

Nutrientes inorgánicos y producción del fitoplancton en una laguna costera subtropical de México

Inorganic nutrients and phytoplankton production in a subtropical coastal lagoon of Mexico

Ramón Sosa-Avalos¹, Gilberto Gaxiola-Castro², Aramis Olivos-Ortiz¹ y Lidia Silva-Iñiguez¹

¹Facultad de Ciencias Marinas, Universidad de Colima, Km. 20 carretera Manzanillo-Cihuatlán, Manzanillo, C.P. 28860 Colima, México. rsosa@ucol.mx

²Departamento de Oceanografía Biológica, División de Oceanología, Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, Carretera Ensenada-Tijuana No. 3918, Zona Playitas, Ensenada, C.P. 22860, Baja California, México

Abstract.- Temporal variability of hydrographic data, nutrients, phytoplankton chlorophyll *a*, and rate of primary production for the Cuyutlan Lagoon (CL) were analyzed. Surface temperature had a seasonal pattern, lower in December and higher by July and October. Lowest salinity values were observed in October associated to the raining season, which created estuarine features inside the lagoon. Nutrient concentrations ($\text{NO}_3 + \text{NO}_2$) increased in February and June as result of organic matter remineralization, with higher silicate concentrations by October because freshwater run-off influence into the lagoon. During the other months dissolved silicate increase due to biogenic silica dissolution. Using the Redfield ratio as a stoichiometric nutrient balance criterion, phosphate deficits were observed in CL due to phytoplankton nutrient uptake. Chlorophyll *a* increased above 2.0 mg m^{-3} as result of rich-nutrient water, producing an elevated phytoplankton biomass. Average phytoplankton production was $1.26 \text{ g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, indicating that Cuyutlan Lagoon is ~40% more productive related to other subtropical and temperate coastal lagoons. With chlorophyll *a* concentration as criteria to define trophic levels, CL could be described as a eutrophic ecosystem. Physical variables, dissolved inorganic nutrients, and chlorophyll *a* exhibited temporal variability in the lagoon without a relationship with tidal circulation, except for dissolved oxygen.

Key words: Physical-chemical variables, phytoplankton biomass, primary production, subtropical coastal lagoon

Resumen.- La variabilidad temporal de los datos hidrográficos, nutrientes, clorofila *a* del fitoplancton y la tasa de producción primaria fueron analizados en la Laguna de Cuyutlán (LC). La temperatura superficial mostró un patrón estacional con valores menores en diciembre y mayores en julio y octubre. La salinidad más baja fue observada en octubre debido a las lluvias estacionales que generaron características estuarinas dentro de la laguna. Las concentraciones de nutrientes ($\text{NO}_3 + \text{NO}_2$) aumentó en febrero y junio como resultado de la remineralización de la materia orgánica, con altas concentraciones de silicato en octubre a causa de las escorrentías de agua dulce a la laguna. Durante los otros meses el silicato disuelto incrementó por la disolución del sílice biogénico. Usando la relación de Redfield como criterio para el balance estequiométrico de nutrientes, se observaron deficiencias de fosfato en LC debido a la asimilación del fitoplancton. La clorofila *a* aumentó por arriba de $2,0 \text{ mg m}^{-3}$ como consecuencia de agua rica en nutrientes, produciendo una elevada biomasa del fitoplancton. La producción del fitoplancton promedio fue $1,26 \text{ g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$, indicando que la Laguna de Cuyutlán es ~ 40% más productiva en comparación con otras lagunas costeras subtropicales y templadas. La concentración de clorofila *a* fue utilizada como criterio para definir el nivel trófico de la LC la cual puede ser descrita como un ecosistema eutrófico. Las variables físicas, nutrientes inorgánicos disueltos y clorofila *a* mostraron variabilidad temporal en la laguna, sin tener relación con la circulación por la marea, excepto el oxígeno disuelto.

Palabras clave: Variables físico-químicas, biomasa del fitoplancton, producción primaria, laguna costera subtropical

INTRODUCCIÓN

Las lagunas costeras son ecosistemas complejos y dinámicos que intercambian agua y propiedades con los océanos adyacentes por medio de las corrientes de marea. Estos sistemas costeros generalmente son someros y tienen limitadas conexiones con el mar adyacente, resultando fuertes gradientes temporales de propiedades

físicas, químicas y biológicas (Nogueira *et al.* 1997). Una fracción de la biomasa del fitoplancton que se origina en las lagunas es exportada, así como también son exportados los nutrientes inorgánicos derivados de los procesos de remineralización de la materia orgánica en la columna de agua y en los sedimentos del fondo (Cloern

2001). En el interior de las lagunas costeras, los procesos biogeoquímicos son extremadamente complejos debido a las interacciones con los sedimentos del fondo (Fourqurean *et al.* 1993), los cuales son fuentes de nitrógeno y fósforo inorgánico a la columna de agua. La sedimentación en las lagunas costeras es uno de los principales factores que regulan su producción (Lohse *et al.* 1993), a menudo en asociación con la pérdida de fósforo orgánico particulado en la columna de agua.

La producción de peces en lagunas costeras está vinculada a la producción primaria (PP) de comunidades planctónicas y bentónicas. Las lagunas costeras juegan un importante papel como áreas de desove y crianza de poblaciones de peces y crustáceos juveniles (Yañez-Arancibia *et al.* 1994). El promedio de la producción de fitoplancton en lagunas costeras a nivel mundial es estimada en $256 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ (Boynton *et al.* 1982). La cantidad de materia orgánica disponible para la exportación ya sea al bentos, a los mayores niveles tróficos pelágicos o los ecosistemas adyacentes, depende del grado de desacoplamiento de los procesos de fotosíntesis y respiración (Smith & Kemp 1995). A pesar de su importancia, se han realizado pocos estudios sobre las lagunas costeras tropicales y subtropicales.

La Laguna de Cuyutlán (en adelante LC) se encuentra en la costa mexicana del Océano Pacífico oriental. Es un ecosistema importante para la economía regional mexicana porque el agua de la LC se utiliza para enfriar los generadores eléctricos de la Central Termoeléctrica Manzanillo (CTM). En 2010, se inició la construcción de una planta regasificadora en la laguna para alimentar de gas natural a la CTM, reduciendo así el consumo de combustible y aumentando la capacidad de generación de electricidad. Además, se realizaron obras de dragado hasta una profundidad aproximada de 25 m para que ingresen a la laguna buques-tanque de gran capacidad y puedan descargar gas natural en los tanques de almacenamiento.

Las variables físicas, químicas y biológicas debieran evidenciar variabilidad temporal durante el periodo de estudio y la circulación por la marea podría afectar el destino y transporte de nutrientes, a la biomasa y producción del fitoplancton en esta laguna subtropical del Pacífico mexicano. En este trabajo fue analizada la variabilidad temporal de variables hidrográficas, la concentración de nutrientes inorgánicos disueltos, la

clorofila *a* del fitoplancton y la producción primaria (PP) cuya información y resultados pueden ser útiles como antecedente para entender la condición de la laguna antes de los posibles impactos industriales mencionados anteriormente.

MATERIALES Y MÉTODOS

La LC está localizada en la costa oeste de México en el Océano Pacífico oriental entre $18^{\circ}53'$ y $19^{\circ}03'N$, $104^{\circ}00'$ y $104^{\circ}20'O$, próxima a la ciudad de Manzanillo (Fig. 1). La profundidad de la LC varía de 0,2 a 6,0 m (antes del dragado) y está conectada al océano adyacente a través de los canales El Túnel, Ventanas y Tepalcates (Fig. 1). El área de estudio fue dividida en 3 zonas: Zona A que comprende a la estación 1 (E-1), con comunicación permanente con el océano a través del canal de Ventanas; Zona B que incluye a las estaciones 2 y 3 (E-2 y E-3) con limitado intercambio de agua con el océano; Zona C que consiste de las estaciones 4 y 5 (E-4 y E-5) con una conexión al océano por medio del canal de Tepalcates (Fig. 1).

