

## Nutrientes y productividad primaria fitoplanctónica en una laguna costera tropical intermitente (La Mancha, Ver.) del Golfo de México

### Nutrients and primary productivity on intermittent tropical coastal lagoon (La Mancha, Ver) Gulf of México

Francisco Contreras-Espinosa,  
Nadia E. Rivera-Guzmán  
y Raquel Segura-Aguilar

Área de Ecosistemas Costeros, Departamento de Hidrobiología,  
División C.B.S., Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco  
No. 186, Col. Vicentina, A.P. 55-535, 09340, México, D. F. fce@xanum.uam.mx

Contreras-Espinosa F., N. E. Rivera-Guzmán y R. Segura-Aguilar. 2005. Nutrientes y productividad primaria fitoplanctónica en una laguna costera tropical intermitente (La Mancha, Ver.) del Golfo de México. *Hidrobiológica* 15(3): 299-310.

#### RESUMEN

En el caso de la laguna de La Mancha, el efecto de la apertura de la boca implica que la laguna pierda, a lo largo de este período (157 días) 1'148,400 m<sup>3</sup> de su volumen original; cuando la boca se cierra, el incremento de agua hacia el interior del sistema se calcula en aproximadamente 950,400 m<sup>3</sup> alcanzando 1' 663,200 m<sup>3</sup>.

Cuando la laguna permaneció comunicada con el mar (del 23 de junio al 25 de noviembre), los parámetros medidos mostraron las siguientes medianas: la salinidad de 22.0 ups, el oxígeno disuelto 3.33 ml/l, el pH 7.3 unidades; las concentraciones de amonio 7.24 μM; los nitratos más nitritos 0.6 μM, mientras que los fosfatos registraron 8.66 μM, como consecuencia la relación N:P fue menor a 1 (0.78), esto es P>N; clorofila a registró 11.30 mg/m<sup>3</sup> y una baja productividad primaria (29.84 mgC/m<sup>3</sup>/h) lo que con llevó a una relación C:Clor a de apenas 2.50 mgCm<sup>3</sup>hr:mg<sup>-1</sup>m<sup>-3</sup>.

En cambio, cuando la laguna se encuentra incomunicada, la salinidad manifestó un descenso (16.5 ups), igualmente que la concentración de oxígeno (2.58 ml/l); el pH fue ligeramente mayor (7.58 unidades); el amonio fue de 8.47 μM y se detectó un ligero incremento en los nitratos más nitritos (1.65 μM), contrariamente hubo una disminución en los fosfatos (5.73 μM), por lo que la relación N:P aumentó ligeramente a 1.77; la clorofila a disminuyó a 3.04 mg/m<sup>3</sup>, contrariamente hubo un incremento de la productividad primaria (158.63 mgC/m<sup>3</sup>/h), lo anterior trajo consigo un valor mayor de la relación C:Clor a (28.09 mgCm<sup>3</sup>hr:mg<sup>-1</sup>m<sup>-3</sup>).

**Palabras claves:** Laguna costera, laguna efímera, nutrientes y productividad primaria, México.

#### ABSTRACT

In the coastal lagoon of La Mancha, the effect of the sand barrier's opening implies that the lagoon loses along this period (157 days), 1'148,400 m<sup>3</sup> of their original volume; when the barrier closes, the increment of water toward the interior of the system is calculated in approximately 950, 400 m<sup>3</sup> reaching 1' 663, 200 m<sup>3</sup>.

When the lagoon remained communicated with the sea (from June 23 to November 25 , the measured parameters showed the following medians values: salinity 22.0 ups, dissolved oxygen 3.33 ml/l, pH 7.3 units; the concentrations of ammonia 7.24 μM; nitrates plus nitrite 0.6 μM, while phosphates registered 8.66 μM; like consequence N:P ratio was below to 1 (0.78), this means P>N; chlorophyll a reach 11.30 mg/m<sup>3</sup> and primary productivity quantities was low (29.84 mgC/m<sup>3</sup>/h) this causes a drop in C:Chl ratio of 2.50 mgCm<sup>3</sup>hr:mg<sup>-1</sup>m<sup>-3</sup>.

During the period when the lagoon is isolated, salinity showed a descent (16.5 ups), as same as the concentration of dissolved oxygen (2.58 ml/l); pH was lightly higher (7.58 units); the ammonia was 8.47  $\mu\text{M}$  and was detected a slight increment in the nitrates plus nitrite (1.65  $\mu\text{M}$ ), contrarily there was a decrease in phosphates (5.73  $\mu\text{M}$ ), this cause that N:P ratio increased lightly to 1.77; chlorophyll a diminished to 3.04  $\text{mg}/\text{m}^3$ , contrarily there was a significant increment of the primary productivity (158.63  $\text{mgC}/\text{m}^3/\text{h}$ ), the above-mentioned brought gets a greater value of the C:Chl ratio (28.09  $\text{mgC}/\text{m}^3/\text{h}:\text{mg}^{-1}\text{m}^{-3}$ ).

**Key words:** Coastal lagoon, ephemeral lagoon, nutrients, primary productivity, Mexico.

## INTRODUCCIÓN

Las lagunas costeras generalmente manifiestan un comportamiento hidrológico estacional (Zimmerman, 1981; Knoppers *et al.*, 1999) debido a su dependencia de los aportes de agua dulce y sus efectos (Nixon, 1981; Knoppers *et al.*, 1991; Knoppers & Kjerfve, 1999; Ringwood & Keppler, 2002), como consecuencia de las estaciones climáticas de lluvias y estiaje.

Estos ecosistemas al ser en última instancia un efecto del encuentro de dos masas de agua de diferente origen y características, hace que las variaciones de los ciclos de nutrientes sean particularmente complejas, así como los factores que controlan la productividad primaria en la columna de agua al estar determinada por múltiples factores, así como una estrecha y compleja relación entre ellos. Las principales condiciones que propician la producción primaria acuática son: la cantidad y calidad de luz (Ryther, 1956), las fuentes de carbono disponibles (Beyers & Odum, 1959) y la presencia de nutrientes (Boynton *et al.*, 1982; Nixon, 1981, 1982; Kjerfve, 1994). En el caso de las lagunas costeras tropicales, la producción primaria acuática está conformada por varios componentes básicos: el fitoplancton (Grindley, 1981; Knoppers, 1994; Cloern, 1996), el microfitobentos (Hargrave & Conolly, 1978; Webster, *et al.*, 2002), los pastos marinos (Zieman, 1982; Ibarra & Ríos, 1993; Kaldy *et al.*, 2002), la vegetación de macrofitas (Den Hartog, 1982; Moreno-Casasola *et al.*, 2001), la quimiosíntesis (Odum & Heald, 1975; Klump & Martens, 1981) y eventualmente las macroalgas (Dreckmann & Perez, 1994). Finalmente, cabe destacar que los frecuentes y significativos suministros de materia orgánica proveniente de la vegetación circundante por la vía de los detritos y la regeneración de nutrientes (Nixon *et al.*, 1976; Martens, 1982; Day *et al.*, 1987; Flores-Verdugo *et al.*, 1992; Tovilla, 1994), incrementan la productividad total del sistema.

Aunado a lo anterior, cuando un sistema es de tipo intermitente, las variaciones hidrológicas y por lo tanto las ecológicas, se vuelven más drásticas aún. Las lagunas costeras intermitentes son comunes en áreas tropicales (Bird, 1982; Knoppers & Kjerfve, 1999). En este tipo de sistemas, aunque poco estudiados desde la perspectiva hidrológica, el ciclo apertura: cierre es fundamental en su comportamiento, de hecho en

algunos casos llegan inclusive a la desecación total aunque temporal (Mee, 1977; Mandelli, 1981).

