

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS

**CARBONO ORGÁNICO DISUELTO EN BAHÍA SAN
QUINTÍN, BAJA CALIFORNIA**



TESIS
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS
EN OCEANOGRAFÍA COSTERA
PRESENTA:
LESLIE AVEYTUA ALCÁZAR

Ensenada, Baja California

Septiembre de 2002

**CARBONO ORGÁNICO DISUELTO
EN BAHÍA SAN QUINTÍN, BAJA CALIFORNIA**

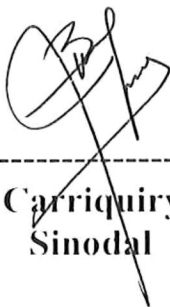
QUE PRESENTA:

LESLIE AVEYTUA ALCÁZAR

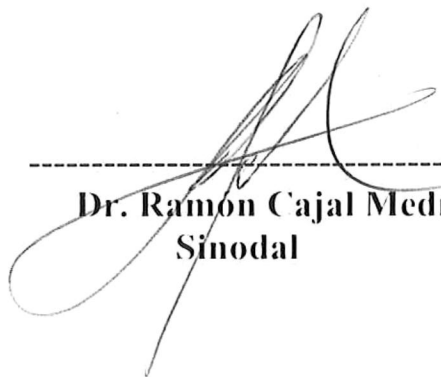
APROBADA POR:



Dr. Víctor F. Camacho Ibar
Dir. de tesis



Dr. José D. Carriquiry Beltrán
Sinodal



Dr. Ramon Cajal Medrano
Sinodal

RESUMEN

Con el objetivo de determinar la variabilidad espacio-temporal del carbono orgánico disuelto (COD) y los flujos netos de COD entre Bahía San Quintín y el océano adyacente se realizaron análisis de COD en el agua de esta laguna costera mediante la técnica de combustión catalizada de alta temperatura. La recolección de muestras se efectuó durante febrero y septiembre de 2000 y marzo de 2001. Las concentraciones de COD incrementaron del mar hacia los brazos internos, y presentaron un intervalo para los tres muestreos de 75 a 330 μM ; estos valores son similares a los reportados en la literatura para sistemas estuarinos a pesar de que Bahía San Quintín carece de aportes por ríos. Los flujos no conservativos de COD (ΔCOD) al interior de la bahía, así como los flujos netos de COD entre la laguna y el océano adyacente, se determinaron con el modelo de balances biogeoquímicos de LOICZ (Land-Ocean Interactions in the Coastal Zone) aplicando el modelo para 3-cajas. Los valores de ΔCOD fueron positivos para la mayoría de los balances, indicando que, en general, a lo largo de todo el año la intensidad de los procesos que consumen COD en la columna de agua es superada por la intensidad de los procesos de generación de COD. Las fuentes más importantes de este COD son probablemente el fitoplancton y los pastos marinos. El balance de verano indica que la bahía exportó hacia el mar adyacente $\sim 860 \times 10^3 \text{ mol d}^{-1}$ ($\sim 10 \text{ ton d}^{-1}$) de COD, mientras que los balances de invierno indican que se exportaron $\sim 300 \times 10^3 \text{ mol d}^{-1}$ ($\sim 4 \text{ ton d}^{-1}$). Con el modelo de LOICZ también se calculó la Producción Neta del Ecosistema (PNE) a partir del balance de fósforo inorgánico disuelto. Los valores calculados para la PNE fueron de $-10 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en septiembre, $-2 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en febrero y de $-6 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en marzo, indicando que Bahía San Quintín es un sistema heterótrofo neto, lo que significa que la producción primaria bruta de la comunidad es menor que la respiración total en el ecosistema. Estos valores, así como el balance de COD, sugieren que la heterotrofia neta de la laguna debe estar sostenida por una importación de carbono orgánico particulado desde el mar adyacente. En este trabajo también se calcula el porcentaje de carbono orgánico disuelto lábil (COD-L), determinado mediante el análisis del crecimiento y respiración del bacterioplancton. El porcentaje de COD-L es aparentemente menor en el brazo de Bahía San Quintín (2-5%) en comparación con el brazo de Bahía Falsa (4-7%) y la región de la boca (4-9%), lo cual indica que el COD en Bahía San Quintín tiene una mayor contribución de los pastos marinos, los cuales probablemente generan COD más refractario que el de origen fitoplanctónico.

DEDICATORIA

A Dios

A mis Papas y hermanos, por simplemente ser lo más valioso que tengo.

A mi esposo Alberto por su amor en todos los sentidos.

A la familia Baltézar -- Alcázar, porque los momentos tristes siempre desaparecen.

A mis amigos Eduardo, Lucí, Paty, Cesar, Susy, Mónica, Verónica, Conchita, Pedro y Nidary, por su cariño y los momentos compartidos.

A la Señora Lucía Ramírez por darme siempre sus bendiciones.

A mi Tía Sandra Gallardo, por su amistad de siempre.

A Rocío, Gabriel y Mariana, porque son una familia para mí.

A mi director de tesis, Víctor por enseñarme a ser una mejor persona y por ser un gran profesor y amigo.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizo con el financiamiento de los proyectos 4029 y 4085 de la UABC, titulado “ Balances de nutrientes orgánicos disueltos en Bahía San Quintín”.

Muy especialmente al Dr. Víctor F. Camacho Ibar por su apoyo, orientación y paciencia que me permitieron el desarrollo de este trabajo.

A mi comité de tesis, Dr. José D. Carriquiry Beltrán y Dr. Ramón Cajal Medrano por sus comentarios y recomendaciones durante la realización de este proyecto de tesis.

A mis compañeros de trabajo de Campo, M.C. Víctor Macias Carranza, M.C. Pedro Castro Castro por su apoyo en el trabajo de campo.

A la Facultad de Ciencias Marinas y el Instituto de Investigaciones Oceanológicas por su apoyo durante mi Maestria.

A CONACyT, por su apoyo financiero durante la realización de mis estudios de maestría en Oceanografía Costera de la Universidad Autónoma de Baja California.

ÍNDICE

1. Introducción	1
2. Área de Estudio	6
3. Métodos	
3.1 Análisis químico	9
3.2 Determinación de abundancia y crecimiento bacteriano	11
3.3 Descripción del modelo	12
4. Resultados	16
4.1 Crecimiento bacteriano	27
5. Discusión	
5.1 Balances de agua y sal	31
5.2 Concentraciones de COD	33
5.3 Las surgencias y los valores “ bajos” de COD en el mar adyacente	36
5.4 Balances del COD para toda la Bahía	37
5.6 Fuentes de COD	41
5.7 Balances de COD por subsistemas	42
5.8 PNE e intercambios de COD y COP entre Bahía San Quintín y el mar adyacente	44
5.9 Fracción lábil del COD	46
6. Conclusiones	51
7. Referencias	52

LISTA DE TABLAS

1.	Valores promedio de diferentes parámetros fisicoquímicos para cada sub-sistema utilizados en el cálculo de balances de agua, sales, PID y COD. Los valores entre paréntesis corresponden a feb-00 de 1996 (Camacho Ibar <i>et al.</i> , 1999)	17
2.	Flujos de agua residual (V_R) y de mezcla (V_X) obtenidos a partir de balances de agua y sal	23
3.	Flujos de COD y PID ($^a\text{mol d}^{-1}$ y $^b\text{mmol m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	25
4.	Valores de PNE	27
5.	Abundancia bacteriana promedio en bioensayos y % de COD-L con respecto al total	30
6.	Abundancia in situ y producción bacteriana	30
7.	Concentraciones de COD para diferentes sitios	35
8.	Tasa específica de crecimiento, tasa de respiración y eficiencia de crecimiento bacteriana	47

LISTA DE FIGURAS

1. Estaciones de muestreo de Bahía San Quintín y mar adyacente 8
2. Distribución espacial de COD para febrero del 2000 en Bahía San Quintín 18
3. Distribución espacial de COD para septiembre del 2000 en Bahía San Quintín .. 19
4. Distribución espacial de COD para marzo del 2001 en Bahía San Quintín 20
5. Salinidad vs COD. (A) febrero – 2000; (B) septiembre – 2000; y (C) marzo – 2001. La línea continua representa la curva de regresión y la línea segmentada representa la mezcla conservativa. Los círculos amarillos representan las estaciones del océano; los cuadros azules de la boca; triángulos verdes de Bahía Falsa; y los círculos rojos de Bahía San Quintín. Los puntos dentro del círculo no se incluyen en la regresión 21
6. Balances de COD para los tres periodos de muestreo. Los flujos entre cajas se reportan $\times 10^3 \text{ mol d}^{-1}$, y los flujos no conservativos en $\text{mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Los valores entre paréntesis corresponden al flujo de COD calculado con el modelo de 1-caja .
..... 26
7. Estimaciones del metabolismo neto del ecosistema (p-r) basadas en cálculos estequiométricos a partir de los flujos no conservativos de PID. Las unidades de p-r son $\text{mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, y para sostener esos valores se requieren los flujos de carbono orgánico ($\times 10^3 \text{ mol d}^{-1}$) indicados en las flechas. 28
8. Abundancia bacteriana promedio (\log_{10}). Los triángulos blancos indican la réplica de cada muestra. Bahía San Quintín (BSQ – Caja 1); Bahía Falsa (Bfa – Caja 2); y Boca (Caja – 3) 29

9. Balance de COD para el muestreo de septiembre – 2000. Los flujos entre cajas se reportan $\times 10^3 \text{ mol d}^{-1}$, y los flujos no conservativos en $\text{mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Los valores entre paréntesis corresponden al flujo de COD calculado con el modelo de 1-caja .
..... 40

1. Introducción

El estudio del carbono orgánico disuelto (COD) en ecosistemas marinos es importante desde el punto de vista biogeoquímico, ya que el COD constituye el sustrato abiótico fundamental que sostiene las tramas tróficas basadas en bacterias heterotróficas (Azam, 1998; Ducklow, 2000). Los avances recientes en la comprensión del enlace microbiano (loop-microbiano) indican que una fracción importante del COD en el océano es reincorporado al sistema trófico (Jumars *et al.*, 1989). Se estima que del carbono fijado diariamente en el océano por la producción primaria fitoplanctónica se libera cerca del 50% en forma de COD (Williams, 2000); las bacterias heterotróficas asimilan una fracción de este COD y posteriormente son consumidas por protozoarios, metazoarios, y afectadas por fagos, relacionándose así la producción del COD con diversos organismos planctónicos (Nagata, 2000). En consecuencia, los aportes de COD hacia el agua de mar tienen implicaciones de amplio alcance en diversos procesos a nivel comunidad y a nivel ecosistema en el ambiente marino (Nagata, 2000).

La fuente primaria del COD en el mar son los productores primarios. Los procesos biológicos involucrados en la producción de COD en ecosistemas oceánicos incluyen: (a) la liberación directa por el fitoplancton vía autólisis y excreciones extracelulares, (b) la liberación indirecta a través de la egestión (expulsión del cuerpo de materiales no digeridos), la excreción y el "sloppy feeding" por los pastoreadores; y (c) la lisis de células fitoplanctónicas inducida por los virus y bacterias (Strom *et al.*, 1997; Mannino y Harvey, 2000; Nagata, 2000). En los ecosistemas costeros someros las fuentes de COD pueden ser más diversas, ya que las comunidades de productores primarios son más complejas que en mar abierto y pueden incluir, además del fitoplancton, diferentes

tipos de macrovegetación (Findlay, 1998). Además de los aportes autóctonos a partir de los productores primarios, en el caso de los sistemas estuarinos existen aportes alóctonos de COD como los ríos, el mar adyacente, la atmósfera (Guo et al., 1999) y descargas antropogénicas; con pocas excepciones, el COD de origen riverino es el principal componente del reservorio total de COD en estos ecosistemas (Cifuentes y Eldrige, 1998). En el caso de las lagunas costeras hipersalinas, los aportes terrígenos de materiales suelen ser limitados, sin embargo, los estudios sobre las fuentes y la distribución del COD en este tipo de ecosistemas son muy escasos. Un estudio reciente por Ziegler y Benner (1999) indica que en ecosistemas dominados por pastos marinos, como es el caso de Laguna Madre (Texas), la lixiviación y la descomposición de los pastos marinos pueden representar las fuentes dominantes de COD.

Las concentraciones de COD en estuarios y deltas son generalmente mas altas que las concentraciones superficiales oceánicas, que comúnmente se encuentran alrededor o son menores de $80 \mu\text{M}$ (ej. ver Sharp, 1997; Hansell y Carlson, 2001). Típicamente, las distribuciones horizontales de COD en los estuarios se caracterizan por altas concentraciones cerca del aporte fluvial y concentraciones decrecientes hacia el extremo marino (Doval *et al.*, 1997; Lara *et al.*, 1998; Miller, 1999; Pettine *et al.*, 1999). Por ejemplo, en el estuario Severn (Inglaterra) las concentraciones de COD en el extremo riverino son de $200\text{-}600 \mu\text{M}$, y las concentraciones en el extremo marino son de $60\text{-}580 \mu\text{M}$ (Mantoura y Woodward, 1983), mientras que en el estuario Ems-Dollart (Holanda) las concentraciones de COD disminuyen de $\sim 480 \mu\text{M}$ en el extremo riverino a $130 \mu\text{M}$ en el extremo marino (van Heems *et al.*, 2000). En el caso de las lagunas costeras, los aportes autóctonos de COD pueden ser suficientemente altos para generar

concentraciones similares a las de algunos estuarios, como es el caso de Laguna Madre donde se determinaron concentraciones entre 160 y 415 μM (Ziegler y Benner, 1999).

Ya que el COD es sintetizado originalmente por los productores primarios, se ha reportado que en ecosistemas oceánicos existe un incremento en la concentración de COD durante la estación más productiva en comparación con los valores observados en invierno (Williams, 1995). A pesar de la importancia ecológica del COD, los estudios sobre la variación estacional en el contenido de COD en ecosistemas costeros someros son muy escasos. Borsheim *et al.* (1999) realizaron un estudio de la variación mensual en la distribución vertical de COD durante un periodo de 2 años en un ecosistema costero (el Trondheimsfjord, Noruega), concluyendo que la acumulación del COD durante la época productiva es un fenómeno generalizado en ecosistemas marinos. Varios autores han sugerido que el COD en el agua de mar es una compleja mezcla de diferentes componentes, que se pueden dividir operacionalmente en: (1) fracción lábil ($t_{1/2}$ = horas o días), (2) fracción semilábil ($t_{1/2}$ = meses o años) y (3) fracción refractaria ($t_{1/2}$ = milenios; Amon y Benner, 1994; Doval *et al.*, 1997; Carlson y Ducklow, 1996). Borsheim *et al.* (1999) reportaron que no existen investigaciones para entender las razones de la acumulación de COD durante la época más productiva, pero que es posible que el COD acumulado en esa época contenga una mayor fracción semilábil y/o refractaria.

En los estudios de las fuentes y destinos del COD en ecosistemas costeros es importante determinar la fracción lábil del COD (COD-L), ya que esta fracción es la que principalmente se destina para la producción de biomasa y la respiración bacteriana (Coffin *et al.*, 1993; Roland y Cole, 1999). El COD-L es comúnmente determinado mediante bioensayos para medir el crecimiento y la respiración bacteriana, bajo el

principio de que las bacterias degradan la totalidad del COD-L si se proveen las condiciones adecuadas. Con base en este tipo de ensayos, se ha reportado que el COD-L en sistemas acuáticos contribuye del 5 al 53 % del total del reservorio de COD (Coffin *et al.*, 1993), aunque aparentemente en los ecosistemas estuarinos la fracción de COD-L es comunmente menor a 15% (Coffin *et al.*, 1993; Sondergaard *et al.*, 1995; Zweifel, 1999). Es necesario aclarar, sin embargo, que es difícil estimar con exactitud la fracción del COD-L en un ecosistema, ya que esta determinación es función del valor de la eficiencia de crecimiento (i.e. de la eficiencia con la que las bacterias utilizan el COD asimilado para generar biomasa); del Giorgio y Cole (2000) reportan que la eficiencia de crecimiento bacteriano en ecosistemas costeros es comúnmente de $34 \pm 15\%$.

Los estudios sobre los flujos, la distribución espacial y/o las variaciones temporales del COD en lagunas costeras en general, y sobre lagunas de México en particular, son muy escasos (ej. ver Morales-Zamorano *et al.*, 1991); no existen antecedentes de trabajos sobre este tema en Bahía San Quintín. El estudio de la distribución espacial y la calidad del COD es relevante para determinar el potencial productivo de los sistemas costeros (ej. la productividad pesquera incluyendo la acuacultura), pues estas son variables que controlan la respiración heterotrófica (r) en la columna de agua. Aunque frecuentemente se asocia a la producción por los productores primarios (p) como un indicador del potencial productivo de un estuario, la producción neta del ecosistema ($PNE = p$ menos r ; Odum, 1969) es el mejor indicador de la cantidad de materia orgánica disponible para su exportación al bentos, su transferencia a niveles tróficos superiores, o su exportación hacia ecosistemas adyacentes (Smith y Kemp, 1995). En el caso del Estero de Punta Banda (México), una laguna costera situada - 250

km al norte de Bahía San Quintín, Morales-Zamorano *et al.* (1991) reportaron que la producción bacteriana es mayor que la producción fitoplanctónica en la columna de agua. Estos autores concluyeron que las tramas tróficas basada en el COD, más que las basadas en la producción fitoplanctónica, deben jugar un papel relevante en este ecosistema (Morales-Zamorano *et al.*, 1991).

