

Productividad primaria en el Humedal Nacional Térraba-Sierpe, Costa Rica

Gerardo Umaña Villalobos^{1,2}, Jenaro Acuña González^{2,3}, Jairo García Céspedes⁴, Grettel Agüero Alfaro⁵, Juan Carlos Zúñiga Peña², Eddy Gómez Ramírez² & Jorge Picado Barboza⁶

1. Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, 2060 San José, Costa Rica; gerardo.umana@ucr.ac.cr
2. Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR), Universidad de Costa Rica, 2060 San José, Costa Rica; eddy.gomez@ucr.ac.cr, jczuniga21@gmail.com
3. Escuela de Química, Universidad de Costa Rica, 2060 San José, Costa Rica; jenaro.acuna@ucr.ac.cr
4. Escuela de Geología, Universidad de Costa Rica, 2060 San José, Costa Rica; jairopoas@gmail.com
5. Municipalidad de Mora, San José, Costa Rica; greaguero@gmail.com
6. Instituto Costarricense de Electricidad (ICE), San José, Costa Rica; JPicado@ice.go.cr

Recibido 11-VIII-2014. Corregido 20-XI-2014. Aceptado 22-XII-2014.

Abstract: Primary productivity in the National Térraba-Sierpe Wetland, Costa Rica. Phytoplankton primary production (PP) was determined in a broad sector of the Térraba-Sierpe National Wetland, Costa Rica, from September to November 2008 in the rainy season and from January to March 2009 in the dry season. Six sampling stations were located at the Northern and Central zone of the wetland, according to the main expected flux of Río Grande de Térraba. Additionally other environmental parameters such as Secchi disk depth, suspended solid matter concentration, chlorophyll-*a* concentration, salinity, temperature, dissolved oxygen concentration, dissolved inorganic nutrients concentrations (phosphate, nitrate, ammonium and silicate), specific conductivity were also measured and a principal components analysis was performed. The PP in the Térraba-Sierpe National Wetland (HNST by its Spanish name) was generally low, with a maximum value of 8.16gC/m²-d of Net Primary Productivity (NPP), which was recorded in the dry season, in March 2009, at Loros island. Sites that had a greater riverine influence showed lower PP values, while sites with greater marine influence presented higher PP values. These latter had an average and standard deviation of 0.79±0.50gC/m²-d (n=12). This difference is the result of the high input of freshwater and suspended solids from the Río Grande de Térraba which limits the development of marine phytoplankton in the wetland. *Rev. Biol. Trop.* 63 (Suppl. 1): 9-28. Epub 2015 April 01.

Key words: Primary productivity, mangroves, phytoplankton, Térraba-Sierpe, Costa Rica.

La productividad primaria (PP), de los cuerpos de agua naturales representa una estimación de la materia orgánica que sería incorporada a través de la biosíntesis de una gran variedad de compuestos químicos (por ejemplo carbohidratos, lípidos, proteínas), mediante los procesos fotosintéticos llevados a cabo por el fitoplancton y constituye un parámetro expresado en función de la masa de carbono, por unidad de área o de volumen y por un tiempo apreciable ecológicamente. Al ser la base de las redes tróficas pelágicas, resulta importante valorar la PP, ya sea neta o bruta (PPN, PPB),

tanto desde un punto de vista científico como desde la óptica de los tomadores de decisiones en el campo ambiental, dado que tiene implicaciones a nivel global pues está íntimamente relacionada con la producción y el consumo del dióxido de carbono (efecto invernadero, cambio climático), con el intrincado ciclo biogeoquímico de los ecosistemas acuáticos (nutrientes), y la circulación de las aguas (Parsons & Takahashi, 1976; Canfield, Thamdrup & Kristensen, 2005; Davidson & Howarth, 2007; Fahey & Knapp, 2007; Vernet & Smith, 2007; Sigman, Mathis & Haug, 2010). No se cuenta



con un método exacto y preciso para determinar esta PP; sin embargo, es posible estimar un valor potencial o aproximado con dos técnicas usuales, para las que se toman muestras de agua y se incuban in situ durante dos a cuatro horas, en botellas claras y oscuras: la radiométrica (^{14}C incorporado por el fitoplancton) y la yodométrica (oxígeno liberado y consumido). En estas determinaciones no se evalúan ciertas variables como la intensidad del forrajeo por parte del zooplancton, el hundimiento de las micro algas, la reposición de los nutrientes por la renovación del agua en el sistema, las variaciones en la intensidad de la luz o la respiración (R) de los microorganismos, por lo cual las magnitudes que se obtengan deben interpretarse con circunspección (Parsons & Takahashi, 1976; Parsons, Maita & Lally, 1984; Hall, Thomas & Gaiser, 2007; Vernet & Smith, 2007).

Los ecosistemas estuarinos y las zonas de manglar se caracterizan por poseer un alto nivel de PP, especialmente en la zona donde ocurre la mezcla del agua de mar con el agua del río y tal condición de productividad en estos ambientes de las regiones tropicales puede mantenerse durante todo el año. En áreas marinas muy productivas es posible alcanzar valores de PP, en el ámbito de 5 a $10\text{gC/m}^2\cdot\text{d}$, mientras que en el mundo oceánico el ámbito puede abarcar de 0.24 a $1.40\text{gC/m}^2\cdot\text{d}$ (Parsons & Takahashi, 1976; Osborne, 2000; Painting et al., 2007; Vernet & Smith, 2007; Paerl & Huisman, 2008). En Costa Rica se ha estudiado la PP en estuarios del Océano Pacífico, como el Golfo de Nicoya (Córdoba-Muñoz, 1998; Gocke, Cortés & Murillo, 2001) y se ha llegado a la conclusión de que es muy productivo, con valores de PP dentro del ámbito de 0.12 a $2.76\text{gC/m}^2\cdot\text{d}$ (Córdoba-Muñoz, 1998). En tres regiones de este golfo (Puntarenas, Punta Morales e Isla Caballo) se encontraron valores entre 0.52 y $3.26\text{gC/m}^2\cdot\text{d}$ (Agüero, 2007). A unos 180km al sureste del Golfo de Nicoya y a lo largo de la costa Pacífica, se encuentra el humedal del delta de los ríos Grande de Térraba y Sierpe (Humedal Nacional Térraba-Sierpe, HNTS), uno de los más importantes y mejor desarrollados de Costa Rica (Fig. 1),

el cual tiene la mayor cobertura de bosques de mangle de la costa Pacífica de Costa Rica, unos 146km^2 (Jiménez, 1994; Lizano, Amador & Soto, 2001) y forma parte de los sitios que el país ha declarado como de importancia internacional ante la Convención Ramsar (Fonseca, Alvarado, Cortés & Herrera, 2009). El humedal recibe los aportes de agua dulce de dos cuencas, la del Río Sierpe, con una extensión de 790km^2 y aún cubierta por bosques en un gran porcentaje que incluye bosques primarios, y la del Río Grande de Térraba, con 5077km^2 de extensión, pero muy deforestada (Villalobos, Araya & Chávez, 2002; Rojas, 2011); en esta última cuenca se encuentran algunos centros poblacionales importantes como San Isidro de El General, Buenos Aires de Puntarenas y San Vito de Coto Brus. Quesada y Cortés (2006), resumieron los estudios publicados sobre los ecosistemas marinos del Pacífico Sur de Costa Rica y reportaron la ausencia de información sobre el plancton en el sistema del HNTS. No obstante, en la región ocurren fenómenos asociados con crecimientos masivos de micro algas (Guzmán, Cortés, Glynn & Richmond, 1990). Los sedimentos que los ríos aportan a los humedales son una fuente de nutrientes que favorecen la productividad en ellos, afectan la penetración de la luz en el agua y pueden acarrear otras sustancias, entre ellas trazas de metales pesados, de plaguicidas o de antibióticos, tal y como se ha documentado para varios ríos de Costa Rica y en particular para el Río Grande de Tárcoles (Fuller et al., 1990; Umaña & Springer, 2006; Spongberg et al., 2011). Así mismo, cualquier alteración del régimen hídrico en las cuencas de los ríos del HNTS redundará en cambios en los caudales y en la dinámica de los sedimentos que le llegan al humedal a lo largo del año, lo que también podría modificar su PP. Debido a la relevancia de este ecosistema, una de las metas que ha dado origen a este artículo, ha sido el conocer de manera pionera sus niveles de productividad y su variabilidad estacional, para así exponer las condiciones existentes previas al posible impacto que tendría cualquier alteración por construcciones o modificaciones en el uso del

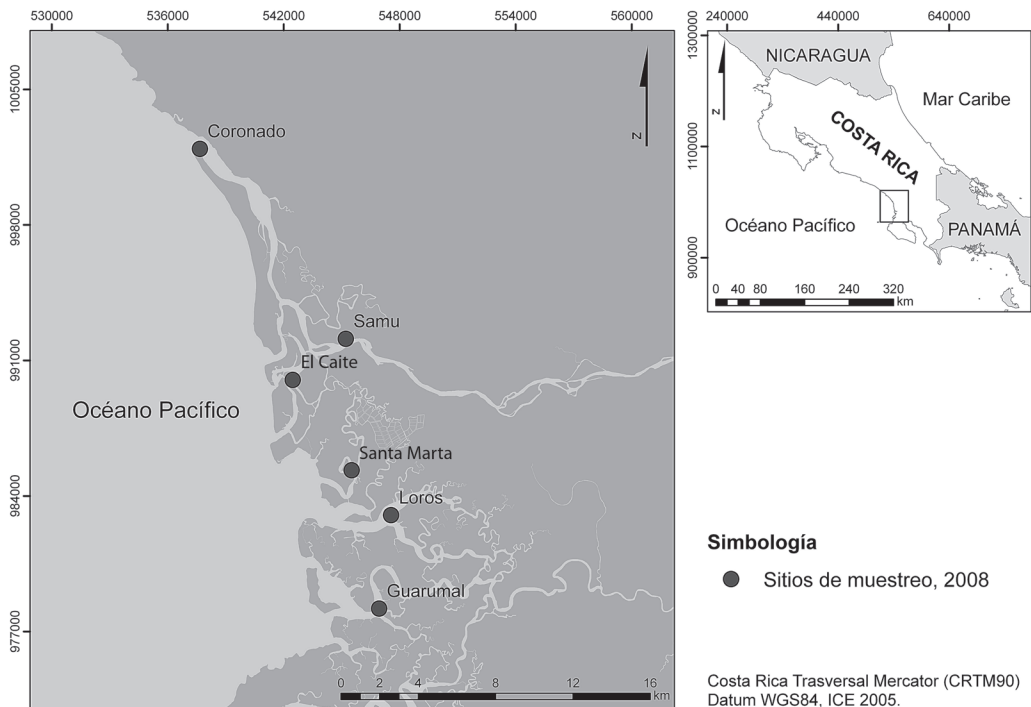


Fig. 1. Ubicación de los sitios de muestreo en el Humedal Nacional Térraba Sierpe, Costa Rica. (Fuente: Modificado de ICE-UCR, Estudio de Impacto Ambiental (EsIA) del Proyecto Hidroeléctrico El Diquís. 2008-2009).

