

# Productividad primaria bruta y respiración planctónica en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano

## Planktonic gross primary productivity and respiration in the National Park Sistema Arrecifal Veracruzano

Carlos Francisco Rodríguez-Gómez,<sup>1</sup> José Antolín Aké-Castillo<sup>1</sup>  
y Guadalupe Campos-Bautista<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías. Universidad Veracruzana. Hidalgo No. 617 Col. Río Jamapa. Boca del Río, Veracruz, 94290. México

<sup>2</sup>Acuario de Veracruz A.C. Blvd. Manuel Ávila Camacho s/n Col. Flores Magón Veracruz, Veracruz, 91900. México  
e-mail: aake@uv.mx

---

Rodríguez-Gómez C. F., J. A. Aké-Castillo y G. Campos-Bautista. 2013. Productividad primaria bruta y respiración planctónica en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. *Hidrobiológica* 23 (2): 143-153.

### RESUMEN

Se evaluó la productividad primaria bruta (PPB) y la respiración planctónica (RP) en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV), en el suroeste del Golfo de México durante diciembre de 2008 a enero de 2012. Con base en esto, se buscó caracterizar la zona e identificar la función del metabolismo orgánico del ecosistema. Los valores para la PPB oscilaron entre 0-231 mgC m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup> y para la RP entre 0-447 mgC m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup>. La zona norte tuvo diferencia con la zona sur del área de estudio, siendo Playa Norte el sitio más productivo del sistema. La zona norte presentó una mayor influencia antropogénica, debido a una planta de tratamiento de aguas residuales, mientras que la zona sur está sometida a la influencia de la descarga del río Jamapa durante el período de lluvias. En contraste, el arrecife Cabezo fue el menos productivo; este sitio es el más lejano de la costa y por consiguiente sufre un menor efecto de la influencia del río Jamapa. No se encontraron diferencias entre los sitios asociados a arrecifes y sitios sin arrecifes. La razón PPB/RP, mostró que el ecosistema funciona la mayor parte del tiempo, como una fuente de CO<sub>2</sub> y solo en periodos cortos del año, como un sumidero de carbono.

**Palabras clave:** Carbono, fitoplancton, fotosíntesis, impacto antropogénico, metabolismo orgánico del ecosistema.

### ABSTRACT

Planktonic gross primary productivity (GPP) and respiration (RP) were evaluated in the National Park Sistema Arrecifal Veracruzano (NPSAV) at the southwest of Gulf of Mexico from December 2008 to January 2012. Using these data we characterized the zone and identified the organic metabolism function of the ecosystem. The GPP values varied between 0-231 mgC m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup> and the RP values between 0-447 mgC m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup>. The north was different from south, with Playa Norte being the most productive site of the system. The north is influenced by anthropogenic activities such as the residual water treatment plant, whereas the south is influenced by the river plume of Jamapa during the rainy period. By the contrary Cabezo reef was the lowest productive; this site is the farthest from the coast hence with no influence of Jamapa river plume. No differences were detected between sites associated to reefs and sites without reefs. The ratio GPP/RP indicated that the ecosystem is a source of CO<sub>2</sub> most of the time, and in short periods of the year as a carbon sink.

**Key words:** Anthropogenic impact, carbon, net organic metabolism, photosynthesis, phytoplankton.

## INTRODUCCIÓN

El ambiente marino es responsable de casi la mitad de la productividad primaria global (Field *et al.*, 1998). Este proceso está determinado por la tasa de fijación de carbono, que a diferentes escalas puede caracterizar una zona. Dentro de este contexto, la fracción fitoplanctónica es la que más contribuye con esta tasa de fijación, al realizar el proceso fotosintético (Uitz *et al.*, 2010). Al mismo tiempo el fitoplancton marino soporta todas las tramas alimenticias acuáticas. Son diversos los factores que regulan la productividad primaria, entre los que se pueden nombrar a la intensidad luminosa (Ryther, 1956), la cantidad de nutrientes (Tyrrell, 1999), las propiedades físicas y químicas del agua y el estado fisiológico de las células fitoplanctónicas (Curl & Small, 1965). Sin embargo, la fijación de carbono es especialmente importante en las zonas costeras, ya que ahí es donde se presentan los mayores valores, junto con las zonas de surgencia (Falkowski *et al.*, 1998; Behrenfeld *et al.*, 2005; Muller-Karger *et al.*, 2005; Uitz *et al.*, 2010). Aunado a los factores reguladores ya mencionados, se adicionan la influencia de las descargas de los ríos, las corrientes marinas y las descargas antropogénicas (Malone *et al.*, 1988; Mallin *et al.*, 1993).

El balance requerido para el proceso de productividad primaria es llevado a cabo mediante la respiración (Duarte & Agustí, 1998; Smith & Kemp, 2001; Aristegui & Harrison, 2002). Al obtener la relación entre la productividad y la respiración se puede determinar si una región funciona como una fuente o un sumidero de carbono (Duarte & Agustí, 1998).

En el Golfo de México, la productividad primaria está controlada por factores que se pueden apreciar a una micro-, meso-

y macroescala (Lohrenz *et al.*, 1999). La mayoría de los estudios en territorio nacional han sido realizados en la zona pelágica y en algunas lagunas y estuarios (Kabanova & López-Baluja, 1970; Bessonov & González, 1971; El Sayed *et al.*, 1972; Jordán, 1972; Signoret *et al.*, 1998; Aguirre, 2002; Hidalgo-González *et al.*, 2005). En el Estado de Veracruz solamente se han reportado valores para lagunas costeras como es el caso de La Mancha (Villalobos *et al.*, 1984; Barreiro-Güemes & Balderas-Cortés, 1991; Contreras *et al.*, 2005), frente a Alvarado (Jordán, 1972) y Sontecomapan (Aké-Castillo, 2006).

El área situada dentro de las zonas costeras no ha sido estudiada, y es aquí donde se encuentra el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV). Este sitio cuenta con una alta biodiversidad de especies coralinas y constituye la zona de arrecifes más grande del Golfo de México (Horta-Puga *et al.*, 2007). Adicionalmente, como parte de la zona biogeográfica del Atlántico tropical (Spalding *et al.*, 2007) se le cataloga como una fuente de CO<sub>2</sub> a la atmósfera (Borges *et al.*, 2005). Sin embargo, históricamente este lugar ha sido modificado por su cercanía a una importante zona portuaria, y actualmente recibe la descarga de aguas residuales municipales e industriales (Horta-Puga *et al.*, 2007). También se han registrado incrementos súbitos en la comunidad de fitoplancton, debido a florecimientos algales nocivos (FANs) recurrentes (Cortés-Altamirano, 1998; Campos-Bautista *et al.*, 2009), por lo que presenta condiciones de un ambiente eutrofizado como las observadas en otras partes del mundo (Paerl, 1997).