En México existe una cantidad importante de información alrededor de sistemas lagunares- estuarinos. Tradicionalmente el enfoque de los estudios se ha dirigido hacia la investigación básica de aspectos biológicos. Sin embargo y recientemente, los estudios sobre dinámica lagunar y/o de procesos ecológicos han ido en aumento; sobre aspectos de productividad primaria y nutrientes hay numerosas compilaciones y artículos (Edwards, 1978; Barreiro & Balderas, 1991; Contreras, 1993b, 1994; De La Lanza, 1994; De La Lanza & Cáceres, 1994; entre otros), recientemente este enfoque ha resultado fundamental para la conservación de los atributos ecológicos y productivos porque son el mejor reflejo de la salud de los ecosistemas, inclusive a nivel regional (Nixon & Lee, 1981; Kjerfve, 1994; Knoppers & Kjerfve, 1999; Dame *et al.*, 2000; Alber, 2002; Seitzinger, *et al.*, 2002; Contreras & Wagner, 2004).

## ÁREA DE ESTUDIO

La laguna de la Mancha es una pequeña laguna costera (132 Ha) situada en el Golfo de México hacia los 19° 34' y 19° 42' de latitud norte y a los 96° 23' y 96° 27' de longitud oeste y de características intermitentes (Contreras, 1993a). El primer estudio sistemático de su hidrología se realizó en el ciclo anual 1979-1980 (Villalobos *et al.*, 1984); quienes aportaron los primeros datos de productividad primaria fitoplanctónica y cuyo promedio anual se calculó en 69.9  $\text{mgC}/\text{m}^3/\text{hr}$  (con mínimo y máximo de 19.8 y 123.4  $\text{mgC}/\text{m}^3/\text{hr}$ , respectivamente) y un valor promedio de clorofila *a* de 9.42  $\text{mg}/\text{m}^3$  (con mínimo y máximo de 4.3 y 23.3  $\text{mg}/\text{m}^3$ ). Barreiro & Balderas (1991), reportaban el valor promedio de la productividad primaria en 79.5  $\text{mgC}/\text{m}^3/\text{hr}$  (con mínimo y máximo de 9.1 y 165.0  $\text{mgC}/\text{m}^3/\text{hr}$ ) y la cantidad de clorofila *a* en 13.5  $\text{mg}/\text{m}^3$  (con mínimo y máximo de 4.9 y 29.0  $\text{mg}/\text{m}^3$ ); estos autores agregaron datos sobre las praderas de pastos (*Halodule wrightii*) que cubrían una superficie total de 561.5  $\text{m}^2$  con una biomasa en peso seco de 49.75  $\text{gr}/\text{m}^2$  y una densidad de 2,226  $\text{ind}/\text{m}^2$ . La Laguna de La Mancha es considerada, por lo tanto, como un sistema de características intermitentes, esto es por el efecto de la apertura y cierre de la boca; que a su vez esta

productividad primaria fitoplanctónica

regulada por el balance de la marea (tipo mixta con predominancia diurna, con una amplitud que varía de 30- 80 cm y una media anual de 50 cm), vientos y descarga de agua dulce, dichas condiciones regulan los ciclos y procesos hidrológicos, biológicos y ecológicos del sistema (Villalobos *et al.*, 1984).

### MATERIAL Y MÉTODOS

La salinidad fue determinada por medio de un refractómetro; el oxígeno disuelto por el método de Winkler modificado por Strickland & Parsons (1968); amonio (Solórzano, 1969), y los nitratos mas nitritos (Bendschneider & Robinson 1952); se calculó el nitrógeno total inorgánico disuelto (NID) que es la suma de  $N-NH_4 + N-NO_3 + NO_2$ ; los fosfatos ( $P-PO_4$ ) por Murphy & Riley (1962), la Clorofila *a* (SCOR-UNESCO, 1980) y la productividad primaria fitoplanctónica por medio de botellas clara y oscura (con adaptaciones de Brower & Zar, 1977). Fue calculada la relación N:P inorgánico establecida originalmente por Redfield, (1958), y Redfield, *et al.* (1963); la relación C:Clor *a* ( $mgCm^{-3}hr^{-1}:mgm^{-3}$ ). En el caso de los datos obtenidos debido a que ciertos parámetros tienen una elevada heterogeneidad, fueron calculadas las medianas que resulta mas confiable que el promedio.

Para el presente estudio se establecieron 12 estaciones en la laguna; las estaciones 1, 2, 4 y 11 fueron ubicadas dentro de canales internos del bosque de manglar (dominado por *Rhizophora mangle* y *Avicennia germinans*), las restantes a lo largo y ancho del cuerpo acuático y la estación 12 se situó en la boca de comunicación con el mar (Fig. 1). Los muestreos se realizaron los meses de junio (boca abierta: BA), agosto y octubre (boca cerrada: BC), diciembre (BA) y febrero (BC) de 2002 y 2003.

### RESULTADOS

#### Balance de agua

Durante el periodo de muestreo, la laguna permaneció comunicada con el mar a partir del 23 de junio hasta el 25 de noviembre con un total de 157 días; y cerrada a partir de esta fecha hasta el 10 de febrero con un total de 77 días.

Tomando como base el área en metros cuadrados y la profundidad promedio, permite cuantificar los volúmenes aproximados de agua involucrados en el fenómeno de la apertura y cierre de la barra:

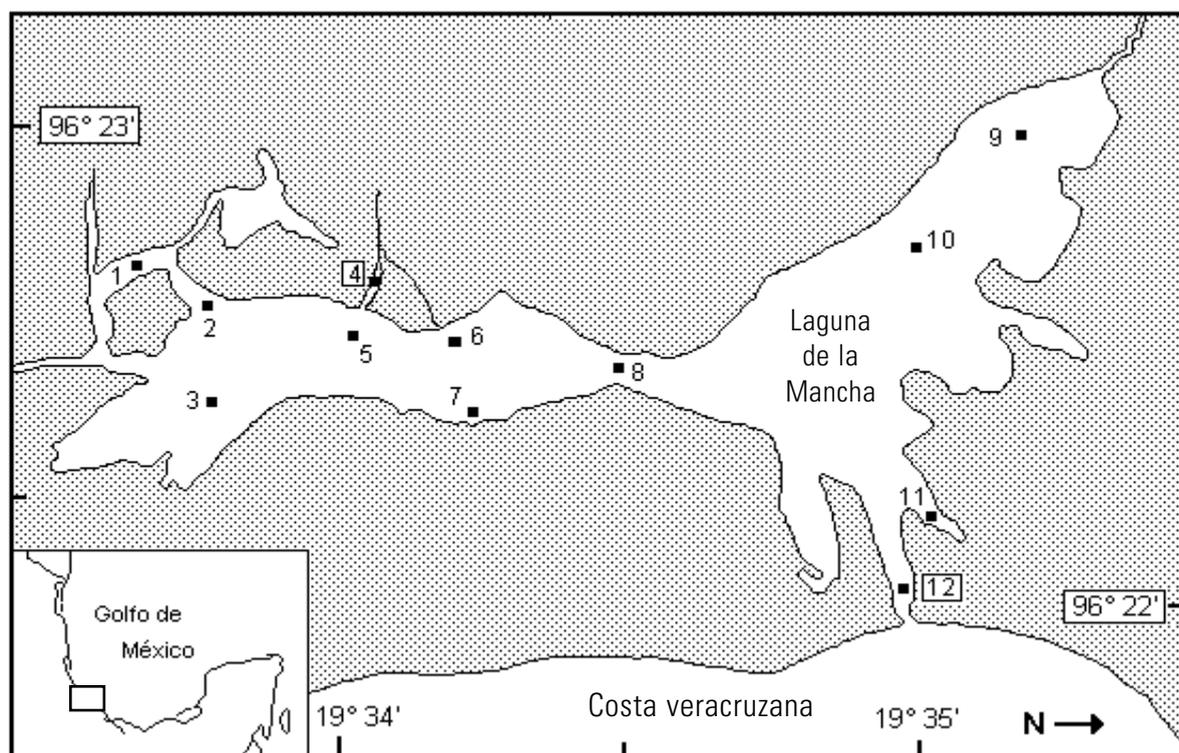


Figura 1. Estaciones de muestreo en la laguna de la Mancha, Ver.