Las muestras fueron colectadas en 5 estaciones de la LC en un día durante mayo, julio, octubre y diciembre de 2004, además de febrero y junio de 2005 (Fig. 1). Las muestras de agua fueron colectadas de la superficie cada 2 h a partir de las 10:00 a.m. hasta las 6:00 p.m. tiempo local, con botellas Niskin de 5 L de capacidad, para determinar las concentraciones de nutrientes inorgánicos disueltos ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$, PO_4^{3-} , SiO_2) y clorofila *a* (Clo *a*). Los nutrientes fueron analizados utilizando un autoanalizador de flujo segmentado SKALAR SanPlus II siguiendo las recomendaciones de Grasshoff *et al.* (1983). Para clorofila, fueron filtrados 500 mL de agua a través de filtros Whatman GF/F y congelados inmediatamente hasta su análisis. La clorofila fue extraída durante 24 h con acetona 90% en un refrigerador (Venrick & Hayward 1984). La concentración de clorofila *a* fue determinada espectrofotométricamente (Parsons *et al.* 1984) por medio de un espectrofotómetro Perkin Elmer Lambda 35. La temperatura del agua superficial, salinidad y oxígeno disuelto fueron medidos directamente en cada estación con un sensor multiparámetros YSI modelo 85. Los datos de altura de la marea estimados para el Puerto de Manzanillo fueron tomados del Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada (CICESE)¹. Las muestras de agua de mayo y febrero fueron tomadas

¹<http://oceanografia.cicese.mx/predmar/mensual/mnz/>

durante mareas vivas (sicigia). En los otros meses las muestras fueron tomadas en mareas muertas (cuadratura). La época de lluvias (estación húmeda) en esta región de México inicia en junio y termina en noviembre, con las lluvias más intensas entre agosto y octubre de cada año².

Los experimentos de producción primaria (PP) se realizaron en la estación 2 utilizando el método de asimilación del C¹⁴ (Steemann-Nielsen 1952). Las muestras de agua superficial fueron recolectadas entre las 11:00 a.m. y 12:00 a.m. de cada día y colocadas en botellas de policarbonato de 250 mL que se inocularon con 5 µCi NaH¹⁴CO₃. Las botellas claras fueron usadas para incubación con luz, mientras que otras botellas fueron cubiertas con papel aluminio para la incubación oscura. Las botellas fueron incubadas por triplicado en tubos de acrílico transparente por 2 h en el mismo sitio de donde fueron recolectadas. Después de la incubación, las muestras de las botellas claras y oscuras fueron filtradas a través de filtros de membrana GN-6 de 45 µm de tamaño de poro y 25 mm de diámetro. La PP fue calculada

siguiendo las ecuaciones de Parsons *et al.* (1984), restando la asimilación de carbono de las botellas oscuras. La PP diaria fue estimada multiplicando la tasa observada por las horas luz del día de muestreo. La razón fotosintética (P^B; mg C (mg Clo *a*)⁻¹ h⁻¹) fue estimada a partir de los datos de PP dividida por la concentración de clorofila *a*.

La variación temporal de la temperatura de la superficie del agua, salinidad, oxígeno disuelto, nutrientes inorgánicos disueltos y clorofila *a*, fue analizada usando el estadístico Kruskal-Wallis ANOVA simple (Zar 1999). La comparación múltiple no paramétrica de Kruskal-Wallis fue utilizada para determinar los meses en los cuales las variables fueron significativamente diferentes. Además, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para determinar la relación entre las variables (n = 150), este análisis explicó el 73% de la variancia de los datos. Los análisis estadísticos fueron aplicados con un nivel de significancia del 5% usando el programa STATISTICA (StatSoft 7.0) en todas las pruebas.

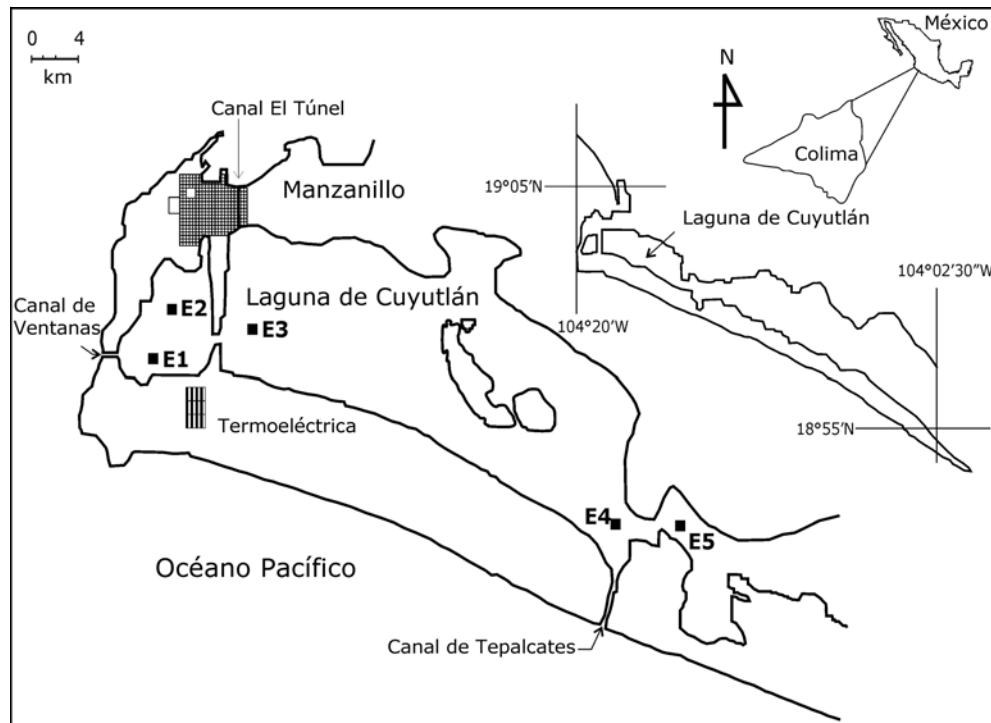


Figura 1. Estaciones de muestreo en Laguna de Cuyutlán (LC), México. Zona A: E1, Zona B: E2-E3 y Zona C: E4-E5
/ Sampling stations in the Cuyutlan Lagoon (CL), Mexico. Zone A: E1, Zone B: E2-E3 and Zone C: E4-E5

²Comisión Nacional del Agua

RESULTADOS

La Figura 2 muestra las variaciones en la amplitud de la altura de marea estimada para el Puerto de Manzanillo durante cada periodo de muestreo. La mayor variación de la marea fue en febrero de -0,30 a 0,70 m, mientras que julio mostró la menor variación en la amplitud de la altura de marea (< 0,20 m). En general, las diferencias diarias en la amplitud de la altura de marea fueron < 1,50 m durante los meses muestreados. El promedio de la temperatura del agua en la superficie de la Zona A varió de 26,8°C en mayo a 31,9°C en octubre. En la Zona B, los valores de temperatura fueron de 26,1 a 32,6°C en diciembre y julio, respectivamente; mientras que en la Zona C varió de 26,9°C en mayo a 31,5°C en julio (Tabla 1). Las variaciones temporales en la temperatura del agua (Kruskal-Wallis ANOVA por rangos, $H = 62,49$, $P < 0,05$) fueron mayores (> 30°C) en julio y octubre para las 3 zonas de la LC comparada a los otros meses, $P < 0,05$, con tendencias a incrementar hacia el final del día (Fig. 3).