Aunque es conocida la generalidad de la productividad primaria en el Golfo de México, así como los factores que la contro-

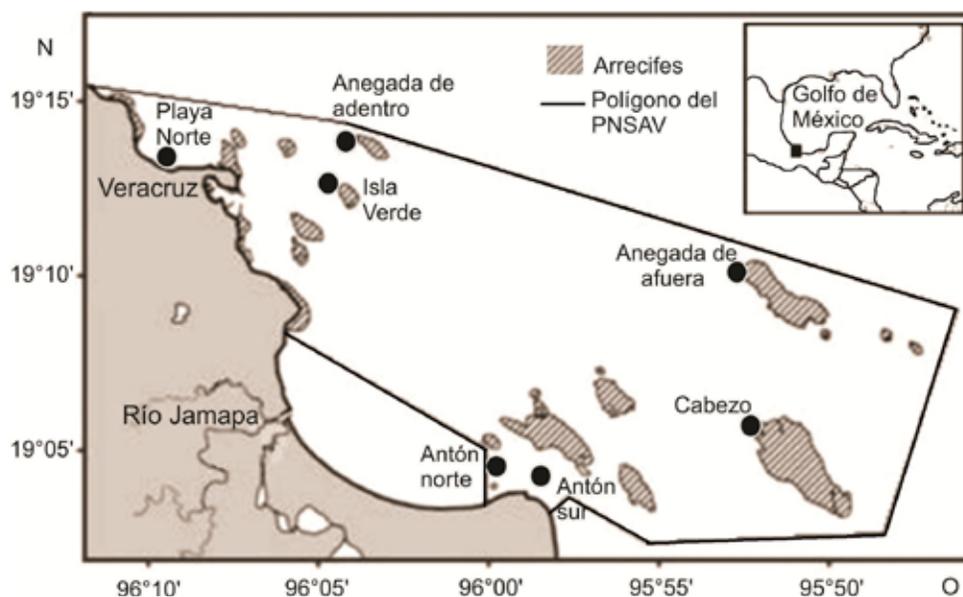


Figura 1. Zona de estudio y ubicación de los sitios de muestreo en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV).

lan (Lohrenz *et al.*, 1999), son necesarios estudios a una menor escala, para evidenciar la influencia que tienen las descargas continentales sobre la zona costera. Dadas las características particulares del PNSAV antes mencionadas, el presente estudio persiguió como objetivo, caracterizar a un área marina protegida mediante la tasa de fijación de carbono y los valores de respiración, observando su variación espacial y temporal, para establecer el funcionamiento del sistema con base en el CO<sub>2</sub>. Los resultados aquí presentados constituyen la primera evaluación sistemática de la productividad primaria y respiración planctónica de la zona.

## MATERIAL Y MÉTODOS

**Área de estudio.** El Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV) se ubica en el suroeste del Golfo de México, en la zona central del Estado de Veracruz. Se encuentra dentro de las coordenadas 19°02'16" y 19°15'32" de latitud Norte y 95°46'55" y 96°11'45" de longitud Oeste (Fig. 1).

Desde 1992 fue declarado como un área natural protegida, identificándose por lo menos 23 arrecifes en un área de 52,238 Ha (DOF, 1992). Actualmente está en discusión una iniciativa para modificar su polígono, en particular la exclusión de su porción norte y un aumento en su área total (DOF, 2011; CONANP, 2011).

Las descargas del río Jamapa dividen de manera natural al sistema en dos complejos arrecifales. Sin embargo, también recibe influencia externa de los ríos La Antigua y Papaloapan en su zona norte y sur, respectivamente. Los arrecifes de la zona, también se han categorizado de acuerdo a su distancia de la línea de costa en lejanos, cercanos e intermedios (Lara *et al.*, 1992). De acuerdo con Ortiz-Lozano *et al.* (2009) y bajo un enfoque jerárquico de escala, el sistema está dividido en tres sub-sistemas: Veracruz, Jamapa y Antón Lizardo. Este último dividido en Antón Lizardo norte y Antón Lizardo sur para nuestro estudio.

**Muestreo.** Se seleccionaron tres estaciones de muestreo en la parte norte y cuatro en la zona sur del PNSAV. Las estaciones se establecieron de acuerdo a la presencia o ausencia de formaciones arrecifales (Fig. 1). Desde diciembre de 2008 a enero de 2012, se realizaron los muestreos en las tres estaciones de la zona norte a bordo de la embarcación *Chelonia* del Acuario de Veracruz A.C. A partir de marzo de 2011, este muestreo se realizó también en la zona sur, a bordo de la embarcación *Cepia* del Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías (ICIMAP) de la Universidad Veracruzana. Los muestreos se realizaron en su mayoría cada semana o mensualmente y realizando recorridos con un máximo de cuatro horas de duración.

Para la evaluación de la PPB y la RP se aplicó el método de botellas claras y oscuras, evaluando la concentración de oxígeno utilizando el método Winkler (Strickland & Parsons, 1972). En los puntos de muestreo se introdujeron las botellas a una profundi-

dad no mayor a 30 cm para su llenado y se inició la incubación a bordo de la embarcación en una tina llena de agua marina del sitio de recolecta y cubierta con una malla de 1mm de apertura. Las muestras se incubaron entre tres y cuatro horas (dependiendo del tiempo transcurrido entre la recolecta y el arribo a las instalaciones) verificando la temperatura del sistema de incubación y haciendo recambios de agua entre estaciones para evitar el aumento de la temperatura inicial. La función de la luz de malla fue evitar la fotoinhibición, disminuyendo al menos un 20% la cantidad de luz incidente en la superficie (previamente se midió la disminución de la luz con un sensor Li-Cor LI-1400). En cada estación se midió la temperatura y salinidad con un multiparamétrico YSI 556 MPS.

Una vez en las instalaciones del Acuario de Veracruz y/o ICIMAP, se realizó la evaluación de la concentración del oxígeno. Para el cálculo de los valores de carbono se utilizaron los factores de conversión de 0.375 para la equivalencia entre los pesos moleculares de oxígeno y carbono y 1.2 para el coeficiente fotosintético (Contreras, 1994). Los resultados aquí expresados corresponden al promedio mensual de los datos obtenidos. Los datos de precipitación pluvial se obtuvieron de las mediciones rutinarias de la CONAGUA para la ciudad de Veracruz.

**Análisis de datos.** Se realizó un análisis para detectar si las características del agua superficial responden a las temporadas climáticas reportadas para la zona. Con base en los datos de temperatura y salinidad superficiales registrados para el período de estudio, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para detectar la contribución de cada variable en la explicación de los datos reducidos a factores. El primer factor que explicará la mayor variabilidad (Legendre & Legendre, 1998) se utilizó en un análisis de varianza (Kruskal-Wallis), considerando la variación mensual como la variable categórica y así detectar la variación estacional de las características del agua superficial basada en estos dos parámetros medidos. Con los datos de precipitación obtenidos de la CONAGUA, se elaboró una gráfica para mostrar la variación mensual del periodo de estudio.

Para la caracterización del metabolismo del sistema se obtuvo la razón PPB y RP (Duarte y Agustí, 1998). Los datos de PPB y RP se analizaron bajo 3 enfoques: por sitios, por zonas, y por la presencia de arrecifes asociadas a los sitios de muestreo. El análisis por sitio se realizó mediante un ANOVA con una prueba post-hoc de Tukey, para detectar los grupos que fueron diferentes significativamente. El análisis por zonas se realizó con una prueba de t de student, y el análisis por presencia de arrecifes con un análisis de Mann-Withney (Zar, 2010).

Todos los datos fueron transformados a log<sub>2</sub>(x+1). Cuando no aprobaron las pruebas de homogeneidad de varianza, se utilizaron pruebas no paramétricas. Se utilizó el software Statistica versión 7.0.

