

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
SISTEMA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

PRODUCTIVIDAD PRIMARIA EN LA COLUMNA DE
AGUA. GOLFO DE NICOYA, COSTA RICA

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

MA. DEL ROCIO CORDOBA MUNOZ

Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio", Costa Rica

1993

"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".

Luis Camacho Naranjo Ph. D.
Decano Sistema de Estudios
de Posgrado

Luis D. Camacho

José A. Vargas Zamora Ph. D.
Profesor Consejero

José A. Vargas

Jenaro Acuña González M. Sc.
Miembro del Comité Asesor

Jenaro Acuña
77
75
Ricardo Soto

Ricardo Soto Soto M. Sc.
Miembro del Comité Asesor

Julieta Carranza Velázquez Ph. D.
Directora del Programa

Julieta Carranza V.

Ma. del Rocío Córdoba Muñoz
Candidata

Rocío Córdoba Muñoz

Esta tesis está dedicada a mi amada madre, maravilloso ejemplo de esfuerzo, lucha, entrega y amor. "Aunque ya te has ido, siempre estarás conmigo..."

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mis agradecimientos:

A la Organización para Estudios Tropicales (O.E.T.) por el financiamiento parcial de esta investigación.

Al Centro de Investigaciones en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR) por ser inspiración de trabajo y por brindarme las facilidades adecuadas para el muestreo y análisis químicos.

Al Dr. José A. Vargas, por su asesoría, paciencia y apoyo constantes durante el desarrollo de mis estudios. A Jenaro Acuña MSc. por su continuo interés en mi trabajo y por el tiempo brindado. A Ricardo Soto MSc. por ser parte de mi asesoramiento y por sus revisiones y sugerencias al manuscrito. A la Dra. Julieta Carranza por sus atenciones y observaciones al manuscrito.

A Carlos Calvo y Oscar Molina por su valiosísima ayuda en la recolecta y procesamiento de muestras en el campo.

A Pedro Cordero por su gran colaboración y por la elaboración de mapas.

A Martha Marín por estar presente con su amistad.

INDICE

DEDICATORIA.....	ii
AGRADECIMIENTOS.....	iii
RESUMEN.....	vii
LISTA DE CUADROS.....	ix
LISTA DE FIGURAS.....	x

Introducción.....	1
-------------------	---

Material y Métodos

I. Descripción del área de estudio.....	6
II. Cronograma de recolecta y procesamiento de muestras.....	9
III. Productividad primaria.....	14
IV. Concentración de nutrimentos inorgánicos disueltos.....	17
V. Contenido de clorofila <u>a</u> y feopigmentos.....	18
VI. Otros parámetros ambientales.....	19
VII. Análisis estadísticos.....	20

Resultados

I. Productividad primaria.....	23
II. Nutrimentos inorgánicos disueltos.....	26
III. Clorofila <u>a</u> y feopigmentos.....	35

IV. Otros parámetros ambientales.....	38
V. Comparación entre los diferentes sitios de muestreo.....	45
VI. Análisis de factores principales.....	48
Discusión.....	50
Conclusiones y Recomendaciones.....	63
Referencias.....	65

RESUMEN

Los objetivos del presente trabajo fueron los de determinar la productividad primaria de la columna de agua dentro de un estuario tropical (canal principal Estero de Morales, Golfo de Nicoya), conocer el tipo de relación estadística con factores físico-químicos tales como salinidad, temperatura, radiación solar, oxígeno disuelto, clorofila a, feopigmentos y concentración de nutrimentos inorgánicos disueltos; comparar los resultados obtenidos en el Estero de Morales, con aquellos de otros tres sitios del Golfo de Nicoya con menor frecuencia de muestreo y todos estos, con estudios similares en zonas templadas y tropicales.

Durante un período de 15 meses se cuantificó la productividad primaria, la variación de la concentración de nitrato, nitrito, silicato y fosfato disueltos, el contenido de clorofila a y otros parámetros ambientales (salinidad, temperatura, radiación solar, profundidad del disco de Secchi y oxígeno disuelto) en el Estero de Morales. Para tener otros puntos de referencia, se estudió estos parámetros en tres sitios dentro del Golfo de Nicoya (Islas Cortezas, Isla Bejuco e Islas Tortuga), pero con una menor frecuencia de muestreo. Todos estos ubicados en el Golfo de Nicoya, Costa Rica (10° N, 85 °W).

La productividad primaria neta de la columna de agua en el Estero de Morales presentó valores promedio de 1.20 ± 0.70 g C/m²·d (alrededor de 450 g C/m²·año). La concentración promedio de los nutrientes fue de 0.62 ± 0.94 μmol/l; 0.53 ± 0.51 μmol/l; 20.41 ± 18.39 μmol/l y 0.90 ± 0.55 μmol/l para NO₃⁻, NO₂⁻, SiO₄³⁻ y PO₄³⁻.

Las concentraciones de clorofila a y feopigmentos alcanzaron valores promedio de 6.11 ± 2.48 mg/m³ y 2.53 ± 1.53 mg/m³ respectivamente.

Se encontró una correlación inversa entre nitratos, nitritos y silicatos y la concentración de clorofila a lo cual podría indicar un mayor uso de estos nutrientes por la actividad fotosintética en la columna de agua. Se determinó una correlación positiva entre la productividad primaria neta y la concentración de clorofila a.

Los valores obtenidos de productividad primaria ubican al Golfo de Nicoya dentro de uno de los estuarios más productivos a nivel mundial.

LISTA DE CUADROS

1. Valores promedio y desviación estandar de la concentración ($\mu\text{mol/l}$) de nutrimentos durante la estación lluviosa y seca en el punto de muestreo Canal 1. Estero de Morales, Golfo de Nicoya.....32
2. Porcentajes de saturación de oxígeno (mínimo, máximo, promedio y desviación estandar) durante las estaciones lluviosa y seca en el Canal 1 en el Estero de Morales, Golfo de Nicoya.
.....42
3. Comparación de los promedios de las variables medidas: productividad primaria neta ($\text{g C/m}^2\cdot\text{d}$); clorofila a y feopigmentos (mg/m^3); nutrimentos ($\mu\text{mol/l}$); profundidad de Secchi (m); salinidad (o/oo); temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$), para todos los puntos de muestreo. Golfo de Nicoya, Costa Rica44
4. Porcentaje de variación explicado por cada uno de los componentes del Análisis de Componentes Principales aplicado a los datos analizados en el canal principal (Canal 1) del Estero de Morales, Golfo de Nicoya.....47
5. Productividad primaria diaria y anual en diferentes ecosistemas estuarinos y costeros del mundo.....50

LISTA DE FIGURAS

1. Area de estudio sobre la productividad primaria y ubicación de los sitios de muestreo (A, B y C). Golfo de Nicoya, Costa Rica.....7
2. Ubicación de los sitios de muestreo para la determinación de productividad primaria en el Canal 1 (parte interna del estero, A); el Canal 2 (Boca del estero, B) e Islas Cortezas (C). Golfo de Nicoya, Costa Rica11
3. Ubicación del sitio de muestreo para la determinación de productividad primaria en la Isla Bejuco. Golfo de Nicoya, Costa Rica.....12
4. Ubicación del sitio de muestreo para la determinación de productividad primaria en las Islas Tortuga. Golfo de Nicoya, Costa Rica.....13
5. Variación mensual de la productividad primaria neta y bruta ($g\ C/m^2 \cdot d$) de la columna de agua en el canal principal (Canal 1) del Estero de Morales. Golfo de Nicoya, Costa Rica.....25
6. Variación mensual de la concentración ($\mu mol/l$) de nitrato y nitrito disueltos en el canal principal (Canal 1) del Estero de Morales. Golfo de Nicoya, Costa Rica.....29
7. Variación mensual de la concentración ($\mu mol/l$) de silicato disuelto en el canal principal (Canal 1) del Estero de Morales. Golfo de Nicoya, Costa Rica.....31

8. Variación mensual de la concentración ($\mu\text{mol/l}$) de fosfato disuelto en el canal principal (Canal 1) del Estero de Morales. Golfo de Nicoya, Costa Rica.....	33
9. Variación mensual de la concentración de clorofila <u>a</u> y feopigmentos (mg/m^3) en la columna de agua del canal principal (Canal 1) del Estero de Morales. Golfo de Nicoya, Costa Rica	36
10. Variación mensual de la radiación solar (cal/cm^2) en el área aledaña al canal principal (Canal 1) del Estero de Morales. Golfo de Nicoya, Costa Rica.....	41
11. Variación mensual del porcentaje de saturación de oxígeno en la columna de agua para el canal principal (Canal 1) del Estero de Morales. Golfo de Nicoya, Costa Rica.....	43
12. Localización de los sitios donde se ha estudiado la productividad primaria diaria y anual en diferentes ecosistemas estuarinos y costeros del mundo.....	54

INTRODUCCION

Se han efectuado numerosos estudios referentes a la variación cuantitativa, espacial y temporal de los individuos y especies (estructura) tanto en comunidades bentónicas como asociaciones planctónicas de estuarios y sistemas costeros (por ejemplo los de Cloern, 1987; Mandelli y Ferraz de Reyes, 1982 y Vargas, 1988). Sin embargo, el flujo de energía en la comunidad (función), constituye un campo de investigación poco explorado dentro de las áreas tropicales (Alongi, 1989). Como un componente básico del estudio de la función en comunidades está la productividad primaria.

Se conoce como producción primaria la síntesis de materia orgánica de energía química potencial alta, a partir de sustancias de energía química potencial más baja (Raymond, 1980). En el ecosistema marino, esta síntesis involucra el consumo de dióxido de carbono: $6 \text{ CO}_2 + 6 \text{ H}_2\text{O} \xrightarrow{h\nu} \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6 \text{ O}_2$. La producción medida por una unidad de tiempo determinada se llama productividad primaria. La productividad primaria se indica por lo general en $\text{g C/m}^2 \cdot \text{día}$ o en $\text{g C/m}^2 \cdot \text{año}$. Ocasionalmente, en la literatura se expresa en unidades de materia orgánica por volumen y unidad de tiempo ($\text{g C/m}^3 \cdot \text{día}$) (Bodungen *et al.*, 1985). La primera es la más usada en los estudios ya que integra la productividad primaria por capas, medidas en unidades de área de forma vertical en la columna de agua.

La productividad primaria bruta se define como fijación total de energía por unidad de espacio y tiempo en términos de Carbono asimilado. La productividad primaria neta es la fijación total de energía menos la energía perdida en la respiración (Hall y Moll, 1975; Krebs, 1985).

Se suele dividir a los océanos en tres grandes provincias: océano abierto, zonas costeras (incluye los estuarios) y áreas de afloramiento caracterizadas por los valores promedio de la productividad primaria: 50, 100 y 300 g C/m²·año, respectivamente (Ryther, 1969). Los valores más altos de productividad primaria neta en las zonas más fértiles del mar (comprendidos en la segunda y tercera provincia), están alrededor de los 180 g C/m²·año (Zeitzschel, 1980). Por otra parte, la productividad de los estuarios y zonas costeras representa una contribución importante en la productividad marina total (Lamontagne et al., 1986) y se han determinado valores promedio de 256 g C/m²·año (Day et al., 1989). Lo anterior se debe principalmente a una mayor disponibilidad de nutrientes, originada por la descarga de los ríos y la poca profundidad de estas zonas. El carácter somero de las regiones estuarinas favorece la regeneración de los nutrientes ya que se establece un enlace entre los sedimentos marinos y la columna de agua (Nixon et al., 1976; Nixon et al., 1986; Propp et

al., 1980; Alpine y Cloern, 1988). Dichas características son consideradas como promotoras de una productividad primaria alta en los sistemas estuarinos (Cloern et al., 1989). No obstante, dicho aporte, principalmente en épocas lluviosas, puede provocar una disminución en la disponibilidad de la luz debido a la dispersión de sedimentos y por tanto reducir la producción primaria (Yoder y Bishop, 1988; Cloern, 1987; Colijn, 1982). Esta circunstancia podría presentarse a pesar de que se conoce que en los climas tropicales los cambios en la disponibilidad de nutrimentos y la salinidad, asociados con la estación seca y lluviosa, juegan un papel fundamental para la producción primaria (Alongi, 1988; 1989).

La productividad primaria de la columna de agua (en términos de biomasa) es una de las principales fuentes de energía para la mayoría de los ecosistemas estuarinos alrededor del mundo (Day et al., 1989). Se ha determinado además, una correlación empírica entre la productividad primaria y la producción pesquera en gran variedad de sistemas marinos (Nixon, 1982; Mallin et al., 1991). Del trabajo de Nixon (1982), se deduce incluso que las áreas estuarinas son más eficientes en la conversión de la producción primaria en producción pesquera que otros cuerpos de agua. Lo anterior destaca la importancia de conocer la variación de la

productividad como base para el manejo de los recursos de estos ambientes.

Pocos son los estudios sobre asociaciones de fitoplancton y productividad primaria de la columna de agua llevados a cabo en áreas neotropicales (Revelante y Gilmartin, 1982). En América Latina pueden mencionarse los realizados por la Universidad de California, (1967) en aguas de afloramiento peruanas; Mandelli y Ferraz de Reyes (1982) en Venezuela con promedios entre 200 y 230 g C/m²·año; los de Brandini (1985) en Brasil y D'Croz *et al.*, (1991) en la bahía de Panamá.

Son aún más escasas las investigaciones que toman en cuenta un ciclo anual en estuarios, debido a la gran cantidad de tiempo y esfuerzo requerido para obtener medidas temporales y espaciales adecuadas (Cole, 1989).

En Costa Rica, se han realizado trabajos sobre estructura de comunidades y de asociaciones fitoplanctónicas. Dentro de estos estudios, Hargraves y Víquez (1981, 1985) encontraron que las diatomeas constituyen uno de los grupos más numerosos en el fitoplancton del Golfo de Nicoya.

Van Driel (1988) determinó variaciones significativas en la productividad primaria (promedio en superficie: $0.58 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{día}$) y la concentración de clorofila a ($3.61\text{--}284 \text{ mg/m}^3$) en la columna de agua en el Estero de Morales, durante un día de muestreo.

Se obtuvo un valor de $0.64 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{hr}$ durante condiciones de marea roja y de $0.32 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{hr}$ en condiciones normales durante un muestreo en estación lluviosa en el Golfo de Nicoya (Gocke, 1990).

Los objetivos del presente trabajo fueron los de determinar la productividad primaria de la columna de agua dentro de un estuario tropical (canal principal Estero de Morales, Golfo de Nicoya), conocer el tipo de relación estadística con factores físico-químicos tales como salinidad, temperatura, radiación solar, oxígeno disuelto, clorofila a, feopigmentos y concentración de nutrimentos inorgánicos disueltos; comparar los resultados obtenidos en el Estero de Morales, con aquellos de otros tres sitios del Golfo de Nicoya con menor frecuencia de muestreo y todos estos, con estudios similares en zonas templadas y tropicales.

