



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

**PRODUCCION Y BIOMASA DEL BACTERIOPLANCTON
EN EL DELTA DEL RIO COLORADO Y SAN FELIPE, B.C.,
GOLFO DE CALIFORNIA**

**TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS PRESENTA:**

MARIA VICTORIA OROZCO BORBON



ENSENADA, B.C.

FEBRERO, 1995

PRODUCCION Y BIOMASA DEL BACTERIOPLANCTON EN EL DELTA DEL RIO
COLORADO Y SAN FELIPE, B.C., GOLFO DE CALIFORNIA

TESIS
QUE PRESENTA

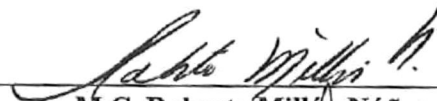
MARIA VICTORIA OROZCO BORBON



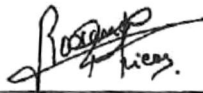
M.C. Ramón Cajal Medrano
Director



Dr. Eduardo Santamaría del Ángel
Sinodal



M.C. Roberto Millán Núñez
Sinodal



M.C. Roxana Rico Mora
Sinodal



Dr. Leonardo Lizárraga Partida
Sinodal

RESUMEN

Con la finalidad de comparar la biomasa y producción bacteriana con la fitoplanctónica en el Alto Golfo de California y determinar la relación entre la biomasa y variables ambientales, se realizaron series de tiempo y experimentos de crecimiento bacteriano en tres localidades con distinta turbidez, una zona muy turbia (Estación 8), una intermedia (Santa Clara) y una clara (San Felipe) durante 1990 y 1991. Se colectaron muestras de agua de mar superficial a intervalos de dos horas (Estación 8) y cada 4 horas (Santa Clara y San Felipe). Se realizaron además, durante 1990 tres muestreos en 17 estaciones del Delta del Río Colorado para determinar la variación espacial de abundancias y biomasa bacterianas. Los resultados obtenidos indican que la dinámica del bacterioplancton marino en la región del Alto Golfo de California es compleja y está gobernada por diferentes variables físicas y químicas, las cuales determinan y caracterizan a las tres zonas de muestreo. En la Estación 8 se presentan grandes abundancias y biomasa bacterianas las que, aparentemente constituyen la principal fuente de carbono para el plancton, por lo tanto se puede decir que es un ecosistema heterotrófico que no se ajusta a modelos y patrones establecidos en donde las variaciones bacterianas se explican por el fitoplancton, en cambio la marea ejerce un control sobre el seston orgánico y éste sobre las bacterias. Las abundancias y biomasa bacterianas presentaron comportamiento periódico con respecto a las mareas, con mínimos en flujo y máximos en reflujos que es cuando existen las mayores concentraciones de seston orgánico por efecto de la resuspensión de sedimentos, indicando que el origen de las bacterias es bentónico. En Santa Clara los resultados mostraron una mayor relación entre el fitoplancton y el bacterioplancton, aunque se detectó que la marea ejerce influencia sobre las biomasa y abundancias bacterianas persistiendo un componente de bacterias bentónicas aportadas por el sedimento a la columna de agua. En San Felipe se observó una mayor relación entre el fitoplancton y el bacterioplancton así como con la temperatura. Este contraste entre las tres zonas de estudio sugiere que el bacterioplancton en el Delta del Río Colorado es la base trófica que sustenta al plancton. Las tasas de crecimiento bacteriano fueron similares en los tres lugares de muestreo, lo que indica que las bacterias no están limitadas por sustrato. Se mostraron diferencias únicamente entre los meses de muestreo, siendo mayores en verano y menores en invierno. En el Delta del Río Colorado las mayores abundancias y biomasa bacterianas se presentaron en las estaciones del Río Colorado en donde se presentaron las mayores concentraciones de seston orgánico, con un incremento de las mismas de sur a norte del estuario. Se encontraron además mayores abundancias y biomasa bacterianas en la costa de Sonora que en la de Baja California.

**Que lo alaben el cielo y la tierra,
los mares y todo lo que se mueve en ellos.
Salmo 69:34**

**Y sobre el mar he puesto su mano
y sobre los ríos su diestra.
Salmo 89:25**

DEDICATORIA

A mi madre:

Mercedes Borbón por su amor

En memoria de mi padre :

Juan Orozco.

A mi razón de vivir, mis hijos: Agustín y Juan Ismael

A mi numerosa familia.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma de Baja California por mi formación profesional en especial a la Facultad de Ciencias Marinas e Instituto de Investigaciones Oceanológicas.

A mi director de Tesis M.C. Ramón Cajal Medrano por haber despertado mi interés en los procesos microheterotróficos, por su apoyo, sugerencias y consejos en la realización de este trabajo de tesis.

A mis sinodales M.C. Roberto Millán Núñez, Dr. Eduardo Santamaría del Angel, Dr. Leonardo Lizárraga Partida y M.C. Roxana Rico Mora por sus sugerencias, desinteresada ayuda y orientación en el desarrollo del presente trabajo.

A mis compañeros de aventuras en el delta: Almita, Eduardo, Alex, Lola, Chavita, Primi, Martín, Güera, Amilcar, Cándido, Karla, Pedro y Renato.

En especial a mi amiga Araceli Meléndez C. por su ayuda incondicional en la composición del escrito.

A las chicas del I.I.O. Almita, Rosita, Hortencia y Magui por su amistad. A Ignacio Romero Vargas y Lorena Ríos por sus detalles gracias.

A mis compañeros de trabajo en el I.I.O. en especial al Dr. Efraín A. Gutiérrez-Galindo, M.C. José A. Segovia Zavala, M.C. Francisco Delgadillo Hinojosa, Ocean. Albino Muñoz Barbosa, Ocean. Julio Villaescuza Celaya y M.C. Ricardo Vidal Talamantes por su valiosa ayuda así como al Ocean. Roberto Pérez Higuera y M.C. Luis Galindo Bect por su composición fotográfica.

A mi maestro de siempre Gilberto Flores Muñoz.

A todas las personas que de una u otra manera intervinieron en la realización de la presente.

CONTENIDO

1. INTRODUCCION	1
1.1 Objetivos	6
2. MATERIALES Y METODOS	7
2.1 Descripción del Area de Estudio	7
2.2 Métodos de Campo	9
2.3 Métodos de Análisis	10
2.4 Métodos Estadísticos	13
3. RESULTADOS	15
3.1 Estación 8	15
3.2 Santa Clara	24
3.3 San Felipe	33
3.4 Descripción Global	42
3.5 Distribución bacteriana en el Delta del Río Colorado	44
4. DISCUSION	47
5. CONCLUSIONES	57
6. LITERATURA CITADA	58

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Determinación promedio de variables en Estación 8.	16
Tabla 2. Análisis de varianza de una vía (95%) y prueba de comparaciones múltiples <i>a posteriori</i> de Tukey entre meses de muestreo en Estación 8.	17
Tabla 3. Coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los componentes significativos calculados del análisis de componentes principales (ACP) en Estación 8 para febrero.	18
Tabla 4. Coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los componentes significativos calculados del análisis de componentes principales (ACP) en Estación 8 para abril.	18
Tabla 5. Coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los componentes significativos calculados del análisis de componentes principales (ACP) en Estación 8 para junio.	18
Tabla 6. Tasas de crecimiento específico y tiempos de duplicación (horas) en el Alto Golfo de California.	23
Tabla 7. Determinación promedio de variables en Santa Clara.	25
Tabla 8. Análisis de varianza de una vía (95%) y prueba de comparaciones múltiples <i>a posteriori</i> de Tukey entre meses de muestreo en Santa Clara.	26
Tabla 9. Coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los componentes significativos calculados del análisis de componentes principales (ACP) en Santa Clara para septiembre.	27
Tabla 10. Coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los componentes significativos calculados del análisis de componentes principales (ACP) en Santa Clara para febrero.	27
Tabla 11. Coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los componentes significativos calculados del análisis de componentes principales (ACP) en Santa Clara para mayo.	27

Cont...

Tabla 12. Determinación promedio de variables en San Felipe.	34
Tabla 13. Análisis de varianza de una vía (95%) y prueba de comparaciones múltiples <i>a posteriori</i> de Tukey entre meses de muestreo en San Felipe.	35
Tabla 14. Coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los componentes significativos calculados del análisis de componentes principales (ACP) en San Felipe para septiembre.	37
Tabla 15. Coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los componentes significativos calculados del análisis de componentes principales (ACP) en San Felipe para febrero.	37
Tabla 16. Coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los componentes significativos calculados del análisis de componentes principales (ACP) en San Felipe para mayo.	37
Tabla 17. Análisis de varianza de una vía (95%) y prueba de comparaciones múltiples <i>a posteriori</i> de Tukey entre zonas de muestreo en el Alto Golfo de California.	43
Tabla 18. Distribución espacial de bacterias y seston orgánico en el Delta del Río Colorado durante febrero-junio.	43
Tabla 19. Análisis de varianza de una vía (95%) y prueba de comparaciones múltiples <i>a posteriori</i> de Tukey entre zonas de muestreo para biomasa bacteriana en el Delta del Río Colorado.	43
Tabla 20. Porcentajes de materia orgánica en sedimento del Estuario del Río Colorado, junio 1989.	43

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localización del área y distribución de estaciones de muestreo.	8
Figura 2. Altura de marea nmm (a), biomasa bacteriana mgCm^{-3} (b), seston orgánico en suspensión mg l^{-1} (c) y clorofila <i>a</i> mgm^{-3} (d) en Estación 8 para febrero.	20
Figura 3. Altura de marea nmm (a), biomasa bacteriana mgCm^{-3} (b), seston orgánico en suspensión mg l^{-1} (c) y clorofila <i>a</i> mgm^{-3} (d) en Estación 8 para abril.	21
Figura 4. Altura de marea nmm (a), biomasa bacteriana mgCm^{-3} (b), seston orgánico en suspensión mg l^{-1} (c) y clorofila <i>a</i> mgm^{-3} (d) en Estación 8 para junio.	22
Figura 5. Altura de marea nmm (a), biomasa bacteriana mgCm^{-3} (b), seston orgánico en suspensión mg l^{-1} (c) clorofila <i>a</i> mgm^{-3} (d) y productividad orgánica primaria $\text{mgCm}^{-3}\text{h}^{-1}$ (e) en Santa Clara para septiembre.	29
Figura 6. Altura de marea nmm (a), biomasa bacteriana mgCm^{-3} (b), clorofila <i>a</i> mgm^{-3} (c) y productividad orgánica primaria $\text{mgCm}^{-3}\text{h}^{-1}$ (d) en Santa Clara para febrero.	31
Figura 7. Altura de marea nmm (a), biomasa bacteriana mgCm^{-3} (b), clorofila <i>a</i> mgm^{-3} (c) y productividad orgánica primaria $\text{mgCm}^{-3}\text{h}^{-1}$ (d) en Santa Clara para mayo.	32
Figura 8. Altura de marea nmm (a), biomasa bacteriana mgCm^{-3} (b), seston orgánico en suspensión mg l^{-1} (c), clorofila <i>a</i> mgm^{-3} (d) y productividad orgánica primaria $\text{mgCm}^{-3}\text{h}^{-1}$ (e) en San Felipe para septiembre.	38
Figura 9. Altura de marea nmm (a), biomasa bacteriana mgCm^{-3} (b), clorofila <i>a</i> mgm^{-3} y productividad orgánica primaria $\text{mgCm}^{-3}\text{h}^{-1}$ (d) en San Felipe para febrero.	40
Figura 10. Altura de marea nmm (a), biomasa bacteriana mgCm^{-3} (b), clorofila <i>a</i> mgm^{-3} (c) y productividad orgánica primaria $\text{mgCm}^{-3}\text{h}^{-1}$ (d) en San Felipe para mayo.	41
Figura 11. Biomasa bacteriana en mgCm^{-3} en las diferentes estaciones del muestreo del Delta del Río Colorado durante febrero (a), abril (b) y junio (c).	45
Figura 12. Seston orgánico en suspensión en mg l^{-1} en las diferentes estaciones del muestreo del Delta del Río Colorado durante abril (a) y junio (b).	46

1. INTRODUCCION

La aplicación de técnicas nuevas para la determinación de biomasa (microscopía de epifluorescencia) y de actividad bacteriana (microautoradiografía, incorporación de timidina tritiada, alargamiento celular con ácido nalidíxico, frecuencia de células en división) ha permitido demostrar que las bacterias son una fracción significativa del plancton en el océano, comparable en biomasa con el zooplacton (Azam y Ammerman, 1984) y con el fitoplancton en zonas turbias (Griffith *et al.*, 1990).

Estimaciones conservadoras del flujo de carbón indican que la productividad bacteriana en el océano equivale de un 10 a 50% de la productividad orgánica primaria (Furhman y Azam, 1982; Azam *et al.*, 1983) mientras que en estuarios y cuerpos costeros es igual o mayor a la del fitoplancton (Griffith *et al.*, 1990; Findlay *et al.*, 1991; Morales-Zamorano *et al.*, 1991), porque la actividad heterotrófica y la abundancia bacteriana están asociadas con material particulado y alta turbidez (Clarke y Joint, 1986; Plummer *et al.*, 1987) mientras que la productividad orgánica primaria se ve disminuída.

Recientemente se ha demostrado que en el océano abierto existe una relación trófica fitoplancton-bacterias, donde la producción bacteriana es regulada por la producción fitoplanctónica (Cole *et al.*, 1988; Jonas y Tuttle, 1990; White *et al.*, 1991; Abreu *et al.*, 1992; Jürgens y Güde, 1994). Esta regulación se da porque una parte del carbono fijado por fotosíntesis es exudado como material orgánico, contribuyendo al incremento del reservorio de carbono orgánico disuelto (Lancelot, 1979; Mague *et al.*, 1980; Valdstein *et al.*, 1989; Williams, 1990; Wood *et al.*, 1992) La escala de exudación y los factores que la controlan son tema de controversia (Sharp, 1977; Williams, 1990). En los estuarios esta relación fitoplancton-bacterias no siempre se cumple (Painchaud y Therriault, 1989; Findlay *et al.*, 1991) debido a una mayor interacción entre los microorganismos y el ambiente, la cual es afectada por factores terrestres y oceánicos, de tal manera que la relación fitoplancton-bacterias, puede variar en escalas cortas de tiempo y espacio (McManus y Peterson, 1988).

El crecimiento de bacterias, ocasionado por entradas alóctonas de carbono orgánico y la disminución por presión de pastoreo (Kirchman *et al.*, 1989) alteran la razón producción bacteriana-producción fitoplanctónica, la cual puede cambiar, dependiendo de la cantidad de materia orgánica resultante de la exudación y decaimiento del fitoplancton así como de la excreción del zooplancton y restos de fitoplancton (sloppy feeding) (Sharp, 1977; Lampert, 1978; Hammary y Eberlein, 1981; Bidigare, 1983; Pomeroy y Wiebe, 1993). La relación entre el crecimiento de fitoplancton y bacterias, depende de qué tan rápido las bacterias respondan a cambios en el ambiente, si la respuesta es lenta, los cambios en el crecimiento bacteriano no parecen estar relacionados con la producción fitoplanctónica (Chin-Leo y Kirchman, 1990).

Existen otros factores reguladores de la tasa de crecimiento y producción bacteriana, (White *et al.*, 1991; Galvao y Fritz 1991), por ejemplo Hoch y Kirchman (1993) mencionan que la calidad y cantidad de sustrato así como la temperatura son reguladores importantes de la tasa de crecimiento y producción bacteriana en estuarios y zonas de marismas. Por otra parte, Clarke y Joint (1986) y Plummer *et al.* (1987), en el estuario Tammar (Inglaterra) encontraron que la actividad heterotrófica y la abundancia bacteriana están asociadas con material particulado y máxima turbidez, aunque es necesario distinguir entre bacterias libres y adheridas a partículas por medio de técnicas apropiadas.

Las bacterias adheridas y bentónicas en los estuarios frecuentemente están correlacionadas con carbón orgánico particulado (Clarke y Joint, 1986; Painchaud y Therriault, 1989) lo que indica que la abundancia de bacterias adheridas en estuarios está determinada por procesos de resuspensión del material particulado, las ventajas de la adhesión son, el desarrollo del potencial heterotrófico por célula, ventajas nutricionales debido a la absorción de materia orgánica disuelta acumulada en la interfase líquido-sólido y protección del pastoreo por el zooplancton (Goulder *et al.*, 1981).

En los últimos años se ha avanzado en el conocimiento del proceso de adhesión de las bacterias. Aunque el mecanismo no es todavía claro, se conoce que las bacterias se comportan como partículas coloidales y la interacción inicial entre la célula bacteriana y la superficie sólida

es el resultado de fuerzas físico-químicas, entre las más importantes están las fuerzas de atracción de Vander-Walls y fuerzas repulsivas electrostáticas (Austin, 1988 y 1990).

Algunas bacterias además de poseer estructuras especializadas para la adhesión (fimbrias) secretan polímeros que funcionan como adhesivo (Austin, 1990). Hobbie y Lee (1979) encontraron filamentos en bacterias esféricas y fusiformes. Biddanda (1986) encontró en bacilos matrices extracelulares de mucopolisacáridos que funcionan como puentes entre partícula y partícula, lo que da lugar a la formación de agregados a partir de distintas fuentes, como pastos marinos, macroalgas, fitoplancton, zooplancton y heces (Robertson *et al.*, 1982; Biddanda y Pomeroy, 1988; Alber y Valiela, 1994).

La importancia de los agregados de bacterias y material particulado radica en que éstos, como fuente de energía, son más accesibles para los macroconsumidores que las bacterias libres (Pomeroy, 1984; Alber y Valiela, 1994), de tal manera que la transferencia de energía de los agregados microbianos directamente a la cadena de alimentos sin mediación de las múltiples etapas del enlace microbiano puede ser la mejor vía para el flujo de carbón y energía a altos niveles tróficos en sistemas acuáticos (Biddanda, 1986), como puede ser el caso del Delta del Río Colorado, en el Alto Golfo de California donde existe una gran turbidez debido al amplio intervalo de mareas, las cuales están consideradas entre las mayores del mundo (Bourillón-Moreno *et al.*, 1988), y en donde las zonas de marismas contribuyen con cantidades significativas de detrito y materia orgánica disuelta.

Actualmente, el estuario del Delta del Río Colorado presenta comportamiento antiestuarino (Alvarez-Borrego y Galindo-Bect, 1974) debido al escaso flujo de agua dulce del Río Colorado, ya que desde 1935 el agua del Río se atrapa en el Lago Mead en Estados Unidos, mientras que a México le llega un caudal de 1,850 millones de metros cúbicos al año (González-Casillas, 1991) el cual se destina al valle de Mexicali para uso agrícola, por lo tanto se puede decir que no existe un aporte de carbón orgánico riverino al estuario.

El carbono orgánico en el Delta del Río Colorado debe de provenir de varias fuentes: a) del fitoplancton; b) del sedimento en suspensión y c) en su mayoría de la materia orgánica detrital de las marismas con bacterias asociadas (macroagregados).

Recientemente se ha descubierto que las bacterias marinas y su biomasa, constituyen una fuente de carbono y de energía para consumidores tales como filtradores, ciliados y flagelados heterótrofos (Valdstein *et al.*, 1989; Langdon y Newell, 1990; Crosby y Newell, 1990; Chalermwat *et al.*, 1991). Moriarty (1977) señala que el carbón bacteriano constituye cerca del 20% del carbón orgánico estomacal en algunos grupos de camarones y que estos seleccionan partículas ricas en bacterias, por otra parte Morales-Zamorano *et al.*, (1991) encontraron en una laguna costera de Baja California, México evidencia de pastoreo por flagelados y otros heterótrofos, esto implica que además del papel de mineralización, que tradicionalmente se les ha atribuido, su función más importante es la conversión del material orgánico disuelto no aprovechable (MOD) para otros organismos en biomasa con valor nutritivo.

