

## Ecología de la ictiofauna del Golfo de Nicoya, Costa Rica, un estuario tropical\*

por

Pedro E. León\*\*

(Recibido para su publicación el 26 de junio de 1972)

**ABSTRACT:** The fish fauna of the Gulf of Nicoya, Costa Rica, was sampled by shrimp trawlers of the FAO Fisheries Development Project and the Central American governments. This Gulf has been considered a typical tropical estuary with salinities and species diversity increasing from the estuary towards the ocean.

The shallower, less saline parts of the Gulf are inhabited by a community of fishes (the "Sciaenid Community"), in which the croaker family dominates in regards to the number of species, number of individuals and total biomass. *Stellifer* is the most diverse and abundant genus in the family. Other families represented are Ariidae, Cynoglossidae, Polynemidae, Engraulidae and Clupeidae. Juvenile stages of several species that, as adults, inhabit the estuary or the open ocean were found near the mouth of the Tempisque River at very low salinities.

Agricultural and industrial development, often accompanied by widespread use of pesticides, chemical dumping, and erosion is daily altering the quality of the environment. It is imperative to continue studying this and other Central American estuaries in order to understand the effect of technological development on this feature of our landscape.

La escasez de estudios biológicos sobre los estuarios tropicales es sorprendente, especialmente en la América, en donde sólo se cuenta con trabajos realizados en la región de la Guayana Británica, por LOWE (19, 20) y RATHJEN *et al.* (32) y uno de FISCHER (9), en la costa chilena, sobre la transición de la ictiofauna del drenaje del Río Lenga al mar. En Africa del Sur, DAY (6) ha

---

\* Parte de la Tesis de Grado presentada al Departamento de Biología, Universidad de Costa Rica, en cumplimiento parcial de los requisitos para el título de Licenciado en Biología.

\*\* Departamento de Biología, Universidad de Costa Rica. Dirección actual: Department of Biology, University of Oregon, Eugene, Oregon 97403, EE.UU.

contribuido grandemente al entendimiento de la ecología de los estuarios tropicales. Además, en Africa, algunos biólogos pesqueros como LONGHURST (17, 18) y PILLAY (31) han llevado a cabo estudios en la costa del Golfo de Guinea. Este último autor también ha investigado los estuarios de la Bahía de Bengala en India (30).

En la costa occidental de Centroamérica no se han hecho investigaciones extensas sobre la ecología de los estuarios y la biología de su fauna, y sólo se cuenta con un trabajo biológico sobre las anchoas (*Engraulidae*) y sardinas (*Clupeidae*) del Golfo de Nicoya, y dos estudios oceanográficos de este mismo Golfo (27, 28).

## EL GOLFO DE NICOYA

El Golfo de Nicoya (Fig. 1) se encuentra en la costa de Costa Rica ,10°N, 85°W) en el Océano Pacífico y cubre una área aproximada de 1,530 kilómetros cuadrados. Su mitad interior es poco profunda, de 4 a 20 metros, e incluye el bajo fangoso de la Isla de Chira. Entre el Puerto de Puntarenas y la Isla de San Lucas hay una fosa (conocida por los pescadores como "el hueco") que alcanza una profundidad de unos 50 m. Al sur de Puntarenas, en la boca del Golfo, la profundidad aumenta progresivamente de 20 hasta 200 m. El Golfo está sujeto a variaciones estacionales determinadas por variaciones en la precipitación, que corresponden al llamado verano, o época seca, y al invierno, o época de lluvias (Figs. 2, 3).

La oceanografía física del Golfo de Nicoya es bien conocida, gracias al estudio de PETERSON (28), quien lo considera un estuario tropical positivo, al menos de marzo a diciembre, durante la temporada de lluvias, lo que significa que durante estos meses, la entrada de agua dulce al Golfo excede a la pérdida por evaporación. Peterson determinó que la precipitación directa sobre el Golfo puede expresarse según la fórmula:  $P = 17,572r \text{ m}^3$  por segundo donde  $r$  es la precipitación en metros por día, considerando que el área del Golfo tiene aproximadamente 1,530 km<sup>2</sup> (450 millas náuticas cuadradas). De la fórmula se deduce que la contribución por precipitación, según el promedio para los últimos 9 años, fue de 63.3 m<sup>3</sup> por segundo. Si se incluye las contribuciones de los ríos que desembocan en él (34), resulta que el promedio diario de agua dulce recibida en 1968 fue aproximadamente de 160 m<sup>3</sup> por segundo. Debe notarse que las contribuciones de agua dulce por precipitación directa y por la descarga de los ríos es unas nueve veces mayor durante la temporada de lluvias que durante el verano. Esta diferencia en la contribución estacional de agua dulce al Golfo determina los regímenes de salinidad, temperatura y oxígeno disuelto para cada época del año.

Durante la estación seca (diciembre a mayo) la gradiente horizontal de salinidad alcanza su máximo en todo el Golfo. Las aguas del Río Tempisque (que contribuye aproximadamente 40% del total de aguas fluviales) se mezclan en las áreas poco profundas (Áreas I y II, Fig. 1) y no se forman estratos de salinidad definidos. Los regímenes de temperatura y oxígeno disuelto son muy

similares al de la salinidad. Durante la estación seca no se registra estratificación en la temperatura ni en el oxígeno disuelto en las Areas I y II. El Area III, que incluye "el hueco" entre Puntarenas y San Lucas, sí presenta perfiles estratificados, aunque esta estratificación es mucho menor que la que presenta esta misma área durante la época de lluvias.

Durante la estación lluviosa se llevan a cabo cambios radicales en los regímenes de salinidad, temperatura y oxígeno disuelto. En las aguas superficiales aparecen gradientes horizontales de salinidad y temperatura desde la boca del Río Tempisque hasta la entrada del Golfo. El agua aportada por los ríos y por la precipitación directa causa un desplazamiento de aguas superficiales hacia fuera del Golfo. Peterson sugiere que debe existir un desplazamiento de aguas profundas desde la parte externa hacia la interna del Golfo con el que se reemplaza el agua que corre hacia el mar. Esta sugerencia tiene base en la distribución de la salinidad y temperatura durante la época lluviosa. Debe notarse que los esquemas de movimientos de las aguas en el Golfo durante las estaciones representan generalizaciones y simplificaciones de lo que realmente ocurre, ya que no toman en cuenta las corrientes causadas por mareas, corrientes que a veces alcanzan velocidades de 2.5 nudos en varios lugares, y las variaciones causadas por los vientos predominantes.

## MATERIAL Y METODOS

Todos los muestreos presentados en este estudio fueron hechos con las embarcaciones del Proyecto de Desarrollo Pesquero de la FAO: el "Sagitario" y el "Orión". Ambas embarcaciones están capacitadas para llevar a cabo exploraciones pesqueras y biológicas en aguas poco profundas (6-120 m) con redes de arrastre para camarones.

Las artes de pesca utilizadas fueron chinchorros de arrastre tipo "semi-balloon", de malla de 5 cm, de boca de 1 m de alto por 20 m de ancho y de 16.9 m de largo total.

Los lances fueron generalmente de una hora, considerando el tiempo de arrastre solamente, y no el tiempo que duró la red en llegar al fondo o subir del fondo. La velocidad del arrastre fue generalmente de 6.0 nudos (aproximadamente 11 kilómetros por hora). Se estima que en cada hora de arrastre se cubrió un área del fondo de aproximadamente 0.22 km<sup>2</sup> (Fig. 1).

Al subir la red y vaciar el contenido sobre la cubierta, se llevó a cabo el siguiente procedimiento de muestreo:

Separación al azar de una muestra por medio de paladas alternas de diferentes partes del lance. Esta muestra representó normalmente de 5% a 10% del total por peso, generalmente de 10 a 40 kilos de pescado y de 120 a 600 especímenes. A veces aparecían especies como pez sierra (*Pristis* sp.) y algunas rayas (*Dasyatis* sp.), demasiado grandes para incluir en el muestreo.

Después de separar la muestra se revisaba el resto del lance para determinar la presencia de especies raras o nuevas para nuestras colecciones. Aunque no se incluyó estas especies en los muestreos, su presencia se tomó en cuenta.

