

VARIACIÓN TEMPORAL DE CARBOHIDRATOS TOTALES, POLISACÁRIDOS, MONOSACÁRIDOS Y ACTIVIDAD METABÓLICA MICROBIANA EN EL ESTERO DE PUNTA BANDA, MÉXICO

TEMPORAL VARIATION OF TOTAL CARBOHYDRATES, POLYSACCHARIDES, MONOSACCHARIDES AND MICROBIAL METABOLIC ACTIVITY IN ESTERO DE PUNTA BANDA, MEXICO

Laura Elena Gómez-Moreno
Ramón Cajal-Medrano
Sergio Raúl Canino-Herrera

Facultad de Ciencias Marinas
Universidad Autónoma de Baja California
Apartado postal 453
Ensenada, 22800, Baja California, México

Recibido en noviembre de 1996; aceptado en abril de 1997

RESUMEN

La concentración de carbohidratos totales (CHOT), monosacáridos (MCHO) y polisacáridos (PCHO) se midió mediante la técnica del MBTH en ciclos diurnos *in situ* dentro y fuera de un mesocosmos con objeto de elucidar sus patrones de producción y degradación. Se realizaron un total de seis muestreos estacionales durante un año y en mareas vivas. La variación en la concentración de las diferentes fracciones de carbohidratos fue comparada con la temperatura, clorofila *a*, oxígeno disuelto, producción bruta, respiración de la comunidad planctónica y biomasa bacteriana. Los cambios de estas variables fuera del mesocosmos son influenciados principalmente por los procesos advectivos. Existe una relación lineal e inversa entre la concentración de PCHO y MCHO que sugiere degradación microbiana. Asimismo, la concentración de CHOT es directamente proporcional a la de PCHO. Las variaciones en concentración de MCHO son explicadas principalmente por la concentración de clorofila *a*, sugiriendo su producción por el fitoplancton. Por otra parte, la concentración de PCHO es explicada principalmente por la marea y la temperatura, lo cual sugiere que su origen son las macrofitas de la marisma de la laguna costera. La presencia de material orgánico tipo carbohidrato que reacciona con la técnica del MBTH enmascara la variación diurna en la concentración de carbohidratos y los procesos advectivos causan confusión en la interpretación de la concentración de MCHO, PCHO y CHOT fuera del mesocosmos. Sin embargo, dentro del mesocosmos, es posible distinguir claramente los procesos de degradación de carbohidratos en la escala estacional.

Palabras clave: carbohidratos totales, monosacáridos, polisacáridos, mesocosmos, bacterioplancton.

ABSTRACT

The concentration of total carbohydrates (CHOT), monosaccharides (MCHO) and polysaccharides (PCHO) was measured *in situ* using the MBTH technique. Samples were taken in diel cycles inside and outside a mesocosm in order to elucidate the pattern of production and consumption. Six seasonal samplings were conducted in one year during spring tides. Changes in the different carbohydrate fractions were compared to temperature, chlorophyll *a*, dissolved oxygen, gross production, bacterial biomass and planktonic community respiration. Outside the mesocosm, the changes in these variables are mainly influenced by advective processes. A linear, inverse relationship between PCHO and

MCHO is found, suggesting microbial degradation. Also, CHOT concentrations are directly proportional to PCHO concentrations. The variability of the MCHO concentration is mainly explained by chlorophyll *a*, suggesting a phytoplanktonic origin. On the other hand, PCHO are mainly explained by the tide and temperature, indicating their possible origin in the macrophytes of the marsh area. The presence of carbohydrate-like organic matter is detected by the MBTH technique masking the diurnal variations of the carbohydrates outside the mesocosm. Outside the mesocosm, advective processes interfere with the interpretation of diel cycles of the MCHO, PCHO, and CHOT concentrations. However, inside the mesocosm it is possible to clearly observe carbohydrate degrading processes on a seasonal scale.

Key words: total carbohydrates, monosaccharides, polysaccharides, mesocosm, bacterioplankton.

INTRODUCCIÓN

La composición química de la materia orgánica disuelta en el agua de mar es desconocida en un 78% (Buffle, 1990). La fracción más abundante está constituida principalmente por material húmico y polimérico de alta resistencia a la degradación y se cree que no presenta variabilidad en cortos periodos de tiempo (Kepkay y Wells, 1992). Sin embargo, también existen evidencias de que en ocasiones puede existir una rápida renovación de esta fracción de alto peso molecular, con tasas que están en el orden de sólo seis días (Amon y Benner, 1994) y pueden sostener el crecimiento y respiración del bacterioplankton (Moran y Hodson, 1994). El 22% restante de la materia orgánica disuelta está formada por carbono, carbohidratos, proteínas, aminoácidos, vitaminas y urea, de los cuales los carbohidratos y los aminoácidos presentan variabilidad diurna (2 a 3 h) en función de los procesos biológicos llevados a cabo en la columna de agua (Williams, 1975; Romankevich, 1984; Thurman *et al.*, 1985; Jones *et al.*, 1990).

Recientemente, se ha descubierto que la exudación de polisacáridos por microalgas y algunas bacterias sirve de sostén al resto del bacterioplankton y ayuda a formar agregados orgánicos donde existen relaciones de comensalismo entre el fitoplancton y el bacterioplankton (Alldredge *et al.*, 1993). Por otro lado, la concentración de carbohidratos se ha correlacionado en forma inversa con oxígeno, fosfatos y nitratos debido a que son consumidos durante la degradación de la materia orgánica utilizable y su consumo puede representar hasta el 50% de los carbohidratos (Benner *et al.*, 1992). Las

INTRODUCTION

About 78% of the chemical composition of dissolved organic matter in sea water has not yet been identified (Buffle, 1990). The most abundant fraction is composed mainly of humic and polymeric matter, highly resilient to degradation, that is not believed to present short-term variability (Kepkay and Wells, 1992). However, there is evidence of occasional rapid cycling of this high-molecular-weight fraction, with rates of about six days (Amon and Benner, 1994), capable of sustaining the growth and respiration of bacterioplankton (Moran and Hodson, 1994). The remaining 22% of the dissolved organic matter consists of carbon, carbohydrates, proteins, amino acids, vitamins and urea, of which the carbohydrates and amino acids present diurnal variability (2 to 3 h) in terms of the biological processes that occur inside the water column (Williams, 1975; Romankevich, 1984; Thurman *et al.*, 1985; Jones *et al.*, 1990).

It has recently been found that the exudation of polysaccharides by microalgae and some bacteria supports the rest of the bacterioplankton and helps form organic aggregates where commensalism between phytoplankton and bacterioplankton occurs (Alldredge *et al.*, 1993). On the other hand, the concentration of carbohydrates has been inversely related to oxygen, phosphates and nitrates, because they are consumed during the degradation of the utilizable organic matter and their consumption can represent up to 50% of the carbohydrates (Benner *et al.*, 1992). The concentrations of chlorophyll *a* and phaeopigments are directly related to carbohydrates, since they are

concentraciones de clorofila *a* y feopigmentos presentan una relación directa con los carbohidratos, ya que se liberan durante el pastoreo (Dhople y Bhusle, 1987; Sun Linfeng *et al.*, 1988). En la laguna costera Estero de Punta Banda existen dos fuentes principales de carbono orgánico disuelto: la producción primaria por el fitoplankton y la de las macrofitas. Estas diferentes fuentes de carbono constituyen un reservorio energético para los microheterótrofos y sugieren que el metabolismo microbiano es una ruta importante en el flujo de carbono de la laguna (Morales-Zamorano *et al.*, 1991). En este trabajo observamos que la variabilidad natural en la concentración de carbohidratos disueltos en el Estero de Punta Banda está asociada con el metabolismo microbiano. A diferencia de otros estudios en el océano abierto (Burney y Sieburth, 1977) que proponen que es posible obtener información sobre la interacción microorganismo-clorofila *a* y carbohidratos, en la zona costera la advección puede enmascarar esta relación. En este estudio encontramos que el uso de un mesocosmos *in situ* facilita la interpretación de los datos en la zona costera.