Los resultados obtenidos con balances de nutrientes inorgánicos indican que Bahía San Quintín funciona como un sistema heterótrofo neto (Camacho-Ibar *et al.*, 1997, 1999). Si este sistema respira más materia orgánica (MO) de la que sintetizan los productores primarios, el exceso de respiración (i.e. la PNE) debe ser subsidiado por aportes de carbono orgánico desde fuentes externas. Debido a que los aportes terrígenos hacia la bahía están limitados, la fuente más probable de dicho carbono lo constituye el mar adyacente, y el mecanismo abastecedor de este material son las surgencias (Camacho-Ibar *et al.*, sometido). El presente estudio se diseñó para determinar si el carbono orgánico (CO) importado por Bahía San Quintín es predominantemente particulado o disuelto. Esta determinación se realizó calculando los flujos no conservativos de COD (i.e. la generación o el consumo interno neto de COD asociado con procesos biogeoquímicos) aplicando el modelo de balances biogeoquímicos (Gordon *et al.*, 1996) recomendado por el Proyecto de Interacciones Tierra-Océano en la Zona Costera (LOICZ) del Programa Internacional de la Geósfera-Biosfera (IGBP). El cálculo de estos balances permitió determinar los flujos netos de COD entre la bahía y el mar adyacente. Además, se determinó la variabilidad espacio-temporal del COD y se estimó la fracción lábil del COD mediante determinaciones de crecimiento y respiración del bacterioplancton.

2. Área de estudio

Bahía San Quintín es una laguna costera localizada entre 30°27' N, 116°00' W en la costa del Pacífico de Baja California, México (Fig. 1). El área que cubre es aproximadamente de 42 km² y tiene una profundidad promedio de 2 m. Así mismo, presenta una alta evaporación a través de todo el año, siendo un sistema hipersalino que puede ser clasificado como un estuario negativo (Millan-Núñez *et al.*, 1982; Camacho-Ibar *et al.*, 1999). Bahía San Quintín tiene forma de una "Y", con un brazo al oeste llamado Bahía Falsa y un brazo al este conocido propiamente como Bahía de San Quintín.

En el mar adyacente a Bahía San Quintín se presentan surgencias durante primavera y verano (Dawson, 1951), como resultado de los vientos del noroeste durante dichas estaciones. Bakun y Nelson (1975) calcularon los índices de surgencia para la costa oeste de Norte América, los cuales mostraron condiciones favorables de surgencia a través de todo el año. La influencia de tales eventos en las propiedades del agua de mar en la boca de la laguna ha sido demostrada por Lara-Lara *et al.* (1980), Millan-Núñez *et al.* (1982), Farfán y Alvarez-Borrego (1982).

Millan-Núñez *et al.* (1982) reportan en los meses de junio-julio que la concentración de clorofila "a" disminuye de 5 mg m⁻³ en la boca a 1 mg m⁻³ hacia los brazos internos. Estas altas concentraciones de clorofila "a" en la boca, reflejan una importación de clorofila hacia el interior de la laguna. De manera contraria, los niveles de fósforo se incrementan hacia el interior de las bahías. Las fuentes de fósforo pueden ser debido a las surgencias que introducen material fresco dentro de la laguna, o a la liberación de fósforo de los sedimentos, durante eventos de mezcla por el viento.

Farfán y Alvarez-Borrego (1982) encuentran que durante un evento de surgencias se importan nitratos y nitritos, mientras que en condiciones de no surgencia se exportan significativamente amonio. También hubo una importación de nitrógeno orgánico particulado (NOP) y carbono orgánico particulado (COP). El valor de la razón C/N indica que la principal fuente del detritus orgánico fue diferente de la marisma. Así mismo hubo una considerable importación de carbono de diatomeas, y una exportación de carbono de dinoflagelados y microflagelados. Las diatomeas fueron consideradas como el grupo más dominante en la boca de la bahía. Hacia el interior, el fitoplancton decrece, llegando a ser dominantes los dinoflagelados.

La laguna tiene dos tipos dominantes de macro-vegetación: (1) la flora marina, que consiste de pastos marinos (*Zostera marina*) y (2) flora de marisma constituida por la halofita *Spartina foliosa* (Smith y Ibarra-Obando, 1997). No hay un reporte formal sobre la cobertura espacial de *Zostera marina*, sin embargo, existen parches densos a lo largo de la bahía, particularmente hacia los brazos interiores. Ibarra Obando *et al.* (1997) reportan un patrón estacional de la producción de pastos, con valores bajos en invierno y picos altos (~ 2 g peso seco $m^{-2} d^{-1}$) en sep-00. La acuicultura del ostión *Crassostrea gigas* principalmente y de la almeja *Chione spp*, representa una actividad económica importante en Bahía San Quintín. La ley restringe a esta actividad a Bahía Falsa que cubre alrededor de 300 hectáreas o 33% del área superficial de dicho brazo. La acuicultura total ha incrementado de ~ 600 ton (peso seco) en 1990 a aprox. de 2000 ton en 1997 (Aguirre-Muñoz *et al.*, 2001).

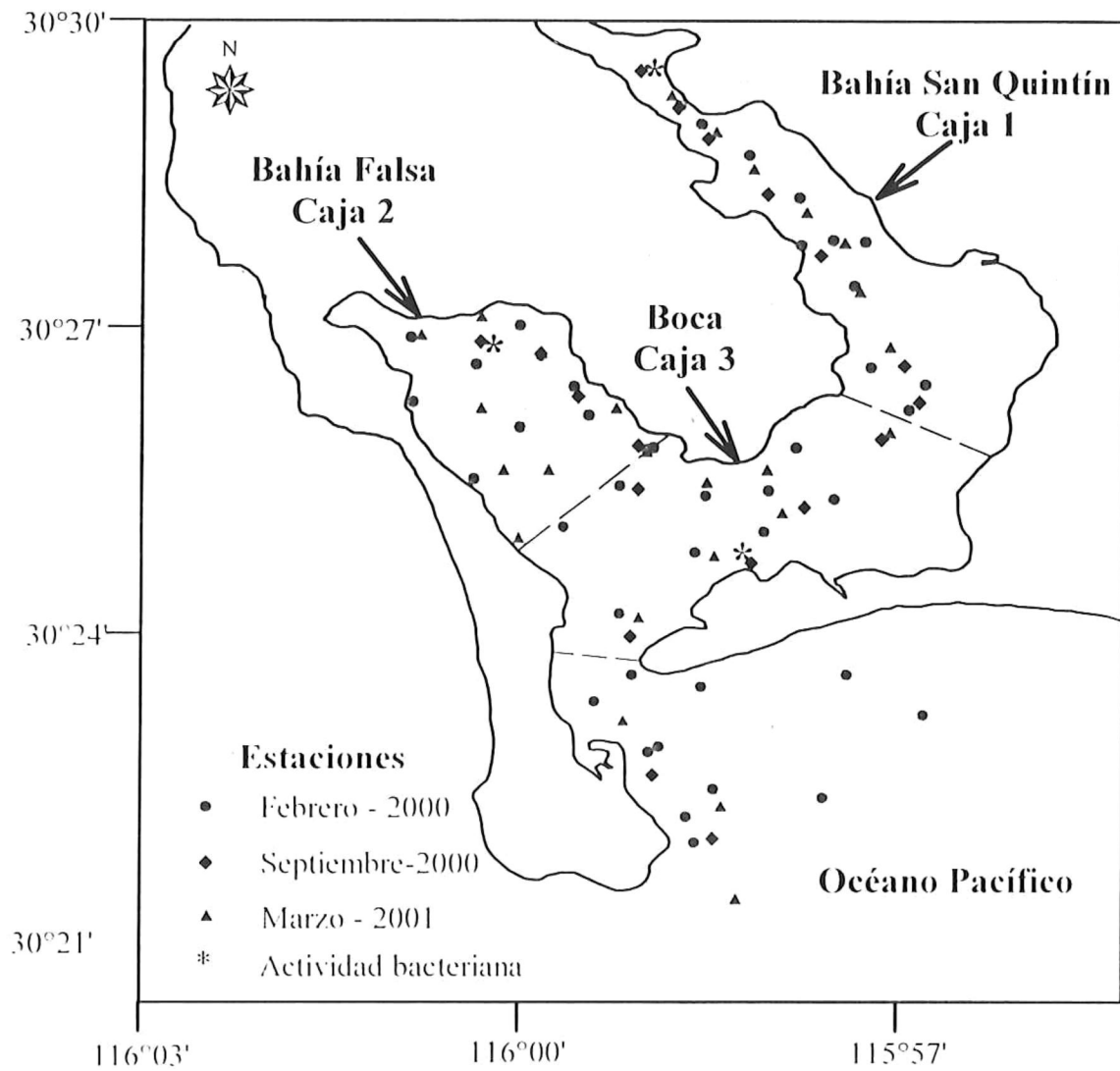


Figura 1. Estaciones de muestreo de Bahía San Quintín y mar adyacente. Se indican los subsistemas para la construcción de un modelo de 3-cajas.

Camacho-Ibar *et al.* (1999) reportaron los flujos no-conservativos de C, N y P inorgánicos en Bahía San Quintín, además de estimar el metabolismo neto del ecosistema. En este trabajo se mencionó que la Bahía de San Quintín es un sistema heterótrofo neto a través de todo el año. La PNE es más elevada durante verano ($p-r \approx -25 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) que durante invierno ($p-r \approx -1 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Además reportaron valores de fósforo inorgánico disuelto (PID) y nitrógeno inorgánico disuelto (NID) para agos-95 de 2.24 y 0.87 mmol m^{-3} en el brazo de Bahía San Quintín, respectivamente. En el brazo de Bahía Falsa fueron de 1.89 y 1.62 mmol m^{-3} y en la boca de 1.71 y 0.63 mmol m^{-3} .

Los tiempos de residencia del agua en la bahía son más cortos en verano (13 días) que en invierno (20 días). Esta observación se explica por la mayor intensidad de los vientos del Noroeste durante primavera-verano que favorecen la expulsión del agua de la Bahía hacia el mar adyacente. A la fecha, no existen reportes sobre la concentración de COD en Bahía San Quintín y sus aguas adyacentes.

3. Métodos

3.1 Análisis químico

Muestras de agua (superficie y fondo) se colectaron en la Bahía San Quintín durante 12-14 feb-00, 4-9 sep-00 y 1-3 mar-01, en la red de estaciones mostrada en la Figura 1. Para minimizar los efectos de las oscilaciones de la marea en el muestreo espacial, las tres campañas de muestreo se realizaron durante mareas muertas sobre los canales principales. Durante los muestreos, las muestras de agua fueron colectadas con botellas Niskin y almacenadas en oscuridad en botellas de plástico de 1-galón, para

posteriormente ser enfriadas con hielo hasta el momento de la filtración. Las muestras de salinidad se tomaron con botellas Niskin y se almacenaron en frascos de vidrio ámbar. La salinidad fue determinada con mediciones de conductividad utilizando un salinómetro Kahlsico Scientific Instrument 118 WA200.

Los datos de precipitación y evaporación fueron proporcionados por la comisión nacional del agua de una estación localizada a $30^{\circ} 34' 46''$ y $115^{\circ} 56' 16''$.

Las muestras para análisis de COD se filtraron a través de filtros de $0.3 \mu\text{m}$ de fibra de vidrio previamente calcinados ($450^{\circ}\text{C} / 2 \text{ hrs}$). El agua de mar filtrada se colectó en botellas oscuras de 50 mL (HDPE) previamente descontaminadas. Cada muestra de 40 ml fue acidificada ($200 \mu\text{l}$ de H_3PO_4 al 50%) e inmediatamente congelada para su análisis en el laboratorio.

El contenido de COD en las muestras se midió con un analizador de carbono orgánico Shimadzu TOC-5000 que funciona bajo el principio de oxidación catalítica de alta temperatura. Después de la descarbonación de la muestra por una vigorosa agitación con aire "zero" por 5 minutos. El número de inyecciones de la muestra puede variar entre 3 y 5 inyecciones, lo cual dependerá de la reproducibilidad del valor en la concentración en el COD. El volumen de inyección es de $160 \mu\text{l}$. El acondicionamiento consistió en activar el catalizador con repetidas inyecciones de agua desionizada hasta obtener un blanco bajo y estable. El sistema se estandarizó con ftalato ácido de potasio en agua desionizada, realizando una curva de calibración de $30\text{-}480 \mu\text{M}$. El blanco del sistema obtenido por frecuentes inyecciones de agua desionizada fue equivalente a $17 \mu\text{M}$. Así mismo, el coeficiente de variación fue $\pm 2\%$ ($8 \mu\text{M}$). Todas las concentraciones de COD fueron corregidas por el blanco.

3.2 Determinación de abundancia y crecimiento bacteriano

Para la determinación de la biomasa bacteriana total se colectaron 10 muestras de agua de mar en la campaña de sep-00 y 14 en la de mar-01, las muestras se colectaron en viales de centelleo de 20 mL que se fijaron con 400 μ L de formaldehído concentrado. Las curvas de crecimiento bacteriano se realizaron mediante incubaciones de agua de mar por duplicado (Seawater cultures, Amon y Benner, 1984). Las muestras se filtraron a través de filtros de policarbonato de 0.2 μ m y se colectaron 200 mL en botellas de plástico ámbar (HDPE). Para obtener el inoculo (50 mL) libre de depredadores se filtro agua de mar a través de un filtro de policarbonato de 0.6 μ m y se adicionó a la fracción filtrada por 0.2 μ m. Los cultivos fueron incubados a temperatura *in situ* (\sim 16 $^{\circ}$ C en invierno y \sim 19 $^{\circ}$ C en verano). Para evitar la limitación de crecimiento bacteriano se adicionaron nutrientes en exceso, 2 μ M PO_4 ($\text{NH}_2 \text{HPO}_4$) y 3 μ M NH_4 (NH_4Cl). Los cultivos se submuestrearon (5 mL) para obtener la curva de crecimiento mediante conteo directo con DAPI a las 2, 4, 6, 12, 24 y 48 hrs y colectados en viales de centelleo de 20 mL con 100 μ L de formaldehído. La abundancia bacteriana tanto de las incubaciones como de la abundancia total fue medida usando microscopia de epifluorescencia como se describe por Porter y Ferg (1980). La biomasa bacteriana se obtuvo a partir de la abundancia celular multiplicada por un factor de conversión de carbono por célula. El valor de 20 fg C cel^{-1} es característico de muchas regiones oceánicas, aunque puede variar hasta 149 fg C cel^{-1} (Vrede *et al.*, 2002). Algunos investigadores mencionan que varía de acuerdo a la densidad de las células (Carlson y Ducklow, 1996) y su estado fisiológico (Vrede *et al.*, 2002). La producción de carbono bacteriano (P_B) es considerada como la biomasa máxima obtenida de la curva de crecimiento a partir de $B - B_0 e^{-\mu t}$. Sin embargo la mejor

manera de estimar la P_B es calculando de acuerdo a: $P_B = \mu B$. Donde μ es el incremento de carbono celular del punto inicial al punto final de la fase de crecimiento logarítmica y B es la biomasa “in situ”.

El COD-L es determinado mediante bioensayos bajo el principio de que las bacterias degradan la totalidad del COD-L si se provee las condiciones adecuadas. Es decir el COD-L es sinónimo de bioreactivo. El consumo de sustrato orgánico por bacterias se usa para producción de biomasa y respiración; por lo tanto estimando el crecimiento y la respiración se puede cuantificar el consumo de sustrato de acuerdo a: $dS = dB + dR$; donde dS es el consumo de sustrato, dB es la producción de biomasa y dR es la respiración. El dR se calculo con la siguiente ecuación: $dR = (dB/Y - dB)$, donde Y es la eficiencia de crecimiento. La eficiencia de crecimiento utilizada para el calculo del COD-L estuvo entre 34 - 40 % (Cajal-Medrano y Maske, 1999; del Giorgio y Cole, 2000). La cuantificación del COD-L se hizo mediante el bioensayo mencionado anteriormente, en el que se filtra agua de mar por filtros de 0.2 y 0.6 μm , para obtener el inoculo y sustrato. Finalmente se incuban los cultivos.

3.3 Descripción del modelo

Para determinar el flujo no-conservativo del COD se aplicó un modelo de balance de masas llamado “Balance de agua, sal, y de nutrientes relacionados estequiométricamente”. Dicho modelo se constituye como la herramienta del programa de LOICZ-IGBP. Basado en las distribuciones de salinidad y en la fisiografía de la zona de estudio, nosotros dividimos a la Bahía San Quintín en 3 cajas (Fig. 1). La Caja 1 corresponde al brazo este conocido como Bahía San Quintín, mismo que tiene un área

superficial de 15 km². La caja 2 corresponde al brazo oeste, el cual se conoce como Bahía Falsa y tiene un área superficial de 9 km². La Caja 3 corresponde a la base de la “Y” y se refiere a la llamada la boca de la bahía, tal caja tiene un área de 18 km².