Fig. 1. Site's location at the Sierpe-Terraba National Wetland, Costa Rica, (Source: Modified from ICE-UCR, Estudio de Impacto Ambiental (EsIA) del Proyecto Hidroeléctrico El Diquís. 2008-2009).

suelo o en el régimen hídrico en algún sitio de influencia en las cuencas de los ríos Grande de Térraba y Sierpe.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se estableció un programa de muestreo para determinar la productividad debida al fitoplancton, mediante la técnica de la variación de la concentración del oxígeno disuelto en botellas de 300mL de capacidad claras y oscuras, incubadas in situ, en seis sitios (Fig. 1, Cuadro 1), del delta que conforman los ríos Grande de Térraba y Sierpe, en el Pacífico Sur de Costa Rica, en septiembre, octubre y noviembre de 2008 (estación lluviosa) y en enero, febrero y marzo de 2009 (estación seca). Se evaluaron dos sitios por día, durante una semana en cada mes y se midió la profundidad

(m), la temperatura (°C), la concentración de oxígeno disuelto (OD, mg/L, medidor YSI® modelo 550A) y la salinidad (ups, unidades prácticas de salinidad, refractómetro portátil Reichert® modelo Goldberg). El agua fue recolectada con una botella de Niskin de 5L de capacidad a varias profundidades (entre 1 y 11m), escogidas para que representaran el 100, 50 y 10% de radiación solar, de acuerdo con la profundidad del disco de Secchi, pero limitadas a la profundidad de la columna de agua. En mareas muy bajas solo se pudo muestrear a una profundidad de entre uno y dos metros (Tyler, 1968; Hall, Thomas & Gaiser, 2007; Vernet & Smith, 2007).

El grupo de botellas fue colocado a la profundidad original y mantenido por un periodo mínimo de tres horas (Gaarder & Gran, 1927; Hall & Moll, 1975) a partir de las 8:30a.m.

CUADRO 1
Productividad primaria (N=net, B=bruta) y Respiración (R), (gC/m²-d), en la columna de agua de seis sitios en el Humedal Nacional Sierpe-Térraba, Costa Rica, en la estación lluviosa de 2008 y en la estación seca de 2009

TABLE 1
Primary productivity (N=net, B=gross) and Respiration (R), (gC/m²-d), in the water column at six locations of the Sierpe-Térraba National Wetland, Costa Rica, during the 2008 rainy season and the 2009 dry season

Descripción	Boca Coronado		Samu		El Caite		Santa Marta		Isla Loros		Guamual
	Una desembocadura del río Grande	Entrada al sistema deltaico	Una boca del delta	Un canal interno ("Estirahuevos")	Estero Zacate	Extremo sur del estero					
Coordenadas CRTM90	537663; 1001927		545212; 992114		542463; 989992		545510; 985330		547552; 983010		546936; 978185
Fecha	PP/R										
Sep.08	PPN	0.52	-0.04	0.03	0.80	1.70	1.46				
	PPB	3.33	0.02	0.05	0.57	1.05	0.55				
	R	2.82	0.06	0.03	-0.23	-0.65	-0.91				
Oct.08	PPN	1.15	0.11	-0.36	0.33	0.89	0.79				
	PPB	1.48	-0.12	0.35	0.36	0.84	1.20				
	R	0.34	-0.23	0.71	0.03	-0.05	0.42				
Nov.08	PPN	0.01	0.01	0.02	0.39	0.40	1.08				
	PPB	0.20	0.20	0.37	0.51	0.89	0.76				
	R	0.16	-0.01	-0.02	0.10	1.07	1.11				
Ene.09	PPN	0.95	-1.08	0.40	1.63	1.25	0.89				
	PPB	3.62	-1.33	0.82	2.38	1.69	9.83				
	R	2.68	-0.26	0.42	0.75	0.45	8.94				
Feb.09	PPN	-0.31	-4.39	0.84	3.52	-0.71	2.29				
	PPB	-0.38	-5.02	-5.32	20.60	0.03	4.77				
	R	-0.07	-0.63	-6.16	17.08	0.74	2.48				
Mar.09	PPN	-1.32	-0.07	0.43	0.23	8.16	-0.70				
	PPB	0.95	-0.07	0.23	-0.39	4.17	0.77				
	R	2.27	-0.01	-0.20	-0.62	-3.99	1.47				

El oxígeno disuelto en cada botella se fijó en el campo y se valoró de acuerdo con el método micro-Winkler modificado por Carpenter (1966), en el Laboratorio de Oceanografía Química del CIMAR (LOQ-CIMAR) (Holmes, 1970; IOC, 1983; Parsons et al., 1984).

Para cada profundidad de incubación, se tomaron más muestras de agua para la determinación de la concentración de los sólidos totales en suspensión (CSTS, mg/L) mediante la filtración en el campo, a través de filtros prepesados de microfibras de vidrio (GF/C o equivalentes), de 1.2µm de poro y 47mm de diámetro. Para la determinación de la concentración de clorofila-*a* (Chl-*a*, mg/m³), se tomaron muestras de agua por triplicado; se filtraron en el campo en filtros GF/C y en el LOQ-CIMAR se realizaron las extracciones de los pigmentos del material retenido en los filtros (GF/C sin pesar), con acetona al 90%. Luego se midió la absorbancia de los extractos en un espectrofotómetro Shimadzu (PharmaSpec UV-1700), a las longitudes de onda establecidas en una ecuación empírica (Parsons et al., 1984). Porciones de unos 500mL de las aguas filtradas se conservaron en frío para su transporte al Laboratorio Químico de Hidrología del ICE (LQH-ICE), debidamente etiquetadas, para determinarles la conductividad eléctrica (CE, µS/cm conductímetro WTW® 330i) y la concentración de los nutrientes (µmol/L) silicato, fosfato, nitrato, nitrito y amonio, de acuerdo con los métodos que este laboratorio tiene establecidos de rutina (APHA, 1998).

Para evaluar el efecto integral de las variables, se realizó un análisis de componentes principales (ACP), empleando el paquete estadístico PAST (Hammer, Harper, & Ryan, 2001). Se incluyeron las siguientes variables por sitio y por fecha: CE, PSecchi, CSTS, Chl-*a*, concentración de amonio, fosfato y silicato, PPN y PPB.

RESULTADOS

Caracterización de los sitios: Las variables ambientales registradas en Samu y en El Caite en la estación lluviosa, los identifican

como sitios típicamente rivereños; los demás tuvieron características más estuarinas (Olausson & Cato, 1980). Durante la estación lluviosa de 2008, en Boca Coronado se presentaron situaciones de cuña salina en septiembre y en octubre; la salinidad superficial varió entre 3.9 y 25.2ups y comparativamente en las capas intermedias y del fondo aumentó de manera notable. En noviembre las intensas lluvias indujeron un estado estuarino verticalmente mezclado, con una salinidad uniforme de 2.4ups (Cuadro 2). En la estación seca las salinidades fueron superiores, pero en general se observó el mismo patrón de estos dos tipos de estuario. De manera similar a lo descrito para Boca Coronado, en El Caite en la estación seca, en Santa Marta, en Isla Loros y en Guarumal, se detectaron estos dos patrones estuarinos (Cuadro 2).

La distribución superficial de la O.D. expresada como porcentaje de saturación, abarcó desde un máximo de 108.3% en El Caite en la estación seca, hasta un mínimo de 59.0% en Isla Loros en la época lluviosa (Cuadro 2). La mayoría de los valores se mantuvieron a un nivel adecuado de oxigenación, y no se observó una tendencia temporal bien definida. El intervalo de temperatura del agua superficial en la estación lluviosa estuvo entre 28.2°C (Guarumal) y 22.6°C (El Caite). Durante la época seca los valores de temperatura fueron mayores, con valores máximos en Guarumal e Isla Loros y valores mínimos en Samu y El Caite (Cuadro 2). La profundidad a la que la luz penetró en la columna de agua (PSecchi) varió de 0.05m en Samu y en El Caite (estación lluviosa), a 3.0m en Boca Coronado (estación seca). Samu y El Caite fueron los sitios de mayor turbidez, tanto en la estación lluviosa como en la estación seca (Cuadro 2). En la estación lluviosa los sitios que presentaron las magnitudes mayores de la CSTS fueron Samu y El Caite (Cuadro 3). Los valores superficiales promedio y su desviación estándar variaron entre 13±2 (Guarumal) y 1234±59mg/L (Samu). En la estación seca las CSTS superficiales promedio y su desviación estándar, estuvieron dentro del intervalo de 5.9±0.1 (Samu) y 114±32mg/L (Boca

CUADRO 2

Caracterización fisicoquímica de la columna de agua de seis sitios en el Humedal Nacional Sierpe-Térraba, Costa Rica, en la estación lluviosa de 2008 y en la estación seca de 2009. S=Superficie, M=A media profundidad, F=fondo (máximo, en m)

TABLE 2

Water column physical-chemical characterization at six locations of the Sierpe-Térraba National Wetland, Costa Rica, during the 2008 rainy season and the 2009 dry season. S=Surface, M=at medium depth, F=bottom (maximum, in m)