ÁREA DE ESTUDIO

El Estero de Punta Banda, clasificado por Pritchard (1967) como una laguna neutra, con una densidad casi igual a la de la Bahía de Todos Santos, presenta gradientes horizontales de salinidad y temperatura, con valores crecientes hacia el interior de la laguna. El principal movimiento de sus aguas es causado por el viento y las mareas; las mareas son semidiurnas y están estrechamente correlacionadas con las del puerto de Ensenada. Posee un intervalo mareal medio de 1 m y las mareas ejercen un efecto notable, ya que más del 60% del agua puede ser evacuado en cada ciclo (Paz-Vela, 1978). En la cabeza de esta laguna se encuentra una marisma poco desarrollada, caracterizada por la dominancia de *Spartina foliosa*, *Batis maritima* y *Salicornia virginica* (Aguilar-Rosas, 1982).

La estación de muestreo se localiza en el extremo interno de la barra arenosa, en el Estero de Punta Banda (fig. 1).

liberated during grazing (Dhople and Bhusle, 1987; Sun Linfeng *et al.*, 1988). There are two principal sources of dissolved organic carbon in the Estero de Punta Banda coastal lagoon: primary production by the phytoplankton and by the macrophytes. These different sources of carbon are a reservoir of energy for the microheterotrophs and suggest that microbial metabolism is an important route in the flow of carbon from the lagoon (Morales-Zamorano *et al.*, 1991). In this study, the natural variability in the concentration of dissolved carbohydrates in Estero de Punta Banda is associated with microbial metabolism. Other studies of the open ocean (Burney and Sieburth, 1977) propose that it is possible to obtain information on the interaction between microorganisms-chlorophyll *a* and carbohydrates; however, in coastal zones, this relationship may be masked by advection. In this study, a mesocosm was used *in situ* to interpret data from a coastal zone.

STUDY AREA

Estero de Punta Banda, defined by Pritchard (1967) as a neutral lagoon, with a density almost equal to that of Todos Santos Bay, presents horizontal gradients of salinity and temperature, with increasing values towards the middle of the lagoon. The wind and tides are mainly responsible for the movement of its waters; the tides are semidiurnal and closely correlated with those of the harbor of Ensenada. The mean tidal range is 1 m and the tides cause notable effects, since more than 60% of the water recedes in each cycle (Paz-Vela, 1978). There is a little-developed salt marsh at the head of the lagoon, characterized by the predominance of *Spartina foliosa*, *Batis maritima* and *Salicornia virginica* (Aguilar-Rosas, 1982).

The sampling station was located in the innermost part of the sand bar of Estero de Punta Banda (fig. 1).

MATERIALS AND METHODS

A cylindrical, transparent polyvinyl marine mesocosm was used, 2.4 m in height by 0.83 m

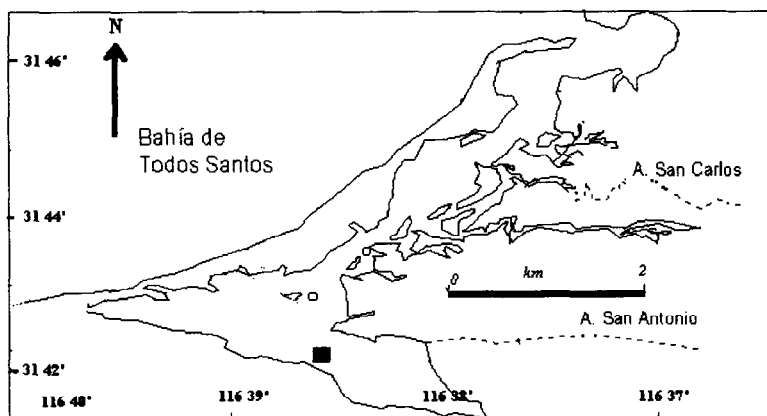


Figura 1. Localización del área de estudio. La estación se denota por un cuadro.
Figure 1. Location of the study area. The station is indicated with a square.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se utilizó un mesocosmos marino de polivinilo transparente, con forma cilíndrica y dimensiones de 2.4 m de alto por 0.83 m de diámetro (1.29 m³). El mesocosmos estaba sujeto al fondo y abierto en su base, ya que se pretendía que existiera intercambio vertical de agua, mientras que en la parte superior se encontraba suspendido mediante una balsa anclada al fondo, la cual lo mantenía a flote y extendido en la vertical. El intercambio de agua calculado por efecto de la marea dentro de la bolsa representaba, en casos extremos, el 60% del volumen y, en promedio, alrededor del 30%.

Se realizaron cinco muestreos en forma bimestral y un muestreo posterior a los anteriores después de cuatro meses. Todos los muestreos coincidieron con las mareas vivas del mes. Las muestras se tomaron de forma simultánea a media profundidad, dentro y fuera del mesocosmos, utilizando botellas Van Dorn de 2 L. Posteriormente, las muestras fueron transferidas a las botellas de almacenamiento y/o análisis. La toma de muestras se hizo a lo largo de un periodo de 24 h, en intervalos de 3 h.

La temperatura se midió *in situ*. El oxígeno disuelto (OD) se determinó inmediatamente después de cada toma de muestra dentro y fuera

en diámetro (1.29 m³). The mesocosm was fixed to the sea floor and had an open bottom, so that there would be a vertical exchange of water. It was suspended from a buoy anchored to the bottom, which kept it afloat and in a vertical position. The exchange of water calculated as a result of tides inside the bag was, in extreme cases, 60% of the volume and, on average, 30%.

Five bimonthly samplings were conducted and one more four months later. All the samplings coincided with the monthly spring tides. The samples were taken simultaneously at mean depth, inside and outside the mesocosm, with 2-L Van Dorn bottles. They were then transferred to storage and/or analysis bottles. The samplings were conducted during a 24-h period, at 3-h intervals.

Temperature was measured *in situ*. Dissolved oxygen (DO) was determined inside and outside the mesocosm immediately after each sampling and was analyzed with the Winkler method, using a high-precision photoelectric system for DO (CV from 0.04 to 0.1%; Cajal-Medrano *et al.*, 1992). Gross planktonic production (PPB) was determined in triplicate, using the light- and dark-bottle method (Strickland and Parsons, 1979). Incubation was carried out every 3 h inside and outside the

del mesocosmos y se analizó mediante el método Winkler con un sistema fotoelectrónico para OD de alta precisión (CV de 0.04 a 0.1%; Cajal-Medrano *et al.*, 1992). La productividad planctónica bruta (PPB) se determinó por triplicado, empleando el método de las botellas claras y oscuras (Strickland y Parsons, 1979). La incubación se efectuó cada 3 h dentro y fuera del mesocosmos. La determinación de la concentración de clorofila *a* se realizó por el método espectrofotométrico y se calculó por la ecuación de Richards (Strickland y Parsons, 1979).

Las muestras para carbohidratos totales (CHOT), polisacáridos (PCHO) y monosacáridos (MCHO) se recogieron, congelaron y analizaron dentro de las siguientes 48 h, mediante la técnica del MBTH (3-metil-2 benzotiazolinona hidrazona hidroclórica), de acuerdo con Parsons *et al.* (1984). Los límites de detección encontrados en este trabajo fueron: MCHO = 0.07 mg C L⁻¹, PCHO = 0.11 mg C L⁻¹ y CHOT = 0.12 mg C L⁻¹. Las concentraciones de carbohidratos se obtuvieron a partir de las regresiones lineales obtenidas al utilizar glucosa como solución estándar y las concentraciones de CHOT, PCHO y MCHO se transformaron a mg C L⁻¹.

En enero se determinó la biomasa bacteriana dentro y fuera del mesocosmos, de forma simultánea con los otros experimentos. Se recogieron 10 mL de la muestra en viales limpios y esterilizados y se adicionaron 0.5 mL de formol al 10%, se mezclaron y se almacenaron en la oscuridad a 5°C. Posteriormente, se analizaron antes de dos semanas mediante conteo directo con microscopio de epifluorescencia y anaranjado de acridina, de acuerdo con Parsons *et al.* (1984). La biomasa bacteriana fue calculada mediante un factor, de acuerdo con Lee y Fuhrman (1987).

En el mes de junio de 1990, se realizó un experimento para calcular la tasa de crecimiento del bacterioplancton y el pastoreo sobre el mismo. Éste consistió en determinar el número de bacterias en cultivos cerrados a partir de muestras provenientes del mesocosmos para determinar la tasa de crecimiento a partir del incremento celular con respecto al tiempo, de acuerdo con Ammerman *et al.* (1984). La

mesocosm. The concentration of chlorophyll *a* was determined with the spectrophotometric method and was calculated with Richard's equation (Strickland and Parsons, 1979).