A pesar de la restricción del flujo del Río Colorado y debido a algunas características del área como son, la ausencia casi total de vegetación sumergida, columna de agua somera, extensas planicies de inundación, elevada turbidez y vegetación emergida, hacen que la zona adquiera gran relevancia para la protección de juveniles y postlarvas de cerca de 50 especies de crustáceos y peces (García-Pámanes *et al.*, 1994), entre las cuales se pueden mencionar a especies de crustáceos de importancia comercial como son el camarón *Penaeus stylirostris* y *Penaeus californiensis* (Felix-Pico y Mathews, 1975) así como de algunos peces considerados en peligro de extinción como es el caso de la totoaba *Totoaba macdonaldi* y el pequeño delfín conocido como la vaquita *Phocoena sinus* (Hernández-Ayón *et al.*, 1993). Debido a la alta productividad de la zona, su diversidad biológica así como la importancia en la preservación de especies ha sido declarada por decreto presidencial del 10 de junio de 1993 **Reserva de La Biósfera Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado** (Guillén-Méndez, 1994; Programa de Manejo Reserva de la Biósfera Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado, 1994)

La sobreexplotación del camarón, totoaba y otras especies comerciales, los efectos no cuantificados del cambio climático global sobre la variabilidad de especies marinas, aunados a la disminución del aporte de agua dulce por el Río Colorado han contribuido al decaimiento en la producción pesquera de la región (Programa de Manejo Reserva de la Biósfera Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado, 1994) por lo que, recientemente ha existido interés por parte de las sociedades cooperativas e iniciativa privada para establecer cultivos comerciales de camarón en zonas adyacentes al Delta del Río Colorado, lo que podría generar alimentos, empleos y divisas, y por lo tanto constituir una perspectiva importante desde el punto de vista económico. Para el establecimiento de las zonas más factibles para el cultivo de crustáceos como el camarón y moluscos bivalvos, se requiere de información científica básica como es el cuadro ambiental, principalmente los factores ecológicos, fisicoquímicos y biológicos así como la determinación espacio-temporal de biomasa, actividad y crecimiento bacteriano.

Si se parte de la premisa de que el Delta del Río Colorado es rico en bacterias (Bourillón-Moreno *et al.*, 1988) y de que éstas son una fuente importante de carbono y energía para especies cultivables y que existe una relación entre biomasa bacteriana y sedimento en suspensión, es necesario realizar un estudio bacteriológico comparativo en el Alto Golfo de California, entre zonas con diferente grado de turbidez como serían, una zona muy turbia (Estación 8), una intermedia (Santa Clara) y una con poca turbidez (San Felipe) en diferentes estados de marea.

En contraste con el Delta del Río Colorado, en donde existe una mayor concentración de sólidos en suspensión, la región frente a San Felipe Baja California presenta menor turbidez, aunque esporádicamente se han encontrado franjas de agua turbia cerca de la costa. El hecho de que la región frente a San Felipe presente menos turbidez que el Delta del Río Colorado sugiere que la mayoría de las bacterias en la columna de agua se encuentran libres y con una mayor relación con los parámetros fisicoquímicos. Por lo tanto, es de esperar que la relación funcional bacterioplancton-fitoplancton se manifieste claramente en zonas con menor turbidez como es el caso de San Felipe y que la relación sea débil en zonas donde existan otras fuentes de carbono orgánico como es el caso de la Estación 8.

1.1 Objetivos

- Comparar la abundancia y producción bacteriana con la fitoplanctónica en el agua de mar de dos zonas del Delta del Río Colorado y San Felipe, B.C.
- Determinar la covariación entre biomasa bacteriana y variables ambientales en el agua de mar de dos zonas del Delta del Río Colorado y San Felipe, B.C.

2. MATERIALES Y METODOS

2.1 Descripción del área de estudio

La zona de estudio (Fig. 1) se localiza entre los 31°02' y los 31°53' de latitud norte y 114°32' y 114°55' de longitud oeste, entre los estados de Sonora y Baja California, por lo que posee forma triangular (Lepley *et al.*, 1975). Gran cantidad de sedimento fue acarreado desde el último período glacial aproximadamente 140,000 años y se depositó en las partes bajas de la cuenca, acumulándose en la desembocadura del Golfo de California, formando el Delta del Río Colorado (González-Casillas, 1991).

En el área existen canales submarinos separados por barras de sedimentos, que emergen en islas (Meckel, 1975) como la Montague (47 km²) y la Pelicano (8 km²), ésta última se localiza entre la Montague y la costa de Sonora.

Actualmente el Delta del Río Colorado presenta comportamiento antiestuarino (Alvarez-Borrego y Galindo-Bect, 1974) por la construcción de varias presas, particularmente la Hoover y la Imperial en Arizona, Estados Unidos y la Morelos en Baja California, México, lo que ha provocado un cambio en el sistema hidrológico del Río Colorado, donde existe un aporte local de agua dulce únicamente en los días con precipitación pluvial (Alvarez-Borrego *et al.*, 1975), además de un canal que conduce las aguas residuales del valle Wellton Mohawk, Estados Unidos a la desembocadura del golfo (González-Casillas, 1991).

El tipo de clima en la zona es árido por el carácter general de la circulación atmosférica alrededor del centro de baja presión sobre México y la sierra alta y continua de Baja California, lo que limita la influencia del Océano Pacífico sobre la región, por lo que se puede decir que el área está controlada por un clima de tipo continental (Roden, 1957). Se presenta una gran variabilidad diurna y anual de temperatura (0-55°C) con promedio anual de 23°C.

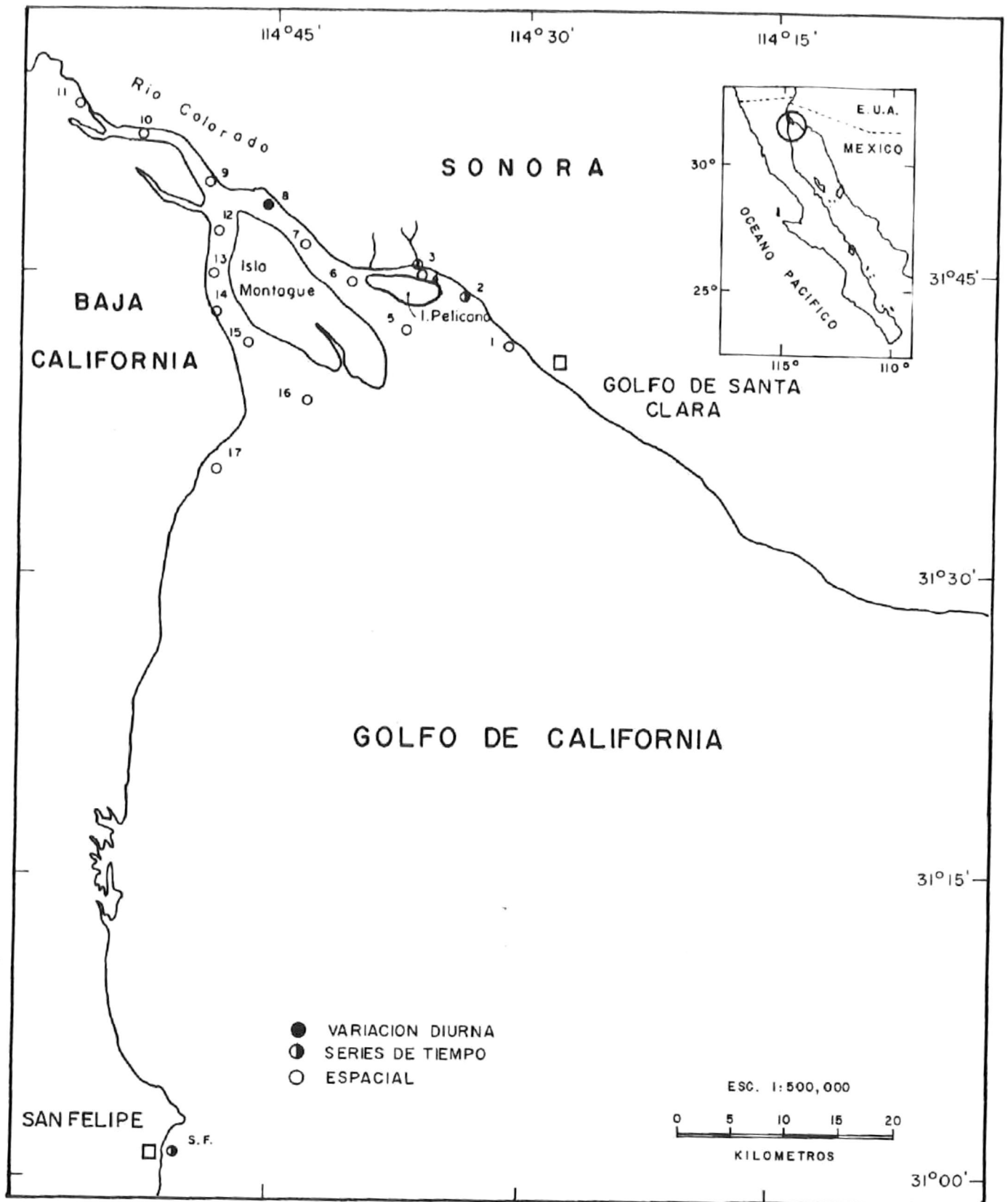


FIG. I - LOCALIZACION DEL AREA Y DISTRIBUCION DE ESTACIONES DE MUESTREO.

El clima del área es árido continental con escasa precipitación pluvial y baja humedad. La tasa de evaporación promedio estimada para el Alto Golfo es de 0.9 m año⁻¹ (Lavín y Organista, 1988) mientras que la precipitación promedio anual es de sólo 68 mm (Miranda-Reyes *et al.*, 1990).

El agua del estuario del Río Colorado presenta una gran variabilidad en temperatura, debido a lo somero de la zona, con mínimos en febrero y máximos en agosto, la salinidad disminuye de la boca hacia el río y en reflujo (Martínez-Rojas, 1990), mientras que los nutrientes no son limitantes por lo que se considera una zona de alta fertilidad (Hernández-Ayón *et al.*, 1993).

Las mareas son de tipo semidiurno, consideradas entre las mayores del mundo, en mareas vivas se han medido fluctuaciones de más de nueve metros (Bourillón-Moreno *et al.*, 1988) las que cubren por completo a las islas Montague y Pelicano. La turbidez del agua es provocada por los sedimentos superficiales del fondo depositados durante la formación del delta, mediante la acción combinada del flujo y reflujo de marea, oleaje y corriente neta, la que ocasiona un giro en sentido contrario a las manecillas del reloj, por lo que la zona de mayor turbidez se encuentra en la región noroeste (García de Ballesteros y Larroque, 1974), la que se caracteriza por presentar una mayor concentración de zooplancton que la costa noreste (Farfán y Alvarez Borrego, 1992).

2.2 Métodos de campo

Se realizaron variaciones diurnas y series de tiempo en tres zonas del Alto Golfo de California, representadas en la figura 1: a) estación 8 (Estación 8) en el Delta del Río Colorado b) estación 2 (Santa Clara) con proximidad al poblado de Santa Clara y c) frente a San Felipe (San Felipe). Los muestreos se llevaron a cabo en distintos estados de mareas y épocas del año.

En Estación 8 se realizaron variaciones diurnas de veinticuatro horas a intervalos de dos horas en las épocas de invierno (25 y 26 de febrero 1990), primavera (25 y 26 de abril 1990) y verano (19 y 20 de junio 1990).

En Santa Clara y en San Felipe se realizaron muestreos durante siete días a intervalos de cuatro horas, para abarcar parte de las mareas vivas y muertas . Los muestreos se llevaron a cabo en verano (7 al 14 de septiembre 1990), invierno (10-17 de febrero 1991) y primavera (15 al 21 de mayo 1991). La colecta de muestras se realizó a bordo del barco camaronero de la cooperativa Carranza de Santa Clara, Son., y el barco de la Escuela Secundaria Tecnológica Pesquera de San Felipe, B.C colocados como plataformas de muestreo.

Con el objetivo de determinar la distribución espacial de las variables estudiadas, se realizaron muestreos en 17 estaciones del Delta del Río Colorado, las cuales abarcaron las costas de Sonora, Baja California y el cauce del Río Colorado (Fig.1). Los muestreos se llevaron a cabo durante invierno (24 al 26 de febrero 1990), primavera (25 y 26 de abril 1990) y verano (19 y 20 de junio 1990), utilizando para el recorrido dos pangas con motor de 40 caballos de fuerza.

2.3 Métodos de análisis

El análisis cuantitativo de bacterias se determinó con el método de epifluorescencia con naranja de acridina (Hobbie *et al.*, 1977), por medio de un microscopio de epifluorescencia marca Jenalumar. Debido a la alta turbidez de las muestras, previo a la preparación éstas se sonificaron durante cinco minutos (Austin, 1990).

Para la conversión de los datos de abundancia bacteriana en biomasa en términos de carbono, se utilizó el factor de 20 fg de C cel⁻¹ de acuerdo a Lee y Fuhrman (1987).

Los datos de clorofila *a*, productividad orgánica primaria, salinidad, oxígeno disuelto, temperatura y seston orgánico en suspensión fueron proporcionados por el programa Delta Camarón del Golfo de California. La biomasa de fitoplancton se determinó con los valores de clorofila *a* obtenidos a partir de mediciones espectrofotométricas (Strickland y Parsons, 1972), su concentración fue calculada mediante las ecuaciones de Millán-Núñez y Alvarez-Borrego (1978).

La productividad orgánica primaria se evaluó por el método de ¹⁴C descrito por Strickland y Parsons (1972). La salinidad fue determinada por medición del radio de conductividad,

utilizando un salinómetro conductímetro Beckman modelo RS10. Las muestras de oxígeno disuelto fueron analizadas de acuerdo al método Winkler, descrito por Strickland y Parsons (1972), las mediciones de temperatura se hicieron *in situ*, con termómetros reversibles modelo 295WA100, con precisión de 0.1°C. Los datos de seston orgánico en suspensión fueron proporcionados por el Departamento de Geología del Instituto de Investigaciones Oceanológicas UABC, se determinaron por diferencia de peso seco después de exponerlos a 550°C (Settlemyre y Gardner, 1977; Baird *et al.*, 1987), donde la fracción orgánica en suspensión es igual al peso total de sedimentos en suspensión menos la fracción inorgánica (SSO=SST-SSI).

La tasa de crecimiento específica bacteriana se estimó con el método de dilución (Austin, 1990), que consiste en medir el incremento del número de células en una muestra de agua aislada e incubada *in situ* durante un cierto período de tiempo. Para prevenir la escasez de substrato durante la incubación, la muestra se diluye (1:10) con agua de mar filtrada (.45 µm) del sitio de muestreo. El pastoreo se evita al filtrar a través de un filtro de .8µm de poro. Los conteos se realizaron con microscopía de epifluorescencia con naranja de acridina y fueron utilizados para determinar la tasa de crecimiento específica y el tiempo de duplicación mediante las siguientes ecuaciones matemáticas:

$$dN/dt = kN \dots\dots\dots(1)$$

en donde N , es la concentración de las células (número de células por unidad de volumen); t , es el tiempo, y la constante de proporcionalidad; k es llamada la constante de crecimiento específico. Reordenando la ecuación se tiene.

$$dN/N = kdt \dots\dots\dots(2)$$

donde las unidades de la tasa de crecimiento específica corresponden al recíproco del tiempo (1/horas). Integrando (2) entre los límites de 0,t y N0 y N:

$$\int_{N_0}^N dN/N = k \int_0^t dt \dots\dots\dots(3)$$

se obtiene:

$$\ln N - \ln N_0 = kt \dots\dots\dots(4)$$

donde la tasa de crecimiento específica es igual a:

$$K = \ln N - \ln N_0 / t \dots\dots\dots(5)$$

El tiempo de duplicación (g) es el tiempo necesario para que el número inicial de células se incremente al doble. De acuerdo con la ecuación (4), t es igual a g cuando N se ha incrementado a 2N0:

$$\ln 2N_0 - \ln N_0 = kg \dots\dots\dots(6)$$

o también:

$$\ln 2N_0/N_0 = \ln 2 = kg \dots\dots\dots(7)$$

por lo que el tiempo de duplicación (g) puede definirse como:

$$g = \ln 2/k = 0.693/k \dots\dots\dots(8)$$

El tiempo de duplicación se relaciona inversamente con la velocidad de crecimiento de un cultivo (m) que es otro índice de la tasa de crecimiento, la cual se expresa como el número de duplicaciones por hora.

$$m = 1/g = k/0.693 \dots\dots\dots(9)$$

Los valores de (g) se pueden determinar al graficar el logaritmo de las concentraciones celulares obtenidas a diferentes tiempos. Los valores de (m) y (K) pueden ser calculados de las ecuaciones (5) y (9).

Con los datos de biomasa expresados como $\text{mg Cm}^{-3}\text{h}^{-1}$ y los del tiempo de duplicación en horas se determinó la producción bacteriana.

2.4 Métodos estadísticos

Para decidir el tipo de estadística a emplear (paramétrico o no paramétrico), a los datos de biomasa bacteriana, clorofila a , productividad orgánica primaria y seston orgánico, de cada uno de los tratamientos, se les aplicaron la prueba de Kolmogorov-Smirnov, para bondad de ajuste de los datos a una distribución normal y la prueba de Barlett, para homogeneidad de varianza de los datos.

Con la finalidad de detectar diferencias significativas en espacio y tiempo en los valores de biomasa bacteriana, clorofila a , productividad orgánica primaria y seston orgánico se realizaron análisis de varianza paramétricos (ANOVA) de una vía, al 95% de confianza. La hipótesis nula (H_0) es que todas las estaciones y meses muestreados no presentaron diferencias significativas. Se realizó también la prueba *a posteriori* de Tukey al 95% de confianza para hacer comparaciones entre lugares y entre meses de muestreo.

Con el objetivo de determinar la covariación de las variables, se procedió a realizar un análisis de asociación matemática (análisis de componentes principales, ACP, en su representación numérica). El análisis se aplicó en base a una matriz de correlación de las variables: marea, biomasa bacteriana, clorofila a , productividad orgánica primaria, seston

orgánico, temperatura y oxígeno disuelto. Estas variables fueron previamente transformadas en Z (variable adimensional recomendada para construir una matriz de correlación y, que se calcula a partir del dato menos el promedio y esta diferencia entre la desviación estándar).

En todos los análisis de componentes principales, el criterio utilizado para considerar significativo a un componente, fue que el valor propio (eigen valor) fuera >1 . Para determinar cuales variables varían o covarían juntas, es decir que variables se asocian dentro de un componente, se utilizaron los criterios de Kendall, (1930) y Hope, (1982) citados por Santamaría-del Angel, (1994) los cuales consideran los coeficientes de correlación de las variables vs. los componentes principales (PC) para definir cuales variables pertenecen al componente mediante la utilización del mayor coeficiente de correlación (en valor absoluto) de cada una de las hileras de la matriz de correlación.

3. RESULTADOS

3.1 Estación 8.

Los valores promedio de la biomasa bacteriana fluctuaron entre 164.0-262.0 mg Cm⁻³ (Tabla 1) con un mínimo de 70.0 mg Cm⁻³ y un máximo de 416.0 mg Cm⁻³, dos órdenes de magnitud mayores que los de la clorofila *a* (2.57-5.59 mg m⁻³). La producción bacteriana fluctuó entre 8.95-17.65 mg Cm⁻³h⁻¹ y fue mayor que la productividad orgánica primaria (0.5-7.07 mg Cm⁻³h⁻¹).

Los valores máximos de biomasa y abundancia de bacterias se presentaron en abril con valores promedio de 262.0 mg Cm⁻³ y 13.1x10⁶ ml⁻¹ respectivamente (Tabla 1), cuando ocurrieron el promedio máximo de seston orgánico (305.82 mg l⁻¹) y el promedio mínimo de oxígeno disuelto (2.87 mg l⁻¹).

Los valores mínimos de biomasa y abundancia de bacterias se presentaron en febrero con valores promedio de 164.0 mg Cm⁻³ y 8.2x10⁶ ml⁻¹ respectivamente (Tabla 1) cuando ocurrieron los promedios mínimos de temperatura (14.45°C), salinidad (35.96%) y clorofila *a* (2.57 mg m⁻³), además se presentaron el promedio máximo de oxígeno disuelto (4.18 mg l⁻¹) y un máximo de clorofila *a* (29.0 mg m⁻³).

Los análisis de varianza (Tabla 2) mostraron diferencias significativas entre los meses de muestreo únicamente para la biomasa bacteriana. La prueba *a posteriori* de Tukey mostró que la biomasa bacteriana de abril difirió significativamente de las de febrero y junio (Tabla 2).