Luego se identificaba las muestras por familia y especie. Frecuentemente se utilizó claves de campo y se fijó en formalina, al 10%, aquellos especímenes de dudosa identificación. Las publicaciones de MEEK y HILDEBRAND (20), JORDAN y EVERMANN (15), PETERSON (27), y BUSSING (2) fueron básicas para la identificación de los peces óseos y cartilagosos, así como la clave de MCPHAIL (23) para la familia Sciaenidae del Pacífico oriental. Muchas identificaciones fueron confirmadas por el Museo Municipal de Historia Natural de Los Angeles, California, o por comparación con especímenes de las colecciones de la Universidad de California en Los Angeles. Con la ayuda de estos dos museos y en consulta con especialistas se comprobó que un buen número de especies que habitan el Golfo no han sido descritas aun. Se contó el número de individuos en cada categoría taxonómica y se determinó el peso total de las familias más abundantes en la muestra, que generalmente fueron las familias Sciaenidae, Ariidae y el resto de las familias en conjunto, además de los invertebrados.

En algunos lances el muestreo no fue completo sino que sólo se hizo observaciones cualitativas; se observó, por ejemplo, la abundancia relativa de las familias, las especies más notables, y cualquier característica interesante o extraordinaria del lance. Para determinar la diversidad de las tres áreas faunísticas se analizó (a) el número de las especies colectadas dentro y fuera de los muestreos, (b) el número total de especies colectadas en las áreas faunísticas sólo en los muestreos, y (c) el factor de Diversidad Específica por medio de las Fórmulas de Información de Shannon (16) para cada área.

Las fórmulas de la Teoría de la Información ofrecen una medida de diversidad más compleja que toma en cuenta no sólo el número de especies sino también el número de individuos de cada especie en los muestreos.

El factor de Diversidad Específica ( $H'$ ) se calculó con los datos de la publicación de LLOYD *et al.* (16) sobre las ecuaciones teóricas de la información, donde se ofrecen cuadros computados y explicaciones al respecto. La fórmula en cuestión se expresa de la siguiente manera:  $H' = - \sum \frac{P_i}{N} \log P_i$ , donde  $P_i$  es la proporción de cada especie sobre la población total. Esta fórmula equivale a:

$$H' = \frac{c}{N} \left\{ N \log_{10} N! - \sum n \log_{10} n_i! \right\}$$

donde  $c = 2.302585$  (la base del logaritmo natural);  $N$  es el número total de individuos de todas las especies, y donde  $n$  es el número de individuos en cada especie;  $i =$  especie 1, especie 2, especie 3 . . . hasta la última especie.

## RESULTADOS

Para los propósitos de este trabajo, se reconocen cinco áreas en el Golfo. Sin embargo el análisis de los datos obtenidos indica que las cinco áreas artificiales en realidad representan tres áreas con condiciones ecológicas particulares y faunas características.

AREA FAUNÍSTICA I: Aunque los muestreos en el Area I fueron de sólo tres arrastres de una hora cada uno, el análisis del material recogido mostró la presencia de una gran cantidad de individuos juveniles de varias especies que, como adultos, habitan las áreas más exteriores del Golfo. Se recogió gran número de individuos de *Stellifer oscitans*; en menor cantidad se encontró formas juveniles de *Stellifer furthii*, *S. zestocarus*, *S. illecebrosus*, *Ophioscion typicus*, *O. sciurus*, de la sardina *Ilisba furthii*, y del pez-listón *Trichiurus nitens* (Cuadro 1). La familia más abundante en cuanto a biomasa (peso fresco) fue Ariidae, mientras que las familias Clupeidae y Sciaenidae presentaron mayor número de individuos.

## CUADRO 1

*Abundancia por número y por peso de las familias importantes en las áreas faunísticas del Golfo de Nicoya*

Familias (Género)	Areas Faunísticas					
	% promedio por peso			% promedio por número		
	I	II	III	I	II	III
Sciaenidae ( <i>Stellifer</i> )	29 (13)	65 (43)	31 (23)	14	56	32
Ariidae	19	15	1	61	28	6
Engraulidae	14	10	2			
Clupeidae	37	4	2	23	16	62
Otras	1	6	41			

Solamente en esta área se colectó (fuera de los muestreos) varios individuos de la especie *Lobotes pacificum*, de la familia Lobotidae. En dos lances se recogió además, mantas (*Mylobatidae*) y rayas (*Dasyatidae*), que también aparecen con frecuencia en el Area II.

AREA FAUNÍSTICA II: En el Area II se llevó a cabo 28 muestreos por medio de arrastres de una hora cada uno. Los resultados (Apéndice y Cuadro 1) muestran que la familia Sciaenidae es la más numerosa en cuanto a número de especies y al número de individuos; también presenta la mayor biomasa. El género *Stellifer* dentro de esta familia es el más importante por su dominio numérico y su biomasa.

Dentro de esta área se presenta típicamente la "Comunidad de Sciaenidae", que es posible reconocer por medio de especies abundantes, especies comunes, especies frecuentes y especies infrecuentes:

## ESPECIES ABUNDANTES, 90% a 100% de los muestreos:

<i>Stellifer furthii</i>	(100%)
<i>S. oscitans</i>	(100%)
<i>Arius furthii</i>	(90%)

## ESPECIES COMUNES, 50% a 89% de los muestreos:

<i>Cynoscion squamipinnis</i>	<i>Stellifer ericymba</i>
<i>Isopisthus altipinnis</i>	<i>S. illecebrosus</i>
<i>Paralonchurus dumerilii</i>	<i>S. zestocarus</i>
<i>Ophioscion typicus</i>	<i>Symphurus</i> sp.
<i>O. sciurus</i>	<i>Polydactylus approximans</i>

## ESPECIES FRECUENTES, 20% a 49% de los muestreos:

<i>Lile stolifera</i>	<i>Symphurus elongatus</i>
<i>Ilisha furthii</i>	<i>Syacium ovale</i>
<i>Odontognathus panamensis</i>	<i>Menticirrhus nasus</i>
<i>Opisthopterus dovii</i>	<i>Micropogon altipinnis</i>
<i>Anchoa</i> sp.	<i>Nebris occidentalis</i>
<i>A. lucida</i>	<i>Arius</i> sp.
<i>A. spinifer</i>	<i>A. steindachneri</i>
<i>Anchoa macrolepidota</i>	<i>Netuma platypogon</i>
<i>Lycengraulis poeyi</i>	<i>Sciaeleichthys</i> sp.

## ESPECIES INFRECUENTES, 10% a 19% de los muestreos:

<i>Cynoscion phoxocephalus</i>	<i>Cyclosetta querna</i>
<i>Larimus</i> sp.	<i>Synodus scituliceps</i>
<i>Umbrina</i> sp.	<i>Diplectrum pacificum</i>
<i>Ophioscion imiceps</i>	<i>Prionotus horrens</i>
<i>Galeichthys</i> sp.	<i>Batrachoides</i> sp.
<i>Neopisthopterus tropicus</i>	<i>B. pacificum</i>
<i>Anchoa ischiana</i>	<i>Pomadourys leuciscus</i>
<i>A. panamensis</i>	<i>Chaetodipterus zonatus</i>
<i>Vomer declivifrons</i>	<i>Polydactylus opercularis</i>
<i>Etopus crossotus</i>	<i>Urolophus mundus</i>
<i>Trinectes fonsecensis</i>	

El género *Stellifer* es generalmente el más abundante y *S. furthii* y *S. oscitans* las especies más numerosas en 75% de los muestreos; también aparecen, pero en menor cantidad, *S. illecebrosus* y *S. zestocarus*.

Es importante indicar que la abundancia relativa de algunas especies de los esciaénidos dentro de la "comunidad" está sujeta a considerables variaciones, como cuando las especies de *Paralonchurus* y *Ophioscion* resultaron más abundantes que las del género *Stellifer*. Estas variaciones en la abundancia relativa indican que la distribución de las poblaciones no es homogénea en las dos áreas. Esto puede ser el resultado de la tendencia de muchos de estos organismos a formar cardúmenes y agregaciones.

La familia Ariidae por su abundancia se considera segunda en importancia dentro de la "Comunidad de Sciaenidae" y tiende a ser más abundante en los

esteros rodeados de manglares y en áreas de alta turbidez. Ocupa niveles tróficos superiores ya que la mayoría de sus especies son depredadores activos de invertebrados que viven cerca del fondo.