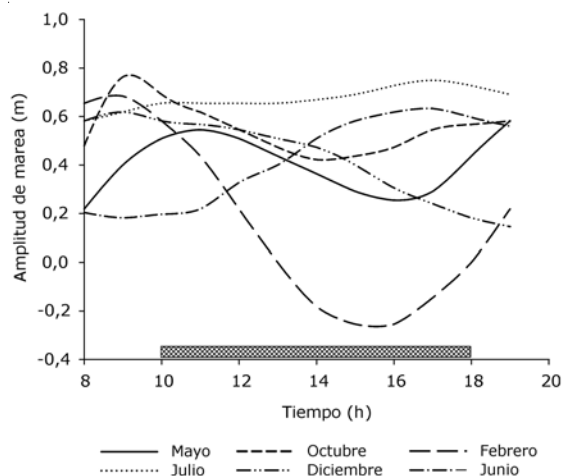


Figura 2. Altura de la marea en el Puerto de Manzanillo, cercano a la Laguna de Cuyutlán. La barra sombreada indica el periodo de muestreo de cada mes / Tidal height for the Manzanillo Port, near to Cuyutlan Lagoon. The shaded bar indicates the period of sampling of every month

Tabla 1. Promedio mensual de variables físicas, nutrientes inorgánicos disueltos y biomasa del fitoplancton medidos en las zonas A, B y C en la Laguna de Cuyutlán, México. Temperatura (°C), oxígeno (mg O₂ L⁻¹), nutrientes (μmol L⁻¹) y clorofila *a* (mg m⁻³) / Monthly average of physical variables, dissolved inorganic nutrients and phytoplankton biomass measured in the zones A, B and C in Cuyutlan Lagoon, Mexico. Temperature (°C), oxygen (mg O₂ L⁻¹), nutrients (μmol L⁻¹), and chlorophyll *a* (mg m⁻³)

	Mayo			Julio			Octubre		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C
Temperatura	26,78	29,42	26,87	31,18	32,62	31,46	31,94	32,39	31,41
Salinidad	34,40	35,03	35,47	33,70	34,04	33,30	28,38	28,23	31,93
Oxígeno	6,42	6,96	5,27	2,75	2,59	3,36	2,28	2,69	3,73
NO ₃ ⁻ + NO ₂ ⁻	1,41	1,59	2,74	0,78	1,17	3,75	0,17	0,24	0,36
PO ₄ ³⁻	0,83	0,92	0,87	0,73	0,70	0,68	0,84	0,83	0,78
SiO ₂	2,52	7,11	5,72	2,89	15,44	12,81	19,99	21,32	9,98
Clorofila <i>a</i>	7,77	13,42	7,59	2,98	18,50	10,76	11,53	15,95	7,32
	Diciembre			Febrero			Junio		
	A	B	C	A	B	C	A	B	C
Temperatura	27,58	26,12	28,21	28,38	29,18	28,39	28,82	31,09	28,47
Salinidad	33,24	33,84	32,69	33,70	33,99	35,12	33,52	34,06	33,79
Oxígeno	3,71	3,79	2,71	3,37	3,32	6,01	3,13	3,02	-
NO ₃ ⁻ + NO ₂ ⁻	0,19	0,27	0,24	3,96	4,29	3,74	6,14	5,54	4,13
PO ₄ ³⁻	0,11	0,10	0,11	0,86	0,85	0,89	0,97	0,90	0,98
SiO ₂	3,42	16,52	1,59	7,03	12,58	15,04	5,15	9,85	3,98
Clorofila <i>a</i>	2,40	7,83	2,29	13,52	16,78	15,56	3,69	11,28	4,63

La salinidad superficial media fue menor en octubre en cada zona (A = 28,4; B = 28,2 y C = 31,9) debido al efecto por las lluvias y alta en mayo (A = 34,4; B = 35,0 y C = 35,4) por el efecto de la evaporación; en el resto de los meses la salinidad fue similar (Tabla 1). Sin embargo, los valores de salinidad de octubre observados en las Zonas A y B fueron significativamente diferentes a los otros meses (Kruskal-Wallis ANOVA por rangos, $H = 62,68$, $P < 0,05$) (Fig. 4a y b). La salinidad promedio fue similar en las Zonas A y B durante el año, mientras que en la Zona C fue más alta en mayo y febrero (Fig. 4c). El análisis de componentes principales (ACP) mostró una relación inversa entre la temperatura del agua ($r = -0,73$) y la salinidad ($r = 0,61$), evidenciando en la LC una menor salinidad cuando la temperatura fue más alta.

La concentración de oxígeno disuelto fue ~ 54% mayor en mayo en las 3 zonas, comparada con los valores de julio y octubre (Tabla 1). En la Zona B, la máxima concentración de oxígeno se presentó en mayo ($6,96 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$) que fue diferente a las concentraciones de los otros meses, los cuales variaron entre $2,59$ y $3,79 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$ (Kruskal-Wallis ANOVA por rangos, $H = 40,06$, $P < 0,05$). En la Zona C, la concentración de oxígeno fue más alta ($> 5,0 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$) en mayo y febrero, mientras que en el resto de los meses fue menor que $3,80 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$ (no se midió el oxígeno en junio en esta zona). En la Zona A, se tuvo una ligera variación en los niveles de oxígeno, sin una tendencia evidente a lo largo del día. El ACP mostró una correlación negativa entre el oxígeno disuelto ($r = -0,74$) y la altura de la marea ($r = -0,57$), indicando mayor concentración de oxígeno con el reflujó de la marea.

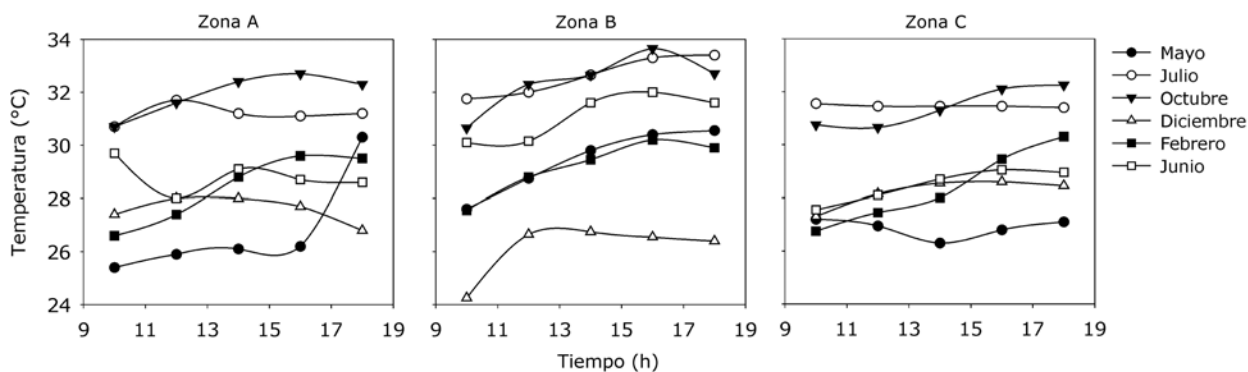


Figura 3. Variación temporal de la temperatura de la superficie del agua medida en Laguna de Cuyutlán, México, 2004-2005 / Temporal variation of surface water temperature measured in Cuyutlan Lagoon, Mexico, 2004-2005

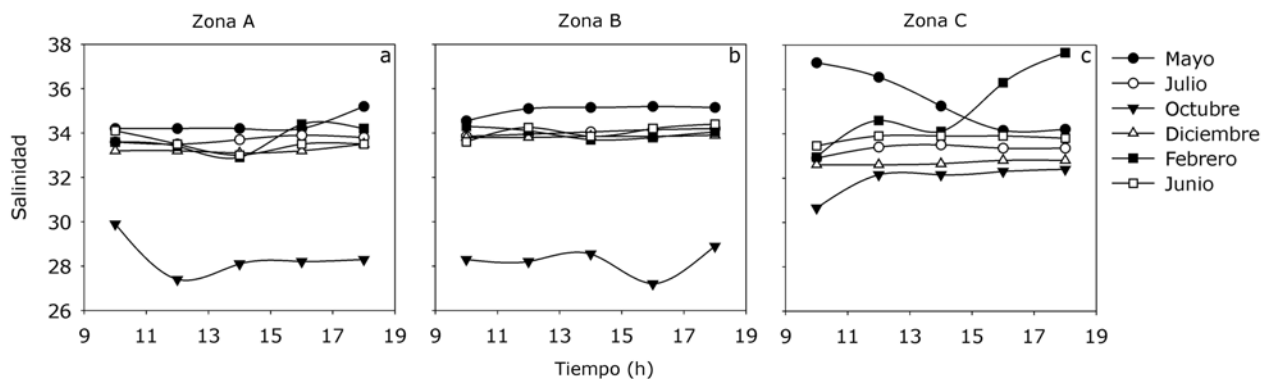


Figura 4. Variación temporal de la salinidad superficial medida en Laguna de Cuyutlán, México, 2004-2005 / Temporal variation of surface salinity measured in Cuyutlan Lagoon, Mexico, 2004-2005

En general, la concentración media de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ fue baja en la Zona A ($2,1 \mu\text{mol L}^{-1}$) y mayor en la Zona C ($2,49 \mu\text{mol L}^{-1}$) (Tabla 1). El análisis estadístico (Kruskal-Wallis ANOVA por rangos, $H = 72,31$, $P < 0,05$) mostró variación temporal entre los meses. En la Zona A, $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ incrementaron en febrero y junio observando un comportamiento irregular (Fig. 5a). En la Zona B, los $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ disminuyeron en mayo y febrero, sin embargo, aumentaron en julio (Fig. 5b). La variabilidad más alta ocurrió en la Zona C, con mayores cambios en su concentración en mayo, julio, febrero y junio (Fig. 5c).