The samples of total carbohydrates (CHOT), polysaccharides (PCHO) and monosaccharides (MCHO) were collected, frozen and analyzed within 48 h, using the MBTH technique (3-methyl-2-benzothiazolinone hydrazone hydrochloride), according to Parsons *et al.* (1984). The detection limits found in this study were: MCHO = 0.07 mg C L⁻¹, PCHO = 0.11 mg C L⁻¹ and CHOT = 0.12 mg C L⁻¹. The carbohydrate concentrations were determined from linear regressions obtained by using glucose as a standard solution and the concentrations of CHOT, PCHO and MCHO were transformed to mg C L⁻¹.

In January, the bacterial biomass inside and outside the mesocosm was simultaneously determined with the other experiments. Ten milliliters of the sample were collected in clean, sterile vials and 0.5 mL of 10% formaldehyde were added; they were mixed and stored in darkness at 5°C. The samples were analyzed within two weeks by means of acridine orange direct counts under an epifluorescence microscope, according to Parsons *et al.* (1994). The bacterial biomass was calculated with one factor, according to Lee and Fuhrman (1987).

An experiment was conducted in June 1990 to calculate the growth rate of the bacterioplankton and predation on the same. This consisted of determining the number of bacteria in closed cultures of samples from the mesocosm in order to estimate the growth rate of the cellular increase with respect to time, according to Ammerman *et al.* (1984). The sample was sieved through a 1.0- μ m-pore polycarbon filter, 47 mm in diameter, to obtain predator-free bacteria (Landry *et al.*, 1984); it was then incubated in sterile dilution bottles in the dark. A second aliquot was collected without filtering and incubated in the same manner to obtain a complete sample of the planktonic community. The samples were incubated for 24 h, after which subsamples of 10 mL were taken at 3-h intervals. The samples were then fixed according to the procedure mentioned.

muestra fue filtrada a través de un filtro de polí-carbonato de 1.0 μm de diámetro de poro y de 47 mm de diámetro para obtener bacterias libres de depredadores (Landry *et al.*, 1984); después fue incubada en la oscuridad en botellas para dilución estériles. Adicionalmente, una segunda alícuota fue colocada sin filtrar e incubada de manera similar con objeto de obtener una muestra íntegra de la comunidad planctónica. Posteriormente, se incubaron las muestras por 24 h y se tomaron submuestras de 10 mL a intervalos de 3 h. Al término de este tiempo, las muestras fueron fijadas de acuerdo con el procedimiento mencionado.

RESULTADOS

Los valores máximos de temperatura se encuentran de las 1200 a las 1500 horas (22.3 a 19°C) y los mínimos se encontraron a diferentes horas del día, de las 1900 a las 0900 (20.5 a 18°C). Las máximas fluctuaciones se presentaron en el mes de enero, en el que la temperatura mínima fue de 11°C (tabla 1). Comparando los valores dentro y fuera del mesocosmos marino tenemos que la temperatura es diferente sólo en los picos máximos y mínimos de marea, con excepción de septiembre y enero (fig. 2). En estas diferencias se observa que la temperatura es mayor dentro del mesocosmos y estadísticamente se consideran significativas ($P = 0.01$).

La concentración de clorofila *a* presenta un promedio para todo el periodo de muestreo, de $0.27 \pm 0.248 \text{ mg m}^{-3}$; el valor más alto se presenta en el mes de mayo, alcanzando un valor de 1.22 mg m^{-3} a las 1800 horas. Los valores más bajos se presentaron en mayo, julio, septiembre y noviembre, de 0.01 mg m^{-3} . Los máximos se encuentran ligeramente desfasados con el pico mínimo de marea. Este hecho es más evidente dentro del mesocosmos, donde se encontraron los valores más altos de clorofila (fig. 2).

La concentración máxima de OD, para todo el periodo de muestreo, corresponde al mes de enero: $6.134 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$, con las temperaturas más bajas. Sin embargo, en promedio, se mantuvo en $4.24 \pm 0.92 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$. El valor mínimo, de $1.596 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$, se encuentra en

RESULTS

The maximum temperature values were found between 1200 and 1500 hours (22.3 to 19°C) and the minimum values at different times of the day, from 1900 to 0900 hours (20.5 to 18°C). Maximum fluctuations occurred during January, when the minimum temperature was 11°C (table 1). A comparison of the values inside and outside the mesocosm shows that temperature differs only in the maximum and minimum tidal peaks, except during September and January (fig. 2). These differences indicate that temperature is higher inside the mesocosm and that they are statistically significant ($P = 0.01$).

The concentration of chlorophyll *a* had an average of $0.27 \pm 0.248 \text{ mg m}^{-3}$ for the entire sampling period; the highest value was found in May, reaching 1.22 mg m^{-3} at 1800 hours. The lowest values were found in May, July, September and November, of 0.01 mg m^{-3} . The maximum values were slightly out-of-phase with the minimum tidal peaks. This is more evident inside the mesocosm, where the highest values of chlorophyll were found (fig. 2).

The maximum concentration of DO for the sampling period occurred in January: $6.134 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$, with the coldest temperatures. The average concentration was $4.24 \pm 0.92 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$. The minimum concentration, $1.596 \text{ mg O}_2 \text{ L}^{-1}$, occurred in November (fig. 2). The concentration of DO was, in general, slightly greater inside the mesocosm. During May and July, however, the maximum values were found outside the mesocosm and coincided with the highest tidal peaks, as did the minimum values with the lowest tides; the opposite was observed in samples from inside the mesocosm (fig. 3). November is one exception, since there is a linear increase in the concentration of DO both inside and outside the mesocosm, suggesting strong effects of advection. The minimum for this date occurred at 1500 hours, with a rapid decline; in this case, the concentration of DO was always greater inside the mesocosm than outside.

The average PPB value for the whole sampling period was $29.51 \pm 90.47 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$; the maximum values inside and outside the

Tabla 1. Estadística descriptiva para todas las variables (a) dentro y (b) fuera del mesocosmos marino, para todo el periodo de muestreo; PPB = productividad planctónica bruta, MCHO = monosacáridos, PCHO = polisacáridos, CHOT = carbohidratos totales y BACT = abundancia bacteriana. \bar{X} = promedio, σ = desviación estándar, n = número de datos e IC = intervalo de confianza al 95%. El número total de muestras fue de 57.

Table 1. Descriptive statistics for all the variables (a) inside and (b) outside the marine mesocosm, for all the sampling period; PPB = gross planktonic productivity, MCHO = monosaccharides, PCHO = polysaccharides, CHOT = total carbohydrates and BACT = bacterial abundance. \bar{X} = average, σ = standard deviation, n = number of data and IC = 95% confidence interval. The total number of samples was 57.

| Variable | T (°C) | O ₂ (mg L ⁻¹) | PPB (mg C m ⁻³ h ⁻¹) | Clorofila <i>a</i> (mg m ⁻³) | MCHO (mg C L ⁻¹) | PCHO (mg C L ⁻¹) | CHOT (mg C L ⁻¹) | Marea (pies) | BACT (×10 ⁵) |
|-------------------|-----------|---|--|---|---------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|-----------------|-----------------------------|
| (a) Dentro | | | | | | | | | |
| Mínimo | 11.01 | 1.98 | 2.81 | 0.01 | 0.10 | 0.11 | 0.21 | -0.80 | 7.49 |
| Máximo | 24.01 | 6.12 | 591.88 | 1.21 | 2.68 | 3.45 | 4.58 | 5.77 | 223.74 |
| \bar{X} | 20.12 | 4.41 | 101.96 | 0.31 | 0.85 | 0.97 | 1.54 | 2.55 | 81.22 |
| σ | 2.61 | 0.79 | 145.10 | 0.29 | 0.61 | 0.71 | 0.99 | 1.74 | 71.90 |
| <i>n</i> | 57.00 | 57.00 | 35.00 | 47.00 | 56.00 | 41.00 | 57.00 | 57.00 | 9.00 |
| IC | 19.4-20.8 | 4.2-4.6 | 52.5-151.4 | 0.23-0.4 | 0.69-1.01 | 0.75-1.20 | 1.28-1.80 | 2.09-3.01 | 23-139 |
| (b) Fuera | | | | | | | | | |
| Mínimo | 11.01 | 1.81 | 0.003 | 0.02 | 0.12 | 0.18 | 0.37 | -0.80 | 66.05 |
| Máximo | 24.01 | 6.13 | 184.25 | 1.08 | 2.29 | 2.09 | 3.61 | 5.77 | 324.09 |
| \bar{X} | 19.93 | 4.07 | 14.56 | 0.25 | 0.93 | 0.96 | 1.96 | 2.55 | 148.29 |
| σ | 2.53 | 1.02 | 37.69 | 0.22 | 0.61 | 0.55 | 0.83 | 1.74 | 80.90 |
| <i>n</i> | 57.00 | 57.00 | 33.00 | 47.00 | 54.00 | 45.00 | 45.00 | 57.00 | 9.00 |
| IC | 19.3-20.6 | 3.9-4.3 | 0.003-39.5 | 0.18-0.31 | 0.76-1.09 | 0.85-1.13 | 1.72-2.21 | 2.1-3.01 | 82-214 |