Sitio	Fecha	Profundidad	Secchi (m)	Temperatura (°C)	Oxígeno Disuelto		Salinidad (ups)	
					(mg/L)	%Sat		
Boca Coronado	Sep.08	S	0.89	28.1	6.20	101.0	25.2	
		M		28.2	6.16		26.0	
		F (5.0)		28.5	5.90		28.0	
	Oct.08	S	0.40	27.0	7.05	99.7	3.9	
		M		26.2	6.89		10.0	
		F (7.0)		26.5	6.87		17.0	
	Nov.08	S	0.16	24.9	5.40	72.4	2.4	
		M		24.7	5.26		2.4	
		F (3.8)		24.7	5.26		2.4	
	Ene.09	S	1.00	29.2	6.08	100.0	22.8	
		M		29.0	6.17		22.6	
		F (4.0)		28.9	6.11		22.6	
	Feb.09	S	2.00	-	-	-	-	
		M		-	-		-	
		F (5.2)		28.6	4.85		31.3	
Mar.09	S	3.00	30.0	5.20	91.0	25.0		
	M		30.2	4.18		25.0		
	F (5.2)		31.1	4.90		26.0		
Samu	Sep.08	S	0.05	23.3	7.40	94.5	0.0	
		F (1.0)		-	-		-	
	Oct.08	S	0.05	24.3	7.61	99.4	0.1	
		F (1.8)		24.3	7.63		0.1	
	Nov.08	S	0.14	23.2	7.50	95.6	0.1	
		F (1.0)		23.2	7.45		0.1	
	Ene.09	S	0.35	26.1	7.11	96.5	0.0	
		F (0.70)		-	-		-	
	Feb.09	S	1.00	27.4	6.33	88.3	0.0	
		M		27.3	5.70		0.0	
		F (4.2)		27.4	6.13		0.0	
	Mar.09	S	0.45	28.9	6.49	94.0	1.0	
		M (2.8)		28.7	6.47		0.0	
	El Caite	Sep.08	S	0.08	24.6	5.75	75.5	00
			F (4.0)		-	-		-
Oct.08		S	0.05	23.8	7.50	96.8	0.0	
		F (3.8)		23.8	7.50		0.0	
Nov.08		S	0.10	22.6	8.28	104.0	0.0	
		F (2.0)		-	-		-	
Ene.09		S	0.35	27.7	7.36	108.3	8.3	
		M (2.5)		27.8	6.39		9.5	
Feb.09		S	1.00	28.1	5.00	78.3	18.0	
		Fondo (2.0)		28.4	5.34		18.0	
Mar.09		S	0.45	30.2	5.08	83.0	18.0	
		M		29.9	4.50		18.0	
		F (1.5)		29.8	4.40		18.0	



CUADRO 2 (Continuación) / TABLE 2 (Continued)

Sitio	Fecha	Profundidad	Secchi (m)	Temperatura (°C)	Oxígeno Disuelto (mg/L)	%Sat	Salinidad (ups)
Santa Marta	Sep.08	S	0.45	27.1	5.42	76.3	2.6
		M		27.0	5.61		5.5
	Oct.08	F (6.5)	0.50	27.2	-	96.7	-
		S		27.2	6.88		2.0
		M		27.2	6.78		10.0
	Nov.08	F (7.0)	0.19	27.3	6.78	70.7	11.0
		S		25.3	5.24		2.0
		M		25.3	5.94		2.0
	Ene.09	F (9.0)	1.00	25.3	5.90	81.9	2.0
		S		29.2	4.88		26.6
		M		29.1	5.38		26.7
	Feb.09	F (11.0)	1.50	29.3	4.79	94.9	27.1
		S		29.4	5.52		30.2
		M		29.5	5.35		30.1
	Mar.09	F (8.5)	0.50	29.3	5.43	69.3	30.1
		S		30.5	3.99		28.2
		M		30.6	3.92		28.2
	Isla Loros	Sep.08	F (10.0)	1.06	30.6	4.06	
S			-		-	-	
M			-		-	-	
Oct.08		F (5.0)	0.62	-	-	78.6	-
		S		27.6	5.15		15.3
		M		27.5	4.94		9.6
Nov.08		F (6.5)	0.93	27.5	5.29	59.0	11.6
		S		27.8	3.85		15.1
		M		27.8	3.85		15.8
Ene.09		F (10.0)	1.10	27.8	3.78	69.4	17.1
		S		29.0	4.28		21.0
		M		-	-		-
Feb.09		F (11.0)	1.75	29.0	3.91	96.4	22.0
		S		29.2	5.70		28.0
		M		29.1	5.46		30.0
Mar.09		F (6.0)	1.50	29.1	5.42	77.4	30.0
		S		31.2	4.50		24.0
		M		31.0	4.40		25.0
Guarumal	Sep.08	F (5.3)	1.6	30.6	4.00	94.2	25.0
		S		28.2	6.07		16.0
		M		28.5	6.24		20.0
	Oct.08	F (>2.0)	1.19	28.4	6.82	98.1	21.0
		S		28.2	6.15		21.0
		M		27.9	6.70		25.0
	Nov.08	F (9.5)	0.88	27.8	6.78	68.9	27.0
		S		27.9	4.44		17.0
		M		27.8	4.33		18.0
	Ene.09	F (6.0)	1.06	27.8	4.31	76.9	19.0
		S		29.2	4.56		27.5
		M		29.0	4.45		25.0
	Feb.09	F (9.2)	2.35	28.8	4.30	90.6	29.0
		S		29.7	5.27		29.1
		M		29.7	5.22		29.4
	Mar.09	F (6.3)	1.60	29.5	5.39	69.8	30.0
		S		31.1	4.04		25.0
		M		30.7	3.46		26.0
		F (9.0)		30.9	3.90		26.0

CUADRO 3

Concentración promedio de sólidos en suspensión, CSTS, (mg/L), y su desviación estándar, de seis sitios en el Humedal Nacional Sierpe-Térraba, Costa Rica, en la estación lluviosa de 2008 y en la estación seca de 2009. S=Superficie, M=A media profundidad, F=fondo (máximo, detalle en el Cuadro 2)

TABLE 3

Suspended matter mean concentration, CSTS, (mg/L), and standard deviation in six locations at the Sierpe-Térraba National Wetland, Costa Rica, during the 2008 rainy season and the 2009 dry season. S=Surface, M=at medium depth, F=bottom (maximum, details in Table 2)

Fecha	Profundidad	Sitio					
		Boca Coronado	Samu	El Caite	Santa Marta	Isla Loros	Guarumal
Sep.08	S	16.8±0.4	1234±59	389±4	17.8±0.2	13.6±0.3	13±2
	M	20.7±0.6	-	339±74	28±3	12±2	27±7
	F	19±3	-	-	30.4±0.3	14.6±0.8	16±5
Oct.08	S	51±7	630±93	450±37	61±6	13.9±0.5	12.1±0.8
	M	66±3	544±127	466±2	34±6	14±2	15±3
	F	42±1	-	-	25±2	16.5±0.2	23±1
Nov.08	S	77±4	289±16	773±12	96±20	20±1	16.2±0.8
	M	80±1	274±20	728±103	94±3	20±3	22±3
	F	98±15	-	-	108±9	24±3	23.4±0.2
Ene.09	S	33±6	18±2	44.9±0.4	32±6	24±3	24±3
	M	46±17	-	-	38±1	-	30±9
	F	38.4±0.3	-	77±2	74±18	34±10	37±12
Feb.09	S	114±32	5.9±0.1	21±5	37±1	28±2	27.4±0.2
	M	68.0±0.0	5±1	-	38±7	32±2	28±1
	F	48±22	7±2	30±5	37±2	26±1	26±5
Mar.09	S	34.7±0.6	18±8	39±8	73±3	31±3	21±2
	M	47±1	-	34±4	82.5±0.5	24.6±0.5	21.5±0.4
	F	56±15	23.2±0.1	37±2	87±6	36±6	21±1

Coronado). Los otros sitios con una mayor influencia marina, tuvieron CSTS superficiales promedio más bajas comparadas con Samu y El Caite en la estación lluviosa y con menores transiciones estacionales. Los sitios con mayor influencia del Río Grande de Térraba, Samu y El Caite, presentaron los promedios superficiales de CE más bajos, tanto en la estación lluviosa como en la seca, dentro del intervalo de 118 y 1820µS/cm, ambos en El Caite (Cuadro 4). Los otros sitios, que tienen una mayor interacción con la intrusión salina del Océano Pacífico, exhibieron CE superficiales promedio más altos, de 2200µS/cm en Isla Loros a 10850µS/cm en Guarumal en la estación lluviosa y de 3010µS/cm en Isla Loros a 8340µS/cm en Boca Coronado en la estación seca.

Las Chl-a promedio de los sitios de muestreo, en su mayoría mostraron una mayor concentración en las capas intermedias (Cuadro 5). En la estación lluviosa los valores integrados en la columna de agua variaron entre de 0.05 y

10.17mg/m²; Isla Loros y Guarumal resultaron con las magnitudes más altas. En la estación seca los datos fueron aún mayores, entre 0.14 y 34.47mg/m² en Guarumal en marzo de 2009. Con pocas excepciones, en ambas estaciones meteorológicas los valores promedio de Chl-a fueron mayores en los sitios más cercanos al mar que en los con mayor influencia del Río Grande de Térraba (Cuadro 5).