Las concentraciones de fosfatos presentaron significativa variabilidad temporal (Kruskal-Wallis ANOVA por rangos, $H = 69,64$, $P < 0,05$), con bajas concentraciones en diciembre. En mayo, julio, febrero y junio, los fosfatos disminuyeron en la Zona A (Fig. 6a). Durante mayo y junio fue observada alta variabilidad de la concentración de fosfatos en la Zona B (Fig. 6b). En la Zona C los valores fueron más altos en mayo (Fig. 6c). En las 3 zonas fueron registradas concentraciones de $0,1 \mu\text{mol L}^{-1}$ en diciembre y ligeramente menores que $1,0 \mu\text{mol L}^{-1}$ en junio, con intervalos de $0,6$ a $0,9 \mu\text{mol L}^{-1}$ para los otros meses (Tabla 1).

La concentración media de silicatos fue $6,83$, $13,80$ y $8,17 \mu\text{mol L}^{-1}$ en las Zonas A, B y C, respectivamente. En la Zona B la concentración fue más alta, aproximadamente 50% en la Zona A y 40% en la Zona C (Tabla 1), con diferencias significativas entre las zonas cuando se utilizó el estadístico Kruskal-Wallis de comparación múltiple no paramétrica ($P < 0,05$). En la Zona A fue observada la mayor variación en la concentración de silicatos en octubre y febrero (Fig. 7a). En promedio, las concentraciones más altas de silicatos fueron

identificadas en la Zona B en donde se presentaron variaciones diarias para cada muestreo sin un patrón claro. La mayor concentración de silicatos fue medida en octubre, que fue el mes con la más alta precipitación pluvial (Fig. 7b). En la Zona C las concentraciones de silicatos cambiaron en todos los meses, excepto en diciembre cuando la concentración fue similar durante el día (Fig. 7c). La concentración de silicatos en octubre mostró diferencia significativa (Kruskal-Wallis ANOVA por rangos, $H = 29,43$, $P < 0,05$) con respecto a los otros meses.

La clorofila *a* del fitoplancton tuvo una concentración promedio de $6,82 \text{ mg m}^{-3}$ en la Zona A, $13,96 \text{ mg m}^{-3}$ en la Zona B y $8,03 \text{ mg m}^{-3}$ en la Zona C, con diferencias significativas ($P < 0,05$) entre las zonas (Tabla 1). La biomasa del fitoplancton en la Zona B fue 51% y 42% más alta que en las Zonas A y C, respectivamente. En la Zona A, la clorofila *a* incrementó en octubre y febrero; mientras en los otros meses permaneció sin cambios (Fig. 8). Las concentraciones más altas de clorofila *a* fueron registradas en la Zona B durante mayo, julio, y febrero ($26,9$, $31,0$, y $24,0 \text{ mg m}^{-3}$, respectivamente), mostrando cambios significativos sin un patrón definido a través del día (Fig. 8b). En la Zona C, las concentraciones más altas de clorofila *a* fueron encontradas en febrero y junio, con bajas concentraciones en diciembre (Fig. 8c). Adicionalmente, fueron detectados cambios entre los meses (Kruskal-Wallis ANOVA por rangos, $H = 30,32$, $P < 0,05$), donde la clorofila *a* en diciembre (valores bajos) y en febrero (valores altos) fueron estadísticamente diferentes.

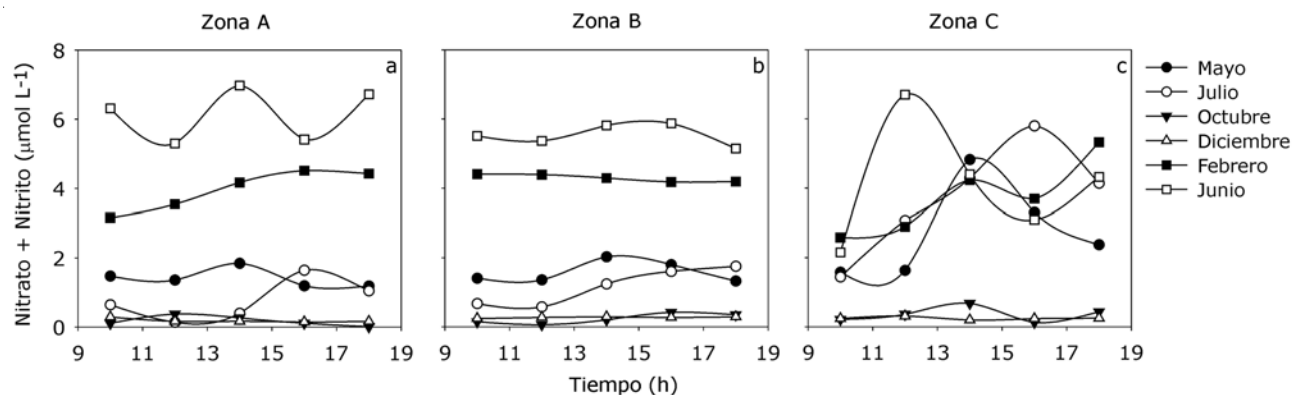


Figura 5. Concentración de nitratos + nitritos determinados en Laguna de Cuyutlán, México, 2004-2005 / Concentration of nitrate + nitrite measured in Cuyutlan Lagoon, Mexico, 2004-2005

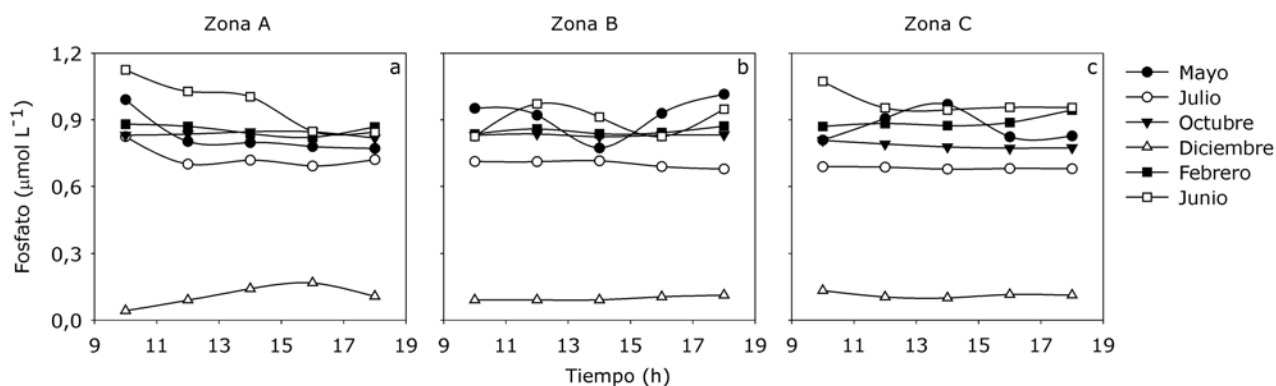


Figura 6. Concentración de fosfatos determinada en Laguna de Cuyutlán, México, 2004-2005 / Phosphate concentration measured in Cuyutlan Lagoon, Mexico, 2004-2005