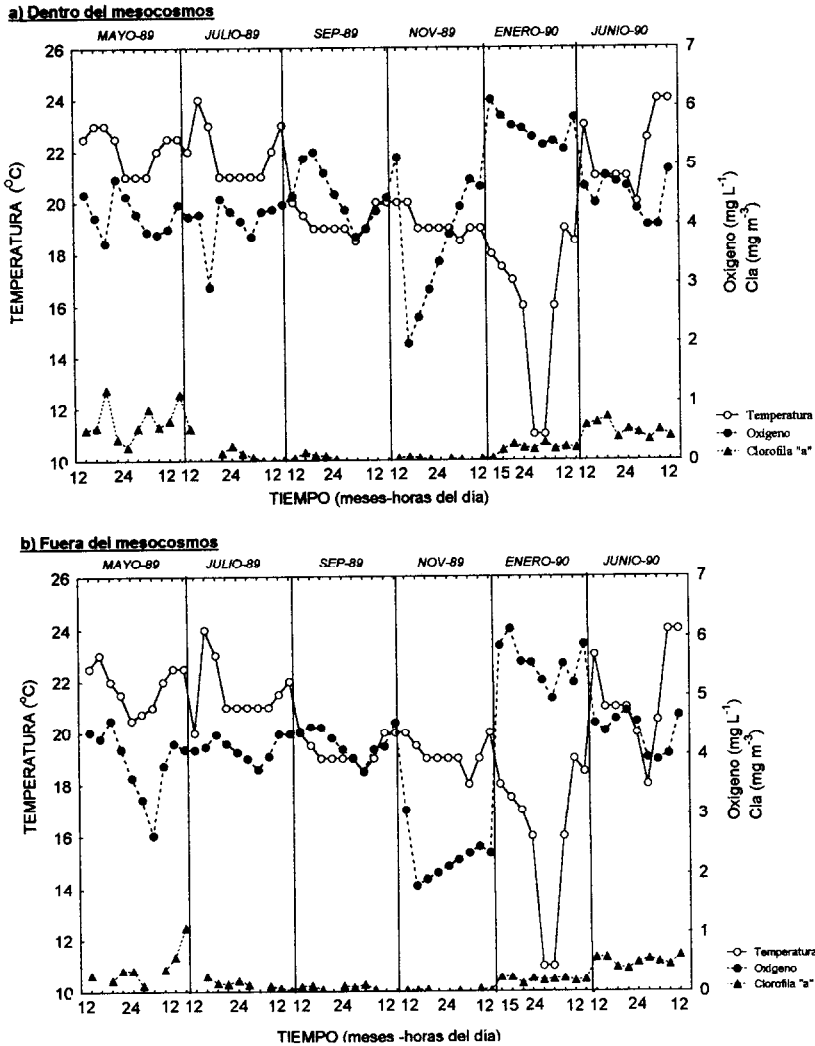


Figura 2. Variación de temperatura, oxígeno disuelto y clorofila *a* durante todos los meses muestreados, dentro del mesocosmo marino (a) y fuera del mismo (b). Cada línea vertical denota un día de muestreo correspondiente al mes que se indica en la parte superior de la figura; en la parte inferior se indican las horas del día en que se realizó el muestreo en intervalos de 3 h.

Figure 2. Variation of temperature, dissolved oxygen and chlorophyll *a* during all the sampling months, inside (a) and outside (b) the marine mesocosm. Each vertical line indicates one sampling day corresponding to the month indicated in the upper part of the figure; the hour of the day when the sampling was conducted at 3-h intervals is indicated in the lower part.

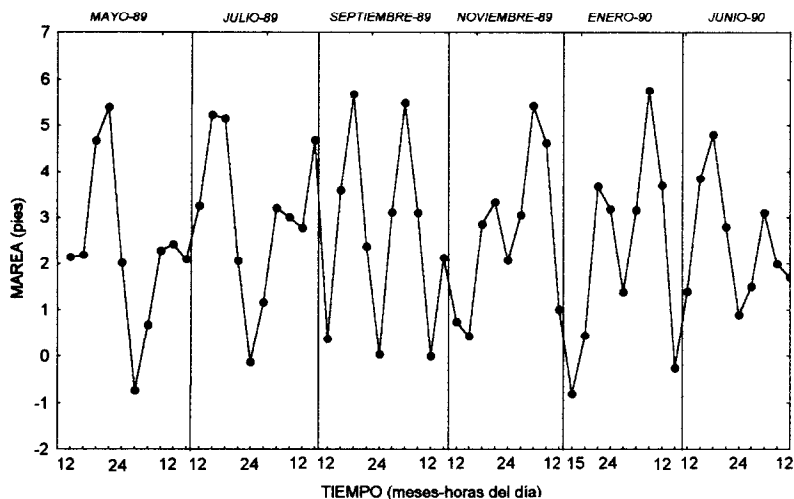


Figura 3. Variación de la altura de marea durante todos los meses muestreados. Cada línea vertical denota un día de muestreo correspondiente al mes que se indica en la parte superior de la figura; en la parte inferior se indican las horas del día en que se realizó el muestreo en intervalos de 3 h.

Figure 3. Variation of tidal height during the months sampled. Each vertical line indicates one sampling day corresponding to the month indicated in the upper part of the figure; the hour of the day when the sampling was conducted at 3-h intervals is indicated in the lower part.

noviembre (fig. 2). La concentración de OD en general es ligeramente superior dentro del mesocosmos. Sin embargo, en los meses de mayo y julio se observa que fuera del mesocosmos se encuentran los máximos, coincidiendo con los picos más altos de marea, al igual que concuerdan los valores mínimos con la marea más baja, mientras que para las muestras provenientes del mesocosmos este comportamiento es inverso (fig. 3). El mes de noviembre es un caso aparte ya que la concentración de OD aumenta linealmente tanto dentro como fuera del mesocosmos y sugiere un fuerte efecto de advección. El mínimo para esta fecha se encuentra a las 1500 horas, con una caída muy rápida; para este caso la concentración de OD siempre fue mucho mayor dentro del mesocosmos que fuera.

La PPB tuvo un valor promedio para todo el muestreo, de $29.51 \pm 90.47 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$; los máximos dentro y fuera del mesocosmos corresponden a los meses de mayo y enero, con una concentración de $591.88 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ y $184.25 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$. El valor mínimo detectable fue de $0.003 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$. Tanto dentro

mesocosm correspond to May and January, with a concentration of $591.88 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ and $184.25 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$. The lowest value detected was $0.003 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$. PPB did not present a similar behavior inside and outside the mesocosm during daylight hours, indicating that there are other factors that influence PPB (possibly the effect of advection due to the tide).

Due to the extent of the 95% confidence limits for MCHO and CHOT (figs. 4, 5), there were no statistical differences between samples taken from inside and outside the mesocosm. Only when the variations were great, as was the case for some of the maximum values (MCHO in June and CHOT in May and June), was it possible to observe significant variations inside and outside the mesocosm. The difference in concentration between MCHO and CHOT was used to calculate PCHO; it is observed that all the samples differ inside and outside the mesocosm.