En la estación lluviosa las concentraciones de fosfato fueron bajas en los sitios con mayor influencia estuarina y las magnitudes superficiales se ubicaron entre inferiores al límite de detección (nd=no detectados; Isla Loros) y 3.5µmol/L (Guarumal y Santa Marta) (Cuadro 6). En Samu y El Caite se registraron los valores superficiales más altos, 8.4µmol/L y 9.4µmol/L, respectivamente. En la estación seca en muchos de los sitios las concentraciones de fosfato fueron menores (Cuadro 6) que las de la estación lluviosa. Los valores de concentración de nitrito más altos se registraron en

CUADRO 4
 Conductividad eléctrica, CE, ($\mu\text{S}/\text{cm}$), de las aguas de seis sitios en el Humedal Nacional Sierpe-Térraba, Costa Rica, en la estación lluviosa de 2008 y en la estación seca de 2009. S=Superficie, M=A media profundidad, F=fondo (máximo, en m)

TABLE 4
 Electrical conductivity, CE, ($\mu\text{S}/\text{cm}$), of the waters in six locations at the Sierpe-Térraba National Wetland, Costa Rica, during the 2008 rainy season and the 2009 dry season. S=Surface, M=at medium depth, F=bottom (maximum, in m)

Sitio	Fecha	Profundidad	CE	Sitio	Fecha	Profundidad	Conductividad	
Boca Coronado	Sep.08	S	3740	Santa Marta	Ene.09	S	3550	
		M	3640		Feb.09	S	4040	
		F (5.0)	3610		Mar.09	S	7300	
	Oct.08	S	3030	Isla Loros	Sep.08	M	8610	
		M	4280			S	2200	
		F (7.0)	23100			M	1930	
	Nov.08	S	6120	Oct.08	F (5.0)	2380		
		Ene.09	S		3540	S	6860	
		Feb.09	S		3900	M	10270	
		Mar.09	S		8340	F (6.5)	9190	
			F (5.2)		8230	Nov.08	S	2440
			M		103	M	1970	
		Samu	Sep.08		S	158	Guarumal	Sep.08
M	126			Ene.09	S	3010		
Nov.08	S		1780	Feb.09	S	3550		
	M		1780	Mar.09	S	8190		
	Ene.09		S	129	F (5.3)	3780		
Feb.09	S		394	Oct.08	S	2850		
	Mar.09		S		214	M		3520
	M		196		F (>2.0)	3520		
	Sep.08		S		165	S		10850
El Caite	Oct.08		M	164	Nov.08	M		2790
		S	118	F (9.5)		2300		
		M	121	S		1910		
	Nov.08	S	1820	Ene.09	M	2160		
		S	1510		F (6.0)	2450		
		Feb.09	S		3420	S	3650	
	Mar.09	S	6840	Feb.09	S	5690		
		F (1.5)	6520	Mar.09	S	8230		
		Sep.08	S	7950	F (9.0)	8270		
	Santa Marta	Sep.08	M	9270				
			F (6.5)	10740				
			S	3670				
Oct.08		M	14130					
		F ()	14530					
		S	4030					
Nov.08		M	2750					
		F (9.0)	3570					

El Caite ($2.2\mu\text{mol}/\text{L}$), Isla Loros ($1.3\mu\text{mol}/\text{L}$) y Guarumal ($0.9\mu\text{mol}/\text{L}$), durante los muestreos de la estación lluviosa (Cuadro 6). En el caso del amonio, en la estación lluviosa las concentraciones fueron, generalmente, inferiores al límite de detección en casi todos los sitios (Cuadro 6). Las concentraciones superficiales fueron, frecuentemente, no detectables durante

la estación lluviosa y siempre por encima de los límites de detección en todos los sitios en cada visita de la estación seca, con el máximo de $5.0\mu\text{mol}/\text{L}$ registrado en Santa Marta en marzo 2009 a profundidad media. Los valores superficiales promedio fueron muy uniformes entre los sitios, dentro del ámbito de 1.7 y $2.4\mu\text{mol}/\text{L}$. Las concentraciones de silicato

CUADRO 5

Concentración promedio de clorofila-*a*, Chl-*a*, (mg/m³), por profundidad e integrada en la columna de agua (mg/m²), de los sitios de muestreo en el Humedal Nacional Sierpe-Térraba, Costa Rica, en la estación lluviosa de 2008 y en la estación seca de 2009. S=Superficie, M=A media profundidad, F=fondo (máximo, detalle en el Cuadro 2)

TABLE 5

Chlorophyll-*a* mean concentration, Chl-*a*,(mg/m³), at different depths and integrated in the water column in six locations at the Sierpe-Térraba National Wetland, Costa Rica, during the 2008 rainy season and the 2009 dry season.

S=Surface, M=at medium depth, F=bottom (maximum, details in Table 2)

Fecha	Profundidad	Boca Coronado	Samu	El Caite	Santa Marta	Isla Loros	Guarumal
Sep.08	S	3.16	10.02	0.85	1.56	1.76	2.58
	M	3.64	-	0.59	2.23	2.11	2.52
	F	2.86	-	-	1.67	2.54	2.40
	Columna	6.71	-	0.13	1.91	6.56	8.93
Oct.08	S	0.62	1.73	3.90	1.17	1.66	2.11
	M	0.72	1.42	2.93	2.27	2.37	2.64
	F	4.81	-	-	2.64	2.93	3.86
	Columna	2.30	0.10	0.05	2.85	3.91	9.35
Nov.08	S	0.28	3.01	1.37	1.97	2.57	1.94
	M	0.54	2.71	1.33	1.74	5.11	3.99
	F	0.16	-	-	1.66	3.62	3.69
	Columna	0.12	0.49	0.36	0.70	10.17	8.22
En.09	S	3.01	2.85	6.41	4.54	4.54	2.72
	M	4.21	2.85	-	5.19	-	3.61
	F	4.03	-	7.77	5.01	5.00	3.75
	Columna	9.80	1.14	5.25	13.58	4.93	8.89
Feb.09	S	0.86	2.93	5.24	2.91	2.30	1.84
	M	0.81	3.36	4.42	3.13	1.91	1.83
	F	0.91	2.63	-	3.49	2.10	1.68
	Columna	2.38	11.69	2.70	12.06	8.23	11.02
Mar.09	S	11.64	3.33	5.53	12.67	3.58	2.57
	M	14.08	-	5.45	13.75	3.57	3.18
	F	13.65	3.55	5.23	11.76	3.82	2.68
	Columna	34.47	2.41	2.99	16.72	14.69	16.08

variaron entre 24.3µmol/L (estación seca en Guarumal) y 1388.3µmol/L (estación lluviosa en El Caite); sin embargo, no se observó una transición estacional clara (Cuadro 6).

La productividad primaria: Dada la definición matemática de PPN en función de la PPB y la R obtenidas de cálculos químicos (PPN=PPB-R), hubo datos negativos (o nulos), en algunas determinaciones, debido a que los valores de R fueron más altos que la PPB, o a que los procesos ocurrieron dentro de las incertidumbres absolutas propias de la técnica de las valoraciones redox. Esto sucedió principalmente en Samu y en El Caite, que fueron también los sitios con menores valores absolutos de PPN, PPB y R en toda la campaña de

investigación, mayor turbidez y con menores concentraciones de Chl-*a* (Cuadros 1, 5 y 7).

Las determinaciones de PPN realizadas en la estación lluviosa resultaron con valores positivos en los sitios con un patrón de circulación estuarina, dentro del intervalo de 1.70 (Isla Loros), a 0.01gC/m²·d (Boca Coronado); en los ribereños fue de 0.11a -0.36gC/m²·d (Cuadro 1). Los mayores valores de PPN ocurrieron en Isla Loros y Guarumal en septiembre de 2008 (1.70 y 1.46gC/m²·d, respectivamente). Boca Coronado (extremo norte del plan de muestreo), tuvo una alta PPB pero también una alta R, lo que generó valores intermedios de PPN de 0.52gC/m²·d (Cuadro 1). En octubre del 2008 las mayores productividades (PPN o PPB) se registraron en Boca Coronado y en Isla

CUADRO 6

Concentración de nutrientes, ($\mu\text{mol/L}$), en seis sitios del Humedal Nacional Sierpe-Térraba, Costa Rica, en la estación lluviosa de 2008 y en la estación seca de 2009. nd=no detectado. S=Superficie, M=A media profundidad, F=fondo (máximo, en m)

TABLE 6

Nutrients concentration, ($\mu\text{mol/L}$), in six locations at the Sierpe-Térraba National Wetland, Costa Rica, during the 2008 rainy season and the 2009 dry season. nd=not detected. S=Surface, M=at medium depth, F=bottom (maximum, in m)

Sitios	Fecha	Profundidad	Fosfato	Nitrito	Amonio	Silicato
Boca Coronado	Sep.08	S	1.0	0.4	nd	100.8
		M	1.0	nd	nd	100.8
		F (5.0)	1.6	nd	nd	77.3
	Oct.08	S	2.3	0.4	nd	286.7
		M	3.9	nd	nd	386.7
		F (7.0)	3.9	nd	4.4	346.7
	Nov.08	S	1.0	nd	nd	430.0
	Ene.09	S	Nd	0.7	2.2	24.3
	Feb.09	S	Nd	0.2	0.6	206.7
	Mar.09	S	1.3	0.4	4.4	83.3
		F (5.2)	1.3	0.2	2.2	162.8
	Samu	Sep.08	M	-	0.4	6.7
Oct.08		S	8.4	0.7	nd	486.7
		M	13.5	0.7	nd	868.3
Nov.08		S	1.9	nd	nd	551.7
		M	26.1	nd	nd	388.3
Ene.09		S	Nd	0.2	1.7	360.0
Feb.09		S	Nd	0.2	0.6	541.7
Mar.09		S	1.3	0.4	2.8	401.7
		M	1.3	0.4	3.3	480.0
El Caite		Sep.08	S	3.2	nd	nd
	M		2.9	0.4	nd	405.0
	Oct.08	S	9.4	1.3	nd	1388.3
		M	7.4	2.2	nd	968.3
	Nov.08	S	4.2	0.4	2.2	430.0
	Ene.09	S	Nd	0.4	2.2	420.0
	Feb.09	S	Nd	0.2	0.6	481.7
	Mar.09	S	1.9	0.2	4.4	305.0
		F (1.5)	1.0	0.2	3.3	413.3
	Santa Marta	Sep.08	S	1.6	nd	2.2
M			1.6	nd	nd	381.7
F (6.5)			1.3	nd	nd	288.3
Oct.08		S	3.5	0.4	nd	286.7
		M	3.5	0.4	nd	306.7
		F (7.0)	3.2	0.4	nd	206.7
Nov.08		S	2.3	nd	nd	348.3
		M	3.5	nd	1.1	266.7
		F (9.0)	1.9	nd	nd	225.0
Ene.09		S	Nd	0.2	3.3	206.7
Feb.09		S	Nd	0.2	0.6	298.3
Mar.09		S	1.0	0.2	1.7	295.0
	M	1.0	0.2	5.0	375.0	