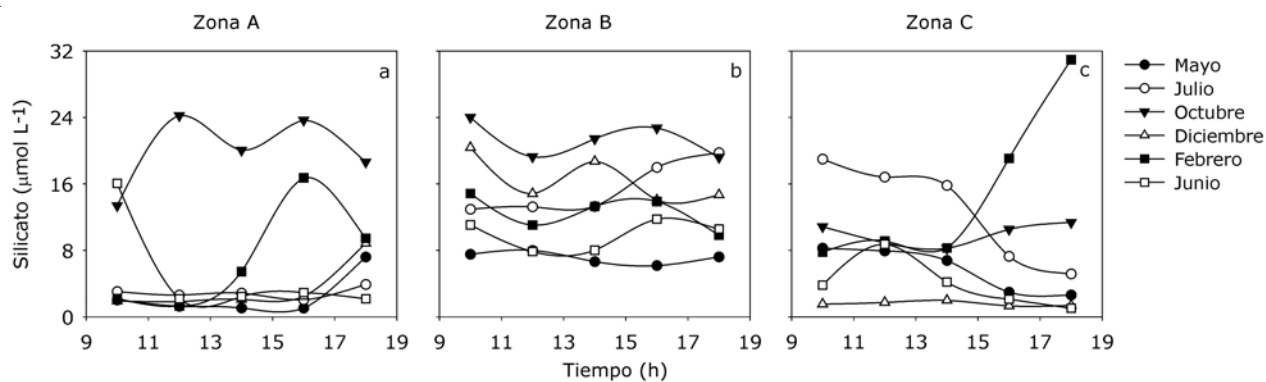


Figura 7. Concentración de silicatos determinada en Laguna de Cuyutlán, México, 2004-2005 / Silicate concentration measured in Cuyutlan Lagoon, Mexico, 2004-2005

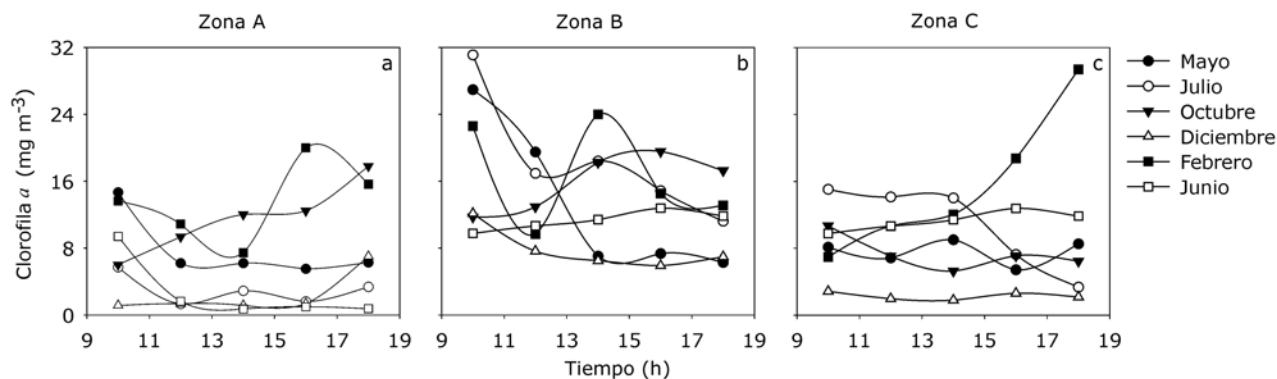


Figura 8. Variación temporal de la concentración de clorofila α determinada en Laguna de Cuyutlán, México, 2004-2005 / Temporal variation of the chlorophyll α concentration measured in Cuyutlan Lagoon, Mexico, 2004-2005

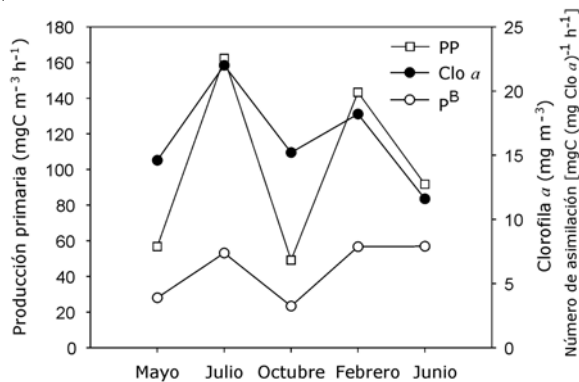


Figura 9. Producción primaria del fitoplancton, clorofila *a* y número de asimilación calculadas en la E2 en Laguna de Cuyutlán, México, 2004-2005 / Phytoplankton primary production, chlorophyll *a* and assimilation number calculated in E2 in Cuyutlan Lagoon, Mexico, 2004-2005

La PP calculada en la estación 2 (Zona B) tuvo un intervalo promedio de 49 y 162 mg C m⁻³ h⁻¹ en octubre y julio, respectivamente (Fig. 9). Los valores más bajos fueron estimados en mayo, octubre y junio, mientras que los más altos fueron observados en julio y febrero. El promedio de la clorofila *a* del fitoplancton en la estación 2 fue 11,6 mg m⁻³ en junio y 22,0 mg m⁻³ en julio. Durante los otros meses la clorofila *a* varió entre 14,0 y 19,0 mg m⁻³. La producción específica del fitoplancton (razón de asimilación) dada por la relación de la producción por unidad de clorofila *a* (P^B) fue < 4,0 mg C (mg Clo *a*)⁻¹ h⁻¹ en mayo y octubre, e incrementó a 7,0 mg C (mg Clo *a*)⁻¹ h⁻¹ en julio, febrero y junio (Fig. 9). Los valores de P^B de diciembre no fueron incluidos debido a que la PP fue muy baja (0,11 mg C m⁻³ h⁻¹).

DISCUSIÓN

La temperatura del agua de LC incrementó 3,2°C durante la estación cálida (junio-octubre), la cual presentó variabilidad estacional y valores máximos en julio y octubre para las 3 zonas (A, B y C). Esta tendencia es similar a los resultados de Chagas & Suzuki (2005) en una laguna costera tropical de Brasil. En general, existe un gradiente horizontal desde las Zonas A-C a la Zona B con temperaturas ligeramente más altas en esta última. Este efecto es debido a que las zonas A y C se localizan cerca de las corrientes de los canales Ventanas y Tepalcates, respectivamente, manteniendo una mayor conectividad con el océano adyacente, como fue observado en mayo en ambas zonas (Figs. 3a y c). La variabilidad de la

temperatura en mayo y febrero estuvo asociada con el intercambio de agua derivado de las mareas vivas, creando mayor transporte de agua con el flujo y reflujo de la marea, reduciendo así el tiempo de residencia del agua en la laguna (Figs. 2 y 3).

La menor salinidad (29,5) en la LC durante octubre fue el resultado de la entrada de agua derivada del aumento de las precipitaciones estacionales (240,5 mm). Debido a la baja salinidad, la laguna presentó características estuarinas más evidentes en la Zona B porque ésta tiene limitada comunicación con el mar. En la estación seca (febrero a mayo) la salinidad promedio en LC fue 34,2 y alcanza valores hasta de 37,7 en la Zona C, en respuesta a la elevada evaporación. Delgadillo-Hinojosa *et al.* (2008) encontraron condiciones estuarinas en enero (época de lluvias) y condiciones hipersalinas en verano (época seca) en la bahía de San Diego, California. Las condiciones estuarinas también fueron observadas en la época de lluvias en la LC y condiciones hipersalinas en la estación seca. El análisis de componentes principales (ACP) mostró correlación inversa entre la temperatura y salinidad, cuando los coeficientes de correlación parcial fueron -0,73 y 0,61, respectivamente. Esta correlación demuestra la disminución de la salinidad en LC como resultado de la época de lluvias, que se presentó cuando la temperatura fue alta.