The bacterial abundance was determined in January 1990, and it was possible to observe the effect of advection generated by the tide. A

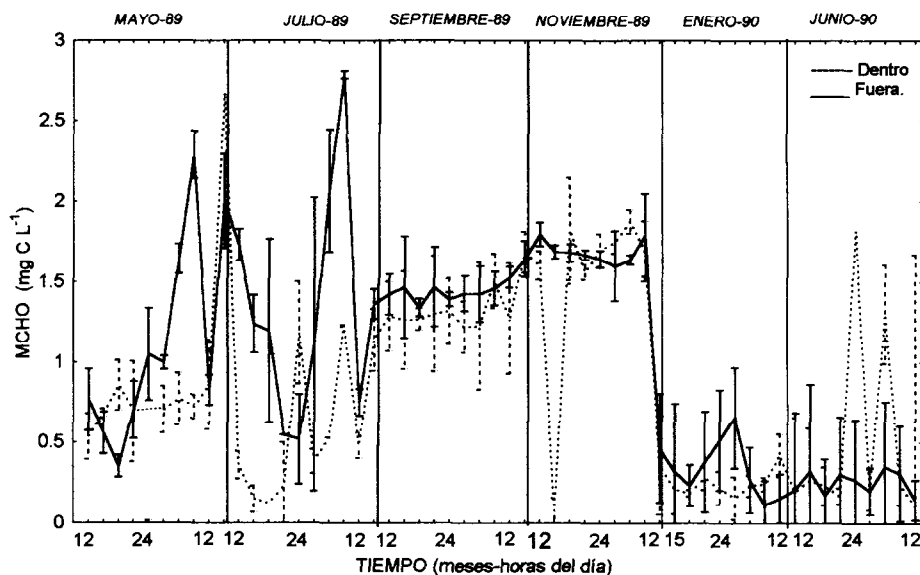


Figura 4. Variación de la concentración de monosacáridos (MCHO) durante todos los meses muestreados, dentro y fuera del mesocosmos marino. Los intervalos de confianza al 95% se encuentran denotados por barras verticales para cada muestra analizada y se calcularon de las tres determinaciones utilizando la distribución *t* de Student. Cada línea vertical denota un día de muestreo correspondiente al mes que se indica en la parte superior de la figura; en la parte inferior se indican las horas del día en que se realizó el muestreo en intervalos de 3 h.

Figure 4. Variation of the concentration of monosaccharides (MCHO) during all the sampling months, inside and outside the marine mesocosm. The 95% confidence limits are shown with vertical bars for each sample analyzed and were calculated from the three results obtained from Student's *t* distribution. Each vertical line indicates one sampling day corresponding to the month indicated in the upper part of the figure; the hour of the day when the sampling was conducted at 3-h intervals is indicated in the lower part.

como fuera del mesocosmos, la PPB no presenta un patrón de comportamiento similar durante las horas luz; esto indica que existen otros factores que influyen la PPB (como puede ser el efecto de advección provocado por la marea).

Debido a la amplitud de los intervalos de confianza al 95% para los MCHO y CHOT (figs. 4, 5), no se encontraron diferencias entre las muestras provenientes del mesocosmos y las muestras tomadas fuera del mismo, estadísticamente. Sólo cuando las variaciones son grandes, como es el caso de algunos de los máximos (MCHO en junio y CHOT en mayo y junio), es posible observar variaciones significativas dentro y fuera del mesocosmos. Para el cálculo

similar behavior was observed inside and outside the mesocosm, but the concentration was generally lower inside the mesocosm than outside (fig. 6a). The number of cells decreases rapidly in short periods of time and this behavior is notably inverse to the height of the tide, probably due to the enrichment of bacterial cells by resuspended sediment.

The experiment on bacterial growth was conducted in June 1990 and there is a significant difference between the filtered and unfiltered samples (fig. 6b). In both cases, the filtered and unfiltered samples present maximum and minimum values at the same time of day. However, the decrease in bacterial abundance is evident in the unfiltered samples,

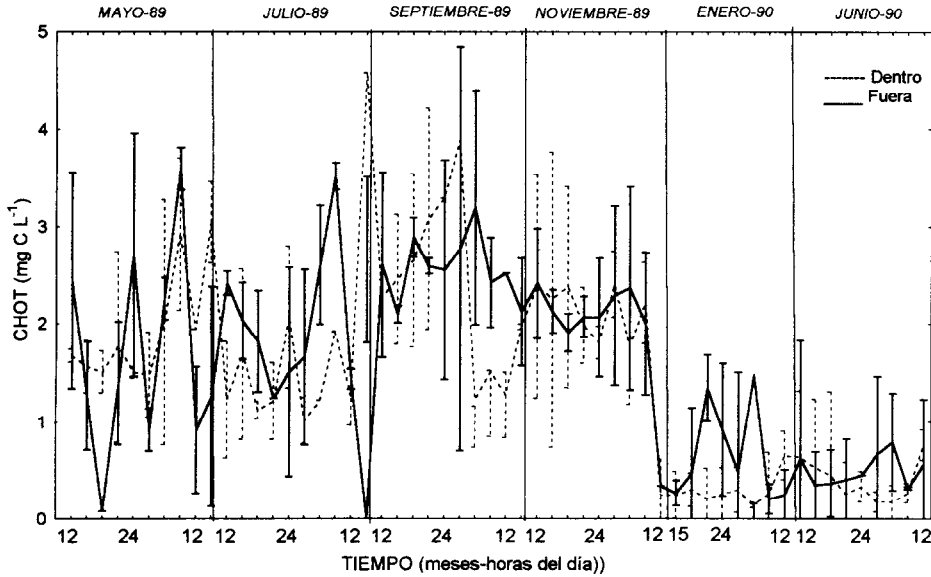


Figura 5. Variación de la concentración de carbohidratos totales (CHOT) durante todos los meses muestreados, dentro y fuera del mesocosmos marino. Los intervalos de confianza al 95% se encuentran denotados por barras verticales para cada muestra analizada y se calcularon de las tres determinaciones utilizando la distribución *t* de Student. Cada línea vertical denota un día de muestreo correspondiente al mes que se indica en la parte superior de la figura; en la parte inferior se indican las horas del día en que se realizó el muestreo en intervalos de 3 h.

Figure 5. Variation of the concentration of total carbohydrates (CHOT) during all the sampling months, inside and outside the marine mesocosm. The 95% confidence limits are shown with vertical bars for each sample analyzed and were calculated from the three results obtained from Student's *t* distribution. Each vertical line indicates one sampling day corresponding to the month indicated in the upper part of the figure; the hour of the day when the sampling was conducted at 3-h intervals is indicated in the lower part.

de PCHO se determinó la concentración por diferencia entre MCHO y CHOT; por lo tanto, tenemos que en todos los muestreos se encuentran diferencias dentro y fuera del mesocosmos.

En enero de 1990, se determinó la abundancia bacteriana y se pudo observar el efecto de advección generado por la marea. Se presenta un comportamiento similar dentro y fuera del mesocosmos, pero en promedio con una concentración inferior dentro del mesocosmos que fuera del mismo (fig. 6a). El número de células decae de forma rápida en lapsos pequeños y es notorio que dicho comportamiento es inverso a la altura de la marea, probablemente debido a un enriquecimiento de células bacterianas por la resuspensión de sedimento.

possibly due to predation. The predation rate calculated (according to Landry *et al.*, 1984) represents a cellular removal of 0.289×10^5 cells $\text{mL}^{-1} \text{h}^{-1}$, which is within the predation rates reported in the literature (Wickner, 1989).

Statistical treatment

Table 1 shows the maximum and minimum values of the different variables of all the samples inside and outside the mesocosm, where descriptive statistics were applied. This table indicates that the maximum values of the variables are found inside the mesocosm, except for DO and bacterial abundance, and

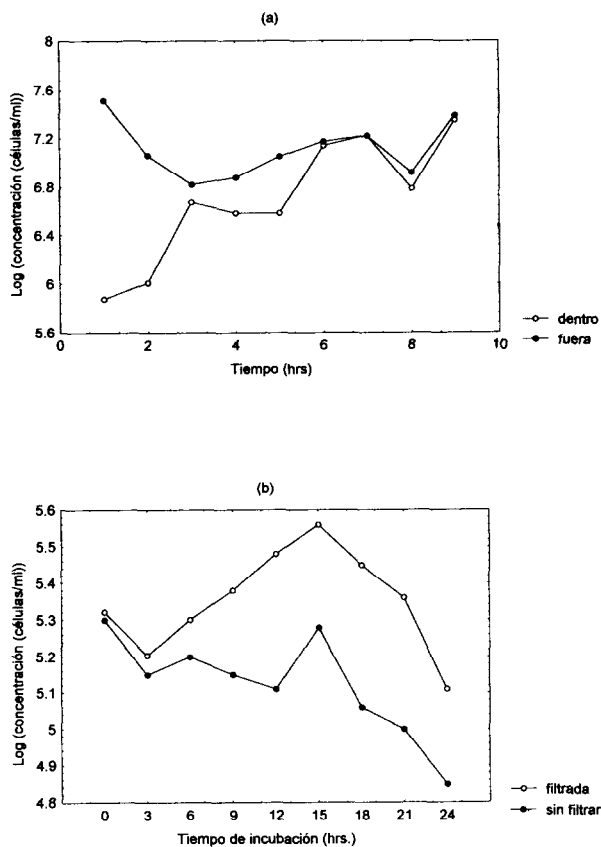


Figura 6. (a) Distribución de la abundancia bacteriana durante el muestreo de enero, dentro y fuera del mesocosmos marino, tomada a diferentes horas del día. La concentración de bacterias (células por mililitro) se representa gráficamente como su logaritmo. (b) Experimento de crecimiento bacteriano. Se muestra la abundancia de bacterias observada a distintas horas de incubación en muestras filtradas y sin filtrar en el interior del mesocosmos. La concentración de bacterias (células por mililitro) se representa como su logaritmo.