El análisis de componentes principales (ACP) para cada mes de muestreo (Tablas 3 a 5) comprendió seis componentes. Considerando que se requiere que los eigen-valores tengan magnitudes superiores a 1, solamente se tomaron en cuenta dos componentes para febrero, dos en abril y tres en junio, los cuales explican el 69.7%, 77.7% y 86.8% de la variabilidad de la biomasa bacteriana, respectivamente.

Tabla 1.- Determinación promedio de variables en Estación 8.

Variable	Febrero 1990			Abril 1990			Junio 1990		
	No. Datos	Prom.	Mín/Max.	No. Datos	Prom.	Mín/Max.	No. Datos	Prom.	Mín/Max.
Bacterias ml ⁻¹	12	8.2 x 10 ⁶	4.2 x 10 ⁶ 14.7 x 10 ⁶	12	13.1 x 10 ⁶	5.5 x 10 ⁶ 20.8 x 10 ⁶	12	9.1 x 10 ⁶	3.5 x 10 ⁶ 16.1 x 10 ⁶
Biomasa.bac. mgCm ⁻³	12	164.0	84.0 294.0	12	262.0	110.0 416.0	12	182.0	70.0 322.0
Clorofila a mgm ⁻³	12	2.57	0.0 29.0	7	3.32	1.32 5.46	12	5.59	3.64 9.10
Prod. bact.mg Cm ⁻³ h ⁻¹	-	8.95	-	-	17.65	-	-	14.56	-
Prod.org.prim.mg Cm ⁻³ h ⁻¹	-	7.07	3.47 10.67	-	3.09	0.17 7.82	-	0.5	0.47 0.56
Seston org.mgl ⁻¹	12	263.73	7.10 637.50	12	305.82	18.80 1070.80	12	105.21	21.73 245.80
Temperatura grados centígrados	12	14.45	13.0 15.10	12	22.63	17.15 27.00	12	27.11	26.10 29.00
Salinidad %	12	35.96	34.42 36.70	12	37.81	36.64 38.44	12	40.11	39.45 40.54
Oxígeno mg l ⁻¹	12	4.18	2.40 5.35	12	2.87	2.52 3.43	12	3.78	3.18 4.06

Tabla 2 .- Análisis de varianza de una vía (95%) y prueba de comparaciones múltiples *a posteriori* de Tukey entre meses de muestreo en Estación 8.

Variable	F Calc.	F Crit.	Meses	Decisión	Meses	Decisión	Meses	Decisión
Biomasa bacterias	4.64	3.29	Feb-Abril	S	Feb-Junio	N.S	Abril-Junio	S
Clorofila α	0.99	3.34	-	-	-	-	-	-
Seston	1.76	3.30	-	-	-	-	-	-

S= significativo N.S= no significativo

Tabla 3.- Coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los componentes significativos calculados del análisis de componentes principales (ACP) en Estación 8 para febrero.

Variable	CP1	CP2
Marea	-0.43	-0.17
Biomasa bacterias	0.53	-0.23
Clorofila <i>a</i>	-0.21	-0.64
Seston	0.49	-0.37
Temperatura	-0.13	-0.61
Oxígeno	0.48	-0.03
Varianza explicada %	46.5	23.2

Tabla 4.- Coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los componentes significativos calculados del análisis de componentes principales (ACP) en Estación 8 para abril.

Variable	CP1	CP2
Marea	0.47	0.30
Biomasa bacterias	-0.50	0.21
Clorofila <i>a</i>	-0.43	0.31
Seston	-0.52	-0.03
Temperatura	-0.06	0.75
Oxígeno	0.28	0.46
Varianza explicada %	54.0	23.7

Tabla 5.- Coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los componentes significativos calculados del análisis de componentes principales (ACP) en Estación 8 para junio.

Variable	CP1	CP2	CP3
Marea	0.54	-0.11	0.20
Biomasa bacterias	-0.53	0.07	0.25
Clorofila <i>a</i>	-0.14	-0.62	-0.57
Seston	-0.53	0.10	0.33
Temperatura	0.20	-0.52	0.68
Oxígeno	0.29	0.56	-0.05
Varianza explicada%	49.5	20.4	16.9

El análisis de componentes principales (ACP) para febrero (Tabla 3) mostró en el primer componente una relación directa entre biomasa de bacterias y seston orgánico en suspensión, los cuales tuvieron una relación inversa con la marea y oxígeno disuelto, el segundo componente mostró una relación directa entre clorofila a y temperatura.

Para abril (Tabla 4) el análisis mostró para el primer componente una relación directa entre la biomasa bacteriana, clorofila a y seston, los cuales tuvieron una relación inversa con la marea, el segundo componente evidenció una relación directa entre temperatura y oxígeno disuelto.

Para junio (Tabla 5) el análisis mostró en el primer componente una relación directa entre biomasa de bacterias y seston orgánico en suspensión, los que presentaron una relación inversa con la marea, el segundo componente indicó una relación inversa entre clorofila a y oxígeno disuelto, mientras que el tercer componente se explicó sólo por la temperatura.

En las figuras 2 a 4 se observan las variaciones de la marea, biomasa bacteriana, clorofila a y seston orgánico en suspensión con respecto al tiempo, para los distintos meses de muestreo. En general se encontraron que las fluctuaciones de la biomasa bacteriana y seston orgánico en suspensión fueron inversas a la marea, con concentraciones máximas en marea descendente y mínimas en marea ascendente. Las concentraciones mayores de clorofila a en los tres meses se presentaron al inicio de los muestreos.

Las tasas de crecimiento bacteriano (fracción de la población que se duplica por unidad de tiempo) se presentan en la Tabla 6. La mayor tasa de crecimiento (0.08) ocurrió en junio con un tiempo de duplicación de 12.5 horas y la menor (0.06) en febrero con un tiempo de duplicación de 18.32 horas.

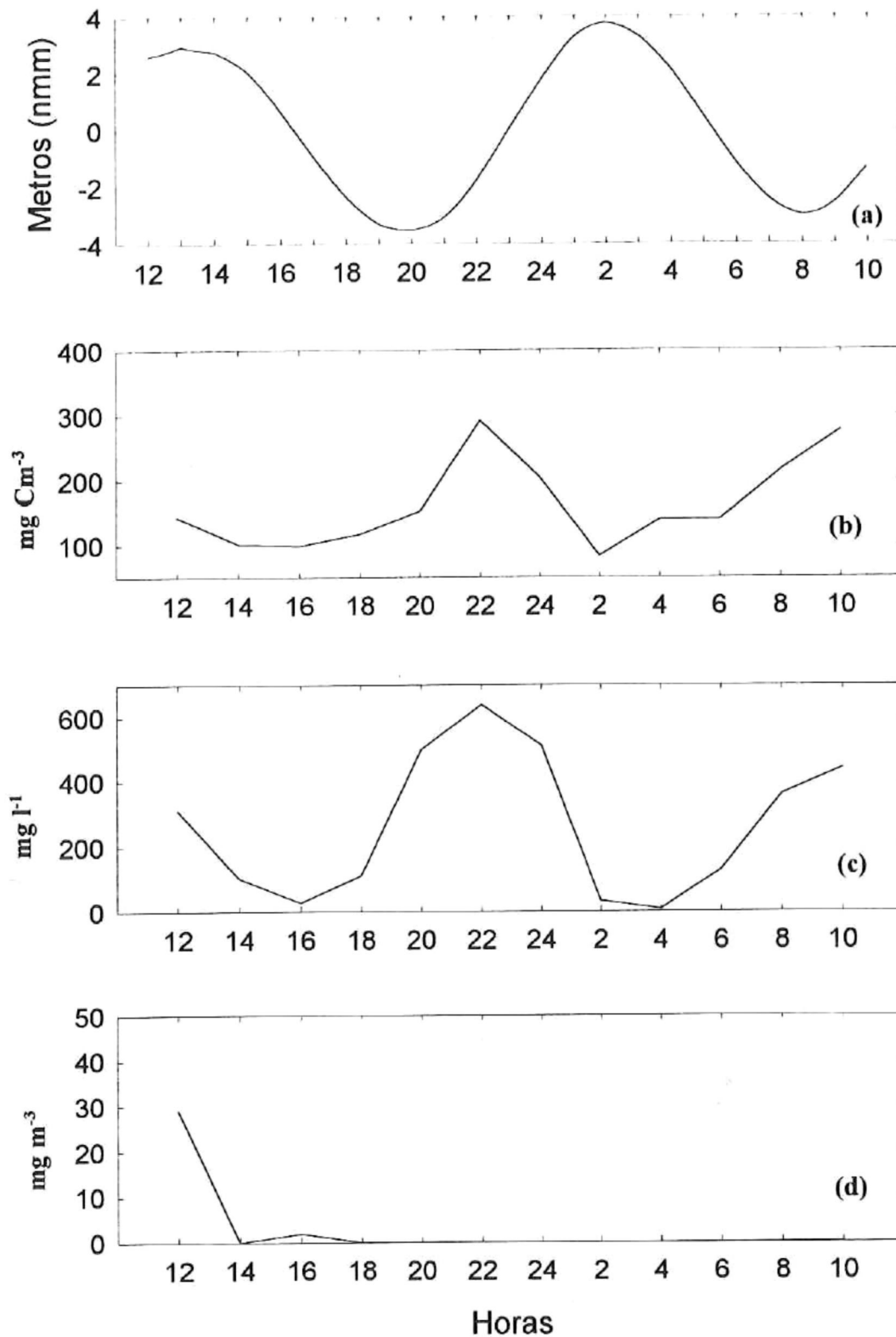


Figura 2. Altura de marea nmm (a), biomasa bacteriana mgCm⁻³ (b), seston orgánico en suspensión mg l⁻¹ (c) y clorofila *a* mgm⁻³ (d) en Estación 8 para febrero.

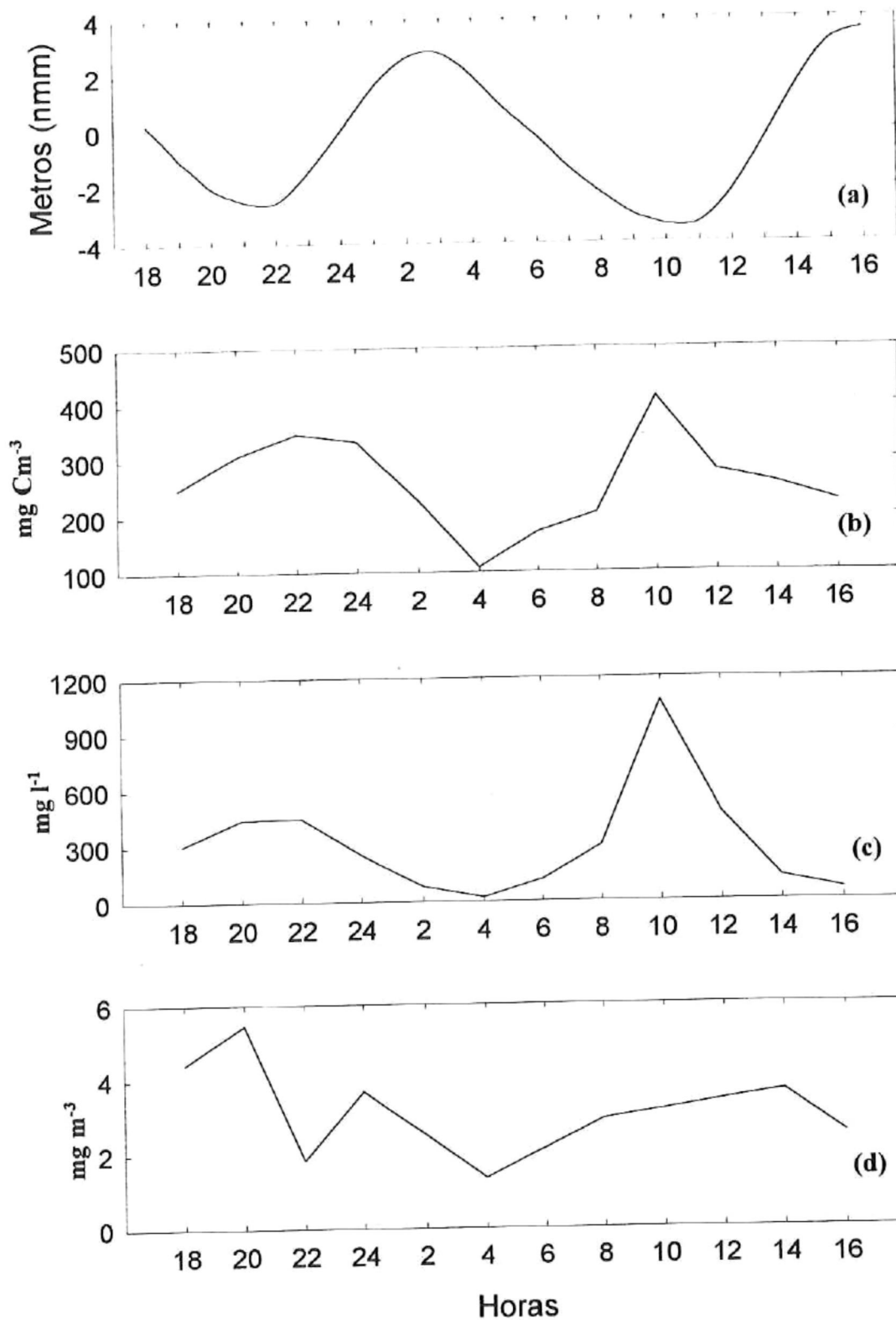


Figura 3. Altura de marea nmm (a), biomasa bacteriana mgCm⁻³ (b), seston orgánico en suspensión mg l⁻¹ (c) y clorofila a mgm⁻³ (d) en Estación 8 para abril.

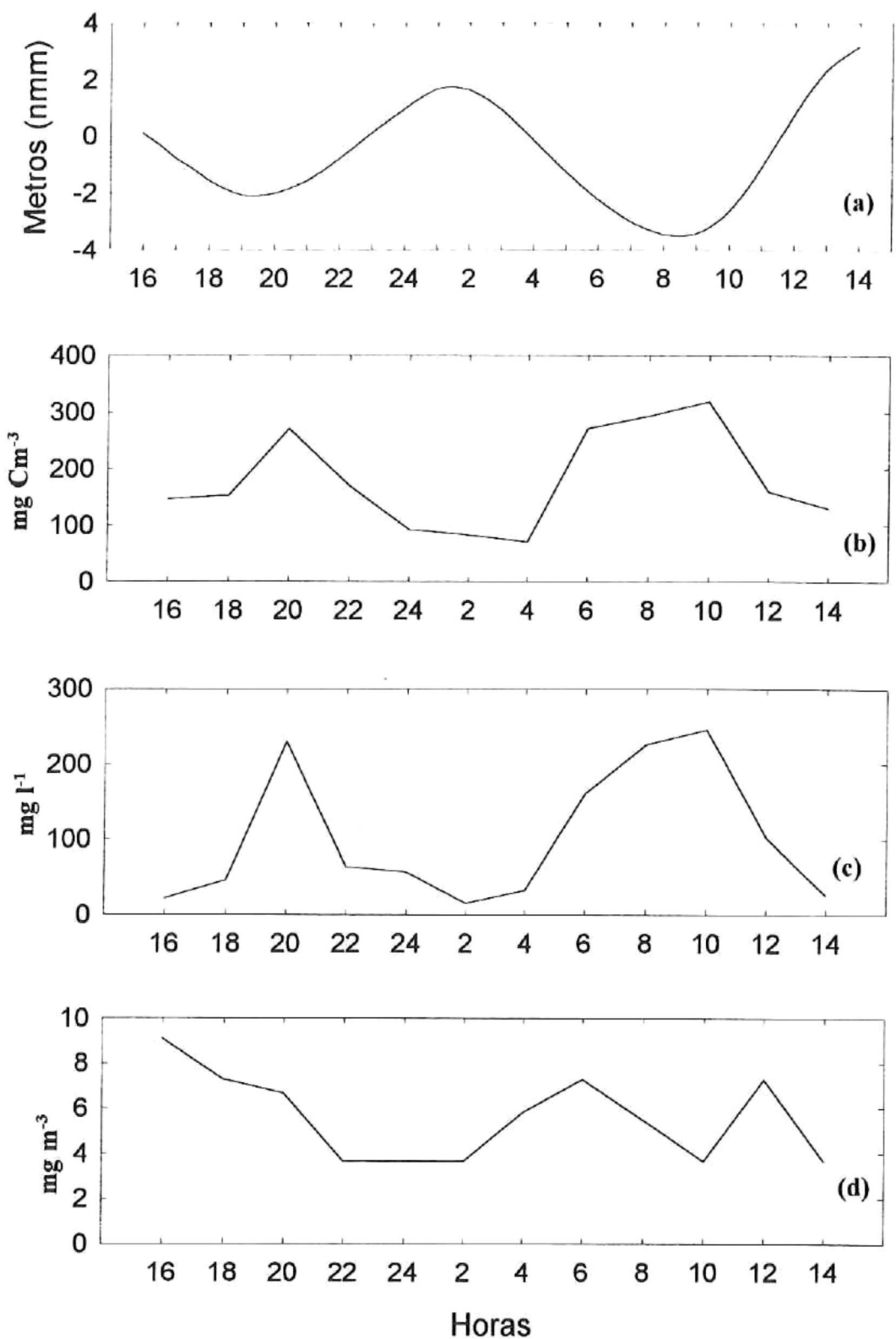


Figura 4. Altura de marea nmm (a), biomasa bacteriana mg Cm^{-3} (b), seston orgánico en suspensión mg l^{-1} (c) y clorofila *a* mg m^{-3} (d) en Estación 8 para junio.

Tabla 6.- Tasas de crecimiento específico y tiempos de duplicación (horas) en el Alto Golfo de California.

Epoca	Estación 8		Santa Clara		San Felipe	
	Tasa Crec.	Tiempo duplicación	Tasa Crec.	Tiempo duplicación	Tasa de Crec.	Tiempo duplicación
Febrero 1990	0.06	18.32	-	-	-	-
Abril 1990	0.07	14.84	-	-	-	-
Junio 1990	0.08	12.5	-	-	-	-
Septiembre 1990	-	-	0.08	12	0.08	13.29
Febrero 1991	-	-	0.06	17.85	0.05	18.86
Mayo 1991	-	-	0.07	14.45	0.06	15.7

3.2 Santa Clara.

La biomasa bacteriana fluctuó entre 16.2-102.0 mg Cm⁻³ con un promedio entre 32.0-62.0 mg Cm⁻³ (Tabla 7), un orden de magnitud mayor que los promedios de la clorofila *a* (2.91-4.46 mg m⁻³). En general el promedio de la productividad orgánica primaria (8.65-36.68 mg Cm⁻³h⁻¹) fue mayor que la productividad bacteriana (1.79-5.17 mg Cm⁻³h⁻¹).

Los promedios máximos de abundancia (3.1x10⁶ ml⁻¹) y biomasa bacteriana (62.0 mg Cm⁻³) se presentaron en septiembre (Tabla 7), cuando ocurrieron el promedio mínimo de oxígeno disuelto (4.04 mg l⁻¹), el promedio mínimo de clorofila *a* (2.91 mg l⁻¹) y los promedios máximos de productividad orgánica primaria (36.68 mg Cm⁻³h⁻¹) y de temperatura (31.5°C).

Los promedios mínimos de abundancia y biomasa bacteriana (1.6 x10⁶ ml⁻¹ y 32.0 mg Cm⁻³) respectivamente ocurrieron en febrero, cuando se presentaron los valores promedio máximos de oxígeno disuelto (5.87 mg l⁻¹) y de clorofila *a* (4.46 mg l⁻¹) así como los promedios mínimos de temperatura (16.67°C), salinidad (36.06%) y productividad orgánica primaria (8.65 mg C m⁻³ h⁻¹).

Los análisis de varianza aplicados a los valores de biomasa bacteriana, clorofila *a* y productividad orgánica primaria (Tabla 8) mostraron diferencias significativas entre los meses de muestreo. El análisis *a posteriori* de Tukey (Tabla 8) evidenció que para la biomasa bacteriana y la productividad orgánica primaria los meses de febrero, mayo y septiembre fueron diferentes significativamente entre sí, mientras que para la clorofila *a* sólo el mes de febrero difirió de mayo y septiembre.