La variación mensual en la concentración de oxígeno disuelto en la LC puede ser relacionada a los procesos biológicos de fotosíntesis y respiración, así como también a la turbulencia y velocidad del viento. El promedio de la velocidad del viento de mayo a octubre fue de 2,6 m s⁻¹ y de diciembre a junio de 4,2 m s⁻¹. Abrajan-Villaseñor & Alvarez-Borrego (1987) encontraron que en la laguna Estero Punta Banda de Baja California la concentración de oxígeno fue controlada por el consumo de la degradación bacteriana de la materia orgánica y por una fuerte turbulencia. El ACP proporciona evidencia de un incremento en el oxígeno disuelto ($r = -0,74$) con el reflujo de la marea ($r = -0,57$).

Las concentraciones más bajas de NO₃+NO₂ fueron observadas desde mayo a diciembre, posiblemente como resultado de la disminución por la alta asimilación del fitoplancton en esos meses (Tabla 1). Otro proceso que podría afectar la concentración de los nutrientes es la remineralización de la materia orgánica (deCastro *et al.* 2006). Quijano-Scheggia *et al.* (2011) reportaron una concentración promedio de 2,89 μmol L⁻¹ para NO₃+NO₂ en la LC y señalaron que esta concentración es resultado

de la remineralización de materia orgánica. La concentración promedio de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ en la LC fue $2,26 \mu\text{mol L}^{-1}$, la cual es más alta que el promedio ($1,73 \mu\text{mol L}^{-1}$) reportado por Camacho-Ibar *et al.* (2003) para una laguna templada (Bahía San Quintín, México), pero más bajo que los valores medidos por otros autores en lagunas costeras tropicales de México (Gutiérrez-Mendieta *et al.* 2006, Herrera-Silveira 2006), Colombia (Sánchez & Zea 2000) y Brasil (Chagas & Suzuki 2005, Fontes *et al.* 2011).

Las concentraciones de fosfatos fueron bajas en diciembre ($0,1 \mu\text{mol L}^{-1}$) debido a la incorporación por el fitoplancton (la biomasa fue $4,17 \text{ mg m}^{-3}$). En los otros meses las concentraciones de fosfatos en las 3 zonas fueron menores que $1,2 \mu\text{mol L}^{-1}$. El fosfato es removido de la columna de agua por la asimilación del fitoplancton, mientras que el fósforo particulado es removido vía sedimentación (Jickells 1998). Los cambios de este nutriente en aguas someras son explicados por su rápido tiempo de renovación y la alta reactividad del fósforo con la materia orgánica y los sedimentos suspendidos (DeBorde *et al.* 2007). La interfase agua-sedimento tiene la capacidad de adsorber y liberar fósforo, manteniendo de esta manera las concentraciones de fosfato dentro de un intervalo estrecho (Vidal 1994). En relación al fosfato medido por Camacho-Ibar *et al.* (2003) en bahía San Quintín, esta laguna costera tiene 2,5 veces más fosfatos que la LC. Sin embargo, tiene 30% menos nitratos y casi 3 veces menos nitrógeno inorgánico disuelto (NID) que la LC. Al comparar las dos lagunas costeras se encontró en promedio que la LC es más heterotrófica ($\text{NH}_4/\text{NID} = 0,80$) que bahía San Quintín. Concentraciones de fosfatos similares a las medidas en la LC han sido reportadas para lagunas costeras tropicales (Chagas & Suzuki 2005, Herrera-Silveira 2006, Quijano-Scheggia *et al.* 2011) y templadas (Pérez-Ruzafa *et al.* 2005, Delgadillo-Hinojosa *et al.* 2008).

Las altas concentraciones de silicato registradas en julio ($10,38 \mu\text{mol L}^{-1}$) y octubre ($17,10 \mu\text{mol L}^{-1}$) puede ser debidas al silicato disuelto llevado por escurrimientos de agua dulce al interior de la LC (la precipitación pluvial fue $93,2 \text{ mm}$ en julio y $240,5 \text{ mm}$ en octubre). En la LC se produjo un enriquecimiento de silicatos disueltos principalmente en la temporada de lluvias (Fig. 7b). Este aumento en la concentración de silicatos es corroborado por el ACP que mostró una correlación negativa entre la concentración de silicato ($r = -0,75$) y la temperatura del agua ($r = -0,73$), y una correlación inversa con la salinidad ($r = 0,61$). Glé *et al.* (2008) midieron altas concentraciones

de silicatos (hasta $45,7 \mu\text{mol L}^{-1}$) en la bahía de Arcachon (Francia) durante la temporada de lluvias asociadas a las descargas del río Leyre. Herrera-Silveira (2006) encontró concentraciones de silicatos ligeramente más altas ($11-40 \mu\text{mol L}^{-1}$) en lagunas costeras de Yucatán, México, debido a la entrada de agua dulce. Quijano-Scheggia *et al.* (2011) registraron una concentración media de silicatos de $7,15 \mu\text{mol L}^{-1}$ en diciembre en LC, similar a la concentración medida para el mismo mes en este trabajo. La regeneración de los silicatos a partir de la disolución del sílice biogénico en la interfase agua-sedimento puede ser eficiente, particularmente en aguas someras donde la temperatura y la abundancia bacteriana es alta y esto podría acelerar la tasa de disolución (Bidle *et al.* 2002). El aumento de los silicatos en febrero en la LC puede ser como resultado de la disolución del sílice biogénico en los sedimentos.

Las concentraciones de nutrientes inorgánicos ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$, PO_4^{3-} , SiO_2) en la LC fueron más bajas que las observadas por Gutiérrez-Mendieta *et al.* (2006) en dos lagunas costeras tropicales de Chiapas, México. Asimismo, fueron más bajas que las descritas por Herrera-Silveira (2006) en las lagunas costeras de Yucatán, y las medidas en una laguna de Colombia por Sánchez & Zea (2000); y en las lagunas costeras brasileñas por Chagas & Suzuki (2005). Este último caso mostró una clara evidencia de la eutrofización principalmente durante la temporada de lluvias, cuando se tuvieron aportes de materia orgánica debido a las actividades antropogénicas. La clasificación trófica de lagos propuesta por la OECD (1982) fue utilizada para clasificar a la LC, la cual fue oligotrófica cuando se consideró la concentración de nutrientes, como por ejemplo, fosfatos (promedio en la LC de $0,72 \mu\text{mol L}^{-1}$). El nitrógeno inorgánico disuelto (NID) se estimó a partir de la suma de las concentraciones de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- + \text{NH}_4^+$, el fósforo inorgánico disuelto (PID) fue representado por la concentración de ortofosfato y el sílice disuelto (DSi) como concentración de ortosilicato. Las relaciones de NID:PID y DSi:NID fueron 19 y 1,8 respectivamente. Si se utiliza la relación de Redfield como criterio para el equilibrio estequiométrico de nutrientes, podemos distinguir que el PID fue deficiente durante el año en la LC, limitando a la producción primaria principalmente en los meses de mayo y octubre.

La clorofila *a* del fitoplancton fue similar en las temporadas seca y lluviosa ($10,03$ y $10,27 \text{ mg m}^{-3}$), y el promedio fue mayor a $2,0 \text{ mg m}^{-3}$ en las 3 zonas (Tabla 1). Aunque las Zonas A y C mostraron altas concentraciones de clorofila *a*, en la Zona B la clorofila *a* fue entre 50% y 42% más alta que en las Zonas A y C, respectivamente. La