Figure 6. (a) Distribution of bacterial abundance inside and outside the marine mesocosm during the sampling in January, taken at different hours of the day. The concentration of bacteria (cells per milliliter) is graphically represented as its logarithm. (b) Bacterial growth experiment. The abundance of bacteria observed in filtered and unfiltered samples inside the mesocosm at different hours of incubation is shown. The concentration of bacteria (cells per milliliter) is represented as its logarithm.

En junio de 1990, se realizó un experimento de crecimiento bacteriano y se observa una diferencia significativa entre las muestras sin filtrar y las filtradas (fig. 6b). En ambos casos, las muestras filtradas y sin filtrar presentan los valores máximos y mínimos a la misma hora del día. Sin embargo, para las muestras que

that the minimum values are associated with the results obtained outside the mesocosm.

The sign test showed differences inside and outside the mesocosm at 95% confidence for temperature ($\alpha = 0.01$), oxygen ($\alpha = 0.01$), MCHO ($\alpha = 0.03$) and bacteria ($\alpha = 0.01$). An analysis of homogeneity of variance was made

no fueron filtradas, el decaimiento de la abundancia bacteriana es evidente, lo cual puede deberse al efecto de un pastoreo. La tasa de pastoreo calculada (de acuerdo con Landry *et al.*, 1984) representa una remoción celular de 0.289×10^5 células $\text{mL}^{-1} \text{h}^{-1}$, valor que está dentro de las tasas de pastoreo reportadas en la literatura (Wickner, 1989).

Tratamiento estadístico

La tabla 1 muestra los valores máximos y mínimos para todos los muestreos de las diferentes variables dentro y fuera del mesocosmos, donde se les aplicó estadística descriptiva. En esta tabla se observa que los valores máximos de las variables se encuentran dentro del mesocosmos, exceptuando el OD y la abundancia bacteriana, mientras que los valores mínimos se encuentran asociados con los resultados obtenidos fuera del mesocosmos.

La prueba de signos mostró que hay diferencias dentro y fuera del mesocosmos al 95% de confianza en temperatura ($\alpha = 0.01$), oxígeno ($\alpha = 0.01$), MCHO ($\alpha = 0.03$) y bacterias ($\alpha = 0.01$). Se realizó un análisis de homogeneidad de varianzas para CHOT, PCHO y MCHO dentro y fuera del mesocosmos, encontrándose que para todos los casos ésta es altamente significativa, por lo que se continuó con el análisis de varianzas para ver si existían diferencias entre las horas del día y los meses del año (con $\alpha = 0.05$). Se trabajaron los datos dentro y fuera del mesocosmos por separado y se agruparon en dos: meses y horas del día (día y noche). Para CHOT, PCHO y MCHO dentro y fuera del mesocosmos, se encuentran diferencias significativas entre los meses ($\alpha > 0.01$), pero no así entre las horas del día ($\alpha \sim 0.23$ a 0.8). Esto indica que las variaciones por simple balance de masa son tan grandes que no permiten diferenciar el consumo y producción de los diferentes carbohidratos analizados y estadísticamente la concentración de carbohidratos se considera igual entre el día y la noche (esta poca "sensibilidad" puede ser debida a la técnica de análisis del MBTH).

Para poder explicar las relaciones que guardan las diferentes variables con respecto a los

for CHOT, PCHO and MCHO inside and outside the mesocosm, and in all cases was found to be significant. For this reason, an analysis of variance was conducted to see if there were differences between the hours of the day and months of the year (with $\alpha = 0.05$). Data from inside and outside the mesocosm were used separately and in two groups: months and hours of the day (day and night). For CHOT, PCHO and MCHO inside and outside the mesocosm, significant differences were observed between months ($\alpha > 0.01$), but not between hours ($\alpha \sim 0.23$ to 0.8). This indicates that the variations in simple mass balance are so large that it is not possible to differentiate the consumption and production of the different carbohydrates analyzed and that the concentration of carbohydrates is statistically the same during the day and night (this little "sensitivity" may be due to the MBTH technique).

In order to explain the relationships of the different variables with respect to the different types of carbohydrates, multivariate regressions were made, which are shown in table 2. Here, the concentration of MCHO depends on the concentration of CHOT and DO, PCHO are strongly correlated with the tide outside the mesocosm and bacterial biomass is directly related to the concentration of chlorophyll and inversely related to the tide outside the mesocosm only.

DISCUSSION

The concentrations of MCHO and temperature were greater inside the mesocosm, but the concentrations of oxygen and bacterioplankton were lower, suggesting that the volume of water within the mesocosm was effectively isolated during the experiment.

On a daily scale, no significant differences were found for chlorophyll *a*, PCHO and CHOT at 95% confidence either inside or outside the mesocosm, probably because their variability is caused by processes that occur on a scale greater than 24 h, since a comparison of these variables on a monthly scale does show significant differences. However, significant differences (ANOVA) at 95% are observed for

Tabla 2. Ecuaciones de las regresiones multivariadas para monosacáridos (MCHO), carbohidratos totales (CHOT) y biomasa bacteriana (BB) en relación con las diferentes variables muestreadas dentro (d) y fuera (f) del mesocosmos. Las ecuaciones son significativas al 95% de confianza. Las unidades de las variables son las mismas que las mostradas en la tabla 1.

Table 2. Equations of the multivariate regressions for monosaccharides (MCHO), total carbohydrates (CHOT) and bacterial biomass (BB) in relation to the different variables sampled inside (d) and outside (f) the mesocosm. The equations are significant at 95% confidence. The units of the variables are the same as those shown in table 1.

| Variable | Ecuación | r ² |
|-----------|---|----------------|
| MCHO d | MCHO = 0.43 CHOT + 0.53 O ₂ | 0.81 |
| MCHO f | MCHO = 0.52 CHOT | 0.91 |
| MCHO d, f | MCHO = -2.75 clorofila a - 0.23 T + 5,020 bacterias | 0.99 |
| CHOT d | CHOT = 0.075 T + 0.98 MCHO | 0.86 |
| CHOT f | CHOT = 0.039 T + 0.19 MCHO | 0.91 |
| PCHO f | PCHO = 1.5 - 0.61 marea + 0.097 marea ² | 0.35 |
| BB d | BB = 844.11 clorofila a + 676.47 MCHO | 0.52 |
| BB f | BB = -18.69 marea + 871.82 clorofila a | 0.46 |

diferentes tipos de carbohidratos se hicieron regresiones multivariadas, que se muestran en la tabla 2. Aquí encontramos que la concentración de MCHO depende de la concentración de CHOT y OD, que los PCHO están fuertemente correlacionados con la marea fuera del mesocosmos y que la biomasa bacteriana muestra una relación directa con la concentración de clorofila y una relación inversa con la marea únicamente fuera del mesocosmos.

DISCUSIÓN

La temperatura y la concentración de MCHO fueron mayores dentro del mesocosmos, mientras que el oxígeno y el bacterioplancton se encontraron en menores concentraciones. Este hecho sugiere que el volumen de agua que contenía el mesocosmos, durante el periodo experimental, fue aislado eficientemente.