CUADRO 6 (Continuación) / TABLE 6 (Continued)

Sitios	Fecha	Profundidad	Fosfato	Nitrato	Amonio	Silicato
Isla Loros	Sep.08	S	1.3	1.3	nd	288.3
		M	1.3	1.1	nd	218.3
		F (5.0)	1.0	1.3	nd	218.3
	Oct.08	S	1.9	0.4	nd	206.7
		M	2.3	0.4	nd	346.7
		F (6.5)	2.9	0.7	nd	166.7
	Nov.08	S	nd	nd	1.1	306.7
		M	0.3	nd	nd	348.3
		F (10.0)	nd	nd	nd	225.0
	Ene.09	S	nd	0.2	1.1	238.3
	Feb.09	S	nd	0.2	0.6	328.3
	Mar.09	S	1.0	0.4	3.3	428.3
		F (5.3)	nd	8.9	4.4	428.3
		S	1.3	0.9	nd	195.0
	Guarumal	Sep.08	M	1.0	0.4	nd
F (>2.0)			1.0	0.4	nd	218.3
S			3.5	0.7	nd	306.7
Oct.08		M	2.9	0.7	nd	166.7
		F (9.5)	3.2	0.7	nd	106.7
		S	1.3	0.9	1.1	266.7
Nov.08		M	2.6	nd	nd	266.7
		F (6.0)	1.6	0.9	nd	306.7
		S	nd	0.2	1.7	298.3
Ene.09		S	nd	0.2	0.6	390.0
Feb.09		S	nd	0.2	3.3	480.0
Mar.09		S	1.0	0.2	1.7	455.0
		F (9.0)	1.0	0.2	1.7	455.0

Loros. En noviembre del 2008 la mayor PPN se observó de nuevo en Guarumal, mientras que la PPN fue casi nula en Boca Coronado. En Samu y El Caite las PPN fueron bajas e incluso nulas durante la estación lluviosa (Cuadro 1). En la estación seca hubo algunos valores negativos en la PPN de los sitios con carácter estuarino. El intervalo fue de 8.16 (Isla Loros) a -1.32gC/m²·d (Boca Coronado), y en Samu, el único sitio netamente ribereño, todos los valores fueron negativos. El promedio en los sitios estuarinos fue de 1.2±2.3gC/m²·d (n=15) y la mediana fue 0.84gC/m²·d. En enero de 2009 la PPN fue mayor en Santa Marta y en Isla Loros; en febrero de 2009 la mayor PPN resultó de nuevo en Santa Marta, seguida por la de Guarumal y la de El Caite. Se observaron valores nulos en Boca Coronado y en Isla Loros. En marzo de 2009, se obtuvo de nuevo una alta PPN en Isla Loros, seguida por los valores de El Caite y Santa Marta (Cuadro 1).

Al considerar todos los datos de PP y R, organizados por estación meteorológica y

carácter estuarino o ribereño, resultó que los valores siempre fueron más altos en aquellos sitios con características estuarinas, independientemente de la estación (Cuadro 7). En la época lluviosa la mayor PPB ocurrió en Boca Coronado en septiembre de 2008. En la estación seca hubo algunos valores negativos en la PPB de los sitios estuarinos. El intervalo fue desde un valor extraordinariamente alto en Santa Marta de 20.60gC/m²·d en el mes de febrero de 2009 a -0.39gC/m²·d, en Santa Marta en el mes de marzo del mismo año, respectivamente (Cuadros 1 y 7). En Samu todos los valores fueron negativos. En enero de 2009 la PPB fue mayor en Guarumal, seguida de los valores en Boca Coronado y Santa Marta, mientras que en febrero de 2009 la mayor PPB se obtuvo en Santa Marta, seguida por la de Guarumal. En marzo de 2009 el valor más alto de PPB ocurrió en Isla Loros (Cuadro 1).

En los sitios estuarinos los valores de R durante la estación lluviosa (Cuadros 1 y 7), oscilaron entre 2.82 (Boca Coronado) y

CUADRO 7

Productividad primaria promedio (PPN=neta, PPB=bruta) y Respiración promedio (R), (gC/m²·d), en la columna de agua de seis sitios en el Humedal Nacional Sierpe-Térraba, Costa Rica, en la estación lluviosa de 2008 y en la estación seca de 2009

TABLE 7

Average Primary productivity (NPP=net, BPP=gross) and Respiration (R), (gC/m²·d), in the water column at six locations of the Sierpe-Térraba National Wetland, Costa Rica, during the 2008 rainy season and the 2009 dry season

PP/R	Estación	Tipo	Promedio ± Desv. Est.	n	Ámbito
PPN	Lluviosa	Estuarinos	0.79 ± 0.50	12	1.70 - 0.01
		Ribereños	-0.04 ± 0.16	6	0.11 - 0.36
	Seca	Estuarinos	1.2 ± 2.3	15	8.16 - 1.32
		Ribereños	-1.4 ± 2.3	3	-0.08 - 4.39
PPB	Lluviosa	Estuarinos	0.98 ± 0.82	12	3.33 - 0.20
		Ribereños	0.15 ± 0.20	6	0.37 - 0.12
	Seca	Estuarinos	3.1 ± 5.9	15	20.6 - 0.39
		Ribereños	-2.1 ± 2.6	3	-0.07 - 5.02
R	Lluviosa	Estuarinos	0.35 ± 0.98	12	2.82 - 0.91
		Ribereños	0.09 ± 0.32	6	0.71 - 0.23
	Seca	Estuarinos	1.8 ± 5.4	15	17.08 - 6.16
		Ribereños	-0.30 ± 0.31	3	-0.01 - 0.63

-0.91gC/m²·d (Guarumal). Las mayores R ocurrieron en Boca Coronado (mediana 0.34gC/m²·d) y Guarumal (mediana 0.42gC/m²·d). En la estación seca se obtuvieron valores altos de R en Boca Coronado (mediana 2.27gC/m²·d) y Guarumal (mediana 2.48gC/m²·d), el intervalo general fue de 17.08 (Santa Marta), a -6.16gC/m²·d (El Caite), ambos registrados en febrero de 2009.

Relación de la PP con las variables ambientales: Los resultados del análisis de

componentes principales (ACP) se resumen en el Cuadro 8. Los dos primeros ejes explicaron un 53% de la variancia total. Las variables más asociadas al primer eje fueron clorofila *a*, profundidad del disco de Secchi y conductividad. La productividad primaria neta fue la variable más asociada al segundo eje en forma inversamente proporcional, y el tercer eje estuvo más asociado al fosfato. La dispersión de las variables en los dos primeros ejes mostró que la PPN presenta una asociación positiva con los tres nutrimentos evaluados pero algo más

CUADRO 8

Análisis de Componentes Principales. Se muestran las cargas de las variables en cada eje, y se resaltan las de mayor peso o correlación con cada eje. Se indica también el valor propio (λ) y la variancia explicada por cada eje

TABLE 8

Principal components analysis. Each axis variable loadings are shown and those with higher load or correlation with each axis are highlighted. The eigen value (λ) and the explained variance by axis are also indicated

Variabes	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Conductividad (μ Si/cm)	0.7423	0.04297	0.2711
Profundidad de Secchi (m)	0.7334	-0.4739	-0.0933
Sólidos en suspensión totales (mg/m ³)	-0.5737	0.3729	0.0963
Amonio (mmol/m ²)	0.6731	0.233	0.0470
Fosfato (mmol/m ²)	0.1352	0.3881	0.7661
Silicato (mmol/m ²)	0.6915	0.1586	0.3100
Clorofila <i>a</i> (mg/m ²)	0.7855	-0.3749	-0.0279
PPN (gC/m ² /d)	0.5097	0.7094	-0.3177
PPB (gC/m ² /d)	0.3861	0.3718	-0.6301
Valor propio	3.39	1.38	1.28
Variancia explicada (%)	37.7	15.3	14.2
Variancia acumulada (%)	37.7	53.0	67.2

estrecha con el fosfato; además presenta una asociación positiva con el primer eje, al igual que la clorofila *a* y la profundidad del disco de Secchi aunque tiene una asociación inversa a estas dos variables en el segundo eje (Fig. 4).

DISCUSIÓN

Los sitios de muestreo se distinguieron entre sí principalmente por la salinidad, la CE, la CSTS y la Chl-*a*. En un estudio de mayor duración acerca de la variabilidad de la salinidad en el humedal, Picado, 2014 (este volumen), identificó un gradiente a través del humedal y hacia el sur al disminuir la influencia del caudal aportado por el Río Grande de Térraba. Dada su ubicación en el HNTS, dos sitios con mayor parte del Río Grande de Térraba (Samu y El Caite) y los cuatro más cercanos al Océano Pacífico (Boca Coronado, Santa Marta, Isla Loros y Guarumal), era posible anticipar que las estimaciones de PPN, PPB y R estuvieran afectadas por las condiciones ambientales de estos ecosistemas acuáticos. La PP en el HNTS fue usualmente baja, con un valor máximo de 8.16gC/m²·d de PPN, el cual se registró en la estación seca, en marzo del 2009, en Isla Loros. Los sitios de mayor influencia del río (Samu y El Caite en la estación lluviosa) fueron los que tuvieron valores más bajos, mientras que los sitios con mayor influencia marina fueron los que presentaron los valores más altos de este estudio. Se encontraron indicios de una tendencia a valores más altos de PP, durante la estación seca (Cuadro 1). Los valores de PPB registrados en el HNTS mostraron una propensión a ser menores que los valores encontrados en el Golfo de Nicoya reportados por Córdoba-Muñoz (1998) y Agüero (2007). Mee (1987), utilizó la técnica de ¹⁴C en dos lagunas costeras de México para determinar la PP del fitoplancton. En su trabajo empleó periodos de incubación cortos a lo largo del día y luego integró la productividad primaria total por día. En la laguna Mitla encontró valores de 2.64 a 2.87gC/m²·d y en la laguna Chautengo la productividad fue menor, con valores de 0.29 a 0.87gC/m²·d. Estos valores

