

TEMPISQUE: UNA CUENCA DE ALTA DIVERSIDAD ECOLÓGICA EN EL NOROESTE DE COSTA RICA

JULIÁN MÓNGE-NÁJERA*
PATRICIA GÓMEZ FIGUEROA**

Resumen

El Área de Conservación Arenal-Tempisque se asocia íntimamente con el mayor proyecto de riego de Costa Rica y con una de las mayores diversidades ecológicas del país. Al combinar bosque seco estacional con lagunas de inundación constituye uno de los sistemas ecológicamente más delicados de América Central, situación que se vuelve más compleja por tratarse además de una de las regiones más pobres de Costa Rica. En este artículo se resumen los descubrimientos básicos que diversos investigadores han acumulado por muchos años sobre la historia de la cuenca, el humedal, las características del agua, la flora, la fauna y su manejo sostenible.

Palabras clave

- Humedales • Flora • Fauna
- Manejo sostenible.

* Vicerrectoría de Investigación, Universidad Estatal a Distancia.

** Dirección de Producción Académica, Universidad Estatal a Distancia.

Recibido: 24-3-2007
Aceptado: 15-04-2007

Introducción

La cuenca del río Tempisque, en el noroeste de Costa Rica, cubre en total 5405 kilómetros cuadrados de gran diversidad de ecosistemas tropicales. En el país, es la más grande, cubre un décimo de nuestro territorio pero afecta profundamente una región mucho mayor que la cuenca misma, por ejemplo, el agua recogida por el río Tempisque se mezcla con el agua del Océano Pacífico en el Golfo de Nicoya. Allí, prácticamente toda la vida marina se ve afectada por las corrientes, los cambios de salinidad, los sedimentos, los organismos y los compuestos químicos (muchos de ellos desechos orgánicos e inorgánicos) que el agua dulce del río lleva hasta el mar (Mateo-Vega, 2001).

Aunque pequeño si se le compara con los grandes ríos del mundo (Amazonas, Nilo, Misisipi), el río Tempisque es suficientemente grande para ser navegable en sus últimos 36 kilómetros y para ocupar el tercer lugar nacional en caudal. Tiene una extensión oficial de 108 kilómetros hasta el encuentro con el río Tempisquito, pero siguiendo las normas geográficas internacionales (la longitud de un río debe medirse incluyendo a su afluente más largo), su longitud total es de 144 kilómetros (Mateo-Vega, 2001).

Historia

Se sabe muy poco de los habitantes de la cuenca antes del siglo XVI, debido a que los invasores españoles exterminaron una parte importante de la población original y a que, en general, tendieron a destruir todo registro cultural autóctono. Lo que se ha podido recons-

truir se basa en estudios arqueológicos, etnológicos y genéticos, y en los textos de un español que sí se preocupó por dejar alguna información para la historia, el naturalista Gonzalo Fernández de Oviedo y Valdés.

Por unos seis siglos, hasta el año 300 DC, la región fue poblada por personas de origen asiático-americano que cultivaban un grano y tres tubérculos: el maíz, la yuca, el tiquisque y el ñampí. El río que formaba la cuenca donde habitaban ha sido llamado de muchos nombres, probablemente perdidos en su mayoría, aunque se sabe que históricamente el río fue llamado Zapandí, Salto, Despensa, Alvarado y, actualmente, Tempisque.

Estos cultivos los hacían en pequeñas zonas abiertas, tal vez creadas por ellos mismos en el bosque seco estacional del pacífico con herramientas de

piedra y metal que, según algunos expertos, eran abandonadas cuando declinaba su producción.

Se trataría, si esta hipótesis resulta correcta, de lo que los expertos llaman “agricultura itinerante”.

Sin embargo, esta dieta sería insuficiente en proteínas: es casi seguro que se combinaba con cacería de animales pequeños como lagartijas, iguanas, sapos, ratones, armadillos (*Cabassous centralis* y *Dasyopus novemcinctus*), zorros pelones (*Didelphis marsupialis*), ardillas (*Sciurus variegatoides*) y guatuzas (*Dasyprocta punctata*), entre otros, así como con la extracción de moluscos y la pesca de diversos organismos acuáticos (Peters, 2001).

Del año 300 DC al año 800 DC hubo un periodo nuevo, marcado por el cambio de cerámica de solo dos colores a un nuevo tipo de cerámica con múltiples colores, y por



Las aves son animales particularmente llamativos dentro de la cuenca y atraen cada año a muchos turistas aficionados a su observación.

