

**PRODUCCION Y BIODEGRADACION DE *Spartina foliosa*  
EN BAHIA SAN QUINTIN, B.C. MEXICO**

**PRODUCTION AND DECOMPOSITION OF *Spartina foliosa*  
IN BAHIA SAN QUINTIN, B.C., MEXICO**

Guillermo Ballesteros-Grijalva<sup>1</sup>  
María Guadalupe García-Lepe<sup>2</sup>

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

2 Instituto de Investigaciones Oceanológicas  
Universidad Autónoma de Baja California  
Apartado postal 453  
Ensenada, Baja California, México

*Recibido en febrero de 1993; aceptado en agosto de 1993*

**RESUMEN**

Se determinó la producción primaria neta aérea, producción aérea total, cosecha en pie (biomasa), tiempo de renovación, tasa de biodegradación y producción total de detrito en la zona de *Spartina foliosa*, en los dos brazos de Bahía San Quintín, B.C., entre marzo y agosto de 1992. La producción primaria neta aérea presentó valores altos (4.72 g/m<sup>2</sup>/día) y el tiempo de renovación fue lento (5.4 meses), comparado con otras lagunas costeras de la región. Se observaron dos etapas para la biomasa aérea total, una con un valor mínimo en mayo (323 g/m<sup>2</sup>) y otra con valores altos de junio a agosto (promedio de 1,017 g/m<sup>2</sup>). La tasa de biodegradación fue también alta (63%/159 días), comparada con otros estudios iniciados en invierno en otras áreas. Se estimó la producción de detrito total (1,050 t/222 ha/159 días). Se concluye que la zona de *S. foliosa* en la marisma de Bahía San Quintín es altamente productiva y con capacidad de recuperación rápida. Se sugiere la continuación de trabajos en los que se estime la producción total de detrito como aporte de materia orgánica al sistema lagunar adyacente a la marisma.

*Palabras clave:* producción, biodegradación, *Spartina foliosa*, tiempo de renovación, detrito.

**ABSTRACT**

Net aerial primary production, total production, aboveground biomass, turnover time, decomposition and total detritus production were estimated in a *Spartina foliosa* area at Bahía San Quintín, B.C. The study took place during the period March-August, 1992. The net aerial primary production values were high (4.72 g/m<sup>2</sup>/day) and turnover time short (5.4 months) compared with other coastal lagoons in the area. Two distinct periods were observed in the aboveground biomass level, one during May with the minimum value (323 g/m<sup>2</sup>) and another during June-August with high values (mean = 1,017 g/m<sup>2</sup>). The observed decomposition rate value was high (63%/159 days) compared with those reported in studies that started in winter in other areas. Total detritus production was estimated (1,050 tons/222 ha/159 days). We conclude

that the *S. foliosa* area at Bahía San Quintín is a highly productive system with a fast recovering capacity. Further research is recommended focusing particularly on the marsh's total organic detritus contribution to the adjacent lagoon system.

*Key words:* production, decomposition, *Spartina foliosa*, turnover time, detritus.

## INTRODUCCION

Las lagunas costeras son ecosistemas de gran productividad que presentan comunidades de pastos marinos y halofitas. Estas últimas se localizan en la zona de marismas y desempeñan un papel muy importante en la producción del sistema lagunar y costas adyacentes (De la Cruz, 1973).

Tal producción se canaliza mayoritariamente por vía detritica, de lo que resulta una producción alta de detrito, con el consiguiente reciclado de nutrientes (Mee, 1978; González-Farías and Mee, 1988).

En las lagunas costeras existe una gran diversidad de organismos que aportan detrito; sin embargo, la mayor parte de este material procede de la producción primaria neta aérea de plantas vasculares (Odum, 1969, 1970; Day *et al.*, 1972; De la Cruz, 1973). De esta producción, aproximadamente 10% es consumida por herbívoros y el resto es transformada en detrito, a través del proceso de biodegradación (Smalley, 1959; Heald, 1969; Odum y De la Cruz, 1967; De la Cruz, 1973).

*Spartina foliosa* Trin. es una halofita que crece en la marisma baja, en el interior de las lagunas de la costa del Pacífico (Zedler, 1977, 1982; Yensen *et al.*, 1983; Ibarra-Obando y Poumián-Tapia, 1991). Se distribuye desde Bahía Magdalena en Baja California, México, hasta el condado de Del Norte en California, E.U.A. (Wiggins, 1980).

La mayoría de los estudios de producción primaria neta aérea de especies de *Spartina* en Norteamérica han sido realizados en las costas del Atlántico (De la Cruz, 1973; Odum y Fanning, 1973; Hopkinson *et al.*, 1978). Por otro lado, Linthurst y Reimold (1978) y Shew *et al.* (1981) establecen que la variabilidad en las estimaciones de producción primaria neta aérea entre diferentes trabajos se debe fundamentalmente a la diversidad de metodologías utilizadas.

En la costa del Pacífico, se han realizado investigaciones con *S. foliosa*, en el Estuario de Tijuana, localizado en la frontera entre E.U.A. y México (Winfield, 1980; Zedler, 1977, 1982; Zedler y Nordby, 1986) y en el Estero de Pun-

## INTRODUCTION

Coastal lagoons are highly productive ecosystems in which communities of marine grasses and halophytes occur. These plants are found in salt marshes and play an important role in the productivity of the lagoon system and adjacent coasts (De la Cruz, 1973).