El análisis de componentes principales (ACP) fue integrado por dos componentes en septiembre, tres en febrero y dos en mayo, los cuales explican el 71.1%, 66.5% y 51.3% de la variabilidad de la biomasa bacteriana respectivamente (Tablas 9 a 11). Para septiembre (Tabla 9) en el primer componente se encontró una relación directa entre la biomasa de bacterias y el seston orgánico en suspensión los cuales fueron inversos a la clorofila *a*, el segundo componente

Tabla 7.- Determinación promedio de variables en Santa Clara.

Variable	Septiembre 1990			Febrero 1991			Mayo 1991		
	No. Datos	Prom.	Mín/Max.	No. Datos	Prom.	Mín/Max.	No. Datos	Prom.	Mín/Max.
Bacterias ml ⁻¹	31	3.1 x 10 ⁶	2.0 x 10 ⁶ 5.1 x 10 ⁶	44	1.6 x 10 ⁶	8.1 x 10 ⁵ 2.2 x 10 ⁶	44	2.5 x 10 ⁶	1.6 x 10 ⁶ 3.4 x 10 ⁶
Biomasa.bac. mgCm ⁻³	31	62.0	40.00 102.0	44	32.0	16.2 44.0	44	50.0	32.0 68.0
Clorofila a mgm ⁻³	44	2.91	0.0 7.62	44	4.46	0.0 34.0	44	3.23	1.83 7.66
Prod. bact.mg Cm ⁻³ h ⁻¹	-	5.17	-	-	1.79	-	-	3.46	-
Prod.org.prim.mg Cm ⁻³ h ⁻¹	26	36.68	9.0 74.27	41	8.65	1.16 28.52	44	17.69	5.88 185.28
Seston org.mgl ⁻¹	31	5.52	2.20 18.20	-	-	-	-	-	-
Temperatura grad. cent.	35	31.5	30.7 32.2	42	16.67	13.9 20.0	42	23.89	22.2 25.3
Salinidad ‰	24	36.76	36.57 37.14	43	36.06	35.01 36.06	42	37.0	36.01 37.50
Oxígeno mg l ⁻¹	22	4.04	1.95 5.59	43	5.87	5.05 6.73	42	4.44	4.02 5.16

Tabla 8.- Análisis de varianza de una vía (95%) y prueba de comparaciones múltiples *a posteriori* de Tukey entre meses de muestreo en Santa Clara.

Variable	F Calc.	F Crit.	Meses	Decisión	Meses	Decisión	Meses	Decisión
Biomasa bacterias	82.91	3.08	Feb-May	S	Feb-Sep	S	May-Sep	S
Clorofila <i>a</i>	5.26	3.09	Feb-May	S	Feb-Sep	S	May-Sep	N.S
Prod. org. primaria	49.57	3.09	Feb-May	S	Feb-Sep	S	May-Sep	S

S = significativo; **N.S** = no significativo

Tabla 9.- Coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los componentes significativos calculados del análisis de componentes principales (ACP) en Santa Clara para septiembre.

Variable	CP1	CP2
Marea	-0.32	0.67
Biomasa bacterias	0.38	-0.36
Clorofila <i>a</i>	-0.53	-0.36
Productividad org. primaria	-0.44	-0.52
Seston	0.53	-0.13
Varianza explicada%	47.1%	24.0%

Tabla 10.- Coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los componentes significativos calculados del análisis de componentes principales (ACP) en Santa Clara para febrero.

Variable	CP1	CP2	CP3
Marea	-0.59	0.25	-0.03
Biomasa bacterias	0.58	-0.27	0.30
Clorofila <i>a</i>	-0.26	-0.32	0.70
Produc. org. primaria	0.11	0.66	0.01
Temperatura	-0.03	0.46	0.65
Oxígeno	-0.48	-0.34	-0.01
Varianza explicada %	26.3	23.1	17.1

Tabla 11.- Coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los componentes significativos calculados del análisis de componentes principales (ACP) en Santa Clara para mayo.

Variable	CP1	CP2
Marea	0.48	-0.32
Biomasa bacterias	-0.47	0.28
Clorofila <i>a</i>	-0.59	0.06
Produc. org. primaria	-0.04	0.42
Temperatura	-0.27	-0.65
Oxígeno	-0.35	-0.47
Varianza explicada %	31.8	19.5

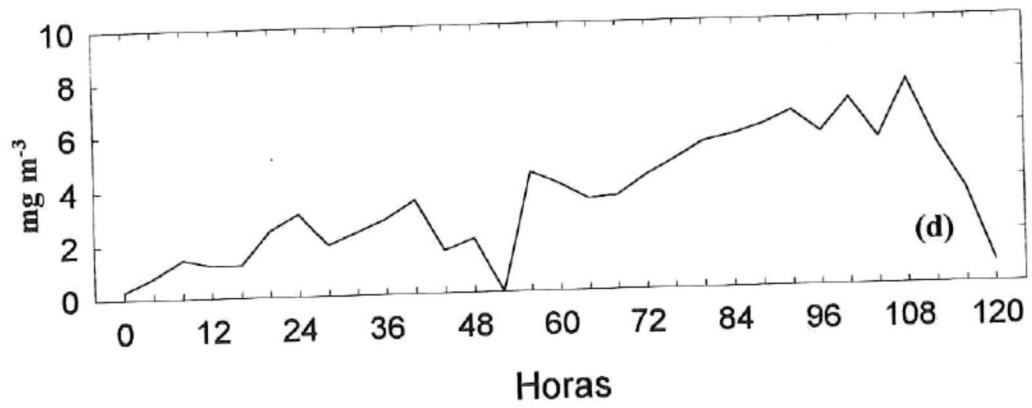
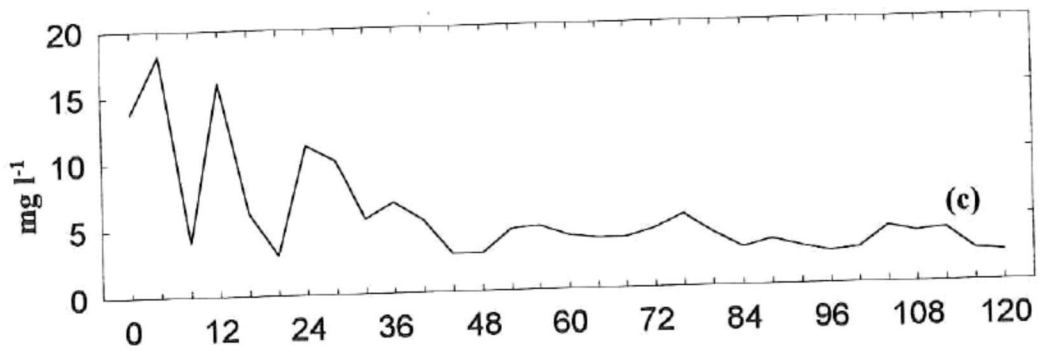
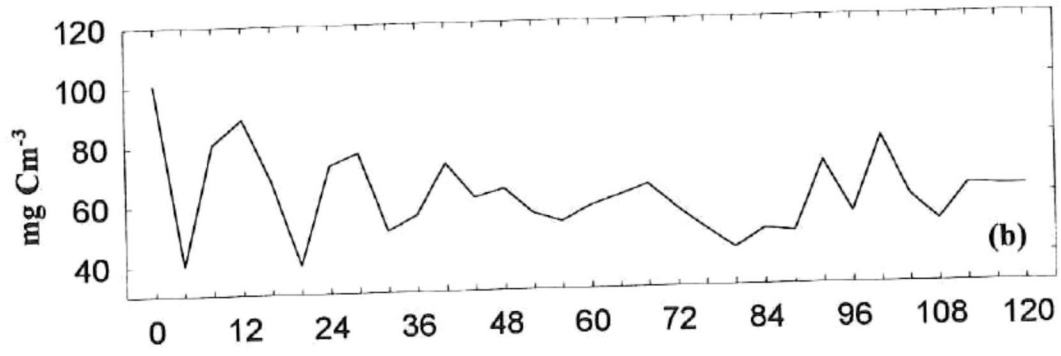
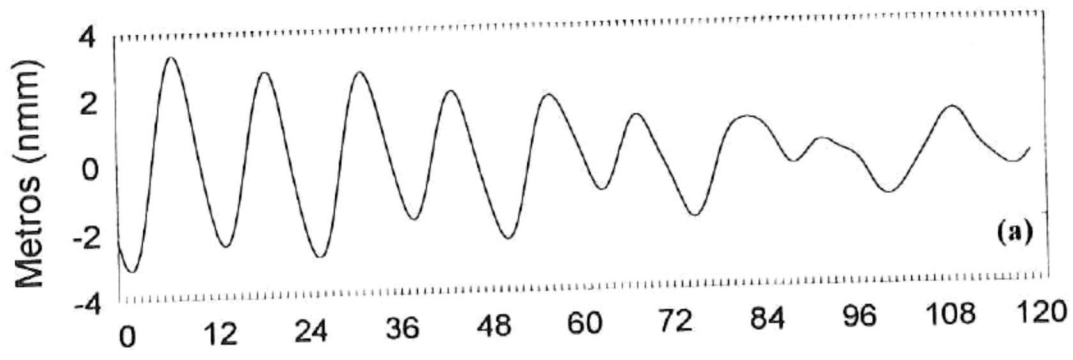
mostró una relación inversa entre la marea y la productividad orgánica primaria. Para febrero (Tabla 10) el análisis en el primer componente mostró una relación directa entre marea y oxígeno, los cuales se comportaron de manera inversa a la biomasa de bacterias, el segundo componente se explicó sólo por la productividad orgánica primaria, mientras que el tercer componente evidenció una relación directa entre la clorofila *a* y la temperatura.

Para mayo (Tabla 11) el primer componente mostró una relación directa entre la biomasa bacteriana y la clorofila *a*, los cuales fueron inversos a la marea. El segundo componente mostró una relación directa entre la temperatura y el oxígeno disuelto los cuales fueron inversos a la productividad orgánica primaria.

En las figuras 5 a 7 se observan las fluctuaciones de las variables estudiadas con respecto al tiempo. Para septiembre (Fig. 5) se encontró que el comportamiento de la biomasa bacteriana y del seston fueron inversos a la marea, únicamente para las primeras 36 horas del muestreo. Las concentraciones máximas de biomasa bacteriana y seston orgánico se detectaron en mareas vivas y las mínimas en mareas muertas. La clorofila *a* presentó un comportamiento inverso a las bacterias y seston, con concentraciones mayores en mareas muertas.

El comportamiento de la biomasa bacteriana para febrero (Fig. 6) fue inverso a la marea con concentraciones mayores en marea descendente y menores en marea ascendente. La clorofila *a* se comportó sin mucha variabilidad con excepción de un máximo (34.0 mg m^{-3}) a las 52 horas de la serie de tiempo. Con respecto a la productividad orgánica primaria presentó dos máximos, uno a las 68 horas ($23 \text{ mg Cm}^{-3}\text{h}^{-1}$) y otro a las 172 horas ($28.52 \text{ mg Cm}^{-3}\text{h}^{-1}$) del muestreo.

Para mayo (Fig.7) se encontró que la biomasa bacteriana y la clorofila *a* tienen un comportamiento similar, el cual es de manera inversa a la de la marea, esto es con concentraciones mayores en marea descendente y menores en marea ascendente. La productividad orgánica primaria no mostró mucha variabilidad con excepción de dos máximos de concentración uno a las 80 horas ($110 \text{ mg Cm}^{-3}\text{h}^{-1}$) y otro a las 116 horas ($185.28 \text{ mg Cm}^{-3}\text{h}^{-1}$).



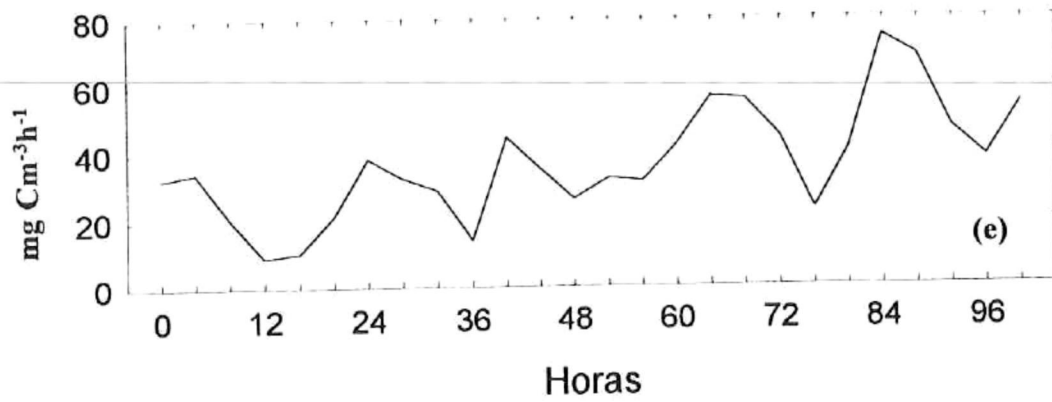


Figura 5. Altura de marea nmm (a), biomasa bacteriana mgCm⁻³ (b), seston orgánico en suspensión mg l⁻¹ (c) clorofila *a* mgm⁻³ (d) y productividad orgánica primaria mgCm⁻³h⁻¹ (e) en Santa Clara para septiembre.

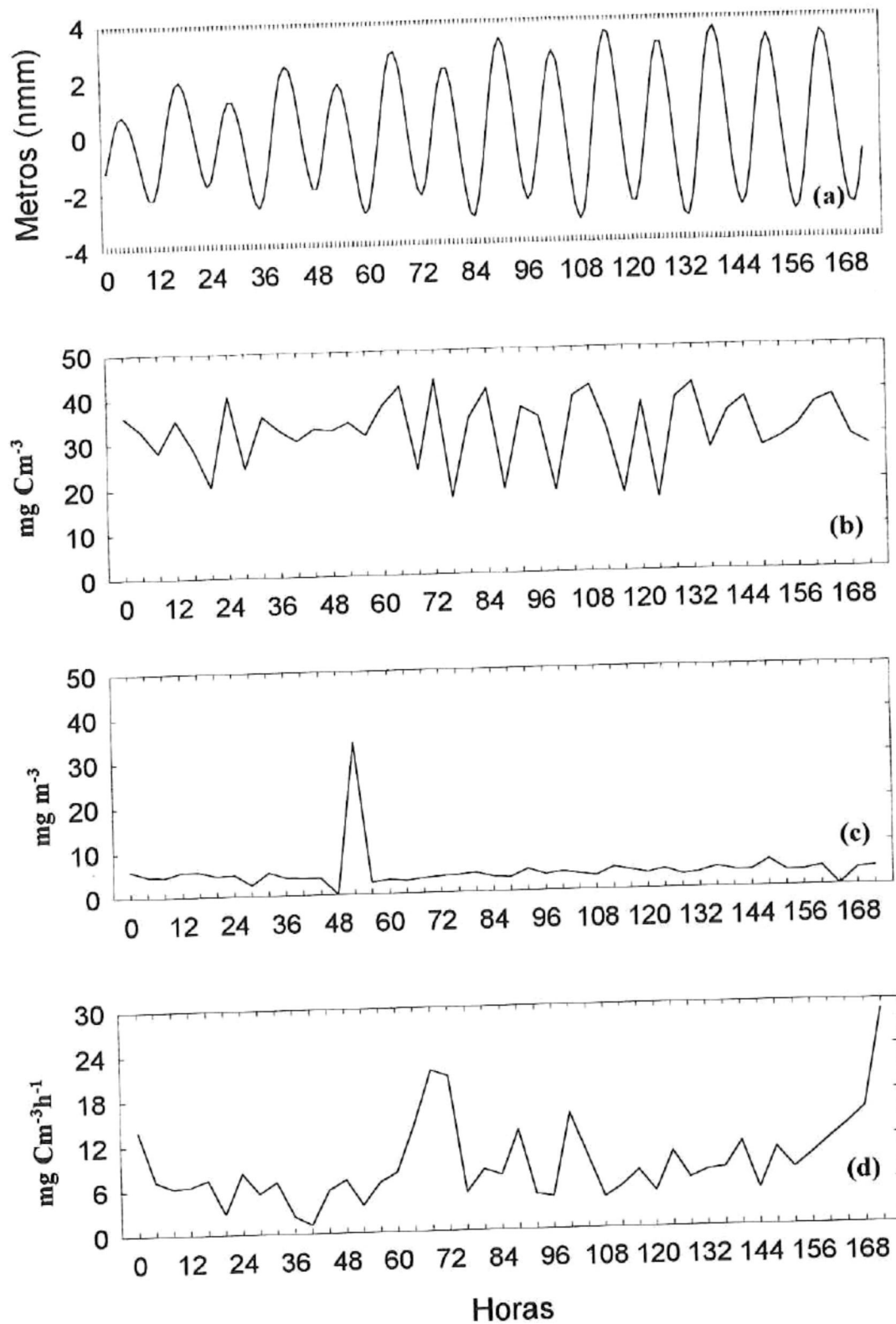


Figura 6. Altura de marea nmm (a), biomasa bacteriana mgCm^{-3} (b), clorofila *a* mgm^{-3} (c) y productividad orgánica primaria $\text{mgCm}^{-3}\text{h}^{-1}$ (d) en Santa Clara para febrero.

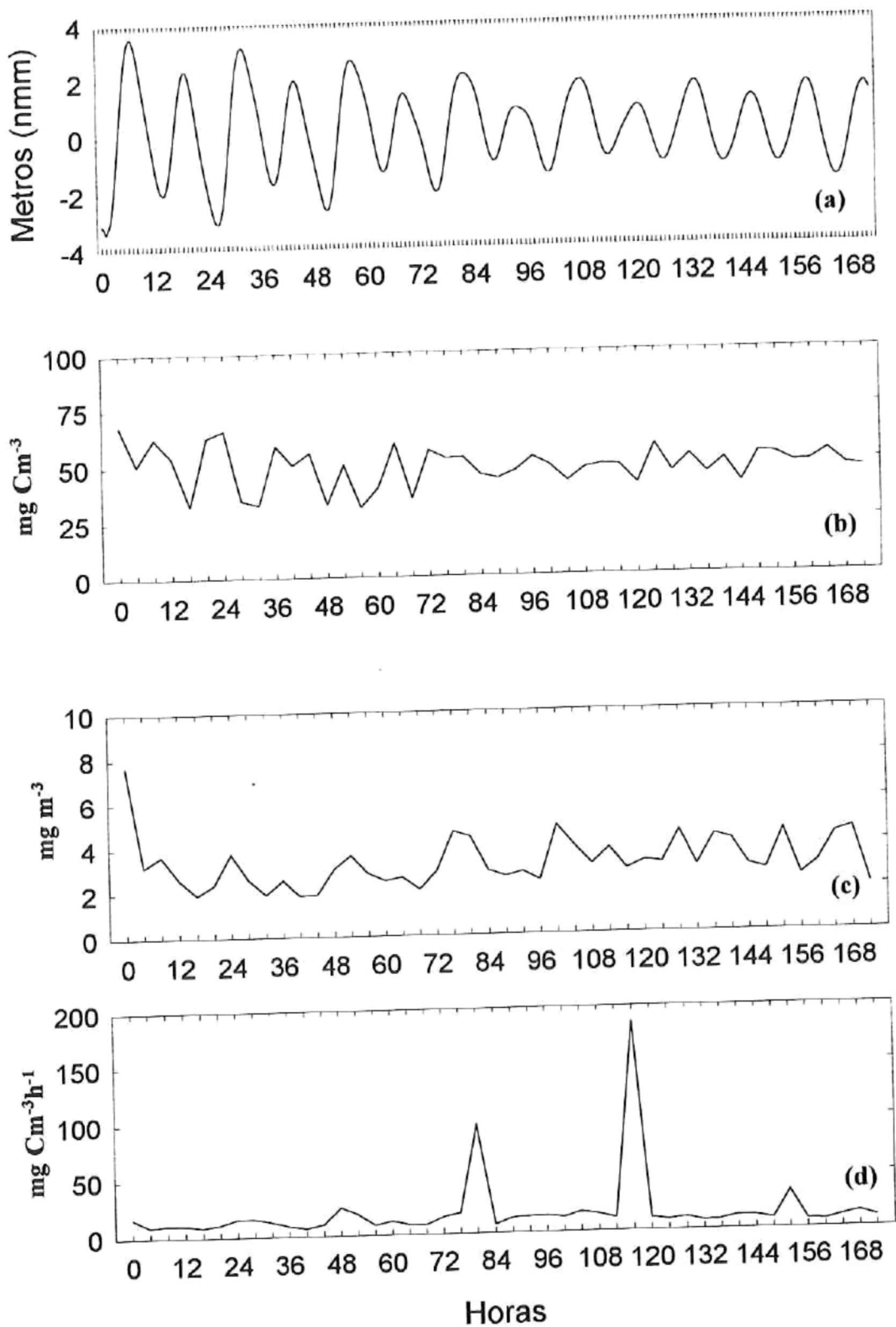


Figura 7. Altura de marea nmm (a), biomasa bacteriana mgCm⁻³ (b), clorofila *a* mgm⁻³ (c) y productividad orgánica primaria mgCm⁻³h⁻¹ (d) en Santa Clara para mayo.