son comparables a los observados en este trabajo, pero refuerzan la conclusión general, contraria a la esperada, de una baja productividad del fitoplancton en algunos de los ecosistemas costeros. Se detectó que la R atribuible en parte a la comunidad planctónica en la columna de agua, frecuentemente fue baja, con excepción de un valor alto en Santa Marta en la época seca. En algunos casos se obtuvieron valores negativos debidos, probablemente, a que las diferencias entre las O.D. determinadas en las valoraciones analíticas fueron coincidentes con la incertidumbre absoluta propia del método yodométrico empleado, o debido a que, sobre todo, la contribución a la disminución de la O.D. por parte del fitoplancton puede llegar a ser mínima. Los bajos valores de R en Samu y en El Caite en la época lluviosa, que reciben la influencia directa del Río Grande de Térraba, parecen reflejar el hecho de que en los ríos es usual una baja presencia de fitoplancton comparado con la cantidad que aporta la entrada del agua de mar, especialmente durante periodos de grandes crecidas (Boyer, Christian & Stanley, 1993; Chételat, Pick & Hamilton, 2006; Thorp, Thoms & Delong, 2008; Paerl, Rossignol, Hall, Peierls & Wetz, 2010). Aunque los manglares han sido considerados como uno de los ecosistemas más productivos del planeta (Osborne, 2000), no toda la PP ocurre en el agua por acción del fitoplancton o de las microalgas bentónicas asociadas con las raíces de los árboles de manglar. Por ejemplo, diversos estudios, desde la década de 1970, apuntan a la importancia del detrito como fuente de alimento de los organismos del manglar (Odum & Heald, 1972; 1975). En una revisión de la ecología de los humedales, se mencionó que en los manglares la productividad del fitoplancton apenas alcanza un 3% de la productividad total (Mitsch & Gosselink, 1993). Odum y Heald (1972) sugirieron que solo algunos moluscos son consumidores de fitoplancton, pero este contribuye con apenas un 4% de su dieta. En el Golfo de Nicoya, Szelistowski (1990), trabajó con isótopos estables de C, N y S, y logró determinar que el fitoplancton y las algas bénticas contribuyen más a la dieta de los peces que el

detrito originado en los árboles de manglar. En el caso del manglar del HTNS parece ser que la productividad del fitoplancton es reducida y restringida a las zonas de mayor influencia marina, dado el alto volumen de agua dulce que aporta el Río Grande de Térraba al sistema del delta; esto es congruente con lo reportado para otros sistemas ribereños (Sarma et al., 2009).

En la Fig. 2 se observa que la PPB, integrada en toda la columna de agua y expresada por unidad de área superficial ($\text{gC}/\text{m}^2\cdot\text{d}$) no aumentó proporcionalmente con el incremento en la PSecchi, sino que fue máxima en sitios como Boca Coronado y Guarumal (PSecchi ligeramente menores a 1.0m) en las ocasiones en las que la visibilidad fue intermedia. La alta turbidez de los sitios Samu, El Caite y, en menor medida, Santa Marta, fue producto de los sólidos en suspensión aportados por el Río Grande de Térraba (Fig. 3). Los sitios con

mayor Chl-*a* tuvieron una ligera tendencia, no significativa, a presentar mayores niveles de PPB (Fig. 4). Hubo una alta variabilidad en los datos debido al efecto de otros factores como por ejemplo la turbidez –producto de los sólidos en suspensión– y la influencia de la disponibilidad de nutrientes. Esta variabilidad estacional también ha sido reportada para un estuario tropical en la India, en el cual hubo un cambio de una condición en la que la PPN fue positiva (autotrofia neta) durante el pre-monzón (estación seca) a una en que fue negativa (heterotrofia neta) en el monzón o estación lluviosa (Pradeep Ram, Nair & Chandramohan, 2003).

De manera cualitativa, se observó una tendencia que relaciona a la Chl-*a* con las concentraciones de fosfatos y con las de amonio, aunque los valores cuantitativos fueron bajos debidos a una alta dispersión de los datos (Fig.

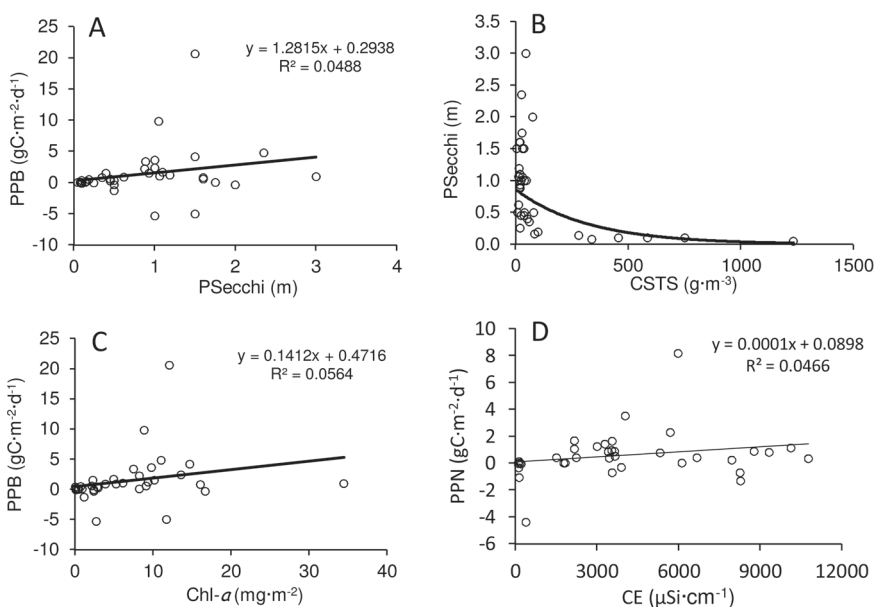


Fig. 2. Relación entre (A) la Productividad Primaria Bruta (PPB) en $\text{gC}/\text{m}^2\cdot\text{d}^{-1}$ y la profundidad del disco de Secchi (m); (B) los sólidos en suspensión ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) y la profundidad de Secchi (m); (C) la concentración promedio de Clorofila *a* ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$) y la Productividad Primaria Bruta por unidad de área ($\text{gC}/\text{m}^2\cdot\text{d}^{-1}$); (D) la conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$), y la Productividad Primaria Neta por unidad de área ($\text{gC}/\text{m}^2\cdot\text{d}^{-1}$), para los seis sitios de muestreo en el HNTS, septiembre 2008 a marzo 2009.

Fig. 2. Relation between (A) Gross primary productivity in $\text{gC}/\text{m}^2\cdot\text{d}^{-1}$ and the Secchi disk depth (m); (B) suspended solids ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) and the Secchi disk depth (m); (C) Mean Chlorophyll-*a* concentration ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$) and the Gross primary productivity by unit area ($\text{gC}/\text{m}^2\cdot\text{d}^{-1}$). (D) Conductivity ($\mu\text{S}/\text{cm}$), and Net primary productivity by unit area ($\text{gC}/\text{m}^2\cdot\text{d}^{-1}$), for the six sampling sites in the Sierpe-Térraba National Wetland, Costa Rica, September 2008 to March 2009.

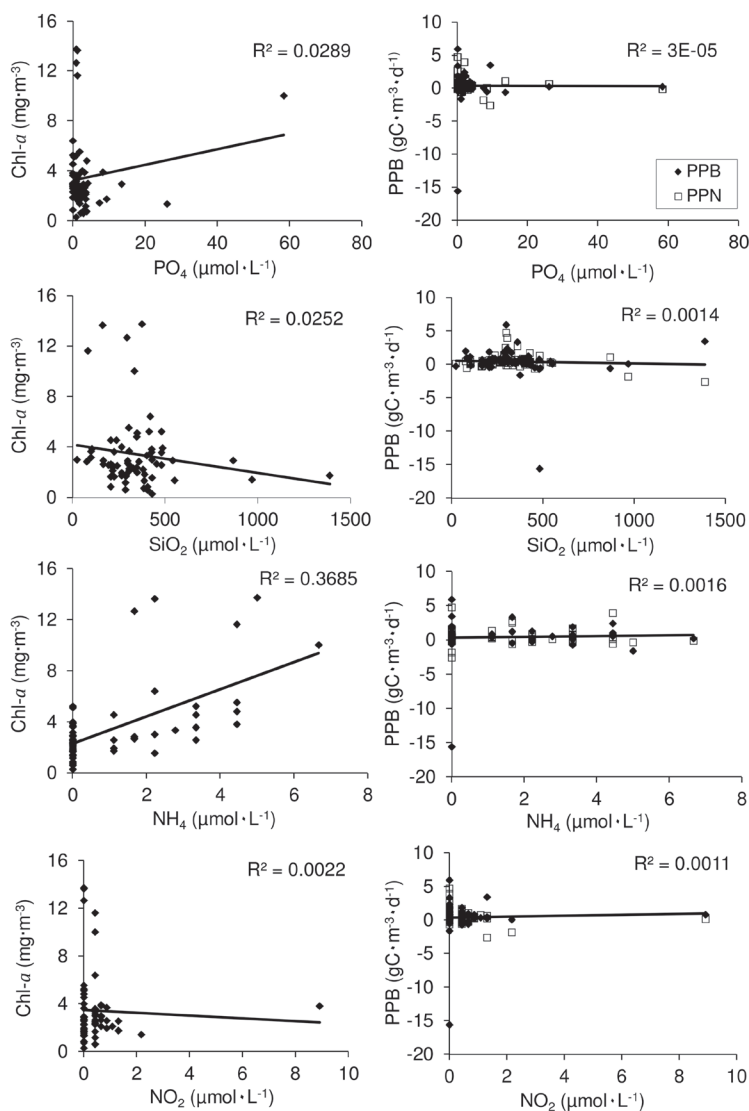


Fig. 3. Evaluación preliminar de las relaciones entre la productividad primaria bruta y la concentración de Clorofila-*a*, con los nutrientes: fosfato disuelto, silicato, amonio y nitrito en los sitios de muestreo en el HNTS, septiembre 2008 a marzo 2009.
Fig. 3. Preliminary evaluation of the relationships between the gross primary productivity and the Chlorophyll-*a* with the nutrients: Dissolved Phosphate, silicate, ammonium and nitrite in the six sampling sites in the Sierpe-Térraba National Wetland, Costa Rica, September 2008 to March 2009.