Junio	(BC)	1' 320,000 m2 x 1.40m =	1' 861,200 m3 (se abre el 23)
Agosto	(BA)	1' 320,000 m2 x 0.68m =	897,600 m3
Octubre	(BA)	1' 320,000 m2 x 0.54m =	712,800 m3 (se cierra el 25 Nov)
Diciembre	(BC)	1' 320,000 m2 x 1.26m =	1' 663,200 m3
Febrero	(BA)	1' 320,000 m2 x 0.54m =	712,800 m3 (se abre el 10)

Fuente: Villalobos et al., 1984

El primer muestreo se llevó a cabo dos días antes que la boca se abriera (23 de junio), al realizar el muestreo siguiente (mes de agosto), se calculó una significativa pérdida de agua por efecto de la apertura, al momento del cierre de la boca (25 de noviembre), el volumen de agua había descendido paulatinamente de 1' 861,200 m<sup>3</sup> a 712,800 m<sup>3</sup> (de julio a noviembre), sin embargo hay que resaltar de que a partir de que la boca se cierra en el muestreo siguiente realizado en el día 12 del mes de diciembre pasó a 1' 663, 200 m<sup>3</sup> aumentando su volumen en 950,400 m<sup>3</sup> en solo 17 días, alcanzando 1' 663,200 m<sup>3</sup>, probablemente como efecto de los escurrimientos que en su cauce reflejan las pasadas lluvias; hacia el mes de febrero, cuando vuelve a abrirse la boca, la laguna pierde nuevamente 950,400 m<sup>3</sup>.

El efecto de la hidrología sobre la laguna es tan marcado, que al realizar un balance basado en un ciclo de 24 horas en la boca de comunicación en el mes de febrero, se calculó que la pleamar (0.48 m) introdujo un suministro de agua de 633,600 m<sup>3</sup>, y la bajamar (0.45 m) generó un desalojo de 594,000 m<sup>3</sup>; por las dimensiones de la laguna lo anterior significa que el volumen lagunar varió de 1'346,400 a 752,400 m<sup>3</sup> en un solo día. Este fenómeno es visible al observar los bancos de pastos de *Halodule wrightii* que durante la bajamar están totalmente descubiertos.

**Parámetros físico-químicos**

Los valores de la mediana registrados tanto para la salinidad como para el oxígeno disuelto fueron mayores durante el período de comunicación con el mar (22.0 ups y 3.33 ml/l) en comparación el período de boca cerrada (16.5 ups y 2.58 ml/l).

Los valores de la mediana del pH fueron ligeramente más elevados cuando la laguna se encontraba incomunicada (7.58) que durante el período de boca abierta (7.30); sin embargo, las variaciones son poco significativas durante el ciclo anual.

**Nutrientes**

Durante el período en que la laguna permaneció comunicada con el mar, las medianas registradas para el N-NH<sub>4</sub> así como las de los N-NO<sub>3</sub>+NO<sub>2</sub> fueron de 7.24 y 0.60 μM, respectivamente; en cambio durante el lapso de aislamiento los valores de la mediana fueron de 8.47 y 1.65 μM, que resultaron ser leve-

mente más elevados. No se registró ningún gradiente espacial definido para los nutrientes ya que su distribución resultó homogénea.

Con base en los resultados obtenidos previamente en 21 lagunas costeras del Golfo de México (Contreras et al., 1996), la laguna de La Mancha presenta una cantidad baja de formas nitrogenadas; el valor de la mediana obtenido para 21 lagunas (n=405) fue de 10.8 μM, y en el área de estudio el valor de la mediana anual para la concentración del nitrógeno total fue de 8.96 μM.

Contrariamente, los P-PO<sub>4</sub> registraron una concentración cuyo valor de la mediana fue mayor (8.66 μM) durante el periodo en que la laguna permaneció comunicada con el mar comparado con el período de boca cerrada (5.73 μM). Por otro lado, contrasta también que la cantidad de P-PO<sub>4</sub> resulte elevada comparativamente con otros ecosistemas similares; así la mediana anual para la laguna de La Mancha fue de 7.4 μM, mientras que el el valor de la mediana para 21 lagunas es de 3.8 μM (n=415).

Con respecto a la relación N:P, se calculó un valor de mediana menor durante el lapso de boca abierta (0.78) en comparación con el de la boca cerrada (1.77). Lo anterior se refleja en que la relación N:P sea particularmente baja en esta laguna (ca de 1.44), siendo el valor de la mediana para las 21 lagunas del Golfo estudiadas de 7.4 (n=384).

La proporción N:P mantiene una relación directa con la productividad primaria en donde ambos valores de la mediana máximos coinciden durante el periodo en que la laguna permaneció incomunicada con el mar (Fig. 2), y contrariamente la

Tabla 1. Comparación de los resultados de nutrientes entre 21 lagunas estudiadas previamente (Contreras et al., 1996) y la laguna de La Mancha.

21 Lagunas del Golfo de México	n	La Mancha	n	
N-NH <sub>4</sub> μM	7.4	407	8.8	60
N-NO <sub>3</sub> +NO <sub>2</sub> μM	3.3	418	1.6	59
N Tot. μM	10.8	405	8.9	60
P-PO <sub>4</sub> μM	3.8	415	7.4	59
N:P	7.4	384	1.3	59

productividad primaria fitoplanctónica

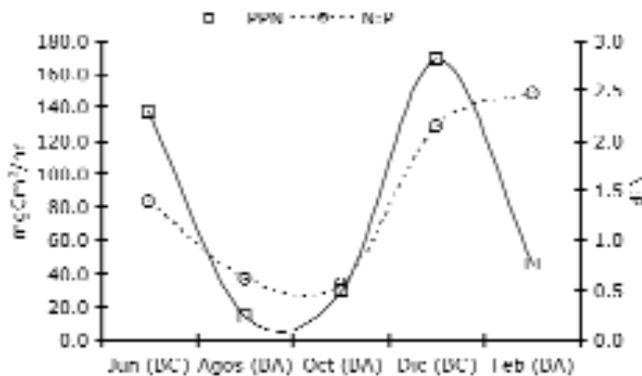


Figura 2. Relación N:P con la productividad primaria

relación N:P mantiene un comportamiento inverso con la clorofila *a* (Fig. 3).

**Parámetros de la productividad primaria**

En el área de estudio el valor de la mediana para la clorofila *a* fue aproximadamente cuatro veces mayor durante el periodo en que se mantuvo abierta la boca de comunicación con el mar (11.30 mg/m³) que durante la fase de boca cerrada (3.04 mg/m³), y se observó una relación directa entre el incremento de fosfatos con el de clorofila *a*, coincidiendo con otros trabajos similares. (Fig 4). (Vollenweider & Kerekes,1982; Contreras & Kerekes, 1992).

Contrariamente, la productividad primaria fue menor durante la fase de boca abierta (29.84 mgC/m³/h) en comparación al valor registrado para el periodo de boca cerrada (158.63 mgC/m³/h). Así, la productividad primaria tuvo un comportamiento inverso al de la clorofila *a* (Fig 5).

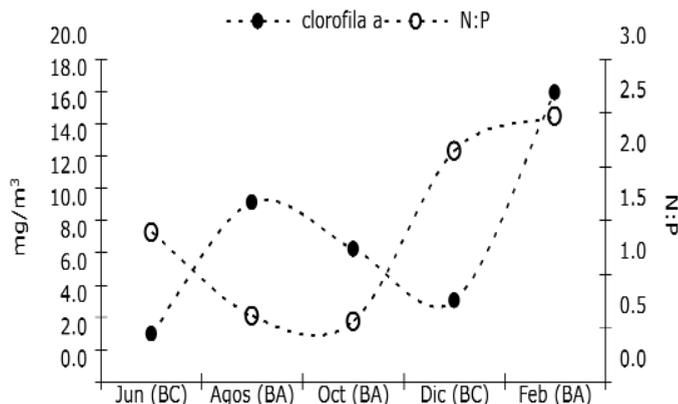


Figura 3. Relación N:P con clorofila *a*

Aunque algunos autores han buscado una relación directamente proporcional entre la cantidad de clorofila *a* y el carbono generado por la fotosíntesis en la columna de agua y lo aplican (Ferguson *et al.*, 2004), hay indicios de que no es confiable establecer un tipo de relación causa: efecto tan fácilmente como se pensaría desde una perspectiva teórica, inclusive su correlación (C:Clor *a*) es frecuentemente de tipo inversa.