La mayor tasa de crecimiento bacteriano (0.08) ocurrió en septiembre con un tiempo de duplicación de 12 horas. En febrero se presentó la tasa de crecimiento más baja (0.06) con un tiempo de duplicación de 17.85 horas.

3.3 San Felipe

Los promedios de la biomasa bacteriana fluctuaron entre 26.0-44.0 mg Cm⁻³ con un intervalo de 17.6-66.0 mg Cm⁻³ (Tabla 12) siendo mayores que los promedios de la clorofila *a* (0.15-1.85 mg m⁻³) en dos órdenes de magnitud para febrero y septiembre y en uno para mayo. Los valores promedio de la producción bacteriana (1.38-3.31 mg C m⁻³h⁻¹) fueron menores que los de la producción orgánica primaria (6.20-24.46 mg C m⁻³h⁻¹).

Los promedios máximos de abundancia y biomasa bacteriana se presentaron en septiembre 2.2x 10⁶ ml⁻¹ y 44.0 mg Cm⁻³ respectivamente, cuando ocurrieron los promedios máximos de temperatura (31.13°C) y salinidad (36.57%) así como el promedio mínimo de clorofila *a* (0.15 mg m⁻³).

Los promedios mínimos de abundancia y biomasa bacteriana se presentaron en febrero 1.3 x 10⁶ ml⁻¹ y 26.0 mg Cm⁻³ respectivamente, cuando ocurrieron los promedios mínimos de productividad orgánica primaria (6.20 mg Cm⁻³h⁻¹), temperatura (16.62°C) y salinidad (36.19%). Los promedios máximos de clorofila *a* (1.85 mg m⁻³) y productividad orgánica primaria (24.46 mg Cm⁻³h⁻¹) se registraron en mayo.

Los análisis de varianza para biomasa de bacterias, clorofila *a* y productividad orgánica primaria (Tabla 13) mostraron diferencias significativas entre los meses de muestreo. La prueba de comparaciones múltiples *a posteriori* de Tukey (Tabla 13) mostró que para la biomasa bacteriana y la clorofila *a* existieron diferencias significativas entre todos los meses de muestreo, mientras que para la productividad orgánica primaria sólo el mes de febrero difirió significativamente de mayo y septiembre.

Tabla 12.- Determinación promedio de variables en San Felipe.

Variable	Septiembre 1990			Febrero 1991			Mayo 1991		
	No. Datos	Prom.	Mín/Max	No. Datos	Prom.	Mín/Max	No. Datos	Prom.	Mín/Max
Bacterias ml ⁻¹	40	2.2 x 10 ⁶	1.3 x 10 ⁶ 3.3 x 10 ⁶	44	1.3 x 10 ⁶	8.8 x 10 ⁵ 2.1 x 10 ⁶	43	1.8 x 10 ⁶	1 x 10 ⁶ 2.7 x 10 ⁶
Biomasa bac. mgCm ⁻³	40	44.0	26.0 66.0	44	26.0	17.6 42.0	43	36.0	20.0 54.0
Clorofila <i>a</i> mg m ⁻³	40	0.15	0.0 0.47	44	0.37	0.07 0.92	44	1.85	0.0 23.45
Prod. bact. mgC m ⁻³ h ⁻¹	-	3.31	-	-	1.38	-	-	2.29	-
Prod.org.prim.mgC m ⁻³ h ⁻¹	40	23.78	5.94 80.13	44	6.20	0.34 26.41	43	24.46	5.05 45.96
Seston org.mgl ⁻¹	40	0.0004	0.0 .002	-	-	-	-	-	-
Temperatura grad. cent.	43	31.13	30.3 31.8	44	16.62	15.8 18.8	44	23.45	22.2 24.1
Salinidad ‰	32	36.57	36.49 36.64	43	36.19	35.98 36.82	42	36.2	35.95 36.36
Oxígeno mg l ⁻¹	-	-	-	44	5.70	4.37 6.49	44	4.95	4.35 5.64

Tabla 13.- Análisis de varianza de una vía (95%) y prueba de comparaciones múltiples *a posteriori* de Tukey entre meses de muestreo en San Felipe.

Variable	F Calc.	F Crit.	Meses	Decisión	Meses	Decisión	Meses	Decisión
Biomasa bacterias	60.33	3.08	Feb-Mayo	S	Feb-Sep.	S	Mayo-Sep	S
Clorofila <i>a</i>	125.45	3.08	Feb-Mayo	S	Feb-Sep	S	Mayo-Sep	S
Prod. org. primaria	74.09	3.08	Feb-Mayo	S	Feb-Sep	S	Mayo-Sep	N.S.

S = significativo; **N.S** = no significativo

El análisis de componentes principales (ACP) fue integrado por dos componentes en septiembre, tres en febrero y tres en mayo los cuales explican el 55.1%, 66.0% y 71.6% de la variabilidad de la biomasa bacteriana respectivamente (Tablas 14 a 16). Para septiembre (Tabla 14) el primer componente mostró una relación directa entre la marea y la productividad orgánica primaria los cuales fueron inversos a la clorofila *a*. El segundo componente mostró una relación inversa entre la biomasa de bacterias y la temperatura. Para febrero (Tabla 15) en el primer componente se encontró una relación directa entre la marea y la clorofila *a*, el segundo componente evidenció una relación directa entre la biomasa de bacterias y la productividad orgánica primaria, mientras que el tercer componente lo encontró entre la temperatura y el oxígeno disuelto.

Para mayo (Tabla 16) el análisis encontró en el primer componente una relación directa entre la biomasa de bacterias y la clorofila *a*, en el segundo componente, este tipo de relación se encontró entre la marea, temperatura y oxígeno disuelto, mientras que el tercer componente se explicó sólo por la productividad orgánica primaria.

En las figuras 8 a 10 se observa el comportamiento de las variables estudiadas en los tres meses de muestreo. En septiembre (Fig. 8) la biomasa bacteriana no tuvo un comportamiento similar a los de las demás variables estudiadas. La marea y la productividad orgánica primaria, mostraron un comportamiento similar el cual fue inverso al de la clorofila *a*. Los valores de seston orgánico en suspensión en esta estación fueron muy bajos en comparación con los de la Estación 8 y Santa Clara, el máximo (0.002 mg l^{-1}) ocurrió a las 152 horas de la serie de tiempo.

En febrero (Fig. 9) la biomasa bacteriana tuvo un comportamiento similar a la productividad orgánica primaria, mientras que la clorofila *a* mostró variaciones con respecto a la marea. Para el mes de mayo (Fig 10) no se observó comportamientos similares entre las variables incluyendo a la biomasa bacteriana. El máximo de clorofila *a* (23.45 mg l^{-1}) se detectó a las 40 horas de la serie de tiempo.

Tabla 14.- Coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los componentes significativos calculados del análisis de componentes principales (ACP) en San Felipe para septiembre.

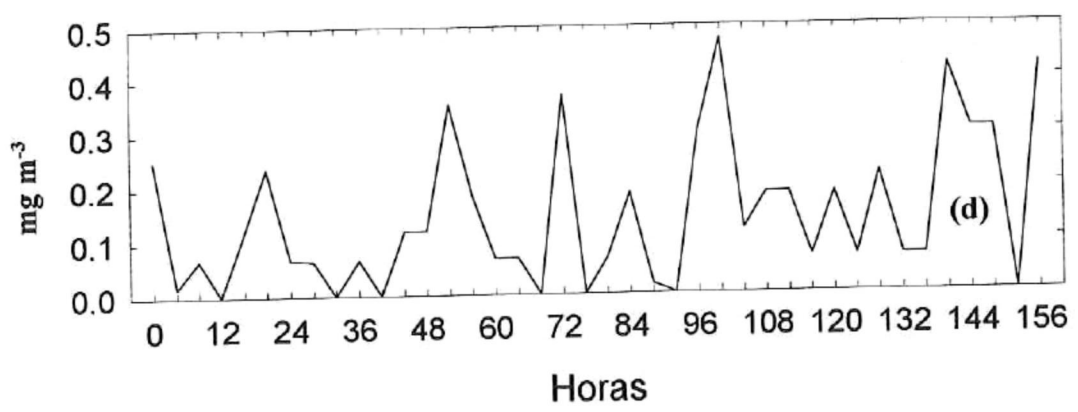
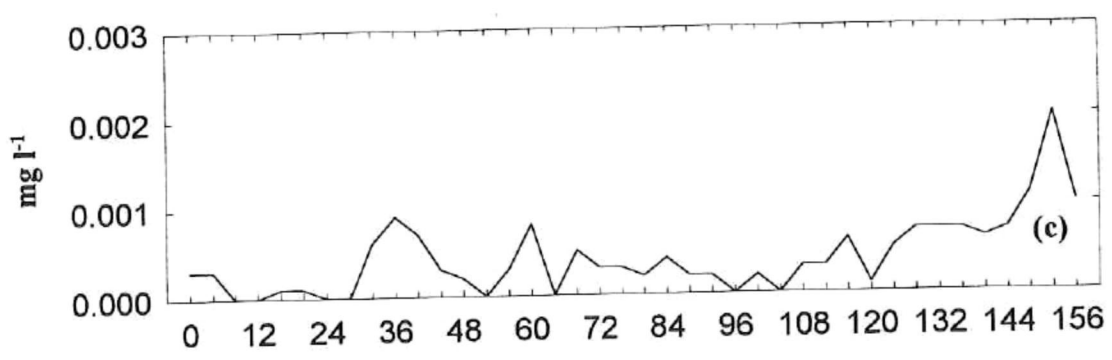
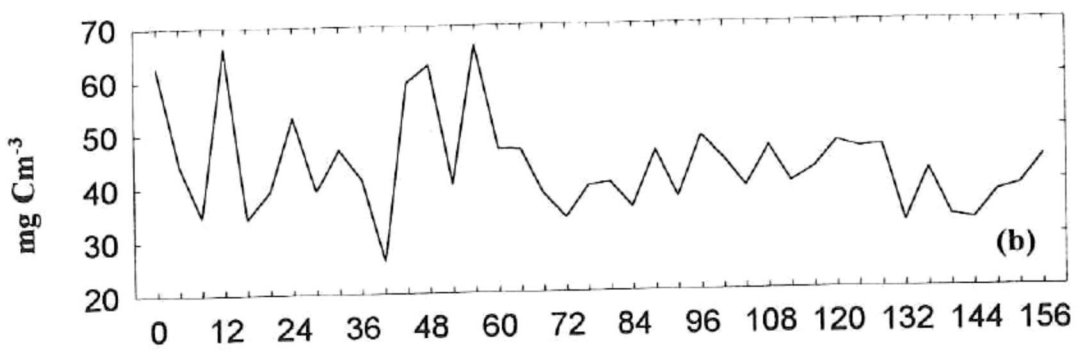
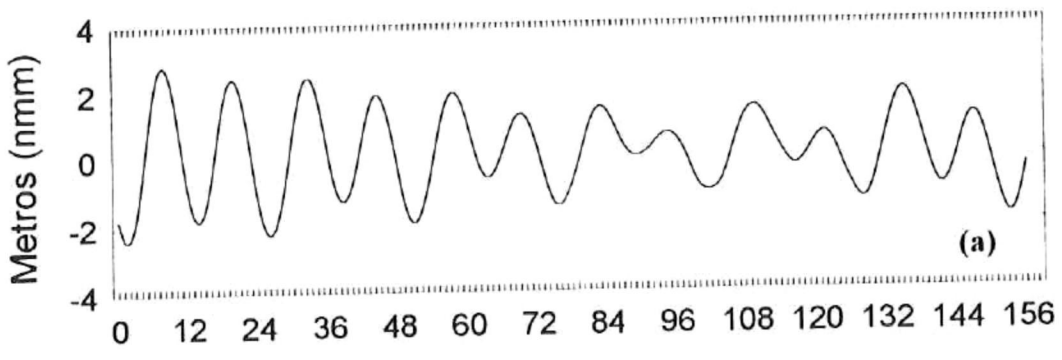
Variable	CP1	CP2
Marea	0.69	-0.08
Biomasa bacterias	0.01	0.69
Clorofila α	-0.28	-0.10
Productividad org. primaria	0.63	0.27
Temperatura	0.22	-0.66
Varianza explicada %	29.7	25.4

Tabla 15.- Coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los componentes significativos calculados del análisis de componentes principales (ACP) en San Felipe para febrero.

Variable	CP1	CP2	CP3
Marea	-0.55	0.23	0.34
Biomasa bacterias	0.09	0.77	-0.39
Clorofila α	-0.56	-0.03	-0.41
Productividad org. primaria	-0.33	0.48	0.38
Temperatura	0.42	0.12	0.55
Oxígeno	-0.32	0.34	0.35
Varianza explicada %	29.1	19.3	17.6

Tabla 16.- Coeficientes de correlación entre las variables ambientales y los componentes significativos calculados del análisis de componentes principales (ACP) en San Felipe para mayo.

Variable	CP1	CP2	CP3
Marea	-0.34	-0.55	0.06
Biomasa bacterias	0.62	-0.13	-0.17
Clorofila α	0.46	-0.14	-0.21
Productividad org. prim.	-0.14	0.09	-0.94
Temperatura	-0.39	-0.48	-0.19
Oxígeno	0.34	-0.65	0.04
Varianza explicada%	30.9	23.7	17.0



Horas

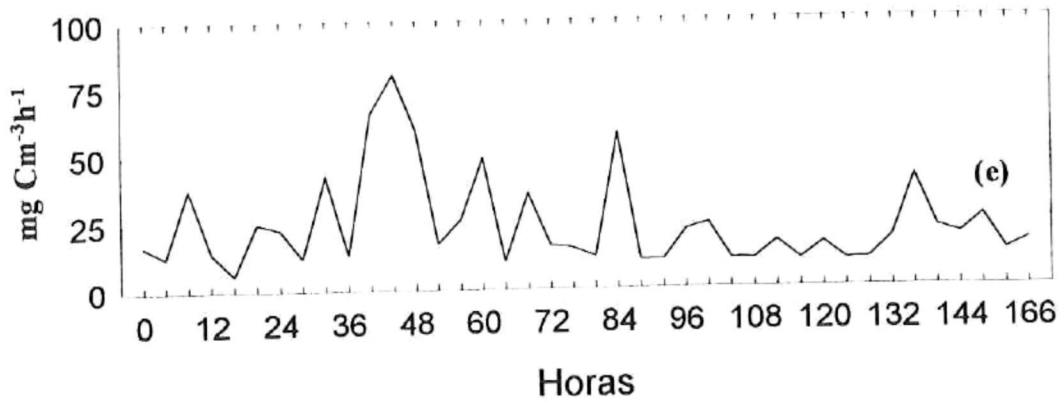


Figura 8. Altura de marea nmm (a), biomasa bacteriana mgCm^{-3} (b), seston orgánico en suspensión mg l^{-1} (c), clorofila *a* mgm^{-3} (d) y productividad orgánica primaria $\text{mgCm}^{-3}\text{h}^{-1}$ (e) en San Felipe para septiembre.

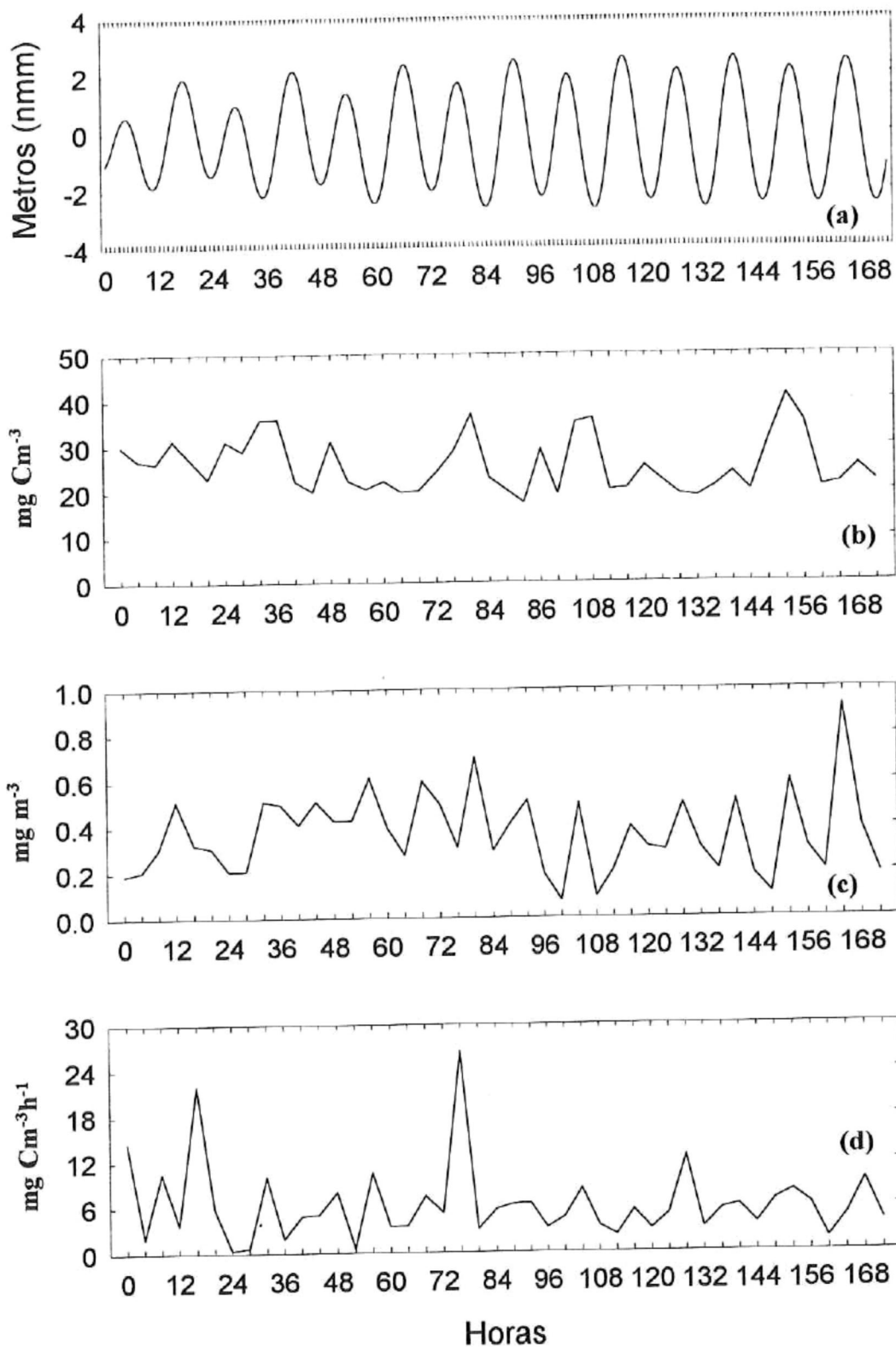


Figura 9. Altura de marea nmm (a), biomasa bacteriana mgCm⁻³ (b), clorofila *a* mgm⁻³ y productividad orgánica primaria mgCm⁻³h⁻¹ (d) en San Felipe para febrero.