Cortesía de la Organización de Estudios Tropicales (OET), 2006

una tendencia de la creciente población a asentarse cerca de los ríos y formar aldeas con cierta estabilidad. Esto contrasta con el periodo anterior en el cual la población era nómada, como todavía ocurre- por ejemplo- en las zonas desérticas de África. Aquí existe ya evidencia de que a los granos y tubérculos se habían agregado nuevos alimentos: frutas, nueces y chile (Peters, 2001). Sin embargo, es difícil aceptar esta hipótesis de Peters, ya que resulta poco convincente creer que por cientos de años los pobladores de la cuenca del Tempisque tuvieron a su alcance frutas y nueces silvestres, y no las comían.

También se ha propuesto que durante este periodo la región del Arenal tuvo un fuerte crecimiento poblacional, para luego caer bruscamente por razones desconocidas y ser repoblada hacia el 500 DC por gente que llegó de las alturas del Arenal, tal vez huyendo de alguna actividad volcánica, que en todo caso mató a muchos pobladores en algún momento entre los siglos X y XIV (Mueller, 1992).

Además, Mueller (1992) ha propuesto que en la región vivió por cientos de años una sociedad igualitaria, con muy poca estratificación de clases sociales, hasta la llegada de invasores nortños provenientes de las más refinadas culturas mexicanas.

En el periodo del 800 DC al 1500 DC debió haber una gran inestabilidad social, pues la creciente población local fue invadida por indígenas mexicanos, algunos provenientes de zonas tan lejanas como Oaxaca, quienes probablemente huían de las presiones creadas dentro de México por el Imperio Azteca.

Estos invasores mexicanos trajeron nuevos alimentos, nuevas actividades comerciales y nuevas costumbres e idiomas. Por ejemplo, los nicarao introdujeron el cultivo del cacao, usado entre otras cosas para la bebida de maíz y cacao que hoy llamamos pinolillo y que sigue teniendo una alta presencia y calidad en esa parte de Costa Rica. También se trajo una nueva tecnología para teñir la ropa de algodón, descrita así por Thomas Cage en 1636:

A los alrededores de Chira, del Golfo de las Salinas y de Nicoya hay algunas haciendas de españoles y algunos pueblillos de indios a quienes el Alcalde Mayor emplea a todos como esclavos, a hilar para él una cierta yerba que llaman pita, mercancía muy estimada en España y particularmente la que está teñida en Nicoya y sus contornos con color de púrpura: para este efecto una cierta cantidad de indios están obligados a ir a los bordes del mar para buscar a estas conchas con las que se hace la tintura de púrpura. Púrpura es una especie de concha o de pescado a concha que vive ordinariamente siete años; se esconde hacia principios de la

canícula y continúa así escondido por espacio de trescientos días: se les coge en la primavera, y frotando el uno contra el otro sueltan una especie de saliva o materia viscosa y espesa como la cera que está blanda; pero esta tintura tan célebre para los vestidos está en la boca del pescado, y la más fina se encuentra en una pequeña vena blanca, no habiendo nada en el resto del cuerpo que tenga uso alguno. El paño de Segovia que está teñido con ella, se vende hasta a veinte escudos la vara a causa de la riqueza de esta tintura; y no hay más que los grandes señores de España que lo usen, como lo hacían en otro tiempo los nobles de Roma en donde se le daba el nombre de púrpura de Tiro. También hay una gran diversidad de mariscos que sirven para hacer diferentes tinturas, y en tan gran número que no hay lugar alguno donde se encuentren tantos como en éste.

Algunos creen que las rivalidades que hay entre diversos poblados de Guanacaste y el sur de Nicaragua, son restos de los antiguos odios entre los grupos indígenas locales y los invasores mexicanos, odios que permanecen hoy día, aunque ya casi nadie sabe el porqué debe malquerer a los del otro pueblo.