La relación C:Clor *a* (mgCm³hr:mg⁻¹m³) resulta ser muy importante ya que, independientemente de que ha sido definida como un indicativo de la composición, estado y condición de las especies del fitoplancton (Margalef,1965), otros autores lo usan como un índice de la eficiencia fotosintética (Beerman & Pollinger, 1974; Banse,1974,1977; Cloern, 1996).

En el área de estudio, lo anterior se refleja en que la relación C:Clor *a* registró el mínimo valor en el periodo de boca abierta con 2.50 mgCm³hr:mg⁻¹m³ (y que coincide con el máximo valor de clorofila *a* y el mínimo de la productividad primaria) y el máximo, en boca cerrada con 28.09 mgCm³hr:mgm⁻³, y que refleja las condiciones inversas, esto es, el mínimo valor de clorofila *a* y el máximo de la productividad primaria. El valor de la mediana es de 5.4 mgCm³hr:mg⁻¹m³. Para 21 lagunas del Golfo (n = 91) valor de la mediana es de 12.8 (Contreras *et al.*, 1996).

**Comportamiento espacial**

A pesar de que no existe una distribución claramente diferenciada entre las estaciones de muestreo en todos los parámetros medidos, en algunos casos es posible ubicar y agrupar algunas con características compartidas; por ejemplo la salinidad, que se distribuye en función a su cercanía con la boca de comunicación, con el mar aún en épocas donde la boca está cerrada.

Las estaciones 1 y 4 (Fig. 1) mantuvieron condiciones oligohalinas durante todo el ciclo anual (2.0 y 6.0 ups, respectiva-

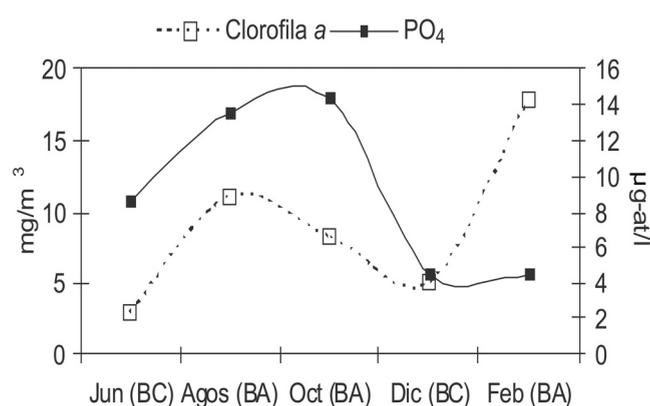


Figura 4. Relación entre la clorofila *a* y los fosfatos

Tabla 2. Diferencias entre temporadas: Boca abierta- Boca Cerrada.

Parámetros	Boca Cerrada	Boca Abierta
Volumen (m3)	1,716,000	660,000
Profundidad (m)	1.30	0.50
Salinidad (ups)	16.5	22.0
Oxígeno Disuelto (ml/l)	2.58	3.33
pH	7.58	7.30
Amonio (µM)	8.47	7.24
Nitratos + Nitritos (µM)	1.65	0.60
Nitrógeno Total (µM)	10.52	8.16
Ortofosfatos (µM)	5.73	8.66
Relación N:P	1.77	0.78
Clorofila a (mg/m3)	3.04	11.38
Productividad primaria (mgC/m3/hr)	158.63	29.84
Relación C:Clor a (mgCm3hr:mg-1m-3)	28.09	2.60

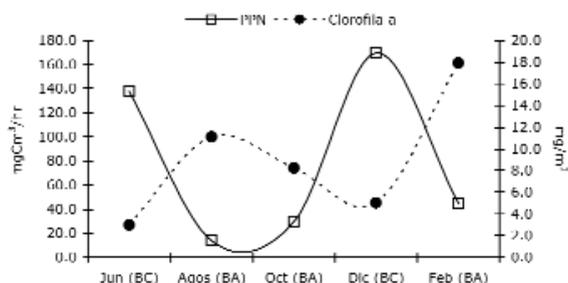


Figura 5. Relación entre la clorofila a y la productividad primaria

mente) por el aporte constante del río Caño Grande, contrariamente a la estación 12 que permaneció euhalina (31.3 ups) por la influencia directa de la boca. Especialmente, estas mismas estaciones (1 y 4), manifestaron condiciones hipóxicas (menores a 2ml/l), con una mediana anual de 1.56 y 0.83 ml/l, respectivamente y bajos valores de pH (7.2). Así, los gradientes de salinidad y oxígeno disuelto disminuyen hacia el interior de la laguna independientemente de que la laguna esté comunicada o no con el mar (Fig 6 y 7).

Especialmente todo parece indicar que la laguna presenta dos porciones divididas por la estación conocida como el "crucero" (est. 8), así una porción lagunar (sur) está conformada de la estación 1 a la 8 y la segunda (norte) de las estaciones 9 a la 12, en función a su grado de aislamiento o encierro (Knoppers *et al.*, 1991).

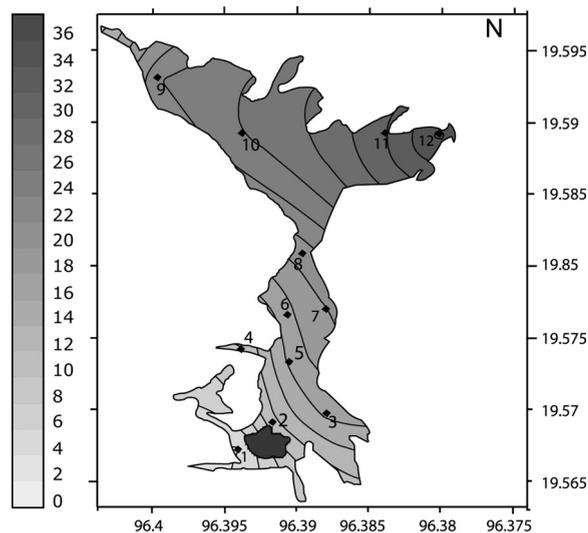


Figura 6. Distribución espacial de salinidad.

La parte sur se distingue por ser una cuenca semicerrada, con influencia de agua dulce a través del río Caño Grande, rodeada por manglar, escaso oxígeno disuelto y concentraciones de nutrientes más elevadas en la mayoría del ciclo anual. En esta porción lagunar el aporte dulceacuícola proveniente del río está directamente conectado con las estaciones 1 y 2, resaltando la inmediata captura de las formas oxidadas de nitrógeno ( $\text{NO}^3+\text{NO}^2$ ), que en el río tienen un promedio de 30.3

productividad primaria fitoplanctónica

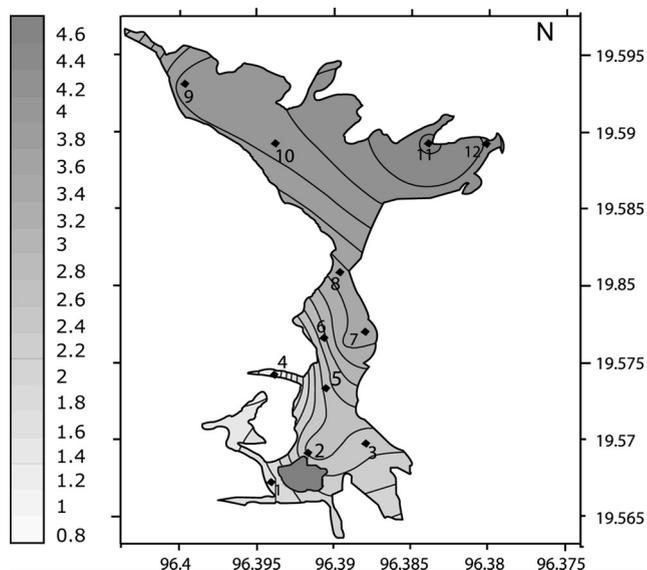


Figura 7

$\mu\text{M}$  y en la estación más cercana (est. 1) el promedio es de  $2.2 \mu\text{M}$ , lo que induce a suponer que del 80 al 99% de estas formas nitrogenadas son atrapadas *in situ*. Aunque estudios realizados en áreas similares afirman que los sedimentos del manglar no representan necesariamente una trampa significativa de nitrógeno vía desnitrificación, pero si su retención en los sedimentos (Seitzinger, 1988; Rivera-Monroy & Twilley 1996).