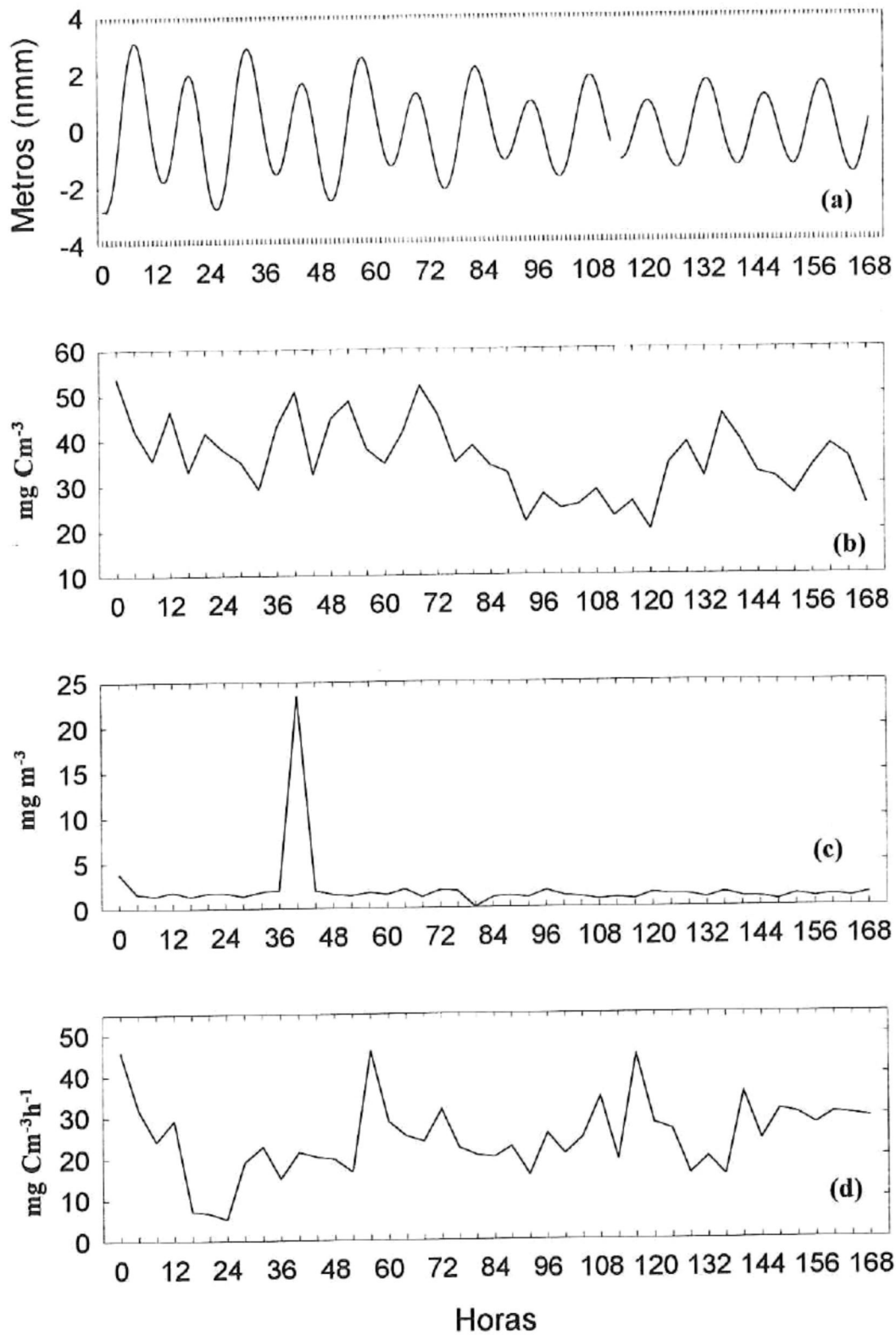


Figura 10. Altura de marea nmm (a), biomasa bacteriana mgCm⁻³ (b), clorofila *a* mgm⁻³ (c) y productividad orgánica primaria mgCm⁻³h⁻¹ (d) en San Felipe para mayo.

Las tasas de crecimiento bacteriano y los tiempos de duplicación respectivos se observan en la Tabla 6, la mayor tasa de crecimiento (0.08) ocurrió en el mes de septiembre con un tiempo de duplicación de 13.29 horas y la mínima (0.05) se presentó en febrero con un tiempo de duplicación de 18.86 horas.

3.4 Descripción global.

Los resultados obtenidos en las tres zonas de muestreo (Tablas 1, 7 y 12) muestran una clara diferencia entre ellas. La estación 8 es muy turbia, debido a las altas concentraciones de seston orgánico (7.10-1070.80 mg l⁻¹), con grandes fluctuaciones de marea (aproximadamente ocho metros), alta biomasa (70.0-416.0 mg m⁻³) y abundancia bacteriana también alta (3.5x10⁶-20.8x10⁶ ml⁻¹).

Santa Clara es una zona intermedia en material orgánico suspendido (seston). En septiembre tuvo un valor promedio de 5.52 mg l⁻¹ con un intervalo entre 2.20-18.20 mg l⁻¹, con una menor abundancia y biomasa bacteriana, las cuales fluctuaron entre 8.1x10⁵ y 5.1x10⁶ ml⁻¹ y 16.2-102.0 mg Cm⁻³ respectivamente.

San Felipe es una zona clara, con poca turbidez, la concentración promedio de material orgánico suspendido (seston) en septiembre fue de .0004 mg l⁻¹, la abundancia y biomasa bacteriana fueron más bajas que en Santa Clara y Estación 8, y tiene una mayor influencia de los factores fisicoquímicos y de productividad que de las mareas.

Los análisis de varianza de una vía entre zonas de muestreo para los valores de biomasa bacteriana y clorofila *a* mostraron diferencias significativas (Tabla 17). La prueba de comparaciones múltiples *a posteriori* de Tukey (Tabla 17) evidenció diferencias significativas entre las tres zonas de muestreo.

Tabla 17.- Análisis de varianza de una vía (95%) y prueba de comparaciones múltiples *a posteriori* de Tukey entre zonas de muestreo en el Alto Golfo de California.

Variable	F Calc.	F Crit.	Zonas de muestreo	Decisión	Zona de muestreo	Decisión	Zonas de muestreo	Decisión
Biomasa bacterias	326.75	3.04	E8-SC	S	E8-SF	S	SF-SC	S
Clorofila <i>a</i>	113.65	3.04	E8-SC	S	E8-SF	S	SF-SC	S

S = significativo; N.S = no significativo.

Tabla 18.- Concentración de bacterias y seston orgánico en diferentes regiones del Delta del Río Colorado durante febrero - junio.

Variable	Sonora		Baja California		Río Colorado	
	Promedio	Mín/Max	Promedio	Mín/Max.	Promedio	Mín/Max
Bacterias ml ⁻¹	4.0 x 10 ⁶	1.3 x 10 ⁶ 12.2 x 10 ⁶	2.0 x 10 ⁶	1.2 x 10 ⁶ 3.4 x 10 ⁶	12.5 x 10 ⁶	9.1 x 10 ⁶ 17.7 x 10 ⁶
Biomasa. bact.mgCm ⁻³	80.0	26.0 244.0	40.0	24.0 68.0	247.6	182.0 354.0
Seston org.mgl ⁻¹	53.64	1.90 277.69	7.41	2.53 13.40	473.24	50.13 1406.60

Tabla 19.- Análisis de varianza de una vía (95%) y prueba de comparaciones múltiples *a posteriori* de Tukey entre zonas de muestreo para biomasa bacteriana en el Delta del Río Colorado.

Variable	F Calc.	F Crit.	Zonas muestreo	Decisión	Zonas muestreo	Decisión	Zonas muestreo	Decisión
Biomasa bacterias	60.12	3.19	Son-B.C.	S	Son-R.C	S	B.C.-R.C	S

S= significativo; N.S. = no significativo

Tabla 20.- Porcentajes de materia orgánica en sedimento del Estuario del Río Colorado, junio 1989.*

Estación	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Porcentaje de materia orgánica	0.49	1.01	0.39	0.94	1.24	1.22	1.24	1.45	1.78	0.34	0.39	0.95	0.37	1.52	0.57	0.57	1.32

* Datos tomados del Instituto de Investigaciones Oceanológicas 1990.

3.5 Distribución bacteriana en del Delta del Río Colorado.

La distribución espacial de bacterias y seston orgánico en el Delta del Río Colorado se puede establecer a partir de los valores presentados en la Tabla 18. Las mayores concentraciones de bacterias, biomasa bacteriana y seston orgánico se presentaron en el Río Colorado con valores promedio de $12.5 \times 10^6 \text{ ml}^{-1}$; 247.6 mg Cm^{-3} y 473.24 mg l^{-1} respectivamente.

Los valores registrados en la costa de Sonora fueron mayores a los de Baja California con promedios de $4.0 \times 10^6 \text{ ml}^{-1}$; 80.0 mg Cm^{-3} y 53.64 mg l^{-1} respectivamente. En las figuras 11 y 12 se observan que tanto la biomasa bacteriana como el seston orgánico se incrementaron en sentido sur a norte del estuario.

Los análisis de varianza sobre los datos de biomasa bacteriana mostraron diferencias significativas entre las zonas muestreadas en el Delta del Río Colorado (Tabla 19). La prueba de comparaciones múltiples *a posteriori* de Tukey indicó que las diferencias significativas se dan entre las tres zonas (Tabla 19).

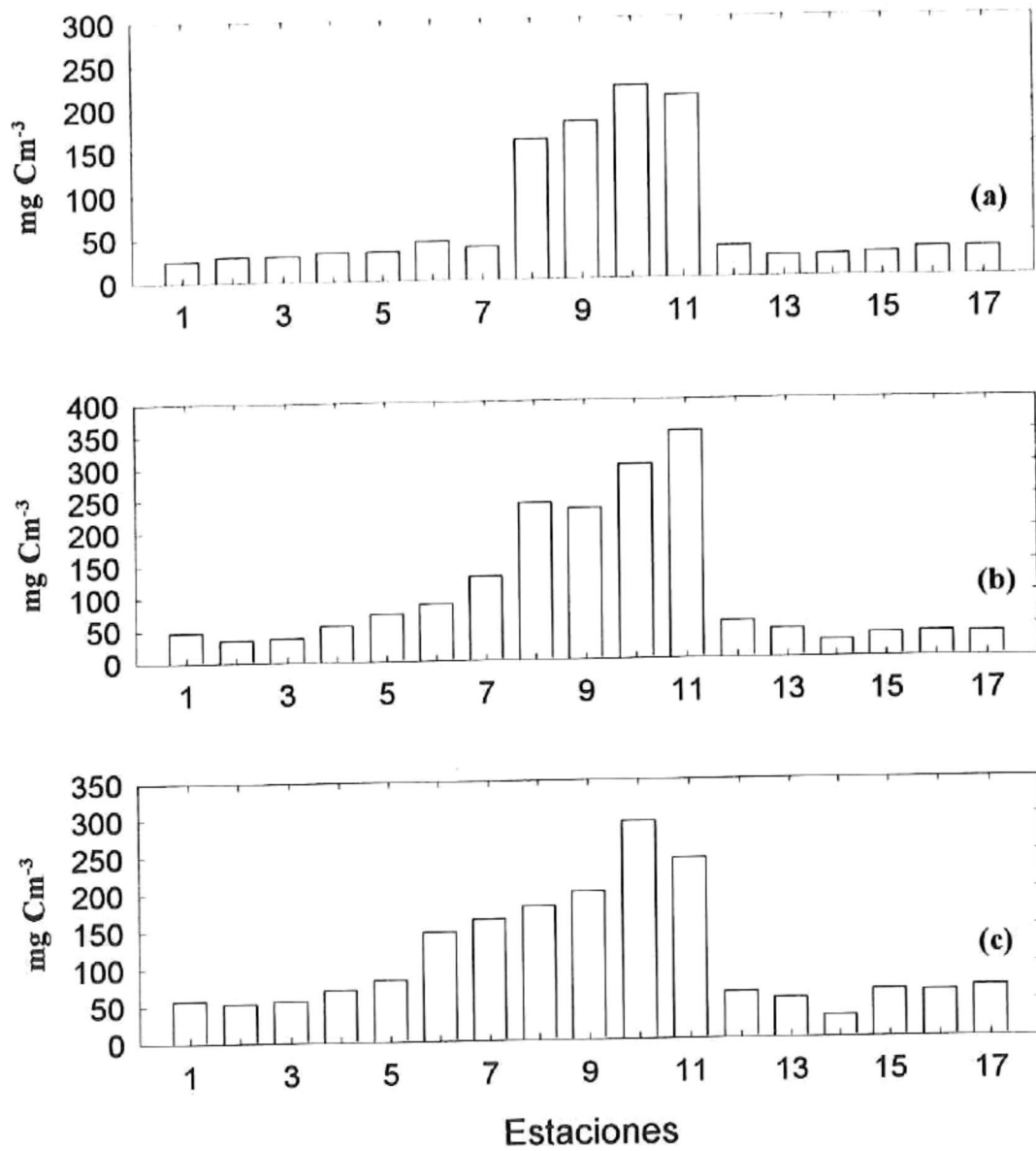


Figura 11. Biomasa bacteriana en mg Cm^{-3} en las diferentes estaciones del muestreo del Delta del Río Colorado durante febrero (a), abril (b) y junio (c).

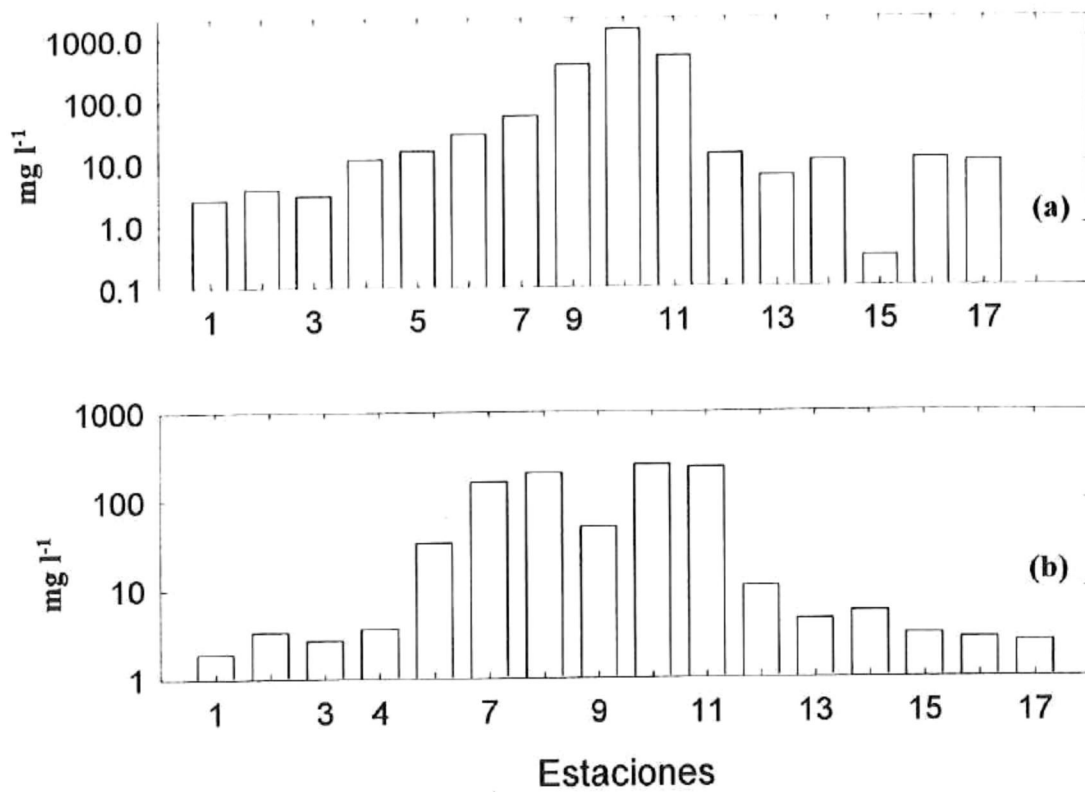


Figura 12. Seston orgánico en suspensión en mg l^{-1} en las diferentes estaciones del muestreo del Delta del Río Colorado durante abril (a) y junio (b).

4. DISCUSION

La biomasa y producción de bacterias en la Estación 8 son mayores que las reportadas en el Estero de Punta Banda, B.C. México, en la Bahía Delaware y en el Estuario St. Lawrence E.U.A (Kirchman y Hoch, 1988; Painchaud y Therriault, 1989; Morales-Zamorano *et al.*, 1991) y similares a las encontradas en la Bahía Chesapeake E.U.A, (Jonas y Tuttle, 1990) . Estos valores se deben a las características particulares del estuario del Río Colorado. El amplio intervalo de mareas, que en la boca llegan a ser de aproximadamente nueve metros (Thompson, 1968), ocasionan corrientes de gran magnitud tanto en flujo como en reflujo (Zamora-Casas, 1993) las cuales a su vez provocan que los limos y arcillas depositados durante la formación del delta con bacterias adheridas sean resuspendidos a la columna de agua, generando una gran turbidez.

De los resultados de los análisis de componentes principales se tiene que la marea ejerce un control sobre el seston orgánico y éste a su vez sobre la biomasa bacteriana, de tal manera que la abundancia y biomasa bacteriana en el presente estudio, presentaron un comportamiento periódico en relación con el ciclo de marea, con valores menores en flujo y mayores en reflujo, que es cuando ocurren las mayores concentraciones de seston orgánico por efecto de la resuspensión del sedimento, por lo tanto se puede asegurar que el origen de las bacterias en la columna de agua es bentónico. El análisis de regresión múltiple por pasos confirmó lo anterior, ya que mostró que la biomasa bacteriana estuvo explicada principalmente en función del seston orgánico. Por otra parte investigaciones realizadas en diversos estuarios eutróficos han reportado valores de biomasa y producción de bacterias significativos cuyo origen es el sedimento (Plummer *et al.*, 1987; Jost, 1991).

Las mayores concentraciones de abundancia y biomasa bacteriana ocurrieron en abril, cuando el balance de masas presentó el mayor movimiento de materiales por hemicycle mareal (Zamora-Casas, 1993) lo que permitió una mayor resuspensión de sedimento con bacterias adheridas, lo que se tradujo en un máximo de seston orgánico que fue de 1070.8 gr m⁻³ (Zamora-Casas, 1993). Para la misma época y zona de estudio Martínez-Rojas, 1990 reportó valores promedio de saturación de oxígeno de 59.28% atribuyéndolos al proceso de respiración

por las bacterias. Sharp *et al.* 1982 reportaron para el Estuario Delaware en Estados Unidos, valores superiores al 35% de saturación de oxígeno, señalando también una alta resuspensión de sedimento.

Los mayores valores de abundancias y biomásas bacterianas corresponden con los menores porcentajes de saturación de oxígeno disuelto y las mayores concentraciones de nitratos encontrados en la zona de estudio durante las mismas épocas del año por Martínez-Rojas (1990) y Hernández-Ayón (1993) respectivamente, lo cual evidencia una posible remineralización del material orgánico a nitratos por acción bacteriana, con la subsecuente demanda de oxígeno disuelto.

En el estuario del Río Colorado, la biomasa bacteriana (mg Cm^{-3}) fue dos órdenes de magnitud mayor que la fitoplanctónica, estimada como clorofila *a* (mg m^{-3}), la cual fue comparable con los valores mínimos registrados en la parte norte del Golfo de California por Gendrop-Funes *et al.* (1978). Por otra parte, al utilizar la razón carbono: clorofila *a* (F) de 30 propuesta por Strickland (1960) para la transformación de las unidades de clorofila *a* a carbono, se encontró que en la Estación 8 la biomasa bacteriana sigue siendo superior a la del fitoplancton. Banse (1977) menciona que cuando se aplican este tipo de factores de conversión en zonas con cantidades apreciables de material particulado no algal, como es el caso del estuario del Río Colorado, se pueden obtener resultados erróneos. Así, para la utilización del factor de conversión F en una zona de estudio en particular, se requiere conocer las concentraciones de clorofila *a* y carbono orgánico particulado de la misma (Banse, 1977), porque la razón carbono:clorofila *a* (F) resulta de la regresión lineal de carbono orgánico particulado-clorofila *a*. La pendiente de la línea es F promedio, estadísticamente asociada con el pigmento.