MATERIAL Y METODOS

I- Descripción del área de estudio

El Golfo de Nicoya (Costa Rica) es un estuario de origen tectónico (Peterson, 1958), el cual se extiende unos 80 km desde su confluencia con el océano Pacífico hasta la boca del río Tempisque (Fig. 1). Con base en sus características batimétricas e hidrográficas, se lo puede dividir en dos regiones: la región superior (Puntarenas, Isla Chira) bordeada por manglares y poco profunda (menos de 20 m); la región inferior bordeada por playas rocosas separadas por playas arenosas angostas. Esta última región se hace más profunda y más ancha en forma vertiginosa hacia el océano abierto. Las profundidades en la boca del golfo exceden los 200 m.

En la parte superior del golfo, los niveles de nutrimentos varían estacionalmente. La parte inferior del golfo tiene menor variación estacional y se caracteriza por altas concentraciones de oxígeno y bajas de nutrimentos en la superficie, y altas concentraciones de nutrimentos y bajas de oxígeno en el fondo. La parte superior del golfo se estratifica sólo durante la estación lluviosa, en tanto que la inferior presenta una estratificación permanente (Epifanio *et al.*, 1983).

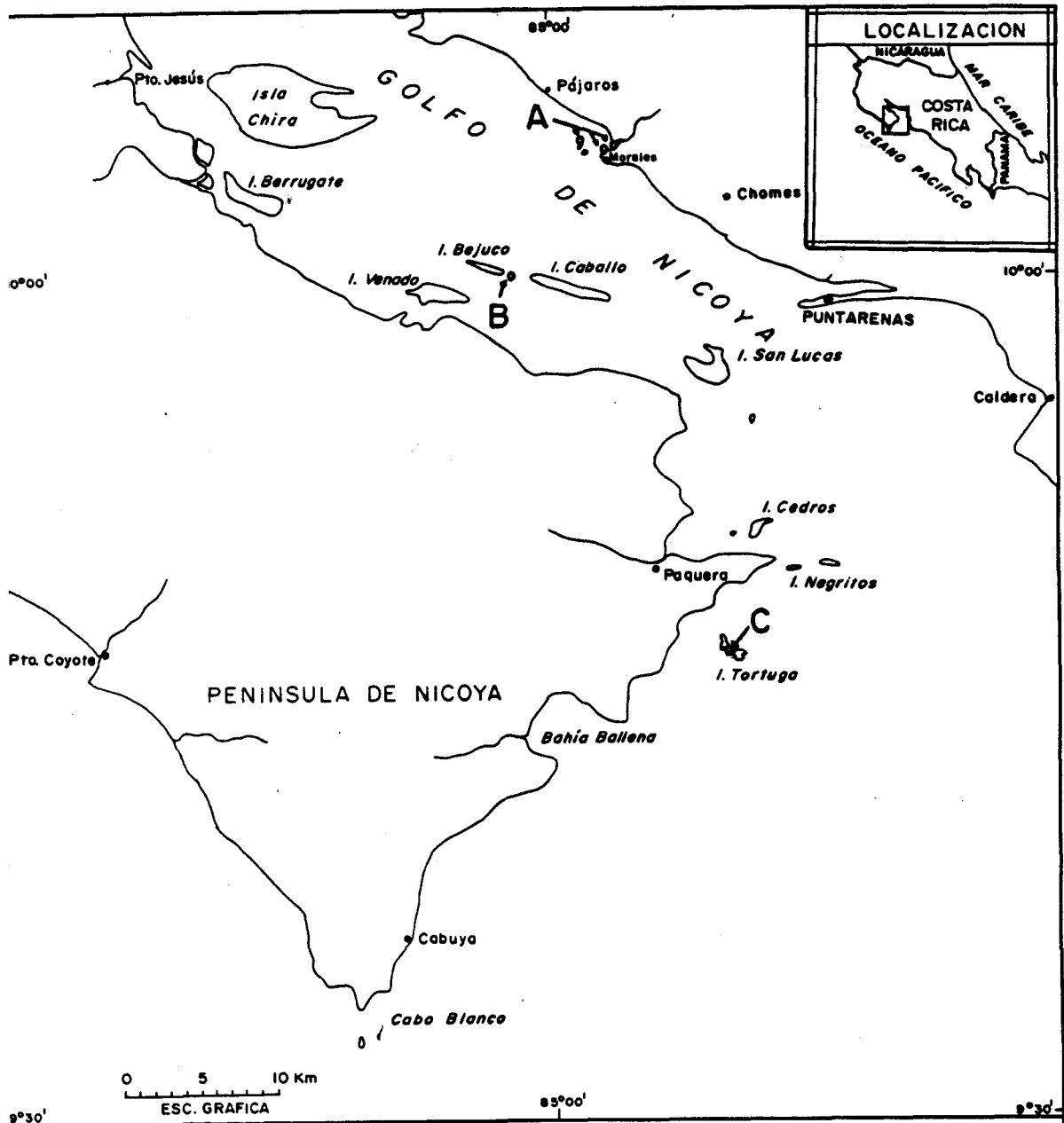


FIG. 1 AREA DE ESTUDIO SOBRE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA Y UBICACION DE LOS SITIOS DE MUESTREO (A,B,C). GOLFO DE NICOYA, COSTA RICA

La precipitación promedio anual varía desde menos de 50 mm por mes durante la estación seca (diciembre-abril), a más de 600 mm por mes durante la estación lluviosa (mayo-noviembre) según la Estación Meteorológica más cercana situada en el puerto de Puntarenas. El suministro principal de agua dulce dentro del golfo superior proviene del Río Tempisque, pero hay también uno significativo de ríos mucho más pequeños y quebradas a lo largo de la costa este. El aporte dominante al golfo inferior viene de dos ríos de la costa este, el Barranca y el Grande de Tárcoles. Las mareas son semidiurnas y en Puntarenas tienen un ámbito entre -0.45 m y 3.00 m.

Para realizar el presente trabajo, se escogió al Estero de Morales (principal área de estudio), el cual se localiza en la costa este de la región superior del golfo (10°5'N y 84°57'W), (Fig. 1). Este es somero (<20 m) y abarca playas fangosas y manglares. El manglar del Estero de Morales posee un área de 327 ha. La línea costera de la región externa y los márgenes de todo el sistema de canales, están ocupados por árboles de Rhizophora racemosa y la parte más interna por Avicenia germinans, los cuales se caracterizan por ser muy pequeños y por crecer en suelos con concentraciones altas de sal (Jiménez y Soto, 1985; Gocke et al., 1981; 1990).

Las Islas Cortezas (segundo punto de estudio), se encuentran frente a la desembocadura del canal principal del Estero de Morales. Generalmente, las aguas alrededor de estas islas, son más claras en comparación con las del estero.

La Isla Bejuco (tercer punto de estudio) se localiza en la parte media del golfo frente a la costa oeste del mismo, por lo que comparte características con los puntos de muestreo ya mencionados pero también recibe la influencia de una corriente de fondo que viene desde la parte inferior del golfo.

Las Islas Tortuga (cuarto punto de estudio) se encuentran en la parte externa del golfo y por su ubicación presentan mayor circulación de agua oceánica, menor concentración de nutrimentos, mayor saturación de oxígeno en la superficie y menor turbidez, en comparación con los otros dos puntos de muestreo (Voorhis et al., 1983; Epifanio et al., 1983).

II- Cronograma de recolecta y procesamiento de muestras.

Este estudio se llevó a cabo durante 15 meses, de setiembre de 1990 a diciembre de 1991 (con excepción de febrero de 1991) y los meses de febrero y julio de 1992. Durante estos meses se determinó productividad primaria en el canal principal (denominado

Canal 1) del Estero de Morales por dos días consecutivos. En mayo, junio y julio, se agregó otro punto de muestreo (llamado Canal 2) dentro del canal principal, distante del primer sitio por aproximadamente un kilómetro (Fig. 2).

En setiembre, octubre y noviembre de 1991, se determinó la productividad primaria de la columna de agua en el área de las Islas Cortezas como un tercer punto de muestreo (Fig. 2) con el fin de comparar los resultados con los obtenidos del Canal 1 y los de Gocke et al., (1990) en esta misma área.

En febrero de 1992, se determinó también la productividad primaria en la Isla Bejuco (Fig. 3) y en julio de 1992 en la Isla Tortuga (Fig. 4), ambas en el Golfo de Nicoya, con el fin de comparar los resultados con los obtenidos dentro del canal principal (Canal 1).

Paralelamente a la productividad primaria, se cuantificó la concentración de nutrimentos inorgánicos disueltos (NO_2^- , NO_3^- , SiO_4^{3-} , PO_4^{3-}); el contenido de clorofila a y feopigmentos (durante los meses de octubre de 1990 a diciembre de 1991 excepto febrero) y parámetros físicos tales como salinidad, temperatura, profundidad del disco de Secchi, mareas y oxígeno

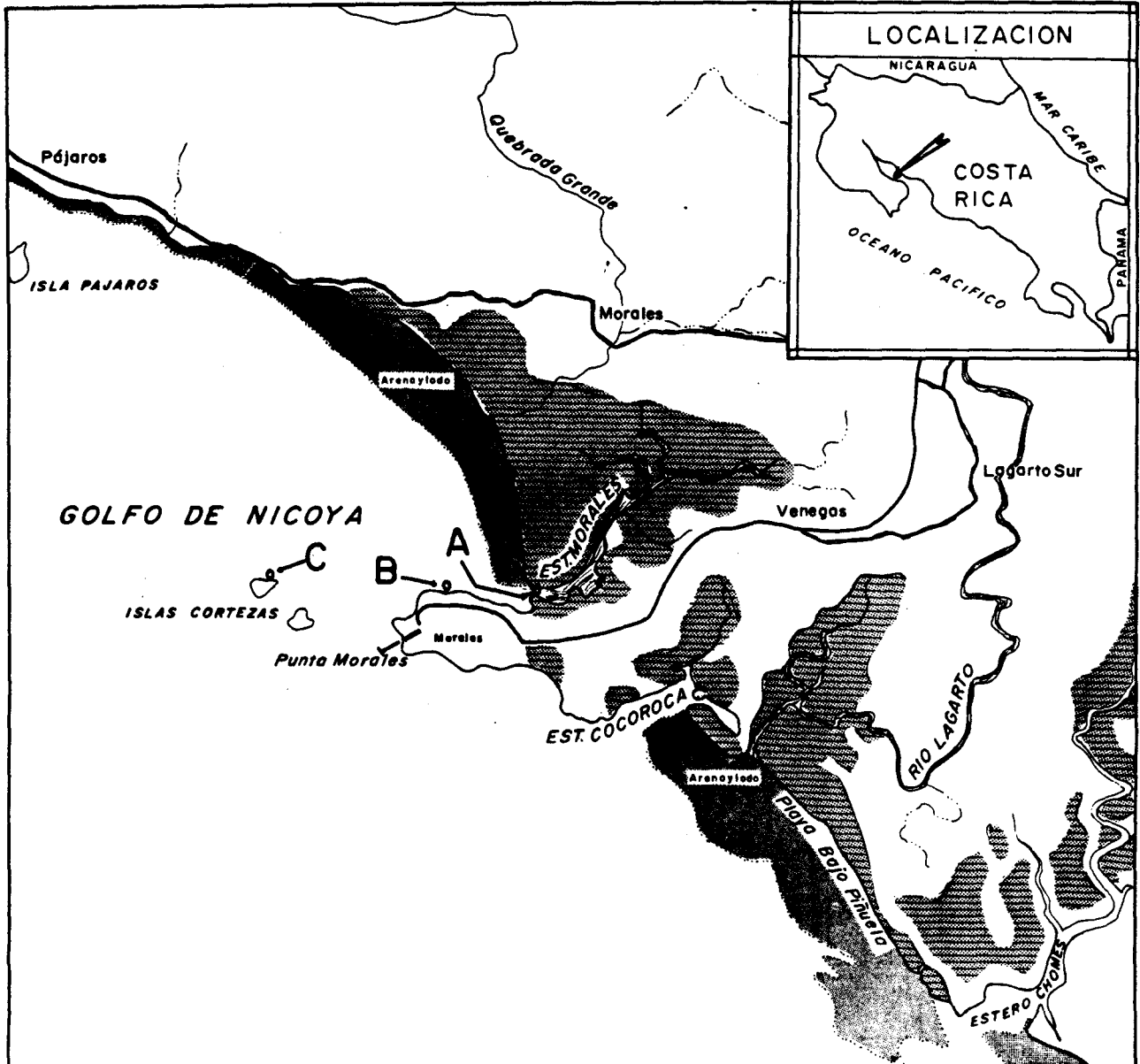


FIG. 2 UBICACION DE LOS SITIOS DE MUESTREO PARA LA DETERMINACION DE PRODUCTIVIDAD PRIMARIA EN EL CANAL 1 (PARTE INTERNA DEL ESTERO, A); EL CANAL 2 (BOCA DEL ESTERO, B) E ISLAS CORTEZAS, (C) GOLFO DE NICOYA, COSTA RICA

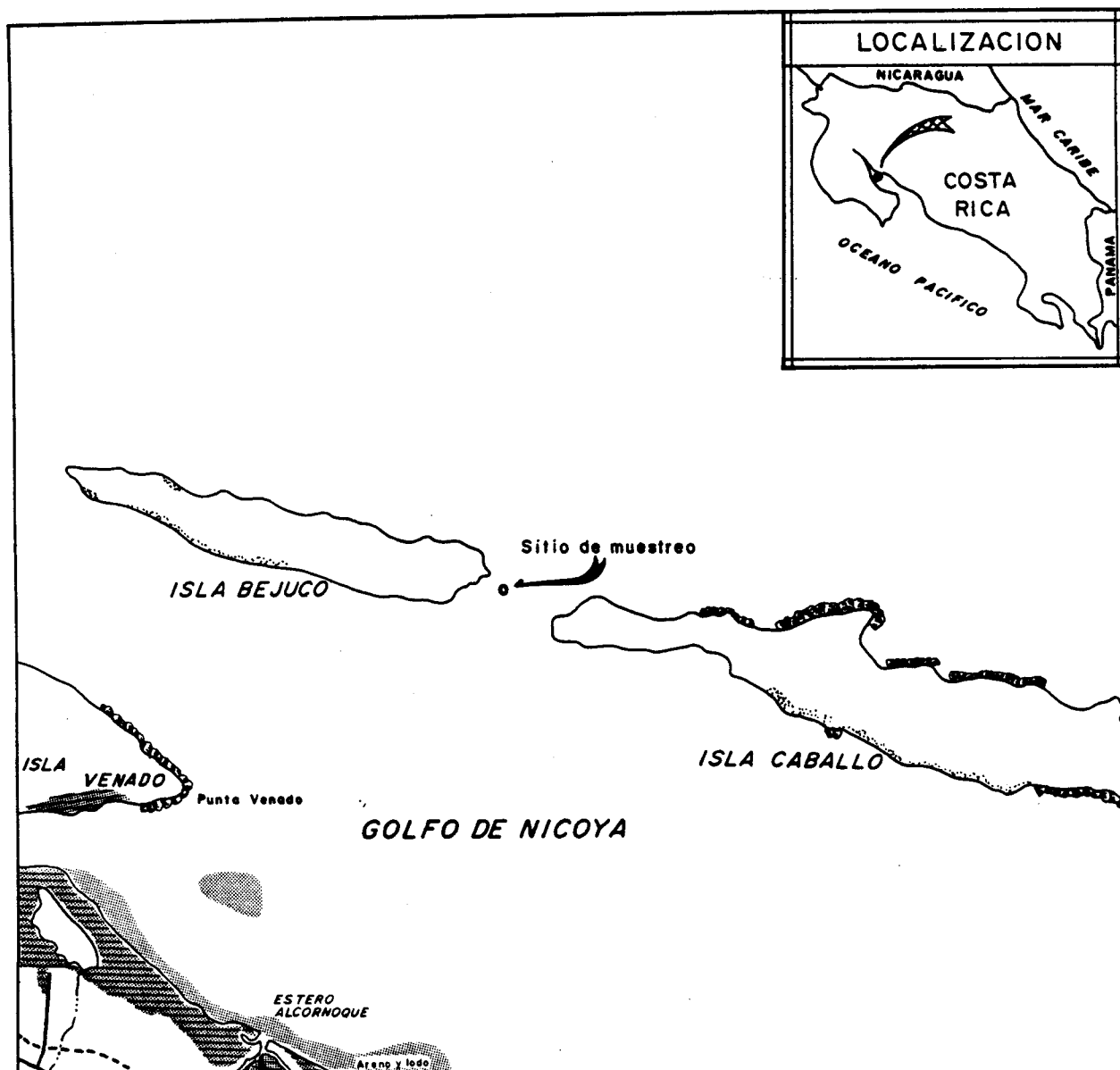


FIG. 3 UBICACION DEL SITIO DE MUESTREO PARA LA DETERMINACION DE PRODUCTIVIDAD PRIMARIA EN LA ISLA BEJUCO. GOLFO DE NICOYA, COSTA RICA



FIG. 4 UBICACION DEL SITIO DE MUESTREO PARA LA DETERMINACION DE PRODUCTIVIDAD PRIMARIA EN LAS ISLAS TORTUGA. GOLFO DE NICOYA, COSTA RICA

disuelto durante todos los meses de muestreo.