Las sardinas (Clupeidae) y anchoas (Engraulidae) son también abundantes en esta área del Golfo. Dichas familias están formadas predominantemente por especies pequeñas pelágicas y semipelágicas planctófagas; *Lycengraulis Poeyi* (Engraulidae), *Opisthopterus dovii* (Clupeidae) y *Odontognathus panamensis* (Clupeidae) son excepciones ya que estas especies ingieren crustáceos y peces pequeños (27). Debido a sus dietas, la mayoría de las sardinas y anchoas ocupan posiciones intermedias en las cadenas alimenticias en que participan. Estos peces, además, son utilizados como alimento por muchos carnívoros medianos y grandes.

Otro grupo de peces que integra la "comunidad" es el de los peces "planos" (Heterostomata), representados por los "lenguados" (Cynoglossidae), los "soles" (Soleidae) y los "peces hoja" (Bothidae). Los peces planos viven pegados al fondo del Golfo y presentan la espectacular adaptación de ser bilateralmente asimétricos. Se sabe que estos peces son carnívoros del fondo (5, 13), y que generalmente ingieren anélidos, crustáceos e invertebrados pequeños, aunque algunos miembros de la familia Bothidae capturan peces pequeños.

Existen algunas especies, comúnmente parte de la "Comunidad de Sciaenidae", que presentan adaptaciones para la vida en aguas turbias y fondos con poca penetración de luz. *Polydactylus approximans*, por ejemplo, posee las aletas ventrales modificadas para formar órganos sensorios que utiliza tal vez al movilizarse sobre el fondo; *Pseudopeneus grandisquamis* posee dos barbillas carnosas sensitivas en el labio inferior; *Batrachoides* presenta fotóforos a lo largo del cuerpo, y otras especies presentan barbas y pelos sensitivos alrededor de la boca y en la región cefálica.

Varios peces cartilaginosos son también comunes en esta área. Entre estos se encuentran mantas (Myliobatidae) y rayas (Dasyatidae y Urolophidae), como también tiburones (*Carcharhinus* spp), peces martillo (*Sybyrna tiburo* y *S. corona*), y peces sierra (*Pristis* spp.). Estos tres últimos se alimentan de peces grandes, y ocupan niveles tróficos superiores, mientras que las mantas y rayas, que ingieren invertebrados benthicos, posiblemente ocupan niveles intermedios. La gran movilidad de estos peces y su amplia tolerancia a los cambios de salinidad y temperatura hace difícil asignarles posiciones dentro de las áreas faunísticas.

AREA FAUNÍSTICA III: Los 16 muestreos en esta área revelan la desaparición gradual del predominio de la familia Sciaenidae, sin que llegue a surgir ninguna otra familia como grupo predominante. Sin embargo, la familia Carangidae resulta más abundante y presenta mayor diversidad que en las Areas I y II. En el "hueco", entre la Isla de San Lucas y Puntarenas, se presenta frecuentemente la "Comunidad de Sciaenidae", como también en la desembocadura del Río Grande de Tárcoles; en el resto del área se pierde este predominio, y

llegan a abundar otras especies como *Syacium ovale*, *Prionotus borrens*, *Vomer declivifrons* y también especies del género *Pomadasys*.

En la Bahía de la Isla de los Muertos (84°55'N, 9°50'W), con fondo arenoso y costa rocosa, predomina la familia Carangidae en cuanto a número de especies, individuos y biomasa.

En algunos lances en la Bahía del Río Grande de Tárcoles, predominaron ocasionalmente los pomadásidos. En las zonas más profundas del Area II se presenta considerable diversidad de especies sin predominio marcado de ninguna familia.

A continuación se ofrece un análisis de la frecuencia en los muestreos de algunas especies, tal como se hizo para el Area II.

ESPECIES ABUNDANTES, 90% a 100% de los muestreos:

Ninguna especie.

ESPECIES COMUNES, 50% a 89% de los muestreos:

<i>Stellifer furthii</i>	<i>Lycengraulis poeyi</i>
<i>S. oscitans</i>	<i>Vomer declivifrons</i>
<i>S. zestocarus</i>	<i>Syacium ovale</i>
<i>S. illecebrosus</i>	<i>Prionotus borrens</i>

ESPECIES FRECUENTES, 20% a 49% de los muestreos:

<i>Cynoscion squamipinnis</i>	<i>Trinectes fimbriatus</i>
<i>Nebris occidentalis</i>	<i>Symphurus</i> sp.
<i>Micropogon altipinnis</i>	<i>S. elongatus</i>
<i>Isopisthus altipinnis</i>	<i>Etropus crossotus</i>
<i>Ophioscion typicus</i>	<i>Batrachoides pacificum</i>
<i>Anchoa</i> sp.	<i>Synodus scisuliceps</i>
<i>A. spinifer</i>	<i>Peprilus palometa</i>
<i>A. ischiana</i>	<i>Diplectrum pacificum</i>
<i>Ilisha furthii</i>	<i>Sphoeroides furthii</i>
<i>Opisthopterus dovii</i>	<i>Polydactylus approximans</i>
<i>Harengula peruana</i>	<i>Pseudopeneus grandisquamis</i>
<i>Eucinostomus dowii</i>	<i>Urotrygon mundus</i>
<i>Trichiurus nitens</i>	

ESPECIES INFRECUENTES, 10% a 19% de los muestreos:

<i>Opisthonema</i> sp.	<i>Pomadasys</i> sp.
<i>Menticirrhus nasus</i>	<i>Achirus mazatlanus</i>
<i>Ophioscion sciurus</i>	<i>Pomadasys panamensis</i>
<i>Sciaeleichthys</i> sp.	<i>Chaetodipterus zonatus</i>
<i>Selene oerstedii</i>	<i>Urotrygon asterias</i>
<i>Cavanx vinctus</i>	<i>Polydactylus opercularis</i>
<i>Trinectes</i> sp.	

La disminución marcada en la frecuencia de la familia Ariidae es notable (Cuadro 1). En esta zona del Golfo no se presentaron especies abundantes en más de 90% de los muestreos. En general las especies del género *Stellifer*

son comunes sólo en las bahías de los ríos Barranca y Grande de Tárcoles, y en el "hueco".

## DIVERSIDAD Y BIOMASA EN LAS AREAS DE ESTUDIO

El número de especies en cada área faunística se presenta detalladamente en el Apéndice, y gráficamente en las Figuras 4 y 5. En la Figura 5 también se presentan los siguientes valores de  $H'$ , según se derivan de la fórmula de Shannon para el Factor de Diversidad de las especies.

Area Faunística	Valor de $H'$
I	2.295
II	2.439
III	2.771

La figura 6 es un gráfico de la biomasa medida en kilogramos promedio de peso fresco por hora en cada área del golfo.

## DISCUSION

En su trabajo oceanográfico del Golfo de Nicoya, PETERSON (28) indica que:

Sobre la base de las variaciones en la estructura de la salinidad durante la estación lluviosa, el Golfo puede ser dividido en dos zonas. En las aguas poco profundas al noreste . . . la estratificación se extiende hasta el fondo, mientras que al sur . . . el agua salobre reposa sobre aguas más saladas y menos estratificadas procedentes de más afuera.

En el curso de la estación seca se reduce mucho la estratificación, tanto la horizontal como la vertical, pero como todavía hay cierto drenaje, la cabeza del golfo es casi siempre menos salina que el resto del mismo . . .

Estas dos zonas de que habla Peterson coinciden con las Areas Faunísticas II y III, donde la similitud de condiciones ambientales posiblemente determina una semejanza faunística. El Area I tiene la particularidad de presentar condiciones de alta dilución durante todo el año.

De los resultados obtenidos, es evidente que en la parte interior del Golfo existe una familia de peces perciformes, la familia Sciaenidae, especialmente dominante en cuanto a abundancia numérica, biomasa y diversidad. Situaciones como esta, en que predomina una familia en un ambiente más o menos homogéneo, se presentan en otros estuarios y costas tropicales (18, 19, 20), LONGHURST (18) llama "comunidades" a estos grupos de especies recurrentes, y las designa por el nombre de la familia más abundante. En la costa africana oriental este autor encontró a la familia Sciaenidae predominando en la plataforma continental abierta y en los estuarios. Por esta razón presenta la "Comunidad de Sciaenidae" con dos "subcomunidades"; una en la costa abierta, so-

bre fondos suaves y sobre la isoterma de 20 C y la otra en los estuarios que se abren al Golfo de Guinea.

Posteriormente FAGER y LONGHURST (7) analizaron los datos de las exploraciones en Africa tropical por medio de computadoras programadas para detectar especies y grupos de especies recurrentes y para establecer índices de afinidad entre especies en forma absolutamente objetiva. El resultado de este análisis confirma la validez de estas "comunidades" de peces bentónicos cuya existencia en la plataforma continental de Africa Occidental había sido previamente postulada por varios investigadores, basados en el enfoque subjetivo de datos obtenidos por medio de la pesca con redes de arrastre.