3). Para el caso de la PP, tanto neta PPN como bruta PPB, no se observó tendencia alguna con ninguno de los nutrientes examinados. Para determinar eso, se incluyeron tanto los datos de la estación lluviosa como los de la estación seca. Puede ser que las cantidades de estas especies químicas hayan sido suficientes y no

exista una limitación por nutrientes, sino más bien que la limitación sea por la reducción de la luz incidente debido a la turbidez de las aguas. La correlación entre la CE y la PPN no fue significativa, pero hubo una ligera tendencia positiva, es decir: las PPN integradas (por m²) cuando las CE fueron cercanas a cero

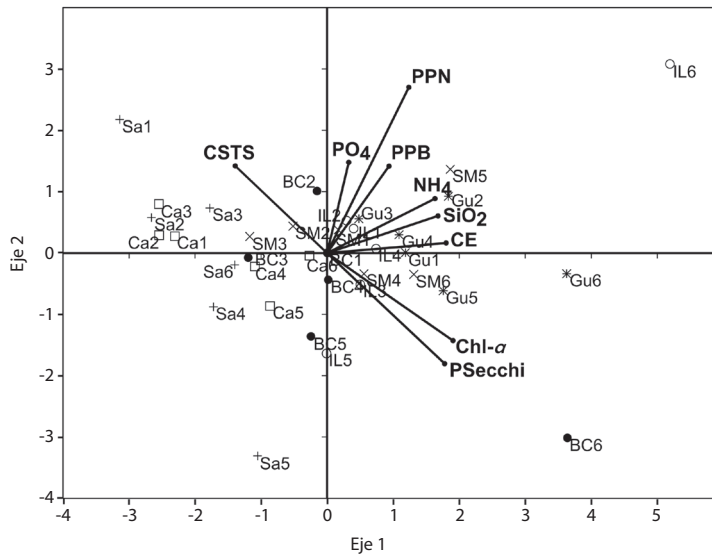


Fig. 4. Análisis de Componentes Principales. Se muestra la dispersión de las variables empleadas con base en los dos primeros ejes, y la dispersión de los datos, agrupados por sitio de muestreo, desde Boca Coronado hasta Guarumal diferenciados por símbolos de color y se marcan los puntos centrales de cada grupo de datos (marcados del 1 al 6).

Fig. 4. Principal components analysis. Based on the first two axis the dispersion of the used variables are shown, and the data dispersion grouped by sampling site from Boca Coronado to Guarumal, identified by a color code symbology. Each data group's central point is marked (from 1 to 6).

resultaron en valores todos negativos y luego aumentaron ligeramente (Fig. 3).

En el ACP se observó que los primeros tres ejes principales explicaron un 69.7% de la variancia total. Con el primer eje se asociaron esencialmente las variables de CE, PSecchi y Chl-*a*. Con el segundo se relacionó fundamentalmente la PPN y con el tercer eje se asoció la concentración de fosfato (Cuadro 8). En la Fig. 4 se observa que los sitios Samu y El Caite tendieron a ubicarse en el extremo izquierdo del gráfico, con una marcada influencia de la CSTS, mientras que los restantes sitios se ubicaron en el centro y hacia la derecha del gráfico, bajo la influencia de mayores valores de PSecchi, de Chl-*a* y de otras condiciones. Las variables de productividad estuvieron asociadas más con la concentración de fosfato que con alguno de los otros factores incluidos en el análisis.

Las concentraciones de los nutrientes principales para el desarrollo del fitoplancton no fueron altas (Cuadro 6) y con excepción de la concentración de silicato, para los otros tres

nutrimentos hubo casos en que estuvieron en niveles no detectables por la técnica empleada. Destacó una única excepción para el fosfato disuelto, que mostró un valor particularmente alto en Samu en la estación lluviosa (septiembre 2008), que podría estar relacionado ya sea con alguna contaminación no puntual que reciba el río en su cuenca de drenaje o a un problema analítico que no fue detectado durante el control de los datos realizado por el LQH-ICE. Las concentraciones de fosfato disuelto no parece que constituyan un obstáculo para el crecimiento de los productores primarios, sean estos fitoplancton, perifiton o los mismos bosques de manglar. Este punto debería examinarse con más detalle en un estudio en el que se analicen todas las formas químicas del nitrógeno inorgánico y del fósforo, así como la determinación de las proporciones características entre isótopos estables y la aplicación de un sistema de análisis mixto de miembros extremos (Alling, Humborg, Mörth, Rahm & Pollehne, 2008). La concentración de los nutrientes estuvo asociada de manera muy

débil con la PP y con las *Chl-a*. La dificultad de encontrar una relación clara y directa entre los niveles de los nutrientes en su forma disuelta y la PP ya fue observada por Brylinsky (1980) en su análisis de la información recopilada en todo el mundo durante la realización del International Biological Programme (IBP), que buscaba precisamente evaluar los factores que determinan la productividad de los ecosistemas del planeta. En esa oportunidad se observó que la inclusión de la concentración de los nutrientes no ayudaba a explicar una mayor proporción de la variancia de los datos. La aparente falta de relación se debe, entre otras cosas, a la existencia de otros factores, como la turbidez, el estado fisiológico de las poblaciones y la turbulencia del sistema, que influyen en el resultado final. Contreras, Castañeda, Torres-Alvarado y Gutiérrez (1996), al trabajar en lagunas costeras de México, llegaron a la conclusión de que las concentraciones de nutrientes que detectaron (NH_4^+ : $<4.28\mu\text{mol/L}$; PO_4^{3-} : $<1.93\mu\text{mol/L}$), eran suficientes para la PP en las lagunas examinadas. Tales concentraciones, en general, fueron comparables con las encontradas en el presente trabajo. Estos mismos autores, sin embargo, anotaron que más que la concentración total es la proporción N:P la que determina si un elemento es limitante para los productores primarios, al igual que ha sido reportado para el fitoplancton de ambientes lacustres (Lampert & Sommer, 2007). La falta de valores de nitrato debida a las dificultades técnicas encontradas en su determinación en el presente trabajo, impide hacer este tipo de análisis. Finalmente, se puede inferir que el HNTS muestra un comportamiento que es típico de zonas estuarinas en general. En estos ecosistemas, el estrés por las variaciones en la salinidad y la poca penetración de la luz en el agua debido a la turbidez, así como la inestabilidad que el flujo mareal impone, hacen que la contribución del fitoplancton a la productividad del humedal sea reducida (Odum & Heald, 1972; Mitsch & Gosselink, 1993), con algunas excepciones (Szelistowski, 1990). Si la alteración en el uso de la tierra en las cuencas de los ríos que contribuyen al HNTS, modificara

significativamente la entrada de agua dulce y de sólidos en suspensión al humedal, este panorama se afectaría notoriamente. Por esta razón, es importante mantener un programa de monitoreo de los parámetros medidos en este estudio, con al menos dos muestreos al año, uno en la estación seca y otro en la estación lluviosa, siguiendo el gradiente salino desde el río hasta el mar al menos en dos direcciones para mantener bajo observación el efecto sobre el HNTS.

AGRADECIMIENTOS

Deseamos expresar nuestro sincero agradecimiento a los revisores anónimos que aportaron comentarios y críticas constructivas para el mejoramiento del artículo; a José Francisco Fernández y funcionarios del Laboratorio Químico de Hidrología del ICE; a Leonel Barquero y Luis Salazar por su invaluable ayuda en el campo; a Catalina Benavides Varela del SIGMAR por su ayuda en la elaboración de mapas de la zona; a los varios asistentes del Laboratorio de Oceanografía Química del CIMAR, y a Eleazar Ruíz por su aportes en la construcción de equipo que facilitó el trabajo de campo. Este trabajo fue posible mediante la contratación directa No. 2008-1540 del ICE, a través del proyecto No. 808-A8-400 del CIMAR.

RESUMEN

Se determinó la productividad primaria (PP) del fitoplancton en un amplio sector del Humedal Nacional Terraba Sierpe (HNTS) de Costa Rica, durante la estación lluviosa del año 2008 y en la estación seca del año 2009. Seis sitios se ubicaron en las áreas norte y central del humedal, donde por lo general ocurre la mayor influencia del aporte de caudal del Río Grande de Terraba. Se realizaron adicionalmente determinaciones de otros parámetros ambientales, asociados con la productividad primaria, como profundidad de penetración del disco de Secchi, la concentración de sólidos en suspensión, la concentración de clorofila *a*, la salinidad, la temperatura, la concentración del oxígeno disuelto en el agua, la concentración de nutrientes inorgánicos disueltos (amonio, nitrito, fósforo disuelto, silicato), la conductividad eléctrica específica y se llevó a cabo un estudio basado en el análisis de componentes principales. La PP en el HNTS fue en general baja,

con un valor máximo de 8.16gC/m²-d de PPN, el cual se registró en la estación seca, en marzo del 2009, en Isla Loros. Los sitios de mayor influencia del río (Samu y El Cajte en la estación lluviosa), fueron los que tuvieron valores más bajos, mientras que los sitios con mayor influencia marina fueron los que presentaron los valores más altos de este estudio, cuyo promedio y desviación estándar fue de 0.79±0.50gC/m²-d (n=12), y la mediana fue 0.80gC/m²-d. Esta diferencia se debe principalmente al elevado aporte de agua dulce y de sólidos en suspensión del Río Grande de Térraba que limita el desarrollo del fitoplancton marino en el humedal. Es importante que se establezca y mantenga un programa de monitoreo de los parámetros medidos en este estudio, con al menos dos muestreos por año, uno en la época seca y otro en la época lluviosa, siguiendo el gradiente de salinidad desde el río hasta el mar al menos en dos direcciones.