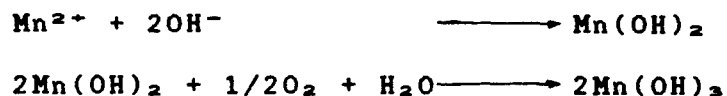
III- Productividad primaria

La productividad primaria de la columna de agua se determinó en dos profundidades distintas en cada sitio de estudio. La escogencia de las profundidades de incubación de las muestras, se basó en la profundidad del disco de Secchi (denominada "profundidad de Secchi") y la ecuación de la extinción de la luz solar: $I_0 = I_z * e^{-kz}$ (I_0 es el porcentaje de intensidad lumínica que incide en la superficie del agua, I_z corresponde al porcentaje de intensidad lumínica a una "profundidad de Secchi" determinada (z) y k es el coeficiente de extinción, el cual en este caso y por ser aguas turbias se toma como $k=1.7/z$) (Holmes, 1970). Si se tiene en cuenta lo anterior, las profundidades correspondientes a $I=50\%$ y a $I=10\%$, se calculan multiplicando la "profundidad de Secchi" por 0.40 y 1.35, respectivamente. Para tal efecto, se utilizó un disco de material acrílico de 30 cm de diámetro.

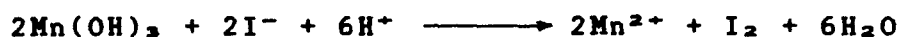
Durante los meses de enero, agosto, setiembre de 1991 y de julio de 1992, se midió también la productividad primaria en la superficie del punto de muestreo ubicado en el canal principal

(Canal 1); de acuerdo con la diferencia promedio encontrada en los datos de estos meses, entre la productividad primaria de la superficie y la siguiente profundidad (I=50%), se calculó un valor para estimar la productividad primaria a I=100% para el resto de los meses, con el fin de integrarla dentro de la columna de agua. Para tomar las muestras de agua a las distintas profundidades calculadas, se usó una botella de Niskin de 1.5 litros de capacidad.

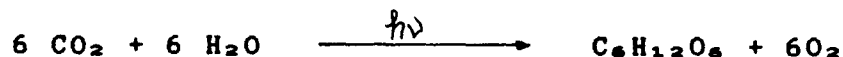
Para determinar la productividad primaria en la columna de agua, se usó el método de la botella clara y oscura (Hall y Moll, 1975). Se utilizó botellas DBO (demanda biológica de oxígeno) entre 250 y 300 ml de capacidad. Se colocaron dos botellas oscuras y tres claras en rosetas a cada profundidad calculada. Se llenaron dos botellas iniciales (antes de la incubación) por cada profundidad, las cuales se fijaron de inmediato con 1.00 ml de $MnCl_2$ y 1.00 ml de disolución alcalina (NaOH-NaI) para la determinación de la concentración de oxígeno según el método de Winkler (Strickland y Parsons, 1972; Gocke, 1986), de acuerdo con las siguientes reacciones:



Se fijó el oxígeno en las muestras con jeringas dispensadoras automáticas. Las botellas en las rosetas se incubaron durante un período de 5 hrs comprendidas entre el segundo y tercer quinto del día (entre 8 am y 1 pm) Gocke *et al.*, (1990). Para las valoraciones yodométricas (concentración de oxígeno) se usó tiosulfato de sodio 0.02N valorado con disolución de yodato de potasio de acuerdo a las reacciones:



Para el cálculo de productividad primaria neta y bruta, se le restó a la concentración de oxígeno determinada en las botellas claras, la concentración de oxígeno de las botellas iniciales y oscuras, respectivamente (Hall y Moll, 1975). Dichas diferencias se convirtieron en unidades de carbono orgánico por medio de un coeficiente fotosintético de 1.20 y uno respiratorio de 0.83, los cuales son característicos de estuarios tropicales (Gocke *com. pers.*, 1990; Gocke *et al.*, 1990). De tal forma que un miligramo de oxígeno liberado equivale a 0.313 miligramos de carbono asimilado. Dicho factor se obtiene por medio de la ecuación:



De acuerdo a esta ecuación fotosintética, por cada 192 g de oxígeno producido, se asimilan 72 de carbono. Así, la proporción carbono/oxígeno sería: $72/192 = 0.375$ (con un Coeficiente Fotosintético=1), pero como se trabajó en aguas tropicales (en donde la recuperación de oxígeno es más rápida que la asimilación de Carbono) se utiliza un Coeficiente Fotosintético=1.2, es decir la proporción es: $0.375/1.2 = 0.313$.

IV- Concentración de nutrimentos inorgánicos disueltos.

A cada profundidad y al principio de cada incubación, se tomó una muestra de 500 ml para la cuantificación de nutrimentos inorgánicos disueltos (NO_2^- , NO_3^- , SiO_4^{3-} , PO_4^{3-}) según el método de Strickland y Parsons (1972) modificado. Se intentó analizar la concentración de amonio (NH_4^+); sin embargo, se presentaron serios problemas en el momento de la determinación del blanco. Las muestras se trasladaron al laboratorio y se congelaron a una temperatura de -10 a -20°C por un período de no más de dos semanas (excepto para las del mes de julio de 1992).

Las lecturas correspondientes a tres alícuotas de cada muestra fueron hechas con un espectrofotómetro Shimadzu UV-140-02 de doble rayo y celdas de 1 cm de paso óptico, para todos los nutrimentos analizados.

V- Contenido de clorofila a y feopigmentos.

Se tomó tres muestras de 500 ml de agua por profundidad y al principio de cada incubación, éstas se filtraron a través de papel Whatman GF/C para la medición de la clorofila a y de los feopigmentos (Strickland y Parsons, 1972). Los pigmentos se extrajeron durante 12 hrs con acetona al 90%. Se utilizó un agitador de tubos de ensayo y perlas de vidrio de unos 3 mm de diámetro para macerar el filtro. Las muestras luego se centrifugaron durante 15 minutos a 4000 rpm y por cada una de éstas se realizó una lectura (a 665 y 750 nm) por medio del método espectrofotométrico sugerido por Lorenzen (1967) y Strickland y Parsons (1972) con las fórmulas:

$$\text{Clorofila } \underline{a} \text{ (mg/m}^3\text{)} = \frac{26.7(665o - 665a) * v}{V * l}$$

$$\text{Feopigmentos (mg/m}^3\text{)} = \frac{26.7(1.7 [665a] - 665o) * v}{V * l}$$

Donde 665o = extinción a 665 nm antes de la acidificación

665a = extinción a 665 nm después de la acidificación

v = volumen de acetona usado para la extracción (ml)

V = volumen de agua filtrado (l)

l = paso óptico de la celda (cm)

Se usó para esto un espectrofotómetro Shimadzu UV-140-02 de doble rayo y celdas de 1 cm de longitud.

VI- Otros parámetros ambientales.

En cada punto de muestreo y para cada profundidad, se midió la temperatura del agua (directamente de la muestra tomada con la Botella de Niskin) con un termómetro de mercurio y la salinidad con un refractómetro óptico. La temperatura se tomó siempre entre las 0700 y las 0830 hrs y con muestras de 1.0 a 1.5 m de profundidad. La radiación solar incidente en el lugar de muestreo, fue medida durante los meses de marzo a febrero de 1991 con un actinógrafo bimetalico (radiómetro) marca Kahlsico 01AM100 instalado en las cercanías del área de estudio. Para hacer la transformación de los datos de las bandas de este radiómetro, se utilizaron datos promedio de la temperatura ambiental obtenidos de la estación meteorológica más cercana, ubicada en la provincia de Puntarenas a unos 60 Km del canal principal del Estero de Morales. Los datos de precipitación se obtuvieron de esta misma estación meteorológica. En cada muestreo se midió la profundidad y el "estado de marea", el cual se clasificó como: bajando fuertemente, bajando, punto muerto, subiendo y subiendo fuertemente.

El porcentaje de saturación de oxígeno se determinó por transformación de los valores obtenidos en la titulación de las muestras iniciales tomadas en botellas DBO, a ml O₂/l y luego a términos porcentuales, por medio de la temperatura y salinidad registradas en el momento de tomar la muestra de agua, de acuerdo con Raymond (1980) y Grasshoff (1983).

VII- Análisis estadísticos

Se aplicó la correlación lineal de Spearman (Siegel, 1986) para investigar si existía una relación entre la productividad primaria neta (g C/m²·d) y cada uno de los parámetros físico-químicos, clorofila *a* y feopigmentos determinados. Asimismo, se aplicó la correlación lineal con el fin de analizar si había una relación entre las distintas variables. Un análisis similar se realizó con los datos originales (mg O₂/l) por medio de la correlación lineal de Pearson (Sokal y Rohlf, 1983). Para todos estos análisis se empleó el paquete estadístico Systat (Dixon, 1974).

En los análisis de correlación se empleó los datos de productividad en mg O₂/l para cada día de muestreo, determinados con el método de Winkler. Se consideró aparte los datos correspondientes al mes de mayo, de 1991, por presentar características únicas en todo el período de muestreo (muy poca luminosidad,

productividad primaria muy baja y concentraciones de clorofila a muy altas).

La división entre estación seca y lluviosa se determinó con los datos de precipitación (seca <70 mm por mes; lluviosa >70 mm por mes). Se aplicó la prueba U-Mann Whitney (Siegel, 1986) para determinar si había diferencia entre los valores correspondientes a la estación seca y la estación lluviosa de todos los parámetros medidos. El paquete estadístico Statgraphics (Dixon, 1974) fue utilizado con este propósito.

Se comparó con U-Mann Whitney los distintos puntos de muestreo en cuanto a productividad primaria neta, en mg C/m²·d y en mg O₂/l, contenido de clorofila a y feopigmentos, por medio del paquete Statgraphics.

Para determinar si había diferencias entre profundidades muestreadas en el Canal 1 en cuanto a productividad primaria neta y concentración de clorofila-a, se aplicó la prueba de U-Mann Whitney con el Statgraphics.

La prueba Kruskal-Wallis (Siegel, 1986) se utilizó para determinar si había diferencias entre los distintos estados de

marea, (bajando fuertemente, bajando, marea muerta y subiendo) en cuanto a productividad primaria.

Se aplicó un Análisis de Factores Principales (Manly, 1986) con el fin de determinar las variables (productividad primaria, clofila a, feopigmentos, concentración de nutrimentos y el resto de variables ambientales) que más influencia presentaron en la variación total de los datos. Para esto se empleó el paquete Systat y se usó la cuantificación de productividad primaria en mg de oxígeno por litro.

RESULTADOS

I- Productividad Primaria.

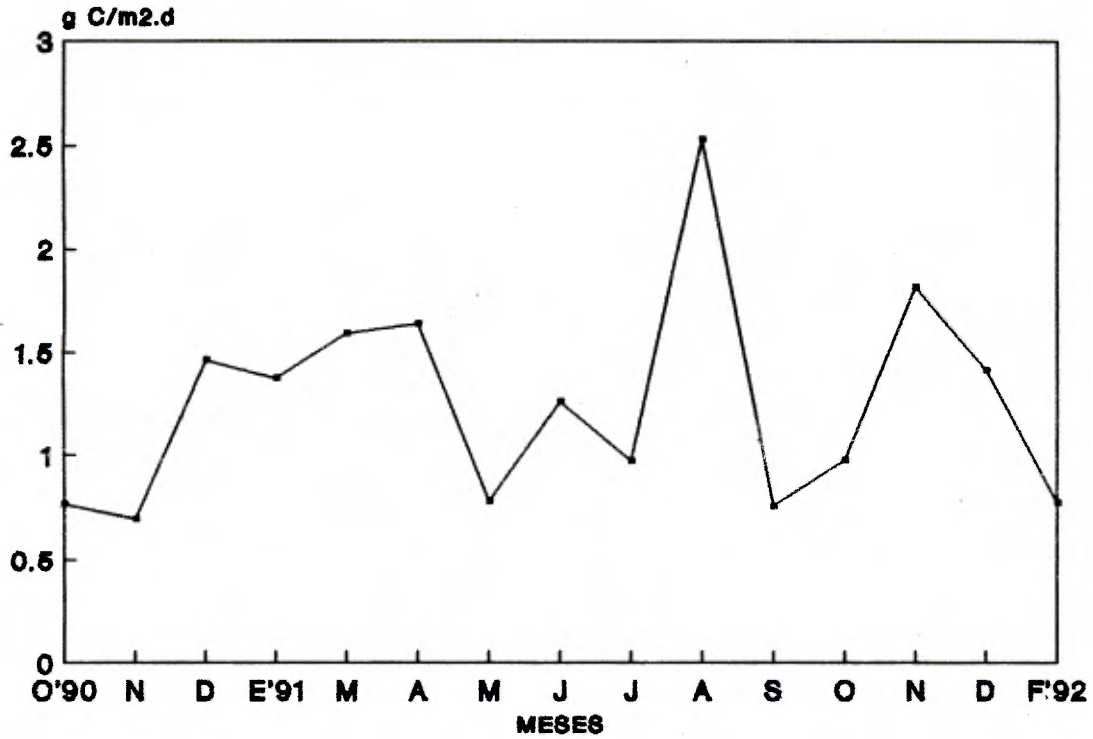
La productividad primaria neta de la columna de agua en Canal 1 presentó valores con un ámbito entre $0.69 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{d}$ (setiembre 1990) y $2.53 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{d}$, con un promedio de $1.20 \pm 0.70 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{d}$. La productividad primaria bruta osciló entre $0.74 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{d}$ y $2.56 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{d}$ con un promedio de $1.56 \pm 0.50 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{d}$. En la Fig. 5 puede observarse la variación presentada por la productividad primaria neta y bruta durante el período estudiado, excepto setiembre 1990. En ambos casos, se denota un incremento de producción durante los meses de agosto y noviembre de 1991.