En este trabajo se habla de "Comunidad de Sciaenidae" que probablemente es equivalente a la "sub-comunidad de Sciaenidae de los estuarios" de Longhurst (18).

Los datos sobre la diversidad de las tres áreas están en general de acuerdo con lo esperado. La diversidad disminuye en una gradiente desde el mar hasta el Río Tempisque. Esto es particularmente claro si se considera el número total de especies colectadas en cada área (Fig. 4). Esta disminución en diversidad es típica en los estuarios, y ha sido observada por varios investigadores tales como DAY (6), INGER (14), y MCHUGH (22). Además HEDGPETH (11, 12), CARRIKER (3) y GUNTER (10) han sugerido que esta distribución está relacionada con el desplazamiento que muestran las especies con respecto a la condición "óptima" para su fisiología, particularmente en lo relacionado con la salinidad del medio. GUNTER (10) hace notar una deficiencia de este argumento al indicar que las condiciones "óptimas" en materia ecológica se definen generalmente en relación al máximo número de organismos; y el máximo de organismos, se dice, existe en condiciones "óptimas", todo lo cual resulta redundante. El anticipa el problema de definir cuál es la situación "óptima" para cada especie, y el peligro de caer en una explicación superficial de la gradiente de diversidad que presentan los estuarios.

En este estudio se sugiere que la explicación de la diversidad en los estuarios es mucho más compleja. HEDGPETH (12) demostró que no sólo la disminución en la salinidad, sino también el aumento tal como se registra en estuarios hipersalinos (26), se relaciona con una disminución en el número de especies. Para determinar la diversidad de los estuarios quizá no sólo intervenga la desviación de las condiciones "óptimas", sino también la estabilidad del ambiente; a saber, lo predecible que sea el ambiente, sea cuales fueren sus condiciones.

Es interesante notar que aunque la diversidad disminuye desde el mar hacia el estuario, la biomasa (medida en kilos de pescado por hora de pesca) no sigue esa tendencia, sino que permanece más constante (Fig. 6). En el Area II generalmente se obtuvo una biomasa mayor (casi el doble) que en las áreas I y III, fenómeno que sugiere que el Area Faunística II se encuentra más "saturada". Si esto es así, tal vez se deba a que la productividad de esta área es mayor, y a que muchos depredadores de aguas más externas no penetran a es-

ta zona del golfo. Por otra parte, el Area I tal vez sea demasiado salobre para muchas especies adaptadas a salinidades intermedias.

El predominio y diversidad de la familia Sciaenidae y de otras familias en el Golfo de Nicoya puede explicarse, al menos en parte, con las siguientes dos razones. En primer lugar, como HEDGPETH (11) indica, la amplia tolerancia hacia la salinidad en los peces óseos es una tendencia que se presenta a nivel de familia. Por este motivo no es sorprendente encontrar muchas de las mismas familias representadas en los estuarios de todo el mundo; v.gr., en los estuarios de Africa Occidental (30) se presentan 45 familias de peces; en el Golfo de Nicoya se colectó miembros de 41 familias, 30 de las cuales ocurren en ambas regiones. Algo similar ocurre al comparar la fauna de los estuarios tropicales con la de las zonas templadas. GUNTER (10) presenta en su estudio un análisis de las cinco familias más abundantes (en cuanto a número de especies y especímenes) tomadas con redes de arrastre en las bahías del Golfo de México. Las familias, y aún el orden de abundancia relativa, coinciden con lo obtenido en el Golfo de Nicoya.

En segundo lugar, la gran diversidad de los esciaénidos y en particular de algunos de sus géneros (i.e., *Stellifer* con siete especies, *Cynoscion* con seis, *Ophioscion* con cinco, y *Larimus* con tres) en el Golfo de Nicoya, tal vez sea el resultado de la saturación de un tipo de ambiente que, por sus condiciones, está limitado para muchas especies marinas, y que permite a las que logran invadirlo, establecerse y diversificarse, particularmente si al invadirlo logran escapar de algunos de sus depredadores y parásitos naturales. Si permanecen suficiente tiempo en este tipo de ambiente, la especiación eventualmente resulta en mejor distribución y utilización de los recursos de dicho ambiente.

Estas ideas llevan a la siguiente pregunta: ¿cuáles otros factores del ambiente pueden incluirse para explicar la diversidad y la distribución de los organismos que habitan los estuarios? Hasta el momento se ha hecho hincapié en la variación de la salinidad como factor de importancia. En el Golfo de Nicoya, al igual que en otros estuarios tropicales, las variaciones en la salinidad están ampliamente ligadas con la precipitación y por ende con los regímenes climáticos (28).

DAY (6) comprobó la importancia de otros factores en los estuarios africanos como determinantes de distribución y diversidad. En primer lugar este investigador recalca la importancia de la morfología del estuario, tal como puede ser la forma y tamaño de la boca que se abre al mar. Esta condición determina la estratificación de la salinidad, la acción de las olas, y la penetración de las mareas. En este respecto Day hace notar la importancia de la morfología del estuario independientemente de la salinidad, indicando que en una bahía aislada donde la salinidad no difiere de la salinidad marina, existen especies típicas de los estuarios. Este autor indica que muchas especies estuarinas son especies de aguas calmadas, y que la habilidad de sobrevivir en aguas protegidas como las de muchos estuarios puede ser tan importante para determinar las poblaciones de este tipo de ambiente, como la tolerancia hacia las salinidades reducidas.

También menciona DAY (6) la importancia que tiene sobre la fauna y flora del estuario la condición de la cuenca que desemboca en el mismo. La cantidad y el tipo de materiales que lavan los ríos de la zona hidrogeográfica van a determinar especialmente la distribución y diversidad del bentos (que indirectamente afecta la diversidad de los organismos pelágicos). Day ofrece el ejemplo de Port Saint John, un estuario en Africa, donde el inadecuado manejo de las tierras ha removido la capa superficial del suelo en la cuenca del río que desemboca en él. Durante la época de lluvias la gran erosión lleva enormes cantidades de materia suspendida al estuario. Esto causa la destrucción de la vegetación y la fauna bénticas. Una variación de este mismo problema se presenta hoy día en las regiones industrializadas del mundo, donde los desechos químicos lavados por las cuencas que fluyen a los estuarios afectan los organismos que los habitan, particularmente los estados larvales, que según un principio general de Shelford (11) son más susceptibles a estos compuestos. Esta observación se aplica al Golfo de Nicoya, pero se ignora completamente el efecto que los pesticidas usados en la región de Guanacaste (cuenca de los Ríos Tempisque y Bebedero) puedan tener sobre las poblaciones del Golfo, al igual que otros desechos industriales que son liberados en este mismo estuario.

El tipo de substrato relacionado con la historia geológica del estuario es otro de los factores que determina la diversidad y distribución de las especies (6). En general, en el Golfo de Nicoya, por la naturaleza del equipo de pesca, sólo se muestreó sobre fondos suaves, lodosos o arenosos. No se dispone de datos sobre otros detalles del substrato donde se pescó.

La diversidad de los estuarios se determina por la diversidad de la fuente de colonización: el mar abierto (6). La diversidad de la fauna oceánica, a su vez, ha sido correlacionada con la temperatura promedio del agua marina. Esto vendría a explicar, al menos en parte, la razón de la mayor diversidad en los estuarios tropicales sobre los estuarios de las zonas templadas.

DAY (6) comparó el número de especies que penetran a los estuarios africanos, y encontró una disminución en el número de especies al acercarse a las zonas templadas de Africa del Sur. En el continente americano ocurre el mismo fenómeno. El estudio de MCHUGH (22) sobre la Bahía de Chesapeake (38°N) indica la presencia de unas 37 especies de peces; en las lagunas hipersalinas del Golfo de México (29°N) HEDGPETH (12) encontró unas 90 especies, mientras que en el Golfo de Nicoya (10°N) se presentan no menos de 150 especies, y posiblemente bastantes más.

MCHUGH (22) y GUNTER (10) consideran que los efectos de la baja salinidad sobre la osmoregulación son menos adversos a altas temperaturas, tal como presentan los estuarios tropicales. DAY (6) no concuerda con esta afirmación. Los trabajos de FISCHER (8), PIANKA (29), SANDERS (33) y otros sugieren que el problema de la diversidad latitudinal es harto complejo, y es difícil de explicar invocando solamente uno o dos factores ambientales.