alta clorofila *a* observada durante el año puede ser el resultado de la asimilación de nutrientes por el fitoplancton. El análisis de componentes principales mostró correlación negativa entre la clorofila *a* ($r = -0,55$) y la concentración de silicatos ($r = -0,75$), este nutriente tiene un promedio anual de $9,61 \mu\text{mol L}^{-1}$ y tal vez no fue limitante para el fitoplancton. Las diatomeas requieren de sílice para construir sus estructuras duras (frústulas) y son la componente dominante de la biomasa del fitoplancton de muchos ecosistemas costeros y marinos (Rabalais *et al.* 2002). Otros factores que pueden contribuir al aumento de la clorofila *a* en la LC son: la resuspensión del sedimento como fitoplancton bentónico (principalmente diatomeas) por el viento, el cual tuvo un promedio anual de $3,4 \text{ m s}^{-1}$ y la circulación por mareas. Muslim & Jones (2003) encontraron correlaciones positivas significativas de la clorofila *a* con el esfuerzo del viento y sedimentos suspendidos, cuando la velocidad del viento fue mayor a $5,1 \text{ m s}^{-1}$. Diversos autores han reportado bajas concentraciones de clorofila *a* comparadas con el presente trabajo, incluyendo Sosa-Avalos *et al.* (1997) en la laguna Estero Punta Banda, México ($6,48 \text{ mg m}^{-3}$), Pérez-Ruzafa *et al.* (2005) en España ($< 2,5 \text{ mg m}^{-3}$), Herrera-Silveira (2006) en la Laguna Bojórquez, México ($< 4 \text{ mg m}^{-3}$) y Quijano-Scheggia *et al.* (2011) en la Laguna de Cuyutlán (1 mg m^{-3}). Macedo *et al.* (2001) estimaron los promedios mensuales de clorofila *a* mayores que 42 mg m^{-3} en una laguna costera templada en Portugal, donde las diatomeas dominaron la comunidad fitoplanctónica de la laguna cuando mantuvo comunicación con el mar adyacente. Estas concentraciones fueron dos veces más altas que las reportadas en la LC. Asimismo, Gutiérrez-Mendieta *et al.* (2006) encontraron concentraciones de clorofila *a* de 2-4 veces mayores en dos lagunas costeras de Chiapas, México que en la LC. El estado trófico de la LC fue redefinido utilizando a la concentración de clorofila *a* como criterio límite de un sistema fijo propuesto por la OECD (1982), la cual establece que los lagos son definidos eutróficos cuando la concentración de clorofila *a* varía entre 8 a 25 mg m^{-3} . El promedio anual de la concentración de clorofila *a* en la LC fue $9,7 \text{ mg m}^{-3}$, por tanto se consideró como una laguna costera eutrófica.

La PP promedio estimada en la LC durante todo el periodo estudiado fue de $100,6 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$, 5 veces mayor que la reportada por Sosa-Avalos *et al.* (1997) en el Estero Punta Banda, México ($18,6 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) y por Glé *et al.* (2008) en la Bahía de Arcachon, Francia ($\sim 20 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$). Así mismo es 2,5 veces mayor que la PP medida por Millan-Núñez *et al.* (1982) y por Gaxiola-Castro &

Álvarez-Borrego (1984) durante el verano (40 y $38,5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$, respectivamente) en Bahía San Quintín, México. Fontes *et al.* (2011) estimaron los valores medios de la PP de $52,5$ a $108,5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ en verano y otoño, respectivamente en la Laguna Conceição, Brasil. Este intervalo es similar al encontrado en la LC. Contreras-Espinosa *et al.* (2005) calcularon valores de PP de $29,8 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ a $158,6 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ utilizando el método de oxígeno disuelto de las botellas claras y oscuras en la laguna tropical La Mancha, Golfo de México. La LC parece ser igual o más productiva que la mayoría de otras lagunas costeras de zonas tropicales y templadas. Sin embargo, se ha obtenido un promedio de PP de $294 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ por el método de las botellas claras y oscuras en una laguna tropical de Colombia (Sánchez & Zea 2000) y valores entre 166 y $194 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ medidos en dos lagunas costeras de Chiapas, México (Gutiérrez-Mendieta *et al.* 2006), que fueron mayores a los estimados en la LC. La producción primaria y P^B fueron menores en mayo y octubre aun cuando la clorofila *a* fue alta, mientras que en julio, febrero y junio la PP y P^B fueron altas (Fig. 9). Contreras-Espinosa *et al.* (2005) reportaron para la laguna La Mancha, México, un promedio de P^B de $14,1 \text{ mg C (mg Clo a)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ que fue aproximadamente 2,5 veces mayor al promedio calculado para la LC ($5,83 \text{ mg C (mg Clo a)}^{-1} \text{ h}^{-1}$). La biomasa del fitoplancton grande no necesariamente genera alta PP y esto se observó en los valores calculados de P^B para la LC. Los valores de P^B pueden ser el resultado de 2 procesos combinados que son más importantes que la asimilación de nutrientes por el fitoplancton: 1) dominio de células con alta clorofila *a* acondicionadas a bajas irradiancias en la columna de agua de la laguna como resultado de la mezcla vertical por mareas y 2) dominio de células con baja clorofila *a* fotoaclimatadas a altas irradiancias. Sosa-Avalos *et al.* (2010) encontraron bajos P^B en invierno y primavera cuando la comunidad fitoplanctónica frente a Baja California (México) estuvo dominada por diatomeas que crecieron a bajas irradiancias, así como cuando se presentó fuerte mezcla y advección vertical que pudieron transportar fitoplancton fotoaclimatado a bajas irradiancias desde aguas más profundas. Mientras tanto, altos P^B fueron relacionados con células que estuvieron fotoaclimatadas a altas irradiancias cerca de la superficie.

La variación temporal de la temperatura del agua, salinidad, nutrientes disueltos, clorofila *a* y producción primaria, mostró importantes diferencias en la época de lluvias (verano-otoño) durante el periodo de estudio en la LC. Además, no hay evidencia del efecto de la

circulación por marea en la variabilidad temporal de las variables estudiadas dentro de la laguna, excepto el oxígeno disuelto. La temperatura de la superficie del agua tuvo un comportamiento estacional, con valores altos en verano y otoño, valores relativamente bajos en invierno y primavera. La salinidad disminuyó a 27,4 en octubre como resultado del incremento en las lluvias y aumentó durante la temporada de secas. Mientras tanto, la concentración de nitratos + nitritos mostraron variaciones debido a la asimilación del fitoplancton y a la remineralización de la materia orgánica. Además, las concentraciones de silicato en la laguna fueron mayores en julio y octubre por las escorrentías de agua dulce en la época de lluvias. Los resultados del ACP presentaron correlación negativa entre la concentración de silicato y clorofila *a*. La asimilación de silicato permitió incrementar la biomasa en promedio desde 2,0 hasta 19,0 mg m⁻³. La LC fue considerada como eutrófica cuando se utilizó como criterio a la clorofila *a* de acuerdo al sistema trófico de la OECD (1982). La relaciones de Redfield entre el NID:PID y DSi:NID mostraron deficiencias de la concentración de fosfato para el crecimiento del fitoplancton. A pesar de estas deficiencias en el fosfato el promedio anual de la clorofila *a* fue de 9,7 mg m⁻³. La concentración y proporción relativa de estos 3 nutrientes entre sí son importantes en la composición y producción del fitoplancton, con los subsecuentes efectos sobre la trofodinámica de los ecosistemas costeros (Justic *et al.* 1995, Turner *et al.* 1998). La fotoaclimatación del fitoplancton a bajas y altas irradiancias en los diferentes meses, así como la asimilación de nutrientes inorgánicos disueltos por el fitoplancton y el aumento de la biomasa, contribuyeron a una producción primaria promedio de 1,26 g C m⁻³ d⁻¹. En base a una comparación con algunas lagunas, la LC parece ser aproximadamente 40% más productiva que otras lagunas costeras subtropicales y templadas.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por la Secretaría de Educación Pública de México a través del proyecto UCOLEXB-15, PROMEP/103,3/03/1137. Agradecemos a M.C. Julieta Hernández-López, Tania J. González-Alejandre, Víctor M. Castro-Cabello y M.C. Miryam Juárez-Fonseca por su apoyo en el campo y laboratorio. J. M. Domínguez y F. Ponce que hicieron las figuras. Además, agradecemos las sugerencias de tres revisores anónimos que con sus comentarios mejoró significativamente la calidad del manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Abrajan-Villaseñor I & S Alvarez-Borrego. 1987.** Relación fotosíntesis-irradiancia de fracciones de tamaño del fitoplancton de verano de una laguna costera del noroeste de Baja California. *Ciencias Marinas* 13(3): 49-62.
- Bidle KD, M Manganelli & F Azam. 2002.** Regulation of oceanic silicon and carbon preservation by temperature control on bacteria. *Science* 298: 1980-1984.
- Boynton WR, WM Kemp & CW Keefe. 1982.** A comparative analysis of nutrients and other factors influencing estuarine phytoplankton production. In: Kennedy VS (ed). *Estuarine Comparisons*, pp. 69-90. Academic Press, New York.
- Camacho-Ibar V, J Carriquiry & SV Smith. 2003.** Non-conservative P and N fluxes and net ecosystem production in San Quintin Bay, Mexico. *Estuaries* 26: 1237-1220.
- Chagas GG & MS Suzuki. 2005.** Seasonal hydrochemical variation in a tropical coastal lagoon (Açu Lagoon, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 65(4): 597-607.
- Cloern JE. 2001.** Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series* 210: 223-253.
- Contreras-Espinosa F, NE Rivera-Guzman & R Segura-Aguilar. 2005.** Nutrients and primary productivity on intermittent tropical coastal lagoon (La Mancha, Ver) Gulf of Mexico. *Hidrobiológica* 15(3): 299-310.
- Deborde J, P Anschutz, G Chaillou, H Etcheber, MV Commarieu, P Lecroart & G Abril. 2007.** The dynamics of phosphorus in turbid estuarine systems: Example of the Gironde estuary (France). *Limnology and Oceanography* 52: 862-872.
- deCastro M, I Alvarez, M Varela, R Prego & M Gómez-Gesteira. 2006.** Miño river dams discharge on neighbor Galician Rías Baixas (NW Iberian Peninsula): Hydrological, chemical and biological changes in water column. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 70: 52-62.
- Delgadillo-Hinojosa F, A Zirino, O Holm-Hansen, JM Hernández-Ayón, TJ Boyd, B Chadwick & I Rivera-Duarte. 2008.** Dissolved nutrient balance and net ecosystem metabolism in a Mediterranean-climate coastal lagoon: San Diego Bay. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76: 594-607.
- Fontes MLS, MT Suzuki, MT Cottrell & PC Abreu. 2011.** Primary production in a subtropical stratified coastal lagoon-Contribution of anoxygenic phototrophic bacteria. *Microbial Ecology* 61: 223-237.
- Fourqurean JW, RD Jones & JC Zieman. 1993.** Processes influencing water column nutrient characteristics and phosphorus limitation of phytoplankton biomass in Florida Bay, FL, USA: Interferences from spatial distributions. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 36: 295-314.
- Gaxiola-Castro G & S Álvarez-Borrego. 1984.** Relación fotosíntesis-irradiancia en el fitoplancton de aguas costeras del noroeste de Baja California. *Ciencias Marinas* 10(3): 53-66.