El modelo se realiza en tres etapas que consisten en: (1) balance de agua; (2) balance de sal; y (3) balance de materiales no conservativos. Las ecuaciones generales que se utilizan para calcular estos balances son:

$$dV/dt = V_Q + V_P + V_G + V_O - V_E + V_R \dots\dots\dots (\text{Ec. 1})$$

$$d(VS)/dt = V_P S_P - V_E S_E + V_R S_R + V_X (S_{OCN} - S_{SIS}) \dots\dots\dots (\text{Ec. 2})$$

$$d(VY)/dt = V_R Y_R + V_X (Y_{OCN} - Y_{SIS}) + \Delta Y \dots\dots\dots (\text{Ec. 3})$$

Donde:

V_Q es el aporte por ríos, V_G es el aporte de agua subterránea, y V_O los aportes antropogénicos, también se consideran el flujo de evaporación (V_E), la precipitación (V_P), y el flujo residual (V_R).

S_{OCN} y S_{SIS} son las salinidades del océano y sistema (Bahía San Quintín) respectivamente. S_P , S_E y S_R es el promedio de la salinidad que se debe a la precipitación, evaporación y flujo residual entre 2 fronteras, ejemplo: el océano y el sistema.

ΔY es el flujo del material no conservativo (COD). Y_R es el valor promedio del material no conservativo entre 2 fronteras. Y_{OCN} , Y_{SIS} son los valores promedio del material no conservativo del océano y sistema, respectivamente.

(1) Balance de agua

La ec. 1 describe la conservación del volumen de agua. En el caso de Bahía San Quintín, debido al nulo aporte por V_Q , por V_G y por aportes V_O , la ecuación solo considera

el flujo de V_E , de V_P , y el flujo V_R . En estado estacionario (i.e. $dV/dt = 0$), para un modelo de una sola caja, V_R en Bahía San Quintín se calcula así,

$$V_{R(OCN-SIS)} = -V_P + V_E \dots\dots\dots(\text{Ec. 4})$$

En un modelo de 3 cajas (Fig. 1), el flujo residual hacia la caja 1, que proviene de la caja 3 ($V_{R(3-1)}$), puede ser calculado como:

$$V_{R(3-1)} = -V_{P(1)} + V_{E(1)} \dots\dots\dots(\text{Ec. 5})$$

El flujo residual, así como los flujos de sales y los de materiales no conservativos, hacia la caja 2 se calcula de manera similar a los de la caja 1. En el caso de la caja 3, la ecuación de conservación del agua no solo incluye el flujo residual desde el océano $V_{R(OCN-3)}$, sino también los flujos hacia los brazos internos de la bahía, de tal forma que, en estado estacionario, el flujo residual del océano se calcula con la siguiente ecuación,

$$V_{R(OCN-3)} = -V_P + V_E + V_{R(3-1)} + V_{R(3-2)} \dots\dots\dots(\text{Ec. 6})$$

(2) Balance de Sal

La sal es adicionada o removida del sistema por la circulación del agua. Aunque los procesos de circulación que mueven la sal incluyen no solamente V_R , sino también el intercambio de agua de la boca de la bahía (i.e. mezcla) con el flujo neto del agua. La mezcla (V_A) libera agua al océano y remueve agua de la bahía. La ec. 2 describe el balance de sal. Como se asume que el volumen del sistema es constante, V_A en Bahía San Quintín para un modelo de una sola caja es:

$$V_A = -V_R S_R S_{OCN} S_{SIS} \dots\dots\dots(\text{Ec. 7})$$

En un modelo de 3 cajas, el V_A que proviene de la caja 3 hacia la caja 1 se calcula como sigue:

$$V_{X(3-1)} = -V_{R(3-1)} S_{(3-1)} / S_3 S_1 \dots \dots \dots (\text{Ec. 8})$$

En el caso de la caja 3, el V_X entre la caja 3 y el océano puede ser calculado como,

$$V_{X(\text{OCN-3})} = -V_{R(\text{OCN-3})} S_{(\text{OCN-3})} / S_{\text{OCN}} S_3 \dots \dots \dots (\text{Ec. 9}),$$

porque este intercambio es independiente de los flujos de mezcla de la caja 3 con los brazos internos ($V_{X(3-1)}$ y $V_{X(3-2)}$; Camacho Ibar *et al*, 1999).

(3) Balance de materiales no conservativos

La ec. 3 describe el balance de masa de cualquier material no conservativo Y .

La ecuación del modelo de una sola caja y en estado estacionario ($d(VY)/dt = 0$) es:

$$\Delta Y = -V_R Y_R - V_A (Y_{\text{OCN}} - Y_{\text{SIS}}) \dots \dots \dots (\text{Ec. 10})$$

En un modelo de 3 cajas (Fig. 1), el balance de masa de Y , hacia la caja 1, que proviene de la caja 3, puede ser calculado como,

$$\Delta Y_{(3-1)} = -V_R Y_{R(3-1)} - V_{X(3-1)} (Y_3 - Y_1) \dots \dots \dots (\text{Ec. 11})$$

En el caso de las estimaciones de los flujos no conservativos de la caja 3, hay que considerar que todos los flujos se encuentran conectados, así como con los intercambios con el océano. Calculándose de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$\Delta Y_{(\text{OCN-3})} = [-V_R Y_{R(\text{OCN-3})} - V_X (Y_{\text{OCN}} - Y_3)] + [V_R Y_{R(3-1)} + V_X (Y_3 - Y_1)] + [V_R Y_{R(3-2)} + V_X (Y_3 - Y_2)] \dots \dots \dots (\text{Ec. 12})$$

En resumen las ecuaciones del modelo de 1 caja y de 3 cajas del flujo de COD son las siguientes:

$$\Delta \text{COD} = -V_R \text{COD}_R - V_A (\text{COD}_{\text{OCN}} - \text{COD}_{\text{SIS}}) \dots \dots \dots (\text{Ec. 13})$$

$$\Delta \text{COD} = -V_R \text{COD}_{R(3-1)} - V_{X(3-1)} (\text{COD}_3 - \text{COD}_1) \dots \dots \dots (\text{Ec. 14})$$

$$\Delta \text{COD} = [-V_R \text{COD}_{R(\text{OCN-3})} + V_A (\text{COD}_{\text{OCN}} - \text{COD}_3)] + [(V_R \text{COD}_{R(3-1)} + V_A (\text{COD}_3 - \text{COD}_1)]$$

$$+[(V_R COD_{R(3-2)} + V_A(COD_3 - COD_2))] \dots\dots\dots(\text{Ec. 15})$$

La productividad neta del ecosistema (PNE), es la diferencia entre la producción primaria bruta de la comunidad (p) y la respiración de la comunidad (r); entonces partiendo de la ecuación general de la fotosíntesis, $106 \text{ CO}_2 + 16 \text{ H}^+ + 16 \text{ NO}_3^- + \text{H}_3\text{PO}_4 + 122 \text{ H}_2\text{O} \text{ ---- } (\text{CH}_2\text{O})_{106} (\text{NH}_3)_{16} (\text{H}_3\text{PO}_4) + 138 \text{ O}_2$, y para conectar los balances de C, N y P se considera que de los tres elementos el P únicamente se encuentra en fase disuelta o en fase particulada, no tiene intercambios entre el agua y la atmósfera, por lo tanto los cambios o flujos internos de P son proporcionales a la producción o consumo por material particulado. La PNE, es calculada por la expresión:

$$\text{PNE} = - \text{PIPD} \times (\text{C:P})_{\text{part}} \dots\dots\dots(\text{Ec. 16}),$$

donde $(\text{C:P})_{\text{part}}$ es la razón de carbono a fósforo en la materia particulada que es reciclada; para nuestros cálculos suponemos que la razón estequiométrica de Redfield C:P es de 106:1

4. Resultados

Para los propósitos del balance se dividió a la Bahía San Quintín en 3 subsistemas (Caja 1, 2 y 3; Fig. 1). Los límites entre cada subsistema fueron establecidos observando los gradientes de salinidad de acuerdo a un estudio realizado por Camacho-Ibar *et al.* (1999).

Los intervalos de las concentraciones de COD en feb-00, sep-00 y mar-01, fueron 75-330 μM , 100-300 μM y 85-270 μM respectivamente (Tabla 1 y Figuras 2, 3 y 4). La distribución espacial de la concentración de COD para las 3 campañas de muestreo, muestra un incremento desde la boca hacia los brazos internos de la laguna. Se observó la

misma estación con concentración alta de COD en la boca con valores de 155 y 171 μM para sep-00 y mar-01, respectivamente, mientras que en feb-00 una estación de Bahía Falsa cercana a la boca mostró una concentración de 316 μM . La caja 1 presentó altas concentraciones promedio de COD durante las tres campañas de muestreo (200 μM), mientras que las concentraciones promedio de las cajas 2 y 3 están entre 117 y 148 μM (Tabla 1). Los valores de COD en el mar adyacente fluctuaron entre 75 y 116 μM durante los tres muestreos. La concentración de COD incrementa conforme aumenta la salinidad hacia los brazos internos de la bahía (Tabla 1, Fig. 5).

Tabla 1. Valores promedio de diferentes parámetros físicoquímicos para cada sub-sistema utilizados en el cálculo de los balances de agua, sales, PID y COD. Los valores entre paréntesis corresponden a feb-00 de 1996 (Camacho Ibar *et al.*, 1999).

feb-00		Salinidad	Evaporación (mm d^{-1})	Precipitación (mm d^{-1})	PID (μM)	COD (μM)
	Caja 1	35.38 \pm 1.5	3.58	0.71	0.84 \pm 0.3	210 \pm 52
	Caja 2	34.24 \pm 0.1	3.58	0.71	0.94 \pm 0.3	130 \pm 21
	Caja 3	34.10 \pm 0.3	3.58	0.71	0.68 \pm 0.1	134 \pm 11
	Océano	33.41 \pm 0.3	3.58	0.71	0.53 \pm 0.1	82 \pm 8
	Sist. total	34.59 \pm 1.0	3.58	0.71	0.75 \pm 0.2	139 \pm 53
<hr/>						
sep-00						
	Caja -1	35.55 \pm 1.4	6.57	0	0.93 \pm 0.2	200 \pm 79
	Caja -2	34.46 \pm 0.1	6.57	0	1.13 \pm 0.2	133 \pm 32
	Caja -3	34.27 \pm 0.04	6.57	0	0.84 \pm 0.1	117 \pm 23
	Océano	33.9 \pm 0.1	6.57	0	0.68 \pm 0.2	103 \pm 6
	Sist. total	34.50 \pm 0.71	6.57	0	0.90 \pm 0.2	138 \pm 43
<hr/>						
mar-01						
	Caja 1	33.77 \pm 0.1 (34.1 \pm 0.3)	1.78	2.25	1.92 \pm 0.1	202 \pm 48
	Caja 2	33.70 \pm 0.04 (33.6 \pm 0.1)	1.78	2.25	1.60 \pm 0.2	148 \pm 28
	Caja 3	33.72 \pm 0.10 (33.7 \pm 0.1)	1.78	2.25	1.27 \pm 0.2	122 \pm 10
	Océano	33.70 \pm 0.03 (33.6 \pm 0.1)	1.78	2.25	1.01 \pm 0.2	84 \pm 8
	Sist. total	33.73 \pm 0.1 (33.8 \pm 0.3)	1.78	2.25	1.45 \pm 0.4	139 \pm 50

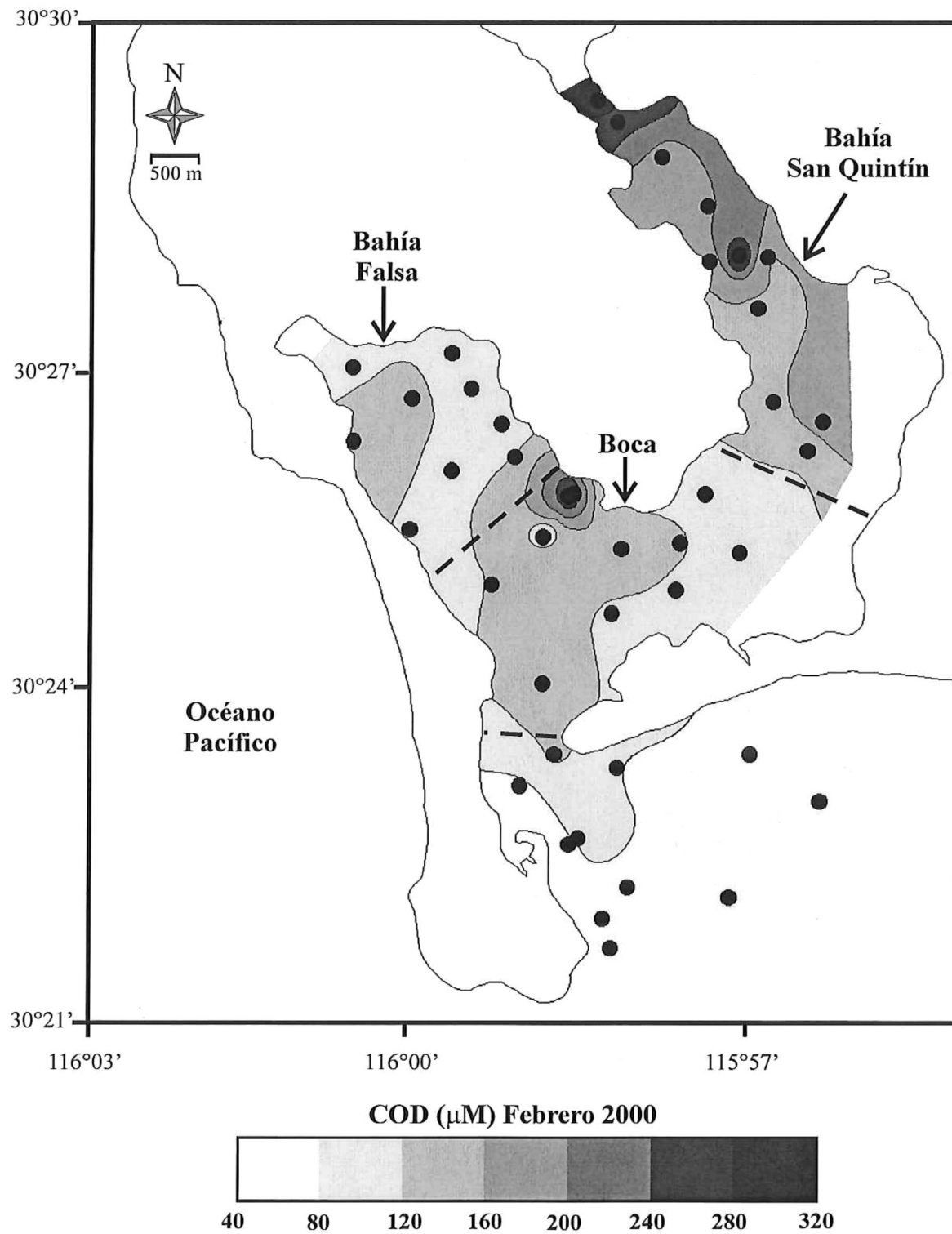


Figura 2. Distribución espacial de COD para Febrero del 2000 en Bahía San Quintín

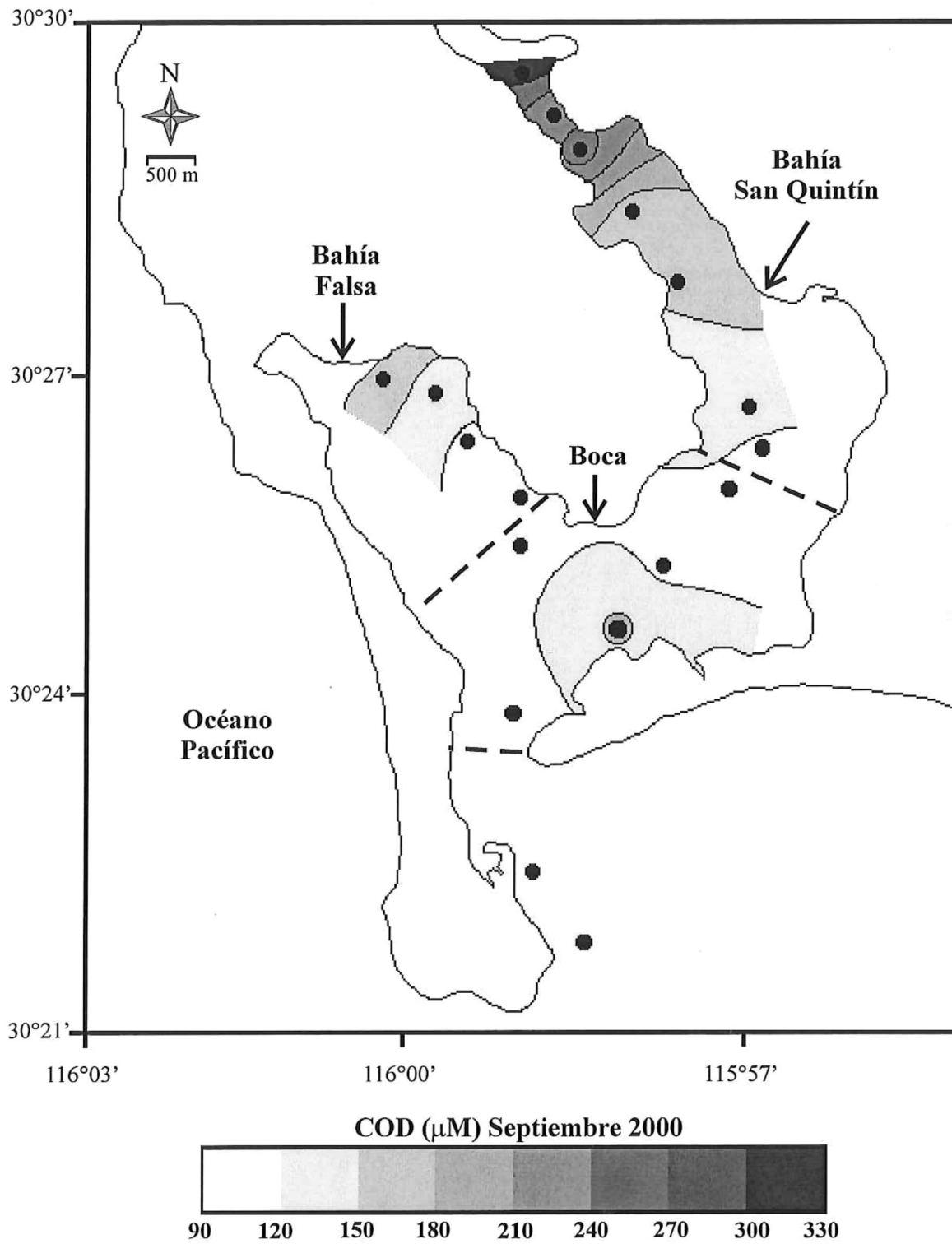


Figura 3. Distribución espacial de COD para Septiembre del 2000 en Bahía San Quintín

