

La comunidad fitopláctica de Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica

Ernesto Brugnoli Olivera¹ y Álvaro Morales Ramírez²⁻³

¹Sistema de Estudios de Posgrado. Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica.

Dirección actual: Sección Limnología, Facultad de Ciencias. Universidad de la República. Iguá 4225. Montevideo-Uruguay. CP. 11400. Fax: (+5982) 5258617. Correo electrónico: mareco@eudoramail.com

²Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica, 2060 San José. Costa Rica. Fax: (506) 207 3280.

³Escuela de Biología; Sede del Pacífico. Universidad de Costa Rica, Costa Rica.

(Recibido 6-VII-2000. Corregido 17-XI-2000. Aceptado 7-II-2001)

Abstract: Three daily samplings of the phytoplankton community were made at two consecutive days in March, April, May, September, October, November and December 1997, at Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica. Samples were collected during each tide at depths of 50 % and 10 % of light penetration using a Niskin bottle. A total of 43 taxa were identified. Centric diatoms, pennates and flagellates represented 90% of total phytoplankton abundance. In the phytoplankton fraction (cells > 30 µm), diatoms were the most abundant group, and *Skeletonema costatum* (32%) dominated. In nannophytoplankton (cells < 30 µm), *Chaetoceros* (23.7%) was the most abundant taxon, followed by flagellates (23%) and *Cylindrotheca closterium* (13.1%). These results agree with previous surveys and suggest that a typical net phytoplankton community persist through time in the Punta Morales zone. The number of nannophytoplankton fraction cells varied seasonally and suggests quantitative changes in species abundance, with possible modifications of cellular size or chain length in filamentous species. The codominance between *S. costatum* and *Chaetoceros* spp. during the rainy season suggested the occurrence of an early ecological succession, and nutrients could be the factor generating such population changes.

Key words: Tropical estuaries, Costa Rica, net phytoplankton, nannophytoplankton, succession.

Los estuarios, cuerpos de agua neríticos gobernados por procesos físicos y con una elevada productividad, presentan excelentes condiciones para estudiar los factores que regulan la composición de la comunidad fitopláctica (Day *et al.* 1987); los ríos afluentes ingresan material alóctono que estimula el crecimiento fitopláctico y la mezcla de las aguas, favorece la productividad del sistema (Murillo 1990).

El Golfo de Nicoya es un estuario tectónico tropical, localizado en la costa pacífica de Costa Rica (Klemas *et al.* 1981); de acuerdo con sus condiciones hidrográficas, físico-químicas y biológicas, se divide en zonas externa e interna (Voorhis *et al.* 1983). Estudios fitoplácticos en ambas zo-

nas del Golfo de Nicoya, encontraron a *Chaetoceros* como el taxon más abundante, *Skeletonema costatum* y *Cylindrotheca closterium* como las especies de mayor abundancia (Hargraves & Viquez 1985). En la zona interna del Golfo, estudios de Gocke *et al.* (1990), encontraron cambios en la concentración del oxígeno disuelto de acuerdo con la composición de las comunidades plácticas y Viquez (1983) sugiere la existencia de una comunidad fitopláctica típica para la zona interna.

El objetivo de la presente investigación fue determinar la composición y analizar los cambios temporales de la comunidad fitopláctica en el área de Punta Morales, zona interna del Golfo de Nicoya.

MATERIALES Y MÉTODOS

El sitio de estudio fue Punta Morales (10°5'N y 84°57'W), ubicado en la costa este de la zona interna del Golfo de Nicoya, Pacífico central 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 m; tiene un promedio de marea de 2.3 m (Vargas 1996) y de acuerdo con la época del año o estado de la marea, la columna de agua se encuentra homogéneamente mezclada con períodos de estratificación (Lizano & Vargas 1994).