En la escala diurna, para las variables clorofila a, PCHO y CHOT no hay diferencias significativas a un 95% de confianza dentro y fuera del mesocosmos y es probable que su variabilidad sea explicada por procesos que ocurren en una escala mayor a 24 h, debido a que la comparación de estas variables a escala mensual muestra diferencias significativas. Sin

MCHO inside and outside the mesocosm during the samplings, due to the greater dynamics of these compounds since they are more labile.

The concentration of MCHO inside the mesocosm is mainly explained by the concentration of CHOT (75%) and the concentration of oxygen (23%), because the isolated system represents the dynamics of the production of MCHO resulting from the hydrolysis of PCHO, the production of MCHO by the phytoplankton and the subsequent oxygen consumption during the heterotrophic degradation (table 2). However, it is not possible to statistically determine the biological process of degradation of PCHO outside the bag, because of the limitations of the MBTH technique and because the advective processes mask the variations resulting from biological processes, since the variation of PCHO is explained by the tide (table 2) and the CHOT concentration explains 93% of the variation in the MCHO concentration. Since the concentration of CHOT inside and outside the mesocosm is explained by the temperature and the concentration of MCHO, it can be concluded that metabolic processes are responsible for the CHOT concentration in response to the effect of temperature (table 2).

embargo, para MCHO sí es posible observar diferencias significativas (ANOVA) al 95% dentro y fuera del mesocosmos durante todo el muestreo, debido a que estos compuestos son más dinámicos por ser más fáciles de degradar biológicamente.

La concentración de MCHO dentro del mesocosmos se explica básicamente por la concentración de CHOT (en un 75%) y la concentración de oxígeno (en un 23%), debido a que el sistema aislado representa la dinámica de la producción de MCHO a partir de hidrólisis de PCHO, producción misma de MCHO por el fitoplancton y el subsecuente consumo de oxígeno durante su degradación heterotrófica (tabla 2). Sin embargo, fuera de la bolsa no es posible distinguir estadísticamente el proceso biológico de degradación de PCHO por las limitaciones de la técnica analítica del MBTH y debido a que los procesos advectivos enmascaran las variaciones debidas a procesos biológicos, ya que la variación de PCHO es explicada por la marea (tabla 2) y la concentración de CHOT explica la variación de la concentración de MCHO en un 93%. Por otra parte, el hecho de que dentro y fuera del mesocosmos la concentración de CHOT sea explicada por la temperatura y la concentración de MCHO conduce a pensar que los procesos metabólicos son responsables de la concentración de CHOT como una respuesta al efecto de la temperatura (tabla 2).

Durante el día, en junio, julio y noviembre, dentro del mesocosmos se encuentra una relación inversa entre la concentración de MCHO y PCHO, así como para las 24 h durante todo el periodo muestreado, lo que es interpretado como resultado de la hidrólisis de los PCHO. Sin embargo, no es posible distinguir esa misma relación en el exterior del mesocosmos y los MCHO llegan a disminuir notablemente durante la noche.

En enero, la variación de los MCHO en relación con la concentración de clorofila *a* sugiere que los procesos de producción y pastoreo del fitoplancton y bacterioplancton, también pueden ser responsables del comportamiento observado en la concentración de MCHO (tabla 2).

Al comparar la tasa de consumo de MCHO con la tasa de producción bruta y respiración de

In June, July and November, there is an inverse relationship inside the mesocosm between the MCHO and PCHO concentrations during the day, and for 24 h throughout the sampling period. This is interpreted as a result of the hydrolysis of PCHO. However, it is not possible to detect this relationship outside the mesocosm and MCHO decrease notably during the night.

In January, the variation of MCHO relative to the concentration of chlorophyll *a* suggests that the processes of production and predation on the phytoplankton and bacterioplankton are also responsible for the behavior observed in the concentration of MCHO (table 2).

The comparison of the MCHO consumption rate with the respiration and gross production rate of the community and with the production of bacterioplankton indicates that the occasional demand for substrate by the bacterioplankton is satisfied with substrate of non-planktonic origin (table 3).

As advection decreases with the tide inside the mesocosm, the bacterial degradation of the complex carbohydrates can be observed. The bacterial biomass in both cases suggests that the increase in bacteria follows the increase in phytoplankton biomass, due to the exudation of MCHO and the dynamics provided by the tide that resuspends the particulate matter.

The values obtained using Burney and Sieburth's (1977) technique to determine MCHO, PCHO and CHOT with the MBTH reagent did not indicate differences inside or outside the mesocosm, since the confidence interval was very large. Chevolut (1991) reports that the MBTH technique is not specific for carbohydrates and that it interferes with carbohydrate-like compounds. An experiment was conducted in this study, in which reagent blanks were compared with distilled water and with sea water in order to correct for this interference. The order in which the reagents were added to the blanks was inverted so that the resulting absorption was due to material in the solution that absorbs at the wavelength of the determination; this resulted in values that were higher for sea water than for distilled water. It is therefore concluded that the organic matter in the study area interferes with the estimation of the carbohydrates. The little sensitivity of the

Tabla 3. Comparación de las tasas de consumo de monosacáridos dentro del mesocosmos (CMCHO), producción bruta (PB), respiración de la comunidad planctónica (RCP) y tasa de crecimiento del bacterioplancton (TCB, cultivo de dilución) para todo el periodo de muestreo.

Table 3. Comparison of the consumption rates of monosaccharides inside the mesocosm (CMCHO), gross production (PB), respiration of the planktonic community (RCP) and growth rate of the bacterioplankton (TCB, dilution culture) for the entire sampling period.

| Variable | CMCHO* ($\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$) | PB ($\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$) | RCP ($\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$) | TCB** ($\mu\text{g C L}^{-1} \text{h}^{-1}$) |
|---------------------|--|--|---|---|
| Promedio | 325.57 | 94.06 | 54.30 | 45.76 |
| Desviación estándar | 217.39 | 58.41 | 40.61 | |
| <i>n</i> | 7 | 48 | 56 | 1 |

* Calculado de la pendiente negativa de monosacáridos en función del tiempo (Wright, 1984) para los meses de julio, junio y noviembre.

** Calculado a partir de un solo experimento (enero), de acuerdo con Ammerman *et al.* (1984).

la comunidad y con la producción del bacterioplancton, puede observarse que en ocasiones la demanda de sustrato del bacterioplancton debe ser satisfecha con sustrato de origen no planctónico (tabla 3).

Al disminuir la advección debida a la marea en el mesocosmos, es posible observar la degradación bacteriana de los carbohidratos complejos. La biomasa bacteriana para ambos casos sugiere que las bacterias siguen al aumento en biomasa fitoplanctónica, debido a la exudación de MCHO y a la buena dinámica provista por la marea que resuspende el material particulado.

Los valores encontrados utilizando la técnica de Burney y Sieburth (1977) para la determinación de MCHO, PCHO y CHOT, mediante el reactivo MBTH, no permitieron observar diferencias dentro y fuera del mesocosmos, debido a que los intervalos de confianza fueron muy grandes. Chevolut (1991) reporta que la técnica del MBTH no es específica para carbohidratos y que presenta interferencias con compuestos tipo carbohidrato. Durante este estudio, se realizó un experimento donde se compararon blancos por reactivo con agua destilada y con agua de mar, con objeto de corregir por esta interferencia. En los blancos por reactivo el orden de adición de los mismos es invertido, de manera que la absorción resultante se debe a material en la solución que absorbe a la longitud de onda de la determinación, resultando que los valores para el agua de mar fueran más altos que con agua destilada. Por tanto, se concluye

method is statistically reflected by the fact that there are no significant differences at 95% confidence between the samples of CHOT and PCHO from inside and outside the mesocosm. This differs with that reported by Straskabova and Fuksa (1982), who found diurnal and nocturnal patterns in the carbohydrate concentrations using a mesocosm. However, there were significant diurnal variations in MCHO outside the mesocosm. When variations in the concentration of the different types of carbohydrates are large ($>0.5 \text{ mg C L}^{-1}$), then differences in the concentration not related to the method can be observed. For example, upon grouping the values of all the samples into two groups (inside and outside the mesocosm), significant differences were observed at 95% between the different months sampled.

The average concentrations of MCHO and CHOT were twice those reported by other authors, suggesting that the *in situ* temporal dynamics of the study area is essential for the production of carbohydrates and varies from one area to another. However, they also reflect the effect of carbohydrate-like substances that may increase the mean concentration when this technique is used, and whose variability is unknown.