La porción Norte, al mantener una mayor influencia de la comunicación con el mar (cuando la boca está abierta) genera que esta área manifieste una circulación de agua más eficiente, una dilución de nutrientes y mayor oxigenación del agua, características que mantuvo aún en el período de boca cerrada a lo largo del ciclo anual.

## DISCUSIÓN

En las lagunas costeras, al ser el resultado del encuentro de dos fuentes de agua de diverso origen, las variaciones en su balance de agua determinan en gran medida las características físicas, químicas, biológicas y ecológicas del sistema. Así el estudio y seguimiento de estas características contribuyen significativamente a la comprensión de procesos vitales lagunares (Smith & Atkinson, 1994; Dame *et al.*, 2000; Emmett *et al.*, 2000).

En el caso de la laguna de La Mancha, ésta mantiene salinidades estuarinas todo el ciclo anual a pesar de no tener comunicación permanente con el mar, lo que significa que el agua de origen marino permanece un tiempo considerable den-

tro de la laguna, a pesar de que cuando la boca se mantiene abierta (del mes de julio al de noviembre) la pérdida de volumen de agua durante todo este período es de  $1'148,000 \text{ m}^3$ , descendiendo paulatinamente de  $1'861,200 \text{ m}^3$  a  $712,800 \text{ m}^3$ .

En lo que respecta a las formas nitrogenadas, por un lado en el área de estudio hay una presencia constante y significativa de  $\text{N-NH}_4$ , de hecho, la proporción porcentual  $\text{N-NH}_4/\text{N}_{\text{tot}}$  se mantiene todo el año entre el 80 y 90%. La mayor proporcionalidad de  $\text{N-NH}_4$  es considerada como un indicativo de nitrógeno reciclado y procedente de procesos de mineralización (Knox, *et al.*, 1981); de hecho se ha propuesto que los mecanismos biogeoquímicos microbianos satisfacen hasta en un 50% la demanda por parte del fitoplancton (Ferguson, *et al.*, 2004).

En el caso de las formas nitrogenadas oxidadas ( $\text{N-NO}_3+\text{NO}_2$ ), su escasa presencia en esta laguna ha sido interpretada como un efecto de procesos de desnitrificación que son especialmente intensos en ecosistemas estuarinos donde se han calculado cantidades de nitrógeno captados por estos procesos entre  $50$  y  $250 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{hr}$ . (Rivera & Twilley, 1996), y que llega a representar del 40 al 50% del total de nitrógeno que llega al sistema, este proceso se ve favorecido en presencia de bajas cantidades de oxígeno disuelto y es estimulado por la presencia de una elevada cantidad de materia orgánica (Seitzinger, 1988), y de mayores tiempos de residencia del agua (Boyle *et al.*, 2004), ambas condiciones características en el área de estudio.

Para la comprensión de los procesos ecológicos básicos de lagunas costeras tropicales, la interpretación de la relación N:P resulta especialmente interesante porque no involucra necesariamente las cantidades de nutrientes, que en lagunas costeras tropicales usualmente son muy variables pero si la proporcionalidad entre ellos, lo que tiene un efecto directo en la fisiología celular del fitoplancton (Redfield, 1958, Redfield, *et al.*, 1963; Strickland, 1960). De hecho hay indicios para interpretar que es la relación, no la cantidad de nutrientes, la que finalmente controla el proceso de la fotosíntesis (Hecky & Kilham, 1988).

Mucho se ha escrito acerca de la limitación de nitrógeno en sistemas lagunares-estuarinos (Nixon, *et al.*, 1976; Rhee, 1978; Doremus, *et al.*, 1980; Smith, 1984), a pesar de que el nitrógeno es un factor fundamental en el proceso de la productividad primaria en estos ecosistemas (Thomas, 1970). Desde esta perspectiva y por los bajos valores de la relación N:P, la laguna de la Mancha se caracteriza por una marcada limitación de nitrógeno (Rinaldi *et al.*, 1992) y aunque presente valores usuales de formas nitrogenadas (aunque con ciertas deficiencias de  $\text{N-NO}_3 + \text{NO}_2$ ) la considerable presencia de  $\text{P-PO}_4$  se traduce en bajos valores de N:P, inclusive llegan a manifestar valores inversos, esto es, mayor concentración de fósforo que de nitrógeno.

La medición de la cantidad de clorofila *a* en el agua ha sido considerada tradicionalmente como un índice de la bio-

Tabla 3. Comparación entre zonas y por temporada.

PARAMETROS	BOCA CERRADA		BOCA ABIERTA	
	Zona S	Zona N	Zona S	Zona N
Profundidad (m)	1.5	0.9	0.5	0.5
Salinidad (ups)	15.5	19.7	13.5	31
Oxígeno Disuelto (ml/l)	2.2	3.4	2.6	4.1
pH	7.2	7.7	7.3	7.6
Amonio ( $\mu\text{M}$ )	8.8	7.4	7.7	6.9
Nitratos + Nitritos ( $\mu\text{M}$ )	1.9	1.3	0.6	0.5
Nitrógeno Total ( $\mu\text{M}$ )	11.0	8.8	8.7	7.5
Ortofosfatos ( $\mu\text{M}$ )	5.9	5.7	10.6	7.6
Relación N:P	1.8	1.9	0.8	1.0
Clorofila a (mg/m <sup>3</sup> )	3.0	3.0	11.3	5.3
Producción primaria (mgC/m <sup>3</sup> /hr)	152.3	171.0	35.5	14.9
Relación C:Clor a (mgCm <sup>3</sup> hr:mg-1m-3)	31.4	18.9	2.4	3.6

masa fitoplanctónica y ha sido utilizada inclusive para detectar problemas de eutroficación (Carlson, 1977; Contreras, 1994), ya que este fenómeno es en primera instancia, una respuesta de la biomasa algal a los suministros adicionales de nutrientes (Vollenweider, 1992; Giovanardi & Tromellini, 1992). Los cálculos para establecer estados tróficos basados solo en las concentraciones de nutrientes traen serios problemas para la interpretación, ya que usualmente los valores obtenidos a partir de nitrógeno resultan, en ocasiones radicalmente diferentes a los obtenidos cuando el cálculo se basa en fosfatos (Karydis *et al.*, 1982; Ignatiades *et al.*, 1992).

Tanto durante el período de boca cerrada como el de boca abierta, hay una presencia constante de clorofila y fosfatos; sin embargo es solo durante la fase de aislamiento cuando se manifiesta un incremento significativo de la producción primaria, contrariamente a lo que sucede posteriormente durante la fase de boca abierta, cuando a pesar de un aumento en la cantidad de fosfatos, la producción primaria desciende drásticamente; lo anterior induce a pensar que la biomasa fitoplanctónica presente no llega a manifestarse en una producción primaria significativa, esto se reafirma al calcular la relación C:Clor a.