Las recolectas 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. La estación de muestreo se visitó durante marzo, abril, mayo, setiembre, octubre, noviembre y diciembre de 1997. Se realizaron tres muestreos diarios durante dos días consecutivos en cuatro diferentes fases de la marea (baja, subiendo, alta y bajando). La penetración de luz se cuantificó mediante un disco Secchi y la multiplicación de la profundidad del disco Secchi por el coeficiente teórico de penetración de luz (0.40 y 1.35, respectivamente; Gocke 1986), permitió determinar las dos profundidades de recolecta (50 y 10 % de penetración de luz). En ambas profundidades se recolectó una muestra de agua con una botella Niskin de 5 l de la cual se tomó una alícuota de 125 ml y se preservó *in situ* con Lugol ácido (1ml / 100ml de muestra) (Popowski & Borrero 1989). La identificación taxonómica se realizó según claves de Cupp (1977), Humm & Wicks (1980) y Tomas (1993, 1996).

Se realizó el conteo por transectos (Uthermöhl 1958) en un microscopio invertido con contraste de fases. En cada muestra se cuantificaron al menos 360 células, (Lund *et al.* 1958). Las células iguales o mayores de 30 µm (diatomeas céntricas, pennadas y dinoflagelados) se identificaron en el menor aumento (40 X) y se clasificaron como células del fitoplancton de red. Las células menores de 30 µm (diatomeas céntricas, pennadas, dinoflagelados, flagelados menores), se clasificaron como células del nanofitoplancton

y se identificaron en los mayores aumentos (200 X y 400 X). Las cianobacterias (pico-plancton) fueron incluidas por razones prácticas en esta categoría. Para cada taxon, se determinó el número de células ml⁻¹ de acuerdo con APHA (Anónimo 1991) y se reportan como porcentajes aportados al total de la abundancia fitopláctica.

Los análisis estadísticos se realizaron con el programa Systat y a un nivel de confianza del 95% (Gutiérrez 1995). Para las abundancias de los diferentes taxones que no mostraron una distribución normal, se utilizaron pruebas no paramétricas (U de Mann Whitney y Kruskal-Wallis).

Los valores de precipitación, fueron proporcionados por el Servicio Meteorológico Nacional en la estación Puntarenas.

RESULTADOS

Se identificaron un total de 43 taxones, donde las diatomeas céntricas, pennadas y los flagelados menores representaron el 90 % de la abundancia total del fitoplancton. Se observaron 32 taxones de diatomeas (22 céntricas y 10 pennadas), seis géneros de dinoflagelados, tres géneros de cianobacterias, el grupo de euglenofitos y un grupo denominado flagelados menores (células menores de 30 µm de las clases Dinophyceae, Cryptophyceae, Prymnesiophyceae, Chrysophyceae, Raphidophyceae, Chlorophyceae, Dictyochophyceae y Prasinophyceae; Tomas 1993).

Durante el período de estudio en la fracción del fitoplancton de red, las diatomeas fueron el grupo más abundante y *Skeletonema costatum* (32%) fue la especie dominante. Los géneros *Chaetoceros* (22.3%) y *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. En el nanofitoplancton, *Chaetoceros* (23.7%) fue el género más abundante, seguido por los flagelados menores (23%), *Cylindrotheca closterium* (13.1%), *Navicula* (8.5%), *Leptocylindrus* (4.5%) y el Sub orden Coscinodiscinae (6.0%).

De acuerdo con los valores de precipitación promedio mensual, se asignaron los meses de marzo y diciembre como época seca, abril y mayo como época de transición

mientras que setiembre, octubre y noviembre se clasificaron como época lluviosa (Brugnoli 1998). Durante la época seca, el taxon más abundante en la fracción del fitoplancton de red fue *S. costatum* (45.7%), seguido por *Chaetoceros* spp. (17.1%) y el Sub orden Coscinoscineae (17.6%). 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% (Cuadro 1).

En la época de transición, el Sub orden Coscinodiscineae (19.8%), *Chaetoceros* (18.6%) y *Biddulphia* spp. (13.7%), 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 *Chaetoceros* (15.1%) y *C. closterium* (14.8%) (Cuadro 1).

Durante la época lluviosa, se observó que el fitoplancton de red estuvo codominado por *S. costatum* (29.2%) y *Chaetoceros* (26.3%) con un menor aporte de *Biddulphia* spp. (14.7%) y *Anabaena* (5.4%) dominó en el resto de los grupos. *Chaetoceros* (39.4%) fue el género con mayor abundancia del nanofitoplancton, seguido por los flagelados menores (22.6%), el Sub orden Coscinodiscineae (8.0%), *Navicula* spp. (7.2 %) y *S. costatum* (7.1%) (Cuadro 1).