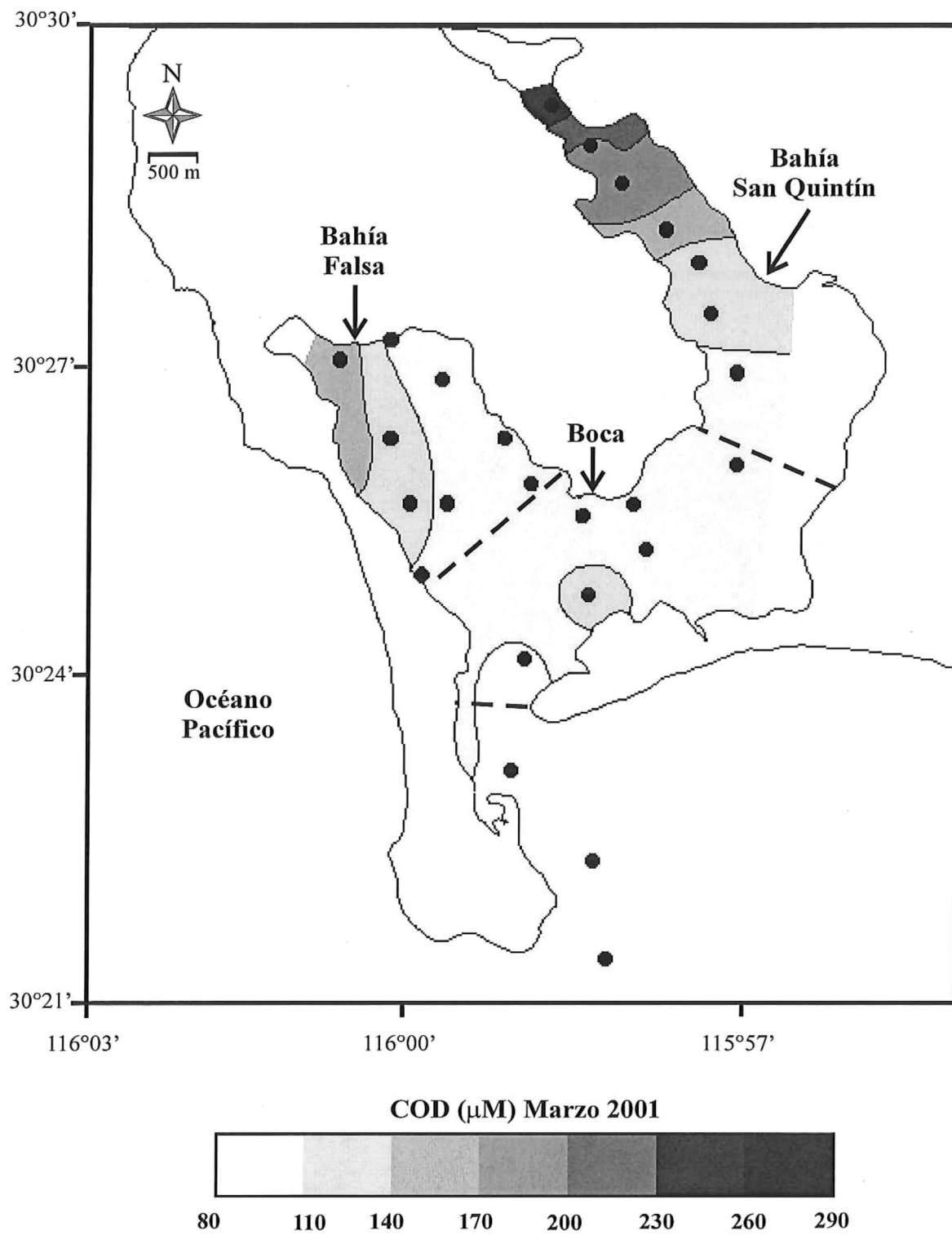


Figura 4. Distribución espacial de COD para Marzo del 2001 en Bahía San Quintín

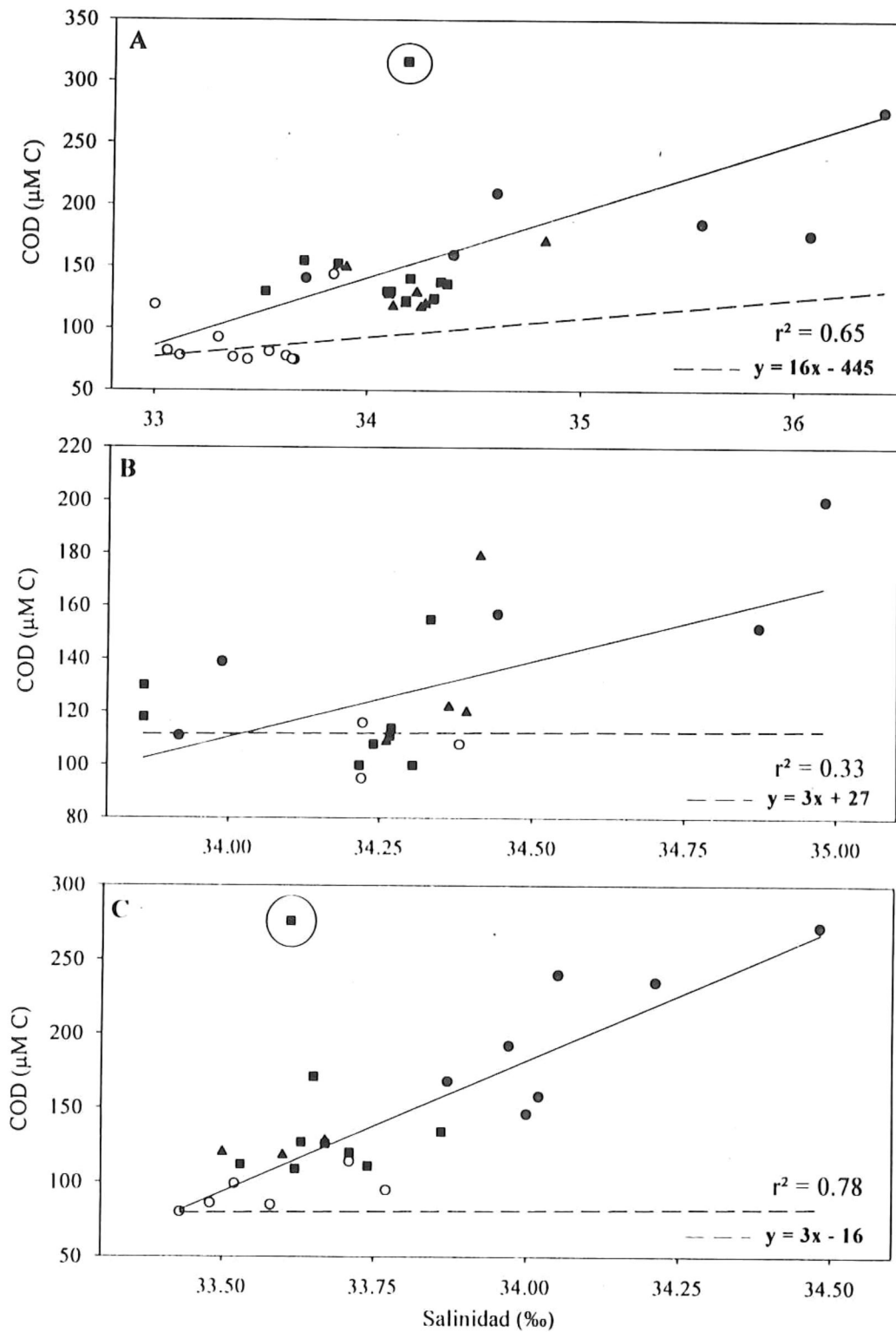


Figura 5. Salinidad vs COD. (A) Febrero - 2000; (B) Septiembre - 2000; y (C) Marzo - 2001. La línea continua representa la curva de regresión y la línea segmentada representa la mezcla conservativa. Los círculos amarillos representan las estaciones del océano; los cuadros azules de la boca; los triángulos verdes de Bahía Falsa; y los círculos rojos de Bahía San Quintín. Los puntos dentro del círculo no se incluyen en la regresión.

Las regresiones lineales de COD vs el trazador conservativo de la salinidad, para muestras con salinidades >33 y <37 , presentaron una $r^2 >0.65$, $r^2 >0.33$ y $r^2 >0.78$ para feb-00, sep-00 y mar-01, respectivamente. Los datos de salinidad para el ultimo periodo corresponden a feb-00 de 1996. Como se observa en la figura 5 los datos del muestreo en los tres periodos están por arriba de la línea de mezcla.

Para el periodo de mar-01, se obtuvieron V_R negativos, ya que la precipitación fue mayor que la evaporación; así mismo no hubo un gradiente de salinidad, por lo que el V_X fue negativo. El modelo no representa conceptualmente valores negativos de V_X . Considerando que V_R es pequeño con respecto a V_X (mezcla mayor que la advección), entonces $V_R \approx 0$. Si utilizamos los datos meteorológicos correspondientes a mar-01, los flujos son contrarios al gradiente de salinidad, por lo que se usaron datos de feb-96, los cuales se asemejan a los de mar-01. Cabe mencionar que no se utilizaron los datos de feb-00, porque los gradientes de salinidad son mayores con respecto a los de mar-01 (Tabla 1).

La tabla 2 muestra los resultados del balance de agua y sal para el modelo de 3 cajas y solo para propósitos de comparación, los balances del modelo de una sola caja también son presentados. El V_R de toda la laguna fue mayor en sep-00 ($276 \times 10^3 \text{ m}^3 \text{ d}^{-1}$) que el correspondiente a feb-00 ($121 \times 10^3 \text{ m}^3 \text{ d}^{-1}$), siendo en ambos casos un flujo del océano hacia la bahía, para compensar las pérdidas de agua por exceso de evaporación. La precipitación en feb-00 fue de 0.71 mm d^{-1} , en sep-00 fue prácticamente nula. Mientras que la evaporación fue más alta por un factor de 2 en sep-00 (6.57 mm d^{-1}) que en feb-00 (3.58 mm d^{-1}). El V_X de toda la bahía es mayor por un orden de magnitud en sep-00 ($11 \times 10^3 \text{ m}^3 \text{ d}^{-1}$) que en feb-00 y mar-01 que es de $3 \times 10^3 \text{ m}^3 \text{ d}^{-1}$ (Tabla 2).

Los resultados del modelo de una sola caja indicaron tiempos de residencia (τ) altos para los meses de invierno y bajo para verano con 23 días para feb-00, 8 días para sep-00 y 26 días para mar-01 (Tabla 2).

Tabla 2. Flujos de agua residual (V_R) y de mezcla (V_X) obtenidos a partir de balances de agua y sal.

	feb-00			sep-00			mar-01		
	V_R $\times 10^3 \text{ m d}^{-1}$	V_X $\times 10^3 \text{ m d}^{-1}$	τ d	V_R $\times 10^3 \text{ m d}^{-1}$	V_X $\times 10^3 \text{ m d}^{-1}$	τ d	V_R $\times 10^3 \text{ m d}^{-1}$	$^a V_X$ $\times 10^3 \text{ m d}^{-1}$	τ d
Caja 1	43	1168	25	99	2688	11	0	662	45
Caja 2	26	6304	3	59	10694	2	0	4239	4
Caja 3	121	5897	3	276	25420	1	0	9886	2
1-Caja	121	3473	23	276	10881	8	0	3242	26
	agos-95			agos-96			feb-96		
	V_R $\times 10^3 \text{ m d}^{-1}$	V_X $\times 10^3 \text{ m d}^{-1}$	τ d	V_R $\times 10^3 \text{ m d}^{-1}$	V_X $\times 10^3 \text{ m d}^{-1}$	τ d	V_R $\times 10^3 \text{ m d}^{-1}$	$^* V_X$ $\times 10^3 \text{ m d}^{-1}$	τ d
Caja 1	59	2636	11	59	1345	21	8.4	662	45
Caja 2	35	4649	4	35	2826	6	5.0	4239	4
Caja 3	164	10522	2	164	18700	2	24	9886	2
1-Caja	164	6350	13	164	5672	14	24	3242	26

^a Datos de feb-96 (Camacho-Ibar et al., 1999)

En el modelo de 3 cajas los valores de los τ variaron en cada subsistema dentro de la bahía. En feb-00 y mar-01, la caja 1 tuvo valores de τ de 25 días y 45 días respectivamente, mientras que en sep-00 decreció a 11 d. El tiempo de intercambio del agua en la caja 2 fue similar para los tres periodos (2-4 días) al igual que el τ de la caja 3 (1-3 días).

En la tabla 3 y figura 6 se observan los resultados del balance del COD. Los signos positivos en los valores ΔCOD indican que, con excepción de la caja 2 en feb-00, la producción de COD fue mayor que su consumo en la columna de agua. En los brazos

internos en promedio se presentan mayores valores de ΔCOD con respecto a la boca en los tres periodos de muestreo. Para sep-00 el valor de ΔCOD en la caja 1 fue ~ 3 veces mayor que los ΔCOD de los meses de invierno. En cuanto al modelo de una sola caja, el valor calculado de ΔCOD en sep-00 fue aproximadamente el doble que el correspondiente a feb-00 y mar-01, sin embargo de acuerdo al calculo del sistema total el ΔCOD es similar ($\sim 18 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Los datos de ΔPID (Tabla 3) se utilizaron para calcular el PNE, y de manera general estos valores fueron menores en la caja 1, que con respecto a la cajas 2 y 3.

Para sep-00 el valor de ΔCOD en la caja 1 fue ~ 3 veces mayor que los ΔCOD de los meses de invierno. En cuanto al modelo de una sola caja, el valor calculado de ΔCOD en sep-00 fue aproximadamente el doble que el correspondiente a feb-00 y mar-01, sin embargo de acuerdo al calculo del sistema total el ΔCOD es similar ($\sim 18 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Los datos de ΔPID (Tabla 3) se utilizaron para calcular el PNE, y de manera general estos valores fueron menores en la caja 1, que con respecto a la cajas 2 y 3.

Tabla 3. Flujos de COD y PID (^a mol d⁻¹ y ^b mmol m⁻² d⁻¹).