Hubo una diferencia significativa entre las estaciones seca y lluviosa en cuanto al promedio de productividad primaria neta ($z=2.196$, $p<0.03$), el más alto fue el correspondiente a la estación seca (estación seca: $1.44 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{d}$; estación lluviosa: $0.99 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{d}$). Para calcular estos valores se utilizó los datos promedio por mes de productividad primaria neta.

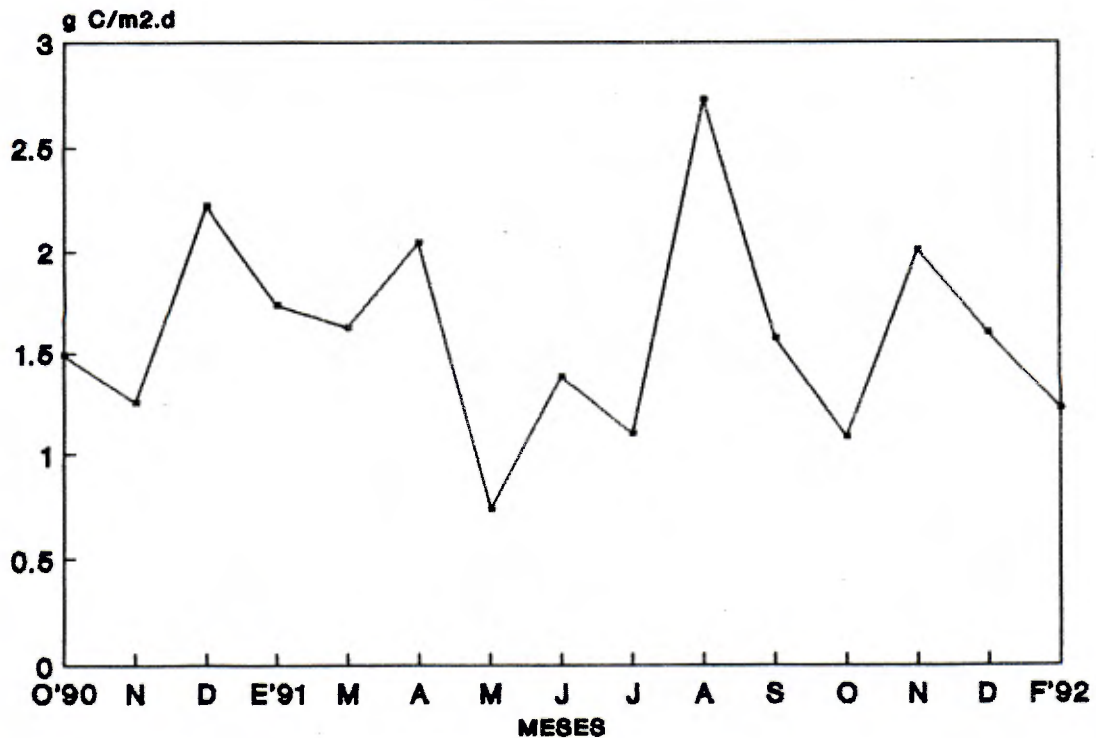
Se determinó una diferencia significativa entre las profundidades con $I=50\%$ e $I=10\%$ en cuanto a productividad primaria neta ($z=-2.51$, $p<0.006$) con valores promedio de 0.11 y $0.08 \text{ g C/m}^3 \cdot \text{h}$ (o 1.32 y $0.96 \text{ g C/m}^3 \cdot \text{d}$, respectivamente).

Fig. 5. Variación mensual de la productividad primaria neta y bruta ($\text{g C/m}^2 \cdot \text{d}$) de la columna de agua en el canal principal (Canal 1) del Estero de Morales. Golfo de Nicoya, Costa Rica.

PRODUCTIVIDAD PRIMARIA NETA



PRODUCTIVIDAD PRIMARIA BRUTA



Se encontró una correlación positiva significativa entre productividad primaria neta y contenido de clorofila a (n=22, $r_s=0.375$, $p<0.05$). Se detectó una correlación inversa entre productividad primaria neta y concentración de PO_4^{3-} (n=27, $r_s=0.375$, $p<0.05$) y una correlación positiva entre productividad primaria neta y salinidad (n=27, $r_s=0.34$).

No se encontró una correlación positiva entre productividad primaria neta y concentración de los nutrimentos inorgánicos disueltos estudiados, ni con los parámetros físicos. Tampoco se detectó correlación con el porcentaje de saturación de oxígeno ($r_s=0.294$, $p>0.05$).

II- Nutrimentos inorgánicos disueltos.

Los valores promedio de NO_3^- variaron desde $< 0.05 \mu\text{mol/l}$ hasta $4.07 \mu\text{mol/l}$, con un promedio de $0.62 \pm 0.94 \mu\text{mol/l}$. Las concentraciones de NO_2^- estuvieron entre $< 0.05 \mu\text{mol/l}$ hasta $2.51 \mu\text{mol/l}$ con un promedio de $0.53 \pm 0.51 \mu\text{mol/l}$. El SiO_4^{3-} presentó valores en su concentración de $1.69 \mu\text{mol/l}$ a $85.40 \mu\text{mol/l}$, con un promedio de $20.41 \pm 18.39 \mu\text{mol/l}$. Para el caso del PO_4^{3-} las concentraciones oscilaron entre $0.09 \mu\text{mol/l}$ y $2.07 \mu\text{mol/l}$ con un promedio de $0.90 \pm 0.55 \mu\text{mol/l}$. La variación de las concentraciones de los nutrimentos inorgánicos disueltos determinados se

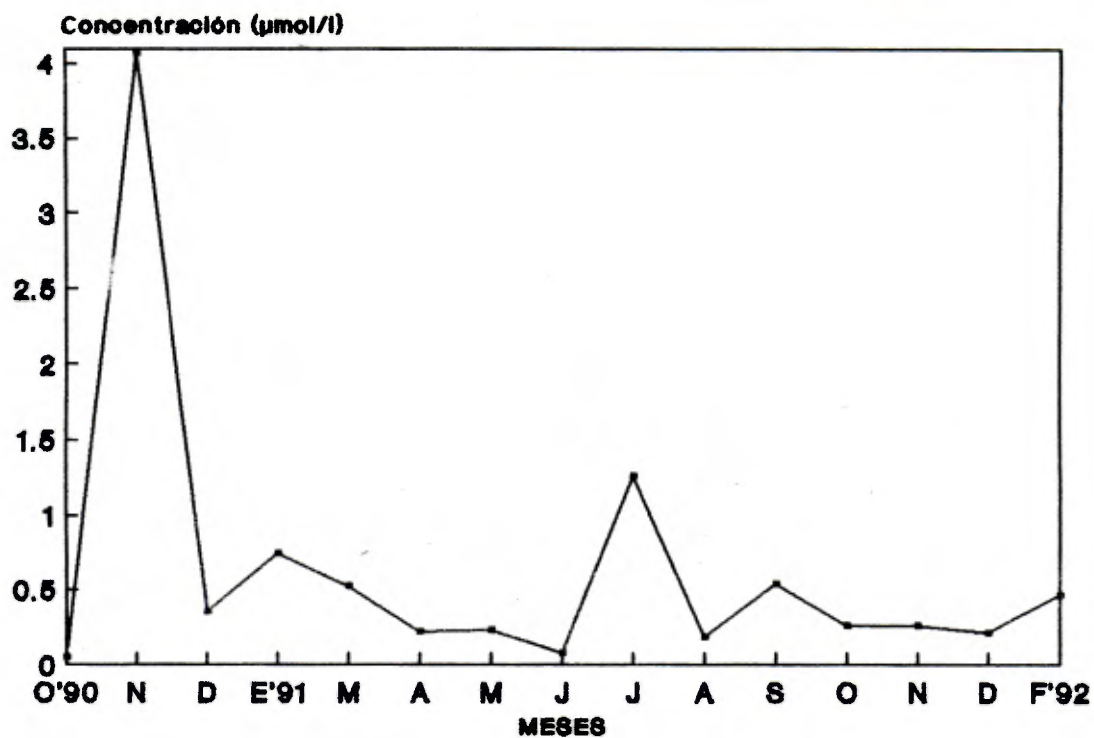
presenta en las Figs. 6-8. Se puede apreciar que la concentración de todos los nutrientes inorgánicos estudiados experimentó tendencias similares: hubo una reducción durante los meses de noviembre y diciembre de 1990 y 1991. Se nota además que durante los meses de abril a junio hubo un incremento de las concentraciones. Se presentaron aumentos muy evidentes para todos los casos durante el mes de noviembre de 1990 y de julio de 1991.

Al analizar los resultados de las variaciones en nutrientes (Figs. 6-8) con los de productividad primaria (Fig. 5), se observa que existen valores máximos de esta última que coinciden con bajas concentraciones de los primeros.

No se encontró una diferencia significativa entre las estaciones seca y lluviosa en cuanto a concentraciones de los distintos nutrientes estudiados, excepto para el NO_2^- ($z=-1.73$, $p<0.04$ para una cola). Los valores promedio por estación seca y lluviosa se presentan en el Cuadro 1. Puede observarse que todos los nutrientes estudiados presentaron concentraciones más altas durante los meses correspondientes a la estación lluviosa. Sin embargo, también se aprecia en el Cuadro 1, que los datos de desviación estandar son altos (gran variabilidad) por lo que es complicado afirmar que existe una tendencia específica.

Fig. 6. Variación mensual de la concentración ($\mu\text{mol/l}$) de nitrato y nitrito disueltos en el canal principal (Canal 1) del Estero de Morales. Golfo de Nicoya, Costa Rica.

NITRATO



NITRITO

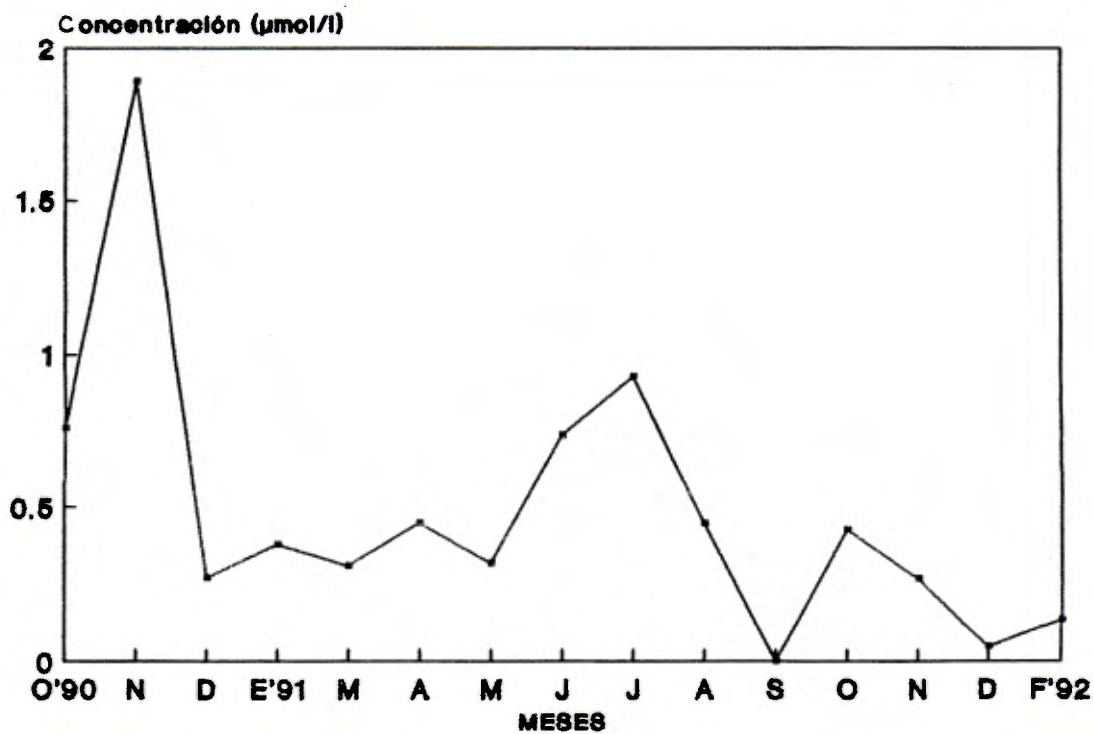


Fig. 7. Variación mensual de la concentración (µmol/l) de silicato disuelto en el canal principal (Canal 1) del Estero de Morales. Golfo de Nicoya, Costa Rica.