A diferencia de los peces óseos, los peces cartilaginosos no encuentran barreras tan marcadas en los estuarios, debido a la existencia de mecanismos fi-

siológicos que les permiten concentrar úrea en la sangre para igualar la concentración tónica del medio.

Algunos otros aspectos de la biología de la ictiofauna del Golfo de Nicoya resultaron de mucho interés. Uno de estos fue el encontrar gran cantidad de formas juveniles de varias especies en la boca del Río Tempisque. Este fenómeno ha sido ampliamente discutido por GUNTER (10) quien demostró que muchas especies marinas y estuarinas comparten un ciclo vital en que desovan en alta mar, luego las corrientes y mareas llevan los huevos al estuario (o las larvas nadan hacia el estuario) donde pasan sus etapas juveniles, para finalmente regresar al mar como adultos. Según algunos estudios hechos en Florida (10, 22), el desarrollo incompleto de las glándulas de cloruro en las formas juveniles de muchos peces óseos tal vez requiera su desarrollo en las aguas salobres de los estuarios. Como es bien sabido, los peces óseos marinos necesitan excretar sales constantemente para mantener su equilibrio osmótico. Esto se lleva a cabo, al menos en parte, a través de las glándulas secretoras de cloruro en las branquias. En caso de deficiencia de estas glándulas, la alternativa es encontrar un ambiente de menor salinidad, o sea, isotónico con respecto al cuerpo del pez. Es necesario comprobar esta aseveración en especies tropicales por medio de estudios embriológicos e histológicos. GUNTER (10) sugiere que además, al desarrollarse las formas juveniles en los estuarios, eluden una serie de enemigos naturales tales como depredadores, parásitos y enfermedades. Probablemente al alcanzar su tamaño adulto, estos peces se dispersan hacia el mar, o hacia las partes exteriores del estuario.

Una observación que requiere mayor estudio fue la de encontrar poca variación en las especies del Golfo durante las diferentes épocas del año. Esto sugiere que no existen grandes migraciones entre las especies componentes de la ictiofauna durante el año, tal como se registran en los estuarios de las zonas templadas (10, 22). En la América del Norte muchas especies dejan el estuario durante el invierno, aunque algunas pocas, precisamente durante esta época, es que lo visitan (10). La permanencia de las especies en el Golfo de Nicoya quizá se deba a que en los trópicos no se producen grandes cambios anuales de temperaturas. En general, la permanencia de un organismo en el Golfo durante todo el año equivale a una migración, si se considera sólo la variación en la salinidad a que se está sujeto. Se desconoce si esta situación se presenta en otros estuarios tropicales.

La ausencia de peces de agua dulce en los muestreos del Area I posiblemente se deba a los pocos muestreos, ya que varias especies han sido reportadas (25) en aguas salobres de Costa Rica. Algunas de las especies eurihialínicas de estuarios han sido colectadas en agua dulce (1, 25). La especie *Selar crumenophthalmus*, que fue considerada como visitante ocasional en el Golfo, ha sido observada también en la Bahía de Chesapeake en el Atlántico Norte (22).

El estudio de los estuarios tropicales en general presenta innumerables posibilidades para el investigador, gran diversidad y complejidad, como también muchos problemas. Sólo el gran número de organismos y su diversidad

representan limitaciones en cualquier investigación ecológica. El excesivo tamaño de algunos organismos hace imposible incluirlos normalmente en los muestreos.

También el aparejo para el muestreo, redes de arrastre para camarones, limita las generalizaciones que puedan hacerse, y estas quedan sujetas a modificaciones posteriores que resulten de mayores muestreos, y de muestreos empleando otros métodos. GUNTER (10) hace referencia a este problema en estudios hechos en estuarios de la costa de Louisiana, indicando que al refinar el método de muestreo, el supuesto dominio en cuanto a biomasa de la familia Sciaenidae resultó errado. Sin embargo, es notable que con las redes sí se capturan especies pelágicas, y que a pocas profundidades (tales como las que se presentan en el Area I y partes del Area II), el arrastre prácticamente incluye toda la columna de agua, y el muestreo se hace de las poblaciones totales. Por lo tanto los resultados aparentemente reflejan la situación de las poblaciones bentónicas. Quedan fuera del alcance de este método de muestreo los fondos rocosos, las playas y las áreas con profundidades de menos de 3.0 metros.

Es por consiguiente una notable oportunidad y una gran necesidad el estudiar este importante componente de las costas. Dentro de su aparente inestabilidad el estuario es un sistema que exhibe autorregulaciones a diferentes niveles y patrones definidos (21). Sin embargo, es necesario estudiarlo en su totalidad para entenderlo como sistema. La importancia del estudio como criadero de muchas especies marinas de gran valor comercial ofrece una razón adicional para su exploración. El creciente desarrollo de la industria y la agricultura, con los disturbios que acompañan a estas actividades, hace imprescindible una clarificación inmediata de la importancia de los estuarios en el desarrollo de un país.

### AGRADECIMIENTO

Deseo agradecer sinceramente al Prof. William A. Bussing, consejero de esta investigación, su asesoramiento y ayuda amplia y continua durante el transcurso del estudio, así como el uso de su biblioteca. También agradezco a los doctores Luis A. Fournier O., Jorge Jiménez J., Douglas Robinson C., y Rafael L. Rodríguez C., miembros del Tribunal de Tesis, por la revisión y corrección del manuscrito original; a los señores Carl Kalb, Robert Nishimoto y James Perry por su cooperación en las giras de colecta y en el Museo; a los señores del Proyecto de Desarrollo Pesquero asociados con la FAO y el Ministerio de Agricultura y Ganadería del gobierno costarricense; a los capitanes y tripulantes de las embarcaciones "Orión" y "Sagitario", y otras embarcaciones camaroneras por su cooperación a bordo.

### RESUMEN

En esta investigación se estudió la ecología de la ictiofauna del Golfo de Nicoya, un estuario tropical, por medio de muestreos de la pesca con redes de

arrastre desde barcos de investigación del Proyecto de Desarrollo Pesquero y de la FAO.

El análisis de los muestreos indica que la diversidad disminuye al alejarse del mar y acercarse a las áreas de menor salinidad en las desembocaduras de los ríos. En general, esta situación es típica de los estuarios. En las áreas interiores del Golfo es notable el predominio de la familia Sciaenidae en cuanto a diversidad, número de individuos y biomasa. Otras familias que forman parte de la "Comunidad de Sciaenidae" son las familias Ariidae, Cynoglossidae, Polynemidae, Engraulidae y Clupeidae. También se comprobó que algunos peces óseos (familias Sciaenidae, Clupeidae y Trichiuridae) utilizan las partes menos salinas del Golfo como criadero de sus etapas juveniles. Se comprobó además la perturbación que generalmente acompaña al desarrollo agrícola e industrial de esta zona dada su importancia como criadero de muchos organismos marinos, algunos de gran importancia comercial.

## APENDICE

PECES ENCONTRADOS EN EL GOLFO DE NICOYA DURANTE EL PERIODO  
ENERO 1968 - MARZO 1969

FAMILIA Y ESPECIE	AREA FAUNISTICA		
	I	II	III
<b>ANTENNARIIDAE</b>			
<i>Antennarius sanguineus</i>			*P
<b>ARIIDAE</b>			
<i>Galeichthys dasycephalus</i>	PM	PM	P
<i>G. seemani</i>		PM	
<i>Arius furthii</i>	PM	PM	PM
<i>A. steindachneri</i>	PM	PM	PM
<i>Bagre panamensis</i>			P
<i>B. pinnimaculatus</i>	PM		P
<i>Netuma platypogon</i>		PM	PM
<i>Sciadeichthys troschelii</i>	PM	PM	PM
<i>Selenaspis dowii</i>		P	
<b>BATRACHOIDIDAE</b>			
<i>Porichthys margaritatus</i>			P
<i>Batrachoides</i> sp.	PM		PM
<i>B. pacificum</i>		PM	PM
<b>BOTHIDAE</b>			
<i>Citharichthys gilberti</i>			PM
<i>Azevia panamensis</i>			PM
<i>Cyclosetta querna</i>		PM	PM
<i>Etropus crossotus</i>		PM	PM
<i>Pseudorbombus dendritica</i>			PM
<i>Syacium ovale</i>		PM	PM

\*P = presente sólo en el lance

PM = presente en el muestreo y en el lance.