		^a V _R (COD _R) x 10 ³	^a V _X (COD _{OCN-} COD _{SIS}) x 10 ³	^a ΔCOD x 10 ³	^b ΔCOD	^a V _R (PID _R) x 10 ³	^a V _X (PID _{OCN-} PID _{SIS}) x 10 ³	^a ΔPID x 10 ³	^b ΔPID
Feb-00	Caja 1	+7	-89	+81	+5	+33	-187	+0.15	+0.01
	Caja 2	+3	+25	-29	-3	+21	-1639	+1.60	+0.18
	Caja 3	+13	-307	+241	+13	+74	-884	-0.96	-0.05
	Sist Total			+294	+7			+0.81	+0.02
	1-caja			+258	+6			+0.83	+0.02
Sep-00	Caja 1	+16	-223	+207	+14	+89	-242	+0.16	+0.01
	Caja 2	+7	-171	+164	+18	+59	-3101	+3.00	+0.34
	Caja 3	+30	-356	-46	-3	+221	-4067	+0.66	+0.04
	Sist Total			+325	+8			+3.90	+0.09
	1-caja			+479	+11			+2.50	+0.06
Mar-01	Caja 1		-53	+53	+4		-430	+0.43	+0.03
	Caja 2		-110	+110	+12		-1399	+1.40	+0.16
	Caja 3		-376	+213	+12		-2571	+0.74	+0.04
	Sist Total			+376	+9			+2.57	+0.06
	1-caja			+234	+6			+1.82	+0.04

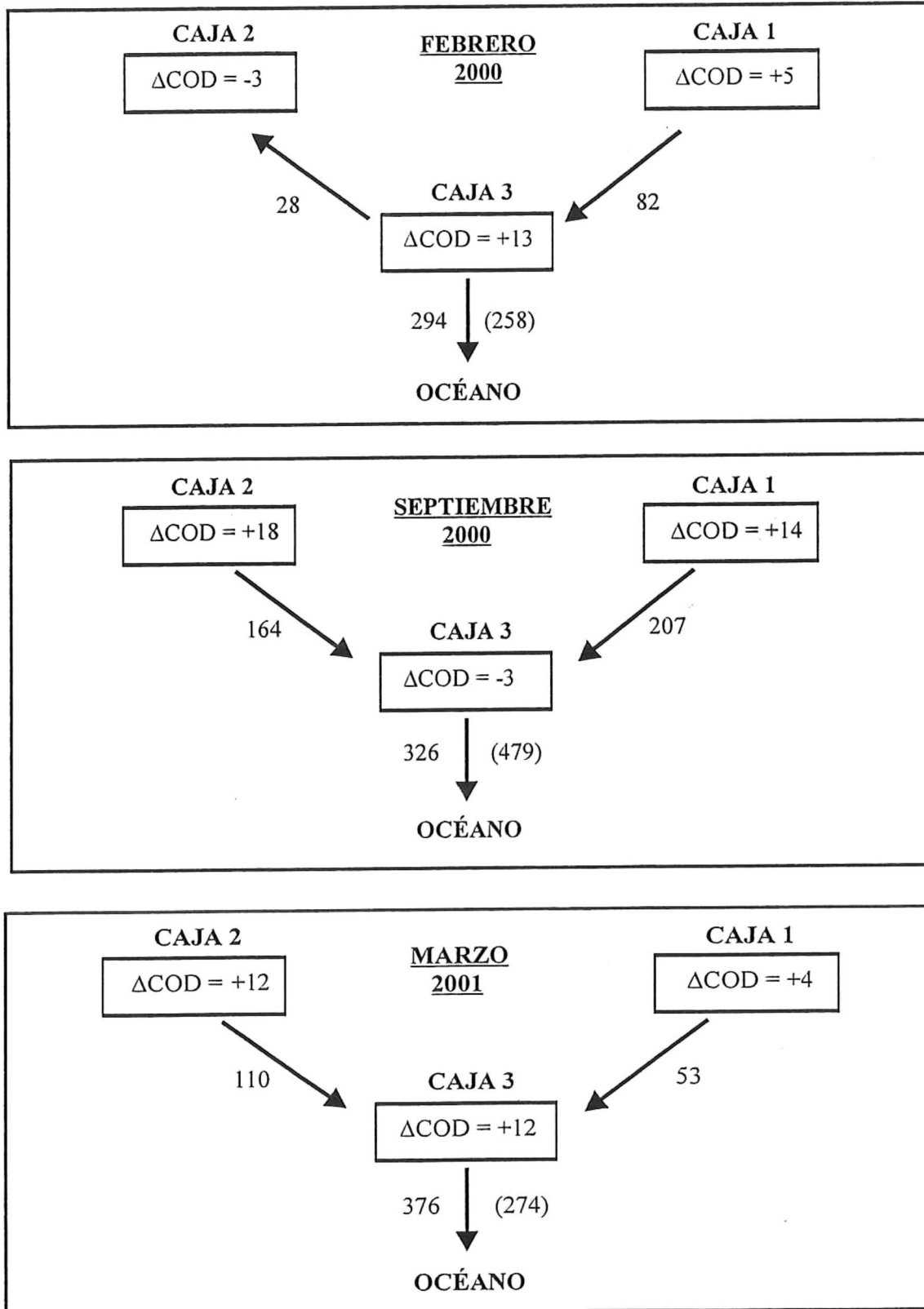


Figura 6. Balances de COD para los tres periodos de muestreo. Los flujos entre cajas se reportan $\times 10^3 \text{ mol d}^{-1}$, y los flujos no conservativos en $\text{mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Los valores entre paréntesis corresponden al flujo de COD calculado con el modelo de 1-caja.

Se observaron valores negativos de PNE en toda la bahía durante los tres periodos de muestreo (Tabla 4, Fig. 7), indicando, que la laguna es un sistema netamente heterótrofo a través de todo el año.

Tabla 4. Valores de PNE

	feb-00		sep-00		mar-01	
	mol d ⁻¹ x 10 ³	mmol m ⁻² d ⁻¹	mol d ⁻¹ x 10 ³	mmol m ⁻² d ⁻¹	mol d ⁻¹ x 10 ³	mmol m ⁻² d ⁻¹
Caja -1	-16	-1	-16	-1	-46	-3
Caja-2	-172	-19	-323	-36	-148	-17
Caja-3	+102	+6	-70	-4	-79	-4
Sistema total	-86	-2	-409	-10	-273	-6
Mod. 1-caja	-88	-2	-269	-6	-194	-5

Una alta heterotrofia neta se observó en la caja 2 para sep-00. La PNE fue similar en la caja 1 para los tres periodos. En feb-00 la caja 3 presento una PNE positiva (+6 mmol C m⁻² d⁻¹, respectivamente). La heterotrofia fue mas alta en sep-00 de acuerdo a los resultados del sistema total.

4.1 Crecimiento bacteriano

La producción bacteriana fue solo medida en sep-00 y mar-01, simultáneamente las incubaciones bacterianas de agua de mar se utilizaron para determinar la fracción del COD-L. Las bacterias presentaron un clásico patrón de crecimiento logaritmico (Fig. 8). Después de la fase de retardo que varió entre 2 y 4 h, las bacterias mostraron su crecimiento exponencial entre las 4 y las 12 h y una fase estacionaria de 12 - 48 h. El intervalo de la abundancia bacteriana para sep-00 fue de 0.9-1.4 x 10⁶ cel ml⁻¹ y en mar-01 de 1.4-1.6 x 10⁶ cel ml⁻¹ (Tabla 5).

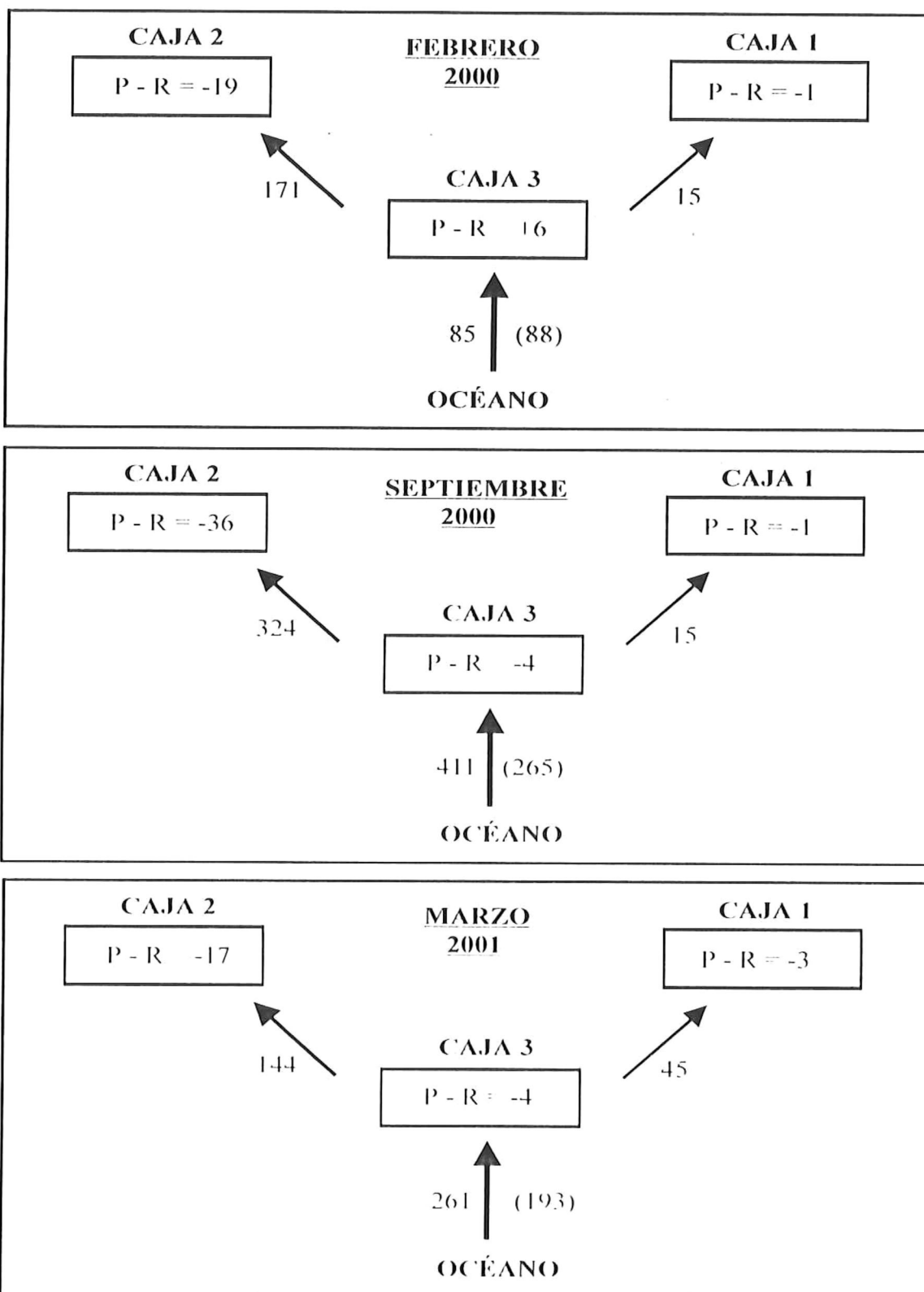


Figura 7. Estimaciones del metabolismo neto del ecosistema (p-r) basadas en cálculos estequiométricos a partir de los flujos no conservativos de PID. Las unidades del p-r son $\text{mmol C m}^{-2} \text{d}^{-1}$, y para sostener esos valores se requieren los flujos de carbono orgánico ($\times 10^3 \text{ mol d}^{-1}$) indicados en las flechas.

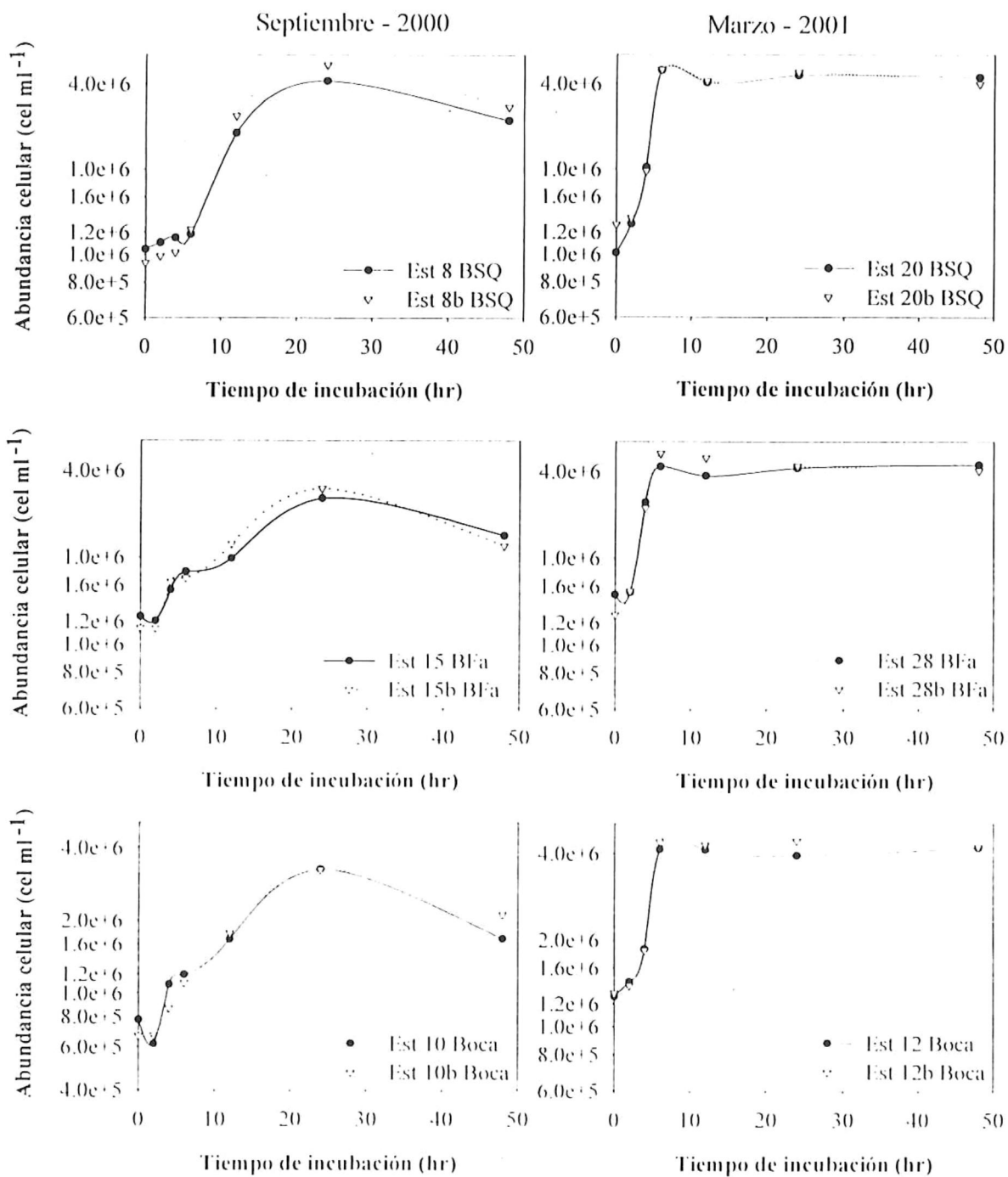


Figura 8. Abundancia bacteriana promedio (log 10). Los triángulos blancos indican la réplica de cada muestra. Bahía San Quintín (BSQ - Caja 1); Bahía Falsa (BFa - Caja 2); y boca (Caja - 3).

Tabla 5. Abundancia bacteriana promedio en los bioensayos y % de COD-L con respecto al total .

sep-00	Cajas	Abundancia $\times 10^6$ cel ml^{-1}	COD-L %	COD- L μM	COT- Total μM
	1	1.1	2-3	6-9	304
	2	0.9	4-5	5-6	122
	3	1.4	4-5	5-7	129
mar-01	1	1.4	3-5	7-12	232
	2	1.6	5-7	7-10	135
	3	1.6	5-7	8-10	149

El consumo bacteriano de COD-L en ambos periodos fluctuó entre 2 – 7 % del total del COD. El valor promedio estimado para el COD-L fue ligeramente mayor para la caja 1; de 7 μM para una eficiencia de crecimiento de 40% y 11 μM para una eficiencia de crecimiento de 34%, que con respecto a los valores promedio de COD-L de las cajas 2 y 3. El promedio de la producción bacteriana fue significativamente mayor en mar-01 (151 $\mu\text{g C l}^{-1} \text{d}^{-1}$) que en sep-00 (35 $\mu\text{g C l}^{-1} \text{d}^{-1}$) (Tabla 6).

Tabla 6. Abundancia in situ y producción bacteriana.

sep-00	Cajas	Abundancia <i>in situ</i> $\times 10^6$ cel ml^{-1}	Biomasa $\mu\text{g C l}^{-1}$	³ Prod. bacteriana $\mu\text{g C l}^{-1} \text{d}^{-1}$
	1	1.0	20	40
	2	0.6	12	24
	3	0.7	14	42
mar-01	1	1.6	32	192
	2	1.9	38	190
	3	0.7	14	70

³P_B = μB

5. Discusiones

5.1 Balances de Agua y Sal

La mayoría del tiempo, Bahía San Quintín es un sistema hipersalino y sus salinidades incrementan desde la boca hacia los brazos internos. En verano los aportes de agua subterránea y de ríos son prácticamente nulos. Durante invierno (época de lluvias), los aportes de agua dulce de la tierra son relativamente pequeños comparados con la evaporación. La ocurrencia de condiciones hipersalinas implica un débil intercambio por advección entre la laguna y el océano, lo cual concuerda con lo sugerido por Largier *et al* (1997) en el sentido de ser una característica típica de las cuencas someras de California, cuya morfología es de canales simples, angostos y largos. Los bajos gradientes de salinidad (Tabla 1) entre el océano y la laguna durante sep-00, reflejan condiciones de mezcla intensa y pueden relacionarse con eventos de surgencia.

Millan-Nuñez *et al.* (1982) realizaron series de tiempo de 10 días en la boca de la laguna y al inicio de un evento de surgencia, ellos observaron incrementos en la salinidad hacia el final de la serie. En los primeros días de la serie (1-3 días) los autores registraron salinidades promedio de 33.6 ‰ y posteriormente (8-10 días) de 34.1 ‰. En contraste Lara-Lara *et al.* (1980) indican que la relación entre las variaciones en salinidad y las surgencias en esta área no están claras.