En ambas fracciones, el número de células ml^{-1} de los diferentes taxones, no presentaron diferencias significativas entre ambas profundidades (U de Mann Whitney, $p > .05$). En el fitoplancton de red, no se encontraron diferencias significativas en las abundancias de los diferentes taxones, entre los días del período de muestreo o entre los días de una misma época (Kruskal-Wallis, $p > .05$). Sin embargo en la fracción nanofitopláncica, los diferentes taxones presentaron diferencias significativas entre las épocas lluviosa-seca y lluviosa-transición (U de Mann Whitney, $p < .05$).

DISCUSIÓN

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 nutrimentos (Kjørbe 1993, Margalef 1997); presentan una mayor

absorción de nutrimentos en sistemas turbulentos (Kjørbe 1993) y dominan en ambientes con elevadas concentraciones de nutrimentos, disponibilidad de luz y turbulencia (Margalef 1978). En el presente estudio, en ambas fracciones las diatomeas mostraron su mayor abundancia durante la época seca y lluviosa (Cuadro 1). En la primera se observaron los valores máximos de turbulencia (Brugnoli 1998, Cuadro 1.2) y las concentraciones de nutrimentos, fueron máximas durante la época lluviosa (Brugnoli 1998). Por otro lado durante el período de estudio, *Chaetoceros* fue el género de mayor abundancia en ambas fracciones (Cuadro 1) y coincide con los estudios de Hargraves & Viquez (1985), que lo describen como el género con mayor número de especies en el Golfo de Nicoya y con una distribución cosmopolita.

La abundancia de los diferentes taxa en las dos fracciones fitopláncicas, no presentó diferencias significativas entre ambas profundidades y durante el período de estudio, se encontraron elevadas abundancias de *Navicula* y *Nitzschia* (Cuadro 1), taxones que dominan las comunidades microalgales epibénticas (Leach 1970). Estos resultados evidencian una mezcla homogénea de la columna de agua y un aporte del fitobentos a las comunidades pelágicas. Córdoba (1993) sugiere dicha posibilidad y Santoyo & Signoret (1979 in Viquez 1983) observaron a *Nitzschia* en muestras pláncicas, donde su ocurrencia fue atribuida a la turbulencia producida por los vientos que mezclan las poblaciones fitobénticas con las fitopláncicas.

Diferentes estudios en zonas tropicales, encontraron patrones de residencia y poblaciones fitopláncicas residentes (Hopcroft & Roff 1990, D'Croze *et al.* 1991). De la misma forma en el presente estudio, 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 en la zona de Punta Morales de una comunidad típica del fitoplancton de red, con variaciones en las dominancias de las especies que la integran (Cuadro 1). Estos resultados están de acuerdo con Viquez (1983), quien menciona la posibilidad de una comunidad fitopláncica típica para la zona interna del Golfo de Nicoya.

CUADRO 1

Porcentaje (%) aportado por taxon a la abundancia total fitopláctica en Punta Morales, Golfo de Nicoya, 1997