## CARANGIDAE

<i>Alectis ciliaris</i>			PM
<i>Caranx caballus</i>			P
<i>C. hippi</i>			P
<i>C. vinctus</i>			PM
<i>Chloroscombrus orqueta</i>			P
<i>Citula dorsalis</i>			PM
<i>Gnathanodon speciosus</i>			P
<i>Hemicaranx atrimanus</i>			PM
<i>Oligoplites altus</i>			P
<i>O. refulgens</i>		M	PM
<i>Selar crumenophthalmus</i>			PM
<i>Selene brevoortii</i>			PM
<i>S. oerstedii</i>	PM		PM
<i>S. vomer</i>		PM	
<i>Trachinotus rhodopus</i>			P
<i>Vomer declivifrons</i>	PM	PM	PM

## CARCHARHINIDAE

<i>Carcharhinus porosus</i>	PM		P
-----------------------------	----	--	---

## CENTROPOMIDAE

<i>Centropomus unionensis</i>		PM	P
-------------------------------	--	----	---

## CLUPEIDAE

<i>Harengula peruana</i>		PM	PM
<i>Ilisba furthii</i>	PM	PM	PM
<i>Lile stoliifera</i>	PM	PM	PM
<i>Neopisthopterus tropicus</i>		PM	
<i>Odentognathus panamensis</i>	PM	PM	PM
<i>Opisthonema liberata</i>			P
<i>O. medirastre</i>			P
<i>Opisthopterus dovii</i>	PM	PM	P
<i>O. equatorialis</i>			P

## CYNOGLOSSIDAE

<i>Symphurus elongatus</i>		PM	PM
<i>S. atramentatus</i>		P	
<i>Symphurus</i> sp.		PM	PM

## DASYATIDAE

<i>Dasyatis longus</i>		P	
------------------------	--	---	--

## ENGRAULIDAE

<i>Anchoa ischiana</i>	PM	PM	PM
<i>A. spinifer</i>	PM	PM	PM
<i>A. eigenmannia</i>			P
<i>A. lucida</i>	PM	PM	PM
<i>A. panamensis</i>	PM	PM	PM
<i>A. wase</i>	PM	PM	PM

<i>Anchoa</i> sp. (Peterson)	PM	PM	PM
<i>Anchovia macrolepidota</i>	PM	PM	P
<i>Cetengraulis mysticetus</i>			PM
<i>Lycengraulis poeyi</i>	PM	PM	PM
<b>EPHIPPIDAE</b>			
<i>Chaetodipterus zonatus</i>		PM	PM
<i>Parapsettus panamensis</i>			PM
<b>FISTULARIIDAE</b>			
<i>Fistularia corneta</i>			P
<b>GERREIDAE</b>			
<i>Diapterus peruvianus</i>		PM	P
<i>Eucinostomus dowii</i>		P	PM
<i>Eucinostomus</i> sp.			PM
<i>Gerres cinereus</i>			PM
<b>GOBIIDAE</b>			
<i>Bollmannia chlamydes</i>			P
<i>Gobioides peruannus</i>			P
<b>GRAMMISTIDAE</b>			
<i>Rypticus nigripinnis</i>		P	
<b>LOBOTIDAE</b>			
<i>Lobotes pacificum</i>	P		
<b>LUTJANIDAE</b>			
<i>Lutjanus guttatus</i>		P	P
<i>Xenichthys xanti</i>			P
<b>MUGILIDAE</b>			
<i>Mugil curenia</i>			P
<b>MULLIDAE</b>			
<i>Pseudopeneus grandisquamis</i>			PM
<b>MURAENESOCIDAE</b>			
<i>Muraenesox coniceps</i>			P
<b>MYLOBATIDAE</b>			
<i>Aetobatus narinari</i>	P		
<b>OPHIDIIDAE</b>			
<i>Lepopbidium prorates</i>			PM
<i>Osophidium</i> sp.			P
<b>POLYNEMIDAE</b>			
<i>Polydactylus approximans</i>		PM	PM
<i>P. opercularis</i>		PM	PM

## POMADASYIDAE

<i>Orbstoethus maculicanda</i>		PM	P
<i>Conodon serrifer</i>			PM
<i>Anisotremus dovii</i>		PM	P
<i>Pomadarys leuciscus</i>		PM	PM
<i>P. panamensis</i>	PM	PM	PM

## PRISTIDAE

<i>Pristis</i> sp.	P	P	
--------------------	---	---	--

## RHINOBATIDAE

<i>Rhinobatos leucorhynchus</i>			P
<i>Zapteryx exasperata</i>			P

## SCIAENIDAE

<i>Cynoscion albus</i>			P
<i>C. phoxocephalus</i>		PM	PM
<i>C. reticulatus</i>			P
<i>C. predatorius</i>		PM	PM
<i>C. stolzmanni</i>			P
<i>C. squamipinnis</i>	PM	PM	PM
<i>Elastarchus archidium</i>			P
<i>Isopisthus altipinnis</i>		PM	PM
<i>Larimus acclivis</i>			P
<i>L. argenteus</i>		P	P
<i>L. effulgens</i>		PM	PM
<i>Menticirrhus panamensis</i>		PM	PM
<i>M. nasus</i>		PM	P
<i>Micropogon altipinnis</i>		PM	PM
<i>Nebriis occidentalis</i>		PM	PM
<i>Ophioscion sciurus</i>	PM	PM	PM
<i>O. imiceps</i>		PM	PM
<i>O. simulus</i>			P
<i>O. strabo</i>			P
<i>O. zypicus</i>	PM	PM	PM
<i>Paralonchurus dumerilii</i>	PM	PM	PM
<i>P. petersi</i>		PM	
<i>Stellifer ephelis</i>			P
<i>S. ericymba</i>	PM	PM	PM
<i>S. furcii</i>	PM	PM	PM
<i>S. illecebrosus</i>	PM	PM	PM
<i>S. mancorensis</i>			PM
<i>S. oscitans</i>	PM	PM	PM
<i>S. zestocarnis</i>	PM	PM	PM
<i>Umbrina xanti</i>		PM	PM