- Glé C, Y Del Amo, B Sautour, P Laborde & P Chardy. 2008.** Variability of nutrients and phytoplankton primary production in a shallow macrotidal coastal ecosystem (Arcachon Bay, France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76: 642-656.
- Grasshoff K, M Ehrhardt & K Kremling. 1983.** Methods of seawater analysis, 419 pp. Verlag Chemie, Weinheim.
- Gutiérrez-Mendieta FJ, F Varona-Cordero & F Contreras-Espinosa. 2006.** Seasonal characterization of the physicochemical conditions of two tropical coastal lagoons of the state of Chiapas, Mexico. *Hidrobiologica* 16(2): 137-146.
- Herrera-Silveira JA. 2006.** Lagunas costeras de Yucatán (SE, México): Investigación, diagnóstico y manejo. *Ecotropicos* 19: 94-108.
- Jickells TD. 1998.** Nutrient biogeochemistry of the coastal zone. *Science* 281: 217-222.
- Justic D, NN Rabalais, RE Turner & Q Dortch. 1995.** Changes in nutrient structure of river-dominated coastal waters: stoichiometric nutrient balance and its consequences. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 40: 339-356.
- Lohse L, JFP Malschaert, CP Slomp, W Helder & W Van Raaphorst. 1993.** Nitrogen cycling in North Sea sediments: interaction of denitrification and nitrification in offshore and coastal areas. *Marine Ecology Progress Series* 101: 283-296.
- Macedo ME, P Duarte, P Mendes & JG Ferreira. 2001.** Annual variation of environmental variables, phytoplankton species composition and photosynthetic parameters in a coastal lagoon. *Journal of Plankton Research* 23(7): 719-732.
- Millan-Núñez R, S Alvarez-Borrego & DM Nelson. 1982.** Effects of physical phenomena on the distribution of nutrients and phytoplankton productivity in a coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 15: 317-335.
- Muslim I & G Jones. 2003.** The seasonal variation of dissolved nutrients, chlorophyll *a* and suspended sediments at Nelly Bay, Magnetic Island. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 57: 445-455.
- Nogueira E, FF Perez & AF Rios. 1997.** Seasonal patterns and long-term trends in an estuarine upwelling ecosystem (Ría de Vigo, NW Spain). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44: 285-300.
- OECD. 1982.** Eutrophication of waters. Monitoring, assessment and control, 154 pp. Organization for Economic Co-Operation and Development, Paris.
- Parsons TR, Y Maita & CM Lalli. 1984.** A manual of chemical and biological methods for seawater analysis, 173 pp. Pergamon Press, New York.
- Pérez-Ruzafa A, AI Fernández, C Marcos, J Gilabert, JL Quispe & JA García-Charton. 2005.** Spatial and temporal variations of hydrological conditions, nutrients and chlorophyll *a* in a Mediterranean coastal lagoon (Mar Menor, Spain). *Hidrobiologica* 550: 11-27.
- Quijano-Scheggia S, A Olivos-Ortiz, JH Gaviño-Rodríguez, F Castro-Ochoa, M Rivera-Vilarelle, M Galicia-Pérez & M Patiño-Barragan. 2011.** First report of *Pseudo-nitzschia brasiliiana* and *P. micropora* (Bacillariophyceae) found in Cuyutlan Lagoon, Mexico. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 46(2): 189-197.
- Rabalais NN, RE Turner, Q Dortch, D Justic, VJ Bierman Jr & WJ Wiseman Jr. 2002.** Nutrient-enhanced productivity in the northern Gulf of Mexico: past, present and future. *Hydrobiologia* 475/476: 39-63.
- Sánchez RMV & S Zea. 2000.** Metabolismo de nitrógeno y fósforo inorgánicos disueltos en la columna de agua en una laguna costera tropical (Caribe Colombiano). *Caribbean Journal of Science* 36(1-2): 127-140.
- Smith EM & WM Kemp. 1995.** Seasonal and regional variations in plankton community production and respiration for Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series* 116: 217-231.
- Sosa-Avalos R, R Millan-Núñez & E Santamaría-del-Angel. 1997.** Primary productivity of phytoplankton estimated with the oxygen and carbon fourteen methods at one station of Estero de Punta Banda. *Ciencias Marinas* 23(3): 361-375.
- Sosa-Ávalos R, G Gaxiola-Castro, BG Mitchell & J Cepeda-Morales. 2010.** Parámetros fotosintéticos y producción primaria estimada a partir de sensores remotos durante 1999. En: Gaxiola-Castro G & R Durazo (eds). *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California, 1997-2007*, pp. 319-331. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Universidad Autónoma de Baja California, Baja California.
- Steemann-Nielsen E & EA Jensen. 1952.** The use of radioactive carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea. *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer* 18: 117-140.
- Turner RE, N Qureshi, NN Rabalais, Q Dortch, D Justic, RF Shaw & J Cope. 1998.** Fluctuating silicate:nitrate ratios and coastal plankton food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95(22): 13048-13051.
- Venrick EL & TL Hayward. 1984.** Determining chlorophyll on the 1984 CalCOFI surveys. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Reports* 25: 74-79.
- Vidal M. 1994.** Phosphate dynamics tied to sediment disturbances in Alfacs Bay (NW Mediterranean). *Marine Ecology Progress Series* 110: 211-221.
- Yañez-Arancibia A, AL Lara-Dominguez & D Pauly. 1994.** Coastal lagoons as fish habitats. In: Kjerfve B (ed). *Coastal lagoon processes* pp. 363-376. Elsevier, Amsterdam.
- Zar JH. 1999.** Biostatistical analysis, 663 pp. Prentice Hall, Englewood Cliffs.

Recibido el 2 de junio de 2012 y aceptado el 4 de marzo de 2013

Editor Asociado: Pilar Muñoz M.