Al igual que en el estudio de Camacho-Ibar *et al.* (1999), los tres muestreos del presente trabajo se llevaron a cabo bajo condiciones de mareas muertas, por lo que, como lo sugieren dichos autores, la diferencia en el intercambio de agua entre los periodos de muestreo puede deberse a diferencias entre muestreos en la intensidad de las surgencias. Recientes observaciones de corrientes en la boca (L.G. Alvarez com. personal) y un modelo dinámico de la bahía (S. Jiménez com. personal), sugieren que los reflujos son más intensos

que los flujos gracias al esfuerzo de los vientos del noroeste, los cuales coinciden con la orientación de los brazos de la bahía en relación con la boca. Los índices de surgencia de Bakun más cercanos a Bahía San Quintín (30°N, 119°W) reportados por el laboratorio de Environmental Fisheries Pacific, NOAA (ver <http://upwell.pfeg.noaa.gov>), muestran valores promedio de $\sim 9 \pm 6 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} / 100 \text{ m}$ de costa para los días 12 -14 de feb-00, de $\sim 104 \pm 24 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} / 100 \text{ m}$ de costa para los días 4 - 9 de sep-00 y de $\sim 22 \pm 18 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} / 100 \text{ m}$ de costa para los días 1-3 de mar-01. En otras palabras, las variaciones estacionales en el intercambio de agua previamente reportadas, y las observadas en este estudio, pueden ser explicadas por la estacionalidad en la intensidad de los vientos. Las surgencias inducidas por los vientos del noroeste son intensas en primavera y verano y son más débiles durante invierno.

Los resultados del modelo de 3-cajas indican que los tiempos de residencia del brazo de Bahía San Quintín fueron mayores, con respecto a la boca y Bahía Falsa. Además, en sep-00 se presentaron los τ más bajos; para el modelo de 1-caja los valores de τ en feb-00 y mar-01 fueron similares (~ 20 días), y mayores por un factor de 3 con respecto a sep-00. El tiempo de residencia de invierno del presente estudio fue similar al tiempo de residencia de 26 días del muestreo de invierno de 1996 reportado por Camacho-Ibar *et al.* (1999), confirmando que en invierno se presentan condiciones de menor mezcla en esta laguna costera. Sin embargo el τ promedio para los meses de agos-95 y agos-96 fue de 14 días (Camacho-Ibar *et al.*, 1999; Tabla 2), siendo este promedio más alto que el reportado para verano del 2000. Esta diferencia entre muestreos de verano puede ser también explicada por diferencias en la intensidad de las surgencias.

El índice de surgencia promedio para verano de 1995 y 1996 fue de $\sim 80 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} /$

100 m de costa, siendo menor con respecto al índice de surgencia de verano del 2000 ($\sim 100 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1} / 100 \text{ m de costa}$). Sin embargo, la diferencia entre los valores de τ entre estos muestreos de verano puede ser adicionalmente explicada por diferencias en la etapa de surgencias bajo la que se realizó cada muestreo. Existen evidencias (fuertes vientos, bajas temperaturas y altos valores de nitratos en la boca durante los 2 primeros días del muestreo) sugieren que el muestreo de sep-00 se realizó cuando la surgencia (y por tanto la mezcla) era intensa, mientras que los muestreos de agos-95 y agos-96 se realizaron probablemente pocos días después del afloramiento (Camacho-Ibar *et al*; sometido).

5.2 Concentraciones de COD

La tabla 7 muestra que las concentraciones de COD en estuarios y deltas son generalmente altas en comparación con las concentraciones superficiales oceánicas que comúnmente se encuentran alrededor de $80 \mu\text{M}$ (Hansell y Carlson, 2001). Típicamente, las distribuciones de COD en los estuarios se caracterizan por altas concentraciones de COD cerca del aporte fluvial y concentraciones decrecientes hacia el extremo marino. Por ejemplo, en el estuario Severn (Inglaterra) las concentraciones de COD en el extremo de agua dulce son de $200\text{-}600 \mu\text{M}$, y las concentraciones del extremo costero son de $60\text{-}580 \mu\text{M}$ (Mantoura y Woodward, 1983).

En el estuario Ems-Dollart también hay una relación inversa entre las concentraciones de COD y la salinidad, con concentraciones de $\sim 480 \mu\text{M}$ en el extremo riverino a $130 \mu\text{M}$ en el extremo marino. El COD en este estuario tiene un comportamiento aparentemente conservativo, es decir, las concentraciones de COD a lo largo del gradiente de salinidad están claramente en función del aporte riverino y su mezcla con el

componente marino (van Heems *et al.*, 2000).

A pesar de que Bahía San Quintín no tiene aportes por ríos, las concentraciones de COD (75–330 μM) están dentro del intervalo de las reportadas en la literatura para sistemas estuarinos (Tabla 7), por lo que la generación “in situ” de materia orgánica disuelta en este sistema pudiera ser un proceso importante. Este caso es similar al reportado por Ziegler y Benner (1999) para la laguna Madre en Texas, donde se midieron concentraciones promedio de 202 μM , con máximos de 414 μM . Dicha laguna tiene circulación restringida y limitados aportes terrígenos, por lo que el aporte de material orgánico alóctono es pequeño. Ziegler y Benner (1999) sugieren que en Laguna Madre el COD es liberado a la columna de agua principalmente por la exudación de los pastos marinos, y el bacterioplancton es responsable de la remineralización de más del 50% de este COD. La importancia de este COD en Laguna Madre no ha sido directamente evaluada, pero se infiere que es un sustrato importante para los organismos microheterótrofos que posteriormente son pastoreados, y su energía transferida a niveles tróficos superiores (Ziegler y Benner, 1999).

En algunas estaciones dentro de la laguna se observaron valores elevados de COD, en zonas donde las concentraciones en general eran mucho menores (ej. la frontera entre bahía Falsa y la boca en feb-00, y en la boca en sep-00 y mar-01). Estos datos extremos podrían ser explicados como pulsos de agua intersticial, que son comunes en los ecosistemas costeros someros, donde las interacciones sedimento-columna de agua pueden generar una fuerte heterogeneidad en la distribución de propiedades fisicoquímicas (Lara-Lara *et al.*, 1980).

Tabla 7. Concentraciones de COD para diferentes sitios.

Lugar de estudio	Tipo de sitio	COD μM	Referencia
Tamar, Inglaterra	Estuario	110-478	Miller, 1999
Humber, Inglaterra	Estuario	100-450	Alvarez-Salgado y Miller, 1998
Elorn, Francia	Estuario	65-380	Aminot et al., 1990
Severn, Inglaterra	Estuario	60-580	Mantoura y Woodward, 1983
Ems-Dollart, Holanda	Estuario	130-480	Van Heems et al., 1982
Ría de Vigo, España	Estuario	77-503	Doval et al., 1997
Trondheimsfjord, Noruega	Estuario	71-215 (2 m de prof.)	Borsheim et al., 1999
Chesapeake, USA	Estuario	100-400	Fisher et al., 1998
Rio Hudson, New York	Río	267-467	Findlay et al., 1998
Rio Lena, Siberia	Río	203-661	Cauwet y Siderov, 1996
Mar de Bothnia	Océano	250-400	Zweifel et al., 1995
Mar de Arabia	Océano	80-100	Hansell y Peltzer, 1998
Georges Bank	Océano	72-85	Chen et al., 1996
Mar de Noruega	Océano	53-149	Borsheim y Myklestad, 1997
Laguna Madre, Texas	Laguna Costera	160-415	Ziegler y Benner, 1999
Bahía de Tomales	Laguna Costera	>100	Smith y Hollibaugh, 1997
Bahía San Quintín	Laguna Costera	75-330	Este estudio

5.3 Las surgencias y los valores “bajos” de COD en el mar adyacente

Los valores altos de COD que típicamente se observan en la parte superior de un perfil vertical de COD en el océano están asociados con una mayor producción primaria en superficie (Tupas, 1994; Chen *et al.*, 1996); ya que la acumulación de COD se asocia con la producción orgánica primaria, y por ser el área oceánica adyacente a Bahía San Quintín una zona de surgencias, esperábamos observar valores relativamente altos de COD, en comparación con zonas oceánicas abiertas. Sin embargo, las concentraciones promedio de COD en el área adyacente a Bahía San Quintín ($\sim 90 \mu\text{M}$) son semejantes a las concentraciones superficiales de otros sitios oceánicos (Tabla 7). Esta observación, sin embargo, parece ser consistente con los escasos reportes que existen sobre la concentración superficial de COD en distintas zonas de surgencias. Se ha reportado que las surgencias tienen un efecto de dilución de las concentraciones de COD superficial, ya que el agua subsuperficial que surge, se espera presente concentraciones de COD relativamente bajas (Hansell y Carlson, 2001; Bauer *et al.*, 1998; Hansell y Peltzer, 1998). Por ejemplo, a lo largo de la costa de Oman, en el Mar de Arabia, ocurren fuertes surgencias inducidas por los vientos intensos del Monsón del suroeste. Concentraciones bajas de COD ($65\text{-}75 \mu\text{M C}$) en agua superficial se presentan durante el evento de surgencia, cuando la productividad primaria es alta, mostrando el efecto de dilución (Hansell y Peltzer, 1998). Álvarez-Salgado *et al.* (1999) también reportaron bajos valores ($\sim 70 \mu\text{M C}$) en aguas frías de fondo recién surgidas en el área adyacente a la Ría de Vigo en España.

5.4 Balances del COD para toda la bahía

El análisis de regresión para las tres campañas de muestreo indica que, en promedio, alrededor del 50% de la variabilidad del COD en Bahía San Quintín puede ser explicada en términos de la variabilidad en la salinidad. En la Figura 5 se observa que hay aportes internos de COD, ya que a pesar de la aparente relación lineal, los datos están por encima de la línea teórica de mezcla. Lo que refleja la aparente linealidad en la distribución de los datos de COD, es una mezcla intensa entre el extremo marino, y el extremo interno, ya modificado por los procesos de adición no-conservativa de COD. Los valores extremos de COD observados en la Figura 5, no se incluyeron en la regresión lineal. Dichos valores pueden deberse a algún aporte de COD del agua intersticial (i.e. resuspensión), que son valores altos de COD. Holcombe *et al.*(2001) determinan concentraciones de COD en agua intersticial de $\sim 1000 \mu\text{M}$. La magnitud de los aportes internos de COD, así como las posibles fuentes que lo generan, se discuten a continuación.

Excluyendo a Bahía Falsa durante feb-00, y la boca en sep-00, todos los subsistemas en Bahía San Quintín, mostraron flujos no-conservativos con signo positivo (Fig. 6). Esto significa que, en general, a lo largo de todo el año la intensidad de los procesos que consumen COD en la columna de agua fue superada por la intensidad de los procesos de generación de COD.

El valor negativo de ΔCOD observado en la caja 3 durante el muestreo de sep-00, probablemente se debe a que la suposición de que el muestreo en la caja 3 y en la parte oceánica fue sinóptico no es válida por las razones que se argumentan a continuación. En el muestreo de sep-00, los datos que corresponden a la boca presentaron una menor salinidad que los datos del océano (Fig. 5), lo cual es una tendencia inesperada en este sistema

hipersalino, donde muestreos anteriores han mostrado que la salinidad comúnmente se incrementa desde el océano hacia las partes internas de la laguna (Camacho-Ibar *et al.*, sometido; Millan-Núñez *et al.*, 1982). La toma de muestras del océano fue realizada de 3 a 4 días después de la toma de muestras correspondientes a la caja-3. Como se discutió anteriormente, los fuertes vientos, las bajas temperaturas y los altos valores de nitratos en la boca durante los 2 primeros días del muestreo, sugieren que en esos días se registró la etapa más intensa de un evento de surgencia. En una serie de tiempo, Millan-Núñez *et al.* (1982) observaron que la salinidad en la boca de la bahía aumentó a lo largo de un evento de surgencia, con los valores mínimos (33.40) observados durante la etapa más intensa del evento. Los resultados de estos autores mostraron que las salinidades se incrementan hacia el interior de la laguna aún bajo estas condiciones de intensa mezcla. Esto significa que los valores bajos de salinidad observados en la caja 3 durante el primer día de muestreo (~33.9) debieron ser, por lo menos, iguales si no es que mayores que los observados en el océano durante el mismo periodo. Esta observación es muy importante, ya que como se discute a continuación, las concentraciones de COD en la parte marina que se esperarían durante un evento de surgencias, deben ser menores a las que observamos en este estudio.

La concentración promedio de COD del océano en sep-00 fue de 103 μM (Tabla 1). Sin embargo, Bauer *et al.* (1998) en un estudio en el oeste de Punta Concepción, California, reportaron que durante un periodo activo de surgencias (verano), ocurrió una dilución en la concentración del COD con valores de 56 μM a 25 m de profundidad. Suponiendo que, por pertenecer ambos sitios al sistema de la Corriente de California, el agua que surge enfrente de Punta Concepción tiene propiedades similares a la del agua que surge frente a Bahía San Quintín, entonces el valor promedio observado en las estaciones marinas durante nuestro

estudio, debió ser mucho menor tres días antes, durante el máximo del evento de surgencias.

Por lo anterior, se realizó un nuevo cálculo del balance de COD para el mes de septiembre, utilizando una concentración promedio para el océano de $\sim 82 \mu\text{M}$, la cual es la concentración de COD más baja observada en los tres muestreos. El uso de esta concentración como representativa de las condiciones de surgencia intensa en el mar adyacente a San Quintín es razonable, considerando que las concentraciones de COD para aguas de surgencias reportadas por otros autores (Hansell y Peltzer, 1998; Alvarez-Salgado *et al.*, 1999) se encuentran en el intervalo de 80-90 μM . Con este nuevo cálculo, el flujo no conservativo de COD en la caja 3 sería de $+27 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, y el ΔCOD para todo el sistema sería de $\sim +20 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Fig. 9).

Para contrastar los valores de ΔCOD en Bahía San Quintín con los reportados para otros sitios, se calculó dicho flujo por unidad de volumen. Ya que el promedio de los flujos no conservativos de COD en invierno es de $\sim +8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, y el valor calculado para el verano es de $\sim +20 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, el promedio anualizado es de $+14 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$; este flujo equivale a $7 \mu\text{M C d}^{-1}$. Álvarez-Salgado *et al.* (1999) reportaron un flujo de $4.4 \mu\text{M C d}^{-1}$ para la Ría de Vigo en España, y Smith y Hollibaugh (1997) reportaron un flujo de $2 \mu\text{M C d}^{-1}$ para la Bahía de Tomales. Los flujos no conservativos de COD en Bahía San Quintín son mayores que en los de la Ría de Vigo y Bahía de Tomales, sitios que aunque también están influenciados por eventos de surgencias, prácticamente los flujos positivos no conservativos se deban a la degradación principalmente del material fitoplanctónico importado del mar adyacente (Alvarez-Salgado *et al.*, 1999; Smith y Hollibaugh, 1997).

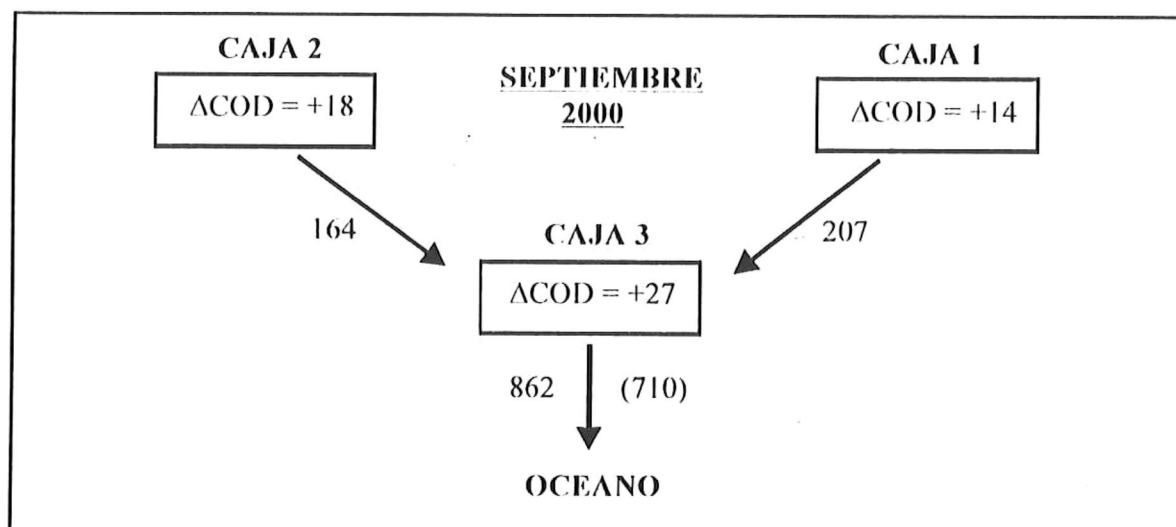


Figura 9. Balance de COD para el muestreo de septiembre - 2000. Los flujos entre cajas se reportan $\times 10^3 \text{ mol d}^{-1}$, y los flujos no conservativos en $\text{mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Los valores entre paréntesis corresponden al flujo de COD calculado con el modelo de 1-caja.