La introducción de creencias y ceremonias sagradas mexicanas está claramente descrita por Fernández de Oviedo, así:

Y entre las otras tienen otra manera de areyto é rito, que de aquesta forma. En

tres tiempos del año, en días señalados que ya tienen por fiestas principales, este Caçique de Nicoya, é sus principales é la mayor parte de toda su gente, assi hombres como mugeres, con muchos plumages é aderesçados á su modo é pintados, andan un areyto á modo de contrapás en corro, las mugeres asidas de las manos é otras de los braços, é los hombres en torno dellas más afuera assi asidos, é con intervalo de quatro ó çinco passos entrellos y ellas, porque en aquella calle que dexan en medio, é por de fuera é de dentro, andan otros dando á beber á los dançantes, sin que çesen de andar los piés ni de tragar aquel su vino: é los hombres haçen meneos con los cuerpos é cabeças y ellas por consiguiente. Llevan las mugeres cada una aquel dia un par de gutaras (ó çapatos nuevos); é despues que quatro horas ó más han andado aquel contrapás delante de su mezquita ó templo en la plaça principal en torno del monton del saçrificio, toman una muger ú hombre (el que ya ellos tienen elegido para sacrificar) é súbenlo en el dicho montón é ábrenle por el costado é sácanle el corazón, é la primera sangre dél es sacrificada al sol. É luego descabeçan aquel hombre é otros quatro ó çinco sobre una piedra que está en el dicho monton en lo alto dél, é la sangre de los demás ofrescen á sus ydolos é dioses particulares, é úntanlos con ella, é úntanse á sí mesmos los beços é rostros aquellos interçeptores ó sacerdotes, ó mejor diçiendo, ministros manigoldos ó verdugos infernales; y echan los dichos cuerpos assi muertos á rodar de aquel monton abaxo, donde son recogidos, é



Los humedales corresponden fundamentalmente a lagunas producidas por las inundaciones periódicas del río Tempisque, cubren unas 98 800 hectáreas y 78 % corresponde a pantanos donde el agua es de poca profundidad. Es aquí donde anidan o se alimentan muchas aves acuáticas.

después comidos por manjar sancto é muy presçiado. En aquel instante que acaban aquel maldito sacrificio, todas las mugeres dan una grita grande é se van huyendo al monte é por los boscajes é sierras, cada una por su parte ó en compañía de otra, contra la voluntad de sus maridos é parientes, de donde las tornan á unas con ruegos, é á otras con promesas é dádivas, é á otras que han de menester más duro freno á palos é atándolas por algun día hasta que se les ha passado la beodez; é la que más léxos toman, aquella es más alabada é tenida en más.

La invasión y ocupación española tuvo diversos efectos ecológicos. Las pequeñas abras temporales en el bosque fueron sustituidas por un sistema de cultivo y ganadería intensiva, basado en la destrucción definitiva del

bosque y en la desecación de los humedales, vistos ambos con cierta razón como hogares de animales peligrosos como las serpientes y los mosquitos. Los indígenas perdieron la propiedad de sus tierras, que pasaron a ser propiedad legal de la Corona Española, que a su vez las otorgó a autoridades locales según tres tipos: caballerías, estancias y sitios. Estos evolucionaron hacia la "hacienda guanacasteca" que conocemos hoy día y el uso de nuevas tecnologías centradas en herramientas de hierro, que permitían la destrucción extensiva del bosque tropical seco. Algunos resultados de esto fueron un grave aumento de la erosión y la extinción de muchas poblaciones de animales, plantas y hongos.

Se mantuvieron algunos cultivos indígenas como el maíz, la calabaza (ayote), el cacao y el algodón, y se agregó la cría de animales como gallinas, cabras, cer-

dos, asnos y sobre todo, ganado vacuno. Con los años, esto convertiría a la cuenca del Tempisque en una región asociada con los pastizales y la ganadería, y produciría un vaquero guanacasteco: el sabanero. Sin embargo, un cambio muy importante es poco conocido: la región dejó de ser el lugar de paisaje arbolado y clima agradable que describen todos los viajeros hasta el siglo XVI, para convertirse en la sabana artificial de calor infernal que se menciona en las crónicas a partir del siglo XVII.

Otro aspecto igualmente notable pero poco conocido es que el río Tempisque fue el que permitió que se establecieran las poblaciones humanas que tan negativamente lo habrían de afectar, ya que proveía a la cuenca de agua durante la sequía estacional que se presenta cuando dominan los vientos provenientes de la región noroccidental de África.

El humedal

Los humedales corresponden fundamentalmente a lagunas producidas por las inundaciones periódicas del río Tempisque, cubren unas 98 800 hectáreas y en un 78% son de tipo palustrino, o sea, corresponden a pantanos donde el agua es de poca profundidad, lo que a menudo permite a los investigadores caminar y mantener una buena parte del cuerpo fuera del agua. Es aquí donde anidan o al menos se alimentan muchas aves acuáticas. Un solo censo

indicó la presencia de 25 000 patos piches (*Dendrocygna autumnalis*), 15 000 garcetas aliazules (*Ana discors*), 200 espátulas rosadas (*Ajaia ajaja*) y 4000 cigüeñones (*Mycteria americana*).