SILICATO

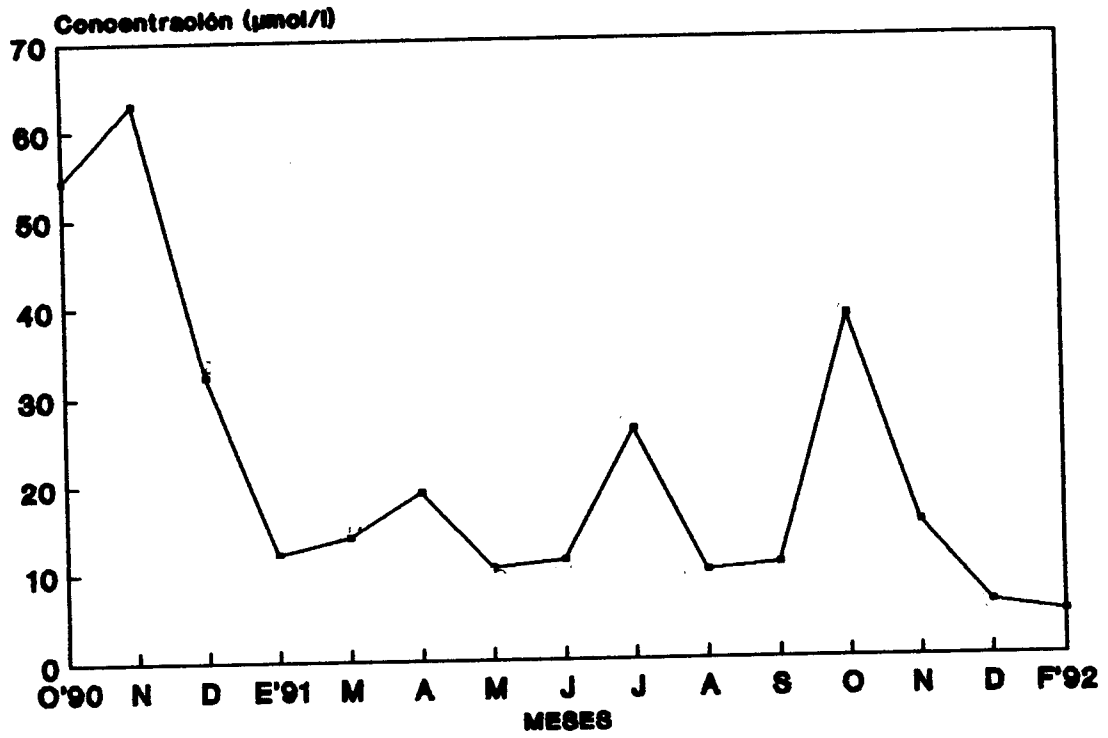
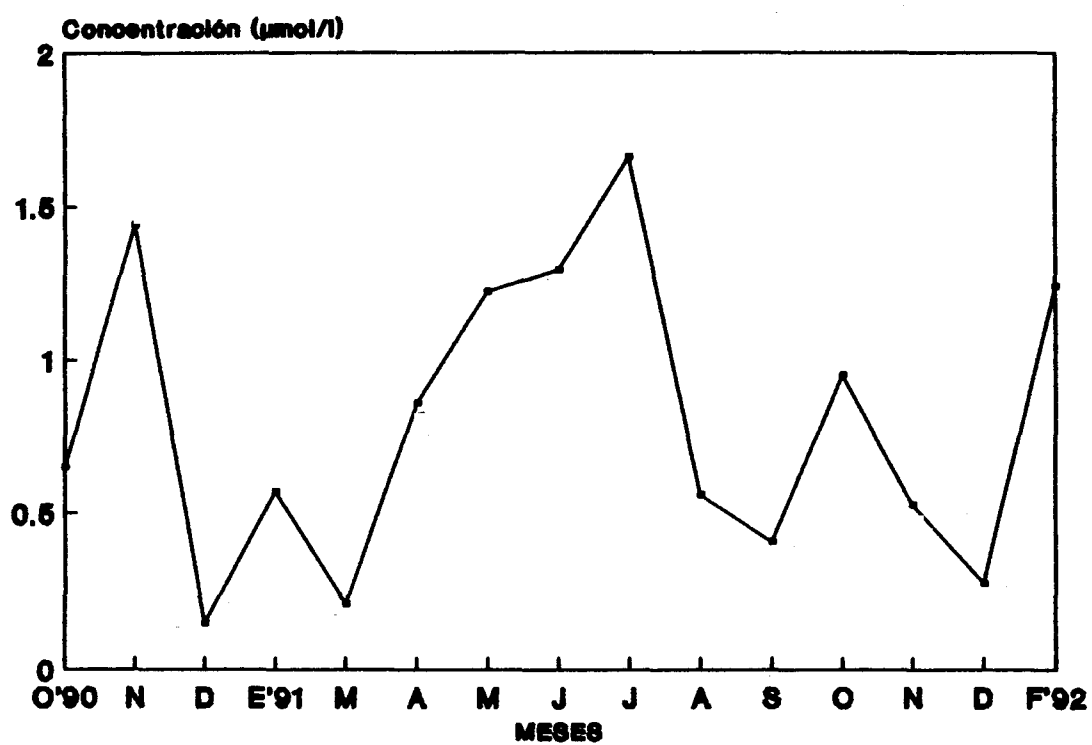


Fig. 8. Variación mensual de la concentración ($\mu\text{mol/l}$) de fosfato disuelto en el canal principal (Canal 1) del Estero de Morales. Golfo de Nicoya, Costa Rica.

FOSFATO

Cuadro 1. Valores promedio y desviación estándar de la concentración ($\mu\text{mol/l}$) de nutrimentos durante la estación lluviosa y seca, en el punto de muestreo Canal 1. Estero de Morales, Golfo de Nicoya.

	ESTACION LLUVIOSA				ESTACION SECA			
	NO3	NO2	SiO4	PO4	NO3	NO2	SiO4	PO4
PROM.:	0.83	0.63	25.73	0.98	0.39	0.27	14.75	0.55
D.E.:	1.28	0.55	21.23	0.44	1.28	0.14	9.18	0.39

Se detectaron correlaciones positivas significativas entre los valores de las concentraciones presentados durante todo el período de muestreo para $\text{NO}_2^- - \text{NO}_3^-$, $\text{NO}_2^- - \text{SiO}_4^{3-}$ y $\text{SiO}_4^{3-} - \text{PO}_4^{3-}$ ($r_s = 0.512, 0.416, 0.497$, respectivamente con $p < 0.05$).

III-Clorofila a y feopigmentos.

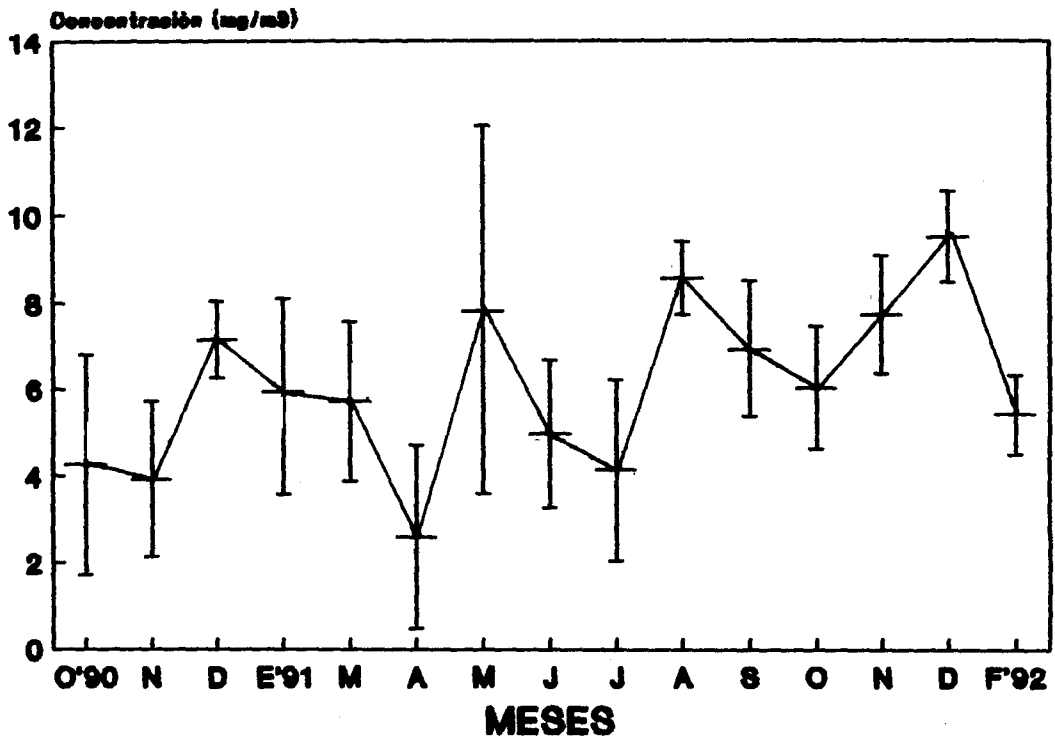
Las concentraciones de clorofila a y feopigmentos en el Canal 1, oscilaron entre 0.53 mg/m^3 (abril 1991) y 15.22 mg/m^3 (mayo 1991) con un promedio de $6.11 \pm 2.48 \text{ mg/m}^3$ para la primera y entre 0.10 mg/m^3 y 7.85 mg/m^3 (promedio = $2.53 \pm 1.53 \text{ mg/m}^3$) para los segundos. En la Fig. 9 puede observarse la variación que ambos parámetros experimentaron a lo largo del período de estudio. Al comparar ésta con la Fig. 5, se hace evidente que no todos los máximos de productividad primaria neta coinciden con una alta concentración de clorofila a.

No se detectó una diferencia significativa entre las estaciones seca y lluviosa en cuanto a concentración de clorofila a, ni tampoco entre las profundidades con $I=50\%$ e $I=10\%$ ($z=0.528$, $p>0.3015$), el promedio de clorofila a fue de 6.03 mg/m^3 y 6.14 mg/m^3 , respectivamente.

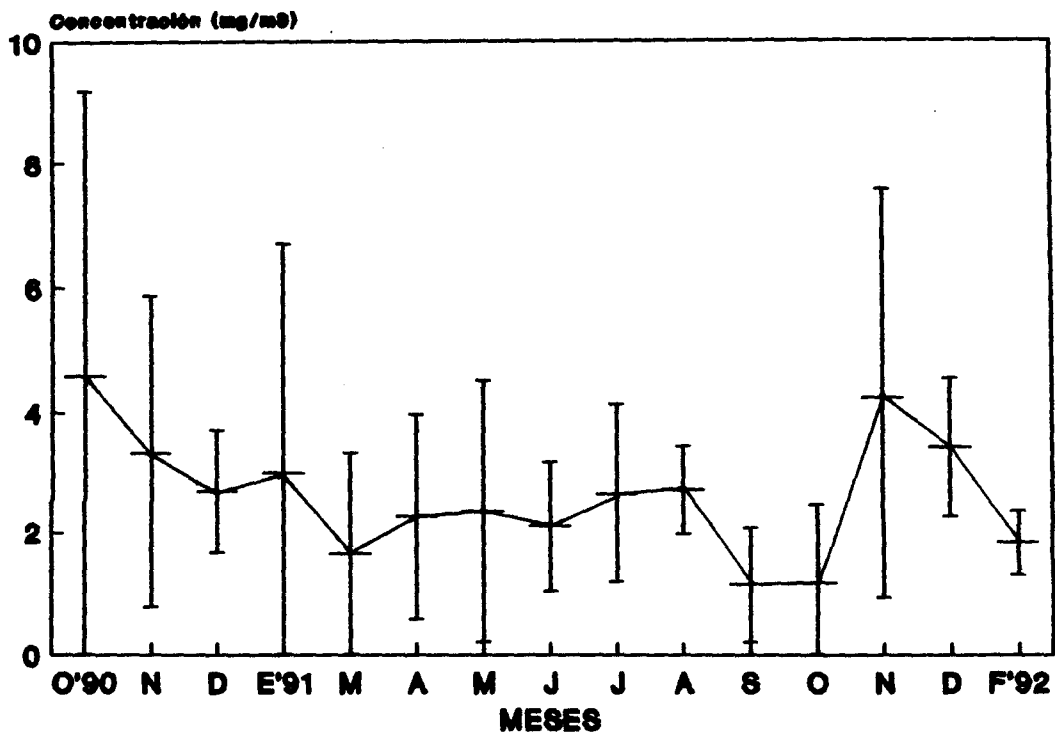
Se determinó una correlación significativa inversa entre concentración de clorofila a con NO_2^- , NO_3^- , SiO_4^{3-} y salinidad

Fig. 9. Variación mensual de la concentración de clorofila a y feopigmentos en la columna de agua del canal principal (Canal 1) del Estero de Morales. Golfo de Nicoya, Costa Rica.

CLOROFILA a



FEOPIGMENTOS



(n=25, $r_s = -0.571$, -0.468 , -0.539 , -0.541 , respectivamente con $p < 0.05$).

Se encontró, una correlación positiva entre la concentración de feopigmentos y el estado de mareas (n=29, $r_s = 0.343$, $p < 0.05$) lo que indica que existe una mayor concentración de feopigmentos cuando la marea se encuentra subiendo fuertemente. Por otro lado, se detectó una correlación inversa significativa entre concentración de feopigmentos y "profundidad de Secchi" (n=15, $r_s = -0.429$, $p < 0.05$).

IV- Otros parámetros ambientales.

La precipitación registrada durante el período de muestreo en la estación meteorológica más cercana al Estero de Morales, estuvo entre los valores de < 1.0 mm/mes (febrero 1992) y 364.7 mm/mes (mayo 1991). La asignación de los meses a estación lluviosa y seca, se basó en el promedio mensual de precipitación, lo que dio como resultado diciembre a abril como seca y mayo a noviembre como lluviosa. Noviembre de 1991, sin embargo, se clasificó como seco por presentar una precipitación de 22.6 mm.

La salinidad para el Canal 1 osciló entre 24 o/oo (octubre 1990) a 32 o/oo (abril 1991), con un promedio de 28 ± 2.0 o/oo.

La temperatura del agua presentó valores de 27.0°C (junio 1991) a 30.0°C (abril 1991) con un promedio de $28.8 \pm 0.9^\circ\text{C}$. Los valores promedio de radiación solar por mes (durante doce meses) variaron desde 197.6 cal/cm² (mayo 1991) a 334.6 cal/cm² (marzo 1991) (Fig. 10). Al comparar los resultados de productividad primaria neta (Fig. 5) con la radiación solar (Fig. 10) no se nota una tendencia clara, excepto durante el mes de mayo de 1991 en que hubo una reducción de radiación solar promedio y de productividad primaria neta.

La "profundidad de Secchi" presentó valores entre 0.55 y 1.20 m.

La saturación de O₂ varió desde 47 % (mayo 1991) a 99 % (diciembre 1990) (Fig. 11). Este parámetro presentó una estacionalidad clara. Durante el período muestreado, la mayoría de los meses con mayor concentración de O₂ disuelto, estaban clasificados como estación seca. Un resumen de los datos obtenidos para el porcentaje de saturación de O₂ se presenta en el Cuadro 2. Las diferencias de saturación de oxígeno fueron mayores para la estación seca.

Fig. 10. Variación mensual de la radiación solar
(cal/cm²) en el área aledaña al canal
principal (Canal 1) del Estero de Morales.
Golfo de Nicoya, Costa Rica.