En contraste, probablemente la magnitud de los flujos no conservativos de COD en Bahía San Quintín, tengan una importante contribución de la exudación y/o lixiviación (proceso de lavado natural) por parte de los pastos marinos. De hecho, los valores de ΔCOD para invierno y verano observados en este estudio, son similares a los valores para invierno (+ 4 en enero y + 10 $\text{mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en mar-01) y para verano ($\sim +19 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en julio y sep-00) aquellos reportados para Laguna Madre (Ziegler y Benner, 1999). Esta observación es interesante, ya que mientras la cobertura por *Zostera marina* en Laguna Madre es de $\sim 75\%$, la cobertura en San Quintín es de $\sim 40\%$. En consecuencia, a pesar de la menor cobertura de pastos en San Quintín, el flujo no conservativo (por unidad de área) de COD disuelto es equivalente al de Laguna Madre. Esto indica que, o los pastos en San Quintín presentan mayores tasas de exudación, o el COD exudado es consumido con una menor intensidad, o la contribución por el fitoplancton en San Quintín es más intensa que en Laguna Madre. Estas hipótesis debieran de ser probadas con métodos específicos en estudios futuros.

5.6 Fuentes de COD

De acuerdo a Nagata (2000), la fuente primaria del COD en el mar son los productores primarios; es decir, el fitoplancton. Sin embargo, los procesos que conducen a la liberación de COD no pueden ser explicados exclusivamente por procesos fisiológicos del fitoplancton. Los procesos biológicos involucrados en la producción de COD en ecosistemas oceánicos están principalmente relacionados con la liberación de COD por el fitoplancton; la egestión (expulsión del cuerpo de materiales no digeridos), la excreción y el “sloppy feeding” por los pastoreadores; y la lisis celular inducida por los virus (Nagata, 2000). Por ejemplo en los ecosistemas costeros someros, las comunidades de productores primarios son más complejas, ya que pueden incluir, además del fitoplancton, diferentes tipos de macrovegetación (Findlay, 1998). En ecosistemas dominados por pastos, como es el caso de Laguna Madre, la lixiviación y la descomposición de los pastos marinos pueden representar fuentes dominantes de COD (Ziegler y Benner, 1999).

Es probable que las magnitudes y las variaciones estacionales de ΔCOD , a escala de toda la bahía, observadas en este estudio se puedan explicar por aportes de COD tanto por parte de los pastos marinos, como por aportes de COD de origen fitoplanctónico. Camacho-Ibar *et al.* (sometido) compararon el PNE de Bahía San Quintín con el de Bahía de Tomales, y concluyeron que la estacionalidad y la magnitud de los valores de PNE observados en Bahía San Quintín son controladas por los aportes de MO particulada proveniente del océano, tal como lo es el caso de Bahía de Tomales (Smith y Hollibaugh, 1997). Valores más altos de heterotrofia neta, de alrededor de $-30 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ se observan en ambos sitios durante el verano, reflejando los aportes más altos de detritus fitoplanctónico marino durante la época de surgencias. Sin embargo, Smith y Hollibaugh (1997) reportaron que las oscilaciones

estacionales de ΔCOD en Bahía de Tomales son insignificantes, y el valor promedio anual de ΔCOD es cercano a cero ($-0.6 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), reflejando que no hay acumulación de COD en este sitio asociada con la degradación del detritus fitoplanctónico importado. En contraste, el valor promedio de ΔCOD de verano e invierno en nuestro estudio es de $\sim +13 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, observándose una variación estacional de $+8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en invierno y de $+20 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ en verano. Si como en el caso de Tomales, en Bahía San Quintín la importación de detritus fitoplanctónico importado del océano no genera acumulación de COD, entonces la acumulación observada (i.e. ΔCOD positivo) se puede explicar por los aportes de los pastos marinos. Esta hipótesis es razonable, ya que mientras en Bahía de Tomales la cobertura de pastos solamente es del 3%, la cobertura de *Zostera marina* en Bahía San Quintín es de entre 30-40% (Camacho-Ibar *et al.*, sometido); además, la productividad (y en consecuencia la exudación) de los pastos es mas intensa en verano que en invierno (Ibarra-Obando *et al.*, 1997).

5.7 Balances de COD por subsistemas

La caja 1, en sep-00 presentó valores mas altos de ΔCOD ($+14 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) que en feb-00 y mar-01 ($+5$ y $+4 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectivamente). Las observaciones en campo indican que esta caja presenta la mayor cobertura de pastos ($\sim 40\%$; Camacho-Ibar *et al.*, sometido), por lo que probablemente esta fanerógama es la principal fuente de COD en este subsistema. Se propone que el valor de ΔCOD fue tres veces mas alto en sep-00 que en los meses de invierno, debido a que la productividad de los pastos es mas intensa en verano que en invierno (Ibarra-Obando *et al.*, 1997).

En contraste con la caja 1, el ΔCOD observado en la caja 2 durante los muestreos de

invierno fue contrastante. Mientras que en feb-00 el ΔCOD fue de $-3 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, es decir la magnitud del consumo del COD fue mayor que la magnitud de su producción, en mar-01 el ΔCOD fue claramente positivo. Para mantener el estado estacionario supuesto con el modelo, durante feb-00 Bahía Falsa requeriría haber importado $\sim 28 \times 10^3 \text{ mol d}^{-1}$ de COD desde la caja 3. Sin embargo, es importante mencionar que el valor observado de ΔCOD para dicho muestreo probablemente no sea diferente de 0, ya que el gradiente de concentraciones entre la caja 2 y la caja 3 es prácticamente nulo (i.e. las concentraciones en la caja 2 y la caja 3 fueron $130 \pm 21 \text{ } \mu\text{M}$ y $134 \pm 11 \text{ } \mu\text{M}$ respectivamente; Tabla 1). Los valores de ΔCOD claramente positivos en sep-00 y en mar-01 ($+18$ y $+12 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectivamente), indican que en dichos periodos hubo una generación neta de COD. La diferencia entre los flujos no conservativos de COD entre los dos muestreos de invierno es difícil de explicar con nuestros datos, por lo que solo se puede especular que la producción primaria que es responsable de la generación del COD fue menos intensa en feb-00 que en mar-01. Esta hipótesis se basa en las observaciones de clorofilas a, que en feb-00 presentaron un valor promedio de 2.1 mg m^{-3} ($n = 8$), mientras que en mar-01 presentaron un valor promedio de 4.2 mg m^{-3} ($n = 9$). Cabe aclarar que clorofila a posiblemente solo representa la fuente fitoplanctónica, y es probable que los aportes de COD hacia la columna de agua en esta caja, también tengan una contribución directa de los pastos, así como una contribución indirecta de los cultivos de ostión. En este último caso, es posible que las pseudoheces excretadas por los ostiones se acumulen en los sedimentos, dando lugar a un flujo alto de COD desde estos hacia la columna de agua.

La caja 3 registró consistentemente los valores mas altos de ΔCOD , así como variaciones estacionales contrastantes (Fig. 6 y Fig. 9). Aunque en esta caja también se

presentan praderas de pastos marinos, posiblemente la fuente de COD más importante sea el fitoplancton. El COD fitoplanctónico puede ser generado por el fitoplancton que se produce in situ, o por el material fitoplanctónico que se importa desde el mar adyacente y quien a su vez es el posible responsable de la condición heterotrófica neta de Bahía San Quintín (Camacho-Ibar *et al.*, 1999 y sometido).

5.8 PNE e intercambios de COD y COP entre Bahía San Quintín y el mar adyacente

Las valores negativos de la PNE observados para toda la bahía durante los tres muestreos (Tabla 4) indican que esta laguna costera es heterótrofa neta. Los resultados de PNE del modelo de 3-cajas (basados en la razón de Redfield C:N:P de 106:16:1) fueron bajos en feb-00 y mar-01, y relativamente altos ($-10 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) en sep-00. Esta oscilación estacional es similar a la reportada en estudios previos en esta laguna; por ejemplo, en feb-00 y agos-96 la PNE fue de -0.7 y $-31 \text{ mmol C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectivamente (Camacho-Ibar *et al.*, 1999). Smith y Hollibaugh (1997) reportaron que la Bahía de Tomales es heterótrofa neta en un ciclo anual, con una oscilación estacional entre una fuerte heterotrofia en verano y cerca del balance en invierno. De manera general, aunque se tienen pocos datos de la PNE en Bahía San Quintín, se puede decir que esta laguna costera tiene un comportamiento similar a la Bahía de Tomales.

Debido a que Bahía San Quintín es heterótrofa neta, necesita importar carbono orgánico para sostener dicha heterotrofia. Los flujos de CO requeridos para sostener la heterotrofia neta observada en cada muestreo fueron de $85 \times 10^3 \text{ mol d}^{-1}$ ($\sim 1 \text{ ton d}^{-1}$) en feb-00, de $409 \times 10^3 \text{ mol d}^{-1}$ ($\sim 5 \text{ ton d}^{-1}$) en sep-00 y de $261 \times 10^3 \text{ mol d}^{-1}$ ($\sim 3 \text{ ton d}^{-1}$) en mar-01. El CO que sostiene la condición heterotrófica neta de Bahía San Quintín debiera de ser

específicamente COP proveniente del océano adyacente. Esta conclusión se basa en el hecho de que todo sistema heterotrófico requiere de un aporte neto de carbono orgánico externo (Heath, 1995; Kemp *et al.*, 1997). Como se discutió anteriormente, Bahía San Quintín es un generador neto de COD a lo largo del año, y exportó hacia el mar adyacente $\sim 300 \times 10^3 \text{ mol d}^{-1}$ ($\sim 4 \text{ ton d}^{-1}$) de COD en invierno (Fig. 6) y $\sim 862 \times 10^3 \text{ mol d}^{-1}$ ($\sim 10 \text{ ton d}^{-1}$) en verano (Fig. 9). Es decir, la fuente de CO que sostiene la heterotrofia neta no puede ser COD externo, porque la bahía es un exportador neto de esa forma de carbono orgánico.

La PNE de sep-00, y por lo tanto el flujo neto de CO observado en este muestreo, es menor que los valores reportados para el periodo primavera-verano (la temporada de surgencias). El flujo neto promedio de CO para agos-95 y agos-96 calculado con los datos de Camacho-Ibar *et al.* (sometido) es de $\sim 12 \text{ ton C d}^{-1}$. Por otra parte, con una serie de tiempo en la boca de la bahía, Farfán y Álvarez-Borrego (1983) estimaron importaciones significativas de carbono de diatomeas y COP del océano, el promedio del flujo neto de COP reportado por estos autores fue equivalente a 10 Ton C d^{-1} , con un máximo al final de la serie de $\sim 30 \text{ Ton C d}^{-1}$. Las diferencias en la magnitud del flujo de carbono orgánico particulado observadas entre los estudios antes citados y este estudio, se deben probablemente a que cada uno de ellos se realizó durante diferentes etapas de los correspondientes eventos de surgencias. Como se indicó anteriormente, el muestreo de sep-00 se realizó al inicio de un evento de surgencia, por lo que la biomasa fitoplanctónica acumulada en el mar adyacente fue probablemente baja, y en consecuencia el agua de surgencias inyectada al interior de la laguna presentó altos valores de nutrientes (i.e. nitrógeno nuevo), pero bajas cantidades de clorofila. Además, a pesar de los altos valores de ACOD observados durante este muestreo, los resultados de la producción bacteriana, un sustituto de la respiración planctónica, fueron

relativamente bajos en comparación con la actividad observada en mar-01. La tasa de producción bacteriana promedio para sep-00 fue de $35 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ d}^{-1}$, mientras que la de mar-01 fue de $150 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ d}^{-1}$. Estas observaciones sobre la actividad bacteriana sugieren que la respiración de la comunidad fue relativamente baja durante sep-00, y posiblemente esa baja respiración se refleja en una PNE más cercana a cero.

5.9 Fracción lábil del COD

La estimación de COD-L con nuestros datos depende de la estimación hecha para el valor de la eficiencia de crecimiento. Recientemente una revisión de estos valores en la literatura del Giorgio y Cole (2000) reportan valores entre 50% y 30% y un valor promedio de $34 \pm 15\%$.

La eficiencia de crecimiento es una variable limitada, pero de manera general se ha encontrado que empíricamente presenta una relación directa con la tasa de crecimiento (Roland y Cole, 1999; del Giorgio y Cole, 2000), y fisiológicamente es función de la tasa específica de crecimiento (Cajal-Medrano y Maske, 1999). Sin embargo, la selección del valor de la eficiencia de crecimiento usada en el cálculo de COD-L es difícil, aunque el valor de $34 \pm 15\%$ de la revisión bibliográfica (del Giorgio y Cole, 2000) o el criterio fisiológico de Cajal-Medrano y Maske (1999) de 40%, no afectan significativamente la estimación del COD-L.

Con base en una eficiencia de crecimiento de 40%, la fracción lábil calculada para los dos periodos de muestreo (sep-00 y mar-01) varió entre 2 y 5%, mientras que para una eficiencia de 34%, el COD-L varió entre 3 y 7%. En otras palabras, la fracción de COD-L calculada para Bahía San Quintín en este estudio, no excedió el 10%.

Es probable que los valores mas representivos de COD-L para Bahía San Quintín fueran $< 5\%$, es decir, los calculados con la eficiencia de crecimiento del 40%. Sin embargo, utilizando las tasas específicas de crecimiento para cada sitio de muestreo (Tabla 8), y con base en la relación reportada por Cajal-Medrano y Maske (1999) $r = \frac{1}{\varepsilon}a + \left(\frac{1}{\varepsilon} - 1\right)\mu$, donde: $\varepsilon = 0.51$ y $a = 0.58 \text{ d}^{-1}$ y μ es la tasa específica de crecimiento, se calcularon las tasas de respiración específicas (r ; Tabla 8). Usando esta relación calculamos r en un intervalo de valores de 2 a 7 d^{-1} con un valor promedio de 5 d^{-1} , la eficiencia de crecimiento obtenida mediante la relación $Y = \frac{\mu}{\mu + r}$ va de 32 a 47 % y en promedio es del 40%. Por lo tanto, la eficiencia de crecimiento de 40% parece ser la más adecuada para las condiciones de Bahía San Quintín.

Tabla 8. Tasa específica de crecimiento, tasa de respiración y eficiencia de crecimiento bacteriana.

	Cajas	$\mu (\text{d}^{-1})$	$r (\text{d}^{-1})$	Y (%)
sep-00	1	1.68	3	36
	2	0.96	2	32
	3	2.88	4	42
mar-01	1	6.24	7	47
	2	5.28	6	47
	3	5.28	6	47

Aunque valores de COD-L menores a 5% para Bahía San Quintín pueden parecer pequeños, estos valores son razonables cuando se comparan con los reportados para otros ecosistemas costeros someros. Por ejemplo, Coffin *et al.* (1993) mencionan que el crecimiento bacteriano es mantenido por un componente lábil pequeño del total del reservorio

del COD. Esta observación fue basada en mediciones de respiración y estimaciones del consumo de COD en tres sitios dentro del Estuario de Florida (Santa Rosa Sound, la parte media del estuario y la marisma Range Point). El intervalo de eficiencias de crecimiento para Santa Rosa Sound fue de 0.4 a 35% y en promedio de 16%, para el estuario el promedio fue de 41%, y para Range Point el promedio fue del 43%. Con base en estas eficiencias de crecimiento, dichos autores calcularon que aproximadamente del 1 al 3% del total del reservorio de COD soporta el crecimiento bacteriano. Para otros ambientes costeros más profundos que Bahía San Quintín y el Estuario de Florida, las fracciones de COD-L también son relativamente bajas. Por ejemplo, Zweifel (1999) reporta valores de COD-L alrededor de 3-17 % para el Golfo de Riga. Aún en sistemas lacustres eutróficos como el lago Fredericksborg Slotsso (Dinamarca), donde las concentraciones de COD pueden ser hasta de 1000 μM , y la tasa de producción bacteriana es de $\sim 150 \mu\text{g C L}^{-1} \text{d}^{-1}$, la fracción correspondiente al carbono lábil se ha reportado en un intervalo de 5-9 % (Sondergaard *et al.*, 1995).

Los porcentajes de COD-L en la caja 1 fueron ligeramente menores que los de las cajas 2 y 3 (Tabla 5). Esta observación es interesante, ya que el brazo Bahía San Quintín que presenta una mayor cobertura de pastos, siempre presentó las concentraciones más altas de COD (Tabla 1), incluyendo las utilizadas al inicio de las incubaciones (Tabla 5). Esto sugiere que el COD producido por los pastos tiene una mayor fracción refractaria que el producido cerca de la boca y en Bahía Falsa (con una mayor contribución de COD fitoplanctónico), o que el alto tiempo de residencia del agua en este brazo permite que se acumule material orgánico disuelto más refractario (i.e. más "viejo").

La P_B fue ~ 4 veces mayor en mar-01 que en sep-00 (Tabla 6). Como esta producción

es función μ y de la B, i.e. $P_B = \mu B$, y dado que la diferencia entre las biomásas observadas en ambos periodos fue relativamente pequeña (i.e. $B \sim \text{constante}$), entonces las diferencias en la P_B observadas entre mar-01 y sep-00 están controladas principalmente por las diferencias en μ (Tabla 8).