Otras especies de importancia aquí, por su anidación, son el ibis morito (*Casmerodius albus*), la garcilla bueyera (*Bubulcus ibis*), el ibis blanco (*Eudocimus albus*) y el pato aguja (*Anhinga anhinga*). Durante la época de anidación, los coyotes llegan a alimentarse de los huevos de los patos y otras aves (Mateo-Vega, 2001).

Solo un 5% del humedal es de tipo lacustrino, o sea, está compuesto por lagunas de mayor profundidad, donde vive por ejemplo el extraordinario pez simbranco, del que Barrientos y Monge (1997) dicen:

En el Parque Nacional Palo Verde hay llanuras que se inundan periódicamente, formando lagunas y pantanos donde habita el "simbranco" (*Symbranchus marmoratus*), un pez tan extraordinario que nos remonta imaginariamente a nuestros propios orígenes como animales terrestres. Su atractivo básico consiste en esa capacidad de vivir en agua y en tierra. Aunque nos parezca increíble, cuando los pantanos se secan, este pez hace un túnel en el lodo y allí se queda en espera de las lluvias, respirando aire.

Al analizar el contenido de su estómago, se ha llegado a saber que esta especie es



En los humedales el agua es de poca profundidad, lo que a menudo permite a los investigadores caminar y mantener una buena parte del cuerpo fuera del agua.

carnívora. Además, hay unas pocas observaciones ocasionales que señalan a sus enemigos: garzones, jabirúes y mapaches los desentierran para comerlos.

A pesar de presentar un fenómeno tan interesante, la ecología de esta especie nunca ha sido estudiada en esta zona y seguirá así hasta que algún naturalista acepte esta invitación a interesarse.

En las lagunas del humedal se mantiene un enorme

almacén de agua que es aprovechada por moluscos y otros invertebrados, plantas de agua dulce, aves acuáticas y muchos organismos, así como por los agricultores, para sobrevivir durante la estación seca. A fines del siglo XX se hizo un esfuerzo por restaurar la flora y la fauna de este ecosistema clave de la cuenca (Bravo-Chacón y otros, 1996).

Finalmente, la menor proporción, 3% del humedal es de tipo estuarino, correspondiendo a la parte donde

el río se ensancha en su parte final y se ve afectado por las mareas (Bravo-Chacón y otros, 1996).

El agua

Dentro de la gran región del Arenal-Tempisque, se ha estudiado con cierto detalle la composición química de la subcuenca del Arenal, la cual se compone en realidad de dos sistemas. Por una parte, el sistema correspondiente a los ríos Chiquito y Caño Negro tiene niveles relativamente altos de partículas suspendidas en el agua (por lo que el agua es turbia), conduce bien la electricidad (lo que refleja la cantidad de átomos ionizados que contiene), no es muy ácida, tiene una cantidad importante de oxígeno disuelto (lo que favorece a la vida acuática) y es rica en nitrato y fósforo, lo que facilita el crecimiento de algas en el sistema. Por otra parte, el otro sistema tiene los valores más bajos de todos estos factores y corresponde a la parte de la cuenca compuesta por los ríos o ría-

chuelos Sábalo, Piedras, Jilguero, Aguacate, Rugama y Dos Bocas. Sin embargo, en este segundo sistema, la temperatura es un poco más alta, lo que podría compensar en cierto modo las otras desventajas para el desarrollo de una vida abundante de algas, invertebrados acuáticos y peces (Paaby-Hansen, 1995).

Flora y fauna de la cuenca

El humedal de la cuenca baja del río Tempisque tiene tres grandes tipos de flora. En la zona donde la cuenca se encuentra con el mar, hay manglares ubicados a los lados del río Tempisque. En las zonas de menor presencia de agua, hay bosques mixtos entre los que predominan el tropical seco y el de galería (este a los márgenes del agua). Allí hay, entre