		A		B		C	
		1	2	1	2	1	2
Diatomeas							
Céntricas:	Coscinodiscineae	17.6	5.4	19.8	5.4	5.6	8.0
	Thalassiosiraceae						
	<i>Lauderia</i>	0.0	0.2	0.4	0.0	0.0	0.0
	<i>Skeletonema costatum</i>	45.7	6.6	8.3	2.0	29.2	7.1
	<i>Thalassiosira</i>	0.2	0.8	0.9	1.5	0.0	0.0
	Melosiraceae	1.0	0.1	0.9	0.3	4.4	1.4
	Leptocylindraceae						
	<i>Leptocylindrus</i>	2.1	5.5	3.5	3.7	1.3	3.4
	<i>Corethron</i>	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.1
	Coscinodiscaceae	0.0	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0
	Hemidiscaceae	0.1	0.2	0.3	0.0	0.0	0.0
	Asterolampraceae	0.0	0.0	0.1	0.4	0.0	0.0
	Rhizosoleniineae	1.2	0.5	2.5	0.2	0.1	0.0
	Rhizosoleniaceae						
	<i>Guinardia</i>	1.2	1.3	0.8	0.3	0.9	0.3
	<i>Proboscia alata</i>	0.0	0.0	0.9	0.0	0.1	0.0
	Biddulphiineae	0.0	0.0	0.1	0.4	0.0	0.1
	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
	Chaetoceroceae						
	<i>Bacteriastrum</i>	0.0	0.0	0.1	0.0	0.1	0.0
	<i>Chaetoceros</i>	17.1	21.6	18.6	15.1	26.3	39.4
	Lithodesmiaceae						
	<i>Ditylum</i>	0.8	0.5	2.6	0.2	1.7	0.7
	<i>Lythodesmiun</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:	Bacillariales						
	<i>Asterionellopsis</i>	0.1	0.2	0.5	0.6	0.1	0.4
	Fragilariaceae	0.0	0.0	0.0	0.2	0.0	0.0
	Thalassionemataceae						
	<i>Thalassionema</i>	1.6	3.3	1.5	1.5	2.7	2.6
	<i>Thalassiothrix</i>	0.0	0.5	0.1	0.4	0.0	0.2
	Naviculaceae						
	<i>Navicula</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>	1.0	0.4	2.2	0.3	0.2	0.1
	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	13.5	0.1	2.5	0.0
	<i>Dinophysis</i>	0.1	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>Proto-peridinium</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
Total		100	100	100	100	100	100

(A) Época seca, (B) Época de transición, (C) Época lluviosa
(1) Fitoplancton de Red, (2) Nanofitoplancton

El número de células nanofitoplácticas presentó diferencias significativas entre épocas. Estos resultados sugieren que las células fitoplácticas en función de diferentes condiciones, regulan sus tasas poblacionales, tamaño y tipo celular (Margalef 1997). Esto se ha visto también en estudios de Turner *et al.* (1983 in Turner & Roff 1993), quienes encontraron que *S. costatum* presenta varia-

ciones estacionales en sus abundancias debido a cambios en el tamaño celular y largo de las cadenas celulares, aparentemente causado por la herbivoría del zooplancton. Estudios indican que el patrón sucesional en zonas estuarinas, presentan una marcada tendencia de que ciertas especies exhiban uno o varios pulsos anuales.

CUADRO 2

Porcentaje (%) aportado por grupo a la abundancia total fitopláctica en Punta Morales, Golfo de Nicoya, 1997

	Epoca seca			Epoca transición			Epoca lluviosa		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Diatomeas céntricas	93.1	47.1	49.1	74.0	31.0	31.8	84.4	61	64.0
Diatomeas pennadas	5.3	33.4	32.1	7.3	32.1	31.6	5.0	16.0	15.0
Dinoflagelados	1.1	0.9	1.0	15.4	1.1	1.5	4.4	1.0	0.5
Flagelados menores	--	15.7	15.0	--	34.2	33.5	--	22.0	20.0
Otros	0.5	2.9	2.8	3.3	1.6	1.6	6.2	-	0.5
Totales*	505.4	11 193	11 698.4	173.1	7 620.3	7 793.3	776	5 605.5	6 381

(1) Fitoplancton de red, (2) Nanofitoplancton, (3) Comunidad total, (*) número cél ml⁻¹.

Estas especies incluyen a *S. costatum* y son euritérmicas o tolerantes a las condiciones de nutrimentos (Smayda 1980). Por otro lado, Margalef (1978), encontró que *S. costatum* y especies pequeñas de *Chaetoceros* spp. son taxones dominantes en la primera etapa de la sucesión en zonas de afloramiento. En el presente estudio durante la época seca y lluviosa, las diatomeas céntricas aportaron los mayores porcentajes a la abundancia total fitopláctica (Cuadro 2); *S. costatum* dominó durante la época seca y codominó con *Chaetoceros* spp. durante la época lluviosa, donde el mayor aporte de éste género se observó en la fracción nanofitopláctica (Cuadro 1). Los resultados encontrados durante la época lluviosa, sugieren la presencia de un estado inicial de sucesión ecológica.