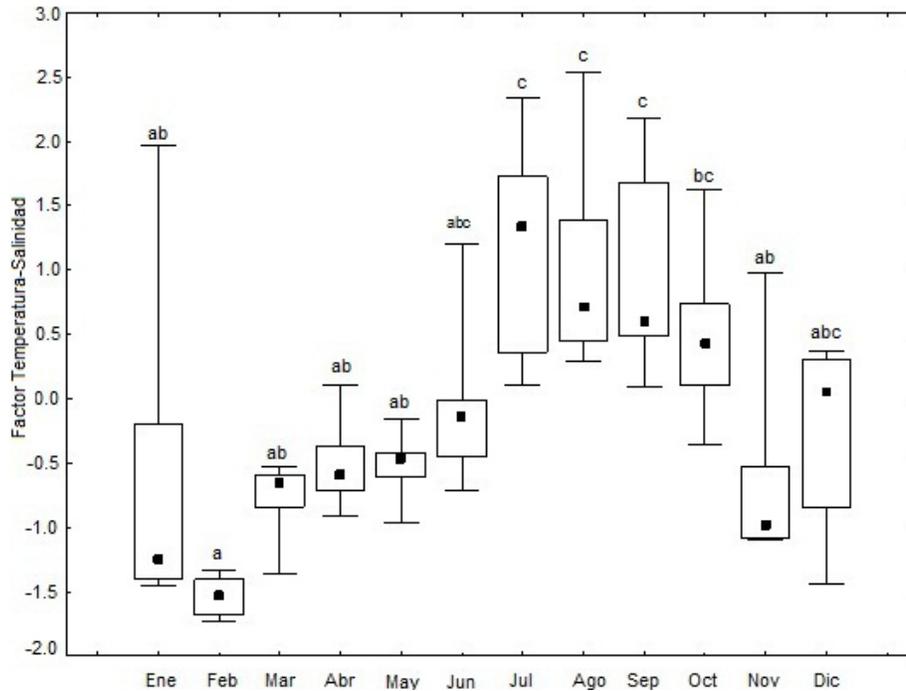


Figura 2. Caracterización temporal del agua superficial en el PNSAV. Las letras a, b, c, indican grupos homogéneos identificados con la prueba de Tukey ( $p < 0.05$ ).

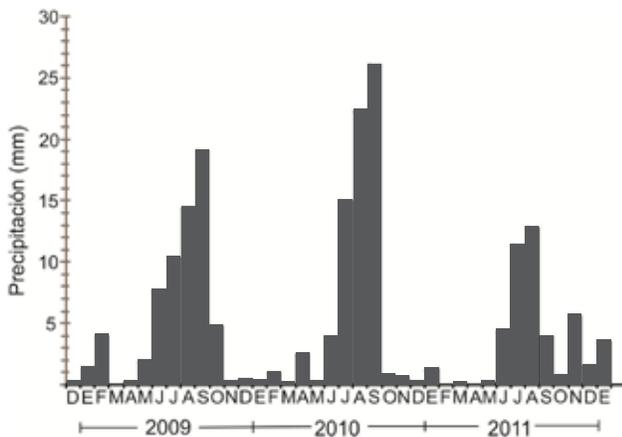


Figura 3. Promedios mensuales de precipitación pluvial en el PNSAV.

## RESULTADOS

**Caracterización ambiental.** El primer factor relacionado con la temperatura y salinidad explica por sí solo la estacionalidad reflejada en las características del agua superficial con un 67.67% de la variabilidad total. Cada variable contribuyó con un 50% al primer factor del ACP. La Figura 2 muestra que entre julio y septiembre se presenta un grupo claramente diferenciado de todos los demás meses, caracterizado por la época de lluvias (grupo homogéneo "c"). Octubre se identificó como un periodo de tran-

sición entre las lluvias y la época de nortes (perteneció a dos grupos "bc"). A partir de este mes y hasta mayo se observó una marcada variabilidad (grupos a, b y c), y febrero (grupo a) se identificó como un grupo extremo, el cual marcó el cambio hacia la época seca. El mes de junio marcó la transición entre las épocas de secas y lluvias (grupos "a", "b", y "c").

La precipitación mensual durante los tres años de muestreo, indica un patrón de incremento en las lluvias en el mes de junio que es consistente hasta agosto y septiembre, donde se observan los valores máximos para todos los años. Posteriormente las lluvias son menos abundantes durante el mes de octubre, cuando empieza la época de "nortes". La época de secas inicia en febrero-marzo y se extiende hasta mayo (Fig. 3).

**Producción primaria bruta y respiración planctónica.** Los valores de PPB en el PNSAV tuvieron un intervalo de 0-231  $\text{mgC m}^{-3} \text{h}^{-1}$  y los de RP entre 0-447  $\text{mgC m}^{-3} \text{h}^{-1}$ . Los valores máximos de PPB se registraron en Playa Norte, en abril de 2010 (Fig. 4), mientras que para la RP el máximo se registró en Aneгада de adentro, en julio de 2011 (Fig. 5).

En relación a la variación mensual integrada, no se observaron diferencias significativas en la integración por meses de la PPB ( $\text{Chi}^2 = 15.27, p > 0.1$ ), ni de la RP ( $\text{Chi}^2 = 12.68, p > 0.1$ ), por lo que no se encontró un patrón relacionado con la estacionalidad de la región. A pesar de no ser significativas las diferencias, la PPB fue ligeramente mayor en marzo y abril, con valores mínimos

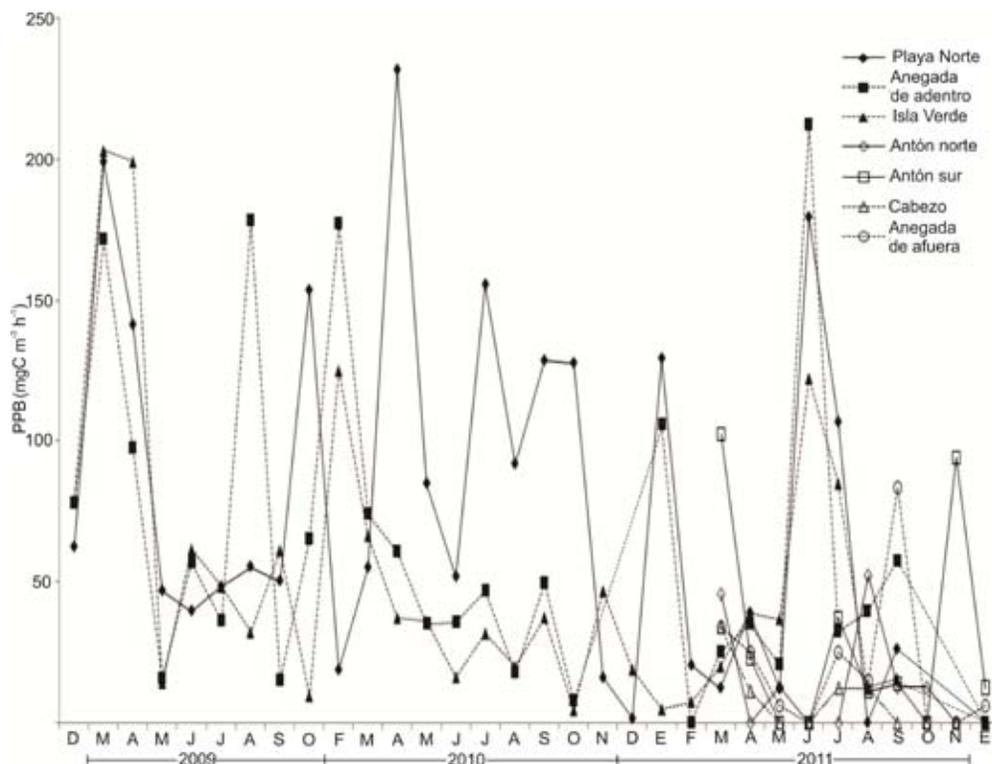


Figura 4. Variación temporal de la PPB en el PNSAV. Los marcadores en negritas indican sitios de la zona norte, los marcadores sin relleno refieren a la zona sur. Las líneas de unión sólidas agrupan a los sitios sin arrecifes (SA), mientras que las líneas punteadas a los sitios asociados a ellos (AA).

en mayo. En cuanto a la RP, los valores máximos se observaron en febrero y los mínimos en noviembre (Fig. 6).