otras especies, pochote (*Bombacopsis quinata*), guanacaste (*Enterolobium cyclocarpum*), cortez amarillo (*Tabebuia ochracea*), guácimo (*Guazuma ulmifolia*), espavel (*Anacardium excelsum*), ojoche (*Brosimum alicastrum*), zahino (*Caesalpinia eriostachys*), roble (*Quercus oleoides*), cornizuelo (*Acacia* spp.), jaragua (*Hypharrhenia rufa*), pará (*Panicum purpurascens*), carao (*Cassia grandis*), chan (*Hyptis suaveolens*), chilamate (*Ficus* spp.), indio desnudo (*Bursera simaruba*), pica-pica (*Stizolobium pruriens*), viscoyol (*Bactris major*), cardones (*Stenocereus aragondi*), guayacán real (*Guaiacum sanctum*), caoba (*Swietenia macrophykka* y *Swietenia humilis*), cristóbal (*Platymiscium parviflorum*), rom-rom (*Astronium graveolens*), cocobolo (*Dalbergia retusa*) y tempisque (*Sideroxylon capiri*).



Cortesía de la OET, 2006.

Al extraer el sustrato, que puede ser, por ejemplo, una caja plástica con lodo y piedras, se obtienen los organismos que sirven para medir la condición ecológica del humedal.



En el Parque Nacional Palo Verde, cuenca baja del río Tempisque, hay llanuras que se inundan periódicamente, en ellas habita el "simbranco" (*Symbranchus marmoratus*), cuyo atractivo básico consiste en esa capacidad de vivir en agua y en tierra. Cuando los pantanos se secan, este pez hace un túnel en el lodo y allí se queda en espera de las lluvias, respirando aire.

Finalmente, en las zonas que pasan sumergidas una parte significativa del tiempo hay vegetación propia del pantano. En el caso de las plantas de pantano se ha hecho un descubrimiento extraordinario. Normalmente, los ecosistemas tropicales tienen muchas más especies que los ecosistemas de países más fríos. Sin embargo, en el humedal del Tempisque ocurre lo contrario: unas pocas especies de plantas acuáticas dominan las lagunas y los pantanos, y en total hay menos especies aquí que en los pantanos y lagunas de zonas de clima tem-

plado. Nadie sabe a qué se debe esta excepción a la regla.

A todo lo anterior hay que agregar que en este humedal existen algas microscópicas que aunque han habitado por billones las lagunas, los pantanos y los ríos, pasan desapercibidas al observador humano común.

En el Embalse de Arenal habitan minúsculos crustáceos (grupo al que pertenecen los camarones) que han sido estudiados con algún detalle. En su conjunto forman el llamado zooplancton, o grupo de animales que viven en el agua y son pasivamente arrastrados por las corrientes que el viento y el calor forman en el agua. Los crustáceos copépodos pertenecientes a los géneros *Daphnia* y *Diaptomus*, así como los del grupo de crustáceos ciclopoideos se mantienen a la misma profundidad tanto de día como de noche, pero los de los géneros *Bosmina* y

Ceriodaphnia se mueven verticalmente. Se cree que esta pequeña migración vertical diaria les permite escapar de otros invertebrados que son carnívoros. Aunque hay peces en el embalse, no son abundantes los que se alimentan del plancton animal (Umaña y otros, 1997).

Las aves son animales particularmente llamativos dentro de la cuenca y atraen cada año a muchos turistas extranjeros aficionados a su observación. Además de las aves acuáticas descritas en la sección "El humedal", la cuenca tiene la única población de lapas coloradas (*Ara macao*) del Pacífico Seco de Costa Rica, anfibios como suelta consuelta (Caeciliidae), ranas y sapos (Rhinophrynidae, Microhylidae, Leptodactylidae, Bufonidae, Hylidae y Ranidae), tortugas (*Chelidra serpentina*, *Kinosternon scorpioides*), gecos (Gekkonidae), iguanas (*Iguana iguana*), lagartijas (Teiidae, Scincidae), serpientes como las boas (*Boa constrictor*), las coralillas (Micruridae) y las cascabel (Crotalidae), así como cocodrilos (*Crocodylus acutus*).

Entre los mamíferos, predomina una gran cantidad de especies de murciélagos. Sin embargo, son más llamativas para la población general las especies menos comunes, como los monos colorados (*Ateles geoffroyi*), congos (*Allouatta villosa*), carablancas (*Cebus capucinus*),

pizotes (*Nasua nasua*), venados de cola blanca (*Odocoileus virginianus*), ardillas rojas (*Sciurus granatensis*), puerco espines (*Coendu mexicanus*), coyotes (*Canis latrans*), pumas (*Puma concolor*), manigordos (*Leopardus pardalis*), cauceles (*Leopardus wedii*), leones breñeros (*Herpailurus yagouaurundi*) y jaguares (*Panthera onca*).