## SCOMBRIDAE

<i>Scomberomorus maculatus</i>			P
--------------------------------	--	--	---

## SCORPAENIDAE

*Scorpaena histrio*

P

## SERRANIDAE

*Diplectrum macropoma*

P

*D. pacificum*

PM

PM

*Epinephelus labriformis*

P

*E. analogus*

P

## SOLEIDAE

*Achirus mazatlanus*

PM

PM

*A. scutum*

PM

*Trinectes fimbriatus*

P

PM

*T. klunzingeri*

P

*Trinectes sp.*

PM

*T. fonsecensis*

PM

PM

## SPHYRAENIDAE

*Sphyaena ensis*

P

P

## SPHYRNIDAE

*Sphyrna corona*

P

PM

PM

*S. tiburo*

P

## STROMATEIDAE

*Peprilus palometa*

PM

PM

## SYNODONTIDAE

*Synodus sciuliceps*

PM

PM

*S. sechurae*

P

## TETRAODONTIDAE

*Sphoeroides sp.*

PM

PM

PM

*S. furthii*

PM

PM

*S. lobatus*

PM

## TORPEDINIDAE

*Narcine entemedor*

P

## TRICHIURIDAE

*Trichiurus nitens*

PM

PM

PM

## TRIGLIDAE

*Prionotus borrens*

PM

PM

## UROLOPHIDAE

*Urolophus asterias*

PM

PM

*U. mundus*

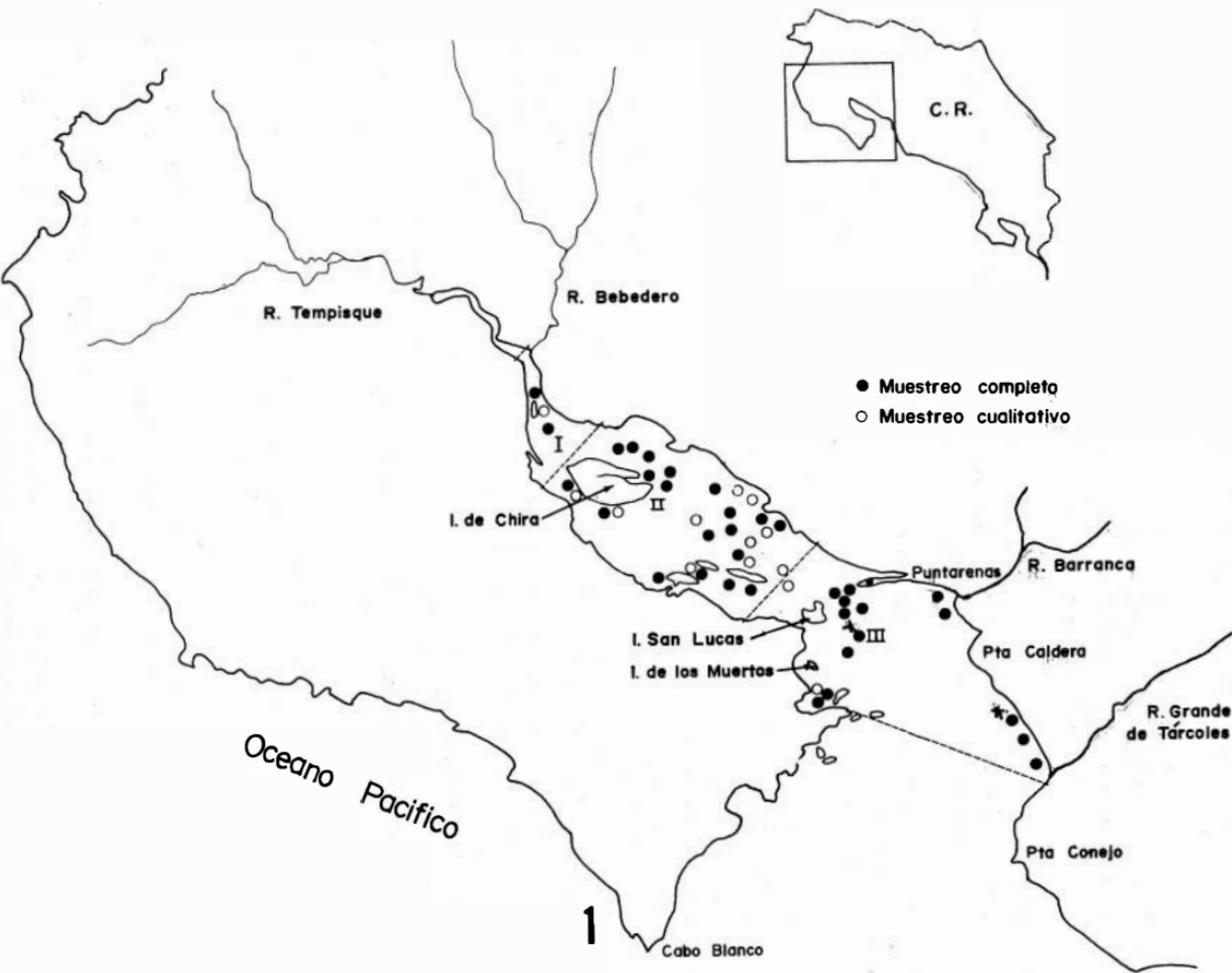
PM

PM

TOTALES: Total en el muestreo/ total presente: 33/37 71/82 81/132

## REFERENCIAS

1. BUSSING, W. A.  
1967. New species and new records of Costa Rican freshwater fishes with a tentative list of species. *Rev. Biol. Trop.*, 14: 205-249.
2. BUSSING, W. A.  
1969. *Familias de peces marinos costarricenses y de aguas contiguas*. Univ. Costa Rica. Serie Ciencias Naturales N° 6. Ciudad Univ. Rodrigo Facio. 39 pp.
3. CARRIKER, M. R.  
1967. Ecology of estuarine benthic invertebrates: a perspectiva, p. 442-487. En G. H. Lauff, (ed.), *Estuaries*. Amer. Assoc. Adv. Sci., Washington. Publ. N° 83.
4. CONNELL, J. H.  
1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology*, 42: 710-723.
5. DARNELL, R. M.  
1958. Food habits of fishes and larger invertebrates of Lake Pontchartrain, Louisiana, an estuarine community. *Publ. Inst. Mar. Sci., Univ. Tex.*, 5: 353-416.
6. DAY, J. H.  
1967. The biology of Knysna Estuary, South Africa, p. 397-407. En G. H. Lauff, (ed.), *Estuaries*. Amer. Assoc. Adv. Sci., Washington, Publ. No. 83.
7. FAGER, E. W., & A. R. LONGHURST  
1968. Recurrent group analysis of species assemblages of demersal fish in the Gulf of Guinea. *Fish. Res. Bull. Canada*, 25: 1405-1421.
8. FISCHER, A. G.  
1960. Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution*, 14: 64-81.
9. FISCHER, W. E.  
1963. Die Fische des Brakwassergebietes Lengua bei Concepcion (Chile). *Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr.*, 48: 419-511.
10. GUNTER, G.  
1967. Some relationships of estuaries to the fisheries of the Gulf of Mexico, p. 621-638. En G. H. Lauff, (ed.), *Estuaries*. Amer. Assoc. Adv. Sci., Washington. Publ. No. 83.

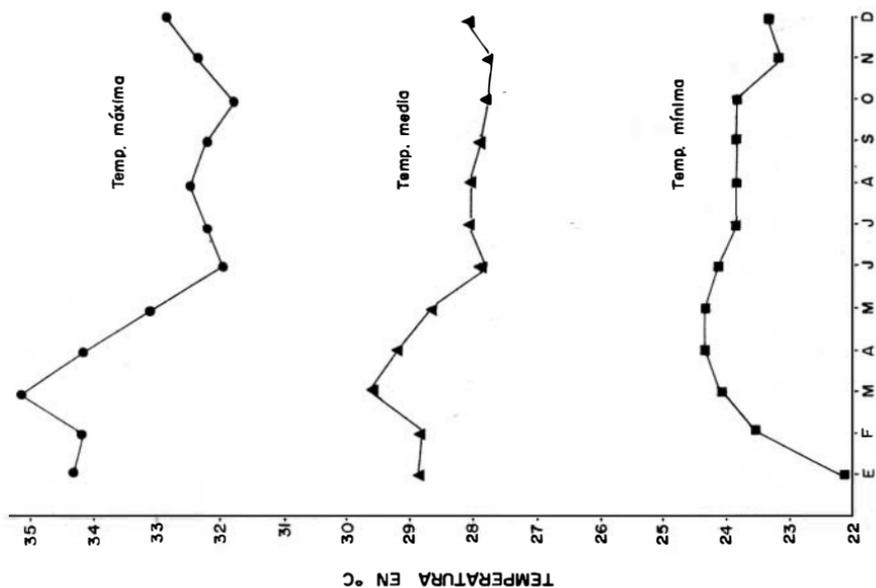


11. HEDGPETH, J. W.  
1957. Classification of marine environments, p. 17-28. *En* J. W. Hedgpeth, (ed.), *Treatise on Marine Ecology and Paleocology*, Geol. Soc. Amer. Mem. 67.
12. HEDGPETH, J. W.  
1967. Ecological aspects of the Laguna Madre, a hypersaline estuary, p. 408-419. *En* G. H. Lauff, (ed.), *Estuaries*. Amer. Assoc. Adv. Sci., Washington. Publ. N° 83.
13. HIATT, R. W., & D. W. STRASBURG  
1960. Ecological relationship of the fish fauna on coral reefs on the Marshall Islands. *Ecol. Monogr.*, 30: 65-127.
14. INGER, R. F.  
1965. Ecological notes on the fish fauna of a coastal drainage of North Borneo. *Fieldiana, Zool.*, 37: 47-90.
15. JORDAN, D. S., & E. W. EVERMANN  
1896-1900. The fishes of North and Middle America. *Bull. U.S. Nat. Mus.*, 47: 1-3313.
16. LLOYD, M., J. H. ZAR, & J. R. KARR  
1968. On the calculation of information-theoretical measures of diversity. *Amer. Midl. Nat.*, 79: 257-272.
17. LONGHURST, A. R.  
1964. A study of the Nigerian trawl fishery. *Bull. Inst. Français Afrique Noire*, 26A: 686-700.
18. LONGHURST, A. R.  
1965. A survey of the fish resources of the eastern Gulf of Guinea. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer*, 29: 302-334.
19. LOWE-MCCONNELL, R. H.  
1962. Fishes of the British Guiana continental shelf, Atlantic Coast of South America, with notes on their natural history. *J. Linn. Soc.*, 44: 669-700.
20. LOWE-MCCONNELL, R. H.  
1966. The Sciaenid fishes of British Guiana. *Bull. Mar. Sci., Gulf Caribb.*, 16: 20-57.
21. MARGALEF, R.  
1967. Laboratory analogues of estuarine plankton systems, p. 515-521. *En* G. H. Lauff, (ed.), *Estuaries*. Amer. Assoc. Adv. Sci., Washington, Publ. No. 83.