En cuanto a la razón entre la PPB y la RP, tampoco se observó un patrón temporal. Sin embargo, de acuerdo con estos valores, el sistema se comportó como una fuente de  $\text{CO}_2$  durante la mayoría de los meses en la integración de los años estudiados, a excepción del mes de marzo, cuando el sistema actuó como un sumidero de  $\text{CO}_2$ . Junio fue un mes con valores muy cercanos a los de un sistema autotrófico (Tabla 1).

Con respecto a la variación entre sitios y con base en los valores mensuales, en Playa Norte, la PPB tuvo un intervalo de valores de  $0\text{-}231 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ . No se observó una temporalidad recurrente entre años, aunque casi siempre con valores mayores a los  $50 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ . La RP varió entre  $0\text{-}293 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ . En Anegada de adentro, la PPB osciló entre  $0\text{-}212 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ . La RP se registró entre  $15\text{-}447 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ , con máximos al inicio de las lluvias. Isla Verde presentó una PPB entre  $0\text{-}203 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ . En la mayoría de las observaciones se presentaron valores menores a  $50 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ . La RP se encontró entre  $4\text{-}416 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ , nuevamente las lluvias coincidieron con una tendencia positiva sobre la respiración.

En Antón Lizardo la RP varió entre  $0\text{-}125 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ , con valores máximos en la época de "nortes". En general los valores

fueron más bajos que los sitios de la zona norte. Antón L. norte tuvo una PPB entre  $0\text{-}52 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ . Sus valores máximos coincidieron con el inicio de la época de lluvias y el final de los "nortes". Durante el resto del año, su productividad no rebasó los  $15 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ . La RP fue inexistente entre abril y julio. En Antón L. sur el intervalo de PPB fue de  $0\text{-}102 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ . Los valores máximos se observaron a mediados y al final de los "nortes". La RP fue nula desde mayo a septiembre con un incremento con la llegada de vientos fuertes.

El arrecife Cabezo fue el sitio con menor PPB de la zona sur y de todo el PNSAV, con valores entre  $0\text{-}34 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ . Al final de los "nortes" y al inicio de las lluvias, presentó valores intermedios, sin embargo fue común encontrar nula PPB. Esto también ocurrió con la RP desde marzo hasta julio, pero aumentó en agosto y siguió así hasta enero, con un valor máximo de  $93 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ . En Anegada de afuera la PPB varió entre  $0\text{-}83 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ . Su valor máximo fue registrado en septiembre, todos los demás datos no superaron los  $35 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ . En cuanto a la RP, ésta tuvo un máximo de  $114 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$  en septiembre, manteniéndose con valores intermedios hasta enero.

De acuerdo a los valores medios de PPB y RP del PNSAV (Tabla 2), Playa Norte fue el sitio con mayor PPB de la zona norte, sin embargo éstas diferencias no fueron significativas con res-

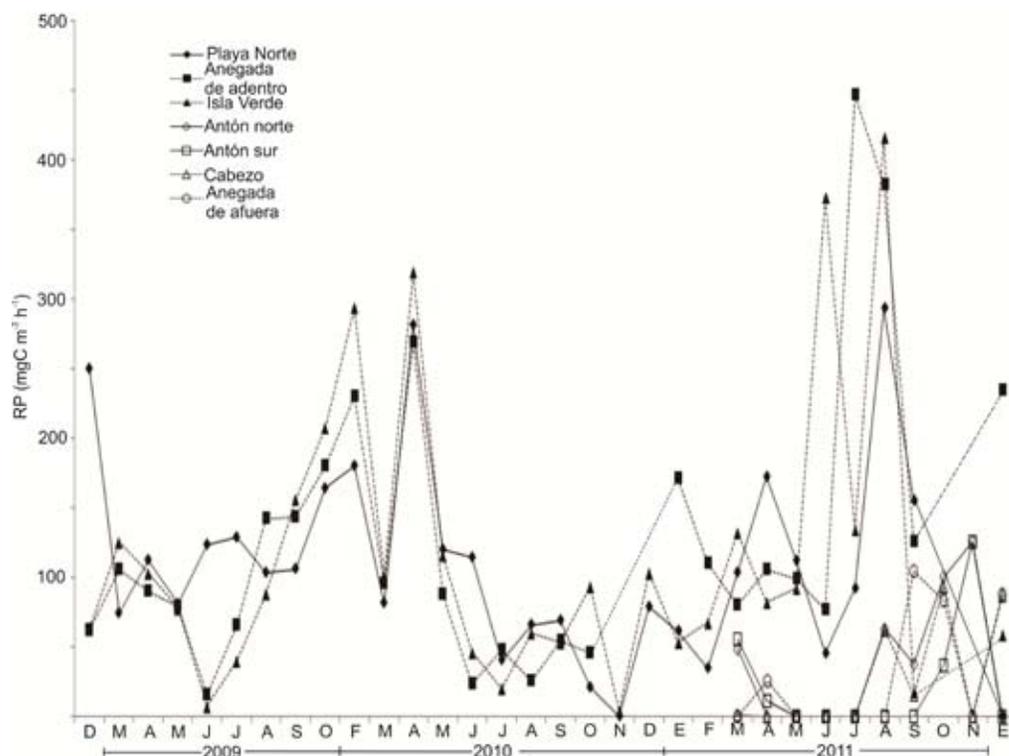


Figura 5. Variación temporal de la RP en el PNSAV. Los marcadores en negritas indican sitios de la zona norte, los marcadores sin relleno refieren a la zona sur. Las líneas de unión sólidas agrupan a los sitios sin arrecifes, mientras que las líneas punteadas a los sitios asociados a los arrecifes.

Tabla 1. Razón PPB/RP\* por meses y categoría con base al comportamiento del CO<sub>2</sub>.

Mes	PPB/RP	Función	Condición
Enero	0.3427	Fuente de C	Heterotrófica
Febrero	0.3805	Fuente de C	Heterotrófica
Marzo	1.0397	Sumidero	Autotrófica
Abril	0.5983	Fuente de C	Heterotrófica
Mayo	0.3708	Fuente de C	Heterotrófica
Junio	0.9419	Fuente de C	Heterotrófica
Julio	0.6558	Fuente de C	Heterotrófica
Agosto	0.3155	Fuente de C	Heterotrófica
Septiembre	0.5313	Fuente de C	Heterotrófica
Octubre	0.3716	Fuente de C	Heterotrófica
Noviembre	0.6158	Fuente de C	Heterotrófica
Diciembre	0.4294	Fuente de C	Heterotrófica

\*PPB/RP= Productividad Primaria Bruta/Respiración.

pecto a Anegada de adentro e Isla Verde. El valor promedio de la RP en Playa Norte y Anegada de adentro, difirió significativamente de tres sitios de la zona sur: Antón L. sur, Cabezo y Anegada

de afuera. En el caso de Isla Verde, su diferencia fue significativa con todos los sitios de la zona sur.