Biomonitoreo

El humedal comenzó a ser dañado por la actividad humana desde finales del siglo XIX. Los principales factores de destrucción del ecosistema natural del humedal en esta cuenca son el drenaje para desecar el humedal y usarlo en agricultura, la contaminación del agua con venenos de uso agroquímico, las modificaciones al cauce natural de los ríos de la cuenca y los incendios forestales provocados con fines agrícolas y para cacería (Bravo-Chacón y otros, 1996).

Por todo lo anterior, se hace necesario encontrar maneras de medir lo que se podría llamar "el estado de salud ecológica" del humedal. Esto se ha intentado usando organismos bioindicadores, o sea, aquellos que reflejan de alguna manera fácilmente medible el estado del humedal.

Los pequeños artrópodos y moluscos que habitan el fondo de las lagunas, pantanos y ríos de la cuenca del río Tempisque

han resultado útiles bioindicadores y se les estudia desde 1994, colocando para ello sustratos artificiales en 17 sitios de muestreo del río Bebedero. Al extraer el sustrato, que puede ser por ejemplo una caja plástica con lodo y piedras, se sacan los organismos que sirven para medir la condición ecológica del humedal.

Los principales organismos bioindicadores del Bebedero son ácaros acuáticos (pertenecientes al grupo de las garrapatas: Acari), caracoles y bivalvos (moluscos de los grupos Pulmonata y Bivalvia, respectivamente); chinches de agua (de las familias Veliidea, Belostomatidae y Gerridae); libélulas (de las familias Coenagrionidae, Libellulidae y Gomphidae); larvas de mosca y mosquito (de las familias Chironomidae y Ceratopogonidae) y abejones o coleópteros (de las familias Elmidae y Psephenidae) (Flowers y otros, 1995).

Agradecimientos

Agradecemos la colaboración del Dr. Jorge Jiménez, el ingeniero Gilbert Fuentes y la señorita Mariana Mora Garbanzo, quienes nos apoyaron con la bibliografía necesaria para elaborar este artículo.

Bibliografía

- BRAVO-CHACÓN, J., M. ROMERO, A.J. SÁNCHEZ Y J. REYNOLDS-VARGAS. 1996. Inventario y evaluación de los humedales de la cuenca baja del río Tempisque, Guanacaste, Costa Rica. En Utilización y manejo sostenible de los recursos hídricos. Editorial Fundación Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica, p. 237.
- FLOWERS, R.W., Y. ASTORGA-ESPELETA, C.L. ANGULO-GUTIÉRREZ, A. HERICH Y S. FERNÁNDEZ. 1995. Índice biológico para evaluación de calidad de agua de Centroamérica. Memoria del Tercer Congreso Costarricense de Entomología, San José, Costa Rica.
- MATEO-VEGA, J. 2001. Características generales de la cuenca del Río Tempisque, p. 32-72. En: Jiménez, J.A. y E. González (editores). La cuenca del río Tempisque. Perspectivas para un manejo integrado. Organización para Estudios Tropicales, San José, Costa Rica.
- MONGE-NÁJERA, J. & Z. BARRIENTOS. 1997. The biodiversity of Costa Rica: An ecological guide / La biodiversidad de Costa Rica: una guía ecológica. Tropical Nature Press, Wheeling, West Virginia. EEUU. 240 p
- MUELLER, M.A. 1992. Prehistoric adaptation to the Arenal region, Northwest Costa Rica. Tesis de Doctorado, Universidad de Colorado, Boulder, Colorado. 517 p.
- PAABY-HANSEN, P. 1995. Physical and chemical characteristics of water in rivulets feeding the Arenal reservoir, Costa Rica and their relationships with plankton. Revista de Biología Tropical, vol. 43, nos. 1-3, pp. 139-149.
- PETERS, G. 2001. La cuenca del Río Tempisque: una perspectiva histórica, p. 1-21. En: Jiménez, J.A. y E. González. La cuenca del río Tempisque. Perspectivas para un manejo integrado. Organización para Estudios Tropicales, San José, Costa Rica.
- UMAÑA, G., F. VILLALOBOS Y B. BOFILL. 1997. Distribución vertical de zooplancton en el Embalse Arenal, Costa Rica. Revista de Biología Tropical, 45: 923-926.