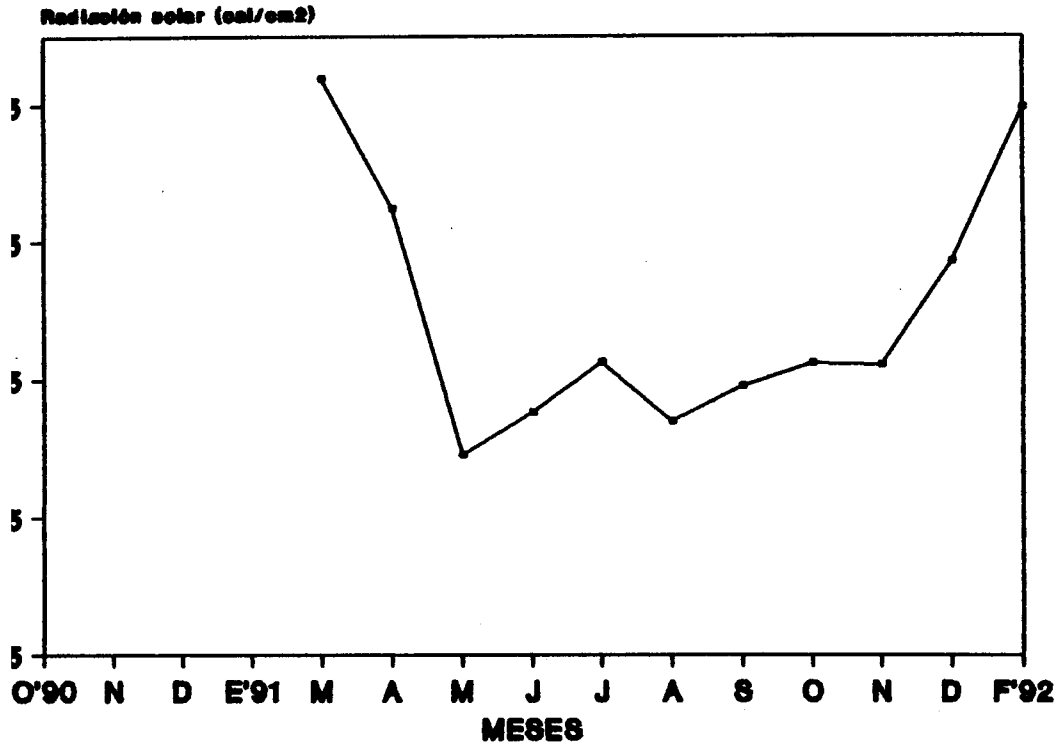
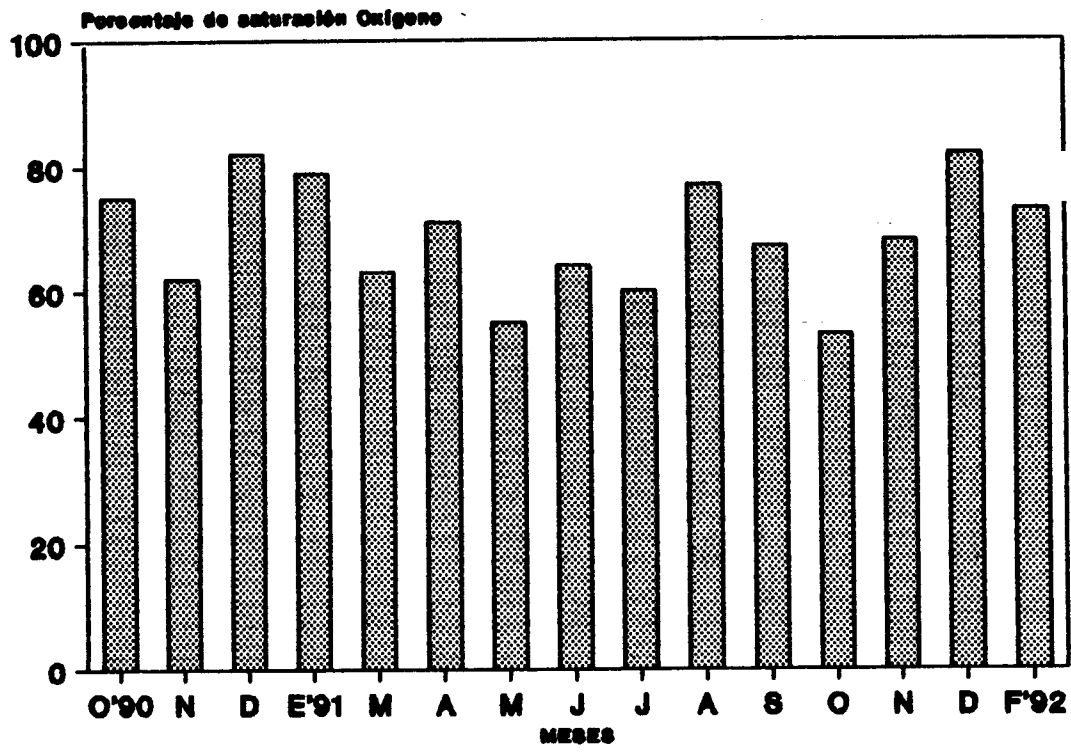


Fig. 11. Variación mensual del porcentaje de saturación de oxígeno en la columna de agua para el canal principal (Canal 1) del Estero de Morales. Golfo de Nicoya, Costa Rica.



Cuadro 2. Porcentajes de saturación de oxígeno (mínimo, máximo, promedio y desviación estándar) durante las estaciones lluviosa y seca en el Canal 1 en Estero de Morales, Golfo de Nicoya.

	ESTACION LLUVIOSA		ESTACION SECA	
	Superficie	Fondo	Superficie	Fondo
MIN.:	47	49	58	54
MAX.:	81	77	99	94
PROM.:	63	61	73	69
S.D.:	9.46	9.97	10.51	11.91
PROM/EST.:	62		71	

Hubo una diferencia significativa entre la estación seca y la lluviosa, en cuanto a radiación solar en el Canal 1 ($z=2.28$, $p<0.02$). La radiación solar, alcanzó un promedio mayor durante la estación seca (a la cual pertenecen la mayoría de los datos). El resto de los parámetros físicos estudiados, no presentó diferencias ($z<0.70$, $p>0.50$).

Se detectó una correlación positiva entre la radiación solar y la salinidad ($n=12$, $r_s=0.575$, $p<0.05$). Se presentó una correlación positiva entre la "profundidad de Secchi" y el estado de la marea ($n=29$, $r_s=0.317$, $p<0.05$), esto significa que en el momento de muestreo, si la marea estaba bajando fuertemente, la "profundidad de Secchi" disminuía. Por el contrario, la salinidad se relacionó inversamente con el estado de la marea ($n=29$, $r_s=-0.357$, $p<0.05$).

No hubo diferencia significativa entre los distintos estados de marea (bajando fuertemente, bajando, muerta y subiendo) en cuanto a productividad primaria ($H=5.40$, $gl=3$, $p>0.05$).

V-Comparación entre los diferentes sitios de muestreo.

Un resumen comparativo de los distintos sitios de muestreo se presenta en el Cuadro 3. Los datos representan promedios de más

de un muestreo, con excepción de los correspondientes a los pares Canal 1-Bejuco y Canal 1-Tortuga, que fueron medidos una sola vez. Como puede observarse en el Cuadro 3, entre Canal 1 y Canal 2, se presentan diferencias muy sutiles, la más evidente fue la concentración de clorofila a. No existieron diferencias significativas entre todos los sitios de muestreo en cuanto a productividad primaria neta y concentración de clorofila a ($z < 0.40$, $p > 0.05$).

Se detectó una diferencia significativa entre el Canal 1 y Bejuco en cuanto a concentración de clorofila a ($z = 2.822$, $p < 0.004$), y entre el Canal 1 y Tortuga, en cuanto a concentración tanto de clorofila a como de feopigmentos ($z = -3.57$, $p < 0.0003$ y $z = -3.54$, $p < 0.0004$, respectivamente). Además de lo que se visualiza en el Cuadro 3, los valores de productividad neta en $g C/m^2 \cdot d$ del Canal 1 y Tortuga difieren, los valores fueron mayores para $I = 100\%$ e $I = 50\%$ en el primero con respecto al segundo. Por otra parte, es muy claro que el sitio de muestreo Tortuga, presenta una menor concentración de NO_2^- , SiO_4^{3-} , PO_4^{3-} que Canal 1 y una mayor concentración de NO_3^- , lo cual se verifica estadísticamente.

Aparte de las ya descritas, existen otras diferencias como por ejemplo en el caso de la concentración de SiO_4^{3-} en el Canal 1 y

Cuadro 3. Comparación de los promedios de las variables medidas: productividad primaria neta (gC/m²/d); clorofila-a y feopigmentos (mg/m³); nutrientes (µmol/l); profundidad de Secchi (m).; salinidad (ppmil); temperatura agua (°C) para todos los puntos de muestreo. Golfo de Nicoya.

Pto.Muest.	PPNETA	CLOR.-A	FEOPIGH.	NO3	NO2	SiO4	PO4	SECCHI	SALIN.	TEMP.
Canal 1	1.11	3.092	1.833	0.48	0.65	16.29	1.40	0.90	29.0	28.0
Canal 2	1.15	5.976	1.481	0.25	0.56	13.83	1.23	0.95	29.5	29.0
Canal 1	1.18	6.912	2.311	0.35	0.35	21.37	0.63	0.90	28.0	29.0
Cortezas	1.69	8.523	2.727	0.05	0.22	4.67	0.60	1.40	28.0	29.0
Canal 1	0.77	5.429	1.860	0.22	0.14	4.83	1.24	0.85	30.0	29.5
Bejuco	0.78	9.879	1.896	0.47	0.52	6.09	0.38	2.23	29.0	29.0
Canal 1	0.950	5.340	2.261	0.83	0.20	7.92	0.67	0.55	29.5	30.0
Tortuga	2.006	1.899	0.421	1.40	0.07	0.34	0.44	5.60	30.5	29.5

las Cortezas, ya que la concentración detectada en la primera fue casi cinco veces mayor que la segunda.

En cuanto al porcentaje de saturación de oxígeno, Canal 1 presentó un valor alrededor de 68 %, en tanto que en Canal 2 el promedio fue de 62 %; Cortezas alrededor de 85 %, Bejuco de 101 % (en estación seca) y Tortuga de 97 % (en estación lluviosa).

VI-Análisis de factores principales

El Análisis de Factores Principales muestra que los componentes (factores) resultantes explican, cada uno, un porcentaje bajo de la variación total presentada por los datos (Cuadro 4). Se requirió de 9 de los 13 factores para explicar aproximadamente el 81 % de la variación total. Muchas fueron las variables que influyeron para cada uno de los factores. En el Cuadro 4 se menciona la variable que más influencia tuvo para el factor correspondiente.

Cuadro 4. Porcentaje de variación explicada por cada uno de los componentes del Análisis de Factores Principales aplicado a los datos analizados en el canal principal del Estero de Morales. Golfo de Nicoya, Costa Rica.

NUMERO DE FACTOR	PORCENTAJE EXPLICADO DE LA VARIANCIA TOTAL	VARIABLE CON MAYOR INFLUENCIA
1	16.58	Concentración de Silicato
2	7.92	Marea
3	9.72	Marea
4	7.41	Productividad primaria
5	7.78	Clorofila-a
6	7.57	Marea
7	7.37	Productividad primaria
8	9.65	Radiación solar
9	7.47	Marea
10	7.71	Concentración de nitrato
11	7.69	Temperatura
12	2.00	Concentración de nitrito
13	1.24	Salinidad

DISCUSION

Los valores de productividad primaria neta obtenidos en el Estero de Morales, en las Islas Cortezas y en la Isla Bejuco ubican al Golfo de Nicoya dentro de uno de los estuarios más productivos a nivel mundial (Cuadro 5 y Fig. 12). Se considera que el Golfo de Nicoya presenta un promedio de productividad primaria neta de $1.20 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{d}$ (alrededor de $450 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{año}$). Estos ámbitos superan los obtenidos en diversas zonas tropicales y subtropicales. Pueden mencionarse el caso del Golfo de Cariaco en Venezuela, algunos puntos del Atlántico tropical e incluso zonas de afloramiento, como las aguas costeras de Perú (Cuadro 5 y Fig. 12). Respecto a las áreas templadas cuyos promedios de productividad oscilan (según la información del Cuadro 5) entre 80 y $450 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{año}$, el Golfo posee valores superiores en la mayoría de los casos.

Debe señalarse que tanto los resultados obtenidos en el presente estudio como muchos de los que se presentan en el Cuadro 5, superan los documentados para "provincias clásicas" propuestas por Ryther (1969).

Sin embargo, hacer una comparación a gran escala a nivel mundial, no es sencillo, dada la falta de métodos estandarizados

Cuadro 5. Productividad primaria diaria y anual en diferentes ecosistemas estuarinos y costeros del mundo. (El número a la izquierda de cada región corresponde a su ubicación en la Figura 12.)

REGION	DATO ORIGINAL DOCUMENTADO	PRODUCTIVIDAD		PRODUCTIVIDAD		FUENTE
		gC/m ³ ·d	gC/m ³ ·a	gC/m ² ·d	gC/m ² ·a	
1 Suroeste de Islandia	Varios promed.			1.1		Raine et.al., 1998
2 West Spitsbergen, Noruega	158 gC/m ² ·a				158	Eilertsen et al, 1989
3 Mar Báltico Sur						
Gdansk Deep	124.4 gC/m ² ·a				124	Renk et al, 1988
Bornholm Deep	88.8 gC/m ² ·a				89	
Gotland Deep	107.2 gC/m ² ·a				107	
4 Mar de Wadden						Cadée, 1986
Años 1964-1976	158 gC/m ² ·a				158	
Años 1981-1985	300 gC/m ² ·a				300	
5 Bahía de Plymouth, Ingl.						
Años 1964-1986	2-12 gC/m ² ·d			2-12		Boalch, 1987
6 Bahía Morlaix, Inglaterra	1-107 mgC/m ³ ·d	0.0001-0.107			314	Wafer et al, 1983
7 Mar Negro, Rumania	47.2-475.4 mgC/m ³ ·d	0.047-0.475	54.8			
	54.8 gC/m ³ ·a					
8 Bahía Kyunggi, Mar Amarillo, Corea	883.9 mgC/m ² ·d			0.884	320	Chung y Park, 1988
	320.0 gC/m ² ·a					
9 Estuario de Gernika, España						de Madariaga y Orive, 1989
Verano	238.5 mgC/m ³ ·hr	2.856				
Invierno	0.7 mgC/m ³ ·hr	0.008				
Primavera-otoño	3-4 mgC/m ³ ·hr	0.036-0.048				
10 Bahía de San Francisco USA (estia. modelo matem)	80-210 gC/m ² ·a				80-210	Cloern, 1987
11 Estuario de Delaware, USA Superior	307 gC/m ² ·a				307	Pennock y Sharp, 1986
	0.1-1.3 gC/m ² ·d			0.1-0.3		
	Inferior 0.1-4.2 gC/m ² ·d			0.1-4.2		

Cuadro 5 . Productividad primaria diaria y anual en diferentes ecosistemas estuarinos y costeros del mundo.(Continuación).