La producción bacteriana en la zona de estudio también fue mayor que la productividad orgánica primaria, siendo un orden de magnitud mayor en abril y junio, lo cual indica que los altos valores de biomasa y producción bacterianas en la zona de estudio, no dependen únicamente del fitoplancton sino de otras fuentes de carbono como pueden ser las plantas de marismas y el sedimento. En la zona de estudio existen praderas de *Distichlis palmeri* que se

inundan con las mareas. Se conoce que los pastos marinos entre ellos *Spartina alterniflora* son fuente importante de carbono orgánico particulado (Christian y Wetzel, 1991; Alber y Valiela, 1994) el cual previa hidrólisis enzimática puede ser asimilado por las bacterias. Además, los restos de macrofitas, pastos marinos, fitoplancton, zooplancton y heces animales son un buen sustrato para el crecimiento de bacterias por lo que son colonizados con la subsecuente formación de agregados microbianos (Robertson *et al.*, 1982; Biddanda y Pomeroy, 1988; Pomeroy y Wiebe, 1993).

El sedimento es otra fuente importante de material orgánico en el estuario del Río Colorado, los canales están caracterizados por arenas medias a finas y las planicies adyacentes a los canales principales por lodos limo-arcillosos a arcillo-limosos. La Estación 8 presentó, para junio 1989, 28.8% de arenas, 35.12% de limos y 36.72% de arcillas con un 1.45% de materia orgánica, siendo una de las estaciones con mayor contenido de material orgánico (I.I.O, 1990).

Debido a la alta turbidez del estuario, se esperaría que la producción orgánica primaria fuera escasa, a excepción de junio en donde se presentaron valores bajos ($0.5 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) el fitoplancton mostró capacidad de adaptación a una alta turbidez. Barocio-León, 1991 encontró altas tasas fotosintéticas ($15 \text{ mg Cm}^{-3} \text{ h}^{-1}$) en lugares de la zona de estudio donde las lecturas del disco de Secchi no alcanzan más de 20 cm de profundidad. Por otra parte De la Peña -Nettel (1991) indicó que el fitoplancton en esta zona presenta un aumento de la cantidad de clorofila *a* por célula y una mayor eficiencia por unidad de clorofila, adaptación que le permite presentar producciones y razones de asimilación altas, bajo condiciones de luz intermitente, similares a las de un medio turbio con mezcla vertical intensa. De tal manera que, se puede asegurar que la alta biomasa y producción bacteriana en conjunto con la biomasa y producción orgánica primaria que se da de manera sostenida en el estuario del Río Colorado ocasionan que este sea un ecosistema con gran fertilidad.

El presente estudio demuestra que la Estación 8 en el Delta del Río Colorado es un ecosistema heterotrófico muy complejo, dinámico y que por consecuencia, no se ajusta a los modelos y patrones establecidos en donde las relaciones entre variables son explicadas por el

fitoplancton, lo cuál ha sido observado en otros ecosistemas marinos heterotróficos (Painchaud y Terriault, 1989; Findlay *et al.*, 1991 y Hoch y Kirchman, 1993).

La influencia de la marea sobre la abundancia y biomasa bacteriana en Santa Clara fue menor a la de Estación 8. En el mes de septiembre el análisis de componentes principales no encontró relación entre la marea y la biomasa bacteriana. En los meses de mayo y septiembre la biomasa bacteriana se relacionó con la clorofila *a*, lo cual sugiere que en esta zona de estudio, se da una mayor interrelación entre el fitoplancton y las bacterias aunque también se puede decir que aún persiste un componente de bacterias bentónicas aportadas por el sedimento a la columna de agua.

La biomasa y abundancia bacteriana se vió disminuída con respecto a la Estación 8, porque el aporte de bacterias de origen bentónico a la columna de agua fue menor, como lo sugieren los datos de seston orgánico de septiembre (únicos datos disponibles) los cuales tuvieron un valor promedio de 5.52 mg l^{-1} , el cual es menor que el valor mínimo en Estación 8 (7.10 mg l^{-1}) y es aproximadamente 40 veces mas pequeño que el valor promedio de seston orgánico (263.73 mg l^{-1}). El promedio de los porcentajes de saturación de oxígeno en mayo y septiembre fueron ligeramente menores al 100%, mientras que en febrero fueron mayores al 100% (Mascorro-Segura, 1994), lo cual indica que en esta zona existe un consumo de oxígeno menor por microorganismos heterotróficos.

Los valores mayores de biomasa y número de bacterias se presentaron en el mes de septiembre, cuando ocurrieron las mayores tasas de crecimiento bacteriano y los menores tiempos de duplicación, lo que se corresponde con la alta temperatura promedio en el agua de mar (31.5°C). La temperatura es una variable que se sabe regula las tasas de crecimiento y metabolismo de las bacterias (Hoch y Kirchman, 1993; Shiah y Ducklow, 1994). Los valores menores de biomasa, abundancia y tasa de crecimiento bacteriano se presentaron en el mes de febrero, cuando existió una menor actividad bacteriana por efecto de las bajas temperaturas en el agua de mar, la cual fue en promedio 14.45°C .

Los valores de la biomasa de fitoplancton en términos de carbono y los de productividad orgánica primaria mostraron ser en promedio superiores a los de bacterias en 1.4 y 6 veces respectivamente, lo cual sugiere que en Santa Clara el fitoplancton tiene un papel más importante como fuente de carbono y de energía que las bacterias.

En San Felipe los valores de abundancia y biomasa bacteriana, mostraron ser un 25% más bajos que los de Santa Clara, por lo que el análisis estadístico mostró diferencias significativas entre las dos zonas de muestreo. Los factores que determinan estas diferencias son la marea y tipo de sedimento.

La máxima amplitud de marea en San Felipe es de 6.95 m (Gutiérrez y González, 1989), mientras que en Santa Clara es de nueve metros (Matthews, 1969). Existe además, en la parte norte del delta una mayor disipación de energía (Filloux, 1973 citado por Durazo-Arvizu, 1989). Parte de esta energía es utilizada para mezclar la columna de agua, por lo tanto existe mayor turbidez y menor transparencia y abundancia bacteriana en Santa Clara que en San Felipe.

El análisis de componentes principales, a diferencia de lo obtenido en las Estaciones 8 y Santa Clara, no mostró relación entre la marea y la biomasa bacteriana. La relación se encontró entre la biomasa bacteriana y variables fitoplanctónicas (clorofila *a* y productividad orgánica primaria) y fisicoquímicas (temperatura), por consecuencia se puede decir que en la zona de estudio no existe un fuerte componente bentónico de bacterias del sedimento a la columna de agua, por lo tanto es de esperarse que en el agua de mar exista un mayor porcentaje de bacterias de vida libre que adheridas al substrato.

Se conoce que existe una relación entre abundancia bacteriana y el contenido de material orgánico y tamaño de grano en los sedimentos, con mayores concentraciones de bacterias en sedimentos limo-arcillosos, debido a que estos poseen una mayor superficie de contacto que los arenosos (Dale, 1974; Yamamoto y López, 1985) de tal manera que se esperaría encontrar un mayor número de bacterias en el sedimento del Delta y Santa Clara que en San Felipe.

La distribución regional de los sedimentos en el Golfo de California según Shepard (1954) citado por van Andel (1964) indica que la zona de estudio está constituida por un mayor porcentaje de arenas, mientras que Santa Clara está constituida por un mayor porcentaje de limos y arcillas (Thompson, 1965 citado por García de Ballesteros y Larroque, 1974) lo cual explica las mayores abundancias y biomasa bacterianas encontradas en Santa Clara.

Un aspecto importante que se debe de destacar es que la estación de muestreo se localiza en una bahía al sur de un pequeño saliente o cabo (Punta Machorro), frente a la Escuela Técnica Pesquera. En los períodos de estudio presentó escasa turbidez, aunque no se descarta que en algunas épocas del año sea alta, debido a los patrones de corrientes que pueden transportar material altamente turbio de las zonas de marismas situadas al norte de la área de estudio.

Alvarez Sánchez *et al.* (1993) mencionan que las irregularidades en la línea de costa, como es el caso de puntas o cabos, intensifican las corrientes de marea las cuales propician o incrementan notablemente los procesos de mezcla tanto horizontal como vertical, provocando la formación de frentes y giros. Al sur de Punta Machorro y cerca de la costa se han observado esporádicamente franjas de agua turbia que forman un frente de turbidez que por efecto de las mareas y viento se puede romper y por advección transportar material en suspensión a la zona de estudio. En la zona de estudio se ha detectado la formación de un giro en sentido de las manecillas del reloj (sentido anticiclónico) durante el reflujó y la transición a flujo, que se forma como consecuencia de la separación de la corriente. Este giro puede ocasionar que en el área se den características muy particulares como es la creación de microambientes muy distintos de la zona costera y Bahía San Felipe.

La biomasa de fitoplancton, en términos de carbono, fue menor que la bacteriana a excepción del mes de mayo donde fue de 55 mg Cm^{-3} sin embargo, la productividad orgánica primaria fue en promedio mayor (7.4 veces) que la bacteriana. Estos resultados indican una razón Productividad orgánica primaria: biomasa fitoplanctónica (P/B) alta, lo cual indica que en la zona de estudio existe una gran eficiencia fitoplanctónica.

Para determinar la distribución espacial de las variables las muestras no se tomaron simultáneamente, por lo que los resultados obtenidos en cada una de las estaciones son valores puntuales y válidos únicamente para el estado de la marea en que fueron tomados, por lo que las comparaciones entre estaciones deben de tomarse con reserva sin embargo, se pueden considerar como tendencias generales de la distribución de las variables en el estuario del Delta del Río Colorado.

El incremento que se presentó en la biomasa bacteriana de sur a norte del estuario así como las mayores biomásas bacterianas en la costa de Sonora con respecto a la de Baja California, se deben a la presencia de mayor cantidad de sólidos en suspensión en la columna de agua. Resultados obtenidos en la zona, por el departamento de Geología del Instituto de Investigaciones Oceanológicas, así lo indican. En las estaciones localizadas en la costa de Sonora se encontraron los mayores porcentajes de materia orgánica en los sedimentos, los que están relacionadas a sedimento fino como es el limo-arcilloso (Tabla 20), lo anterior confirma nuestra hipótesis de que el origen de las bacterias en la columna de agua es bentónico, porque la concentración bacteriana depende de los sólidos en suspensión, por lo tanto se puede decir que la presencia de las bacterias en el estuario del Río Colorado depende de las características hidrodinámicas y características del medio ambiente sedimentario.

El patrón de distribución de la biomasa bacteriana en el estuario del Río Colorado es distinto al patrón encontrado para el fitoplancton, nutrientes y zooplancton del delta en diversas investigaciones. Barocio-León, 1991 encontró que existe una influencia de la turbidez en la abundancia fitoplanctónica y clorofila *a* ya que ésta, tiende a incrementarse de norte a sur del estuario con concentraciones más altas de microfitoplancton en la costa de Baja California ($274.33 \text{ cel ml}^{-1}$) que en la de Sonora ($166.25 \text{ cel ml}^{-1}$).

Hernández-Ayón *et al.* (1993) encontraron que, aunque los nutrientes tienen un comportamiento similar a los de la biomasa bacteriana esto es, valores altos en la región interna del estuario (estaciones 10 y 11) y valores bajos hacia la región oceánica (estaciones 1, 2, 16 y 17) en general, los nitratos mostraron una tendencia a presentar valores más altos en el lado

oeste del delta (Baja California) que en el este (Sonora). Esta distribución la explican por la advección neta en sentido contrario a las manecillas del reloj, la cual tiende a transportar agua rica en nutrientes de la Isla Montague hacia el suroeste sin embargo, no se puede descartar que la disminución de nitratos en el lado Sonora del delta sea efecto de la asimilación por bacterias. Se conoce que los nutrientes suspendidos de los sedimentos pueden estimular el crecimiento microheterotrófico de tal manera que, la resuspensión de nutrientes de los sedimentos puede seguir una ruta heterotrófica (Wainright, 1987; Wainright, 1990).

Por otra parte Farfán y Alvarez-Borrego (1992) en un estudio acerca de la biomasa del zooplancton del Alto Golfo de California encontraron mayores biomásas en los canales alrededor de la Isla Montague con un incremento hacia el norte o noroeste (Baja California) con valores máximos en el mes de agosto.

La gran abundancia y biomasa bacteriana presentes en zonas altamente turbias como son las estaciones al norte del estuario tienen una gran importancia para especies marinas detritófagas como puede ser el camarón. Moriarty (1977) señala que el carbón bacteriano constituye cerca del 20% del carbón orgánico estomacal de algunos grupos de camarones y que éstos seleccionan partículas ricas en bacterias.

Felix-Pico y Mathews (1975) realizaron una investigación sobre la distribución y abundancia del camarón azul *Penaeus stylirostris* en la zona de estudio y encontraron mayores abundancias en el cauce de la desembocadura del Río Colorado, cerca de la Isla Montague y en general en zonas fangosas de 0 a 10 metros de profundidad.

Las tasas de crecimiento bacterianas obtenidas en esta investigación, utilizando el método de dilución, muestran que las bacterias son capaces de crecer rápidamente en agua de mar diluida libre de depredadores, a expensas del carbono orgánico disuelto. Los tiempos de duplicación obtenidos fueron de entre 12 y 18 horas y fueron comparables a los obtenidos en otros experimentos por Ammerman *et al.* (1984) y Hagstrom *et al.* (1984), pero fueron muy similares entre sí, lo que sugiere que existe un factor de control común entre ellos.

Los resultados de crecimiento bacteriano se ajustaron a una curva logística, con un crecimiento exponencial típico. Sin embargo, no se observó una fase lag o de retardo marcada, lo que indica que no existió aletargamiento en las células bacterianas, posiblemente porque la población estuvo integrada por células metabólicamente activas, además de que el carbono orgánico disuelto en el reservorio no fue un factor limitante. Resultados similares se obtuvieron por Lovell y Konopka (1985).

Las tasas de crecimiento bacteriano en las tres zonas de estudio fueron similares. Existieron diferencias en el crecimiento bacteriano únicamente entre los meses de muestreo, lo que indica que el carbono orgánico disuelto (COD) presente en el agua de mar no es limitante y que por lo tanto la variable más importante que determina el crecimiento bacteriano en el Alto Golfo de California es la temperatura, lo cual se demuestra por el alto coeficiente de regresión obtenido (0.94) entre las tasas específicas de crecimiento y la temperatura. Existen controversias acerca de si la temperatura es un factor que incrementa o limita el crecimiento microbiano. Sin embargo, White *et al.* (1991) y Shiah y Ducklow (1994) en experimentos *in situ* en medios ambientes estuarinos y de agua dulce y en laboratorio, demostraron que la temperatura es un regulador importante de la tasa de crecimiento y producción bacteriana porque tiene un efecto directo en los procesos fisiológicos de las bacterias.

Lovell y Konopka (1985) señalaron que el crecimiento bacteriano en lagos está limitado por la temperatura. Hoch y Kirchman (1993) en un estudio realizado en el Estuario Delaware USA demostraron que la tasa de crecimiento específica está positivamente correlacionada con temperaturas <12°C. Similarmente Shiah y Ducklow (1994) en la Bahía de Chesapeake encontraron en los experimentos de interacción temperatura-substrato, que la temperatura es el factor más efectivo para regular la tasa de crecimiento específico y producción bacteriana.

En resumen, la temperatura tiene impacto sobre la tasa de crecimiento específico bacteriano, además de tener implicaciones en los diferentes ecosistemas acuáticos (White *et al.*, 1991), ya que las bacterias al convertir grandes cantidades de material orgánico de origen

autóctono y alóctono a biomasa bacteriana, pueden sostener altas tasas de crecimiento específico y ser la mejor ruta para la asimilación de carbono orgánico en la cadena alimenticia.

Si en el Alto Golfo de California el sustrato no es un factor limitante y la temperatura es importante en el crecimiento bacteriano surge la necesidad de explicar porque existen diferencias significativas en abundancia y biomasa bacteriana entre las tres zonas de muestreo. La respuesta radica en la abundancia de bacterias en cada zona y por lo tanto de su naturaleza u origen. En el Delta (E8) las bacterias son muy abundantes, de tipo bentónico y adheridas a sustrato, en Santa Clara (E2) son menos abundantes que E8 y son bacterias con influencia bentónica y de la columna de agua, por lo tanto existen bacterias adheridas a sustrato y libres mientras que en San Felipe las bacterias son escasas y de vida libre.

Para determinar el flujo de carbono y energía de los microorganismos a los distintos medios acuáticos, recientemente se han realizado investigaciones de metabolismo (actividad) y productividad bacteriana, utilizando diversos procedimientos (Karl, 1993). Entre ellos, el método del incremento en número de células, el cual ha sido muy discutido y utilizado por Fuhrman y Azam (1980) y Kirchman *et al.* (1982). Las ventajas de este método son: que no es caro, no se necesitan radiotrazadores ni factores de conversión para estimar la producción bacteriana diaria mientras que, las desventajas son: el "efecto botella", si los tiempos de incubación son grandes la muestra debe filtrarse previamente para evitar el pastoreo por bacterióvoros, y es difícil determinar la actividad bacteriana en muestras de medios oligotróficos (Austin, 1990; Herndl *et al.*, 1993). Sin embargo, Ducklow y Hill (1985) mencionan que es un método útil y válido para estimar tasas de crecimiento específico bacteriano en distintos medios ambientes acuáticos.

5. CONCLUSIONES

-La biomasa y producción bacteriana en la Estación 8 fueron mayores que la fitoplanctónica por lo que, se puede decir que el bacterioplancton es la base del plancton en esta estación. Se encontró además, que la marea ejerce un control sobre el seston orgánico en suspensión y éste sobre la biomasa bacteriana, sugiriendo que el origen de las bacterias es bentónico.

-En Santa Clara la biomasa de fitoplancton (en términos de carbono) y la productividad orgánica primaria fueron mayores que la correspondiente bacteriana, lo cual indica que el fitoplancton es la base de la cadena trófica. Se encontró además, una mayor relación entre la biomasa bacteriana y la clorofila *a*, indicando una interrelación fitoplancton-bacterias sin embargo, en la columna de agua existe también un componente de bacterias aportadas por el sedimento.

-La biomasa bacteriana en San Felipe tuvo una mayor relación con la temperatura y variables de producción (clorofila *a* y productividad orgánica primaria), evidenciando una interrelación entre el fitoplancton y el bacterioplancton.

-Las tasas de crecimiento bacteriano fueron similares en los tres lugares de muestreo, lo cual indica que el sustrato no es limitante para su crecimiento. Existieron diferencias únicamente entre los meses de muestreo, con valores mayores en verano cuando se presentaron las temperaturas más altas.

-Las mayores abundancias y biomásas bacterianas en el Delta del Río Colorado se encontraron en las estaciones del Río Colorado, porque es donde se presenta una mayor turbidez. Las mayores concentraciones de bacterias se encontraron en la costa de Sonora, en comparación con las de Baja California, debido a un mayor aporte de sedimento proveniente de la erosión y derrumbes de las planicies de mareas.

6. LITERATURA CITADA

- Abreu, P.C., Biddanda, B.B. and Odebrecht, C. (1992). Bacterial dynamics of the Patos lagoon estuary, southern Brazil (32°S, 52° W): Relationship with phytoplankton production and suspended material. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, 35: 621-635.
- Alber, M. and Valiela, I. (1994). Production of microbial aggregates from macrophyte-derived dissolved organic material. **Limnol. Oceanogr.**, 39(1) 37-50.
- Alvarez Borrego, S y Galindo Bect, L.A. (1974). Hidrología del Alto Golfo de California condiciones durante otoño. **Ciencias Marinas** . (1): 46-64.
- Alvarez Borrego, S., Flores Báez, B.P. y Galindo Bect, L.A. (1975). Hidrología del Alto Golfo de California. II. Condiciones durante invierno, primavera y verano. **Ciencias Marinas**, 2(1): 21-36.
- Alvarez Sánchez, L.G., Godínez Sandoval, V., Lavín Peregrina, M.F. y Sánchez, S. (1993). Patrones de turbidez y corrientes en la bahía de San Felipe, en el NO del Golfo de California. Comunicaciones Académicas, Serie Oceanografía Física. **Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada**. 41 pp.
- Ammerman, J.W., Fuhrman, J.A., Hagstroom, A. and Azam, F. (1984). Bacterioplankton growth in seawater: I. Growth kinetics and cellular characteristics in seawater cultures. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 18: 31-39.
- Austin, B. (1988). **Marine Microbiology**. Cambridge University Press. New York, 222 pp.
- Austin, B. (1990). **Methods in aquatic bacteriology**. John Wiley & Sons ed., New York. 415 pp.