Antón L. norte presentó un valor promedio de PPB significativamente menor a los sitios de la zona norte: Playa Norte, Anegada de adentro e Isla Verde y no presentó diferencias significativas con los sitios de la zona sur: Antón L. sur, Cabezo y Anegada de afuera. El valor medio de RP solo difirió significativamente de Isla Verde. Antón L. sur no difirió de su valor promedio de PPB con ninguno de los sitios, pero en cuanto a su RP si lo hizo junto con Cabezo y Anegada de afuera, en comparación con los sitios de la zona norte. El sitio Cabezo se comportó de acuerdo a su valor promedio igual que Antón L. norte. El valor medio de PPB de Anegada de afuera sólo presentó diferencias significativas con respecto a Playa Norte.

En relación a la localización de los sitios (asociados a arrecifes y sin arrecifes), los valores promedio indicaron que no hay diferencia significativa entre los sitios asociados a arrecifes (AA) y los sitios sin arrecife (SA) tanto en la PPB como en la RP (Tabla 2). Sin embargo, la tendencia de los datos indicó que en el 2010, los sitios no asociados a arrecifes tuvieron valores más altos de PPB. En los otros años, tanto la PPB como la RP tuvieron valores muy cercanos.

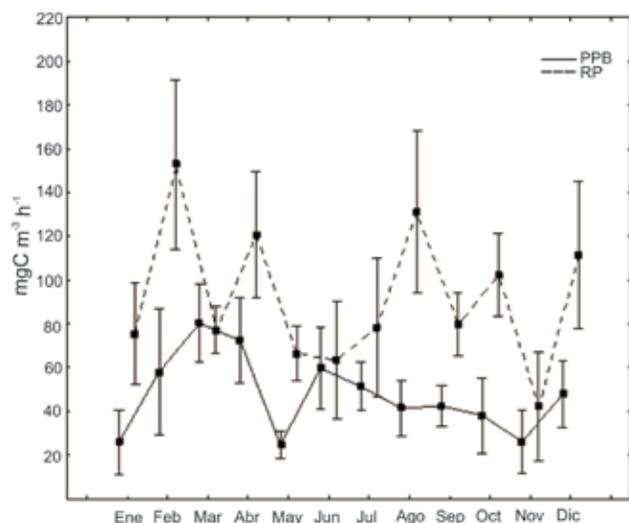


Figura 6. Variación mensual integrada de la Productividad Primaria Bruta (PPB) y la Respiración (RP) en el PNSAV. La línea sólida representa la PPB y la línea punteada a la RP. Los marcadores indican el valor de la media. Los bigotes expresan el error estándar.

En el análisis por zonas (norte y sur); los valores promedio indicaron diferencias significativas entre las zonas, detectándose los mayores valores de PPB y RP en la zona norte (Tabla 2). Entre abril y julio la zona norte tuvo valores mayores de PPB que la zona sur. La PPB de la zona sur sólo fue mayor en marzo. Todos los demás meses, presentaron una misma tendencia en ambas zonas. Sin embargo, con respecto a la RP, la zona norte siempre presentó valores más altos que la zona sur. Sus máximos ocurrieron en agosto, empezando su incremento desde junio.

## DISCUSIÓN

En el suroeste del Golfo de México la dominancia de la época de nortes se sitúa entre octubre y abril, con una breve temporada seca entre abril y mayo y fuertes lluvias en verano y parte del otoño (Day *et al.*, 1996). De acuerdo con Salas-Pérez y Granados-Barba (2008), las características del PNSAV son producto de la interacción de diferentes componentes de circulación tanto oceanográficas como atmosféricas. Esta caracterización reflejada en el agua superficial, fue comprobada con sólo dos variables de fácil medición: la temperatura y la salinidad, cada una explicando en la misma proporción el comportamiento del sistema.

La marcada variabilidad en la temporada de "nortes" observada entre 2008 y 2012 es un indicio de las condiciones turbulentas en la columna de agua, que se intensifican debido a la presencia de tormentas tropicales y huracanes entre junio y noviembre, como lo describen Gutiérrez de Velasco y Winant (1996). De igual manera, aunque la generalidad indique que el periodo de secas

Tabla 2. Valores promedio de PPB y RP ( $\text{mgC m}^{-3} \text{h}^{-1}$ ) ( $\pm$  error estándar) registrados en el PNSAV.

Zona	Sitio de colecta	Loc.*	PPB	RP
Norte <sup>a</sup>			63 (5.4)	118 (8.6)
	Playa norte	SA	76 <sup>a</sup> (9.2)	109 <sup>ac</sup> (15.0)
	Anegada de adentro	AA	62 <sup>ab</sup> (9.6)	129 <sup>ac</sup> (15.6)
	Isla Verde	AA	50 <sup>ab</sup> (9.2)	117 <sup>a</sup> (15.0)
Sur <sup>b</sup>			17 (8.0)	29 (12.8)
	Antón norte	SA	13 <sup>c</sup> (16.0)	37 <sup>bc</sup> (26.1)
	Antón sur	SA	29 <sup>abc</sup> (16.0)	23 <sup>b</sup> (26.1)
	Cabezo	AA	7 <sup>c</sup> (16.0)	26 <sup>b</sup> (26.1)
	Anegada de afuera	AA	19 <sup>c</sup> (16.0)	30 <sup>b</sup> (26.1)
		AA <sup>a</sup>	45 (6.2)	98 (10.2)
	SA <sup>a</sup>	54 (7.7)	77 (12.8)	

a, b, c Indican diferencias significativas de acuerdo a la prueba Mann-Whitney para zonas, análisis de varianza (prueba de Tukey) para sitios, y prueba de t para localización. \*Loc. = Localización del sitio en relación a los arrecifes. SA = Sin arrecife. AA = Asociado a arrecifes.

es corto y ubicado entre abril y mayo, nuestros resultados indican que esta época se puede identificar desde marzo. La época de lluvias refleja condiciones muy particulares debido a la constante precipitación y la influencia de los ríos que descargan en la zona como lo es el río Jamapa. Los efectos de esta temporada pueden ser registrados desde el mes de junio, que actúa como una etapa de transición.

A pesar de existir esta temporalidad en las características del agua superficial, la PPB y la RP no variaron significativamente en la integración de los meses de los diferentes años de muestreo. Esto indica, desde un enfoque global, que las tasas de fijación y consumo de carbono, no están relacionados con la temporalidad climática de la zona, por lo menos en un periodo de estudio de poco más de tres años. En la zona norte del Golfo de México, se ha observado que las variaciones en la productividad primaria están en función de los pulsos de nutrientes, principalmente nitratos y fosfatos, provenientes de la descarga de ríos (Lohrenz *et al.*, 1997). También es conocido que el incremento de la descarga de nutrientes se da en épocas de intensa precipitación, por lo que en una zona con una clara temporada con estas características,

debería observarse tal aumento en la PPB. Es muy probable que el periodo del presente estudio no refleje estos cambios, ya que actualmente se han observado, que los cambios en la productividad primaria global son apreciables en una escala mayor al nivel de décadas, debido principalmente al cambio climático (Gregg *et al.*, 2003).