REGION	DATO ORIGINAL DOCUMENTADO	PRODUCTIVIDAD		PRODUCTIVIDAD		FUENTE
		gC/m ³ ·d	gC/m ³ ·a	gC/m ² ·d	gC/m ² ·a	
12 Bahía de Tomales, USA	0.2-2.2 gC/m ² ·d 400 gC/m ² ·a			0.2-2.2	400	Cole, 1989
13 Estuarios de Georgia, USA	300 gC/m ² ·a				300	Yoder y Bishop, 1985
14 Estuario Rio Neuse, USA	342.6 gC/m ² ·a				343	Mallin et al, 1991
15 Bahía Great South, N.Y. USA	450 gC/m ² ·a				450	Lively et al, 1983
16 Atlántico Tropical						
A 21°40'N 18W	1.920 gC/m ² ·d			1.920		Gieskes et al, 1984
B 20N 27W	0.870 gC/m ² ·d			0.870		
C 20N 36W	0.750 gC/m ² ·d			0.750		
17 Mar Árabe S.E. SUPERF.	7.74 mgC/m ³ ·d	0.008				Sumitra et al, 1989
COLU.AGUA	95.97 mgC/m ³ ·d	0.096				
18 Mar Rojo, Arabia Saudita	390 gC/m ² ·a				390	Shaikh et al, 1986
19 Laguna Buenaventura, Cuba	924 m102/m ² ·d					González y Nodar, 1981
20 Hilutangan Channel, Filip (Aguas oligotróficas)	4.6-10.6 mgC/m ³ ·d Columna agua	0.005- 0.011				von Bodungen et al, 1985
21 Vietnam Central	20-100 mgC/m ² ·d					0.02-0.1 Sorokin, 1991
Arrecife de coral	200-300 mgC/m ³ ·d 1-5 mgC/m ³ ·d	0.2-0.3 0.001-0.005				
22 Lag.Gran Barrera, Austral.						Revelante y Gilmarin 1982
Laguna interna	>10 mgC/m ³ ·hr	>0.12				
Afueras de la laguna	1.3-4.2 mgC/m ³ ·hr	0.016-0.050				
23: Islas Cortezas, Costa Rica						Gocke et al, 1990
Sin marea roja	0.32 gC/m ² ·hr			3.84		
Con marea roja	0.64 gC/m ² ·hr			7.68		

Cuadro 5 . Productividad primaria diaria y anual en diferentes ecosistemas estuarinos y costeros del mundo (Continuación).

REGION	DATO ORIGINAL DOCUMENTADO	PRODUCTIVIDAD		PRODUCTIVIDAD		FUENTE
		gC/m ³ ·d	gC/m ³ ·a	gC/m ² ·d	gC/m ² ·a	
24 Aguas costeras, Perú (Afloramiento)	>200 gC/m ² ·a			>200		University of Calif., 1967
25 Golfo de Cariaco, Venezuela	0.70 gC/m ² ·d aflo 0.43 gC/m ² ·d norm 231 gC/m ² ·a			0.70 0.43	231	Mandelli y Ferraz de Reyes, 1982
26 Laguna de Tacariguá, Venez	30-187.76 mgC/m ³ ·hr	0.36-2.25				Rodriguez y Conde, 1989
Laguna de Maracaibo, Venez	46.33 mgC/m ³ ·hr	0.556				
27 Bahía de Paranaguá, Brasil	0.01-7.36 mgC/m ³ ·hr	0.0001-0.088				Brandini, 1985
Océano abierto	50 gC/m ² ·a			50		Ryther, 1969
Zonas costeras	100 gC/m ² ·a			100		
Zonas de afloramiento	300 gC/m ² ·a			300		
28 COSTA RICA						
Canal Estero Pta. Morales 1ra. estación	100 mgC/m ² ·hr 79 mgC/m ³ ·hr	0.948	346	1.202	439	Este estudio, 1993
Canal 2da. estación	89 mgC/m ² ·hr 79 mgC/m ³ ·hr	0.948		1.068		
Islas Cortezas	141 mgC/m ² ·hr 70 mgC/m ³ ·hr	0.839		1.689		
Isla Bejuco	65 mgC/m ² ·hr 27 mgC/m ³ ·hr	0.322		0.777		
Islas Tortuga	234 mgC/m ² ·hr 31 mgC/m ³ ·hr	0.154		2.806		

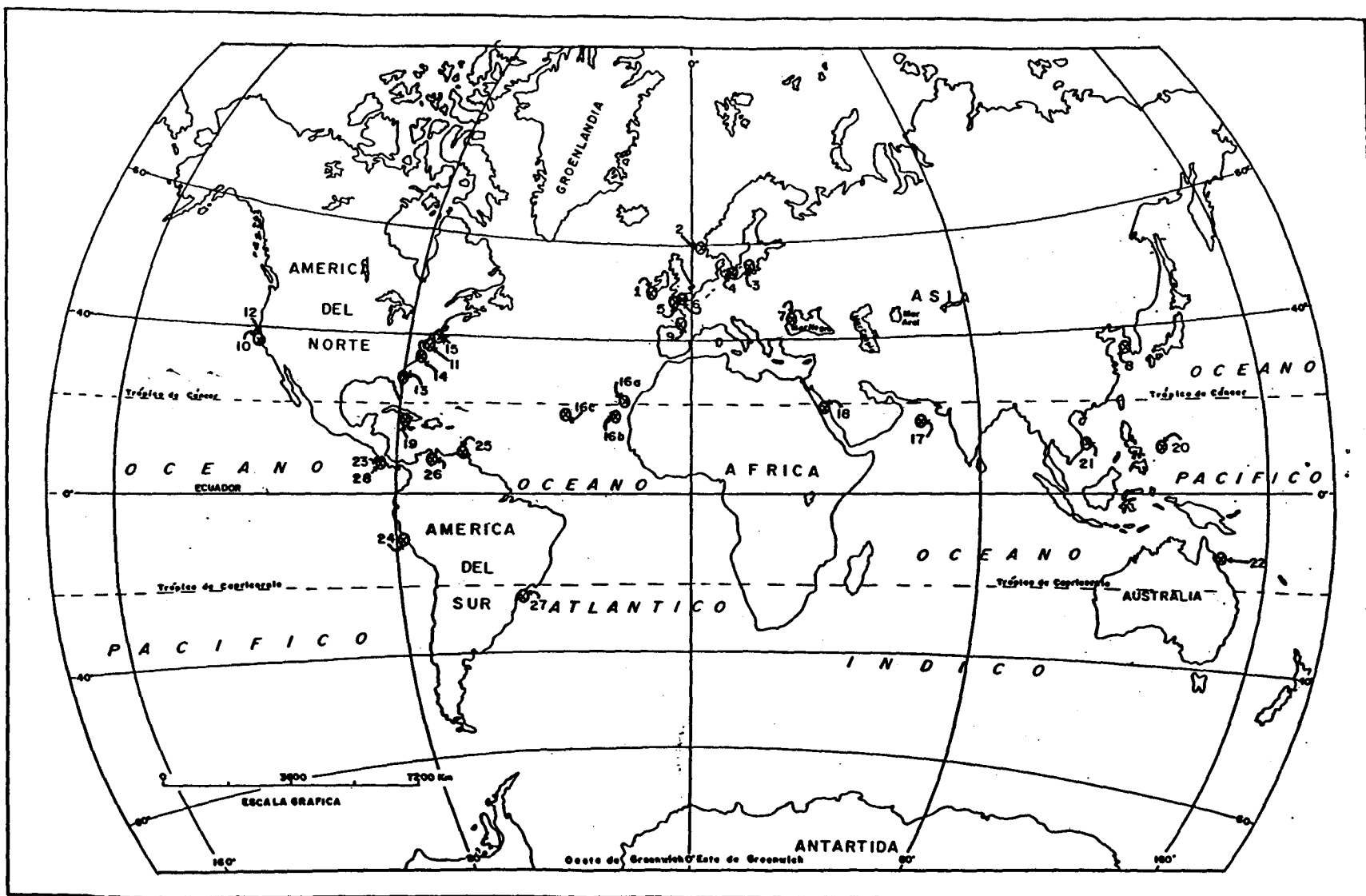


FIG. 12. LOCALIZACION DE LOS SITIOS DONDE SE HA ESTUDIADO LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA DIARIA Y ANUAL EN DIFERENTES ECOSISTEMAS ESTUARINOS Y COSTEROS DEL MUNDO

entre los diferentes autores para este tipo de estudios. La mayoría de estos autores, no clarifican si se refieren a productividad primaria neta o bruta. Generalmente, se asume que se trabaja con datos de productividad primaria bruta, pues representa lo que se conoce en la literatura como productividad real (Hall y Moll, 1975). El Cuadro 5 es un ejemplo claro de la ambigüedad de criterios en esta materia, pues se incluyen datos de productividad expresados en unidades muy distintas. Por estas razones, en el presente estudio se prefirió tomar los valores expresados en términos de $g\ C/m^2 \cdot d$ y los de productividad primaria neta, porque estos muestran la integración de la productividad en la columna de agua. Sin embargo, es también conveniente calcular los valores de productividad en $g\ C/m^3 \cdot d$, ya que estas unidades son utilizadas frecuentemente. Se debe tener muy en cuenta, que las estimaciones anuales deben tomarse con reservas dado que necesitan de estudios muy exhaustivos durante períodos extensos de tiempo, de uno o más años (Renk *et al.*, 1988) y a pesar de esto, variar año con año en ámbitos considerables (Boalch, 1987; Cuadro 5).

El hecho de presentar valores promedios de productividad primaria neta más altos durante la estación seca, hacen del área de estudio un estuario diferente al compararlo con otros en la

zona tropical. En la mayoría de los estudios sobre estuarios tropicales, se ha obtenido valores mayores para la productividad primaria durante los meses de la estación lluviosa (Sorokin, 1991).

La falta de correlación entre la concentración de nutrimentos inorgánicos disueltos y la productividad primaria tal como sucedió en este caso, es un fenómeno que ha sido documentado para otras zonas (Shaikh et al., 1986). Es importante señalar, sin embargo, la tendencia de aumentar la productividad primaria después de que se ha presentado un incremento en la concentración de nutrimentos inorgánicos disueltos (Figs. 5; 6-8), lo cual puede significar una reducción de estos debido a la actividad fotosintética en la columna de agua (Gerlach, 1990). En el Golfo de Nicoya, tampoco se presentó diferencia significativa entre la estación seca y la lluviosa en cuanto a la concentración de nutrimentos. Esto corrobora lo encontrado por Epifanio et al., (1983) en el Golfo de Nicoya, lo que clasifica al sitio de estudio (Canal 1, Canal 2, Cortezas y Bejuco), con características típicas de la región media del Golfo.

Las concentraciones de clorofila a y de feopigmentos no presentaron diferencias entre estación seca y lluviosa, a pesar de

existir una correlación positiva entre contenido de clorofila a y la productividad primaria neta en el sitio de muestreo. La falta de coincidencia entre el máximo de productividad y clorofila a, ha sido documentada en diversos trabajos (Bodungen et al., 1985; Litaker et al., 1987; Gerlach, 1990). Esto puede explicarse desde varios puntos de vista. Existe una interacción de numerosos factores físicos, químicos y biológicos que intervienen en la promoción y limitación de la productividad primaria en los ecosistemas costeros y estuarinos (Gieskes y Kraay, 1986; Demers et al., 1989; Powell et al., 1989), lo cual hace más complicado llegar a conclusiones concretas, sin tomar en cuenta el mayor número posible de factores.

No debe perderse de vista la importancia que puede tener la biomasa del nanoplancton ($<0.8\mu$) en sistemas estuarinos tropicales (Hallegraeff y Jeffrey, 1984; Hargraves y Viquez, 1985; de Madariaga y Orive, 1989) la cual no se cuantificó en el presente estudio, y que podría presentar una contribución importante a la productividad primaria total en la columna de agua (de Madariaga y Orive, 1989). Además, por el carácter somero del área de estudio, se puede presentar una influencia marcada del fitobentos en la productividad (Shaffer y Sullivan, 1988; Cloern

et al., 1989). Las concentraciones altas de productos de degradación de la clorofila (feopigmentos) encontradas, y cuya presencia se hace más importante al subir la marea, puede ser un indicador de que el fitobentos está brindando un aporte importante en la productividad de la columna de agua (Wafer et al., 1983). Estos productos de degradación de la clorofila se encuentran en cantidades considerables dentro de los sedimentos, y su presencia en la columna de agua significa resuspensión de los mismos y muy probablemente de las microalgas bentónicas (Lorenzen, 1967).

La concentración de clorofila a generalmente es un indicador proporcional de la biomasa del fitoplancton activo (Raymond, 1980) por lo que, en el caso del presente estudio, se debe dar importancia a las correlaciones encontradas entre éstas y ciertos parámetros medidos. A pesar de que se han documentado correlaciones positivas entre NO_3^- y productividad primaria diaria ($r=0.82$, Mallin et al., 1991), es posible explicar las correlaciones inversas presentadas entre la concentración de clorofila a y NO_3^- , NO_2^- , SiO_4^{3-} y salinidad de la siguiente forma: Las concentraciones de fitoplancton altamente activo pueden reducir considerablemente las concentraciones de nutrientes (Wafer et al., 1983) pues entre mayor sea la abundancia y la actividad de este, mayores serán también sus requerimientos.

Es importante denotar que a pesar de lo mencionado, existe poca o ninguna delimitación en cuanto a disponibilidad de nutrientes (Pennock y Sharp, 1986). Si se tiene en cuenta que hubo una correlación inversa significativa entre salinidad y precipitación ($r_s = -0.515$, $n=15$, $p < 0.05$), el hecho de que se dé una correlación inversa entre la concentración de clorofila a y la salinidad, es un indicador claro de que la segunda aumenta al haber una mayor disponibilidad de nutrientes en el medio, por el mayor aporte de la descarga de los ríos al aumentar la precipitación (Brandini, 1985).

No obstante, por la gran cantidad de factores que intervienen en la promoción y limitación de la productividad primaria, hay una disyuntiva entre el concluir si los niveles elevados de nutrientes causan un aumento de la misma en el caso del fitoplancton, o si el aumento de la productividad reduce la concentración de nutrientes (Gerlach, 1990).

Para el caso específico de la relación concentración de clorofila a y SiO_4^{3-} , se ha demostrado en diversas ocasiones que este último disminuye antes de que se presente una alta concentración de diatomeas dentro del sistema (Wafer et al., 1983). Lo anterior puede ser una posible explicación en el área estudiada, ya

que las diatomeas constituyen uno de los grupos más importantes del fitoplancton (Hargraves y Viquez, 1985).

La intervención de un gran número de factores se hace evidente al aplicar el Análisis de Factores Principales, pues, el hecho de que cada uno de los factores resultantes explique tan solo un porcentaje muy pequeño de la variación total de los datos (Cuadro 4), significa que esta es el resultado de la combinación de cantidad de variables con una importancia similar.

No es fácil llegar a conclusiones definitivas, ya que no están disponibles dentro de este estudio datos que detecten variaciones en un plazo más corto, sin perder de vista la tendencia del fitoplancton de presentarse en muchas ocasiones distribuido en forma de parches (Revelante y Gilmartin, 1982; Van Driel, 1988). Si se toman en cuenta dichos factores, puede explicarse también la correlación inversa presentada entre la productividad primaria neta por día y la concentración de PO_4^{3-} (la cual es similar a la obtenida por Van Driel, 1988 en la misma área); el fosfato no parece ser del todo limitante para la productividad primaria en esta área por encontrarse en concentraciones relativamente altas con respecto a otros estuarios tropicales estudiados (Van Driel, 1988).

Con base en las tendencias mencionadas, se puede explicar la correlación positiva entre las concentraciones de los distintos nutrimentos.