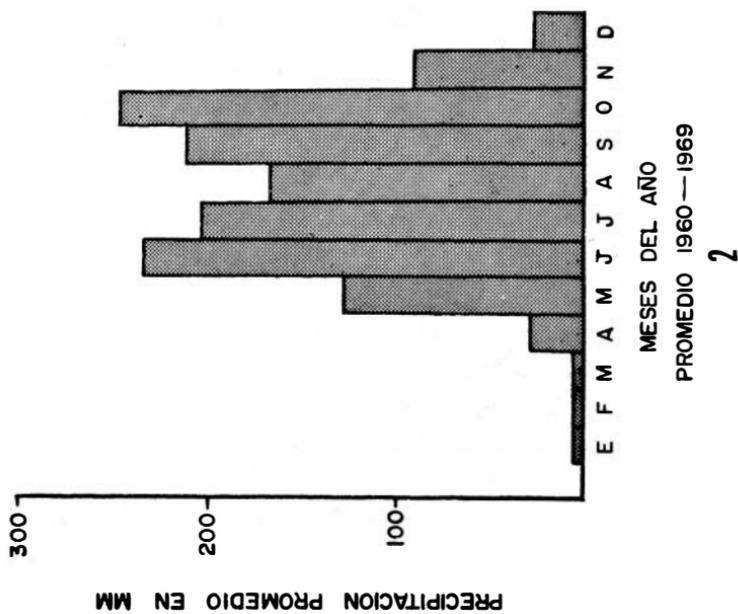
---

Fig. 2. Precipitación promedio mensual en Chacarita, Puntarenas, para los últimos diez años, según datos del Servicio Meteorológico de Costa Rica.

Fig. 3. Temperatura mínima, máxima y media. Promedia mensual en Chacarita, Puntarenas, para los últimos diez años, según datos del Servicio Meteorológico de Costa Rica.



3 PROMEDIO DE 1960 — 1969



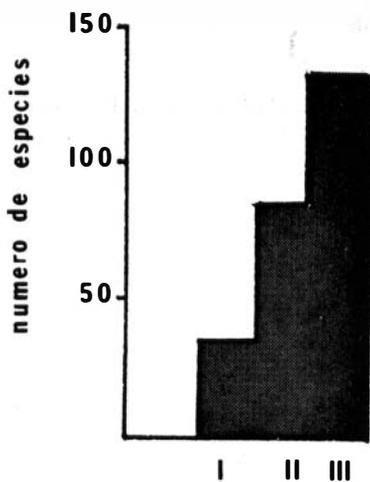
2

22. MCHUGH, J. L.  
1967. Estuarine Nekton, p. 581-620. En G.H. Lauff, (ed.), *Estuaries*. Amer. Assoc. Adv. Sci., Washington, Publ. No. 83.
  23. MCPHAIL, J. D.  
1958. *Key to the Croakers (Sciaenidae) of the eastern Pacific*. Mus. Contrib. No. 2, Inst. of Fisheries, Univ. British Col. 20 pp.
  24. MEEK, S. E., & S. F. HILDEBRAND  
1923-1928. The marine fishes of Panamá. *Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser.*, 15: 1-1045.
  25. MILLER, R. R.  
1966. Geographical distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia*, 1966: 773-802.
  26. PEARSE, A. S., & G. GUNTER  
1957. Salinity, p. 129-158. En J. W. Hedgpeth, (ed.), *Treatise on marine ecology and paleoecology*. Geol. Soc. Amer. Mem. 67.
  27. PETERSON, C. L.  
1956. Observaciones sobre la taxonomía, biología y ecología de los peces engraulidos y clupéidos del Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Bull. Inter. Amer. Trop. Tuna Comm.*, 1: 139-280.
  28. PETERSON, C. L.  
1960. La oceanografía física del Golfo de Nicoya, Costa Rica, un estuario tropical. *Bull. Inter. Amer. Trop. Tuna Comm.*, 4: 139-214.
  29. PIANKA, E.  
1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *Amer. Nat.*, 100: 33-46.
  30. PILLAY, T. V. R.  
1967. Estuarine fisheries of the Indian Ocean coastal zone, p. 647-657. En G. H. Lauff, (ed.), *Estuaries*. Amer. Assoc. Adv. Sci., Washington, Publ. No. 83.
  31. PILLAY, T. V. R.  
1967. Estuarine fisheries of West Africa, p. 639-646. En G. H. Lauff, (ed.), *Estuaries*. Amer. Assoc. Adv. Sci., Washington. Publ. No. 83.
  32. RATHJEN, W. F., M. YESAKI, & B. HSU  
1969. Trawlfishing potential off northeastern South America. *Proc. Gulf Caribb. Fish. Inst., 21st. Annual Session*, pp. 86-110.
- 

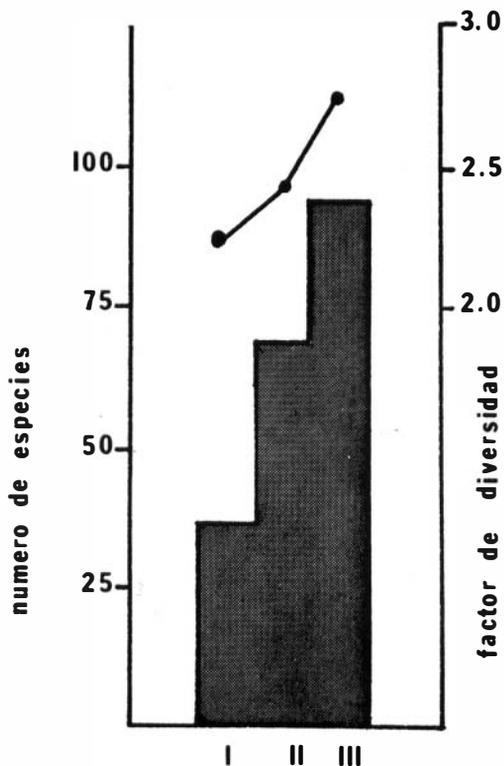
Fig. 4. Gráfico del número total de especies dentro y fuera de los muestreos en las tres áreas.

Fig. 5. Gráfico del número de especies en los muestreos y del Factor de Diversidad en cada área.

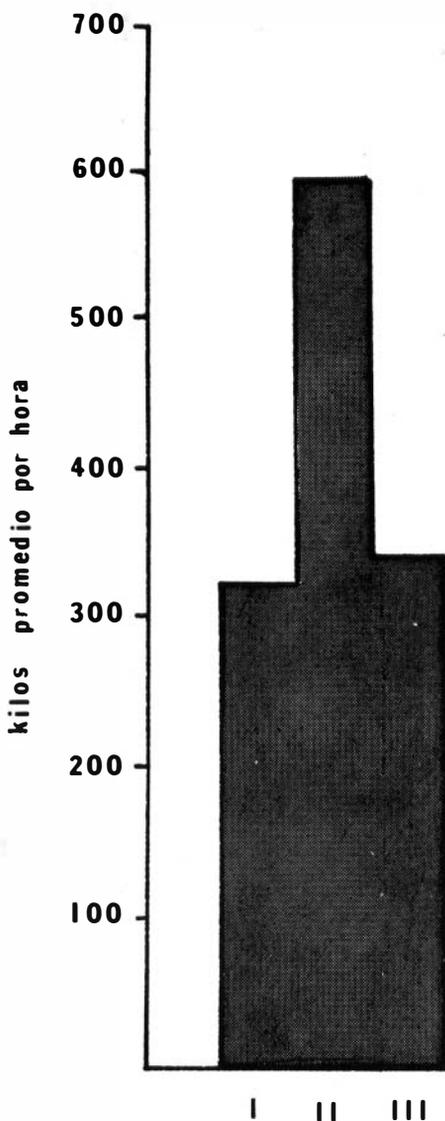
Fig. 6. Gráfico de la biomasa (peso fresco promedio por hora).



4



6



5

33. SANDERS, H. L.  
1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *Amer. Nat.*, 102: 243-282.
34. U. S. ARMY  
1965. *Costa Rica: Análisis regional de recursos físicos*. AID Resources Inventory Center, Corps of Engineers, Washington, D. C.