Aunque no exista una relación directamente proporcional entre este pigmento y la producción primaria debido, entre otras causas, al estado fisiológico de la comunidad fitoplanctónica o al momento de sucesión temporal (Margalef, 1965), a la variabilidad ambiental (Knoppers, 1994), a la presencia propor-

cional y significativa de formas pequeñas como el nanofitoplancton (Malone, 1971; Mc Carthy *et al.*, 1974) que por su tamaño ( $< 22 \mu$ ). Sin embargo, el cálculo de esta relación aporta elementos para interpretar la eficiencia fotosintética, sobre todo si se aplica como una característica propia de cada sistema temporal y espacialmente.

Existen muchos datos de la relación C:Clor a en México, y aunque éstos son incidentales se encuentran dispersos en numerosos artículos. Millán & Lara-Lara (1995), en una excelente recopilación de información sobre productividad primaria, presentan valores del C:Clor a para veinte lagunas costeras mexicanas, algunas tomadas de Gilmartin & Relevante (1978). Cabe resaltar que a pesar de la usual heterogeneidad de los datos debida principalmente a las técnicas de evaluación del proceso de la productividad primaria en la columna de agua, los datos reflejan una normalidad y constancia que permite las comparaciones.

En el caso de la laguna de la Mancha, los datos previos de la relación C:Clor a y provenientes de varios autores coinciden también en la constancia de esta característica; así, Villalobos *et al.* (1984) reportaban para el ciclo 1979-1980, un promedio para C:Clor a de  $6.65 \text{ mgCm}^3\text{hr:mg}^{-1}\text{m}^{-3}$  (2.13-23.7 como mínimo y máximo) y Barreiro- Güemes & Balderas (1991) de  $8.26 \text{ mgCm}^3\text{hr:mg}^{-1}\text{m}^{-3}$  (1.1-11.0 como mínimo y máximo); para el presente estudio el valor de la mediana fue de  $5.4 \text{ mgCm}^3\text{hr:mg}^{-1}\text{m}^{-3}$ .

Si se considera que la relación C:Clor a es un reflejo de la eficiencia fotosintética (Banse, 1974, 1977), es posible ubicar una

productividad primaria fitoplanctónica

Tabla 4. Valores para la relación C:Clor a en algunas lagunas costeras mexicanas (Millán &amp; Lara-Lara, 1995).

Ecosistema	Promedio	Ecosistema	Promedio
P. Banda	7.50	Lobos	11.90
T. Santos	1.60	Huivuilay	10.70
S. Quintín	6.20	Yavaros	7.80
Delta R. Colorado	4.30	Agiabampo	10.20
P. Don Juan	17.00	Lechugilla	8.80
B. Angeles	6.30	Ohuira	8.50
B. Concepción	7.80	Saliaca	11.10
B. La Paz	8.60	Sta. Maria	11.00
La Cruz	11.50	Quevedo	12.90
Guaymas	10.80	Urías	13.40

mayor eficiencia de la productividad primaria en la columna de agua durante el período que la laguna se encuentra aislada ( $28.09 \text{ mgCm}^3\text{hr}:\text{mg}^{-1}\text{m}^{-3}$ ), que cuando ésta se comunica con el mar ( $2.50 \text{ mgCm}^3\text{hr}:\text{mg}^{-1}\text{m}^{-3}$ ). La óptima relación local de C:Clor a está asociada con una mayor cantidad de nitrógeno total; en cambio el descenso de la relación se acompaña con la disminución del nitrógeno total y el incremento en la cantidad de fosfatos, lo que se traduce en un inusualmente bajo valor en la relación N:P que indicaría una limitación por parte del nitrógeno.

Con base en todo lo anteriormente expuesto la laguna de la Mancha refleja que las condiciones que caracterizan al período en que se mantiene aislada del mar se traducen en una mayor eficiencia fotosintética y por consecuencia elevados valores de productividad primaria, lo que podría interpretarse como la manifestación de intensos procesos *in situ* de reciclamiento de nutrientes suficientes para mantener las características ecológicas óptimas para el sistema; ya en algunos estuarios la importancia del reciclamiento de nutrientes ha sido comparable a los aportes externos provenientes de las fuentes alóctonas (Boynton & Kemp, 1985; Marcomini *et al.*, 1995), otros estudios han demostrado que el reciclamiento entre la columna de agua y los sedimentos es fundamental en sistemas estuarinos (Boyle *et al.*, 2004). La apertura de la boca hace que estas características cambien drásticamente y la laguna, con tal intensidad de pérdida y recambio de agua aunado al tamaño, limita el aprovechamiento eficiente de los nutrientes de forma adecuada.

### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo deriva del proyecto "Carbon Stores, Sequestration, Protection and Management of Coastal Swamp Forests and Wetlands of Mexico", financiado por la Canadian International Development Agency.

Vol. 15 No. 3 • 2005

### REFERENCIAS

- ALBER, M. 2002. A conceptual model of estuarine freshwater inflow management. *Estuaries* 25 (6b):1246-1261.
- BANSE, K. 1974. On the interpretation of data for the carbon-to-Chlorophyll ratio of phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 19: 695-699.
- BANSE, K. 1977. Determining the Carbon-to-Chlorophyll ratio of natural phytoplankton. *Marine Biology* 41: 199-212
- BARREIRO- GÜEMES, M. T. & J. BALDERAS C. 1991. Evaluación de algunas comunidades de productores primarios de la laguna de la Mancha, Veracruz. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México. 18 (2): 229-245.
- BENDSCHNEIDER, K. & R. J. ROBINSON. 1952. A new spectrophotometric method for the determination of nitrite in sea-water. *Journal of Marine Research*. 11: 87-96.
- BEERMAN, T. & U. POLLINGER. 1974. Annual and seasonal variations of phytoplankton, chlorophyll, and photosynthesis in lake Kinneret. *Limnology and Oceanography* 19 (1): 31-53.
- BEYERS, R. J. & H. T. ODUM. 1959. The use of carbon dioxide to construct pH curves for the measurement of productivity. *Limnology and Oceanography* 4: 499-505.
- BIRD, E. C. F. 1982. Changes on barriers and spits enclosing coastal lagoons 45-53. In: LASSERRE & POSTMA (EDS.). *Coastal lagoons. Proceedings of the International Symposium on coastal lagoons*. Oceanologica Acta Sp. Vol. UNESCO, pp. 461.
- Boyle, K. A., K. Kamer & P. Fong. 2004. Spatial and temporal patterns in sediment and water column nutrients in a eutrophic southern California estuary. *Estuaries* 27 (3): 378-388.