Durante la época de transición, las diatomeas céntricas, pennadas y los flagelados menores, aportaron igual porcentaje a la abundancia total fitopláctica (Cuadro 2) y se encontró una comunidad fitopláctica dominada por células de pequeño tamaño: diatomeas céntricas, pennadas y flagelados menores (Cuadro 2). 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 obtenidas durante la época de transición (Brugnoli 1998, Cuadro 1.3).

Es probable que durante la época seca y lluviosa, las diatomeas céntricas consumieron abundantemente los nutrimentos y presentaron una mayor tasa de crecimiento (Takahashi *et al.* 1986 *in* Kuwata & Takahashi 1990). Por otro lado en la época de transición, debido a la limitación de nutrimentos, presentaron bajas tasas de crecimiento (Sommer 1989) y las abundancias de

las células de pequeño tamaño y con altos coeficientes superficie : volumen, fueron favorecidas por su mayor capacidad competitiva por el recurso (Stolte 1996, Hirche *et al.* 1994 *in* Booth & Smith 1997). De acuerdo con los resultados obtenidos en la zona de Punta Morales (Cuadros 1 y 2), es probable que el cambio observado en la composición de la comunidad fitopláctica, fuera debido a la competencia por el recurso y se estableció una sucesión ecológica.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue posible gracias al apoyo de la Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica, mediante el proyecto 808-97-272 (A. Morales) y forma parte de los requisitos para la obtención del grado de MSc. en Biología del primer autor. Los autores agradecen los comentarios de Roxana Víquez y de lectores anónimos que permitieron mejorar el presente artículo.

RESUMEN

Se realizaron durante dos días consecutivos, tres muestreos diarios de la comunidad fitopláctica, durante los meses de marzo, abril, mayo, setiembre, octubre, noviembre y diciembre de 1997 en la zona de Punta Morales, Golfo de Nicoya, Costa Rica. Se identificaron un total de 43 taxones, donde las diatomeas céntricas, pennadas y los flagelados menores representaron el 90 % de la abundancia total del fitoplancton. En la fracción del fitoplancton de red, las diatomeas fueron el grupo más abundante y *Skeletonema costatum* (32%) fue la especie dominante. En el nanofitoplancton, *Chaetoceros* (23.7 %) fue el taxon más abundante, seguido por

los flagelados menores (23%) y la especie *Cylindrotheca closterium* (13.1%). Los resultados coinciden con estudios previos y sugieren que en la zona de Punta Morales, persiste una comunidad típica del fitoplancton de red. La codominancia encontrada entre *S. costatum* y *Chaetoceros* spp. durante la época lluviosa, sugiere la ocurrencia de un estado inicial de sucesión ecológica, donde los nutrientes serían el factor generador de los cambios poblacionales.