- Azam, F.T., Fenchel, J.C., Field, J.S. and Meyer, L.A. (1983). The ecological role of water column microbes in the sea. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 10: 257-263.
- Azam, F.T. and Ammerman, J.W. (1984). The cycling of organic matter by bacterioplankton in pelagic marine ecosystems: microenvironmental considerations 345-360. In: **Flows of Energy and Materials in Marine Ecosystems: Theory and Practice**. NATO. Conf. Ser. 4. Mar. Sci. V. 13. Plenum Press. Washington D.C.
- Baird, D. Winter, P.E.D. and Wendt, G. (1987). The flux of particulate material through a well-mixed estuary. **Contin. Shelf. Res.**, 7: 1399-1403.
- Banase, K. (1977). Determining the carbon-to-chlorophyll ratio of natural phytoplankton. **Marine Biology**, 41: 199-212.
- Barocio León, O.A. (1991). Productividad orgánica primaria en la región del delta del Río Colorado. Tesis de licenciatura. **Facultad de Ciencias Marinas, U.A.B.C.** 52 pp.
- Biddanda, B.A. (1986). Structure and function of marine microbial aggregates. **Oceanol. Acta.**, 9(2): 209-211.
- Biddanda, B.A. (1988). Microbial aggregation and degradation of phytoplankton-derived detritus in seawater. II. Microbial metabolism. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 42: 89-95.
- Biddanda, B.A. and Pomeroy, L.R. (1988). Microbial aggregation and degradation of phytoplankton. derived detritus in seawater. I. Microbial Succession. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 42: 79-88.
- Bidigare, R.R. (1983). Nitrogen excretion by marine zooplankton: Carpenter, E.J.; Capone, D.G. (eds). **Nitrogen in the marine environment**. Academic Press, New, York., 285-409.

- Bourillón Moreno, L., Cantú Díaz, A., Eccardi Ambrosi, F., Lira Fernández, E., Ramírez Ruíz, J., Velarde González, E. y Zavala González, A. (1988). **Islas del Golfo de California**. Coedición Secretaría de Gobernación. U.N.A.M. México, D.F., 59-75.
- Clarke, K.R and Joint, I.R. (1986). Methodology for estimating numbers of free-living and attached bacteria in estuarine waters. **App. Environ. Microb.**, 51: 1110-1120.
- Cole, J.J., Findlay, S and Pace, M.L. (1988). Bacterial production in fresh and saltwater: a cross-system overview. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 43: 1-10.
- Crosby, M.P. and Newell, I.E. (1990). Bacterial mediation in the utilization of carbon and nitrogen from detrital complexes by *Crassostrea virginica*. **Limnol. Oceanogr.**, 35(3): 625-639.
- Chalermwat, K., Jacobsen, T.R. and Lutz, R.A. (1991). Assimilation of bacteria by the dwarf surf clam *Mulinia lateralis* (Bivalvia: Mactridae). **Mar. Ecol. Prog. Ser.**; 71: 27-35.
- Chin-Leo, G. and Kirchman, D.L. (1990). Unbalanced growth in natural assemblages of marine bacterioplankton. **Marine Ecol. Prog. Ser.**, (63): 1-18.
- Christian, R.R. and Wetzel, R.L. (1991). Synergism between research and simulation models of estuarine microbial food webs. **Microbial Ecology**, 22: 111-125.
- Dale, N.G.(1994). Bacteria in intertidal sediments factors related to their distribution. **Limnol. Oceanogr.**, 19: 509-518.
- De la Peña Nettel, G. (1991). "Influencia de la turbidez sobre la producción orgánica primaria en la región del Delta del Río Colorado". Tesis de licenciatura. **Facultad de Ciencias Marinas, U.A.B.C.** 80 pp.
- Ducklow, H.W. and Hill, S.M. (1985). The growth of heterotrophic bacteria in the surface waters of warm core rings. **Limnol. Oceanogr.**, 30: 239-259.

- Ducklow, H.W. (1991). The passage of carbon through microbial foodwebs: results from flow network models. **Marine Microbial Food Webs**, 5: 129-144.
- Durazo Arvizu, R. (1989). Frentes térmicos de verano en el Alto Golfo de California. Tesis de maestría. **CICESE**, Ensenada, B.C., 66 pp.
- Farfán, C. y Alvarez Borrego, S. (1992). Biomasa del zooplancton del Alto Golfo de California. **Ciencias Marinas**, 18: 17-36.
- Felix Pico, E. y Mathews, CH. P. (1975). Estudios preliminares sobre la ecología del camarón en la zona cercana a la desembocadura del Río Colorado. **Ciencias Marinas**, 2: 68-85.
- Ferguson, R., Buckley, E.N. and Palumbo, A.V. (1984). Response of marine bacterioplankton of differential filtration and confinement. **Applied and Environmental Microbiology**, 47: 49-55.
- Findlay, S., Pace, M.L., Lints, D. and Cole, J.J. (1991). Weak coupling of bacterial and algal production in a heterotrophic ecosystem: the Hudson River estuary. **Limnol. Oceanogr.**, 36: 268-278.
- Fuhrman, J.A. and Azam, F. (1980). Bacterioplankton secondary production estimates for coastal waters of British Columbia, Antarctica, and California. **Appl. Environ. Microbiol**, 39: 1085-1095.
- Fuhrman, J.A. and Azam, F. (1982). Thymidine incorporation as a measure of heterotrophic bacterioplankton production in marine surface waters: Evaluation and field results. **Mar. Biol.**, 66: 109-120.
- Galvao, H.M. and Fritz, A.T. (1991). Microbial trophodynamics in a salt marsh. **Marine Microbial Food Webs.**, 5(1): 13-26.
- García de Ballesteros, G. y Larroque, M. (1974). Elementos sobre la distribución de turbidez en el Alto Golfo de California. **Ciencias Marinas**, 1: 1-30.

García Pámanes, F.A., Cajal Medrano, R., Carriquirri Beltrán, J.D., Cupul Magaña, A., Chee Barragán, G., Estrada Ramírez, A., Galindo Bect, M.S., Hernández Ayón, M., Millán Núñez, R., Navarro Olache, L.F., Orozco Borbón, M.V., Santamaría del Angel, E. Trujillo Ortiz, A. Villarreal Chávez, G. (1994). El Delta del Río Colorado como zona de crianza de especies marinas. **X Simposium Internacional de Biología Marina**, 13-17 junio 1994. Ensenada, Baja California México.

González Casillas (1991). Contaminación salina del Río Colorado. **Travesía**, 24: 12-21.

Goulder, R., Bent, E.J. and Boak, A.C. (1981). Attachment o suspended solids as a strategy of estuarine bacteria. In: Jones, N.V., Wolff, W.S. (eds). **Feeding and survival strategies of estuarine organisms**. Plenum Press, New, York. pp. 1-15.

Griffith, P.C., Douglas, D.J. and Wainright, S.S. (1990). Metabolic activity of size-fractionated microbial plankton in estuarine, nearshore and continental shelf waters of Georgia. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 59: 253-270.

Guillén Méndez, Z, (1994). Variación temporal de nutrientes en dos localidades en el Alto Golfo de California. Tesis de licenciatura. **Facultad de Ciencias Marinas, U.A.B.C.** Ensenada, B.C, México. 49 pp.

Gutiérrez, G. y González, J.I. (1989). Predicciones de mareas de 1990: estaciones mareográficas del CICESE. Informe Técnico OC-89-01, **CICESE**, Ensenada, B.C., México, 129 pp.

Hagstrom, A., Ammerman, J.W., Henrichs, S. and Azam, F. (1984). Bacterioplankton growth in seawater: II. Organic matter utilization during steady-state growth in seawater cultures. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 18: 41-48.

Hammer, K.D. and Eberlein, K. (1981). Paralell experiments with *Thalassiosira rotula* in outdoor plastic tanks: development of dissolved free aminoacids during an algae bloom. **Mar. Chem.**, 10: 533-544.

- Hernández Ayón, J.M., Galindo Bect, M.S., Flores Báez, P. and Alvarez Borrego, S. (1993). Nutrient concentrations are high in the turbid waters of the Colorado River Delta. **Estuarine, Coastal and Shelf Science**, 37: 1-10.
- Herndl, G.J., Kaltenbock, E. and Muller-Niklas, G. (1993). Dialysis bag incubation as a nonradiolabeling technique to estimate bacterioplankton production *in situ*. In: Kemp, P.F., Sherr, B.F., Sherr, E.B. and Cole, J.J. **Aquatic Microbial Ecology**. Lewis Publishers, Boca Raton EUA., 553-556.
- Hobbie, J.E. and Lee, C. (1979). Microbial production of extracellular material: importance in benthic ecology in: Tenore, K.R; Coull, B.C. (ed). **Marine benthic dynamics**. Brausch. B.W Lib. In Mar. Sci., no. 11: 341-346.
- Hobbie, J.E., Daley, R. and Jasper, S. (1977). Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. **Appl. Environ. Microbiol.**, 336: 1225-1228.
- Hoch, M. and Kirchman, D.L. (1993). Seasonal and inter-annual variability in bacterial productions and biomass in a temperate estuary. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 98: 283-295.
- Instituto de Investigaciones Oceanológicas**. (1990). Apoyo al Desarrollo del Programa Delta Camarón, Reporte Final. Convenio SEP C89-01-0184. Ensenada, Baja California.
- Instituto de Investigaciones Oceanológicas** (1991). Informe anual a CONACYT del Programa Delta Camarón. Ensenada, B.C.
- Jannash, (1969). Estimations of bacterial growth rates in natural waters. **J. Bacteriol.**, 99: 156-160.
- Jonas, R.B. and Tuttle, J.H. (1990). Bacterioplankton and organic carbon dynamics in the lower mesohaline Chesapeake Bay. **Applied and Environmental Microbiology.**, 56(3): 747-757.

- Jones, J.C. and Simon, B.M. (1975). An investigation of errors in direct counts of aquatic bacteria by epifluorescence microscopy, with reference to a new method of dyeing membrane filters. **Journal of Applied Bacteriology.**, 39: 317-329.
- Jost, G. (1991). Annual changes in some bacteriological parameters of a eutrophic estuary in the southern Baltic Sea. In: **Proceedings of the 4th European Marine Microbiology Symposium Kiel**, Ostseebad Damp, Germany. October 8th-12th 1990, 34-41.
- Jürgens, K. and Güde, H. (1994). The potential importance of grazing-resistant bacteria in planktonic systems. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 112: 169-188.
- Karl, D.M. (1993). Adenosine triphosphate (ATP) and total adenine nucleotide (TAN) pool turnover rates as measures of energy flux and specific growth rate in natural populations of microorganisms. In: Kemp, P.F., Sherr, B.F., Sherr, E.B. and Cole, J.J. **Aquatic Microbial Ecology**, Lewis Publishers. Boca Raton EUA. 483-494.
- Kirchman, D.L., Ducklow, H. and Mitchell, R. (1982). Estimates of bacterial growth from changes in uptake rates and biomass. **Appl. Environ. Microbiol.**, 44: 1296-1307.
- Kirchman, D.L. and Hoch, M.P. (1988). Bacterial production in the Delaware Bay estuary estimated from thymidine and leucine incorporation rates. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 45: 169-178.
- Kirchman, D.L., Wambeck, V., Soto, F. and Bianchi, M. (1989). Bacterial production in the Rhone river plume: effect of mixing on relationships among microbial assemblages. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 53: 267-275.
- Lampert, W. (1978). Release of dissolved organic carbon by grazing zooplankton. **Limnol. Oceanogr.**, 23: 831-834.

- Lancelot, C. (1979). Gross excretion rates of natural marine phytoplankton and heterotrophic uptake of excreted products in the southern North Sea, as determined by short-term kinetics. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 1: 179-186.
- Langdon, CH. and Newell, R. (1990). Utilization of detritus and bacteria as food sources by two bivalve suspension-feeders, the oyster *Crassostrea virginica* and the mussel *Geukensia demmissa*. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 58: 299-310.
- Lavín, M.F and Organista, S . (1988). Surface heat flux in the northern Gulf of California. **J. Geophys. Research** 93(c11):14033-14038.
- Lee, S. and Fuhrman, J.A. (1987). Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. **Appl. Environ. Microbiol.**, 53 (6): 1298-1303.
- Lepley, L.K., Vonder, S.P., Hendrickson, J.R. and Calderón, R.G. (1975). Circulation in the northern Gulf of California from orbital photographs and ship investigations. **Ciencias Marinas.**, 2(2): 86-93.
- Lovell, C.R. and Konopka, A. (1985). The effects of temperature on bacterial production in a dimictic eutrophic lake. **FEMS Microbiol. Ecol.**, 31: 135-140.
- Mague, T.H., Friberg, E., Hughes, D.J. and Morris, I. (1980). Extracellular release of carbon by marine phytoplankton physiological approach. **Limnol. Oceanogr.**, 25: 262-279.
- Martínez Rojas Reynoso, M.K. (1990). Distribución espacial y registros circadianos de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en el Delta del Río Colorado. Tesis de Licenciatura. **Facultad de Ciencias Marinas. U.A.B.C.** Ensenada, B.C. México. 69 pp.
- Mascorro Segura, R. de J. (1994). Variación de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en dos localidades del Alto Golfo de California. Tesis de Licenciatura. **Facultad de Ciencias Marinas, U.A.B.C.**, Ensenada, B.C., México, 31 pp.

- Matthews, J.B. (1969). Tides in the Gulf of California. IN: D.A. Thomson (ed)., **Environmental impact of Brine effluents on Gulf of California**, U.S. Dept. Int. Res. Dev. Prog. Rep., No.387.
- McManus, G.B. and Peterson, W.T. (1988). Bacterioplankton production in the nearshore zone during upwelling off central Chile. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 43: 11-17.
- Meckel, L.D. (1975). Holocene sand bodies in the Colorado Delta area, northern Gulf of California. In: Deltas models for exploration. **Houston Geological Society**. 239-266.
- Millán Núñez, R. y Alvarez Borrego, S. (1978). Ecuaciones espectrofotométricas para la determinación de clorofila a, b,c y sus feofitinas en las bocas de dos lagunas costeras. **Ciencias Marinas.**, 5: 47-55.
- Miranda Reyes , F., Reyes Coca, S. y García López, J. (1990). Climatología de la región noroeste de la región noroeste de México. Parte I: Precipitación. **Rep. Tec. EBA No. 3. CICESE**, Ensenada, B.C., México, 160 pp.
- Morales Zamorano, L.A., Cajal Medrano, R., Orellana Zepeda, E. and Jiménez Pérez, L.C. (1991). Effect of tidal dynamics on a planktonic community in a coastal lagoon of Baja California, México. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 78: 229-239.
- Moriarty, D.J.W. (1977). Quantification of carbon, nitrogen and bacterial biomass in the food of some penaid prawns. **Austr. J. Mar. Fresh. Water. Res.**, 28: 113-118.
- Painchaud, J. and Therriault, J.C. (1989). Relationships between bacteria, phytoplankton and particulate organic carbon in the upper St. Lawrence Estuary. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 56: 301-311.
- Plummer, D.H., Owens, N.J.P. and Herbert, R.A. (1987). Bacteria particle interactions in turbid estuarine environments. **Cont. Shelf. Res.** 7: 1429-1433.

- Pomeroy, L.R. (1984). Significance of microorganisms in carbon and energy, flow in aquatic ecosystems in: Klug, M.J., Reddy, C.A. (ed) current perspectives in microbial ecology. **Am. Soc. Microbiol.** Washington, Wash.
- Pomeroy, L.R. and Wiebe, W.J. (1993). Energy sources for microbial food webs. **Marine Microbial Food Webs**, 7: 101-118.
- Programa de Manejo Reserva de la Biosfera Alto Golfo de California y Delta del Río Colorado.** (1994). Sub Programa de Investigación Científica y Evaluación Sistemática, 32 ps.
- Robertson, M.L., Mills, A.L. and Zieman, J.C. (1982). Microbial synthesis of detritus-like particulates from dissolved organic carbon released by tropical seagrass. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 7: 279-285.
- Roden, G.I. (1957). Oceanographic and meteorological aspects of the Gulf of California. **Pacific Science**. 12: 941-965.
- Santamaría del Angel, E. (1994). El color de las agua del Golfo de California registrado por el CZCS: Relaciones de la biomasa fitoplanctónica y los procesos físicos de mezcla. Tesis de doctorado. **Facultad de Ciencias Marinas**, UABC. Ensenada, B.C. Mexico.
- Settlemyre, J.L and Gardner, L.R. (1977). Suspended sediment flux through a salt marsh drainage basin. **Estuar. Coast. Shelf. Sci**, 5: 653-663.
- Sharp, J.H. (1977). Excretion of organic matter by marine phytoplankton: do healthy cells do it?. **Limnol. Oceanogr.**, 27: 381-399.
- Shiah, F.K. and Ducklow, H.W. (1994). Temperature and substrate regulation of bacterial abundance, production and specific growth rate in Chesapeake Bay, USA. **Marine Ecology Progress Series**, 103: 297-308.

- Stolp, H. (1988). **Microbial ecology organisms, habitats, activities**. Cambridge University Press. Great Britain, 308 pp.
- Strickland, J.D.H. (1960). Measuring the production of marine phytoplankton. **Bull.Fish. Res. Bd. Can.** 122: 1-172.
- Strickland, J.D.H. and Parsons, T.R. (1972). **A practical handbook of seawater analysis**. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa Canada, 310 pp.
- Thompson, R.W. (1968). Tidal flat sedimentation on the Colorado River Delta, northwestern Gulf of California. **The Geological Society of America**. Memoir 107. 129 pp.
- Valdstein, O., Harkjerr, B.O. and Jensen, A. (1989). Cycling of organic carbon in the photic zone on a eutrophic lake with special reference to the heterotrophic bacteria. **Limnol. Oceanogr.**, 34: 840-855.
- van Andel, T.H. (1964). Recent marine sediments of Gulf of California. In: van Andel, T.H and Shore, G.G. **Marine Geology of the Gulf of California**, Amer. Assoc. Petroleum Geologists, Oklahoma, USA. Memoir 3: 30-58.
- Van Es, F.B. and Meyer-Reil, L.A. (1982). Biomass and metabolic activity of heterotrophic marine bacteria. **Advances in Microbial Ecology**, 6: 111-170.
- Wainright, S.C. (1987). Stimulation of heterotrophic microplankton production by resuspended marine sediments. **Science**, 238: 1710-1711.
- Wainright, S.C. (1990). Sediment-to-water fluxes of particulate material and microbes by resuspension and their contribution to the planktonic food web. **Mar. Ecol. Prog. Ser.**, 62: 271-281.
- Wehr, J.D and Campbell, J.L.L. (1994). Does microbial affect pelagic ecosystem efficiency? an experimental study. **Microb. Ecol.**, 27: 1-17.

- White, P.A., Kalff, J., Rasmussen, J.B. and Gasol, J.M. (1991) The effect of temperature and algal biomass on bacterial production and specific growth rate in freshwater and marine habitats. **Microb. Ecol.**, 21: 99-118.
- Williams, P.J Le B. (1990). The importance of losses during microbial growth: commentary on the physiology, measurement and ecology of the release of dissolved organic material. **Marine Food Webs.**, 4(2): 175-206.
- Wood, A.M., Hakumat, R., Garnier, J., Kairesalo, T., Gresens, S., Olive, E. and Ravail, B. (1992). Practical approaches to algal excretion. **Marine Microbial Food Webs.**, 6: 21-38.
- Yamamoto, N. and López, G. (1985). Bacterial abundance in relation to surface area and organic content of marine sediments. **J. Exp. Mar. Biol. Ecol.**, 90: 209-220.
- Zamora Casas, C. (1993). Comportamiento del seston en la desembocadura del Río Colorado Sonora-Baja California. Tesis de licenciatura. **Facultad de Ciencias Marinas**, U.A.B.C. 73 pp.