Las características analizadas en el sitio principal de muestreo, coinciden con las documentadas por Epifanio et al., (1983) para la parte media y superior del Golfo de Nicoya. Una de ellas es la mayor saturación de oxígeno dentro del área de estudio para la estación seca. Sin embargo, algunas características difieren un poco. Para el caso de NO_3^- y NO_2^- , se presentaron concentraciones mucho más bajas comparadas con el trabajo de Epifanio et al., (1983) durante la estación lluviosa, lo cual puede deberse a los patrones de circulación del Golfo de Nicoya, donde la mayor disponibilidad de nutrimentos es en la parte oeste de éste. Para los mismos nutrimentos, los valores durante la estación seca fueron muy similares. Los de PO_4^{3-} fueron comparativamente más altos, lo cual puede explicarse por la descarga de los ríos que drenan terrenos con alta actividad agrícola (Van Driel, 1988).

Las Islas Tortuga como parte del Golfo de Nicoya inferior presentan valores muy diferentes. Debe mencionarse la mayor saturación de oxígeno detectada para la época lluviosa y la mayor

concentración de NO_3^- respecto al Canal 1. Esto corrobora nuevamente lo documentado en el estudio de Epifanio et al., (1983) para la parte inferior del Golfo de Nicoya. Es importante referirse a las diferencias presentadas entre Tortuga y Canal 1 en cuanto a productividad, clorofila a, feopigmentos y el resto de nutrimentos. La alta productividad junto con los bajos valores de los otros parámetros sugiere que existen otros factores adicionales que influyen en la productividad primaria de este sitio.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

Los valores de productividad primaria neta determinados en el presente estudio, ubican al Golfo de Nicoya, como uno de los estuarios tropicales más productivos a nivel mundial.

Existió una tendencia de aumento en la productividad primaria neta de la columna de agua, después de un incremento en la concentración de nutrientes inorgánicos disueltos.

La estación seca y la lluviosa, no presentan variaciones significativas estadísticamente en cuanto a concentración de estos nutrientes; no obstante hubo una tendencia de incremento durante la estación lluviosa.

En general, se cumple que para el Estero de Morales, Golfo de Nicoya, diversos procesos combinados intervienen en la regulación de la productividad primaria de la columna de agua.

Se recomienda para un estudio posterior del área, llevar a cabo muestreos simultáneos en diferentes puntos del Golfo de Nicoya, si se toman en cuenta al menos cinco profundidades de incubación por cada muestreo, para contar con un mayor detalle en los cálculos de productividad por capas en la columna de agua. Conviene medir la concentración de amonio ya que éste constituye una de las formas del ciclo del nitrato más utilizadas por el fitoplancton en aguas estuarinas (Raymond, 1980). Además,

aumentar la frecuencia de los muestreos para tener una mayor seguridad de que los resultados no son el producto de la distribución en parches del fitoplancton. Es necesario cuantificar, identificar y caracterizar los diferentes grupos de fitoplancton que se encuentran en el área para conocer realmente cuál aporta la mayor contribución en productividad primaria.

REFERENCIAS

- Alongi, D.M. 1988. Bacterial productivity and microbial biomass in tropical mangrove sediments. MICROBIOL. ECOL. 15: 59-79.
- Alongi, D.M. 1989. Ecology of tropical soft-bottom benthos: A review with emphasis on emerging concepts. REV. BIOL. TROP. 37: 85-100.
- Boalch, G.T. 1987. Changes in the phytoplankton of the Western English Channel in recent years. J. BRIT. PHYCOL. 22: 225-235.
- Bodungen, B.v.; W. Balzer; M. Bölter; G. Graf; G. Liebezeit y F. Pollehne. 1985. Chemical and Biological Investigations of the Pelagic System of the Hilutangan Channel (Cebu, Philippines). THE PHILIPPINE SCI. 22-4-24.
- Bologa, A. S.; M. Usurelu y P. T. Frangolpol. 1981. Planktonic primary productivity of the Romanian surface coastal waters. OCEANOL.ACTA 4(3): 343-348.
- Brandini, F. 1985. Ecological studies in the bay of Paranaguá. I. Horizontal distribution and seasonal dynamics of the phytoplankton. BOLM. INST. OCEANOGR. S. Paulo. 33(2):139-147.
- Cadée, G.C. 1986. Increased phytoplankton primary production in the Marsdiep area (Dutch Wadden Sea). NETHERL. J. SEA RES. 20: 285-290.

- Cloern, J.E. 1987. Turbidity as a control on phytoplankton biomass and productivity in estuaries. CONT. SHELF RES. 7(11/12):1367-1381.
- Cloern, J.E.; T.M. Powell y L.M. Huzzey. 1989. Spatial and temporal variability in South San Francisco Bay (USA). II Temporal changes in salinity, suspended sediments and phytoplankton biomass and productivity over tidal time scales. EST. COAST. SHELF SCI. 28: 599-613.
- Cole, B.E. 1989. Temporal and spatial patterns of phytoplankton production in Tomales Bay, California, U.S.A. EST. COAST. SHELF SCI. 28: 103-115.
- Colijn, F. 1982. Light absorption in the waters of the Ems-Dollard estuary and its consequences for the growth of phytoplankton and microphytobenthos. NETH.J. SEA RES. 15:196-216.
- Chung, Kyung Ho & Yong Chul Park. 1988. Primary production and nitrogen regeneration by macrozooplankton in the Kyunggi Bay, Yellow Sea (Korea). J.OCEANOL.SOC. KOREA 23(4):194-206.
- Day, J.W. Jr.; C.A.S., Hall; W.M. Kemp y A. Yáñez-Arancibia. 1989. Estuarine Ecology. A Wiley Interscience Publication. John Wiley & Sons. USA. 558 p.
- D'Croz, L.; J.B. Del Rosario y J.A. Gómez. 1991. Upwelling and phytoplankton in the Bay of Panama. REV. BIOL. TROP.39(2): 233-241.

- de Madariaga, I. y E. Orive. 1989. Spatio-temporal variations of size-fractionated primary production in the Gernika estuary. J. EXP. MAR. BIOL. ECOL. 127:273-288.
- Demers, S.; J.C. Therriault; E. Bourget y H. Desilets. 1989. Small-scale gradients of phytoplankton productivity in the littoral fringe. MAR. BIOL. 100: 393-399.
- Dixon, W.J. 1974. Biomedical Computer Programs. University of California Press. Berkeley. 450 p.
- Eilertsen, H.C.; J.P. Taasen y J.M. Weslawski. 1989. Phytoplankton studies in the fjords of West Spitsbergen [Norway]: Physical environment and production in spring and summer. J. PLANK. RES. 11(6):1245-1260.
- Epifanio, C.E.; D. Maurer y 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.
- Gerlach, S.A. 1990. Nitrogen, phosphorus, plankton and oxygen deficiency in German Bight and in Kiel Bay. KIELER MEERESFORSCH. SONDERH No.7, 341 p.
- Gieskes, W.W. & G.W. Kraay. 1984. State-of-the-art in the measurement of primary production. pp. 171-189. In: Fasham M.J.R.(ed.) Flows of energy and materials in marine ecosystems. Theory and practice. Plenum Press N.Y. London.

- González, R.B. & R. Nodar. 1981. Producción primaria y fitoplancton en la laguna costera de Buenaventura (Cuba) REV. CUB. INV. PESQ. 6(3):1-31.
- Gocke, K., M. Vítola y G. Rojas. 1981. Oxygen consumption patterns in a mangrove swamp on the Pacific coast of Costa Rica. REV. BIOL. TROP. 29: 143-154
- 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 y C. Villalobos. 1990. Effects of red tides on oxygen concentration and distribution in the Golfo de Nicoya, Costa Rica. REV. BIOL. TROP. 38(2B):401-407.
- Hall, C.A.S. y R. Moll. 1975. Methods for assessing aquatic primary productivity pp. 19-53. In: Lieth, H. y R. Whittaker (Eds.). Primary productivity of the biosphere. Spring Verlag. Berlin. 339p.
- Hallegraeff, G.M. y S.W. Jeffrey. 1984. Tropical phytoplankton species and pigments of continental shelf waters of North-West Australia. MAR. ECOL. PROG. SER. 20:59-74.
- Hargraves, P.E. & R. Viquez. 1985. Spatial and temporal distribution of phytoplankton in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. BULL. MAR. SCI. 37:577-585.

- Holmes, R.W. 1970. The Secchi disk in turbid coastal waters. LIMNOL. OCEAN. 15: 688-694.
- Jiménez, J. y R. Soto. 1985. Patrones originales en la estructura y composición florística de los manglares de la costa Pacífica de Costa Rica. REV. BIOL. TROP. 33(1): 25-37.
- Krebs, C.J. 1978. ECOLOGY: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. Harper & Row, Publishers, Inc. Nueva York, N.Y. 753p.
- Lamontagne, I.; A. Cardinal y L. Fortier. 1986. Intertidal microalgal production and the auxiliary energy of tides. MAR. BIOL. 91:409-419.
- Littaker, W.; C.S. Duke; B.E. Kenney y J. Ramus 1987 Short-term variability and phytoplankton abundance in shallow tidal estuary. MAR. BIOL. 96:115-121.
- Lively, J.S.; Z. Kaufman y E.J. Carpenter. 1983. Phytoplankton ecology of a barrier island estuary: Great South Bay, New York. EST. COAST. SHELF. SCI. 16: 51-68.
- Lorenzen, C.J. 1967. Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations. LIMNOL.OCEAN. 12:343-346.
- Mallin, M.A.; H.W. Paerl y J. Rudek. 1991. Seasonal phytoplankton composition, productivity and biomass in the Neuse river estuary, North Carolina. EST. COAST. SHELF SCI. 32:609-623

- Mandelli, E. & E. Ferraz de Reyes. 1982. Primary production and phytoplankton dynamics in a tropical inlet, Gulf of Carioco, Venezuela. INT. REV. GES. HYDROBIOL. 67:85-95.
- Manley, B.F.J. 1986. Multivariate statistical methods. A Premier. Chapman and Hall. New York. USA. 155p.
- Nixon, S.W.; C.A. Oviatt y S.S. Hale. 1976. Nitrogen regeneration and the metabolism of coastal marine bottom communities. pp. 269-283. In: Anderson, J. M. y A. Mac Fayden (Eds.). The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes. Londres Blackwell Sci. Public.
- Nixon, S.W. 1982. Nutrient dynamics, primary production and fisheries yields of lagoons. OCEANOL. ACTA. Actes Symposium International sur le lagunes côtières. SCOR/IABO/UNESCO, Bordeaux, 8-14 setiembre 1981, pp. 357-371.
- Nixon, S.W.; C.A. Oviatt; J. Frithsen y B. Sullivan. 1986. Nutrients and the productivity of estuarine and coastal marine ecosystems. J. LIMNOL. SOC. STH.AFR. 12: 43-71.
- Pennock, J.R. y J.H. Sharp. 1986. Phytoplankton production in the Delaware Estuary: temporal and spatial variability. MAR. ECOL. PROG. SER. 34: 143-155.
- Peterson, C.L. 1958. The physical oceanography of the Gulf of Nicoya, Costa Rica, a tropical estuary. Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Commn. 3: 139-216.

- Powell, T.M.; J.E. Cloern y L.M. Huzzey. 1989. Spatial and temporal variability in south San Francisco Bay (USA). I Horizontal distributions of salinity, suspended sediments, and phytoplankton biomass and productivity. EST. COAST. SHELF. SCI. 28:583-597.
- Propp, M.V.; V.G. Tarasoff; I.I. Cherbadgdi y N.V. Lootsik. 1980. Benthic-pelagic oxygen and nutrient exchange in a coastal region of Sea of Japan. pp. 265-284. In: Tenore, K.R. y B.C. Coull (Eds.). Marine Benthic Dynamics. University of South Carolina Press, USA.
- Raine, R.; J.O. Mahony; R. McMahon y C. Roden. 1990. Hydrography and phytoplankton of waters off South-west Ireland. EST. COAST. SHELF SCI. 30:579-592.
- Raymond, J.E.G. 1980. Plankton and productivity in the oceans. Vol I. 2da. Ed. Pergamon Press. Gran Bretaña. 489 p.
- Renk, H.; J. Nakonieczny y S. Ochocki. 1988. Primary production in the Southern Baltic in 1985 and 1986 compared with long-term mean seasonal variation. KIELER MEERESFORSCH. SONDERH 6:203-209.
- Revelante, N. y M. Gilmartin. 1982. Dynamics of phytoplankton in the Great Barrier Reef Lagoon. J. PLANK. RES. 4(1):47-76.

- Rodríguez, G.L. y J.E. Conde. 1989. Producción primaria en dos estuarios tropicales de la Costa Caribeña de Venezuela. REV.BIOL.TROP. 37(2): 213-216.
- Ryther, V.A. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. SCI. 166: 72-76.
- Shaikh, E.A.; J.C. Roff y N.M. Dowidar. 1986. Phytoplankton ecology and production in the Red Sea off Jiddah, Saudi Arabia. MAR.BIOL. 92:405-416.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1983. Biometry. 2da. Ed. W.H. Freeman and Company. San Francisco. USA. 859 p.
- Sorokin, Y.I. 1991. Parameters of productivity and metabolism of coral reef ecosystems off Central Vietnam. EST.COAST.SHELF SCI. 33:259-280.
- Strickland, J.D.H. & T.R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. 2a. Ed. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa. 310 p.
- Sumitra-Vijayaraghavan, R. y L. Krishna Kumari. 1989. Primary production in the southeastern Arabian Sea during southwest monsoon INDIAN J. MAR. SCI. 18(1):30-32. University of California, San Diego. Institute of Marine Resources. 1967. Research on the marine food chain. Progress report January 1966-December 1966. III Data record and comments. Cruise FCG 66/1.

- van Driel, E. 1988. Phosphate fluxes in the water inlet of Punta Morales, Gulf of Nicoya. Costa Rica. University of Wageningen. Department of Water Pollution Control. Doctoral Thesis. Environmental Science. The Netherlands (Holanda). 71 p.
- Vargas, J.A. 1988. Community structure of macrobenthos and the results of macropredator exclusion on a tropical intertidal mud-flat. REV. BIOL. TROP. 36:287-308.
- Voorhis, A.D.; C.E. Epifanio; D. Maurer; A.I. Dittel y J.A. Vargas. 1983. The estuarine character of the Gulf of Nicoya, an embayment on the Pacific coast of Central America. HYDROBIOL. 99:225-237.
- Wafar, M.V.M.; P. Le Corre y J.L. Birrien. 1983. Nutrients and Primary Production in Permanently Well-mixed Temperate Coastal Waters. EST.COAST.SHELF SCI. 17:431-446.
- Yoder, J.A. y S.S. Bishop. 1985. Effects of mixing-induced irradiance fluctuations on photosynthesis of natural assemblages of coastal phytoplankton. MAR.BIOL. 90: 87-93.
- Zeitzchel, B. 1980. Sediment-water interactions in nutrient dynamics. pp. 195-218. In: Tenore, K.R. y B.C. Coull (eds.). Marine benthic dynamics. Univ. South Carol.Press. USA.