Los resultados obtenidos permiten ubicar al PNSAV con una PPB superior a la reportada en distintos puntos del Golfo de México. Esta diferencia es más clara con respecto a la porción oceánica, donde los valores de PPB oscilan entre 0.02 y 10.7 mgC m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup> (Kabanova & López-Baluja, 1970; Signoret *et al.*, 1998; Aguirre, 2002) y la PPB integrada entre 6.41 y 140 mgC m<sup>-2</sup> h<sup>-1</sup> (datos transformados de Lohrenz *et al.* (1999), e Hidalgo-González *et al.* (2005), considerando que el día tiene 12 horas de luz). Con respecto a la zona costera del suroeste del Golfo de México incluyendo las lagunas costeras, los valores de PPB del PNSAV se encuentran dentro del intervalo registrado de 5-240 mgC m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup> (Jordan, 1972; Aguirre, 2002; Contreras *et al.*, 2005; Aké-Castillo, 2006).

De acuerdo con Duarte y Agustí (1998), el medio marino se puede comportar como una fuente de carbono en forma de CO<sub>2</sub> si la RP excede a la PPB, en caso contrario funciona como un sumidero. El PNSAV se puede caracterizar de manera general como una fuente de CO<sub>2</sub> a excepción de la integración de marzo de los distintos años. Con base en esto, el sistema es heterotrófico la mayor parte del tiempo, hecho ya mencionado para zonas costeras por Smith y Hollibaugh (1993). Aunque el índice PPB/RP tampoco mostró diferencias significativas en la integración de los meses, (Chi<sup>2</sup> = 15.99, *p* > 0.1), es importante mencionar que además de marzo, junio fue el mes más cercano a un estado autotrófico y estos dos meses constituyen periodos de transición entre distintas temporadas, el inicio de secas y lluvias, respectivamente. Esto sugiere un cambio perceptible en el comportamiento temporal de éste índice en el área de estudio, el cual se ha mostrado que en ecosistemas costeros no es estático (Blight *et al.*, 1995) y está relacionado con las precipitaciones y el ingreso de nutrientes (Pradeep-Ram *et al.*, 2003).

Andersson y Mackenzie (2004) indican que las zonas oceánicas someras como el área de estudio, han funcionado como fuentes de CO<sub>2</sub> por lo menos desde hace 300 años y que recientemente han virado para convertirse en sumideros, debido al incremento de CO<sub>2</sub> y el ingreso de nutrientes inorgánicos. En el PNSAV en sitios y en meses específicos, encontramos que la PPB excede a la RP, lo que sugiere que el sistema se comporta como un sumidero de CO<sub>2</sub> aunque sea en periodos cortos del año.

De acuerdo con Smith y Hollibaugh (1993), existe una alteración substancial en el balance del carbono en las zonas costeras debido a las actividades humanas en tierra. En el área de estudio, Ortiz-Lozano (2012) identificó los problemas ambientales y las causas relacionadas en las diferentes unidades ambien-

tes del sistema señalando que Playa Norte está impactado por la descarga de aguas residuales del área metropolitana Veracruz-Boca del Río. Al ser descargas que pueden o no estar tratadas, constituyen un ingreso de compuestos orgánicos e inorgánicos, principalmente nitrogenados y fosfatados, que generan un incremento en la productividad primaria. La cercanía de Playa Norte con una planta de tratamiento de aguas municipales, indudablemente es factor para su alta asimilación de carbono, la mayor en toda la zona. Esto también ha propiciado la aparición de FANs (Florecimientos Algales Nocivos) en la zona (Aké-Castillo *et al.*, 2010), como producto de un proceso relacionado con la eutrofización (Paerl, 1997). Asimismo, Anegada de adentro e Isla Verde, presentan tasas de asimilación de carbono similares a Playa Norte, lo que indica que los factores que favorecen estas tasas son los mismos que afectan Playa Norte, aún cuando se trata de sitios asociados a arrecifes y presentan aguas más transparentes.

En contraste, el arrecife Cabezo constituye la zona menos productiva del PNSAV, de igual manera en Anegada de afuera, los valores de PPB son bajos, lo que se esperaba debido a su lejanía de la línea de costa y la consiguiente disminución de los efectos de la dinámica del río Jamapa. En contraste, los sitios de Antón Lizardo, tanto norte como sur, presentan valores más altos, sobre todo durante los meses de agosto y septiembre, teniendo probablemente una relación positiva con la aparición y permanencia de la pluma de río ocasionada por la descarga del río Jamapa, la cual no tiene una influencia directa en Cabezo y Anegada de afuera. En época de lluvias, esta pluma tiende a desviarse hacia la derecha, de acuerdo con un flujo teórico ocasionado por el efecto de Coriolis, por lo que la zona norte del PNSAV resiente en menor medida sus efectos. Esta pluma del río es superficial y no toca el fondo, excepto en condiciones turbulentas extremas, como fue el caso del huracán Karl en 2010 (Sanay-González, com. pers.).

Las descargas residuales en la zona norte, ejercen tal presión sobre el sistema que convierten a ésta zona como la de mayor PPB, a diferencia de la zona sur que recibe en mayor medida las descargas del río Jamapa. Los resultados sugieren que en la región del estudio, las actividades antropogénicas tienen un efecto mayor sobre la dinámica del CO<sub>2</sub> que las condiciones naturales.

En cuanto a las altas tasas de respiración, registradas principalmente en la zona norte del PNSAV, es importante considerar la posible presencia de bacterias heterótroficas. En las zonas costeras estas bacterias son abundantes y tiene altas tasas de respiración (Robinson, 2008). Las descargas de ríos y las aguas municipales e industriales en zonas costeras, se traducen en un ingreso de materia orgánica tanto disuelta como particulada (Hopkinson *et al.*, 1998). La utilización de esta materia orgánica en los sistemas acuáticos, está altamente relacionada con las bacterias y en algunos casos exceden a la productividad de la comunidad fitoplanctónica (del Giorgio *et al.*, 1997).

Aunque los arrecifes de coral son las zonas más productivas a nivel global (Conell, 1978), en el PNSAV tanto la PPB como la RP no difieren significativamente entre los sitios asociados a arrecifes y sin presencia de arrecifes. Como ya se ha mencionado, el área de estudio es heterótrofa la mayor parte del tiempo, por lo que al presentar mayor RP que la PPB, sugiere la presencia de otros sitios en donde los consumidores obtienen su alimento. Estos reservorios pueden ser los manglares, estuarios, las comunidades de macrofitas y la extensión misma de la plataforma continental (Gatusso *et al.*, 1998). De acuerdo con Abarca-Arenas y Valero-Pacheco (2007), aunque las diatomeas planctónicas constituyen la base trófica de la red alimenticia, las macroalgas, pastos marinos y manglares, ejercen un papel importante para la estructura y funcionalidad de las redes alimenticias en el PNSAV, por lo que el estudio de estas comunidades debe ser prioritario para integrar el entendimiento sobre la dinámica del carbono.

En conclusión, el metabolismo de PPB y RP en el Sistema Arrecifal Veracruzano caracterizan a este parque como un sistema heterotrófico la mayor parte del tiempo y con tendencias a la autotrofia posiblemente por efecto de las descargas de aguas residuales y de otro tipo, provenientes de la zona urbana de mayor población. A pesar de que no se pudo detectar un patrón temporal, los resultados sugieren una influencia de la descarga del río Jamapa durante la época de lluvias en la zona sur del PNSAV, que es evidente durante los tres meses que dura dicho período.