- BOYNTON, W. R., W. M. KEMP & C. W. KEEKE. 1982. A comparative analysis of nutrient and other factors influencing estuarine phytoplankton production. *In: KENNEDY, V. S. (Ed.). Estuarine Comparision*. Academic Press. Nueva York, pp. 69.
- BOYNTON, W. R. & W. M. KEMP. 1985. Nutrient regeneration and oxygen consumption by sediments along an estuarine salinity gradient. *Marine Ecology Progress Series* 23: 45-55.
- BROWER, J. E. & H. J. ZAR. 1977. *Field and laboratory methods for general ecology*. W.M. C. Brown Company publishers, pp. 194.
- CARLSON, R. E. 1977. A trophic state index for lakes. *Limnology and Oceanography* 22 (2): 361-368.
- CLOERN, J. E. 1996. Phytoplankton bloom dynamics in coastal ecosystems: A review with some general lessons from sustained investigation of San Francisco Bay, California. *Reviews of Geophysics* 34 (2): 127-168.
- CONTRERAS, E. F. 1993A. Ecosistemas costeros mexicanos. CONABIO-UAMI. México. 415 p.
- CONTRERAS, E. F. 1993B. Producción primaria fitoplanctónica en lagunas costeras. *Revista de Investigaciones Marinas* 16 (1): 11- 21.
- CONTRERAS, E. F. 1994. La clorofila *a*, como base para un índice trófico en lagunas costeras. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México. 21 (1-2): 55-66.
- CONTRERAS, E. F. & J. KEREKES. 1992. Total phosphorus-chlorophyll relationships in tropical coastal lagoons in Mexico. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 25: 448-451.
- CONTRERAS, E. F., O. CASTAÑEDA L, F. GUTIÉRREZ M & R. TORRES A. 1996. Nutrientes en 39 lagunas costeras mexicanas. *Revista de Biología Tropical*. 44 (2): 421-429.
- CONTRERAS E, F. & B. G. WAGNER. 2004. Ecosystem characteristics and management considerations for coastal wetlands in Mexico. *Hydrobiologia* 511. Kluwer Academic Publishers, pp. 233-245.
- DAME, R., M. ALBERT, D. ALLEN, M. MALLIN, C. MONTAGUE, A. LEWITUS, A. CHALMERS, R. GARDNER, C. GILMAN, B. KJERFVE, J. PINCKEY & N. SMITH. 2000. Estuaries of the south Atlantic coast of North America. Geographical signatures. *Estuaries* 23 (6): 793-819.
- DAY, J. W., W. H. CVONNER, F. LEY-LOU, R. H. DAY & A. MACHADO N. 1987. The productivity and composition of mangrove forest, Laguna de Términos, México. *Aquatic Botany* 27: 267-284.
- DE LA LANZA, E., G. & C. CÁCERES M. (EDS.). 1994. *Lagunas costeras y litoral mexicano*. Universidad Autónoma de Baja California Sur, pp.525.
- DE LA LANZA-ESPINO, G. 1994. Química de las lagunas costeras y el litoral mexicano (127- 198). *In: DE LA LANZA-ESPINO G. & C. CÁCERES M. (EDS.). Lagunas costeras y el litoral mexicano*. Universidad Autónoma de Baja California Sur, pp. 525.
- DEN HARTOG, C. 1982. Architecture of macrophyte-dominated aquatic communities. *In: J. J. SYMOENS, S. S. HOOPER & P. COMPRE (EDS.). Studies on aquatic vascular plants*. R. Botanical Society Belgium, Brussels, pp. 222-234.
- DOREMUS, C. M., S. W. NIXON, P. F. ROQUES & S. K. SEITZINGER, 1980. Nitrogen limitation in the ocean versus phosphorus limitation in lakes: An analysis of possible regulatory mechanisms (510-511). *In: FALKOWSKI, P. G. (Ed.). Primary productivity in the sea*. Environmental Science Research, pp. 531.
- DRECKMANN, K. M. & M. A. PÉREZ, H. 1994. Macroalgas bentónicas de la laguna de Tampamachoco, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 42 (3): 715-717.
- EDWARDS, R. R. C. 1978. Ecology of a coastal lagoon complex in Mexico. *Estuarine Coastal Marine Science* 6: 75-92.
- EMMETT, R., R. LLANSÓ, J. NEWTON, R. THOM, M. HORNBERGER, CH. MORGAN, C. LEVING, A. COPPING & P. FISHMAN. 2000. Geographical signatures of North American west coast estuaries. *Estuaries* 23 (6): 765-792.
- FERGUSON, A., B. EYRE & J. GAY. 2004. Nutrient cycling in the sub-tropical Brunswick Estuary, Australia. *Estuaries* 27 (1): 1- 17.
- FLORES-VERDUGO, F., F. GONZÁLEZ, F., D. S. ZAMORANO & P. RAMÍREZ, G., 1992. Mangrove ecosystems of the Pacific coast of Mexico: Distribution, structure, litterfall, and detritus dynamics. *In: SEELIGER, U. (ED.). Coastal plant communities of Latin America*, pp. 269-288.
- GILMARTIN, M. & N. RELEVANTE. 1978. The phytoplankton characteristics of the barrier island lagoons of the Gulf of California. *Estuarine Coastal Marine Science* 7: 29-47.
- GIOVANARDI, G. & E. TROMELLINI. 1992. Interrelationships between phytoplankton biomass and nutrients in the eutrophicated areas of the north-western Adriatic Sea. *In: R. A. VOLLENWEIDER, R. MARCHETTI & R. VIVIANI. (EDS.). Marine Coastal Eutrophication*. Elsevier Sci. Pub, pp. 211-234.
- GRINDLEY, J. R. 1981. Estuarine plankton. *In: DAY, J. J. (Ed.). Estuarine ecology with particular reference to Southern Africa*. A. A. Balkem, Rotterdam, pp. 117.
- HARGRAVE, B. T. & G. F. CONOLLY. 1978. A device to collect supernatant water for measurement of the flux of dissolved compound across sediment surface. *Limnology and Oceanography* 23: 1005-1010.
- HECKY, R. E. & P. KILHAM. 1988. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environment: A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnology and Oceanography* 33: 796-822.
- IBARRA-OVANDO, S. E. & R. RÍOS. 1993. Ecosistemas de fanerógamas marinas. *In: SALAZAR V., S. I. & N. E. GONZALEZ (EDS.).*

productividad primaria fitoplanctónica

- Biodiversidad Marina y Costera de México*. CONABIO y CIQRO, México, pp. 54-65.
- IGNATIADIS, L., M. KARYDIS, M. & P. VOUNATSOU. 1992. A possible method for evaluation oligotrophy and eutrophication based on nutrient concentration scales. *Marine Pollution Bulletin* 24 (5): 238-243.
- KALDY, J. E., C. P. ONUF, P. M. ELDRIDGE & L. A. CIFUENTES. 2002. Carbon budget for a subtropical seagrass dominated coastal lagoon: How important are seagrasses to total ecosystem net primary production?. *Estuaries* 25 (4a): 528-539.
- KARYDIS, M., L. IGNATIADIS & N. MOSCHOPOULOU. 1982. An index associations with nutrient eutrophication in the marine environment. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 16: 339-344.
- KJERFVE, B. (ED.) 1994. *Coastal Lagoon Processes*. Elsevier Oceanography Series, 60, pp.577.
- KLUMP, J. V. & C. S. MARTENS. 1981. Biochemical cycling in an organic-rich coastline marine basin 2. Nutrient sediment-water exchanges processes. *Geochemical Cosmochemical Acta*, 45: 101-121.
- KNOPPERS, B., B. KJERFVE & J. P. CARMOUZE. 1991. Trophic state and water turn-over time in six chooked coastal lagoons in Brazil. *Biogeochemistry* 14: 149-166.
- KNOPPERS B. 1994. Aquatic primary production in coastal lagoons 243-286. In: KNOPPERS B. & B. KJERFVE. 1999. Coastal lagoons of south-eastern Brazil: Physical and biochemical characteristics 35-66. In: PERILLO & PICCOLO (EDS.) *Estuaries of South America. Their Geomorphology and Dynamics*. Springer, pp. 150.
- KNOPPERS, B. E. D. BIDONE, & J. J. ABRAO (EDS.) 1999. *Environmental geochemistry of coastal lagoon systems of Rio de Janeiro, Brazil*. UFF-FINEP, pp. 210.
- KNOX, S., D. R. TURNER, A. G. DICKSON, M. I. LIDDICOAT, M. WHITFIELD & E. I. BUTLER. 1981. A stational analysis of estuarine profiles: Application to manganese and ammonium in the Tamar estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 13: 357-371.
- KJERFVE, B. (ED.) 1994. *Coastal Lagoon Processes*. Elsevier Oceanography Series, 60, pp. 577.
- MANDELLI, E. 1981. On the hydrography and chemistry of some coastal lagoons of the Pacific coast of Mexico. 81- 95. In: *Coastal lagoon research, present and future*. UNESCO Technical Paper in Marine Science 33, pp. 348.
- MALONE, T. C. 1971. The relative importance of nannoplankton and net-plankton as primary producers in tropical oceanic and neritic phytoplankton communities. *Limnology and Oceanography* 16: 633-639.
- MARCOMINI, A., A. SFRISO, B. PAVONI & A. A. ORIO. 1995. Eutrophication of the lagoon of Venice: nutrient loads and exchanges. In: J. M. McCOMB (ED.) *Eutrophic Shallow Estuaries and Lagoons*. CRC Press, In, pp. 59-80.
- MARGALEF, R. 1965. Ecological correlations and relationship between primary productivity and community structure, 355-364. In: GOLDMAN, R. C. (ED.), *Primary productivity in aquatic environments*. Memories Istitute Italiani Idrobiologia., 18 Suppl., Univ. of California Press, pp. 464.
- MARTENS C. S. 1982. Biogeochemistry of organic-rich coastal lagoon sediment. *Oceanologica Acta Volumen Special*: 161-168.
- MC CARTHY, J. J., W. ROWLANAT, & M. E. LOFTUS. 1974. Significance of nanoplankton in the Chesapeake Bay Estuary and problems associated with the measurements of nanoplankton productivity. *Marine Biology* 24: 7-16.
- MEE, D. 1977. Coastal lagoons: In: RILEY, J. P. & R. CHESTER (EDS.). *Chemical Oceanography* 7. Capi. 42, pp. 441-490.
- MILLÁN-NUÑEZ, R. & J. R. LARA-LARA. 1995. Productividad primaria del fitoplancton del Pacífico Mexicano: un diagnóstico. In: GONZÁLEZ-FARIÁS, F & J. DE LA ROSA (EDS.) *Temas de oceanografía biológica en México. Volumen II*. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada Baja California. México, pp. 31-60.
- MORENO-CASASOLA, P. LÓPEZ, H. & S. GARZA. 2001. La vegetación de los humedales mexicanos Capitulo. 7. In: ABARCA, F. & M. HERZIG (EDS.). *Manual para el manejo y la conservación de los humedales en México*. sws/ufw/semarnat/dumac/ pronatura/ nawcc/ramsar.
- MURPHY J. & J. P. RILEY. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphates in natural waters. *Analítica et Chemica Acta*. 27: 31-36.
- NIXON, S. W. 1981. Freshwater inputs and estuarine productivity. In: CROSS, R. D. & D. L. WILLIAMS (EDS.). *Proceedings of the National Symposium on Freshwater inflow to Estuaries*. U. S. Fish and Wildlife Service, pp. 31-57.
- NIXON, S. W. 1982. Nutrients, primary production and fisheries yields in coastal lagoons. *Oceanologica Acta* 5: 357-371.
- NIXON, S. W., C. A. OVIATT & S. S. HALE. 1976. Nitrogen regeneration and the metabolism of coastal marine bottom communities. In: ANDERSON, J. M. & A. McFAYDEN (EDS.). *The role of terrestrial and aquatic organism in decomposition processes*. Blackwell Scient. Pub, pp. 269-283.
- NIXON, S. W. & V. LEE. 1981. The flux of carbon, nitrogen and phosphorus between coastal lagoons and offshore waters. 325- 348. In: *Coastal lagoon research, present and future*. UNESCO Technical Paper in Marine Science 33, pp. 348.
- ODUM, E. P. & E. J. HEALD. 1975. The detritus-based food wels of on estuarine mangrove community. In: CRONIN, E. I. (ED.). *Estuarine Research* 1: pp. 265-286.
- REDFIELD, A. C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *American Science* 46: 206-221.