REFERENCIAS

- Anónimo. 1991. Standard methods for the examination of water and wastewater. Amer. Pub. Health. Ass. Washington, D.C. 1268 p.
- Booth, B. & W. Smith Jr. 1997. Autotrophic flagellates and diatoms in the Northeast water Polynya, Greenland: Summer 1993. J. Mar. Syst. 10: 241-261.
- Brugnoli, E. 1998. Factores abióticos y bióticos que regulan la estructura y dinámica de la comunidad fitoplanctónica en la zona de Punta Morales, Golfo de Nicoya. Tesis de Maestría, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Córdoba, M. R. 1993. Productividad primaria en la columna de agua. Golfo de Nicoya, Costa Rica. Tesis Maestría, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
- Cupp, E. 1977. Marine plankton of the west coast of North America. Doeltz Sci. Pub., Koenigstein. 237 p.
- Day J. W., C.A. Hall, W.M. Kemp & A. Yáñez Arancibia. 1987. Estuarine Ecology. Willey, Nueva York. 557 p.
- D'Croz, L., J. del Rosario & J. Gómez. 1991. Upwelling and phytoplankton in the Bay of Panama. Rev. Biol. Trop. 39: 233-241.
- Dittel, A. I. & 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.
- Gocke, K. 1986. Manual para la determinación de "Procesos de producción y degradación en biotopos marinos especialmente en lagunas costeras y manglares". San José, Costa Rica. 107 p.
- Gocke, K., J. Cortés & C. Villalobos. 1990. Effects of red tides on oxygen concentration and its distribution in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Rev. Biol. Trop. 35: 401-407.
- Gutiérrez, E. 1995. Métodos estadísticos (para las ciencias biológicas). EUNA, Heredia. Costa Rica. 175 p.
- Hargraves, P. E. & R. Viquez. 1985. Spatial and temporal diistribution of phytoplankton in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Bull. Mar. Sci. 37: 557-585.
- Hopcroft, R. & J.C. Roff. 1990. Phytoplankton size fractions in a tropical neritic ecosystem near Kingston-Jamaica. J. Mar. Res. 12: 1069-1088.
- Humm, H. & S. Wicks. 1980. Introduction and guide to marine blue green algae. Wiley, Nueva York. 194 p.
- Kjørbe, T. 1993. Turbulence, phytoplankton cell size, and the structure of pelagic food webs. Adv. Mar. Biol. 29: 1-73
- Klemas, V., M. Ackleson, M. Murillo & J.A. Vargas. 1981. Water quality assessment of the Gulf of Nicoya, Costa Rica. p 1-96. In Phase I of the Remoting Sensing Task. Progress Report of the 1980-1981 International Sea Gran Prog. Universty of Delaware. College of Marine Science, U.S.A.
- Kuwata, A. & 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.
- Leach, J. 1970. Ephibentic algal production in an intertidal mudflat. Limnol. Oceanogr. 15: 514-521.
- Lizano, O. & 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: 3-16.
- Lund, J., G. Kipling & E. Le Creen. 1958. The inverted microscope method of estimating algae numbers and the statistical bases of estimates by counting. Hidrobiol. 11: 143-170.
- Margalef, R. 1978. Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. Oceanolo. Acta 1: 493-509.
- Margalef, R. 1997. Turbulence and marine life. Sci. Mar. 69: 109-123.
- Murillo, L.M. 1990. La circulación de las mareas en el Golfo de Nicoya. Tec. en Marcha 10: 51-76.
- Popowski, G. & 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. Informe de Investigación del Instituto de Oceanología, La Habana, Cuba. 11: 8 p.
- Smayda, T. 1980. Phytoplankton species sucesion. p 493-571. In Morris, E (ed.). The physiological ecology of phytoplankton. University of California, California.
- Sommer, U. 1989. Plankton ecology. Succession in plankton communities. Springer, Nueva York. 367 p.
- Stolte, W. 1996. Size-dependent restrictions on competition for nutrients by marine phytoplankton. Proefschrift. Rijks Universiteit Groningen. Amsterdam, Holland. 122 p.

- Tomas, C. 1993. Marine phytoplankton. Academic, San Diego. 263 p.
- Tomas, C. 1996. Identifying marine diatoms and dinoflagellates. Academic, San Diego. 597 p.
- Turner, J. & J.C. Roff. 1993. Trophic levels and tropho-species in marine plankton: lessons from the Micro-bial food web. *Mar. Micr. Food Webs* 7: 225-248.
- Turpin, D & P. Harrison. 1979. Limiting nutrients patchiness and its role in phytoplankton ecology. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 39: 151-166.
- Uthermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-methodik. *Mitt. Int. Verein. thero. angew. Limnol.* 5: 567-596.
- Vargas, J.A. 1996. Ecological dynamics of a tropical intertidal mudflat community. pp 356-371. *In* Nordstrom, K. & C. Roman (eds.). *Estuarine Shores*. Wiley, Nueva York.
- Viquez, R. 1983. Ocurrence and distribution of planktonic diatoms in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Tesis de Maestría, University of Rhode Island, Rhode Island.
- Voorhis, A.D., C.E. Epifanio, D.Maurer, A.I. Dittel & J.A. Vargas. 1983. The estuarine character of the Gulf of Nicoya, an embayment on the Pacific coast of Central America. *Hidrobiologia* 99: 225-237.