## AGRADECIMIENTOS

Se agradece el apoyo de los estudiantes del ITBOCA, UV y UMAR involucrados en el trabajo de campo. El Centro de Previsión del Golfo de México, Organismo de Cuenca-Golfo centro de la CONAGUA facilitó los datos de precipitación. Y. B. Okolodkov, L. Ortiz-Lozano, y A. J. Andersson proporcionaron literatura pertinente. Los comentarios de S. Álvarez-Borrego y un revisor anónimo mejoraron sustancialmente el manuscrito. Los capitanes C. Anaya y J. Zamudio colaboraron con la logística de los muestreos. Este trabajo se desarrolló dentro del proyecto PROMEP-UV-PTC-415 asignado a JAAC y el programa de monitoreo de marea roja del Acuario de Veracruz A.C. a cargo de GCB. Es apreciada la beca CONACYT (391238/256834) concedida a CFRG.

## REFERENCIAS

- ABARCA-ARENAS, L. G. & E. VALERO-PACHECO. 2007. Ecología trófica de la comunidad íctica de las lagunas arrecifales de Sacrificios y Enmedio. *In: Granados-Barba, A., L. Abarca-Arenas & J. M. Vargas-Hernández (Eds.). Investigaciones científicas en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano.* Universidad Autónoma de Campeche, pp. 197-208.
- AGUIRRE, R. 2002. Primary production in the southern Gulf of México estimated from solar-stimulated natural fluorescence. *Hidrobiológica* 12 (1): 21-28.
- AKÉ-CASTILLO, J. A. 2006. Contribución y efecto de la hojarasca derivada de mangle en la productividad primaria y composición del fitoplancton de una laguna costera. Tesis de Doctorado en Ecología y Manejo de Recursos Naturales, Instituto de Ecología A.C., México. 150 p.
- AKÉ-CASTILLO, J. A., Y. B. OKOLODKOV, K. A. STEIDINGER, J. A. G. GONZÁLEZ-GONZÁLEZ & H. PÉREZ-ESPAÑA. 2010. *Karenia* sp. "Mexican hat" first bloom in Mexico. *Harmful Algae News* 41: 16-17.
- ANDERSSON, A. J. & F. T. MACKENZIE. 2004. Shallow-water oceans: a source or sink of atmospheric CO<sub>2</sub>? *Frontiers in Ecology and the Environment* 2 (7): 348-353.
- ARISTEGUI, J. & W. G. HARRISON. 2002. Decoupling of primary production and community respiration in the ocean: implications for regional carbon studies. *Aquatic Microbial Ecology* 29: 199-209.
- BARREIRO-GÜEMES, M. T. & J. BALDERAS-CORTÉS. 1991. Evaluación de algunas comunidades de productores primarios de la laguna de La Mancha, Veracruz. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 18 (2): 229-245.
- BEHRENFELD, M. J., E. BOSS, D. A. SIEGEL & D. M. SHEA. 2005. Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space. *Global Biogeochemical Cycles* 19 (1): GB1006.
- BESSONOV, N. M. & O. GONZÁLEZ. 1971. About the causes of changes in productivity of waters in the Gulf of Mexico. *In: Bogdanov, A.S. (Ed.). Soviet-Cuban Fishery Research (VNIRO-CIP)*, 3. Moscow, pp. 54-63.
- BLIGHT, S. P., T. L. BENTLEY, D. LEFEVRE, C. ROBINSON, R. RODRIGUES, J. ROWLANDS & P. J. LEB. WILLIAMS. 1995. Phasing of autotrophic and heterotrophic plankton metabolism in a temperate coastal ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 128: 61-75.
- BORGES, A. V., B. DELILLE & M. FRANKIGNOULLE. 2005. Budgeting sinks and sources of CO<sub>2</sub> in the coastal ocean: Diversity of ecosystems counts. *Geophysical Research Letters* 32 (14): L14601.
- CAMPOS-BAUTISTA, G., Y. OKOLODKOV, J. A. AKÉ-CASTILLO & N. MOYA-LARA. 2009. Monitoreo de florecimientos algales tóxicos y no tóxicos en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano de 2005 a 2009. *In: III Taller sobre florecimientos algales nocivos, Acapulco, Guerrero, 9-11 noviembre de 2009.* p. 70.
- CONANP (COMISIÓN NATURAL DE ÁREAS NATURALES PROTEGIDAS). 2011. Estudio previo justificativo para la modificación de la declaratoria del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, Veracruz, México, pp. 87+ 5 anexos.
- CONNELL, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- CONTRERAS, F. 1994. *Manual de técnicas hidrobiológicas.* Editorial Trillas, México D. F. 141 p.
- CONTRERAS, F., N. RIVERA & R. SEGURA. 2005. Nutrientes y productividad primaria fitoplanctónica en una laguna costera tropical intermitente (La Mancha, Ver.) del Golfo de México. *Hidrobiológica* 15 (3): 299-310.