Palabras clave: Productividad primaria, clorofila-*a*, manglares, estuarios, nutrimentos, Río Sierpe, Río Grande de Térraba, Costa Rica.

REFERENCIAS

- Agüero, G. (2007). *Productividad primaria en la columna de agua de cuatro ecosistemas marino costeros de Costa Rica* (Tesis de licenciatura). Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, Costa Rica.
- Alling, V., Humborg, C. Mörth, C. M., Rahm, L., & Pollehn, F. (2008). Tracing terrestrial organic matter by $\delta^{34}\text{S}$ and $\delta^{13}\text{C}$ signatures in a subarctic estuary. *Association for the Sciences of Limnology and Oceanography*, 53, 2594-2602.
- American Public Health Association (APHA). (1998). *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater* (20th ed.). United States of America: American Water Works Association, Water Environment Federation.
- Boyer, J. N., Christian, R. R., & Stanley, D. W. (1993). Patterns of primary productivity in the Neuse River estuary, North Carolina, USA. *Marine Ecology Progress Series*, 97, 287-297.
- Brylinsky, N. (1980). Estimating the productivity of lakes and reservoirs. In E. D. Le Cren & R. H. Lowe-McConnell (Eds.), *The functioning of freshwater ecosystems* (pp. 411-453). Cambridge: Cambridge.
- Canfield, D. E., Thamdrup, B., & Kristensen, K. (2005). Aquatic Geomicrobiology: Carbon Fixation and Photothropy. *Advances in Marine Biology*, 48.
- Carpenter, J. H. (1966). New measurements of oxygen solubility in pure and natural water. *Association for the Sciences of Limnology and Oceanography*, 11, 264-277.
- Chételat, J., Pick, F. R., & Hamilton, P. B. (2006). Potamoplankton size structure and taxonomic composition: influence of river size and nutrient concentrations. *Association for the Sciences of Limnology and Oceanography*, 51, 681-689.
- Contreras, E. F., Castañeda O., Torres-Alvarado, R., & Gutiérrez, F. (1996). Nutrientes en 39 lagunas costeras mexicanas. *Revista de Biología Tropical*, 44(2), 417-425.
- Córdoba-Muñoz, R. (1998). Primary productivity in the water column of Estero Morales, a mangrove system in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 46(Suppl. 6), 257-262.
- Davidson, E. A., & Howarth, R. W. (2007). Nutrients in synergy. *Nature*, 449, 1000-1001.
- Fahey, T. J., & Knapp, A. K. (Eds.). (2007). *Principles and Standards for Measuring Primary Production*. Oxford: Oxford University Press.
- Fonseca, A. C., Alvarado, J. J., Cortés, J., & Herrera, B. (2009). *Planificación marino-costera del Área de Conservación Osa (ACOSA), Costa Rica*. Serie Técnica No. 12. TNC: Apoyando los esfuerzos en el manejo y protección de la biodiversidad tropical. San José, Costa Rica.
- Fuller, C. C., Davis, J. A., Cain, D. J., Lamothe, P. J., Fries, T. L., Fernandez, G., ... Murillo, M. M. (1990). Distribution and transport of sediment-bound metal contaminants in the Río Grande de Tárcoles, Costa Rica (Central America). *Water Research*, 24(7), 805-812.
- Gaarder T., & Gran, H. H. (1927). Plankton production in the Oslo Fjord. *Rapport du Conseil Internationale pour l'Exploration de la Mer*, 42, 1-48.
- Gocke, K., Cortés, J., & Murillo, M. M. (2001). Planktonic primary production in a tidally influenced mangrove forest on the Pacific coast of Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 49(Suppl. 2), 279-288.
- Guzmán, H. M., Cortés, J., Glynn, P. W., & Richmond, R. H. (1990). Coral mortality associated with dinoflagellate blooms in the eastern Pacific (Costa Rica and Panama). *Marine Ecology Progress Series*, 60, 299-303.
- Hall, C. A. S., & Moll, R. (1975). Methods for assessing aquatic primary productivity. In H. Lieth & R. Whittaker (Eds.), *Primary productivity of the biosphere* (pp. 19-53). New York: Springer Verlag.
- Hall, R. O. Jr., Thomas, S., & Gaiser, E. E. (2007). Measuring Freshwater Primary Production and Respiration. In T. J. Fahey & A. K. Knapp (Eds.), *Principles and Standards for Measuring Primary Production* (pp.175-203). Oxford: Oxford University Press.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9. Recuperado de http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Holmes, W. R. (1970). The Secchi disk in turbid coastal waters. *Association for the Sciences of Limnology and Oceanography*, 15, 688-694.

- Intergovernmental Oceanographic Commission (IOC). (1983). *Chemical methods for use in marine environmental monitoring. Manuals and guides 12*. Paris: Unesco.
- Jiménez, J. A. (1994). *Los manglares del Pacífico centroamericano*. Heredia, Costa Rica: Fundación UNA.
- Lampert, W., & Sommer, U. (2007). *Limnology: the ecology of lakes and streams*. Oxford: Oxford University Press.
- Lizano, O. G., Amador, J., & Soto, R. (2001). Caracterización de manglares de Centroamérica con sensores remotos. *Revista de Biología Tropical*, 49(Supl. 2), 331-340.
- Mee, L. D. (1987). The application of calculation models for estimating primary productivity in two tropical Mexican coastal lagoons. *Revista de Biología Tropical*, 35(2), 183-194.
- Mitsch, W. J., & Gosselink, J. G. (1993). *Wetlands* (2nd ed.). New York: Van Nostrand Reinhold.
- Olausson, E., & Cato, I. (Eds.). (1980). *Chemistry and biogeochemistry of estuaries*. Chichester: Wiley-Interscience.
- Odum, W. E., & Heald, E. J. (1972). Trophic analyses of an estuarine mangrove community. *Bulletin of Marine Science*, 22, 617-738.
- Odum, W. E., & Heald, E. J. (1975). Mangrove forests and aquatic productivity. In A. D. Hasler (Ed.), *Coupling of land and water systems* (pp.129-136). Berlin: Springer Verlag.
- Osborne, P. (2000). *Tropical ecosystems and ecological concepts*. Cambridge: Cambridge.
- Paerl, H. W., Rossignol, K. L., Hall, S. N., Peierls, B. L., & Wetz, M. S. (2010). Phytoplankton community indicators of short- and long-term ecological change in the anthropogenically and climatically impacted Neuse River Estuary, North Carolina, USA. *Estuaries and Coasts*, 33, 485-497.
- Paerl, H. W., & Huisman, J. (2008). Blooms like it hot. *Science*, 320, 57-58.
- Painting, S. J., Devlin, M. J., Malcolm, S. J., Parker, E. R., Mills, D. K., Mills, C.,...Winpenny, K. (2007). Assessing the impact of nutrient enrichment in estuaries: Susceptibility to eutrophication. *Marine Pollution Bulletin*, 55, 74-90.
- Parsons, T., & Takahashi, M. (1976). *Biological oceanographic processes*. Oxford: Pergamon Press.
- Parsons, T. R., Maita, Y., & Lally, C. M. (1984). *A manual of chemical and biological methods for seawater analysis*. Oxford: Pergamon Press.
- Picado, J. (2014). Distribución espacial y temporal de la salinidad en la columna de agua del sector estuarino del Humedal Nacional Térraba Sierpe, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 63 (Suplemento 1): 75-96.
- Pradeep Ram, A. S., Nair, S., & Chandramohan, D. (2003). Seasonal shift in net ecosystem production in a tropical estuary. *Association for the Sciences of Limnology and Oceanography*, 48, 1601-1607.
- Quesada, M. A., & Cortés, J. (2006). Los ecosistemas marinos del Pacífico sur de Costa Rica: estado del conocimiento y perspectivas del manejo. *Revista de Biología Tropical*, 54 (Supl. 1), 101-145.
- Rojas, N. (2011). *Estudio de Cuenas Hidrográficas de Costa Rica: Cuenca del Río Grande de Térraba*. Costa Rica: Instituto Meteorológico Nacional.
- Sarma, V. V. S. S., Gupta, S. N. M., Babu, P. V. R., Acharya, T., Harikrishnachari, N., Vishnuvardhan, K., & Rao, N. S. (2009). Influence of river discharge on plankton metabolic rates in the tropical monsoon driven Godavari estuary, India. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85(4), 515-524.
- Sigman, D. M., Mathis, P. H., & Haug, G. H. (2010). The polar ocean and glacial cycles in atmospheric CO₂ concentration. *Nature*, 466, 47-55.
- Spongberg, A. L., Witter, J. D., Acuña, J., Vargas, J., Muriello, M., Umaña, G., ... Pérez, G. (2011). Reconnaissance of selected PPCP compounds in Costa Rican surface waters. *Water Research*, 45, 6709-6717.
- Szelistowski, W. A. (1990). *Importance of mangrove plant litter in fish food webs and as temporary, floating habitat in the Gulf of Nicoya, Costa Rica* (Doctoral dissertation). University of Southern California, USA.
- Thorp, J. H., Thoms, M. C., & Delong, M. D. (2008). *The riverine ecosystem synthesis: toward conceptual cohesiveness in river science*. Amsterdam: Elsevier.
- Tyler, J. (1968). The Secchi disk. *Association for the Sciences of Limnology and Oceanography*, 13, 1-6.
- Umaña, G., & Springer, M. (2006). Variación ambiental en el Río Grande de Térraba y algunos de sus afluentes, Pacífico sur de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 54(Supl. 1), 265-272.
- Vernet, M., & Smith, R. C. (2007). Measuring and Modeling Primary Production in Marine Pelagic Ecosystems. In T. J. Fahey & A. K. Knapp (Eds.), *Principles and Standards for Measuring Primary Production* (pp.142-174). Oxford: Oxford University Press.
- Villalobos, A., Araya, J. R., & Chávez, O. (2002). Análisis del cambio de uso de la tierra por efectos del proyecto de desarrollo hidroeléctrico en la cuenca media del Río Grande de Térraba (Tesis de licenciatura). Escuela de Economía Agrícola, Universidad de Costa Rica, Costa Rica.