Kirchman (2002) plantea que la P_B puede ser calculada dividiendo la razón de producción $\left(\frac{\partial B}{\partial t}\right)$ entre la biomasa o abundancia celular: $P_B = \left(\frac{\partial B}{\partial t}\right)\left(\frac{1}{B}\right)$. Sin embargo, menciona que cuando en bioensayos se minimiza la mortalidad, es correcto estimar la P_B usando el incremento en la abundancia bacteriana sobre un tiempo, como se hizo en el presente estudio.

Los valores mas altos de μ en mar-01 indican mejores condiciones de crecimiento para los ensayos realizados en este periodo. Los parámetros que controlan μ son principalmente la temperatura (Amon y Benner, 1996) los nutrientes y la disponibilidad de sustrato orgánico como el COD (Thingstad *et al.*, 1997; Zweifel, 1999), ya que la temperatura de los ensayos durante ambos periodos fue similar, se puede suponer que este parámetro tuvo una influencia pequeña en μ . Por otro lado, durante los ensayos el sustrato fue enriquecido con nutrientes inorgánicos (nitratos y fosfatos), por lo que estos tampoco se consideran determinantes en las diferencias en μ . Entonces las diferencias en μ se pueden deber al sustrato. Borsheim *et al.* (1999) realizaron un estudio de la variación mensual en la distribución vertical de COD durante un periodo de 2 años en un ecosistema costero (el Trondheimsfjord, Noruega), concluyendo que la acumulación del COD durante la época productiva es un fenómeno generalizado en ecosistemas marinos, y mencionan que no existen investigaciones para entender las razones de la acumulación de COD durante la época mas

productiva, pero que es posible que el COD acumulado en esa época sea menos degradable o sea inerte al ataque microbiano.

Dado que en sep-00 la productividad de los pastos es más intensa, probablemente hubo una mayor contribución de COD por parte de los pastos, este COD puede ser más refractario, afectando a la calidad del sustrato disponible para el bacterioplancton. Si embargo, Ducklow (2000) menciona que en sistemas acuáticos naturales, puede ocurrir una remoción bacteriana por el consumo simultáneo por los bacteriofagos y virus. La lisis viral afecta la estimación de μ , pero no se tiene forma de saber cual es el efecto. El hecho de que la μ estuviera controlada principalmente por la lisis viral y la disponibilidad de sustrato, explicaría la observación de que el porcentaje de COD-L es aparentemente independiente de la concentración total del COD (Tabla 5), lo cual es consistente con otros estudios (Sondergaard *et al.*, 1995).

6. Conclusiones

Ya que Bahía San Quintín exporta COD al mar adyacente, el carbono que importa para sostener la heterotrofia neta tiene que ser carbono orgánico particulado.

La exportación de COD hacia el mar adyacente es mayor en verano que en invierno. Esta diferencia se debe probablemente a una mayor generación de COD durante el verano dentro de la bahía por la exudación y lixiviación de los pastos, así como por el reciclamiento del COP fitoplanctónico, tanto del importado desde el mar adyacente como del COP fitoplanctónico generado in situ.

El porcentaje de COD-L en el brazo de Bahía San Quintín es ligeramente menor que el porcentaje de Bahía Falsa y la boca. Ello probablemente se debe a que el COD generado por los pastos tenga una mayor fracción refractaria, y el mayor tiempo de residencia del agua en este brazo también puede permitir la mayor acumulación de COD refractario.

La fracción correspondiente al COD-L es aparentemente pequeña (~ 5%) y relativamente independientemente de la cantidad de COD total, sugiriendo que el consumo bacteriano de COD en Bahía San Quintín está probablemente limitado por la calidad del sustrato orgánico y la lisis viral.

7. Referencias

- Aguirre-Muñoz, A., Buddemeier, R.W., Camacho-Ibar, V.F., Carriquiry, J.D., Ibarra-Obando, S.E., Massey, B., Smith, S.V., Wulff, F., 2001. Sustainability of coastal resources in San Quintín, Mexico. *Ambio* 30: 142-149.
- Alvarez-Salgado, X.A., Doval, M.D., Pérez, F.F., 1999. Dissolved organic matter in shelf waters off the Ría de Vigo (NW Iberian upwelling system). *Journal of Marine Systems* 18: 383-394.
- Alvarez-Salgado, X.A., Miller, A.E.J., 1999. Dissolved organic carbon in a large macrotidal estuary (the Humber, UK): behaviour during estuarine mixing. *Marine Pollution* 37: 216-224.
- Aminot, A., El-Sayed, M.A., Keerouel, R., 1990. Fate of natural and antropogenic dissolved organic carbon in the macrotidal Elorn estuary (France). *Marine Chemistry* 29: 255-275.
- Amon, R.M., Benner, R., 1994. Rapyd cycling of hihg-molecular-weight dissolved organic matter in the ocean. *Nature* 369: 549-552.
- Amon, R.M., Benner, R., 1996. Bacterial utilization of diferente size classes of dissolved organic matter. *Limnology Oceanography* 41: 41-51.
- Azam, F., Fenche, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, L.A., Thingstad, F., 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series* 10: 257-263.
- Azam, F., 1998. Microbial control of oceanic carbon flux: the plot thickens. *Science* 280: 694-696.
- Bakun, A., Nelson, S.C., 1977. Climatology of upwelling related processes off Baja California. *CALCOFI Report* 19: 107-127.

- Bauer, J.E., Druffel, E.R.M., Williams, P.M., Wolgast, D.M., Griffin, S., 1998. Temporal variability in dissolved organic carbon and radiocarbon in the eastern North Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research* 103: 2867-2881.
- Bauer, J.E., Druffel, E.R.M., Wolgast, D.M., Griffin, S., Masiello, C.A., 1998. Distributions of dissolved organic and inorganic carbon and radiocarbon in the eastern North Pacific continental margin. *Deep Sea Research II* 45: 689-713.
- Borsheim, K.Y., Mykkestad, S.M., 1997. Dynamics of DOC in the Norwegian Sea inferred from monthly profiles collected during 3 years at 66°N, 2°E. *Deep Sea Research I* 44: 593-601.
- Borsheim, K.Y., Mykkestad, S.M., Sneli, J-A., 1999. Monthly profiles of DOC, mono- and polysaccharides at two locations in the Trondheimsfjord (Norway) during two years. *Marine Chemistry* 63: 255-272.
- Cajal-Medrano, R., Maske, H., 1999. Growth efficiency, growth rate and the remineralization of organic substrate by bacterioplankton-revisiting the Pirt model. *Aquatic Microbial Ecology* 19: 119-128.
- Camacho-Ibar, V.F., Carriquiry, J.D., Smith, S.V., 1997. Arid Pacific and Gulf of California Coasts: Bahía San Quintín (a teaching example). In: Comparison of carbon, nitrogen and phosphorous fluxes in Mexican Coastal Lagoons. LOICZ reports and studies No. 10, LOICZ, Texel, The Netherlands. 9-15 pp.
- Camacho-Ibar, V.F., Carriquiry, J.D., Smith, S.V., 1999. Bahía San Quintín, Baja California: N/P budgets within compartments in a coastal lagoon. In: Mexican and Central American Coastal Lagoon Systems: Carbon, Nitrogen and Phosphorous fluxes. LOICZ reports and studies No. 13, LOICZ, Texel, the Netherlands. IN PRESS.

- Carlson, C.A., Ducklow, H.W., Michaels, A.F., 1996. Growth of bacterioplankton and consumption of dissolved organic carbon in the Sargasso Sea. *Aquatic Microbial Ecology* 10: 69-85.
- Cauwet, G., Siderov, I., 1996. The biogeochemistry of Lena River: organic carbon and nutrients distribution. *Marine Chemistry* 53: 211-227.
- Cifuentes, L.A., Eldridge, P.M., 1998. A mass- and isotope-balance model of DOC mixing in estuaries. *Limnology and Oceanography* 43: 1872-1882.
- Coffin, R.B., Connolly, J.P., Harris, P.S., 1993. Availability of dissolved organic carbon to bacterioplankton examined by oxygen utilization. *Marine Ecology Progress Series* 101: 9-22.
- Chen, R.F., Fry, B., Hopkinson, C.S., Repeta, D.J., Peltzer, E.T., 1996. Dissolved organic carbon on Georges Bank. *Continental Shelf Research* 16: 409-420.
- del Giorgio, P.A., Cole, J. J., 2000. Bacterial energetics and growth efficiency, In: Kirchman, D.L., (Ed.), *Microbial Ecology of the Ocean*. John Wiley, New York, pp. 289-325.
- Doval, M.D., Alvarez-Salgado, X.A., Pérez, F.F., 1997. Dissolved organic matter in a temperate embayment affected by coastal upwelling. *Marine Ecology Progress Series* 157: 21-37.
- Ducklow, H., 2000. Bacterial production and biomass in the oceans. In: Kirchman, D.L., (Ed.), *Microbial Ecology of the Ocean*. John Wiley, New York, pp. 85-119.
- Farfán, B.C., Alvarez-Borrego, S., 1983. Variability and fluxes of nitrogen and organic carbon at the mouth of a coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 17: 599-612.

- Findlay, S., Sinsabaugh, R.L., Fischer, D.T., Franchini, P., 1998. Sources of dissolved organic carbon supporting planktonic bacterial production in the tidal freshwater Hudson River. *Ecosystems* 1: 227-239.
- Fisher, T.R., Hagy, J.D., Rochelle-Newall, E., 1998. Dissolved and particulate organic carbon in Chesapeake Bay. *Estuaries* 21: 215-229.
- Gordon, Jr., Boudreau, D.C., Mann, P.R., Ong, K.H., Silvert, J.E., Smith, W.L., Wattayakorn, S.V., Wulff, G., Yanagai, F., 1996. LOICZ biogeochemical modeling guidelines. LOICZ reports and studies No. 5. LOICZ, Texel, The Netherlands.
- Guo, L., Santsci, P.H., Bianchi, T.S., 1999. Dissolved organic matter in estuaries of Gulf of Mexico. In: Bianchi, S., Pennock J.R., Twilley, R.R., (Eds.), *Biogeochemistry of Gulf of Mexico Estuaries*. John Wiley, New York, pp. 269-299.
- Hansell, D.A., Carlson, C.A., 2001. Marine dissolved organic matter and carbon cycle. *Oceanography* 14: 41-49.
- Hansell, D.A., Peltzer, E.T., 1998. Spatial and temporal variations of total organic carbon in the Arabian Sea. *Deep Sea Research II* 45: 2171-2193.
- Heath, M., 1995. An holistic analysis of the coupling between physical and biological processes in the coastal zone. *Ophelia* 42:95-125.
- van Heemst, J.D.H., Megens, L., Hatcher, P.G., de Leeuw, J.W., 2000. Nature, origin and average age of estuarine ultrafiltered dissolved organic matter as determined by molecular and carbon isotope characterization. *Organic Geochemistry* 31: 847-857.
- Holcombe, B.L., Keil, R.G., Devol, A.H., 2001. Determination of pore-water dissolved organic carbon fluxes from Mexican margin sediments. *Limnology and Oceanography* 46: 298-308.

- Ibarra-Obando, S.E., Huerta-Tamayo, R., 1987. Blade production of *Zostera marina* L. during the summer-autumn period on the Pacific coast of Mexico. *Aquatic Botany* 28: 301-315.
- Ibarra-Obando, S.E., Boudouresque, C. F. Roux, M., 1997. Leaf dynamics and production of a *Zostera marina* bed near its southern distributional limit. *Aquatic Botany* 58: 99-112.
- Jumars, P.A., Penry, D.L., Baross, J.A., Perry, M.J., Frost, B.W., 1989. Closing the microbial loop: dissolved carbon pathway to heterotrophic bacteria from incomplete ingestion, digestion and absorption in animals. *Deep Sea Research* 36: 483-495.
- Kemp, W.M., Smith, E.M., Marvin-DiPasquale, M., Boynton, W.R., 1997. Organic carbon balance and net ecosystem metabolism in Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series* 150: 229-248.
- Kirchman, D.L., 2002. Calculating microbial growth rates from data on production and standing stocks. *Marine Ecology Progress Series* 233: 303-306.
- Lara-Lara, J.R., Alvarez-Borrego, S., Smel, F.L., 1980. Variability and tidal exchange of ecological properties in a coastal lagoon. *Estuarine and Coastal Marine Science* II: 613-637.
- Lara, R.J., Rachold, V., Kattner, G., Hubberten, H.W., Guggenberger, G., Skoog, A., Thomas, D.N., 1998. Dissolved organic matter and nutrients in the Lena River, Siberian Arctic: characteristics and distribution. *Marine Chemistry* 59: 97-99.
- Largier, J.L., Hollibaugh, J.T., Smith, S.V., 1997. Seasonally hypersaline estuaries in Mediterranean-climate region. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 45: 789-797.
- Mannino, A., Harvey, H.R., 2000. Biochemical composition of particles and dissolved organic matter along an estuarine gradient: Sources and implications for DOM reactivity. *Limnology and Oceanography* 45: 775-788.

- Mantoura, R.F.C., Woodward, E.M.S., 1983. Conservative behaviour of riverine dissolved organic carbon in the Severn Estuary, chemical and geochemical implications. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 47: 1293-1309.
- Millan-Nuñez, R., Alvarez-Borrego, S., Nelson, M.D., 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.
- Miller, A.E.J., 1999. Seasonal investigations of dissolved organic carbon dynamics in the Tamar Estuary, U.K. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 49: 891-908.
- Morales-Zamorano, L.A., Cajal-Medrano, R., Orellana-Cepeda, E., Jiménez-Perez, L.C., 1991. Effect of tidal dynamics on planktonic community in a coastal lagoon of Baja California, Mexico 78:229-239.
- Nagata, T., 2000. Production mechanisms of dissolved organic matter. In: Kirchman, D.L., (Ed.), *Microbial Ecology of the Ocean*. John Wiley, New York, pp. 121-152.
- Odum, E.P., 1969. The Strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270.
- Pettine, M., Patrolecco, L., Manganello, M., Capri, S., Farrace, M.G., 1999. Seasonal variations of dissolved organic matter in the northern Adriatic Sea. *Marine Chemistry* 64: 153-169.
- Porter, K.G., Feig, Y.G., 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnology and Oceanography* 25:943-948.
- Roland, F., Cole, J.J., 1999. Regulation of bacterial growth efficiency in a large turbid estuary. *Aquatic Microbial Ecology* 20: 31-38.
- Sharp, J.H., 1997. Marine dissolved organic carbon: Are the older values correct?. *Marine Chemistry* 56: 265-277.

- Smith, S.V., Hollibaugh, J.T., 1997. Annual cycle and interannual, variability of ecosystem metabolism in a temperate climate embayment. *Ecological Monographs* 67: 509-533.
- Smith, S.V., Ibarra-Obando, S., 1997. Comparison of net gross budget for Bahía San Quintín. In: Comparison of carbon, nitrogen and phosphorus fluxes in mexican coastal lagoons. LOICZ reports and studies No. 10, LOICZ, Texel, the Netherlands, pp. 71-73.
- Sondergaard, M., Borch, N.H., Riemann, B., 2000. Dynamics of biodegradable DOC produced freshwater plankton communities. *Aquatic Microbial Ecology* 23: 73-83.
- Strom, S.L., Benner, R., Ziegler, S., Dagg, M.J., 1997. Planktonic grazers are a potentially important source of marine dissolved organic carbon. *Limnology and Oceanography* 42: 1364-1374.
- Thingstad, T.F., Hagstrom, A., Rassoulzadegan, F., 1997. Accumulation of degradable DOC in surface waters: Is it caused by a malfunctioning microbial loop?. *Limnology and Oceanography* 42: 398-404.
- Tupas, L.M., Popp, B.N., Karl, D.M., 1994. Dissolved organic carbon in oligotrophic waters: experiments on sample preservation, storage and analysis. *Marine Chemistry* 45: 207-216.
- Vedre, K., Heldal, M., Norland, S., Bratbak, G., 2002. Elemental composition (C, N, P) and cell volume of exponentially growing and nutrient-limited bacterioplankton. *Applied and Environmental Microbiology* 68: 2965-2971.
- Williams, P.M., Bauer, J.E., Robertson, J., Wolgast, D.M., Occelli, M.L., 1993. Report on DOC and DON measurements made at Scripps Institution of Oceanography. *Marine Chemistry* 41: 271-282.

- Williams, P.J. le B., 1995. Evidence for the seasonal accumulation of carbon-rich dissolved organic matter, its scale in comparison with changes in particulate material and the consequential effect on net C/N assimilation ratios. *Marine Chemistry* 51: 17-29.
- Williams, P.J. le B., 2000. Heterotrophic bacteria and the dynamics of dissolved organic material. In: Kirchman, D.L., (Ed.), *Microbial Ecology of the Ocean*. John Wiley, New York, pp. 153-199
- Ziegler, S., Benner, R., 1999. Dissolved organic carbon cycling in a subtropical seagrass-dominated lagoon. *Marine Ecology Progress Series* 180: 149-160.
- Zweifel, U.L., Wikner, J., Hagstrom, A., Lundberg, E., Norrman, B., 1995. Dynamics of dissolved organic carbon in a coastal ecosystem. *Limnology and Oceanography* 40: 299-305.