- CORTÉS-ALTAMIRANO, R. 1998. Distribución y efectos de mareas rojas en México. In: Cortés-Altamirano, R. (Ed.). *Las mareas rojas*. AGT editor, México D.F., pp. 33-42.
- CURL, H. & L. F. SMALL. 1965. Variations in photosynthetic assimilation ratios in natural, marine phytoplankton communities. *Limnology and Oceanography* 10 (Suppl.): R67-R73.
- DAY JR., J. W., C. CORONADO-MOLINA, F. R. VERA-HERRERA, R. TWILLEY, V. H. RIVERA-MONROY, H. ÁLVAREZ-GUILLÉN, R. DAY & W. CONNER. 1996. A 7 year record of above-ground net primary production in a southeastern Mexican mangrove forest. *Aquatic Botany* 55: 39-60.
- DEL GIORGIO, P. A., J. J. COLE & A. CIMBLERIS. 1997. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems. *Science* 385: 148-151.
- DOF (DIARIO OFICIAL DE LA FEDERACIÓN). 1992. Decreto por el que se declara área natural protegida en el carácter de Parque Marino Nacional, la zona conocida como Parque Arrecifal Veracruzano, ubicado frente a las costas de los municipios de Veracruz, Boca del Río y Alvarado del estado de Veracruz Llave, con superficie de 52,238-91-50 hectáreas. Lunes 24 de agosto de 1992, México. pp. 6-15.
- DOF (DIARIO OFICIAL DE LA FEDERACIÓN). 2011. AVISO mediante el cual se informa al público en general que están a su disposición los estudios realizados para justificar la expedición del Decreto por el que se pretende modificar el Decreto por el que se declara Área Natural Protegida con el carácter de Parque Nacional, la zona conocida como Sistema Arrecifal Veracruzano ubicado frente a las costas de los municipios de Veracruz, Boca del Río y Alvarado del Estado de Veracruz Llave, con una superficie de 52,238-91-50 hectáreas, publicado el 24 de agosto de 1992. Martes 30 de agosto de 2011, México. pp. 23.
- DUARTE, C. M. & S. AGUSTÍ. 1998. The CO<sub>2</sub> balance of unproductive aquatic ecosystems. *Science* 281: 234-236.
- EL-SAYED, S. Z., W. M. SACKETT, L. M. JEFFREY, A. D. FREDERICKS, R. P. SAUNDERS, P. S. CONGER, G. A. FRYXELL, K. A. STEIDINGER & S. A. EARLE. 1972. Chemistry, primary productivity, and benthic algae of the Gulf of Mexico. *Serial Atlas of the Marine Environment*, Folio 22. American Geographical Society: New York. 29 p.
- FALKOWSKI, P. G., R. T. BARBER & V. SMETACEK. 1998. Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science* 281: 200-206.
- FIELD, C. B., M. J. BEHRENFELD, J. T. RANDERSON & P. FALKOWSKI. 1998. Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science* 281: 237-240.
- GATTUSO, J. P., M. FRANKIGNOULLE & R. WOLLAST. 1998. Carbon and carbonate metabolism in coastal aquatic ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 405-434.
- GREGG, W. W., M. E. CONKRIGHT, P. GINOX, J. E. O'REILLY & N. W. CASEY. 2003. Ocean primary production and climate: Global decadal changes. *Geophysical Research Letters* 30 (15): 1809.
- GUTIÉRREZ DE VELASCO, G. & C. D. WINANT. 1996. Seasonal patterns of wind stress and wind stress curl over the Gulf of México. *Journal of Geophysical Research* 101: 18127-18140.
- HIDALGO-GONZÁLEZ, R. M., S. ÁLVAREZ-BORREGO, C. FUENTES-YACO & T. PLATT. 2005. Satellite-derived total and new phytoplankton production in the Gulf of Mexico. *Indian Journal of Marine Sciences* 34 (4): 408-417.
- HOPKINSON, C. S., I. BUFFAM, J. HOBBIE, J. VALLINO, M. PERDUE, B. EVERSMEYER, F. PRAHL, J. COVERT, R. HODSON, M. A. MORAN, E. SMITH, J. BAROSS, B. CRUMP, S. FINDLAY & K. FOREMAN. 1998. Terrestrial inputs of organic matter to coastal ecosystems: An intercomparison of chemical characteristics and bioavailability. *Biogeochemistry* 43: 211-234.
- HORTA-PUGA, G., J. M. VARGAS-HERNÁNDEZ & J. P. CARRICART-GANIVET. 2007. Corales de los arrecifes. In: Tunell Jr., J. W., E. A. Chávez & K. Withers. (Eds.). *Arrecifes coralinos del sur del Golfo de México*. Texas A&M University Press, Huston, pp. 95-101.
- JORDÁN, E. 1972. Comparación entre dos métodos para estimar productividad primaria en aguas litorales del Golfo de México. *Anales del Instituto de Biología. Serie Ciencias del Mar y Limnología* 43 (1): 21-32.
- KABANOVA, Y. G. & L. LÓPEZ-BALUJA. 1970. Primary production in the southern Gulf of Mexico and near the northwestern coast of Cuba. *Oceanological Studies* (USSR) 20: 46-68.
- LARA, M., C. PADILLA, C. GARCÍA & J. J. ESPEJEL. 1992. Coral reef of Veracruz Mexico I. Zonation and community. In: *Proceedings 7th International Coral Reef Symposium*, Guam 1: 535-544.
- LEGENDRE, P. & L. LEGENDRE. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier Science BV, Amsterdam. pp. 853.
- LOHRENZ, S. E., G. L. FAHNENSTIEL, D. G. REDALJE, G. A. LANG, X. CHENG & M. J. DAGG. 1997. Variations in primary production of northern Gulf of Mexico continental shelf waters linked to nutrient inputs from the Mississippi River. *Marine Ecology Progress Series* 155: 45-54.
- LOHRENZ, S. E., D. A. WISENBURG, R. A. ARNONE & X. CHEN. 1999. What controls primary production in the Gulf of Mexico? In: Kumpf, H., K. Steidinger & K. Sherman (Eds.). *The Gulf of Mexico, Large Marine Ecosystem. Assessment, sustainability and management*. Blackwell Sci., Malden, pp. 151-169.
- MALONE, T. C., L. H. CROCKER, S. E. PIKE & B. W. WENDLER. 1988. Influences of river flow on the dynamics of phytoplankton production in a partially stratified estuary. *Marine Ecology Progress Series* 48: 235-249.
- MALLIN, M. A., H. W. PAERL, J. RUDEK & P. W. BATES. 1993. Regulation of estuarine primary production by watershed rainfall and river flow. *Marine Ecology Progress Series* 93: 199-203.
- MULLER-KARGER, F. E., R. VARELA, R. THUNELL, R. LUERSSSEN, C. HU & J. J. WALSH. 2005. The importance of continental margins in the global carbon cycle. *Geophysical Research Letters* 32 (1): L01602.

- ORTIZ-LOZANO, L., A. GRANADOS-BARBA & I. ESPEJEL. 2009. Ecosystemic zonation as a management tool for marine protected areas in the coastal zone: applications for the Sistema Arrecifal Veracruzano National Park. *Ocean and Coastal Management* 52: 317-323.
- ORTIZ-LOZANO, L. 2012. Identification of priority conservation actions in marine protected areas: Using a causal networks approach. *Ocean and Coastal Management* 55: 74-83.
- PAERL, H. W. 1997. Coastal eutrophication and harmful algal blooms: Importance of atmospheric deposition and groundwater as "new" nitrogen and other nutrient sources. *Limnology and Oceanography* 42 (5, part 2): 1154-1165.
- PRADEEP-RAM, A. S., S. NAIR & D. CHANDRAMOHAN. 2003. Seasonal shift in net ecosystem production in a tropical estuary. *Limnology and Oceanography* 48 (4): 1601-1607.
- ROBINSON, C. 2008. Heterotrophic bacterial respiration. In: Kirchman, D. L. (Ed.). *Microbial Ecology of the Oceans*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, New Jersey, pp. 299-334.
- RYTHER, J. H. 1956. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. *Limnology and Oceanography* 1: 61-70.
- SALAS-PÉREZ, J. & A. GRANADOS-BARBA. 2008. Oceanographic characterization of the Veracruz reefs system. *Atmósfera* 21 (3): 281-301.
- SIGNORET, M., C. BULIT & R. PÉREZ. 1998. Patrones de distribución de clorofila a y producción primaria en aguas del Golfo de México y del Mar Caribe. *Hidrobiológica* 8 (2): 81-88.
- SMITH, S. V. & J. T. HOLLIBAUGH. 1993. Coastal metabolism and the oceanic organic carbon balance. *Reviews of Geophysics* 31: 75-89.
- SMITH, E. M. & W. M. KEMP. 2001. Size structure and the production/respiration balance in a coastal plankton community. *Limnology and Oceanography* 46 (3): 473-485.
- SPALDING, M. D., H. E. FOX, G. R. ALLEN, N. DAVIDSON, Z. A. FERDAÑA, M. FINLAYSON, B. S. HALPERN, M. A. JORGE, A. LOMBANA, S. A. LOURIE, K. D. MARTIN, E. MCMANUS, J. MOLNAR, C. A. RECCHIA & J. ROBERTSON. 2007. Marine ecoregions of the world: a bioregionalization of coastal and shelf areas. *Bioscience* 57 (7): 573-583.
- STRICKLAND, J. D. H. & T. R. PARSONS. 1972. *A practical handbook of seawater analysis*. Fisheries Research Board of Canada, Ottawa. 167 p.
- TYRREL, T. 1999. The relative influences of nitrogen and phosphorus on oceanic primary production. *Nature* 400: 525-531.
- UITZ, J., H. CLAUSTRE, B. GENTILI & D. STRAMSKI. 2010. Phytoplankton class-specific primary production in the world's oceans: seasonal and interannual variability from satellite observations. *Global Biogeochemical Cycles* 24 (3): GB3016.
- VILLALOBOS, A., R. DE LA PARRA, B. E. GALVÁN, O. J. CACHO & M. A. IZAGUIRRE. 1984. Estudio hidrobiológico de la laguna de La Mancha. Municipio de Actopan, Veracruz. 1979-1980. *Cuadernos de divulgación*, INIREB, Xalapa, Ver. 15 p.
- ZAR, J. H. 2010. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey. 944 p.

Recibido: 6 de agosto de 2012.

Aceptado: 3 de enero de 2013.