOS	41,56
APENDICULAR.	100,61
LAR.EQUINOD.	39,38
FORAMINIFERO	39,33
CNIDARIOS	32,70

Fecha	Epoca	Marea	Hora	% Penetra.	Tasa herbív.	Tasa crecim. herbív.	Pres. herbív.	Biom. zoop.tot.	Biom. herbív.	Vol. filt.
27-Sep	Lluviosa	Subiendo	8:00	10	0.01	0.08	11.53	37.30		17.50
27-Sep	Lluviosa	Subiendo	8:00	50						
27-Sep	Lluviosa	Alta	12:00	10				50.73	17.50	15.00
27-Sep	Lluviosa	Alta	12:00	50						
27-Sep	Lluviosa	Bajando	17:00	10				15.71		16.70
27-Sep	Lluviosa	Bajando	17:00	50	0.96	1.06	90.74			
28-Sep	Lluviosa	Baja	8:00	10	0.00	0.04	9.79	100.25		15.10
28-Sep	Lluviosa	Baja	8:00	50						
28-Sep	Lluviosa	Subiendo	12:00	10				34.68		15.13
28-Sep	Lluviosa	Subiendo	12:00	50						
28-Sep	Lluviosa	Bajando	17:00	10	0.13	0.69	18.82	20.72	7.18	15.13
28-Sep	Lluviosa	Bajando	17:00	50						
18-Oct	Lluviosa	Bajando	8:30	10				57.73		25.00
18-Oct	Lluviosa	Alta	13:30	50	0.99	1.15	85.77	143.58		15.20
18-Oct	Lluviosa	Alta	17:30	10				121.18	167.22	15.13
18-Oct	Lluviosa	Alta	17:30	50						
19-Oct	Lluviosa	Baja	11:00	10	0.01	0.09		51.43	34.45	16.30
19-Oct	Lluviosa	Baja	11:00	50	0.01	0.09				
19-Oct	Lluviosa	Alta	17:00	10	0.04	0.16	25.30	86.15		13.00
19-Oct	Lluviosa	Alta	17:00	50						
15-Nov	Lluviosa	Baja	9:00	10				44.60		18.80
15-Nov	Lluviosa	Baja	9:00	50	1.01	0.95	100.00			
15-Nov	Lluviosa	Subiendo	13:00	10				94.98		15.16
15-Nov	Lluviosa	Subiendo	13:00	50						
15-Nov	Lluviosa	Alta	16:30	10	0.80	1.29	61.95	64.35	86.29	14.60
15-Nov	Lluviosa	Alta	16:30	50						
16-Nov	Lluviosa	Baja	9:30	10				102.52	137.37	15.20
16-Nov	Lluviosa	Baja	9:30	50			93.82			
16-Nov	Lluviosa	Subiendo	12:30	10				29.76		20.00
16-Nov	Lluviosa	Subiendo	12:30	50						
16-Nov	Lluviosa	Alta	16:30	10	0.30	0.18		52.50	35.18	17.80
16-Nov	Lluviosa	Alta	16:30	50	1.30	0.82	100.00			