- REDFIELD, A. C., B. H. KETCHUM & F. A. RICHARDS. 1963. The influence of organisms on the composition of seawater. *In: M. N. HILL (ED.). The sea, 2.* Wiley-Interscience, pp. 26-77.
- RHEE, G. YULL. 1978. Effects of N:P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition, and nitrate uptake. *Limnology and Oceanography* 23: 10-25.
- RINALDI, A., G. MONTANARI, A. GHETTI, C.R. FERRARI & A. FERRARI. 1992. Eutrophy and dystrophy in the Goro lagoon. *In: R. A. VOLLENWEIDER, R. MARCHETTI & R. VIVIANI. (EDS.). Marine Coastal Eutrophication.* Elsevier Science Pub, pp. 457-470.
- RINGWOOD, A. H. & CH. J. KEPPLER. 2002. Water quality variation and clam growth: Is pH really a non-issue in Estuaries?. *Estuaries* 25 (5): 901-907.
- RIVERA-MONROY, H & R. T. TWILLEY. 1996. The relative role of denitrification and immobilization in the fate of inorganic nitrogen in mangrove sediments. *Limnology and Oceanography* 41 (2): 284-296.
- RYTHER, J. H. 1956. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. *Limnology and Oceanography* 1: 61-70.
- SCOR-UNESCO. 1980. Determination of chlorophyll in sea water. *Technical papers in marine science*, pp. 35.
- SEITZINGER, S. P. 1988. Denitrification in freshwater and coastal marine ecosystems: Ecological and geochemical significance. *Limnology and Oceanography* 33 (4): 702-724.
- SEITZINGER, S.P., C. KROEZE, A. BOUWMAN, N. CARACO, F. DENTENER & R.V. STYLES. 2002. Global patterns of dissolved inorganic and particulate nitrogen inputs to coastal systems: recent conditions and future projections. *Estuaries* 25 (4b):640-655.
- SMITH, S. V. 1984. Phosphorus versus nitrogen limitation in the marine environments. *Limnology and Oceanography* 29 (6): 1149-1160.
- SMITH, S. V. & M. J. ATKINSON. 1994. Mass balance analysis of carbon, nitrogen and phosphorus fluxes in coastal water bodies, including lagoons. 133-155. *In: KJERFVE, B. (ED.) 1994. Coastal Lagoon Processes.* Elsevier Oceanography Series, 60, pp. 577.
- SOLÓRZANO L. 1969. Determination of ammonia in natural water by the phenol-hypochlorite method. *Limnology and Oceanography* 14: 799-801.
- STRICKLAND J. D. H. 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. *Bulletin Fisheries Research Board Canada* 122: 1-172.
- STRICKLAND J. D. H. & T. R. PARSON., 1968. *A manual of sea water analysis.* Fisheries Research Board of Canada, Ottawa, pp. 310.
- THOMAS, W. H. 1970. Effect of ammonium and nitrate concentration on chlorophyll increases in natural tropical Pacific phytoplankton populations. *Limnology and Oceanography* 15: 386-394.
- TOVILLA-HERNÁNDEZ., C. 1994. Manglares. *In: DE LA LANZA, E., G. & C. CÁCERES M. (EDS.). Lagunas costeras y el litoral mexicano.* Universidad Autónoma de Baja California Sur, pp. 371-423.
- VILLALOBOS, F. A., V. R. DE LA PARRA, B. E. GALVÁN P, O. J. CACHO R & M. A. IZAGUIRRE P. 1984. Estudio hidrobiológico de la laguna de la Mancha, Municipio de Actopan, Veracruz. 1979-1980. *Cuadernos de divulgación.* INIREB 15, pp. 51.
- VOLLENWEIDER, R. A. & J. KEREKES. 1982. Eutrophication of waters, monitoring, assesment and control. *Final report. OECD Coperative program on monitoring of inland waters (Eutrophication control),* Environment Directorate, OECD. Paris, pp. 154.
- VOLLENWEIDER, R. A. 1992. Coastal marine eutrophication: principles and control. *In: VOLLENWEIDER, R. A., R. MARCHETTI & R. VIVIANI. (EDS.). Marine Coastal Eutrophication,* pp. 1-20. Elsevier Science Pub, pp. 1310.
- WEBSTER, I. T., P. W. FORD & B. HODGSON. 2002. Mycrophytobenthos contribution to nutrient-phytoplankton dynamics in a shallow coastal lagoon. *Estuaries* 25 (4a): 540-551.
- ZIEMAN, J. C. 1982. The ecology of the seagrass of south Florida: a community profile. USFWS, FWS/OBS-82/25, pp. 158.
- ZIMMERMAN, J. T. F. 1981. The flushing of well-mixed tidal lagoons and its seasonal fluctuations: 15-26. *In: Coastal lagoon research. Present and Future.* UNESCO, Paris.

Recibido: 20 de septiembre de 2004.

Aceptado: 28 de abril de 2005.