CONCLUSIONS

The dynamics of the monosaccharides depends mainly on biological processes, such as

que en la zona de estudio existe material orgánico que puede interferir con la determinación de los carbohidratos. La poca sensibilidad del método se refleja estadísticamente al no poder encontrar diferencias significativas al 95% de confianza entre las muestras para CHOT y PCHO provenientes del mesocosmos y las del exterior, al contrario que Straskabova y Fuksa (1982), quienes encuentran patrones diurnos y nocturnos en las concentraciones de carbohidratos utilizando un mesocosmos. Sin embargo, en el caso de MCHO fuera del mesocosmos, presentó variaciones diurnas significativas. Cuando las variaciones en la concentración de los diferentes tipos de carbohidratos son grandes ($>0.5 \text{ mg C L}^{-1}$), entonces es posible observar diferencias en la concentración no debidas al método. Por ejemplo, al agrupar los valores de todos los muestreos en dos grupos (dentro y fuera del mesocosmos), se pudieron observar diferencias significativas al 95% entre los diferentes meses muestreados.

Las concentraciones promedio de MCHO y CHOT fueron dos veces superiores a las reportadas por otros autores, lo que sugiere que la dinámica temporal *in situ* de la zona de estudio en cuestión es fundamental en la producción de carbohidratos y debe variar de una región a otra. Sin embargo, también refleja el efecto de sustancias tipo carbohidrato que pueden aumentar la concentración medida mediante esta técnica y cuya variabilidad es desconocida.

CONCLUSIONES

La dinámica de los monosacáridos depende principalmente de procesos biológicos, como producción y consumo, y del efecto que sobre el metabolismo tiene la temperatura. De manera contraria, los carbohidratos totales y polisacáridos muestran una mayor dependencia de procesos advectivos. Sin embargo, fuera del mesocosmos es difícil distinguir claramente la dinámica diurna reportada en la literatura debido a los procesos de circulación y mezcla de la zona de estudio, así como a las limitaciones de la técnica analítica usada (MBTH). De los datos obtenidos se infiere que el origen de los carbohidratos disueltos es de la vegetación de la marisma y del fitoplancton. En general, la

production and consumption, and on the effect of temperature on metabolism. On the other hand, total carbohydrates and polysaccharides show a greater dependency on advective processes. Outside the mesocosm, it is difficult to clearly establish the diurnal dynamics reported in the literature, because of the circulation and mixing present in the study area, as well as the limitations of the technique used (MBTH). From the data obtained, it is inferred that the dissolved carbohydrates originate from the vegetation of the salt marsh and from phytoplankton. In general, the gross production of the community exceeds the heterotrophic consumption, but there are events in which greater respiration results from the consumption of dissolved carbohydrates of non-planktonic origin.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the Secretaría de Educación Pública for financial support (C90-01-03800) and two anonymous reviewers for their comments and suggestions.

English translation by Jennifer Davis.

producción bruta de la comunidad excede el consumo heterotrófico, pero pueden existir eventos en que una mayor respiración pueda ser explicada mediante el consumo de carbohidratos disueltos de origen no planctónico.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Secretaría de Educación Pública el apoyo otorgado (C90-01-03800) y a dos revisores anónimos sus comentarios y sugerencias.

REFERENCIAS

- Aguilar-Rosas, R. (1982). Identificación y distribución de las algas marinas del Estero de Punta Banda, BC, México. *Ciencias Marinas*, 8(1): 78-87.
- Allredge, A.L., Passow, U. and Logan, B.E. (1993). The abundance and significance of

- a class of large, transparent organic particles in the ocean. *Deep Sea Res.*, 40(6): 1131-1140.
- Ammerman, J.W., Fuhrman, J.A., Hagström, A. and Azam, F. (1984). Bacterioplankton growth in seawater. I. Growth kinetics and cellular characteristics in seawater cultures. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 18: 31-39.
- Amon, M.W.R. and Benner, R. (1994). Rapid cycling of high-molecular-weight dissolved organic matter in the ocean. *Nature*, 369: 549-551.
- Benner, R., Pakulski, J.D., McCarthy, M., Hedges, J.I. and Hatcher, P.G. (1992). Bulk chemical characteristics of dissolved organic matter in the ocean. *Science*, 255: 1561-1564.
- Buffle, J. (1990). Composition of natural organic matter and characteristics of aquatic organic compounds. In: *Analytical Approach. Complex Reactions in Aquatic Systems*. Ellis Horwood, London, 650 pp.
- Burney, C.M. and Sieburth, J. McN. (1977). Dissolved carbohydrates in seawater: A spectrophotometric procedure for total carbohydrate analysis and polysaccharide estimation. *Mar. Chem.*, 5: 15-28.
- Cajal-Medrano, R.E., Mitrani-Abenchuchan, E. y Castro-Delgado, M. (1992). Sistema fotoelectrónico para titulaciones de oxígeno disuelto con alta precisión y su aplicación en oceanografía biológica. *Hidrobiología*, 1(2): 11-20.
- Chevolot, L. (1991). Studies of dissolved carbohydrates (or carbohydrate-like substances) in an estuarine environment. *Mar. Chem.*, 32(1): 19-35.
- Dhople, V.M. and Bhusle, N.B. (1987). Dissolved carbohydrates in the Central Arabian Sea. *Indian J. Mar. Sci.*, 6(1): 43-45.
- Jones, W.T., Malone, T.C. and Pike, S. (1990). Seasonal contrast in diurnal carbon incorporation by phytoplankton size classes of the coastal plume of Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 68: 129-136.
- Kepkay, P.E. and Wells, M.L. (1992). Dissolved organic carbon in North Atlantic surface waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 80: 275-283.
- Landry, M.R., Haas, L.W. and Fagerness, V.L. (1984). Dynamics of microbial plankton communities: experiments in Kanohe Bay, Hawaii. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 16: 123-133.
- Lee, S. and Fuhrman, J.A. (1987). Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Appl. Environ. Microbiol.*, 53: 1298-1303.
- Morales-Zamorano, L., Cajal-Medrano, R., Orellana-Cepeda, E. and Jiménez-Pérez, L.C. (1991). Effect of tidal dynamics on a planktonic community in a coastal lagoon of Baja California, Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 78: 229-239.
- Moran, M.A. and Hodson, R.E. (1994). Support of bacterioplankton production by dissolved humic substances from three marine environments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 110: 241-247.
- Parsons, T.R., Maita, Y. and Lalli, C.M. (1984). *A Manual of Chemical Methods for Sea Water Analysis*. 5th ed. Pergamon Press, London, 173 pp.
- Paz-Vela de la, R. (1978). Hidrografía y dispersión de contaminantes en el Estero de Punta Banda, BC. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, BC, México, 49 pp.
- Pritchard, D.W. (1967). What is an estuary? Physical viewpoint. In: G.H. Lauff. (ed.), *Estuaries*. AAAS Publ., Washington, DC, 83: 3-5.
- Romankevich, A.E. (1984). *Geochemistry of Organic Matter in the Ocean*. Springer Verlag, Berlin, 3344 pp.
- Straskabova, V. and Fuksa, J. (1982). Diel changes in numbers and activities of bacterioplankton in reservoir in relation to algal production. *Limnol. Oceanogr.*, 27: 660-672.
- Strickland, J.D.H. and Parsons, T.R. (1979). *A Practical Handbook of Seawater Analysis*. 3rd ed. Fish. Res. Board Canada, Ottawa, 310 pp.
- Sun Lingfeng, Ren Sumei and Tang Siqi (1988). The distribution of carbohydrates in sea waters near the estuary of the Chang Jiang River and the Zhoushan Archipelagoes. *Oceanol. Limnol.*, 19(4): 359-367.

- Thurman, E.M., Nijhuff, M. and Junk, W. (1985). Organic Geochemistry of Natural Waters. Publisher, Lancaster, pp. 181-213.
- Wickner, J. (1989). Predation on marine pelagic bacteria. Ph.D. thesis, University of Umea, Sweden, 59 pp.
- Williams, P.J. LeB. (1975). Biological and chemical aspects of dissolved organic material in sea water. In: J.P. Riley and G. Skirrow (eds.), Chemical Oceanography, Vol. 2. Academic Press, 645 pp.
- Wright, R.T. (1984). Dynamics of pools of dissolved organic carbon. In: J.E. Hobbie and P.J. LeB. Williams (eds.), Heterotrophic Activity in the Sea. Plenum Press, New York, pp. 121-154.