Most of this productivity is contributed as detritus, resulting in a high production of detritus with the consequent recycling of nutrients (Mee, 1978; González-Farías and Mee, 1988).

A great diversity of organisms in coastal lagoons contribute detritus. However, most of this material proceeds from the net aerial primary production of vascular plants (Odum, 1969, 1970; Day *et al.*, 1972; De la Cruz, 1973). Of this production, approximately 10% is consumed by herbivores and the rest is transformed into detritus through the process of decomposition (Smalley, 1959; Heald, 1969; Odum and De la Cruz, 1967; De la Cruz, 1973).

The halophyte *Spartina foliosa* Trin. grows in tidal marshes, in the inner part of Pacific coastal lagoons (Zedler, 1977, 1982; Yensen *et al.*, 1983; Ibarra-Obando and Poumián-Tapia, 1991). It is distributed from Bahía Magdalena in Baja California, Mexico, to Del Norte County in California, U.S.A. (Wiggins, 1980).

Most studies on net aerial primary production of *Spartina* species in North America have been carried out on the Atlantic coast (De la Cruz, 1973; Odum and Fanning, 1973; Hopkinson *et al.*, 1978). On the other hand, Linthurst and Reimold (1978) and Shew *et al.* (1981) established that differences in estimates of net aerial primary production are mainly due to the different methods used in different studies.

On the Pacific coast, studies on *S. foliosa* have been carried out in the Tijuana Estuary, located on the border between Mexico and the United States (Winfield, 1980; Zedler, 1977, 1982; Zedler and Nordby, 1986), and in Estero de Punta Banda, in Bahía de Todos Santos, Ensenada, B.C.,

ta Banda, dentro de la Bahía de Todos Santos, en Ensenada, B.C., México (Ibarra-Obando y Escofet, 1987; Marín-Vásquez, 1988; Ibarra-Obando y Poumián-Tapia, 1991).

Mahall y Park (1975) llevaron a cabo estimaciones de biomasa aérea (cosecha en pie) de *S. foliosa*, en la Bahía de San Francisco, donde encontraron un ciclo anual con un máximo en octubre. En el Estuario de Tijuana, Winfield (1980) observó un máximo de biomasa para las halofitas en agosto y un mínimo en marzo, y Marín-Vásquez (1988), en Estero de Punta Banda, obtuvo una biomasa máxima en junio y mínima en octubre. En este último sitio, Ibarra-Obando y Poumián-Tapia (1991) realizaron mediciones de talla y densidad de varias halofitas entre las que se consideró a *S. foliosa*, especie que tuvo los máximos valores durante septiembre en dos años consecutivos.

Zedler (1982), y Zedler y Nordby (1986) mencionan que existe gran variabilidad espacial y temporal en la biomasa de las halofitas en las marismas del sur de California, debida principalmente a cambios en las condiciones ambientales. La salinidad ha sido identificada como el factor que controla los patrones de vegetación, ya que tiene efectos importantes en el crecimiento de *S. foliosa* (Zedler *et al.*, 1986; Zedler y Beare, 1987; Ibarra-Obando y Poumián-Tapia, 1991).

El tiempo de renovación, que indica el lapso que tarda en recuperarse el material cosechado (Odum, 1984) no ha sido determinado en ningún estudio sobre *S. foliosa*.

Se han obtenido tasas de biodegradación de retoños o plantas jóvenes de *S. foliosa*, en el Estuario de Tijuana (Winfield, 1980), y de otras especies de *Spartina*, en Georgia y Louisiana (Kirby, 1971; De la Cruz, 1973; Montagna y Ruber, 1980).

Por otro lado, estudios realizados por Montagna y Ruber (1980), McKee y Seneca (1982), y Morris y Lajtha (1986) muestran que la temperatura ambiental es el factor que más afecta al proceso de biodegradación.

Los antecedentes que existen de estudios de *S. foliosa* en Bahía San Quintín se limitan a descripciones taxonómicas y estudios florísticos (Dawson, 1962; Neuenschwander *et al.*, 1979; Wiggins, 1980; Yensen *et al.*, 1983).

El presente estudio tiene como objetivos calcular, en la zona de *S. foliosa* de Bahía San Quintín, B.C., México, su producción primaria neta aérea, producción aérea total, biomasa

México (Ibarra-Obando and Escofet, 1987; Marín-Vásquez, 1988; Ibarra-Obando and Poumián-Tapia, 1991).

Mahall and Park (1975) estimated the aboveground biomass of *S. foliosa* in San Francisco Bay and reported an annual cycle with a maximum in October. In the Tijuana Estuary, Winfield (1980) recorded a maximum of biomass for the halophytes in August and a minimum in March. In Estero de Punta Banda, Marín-Vásquez (1988) obtained maximum biomass in June and minimum in October, and Ibarra-Obando and Poumián-Tapia (1991), who measured the size and density of several halophytes, recorded maximum values for *S. foliosa* during September in two consecutive years.

Zedler (1982) and Zedler and Nordby (1986) mention that there is great spatial and temporal variability of the biomass of halophytes in southern California salt marshes, mainly due to changes in environmental conditions. Salinity has been identified as the factor that controls the patterns of vegetation, since it has a significant effect on the growth of *S. foliosa* (Zedler *et al.*, 1986; Zedler and Beare, 1987; Ibarra-Obando and Poumián-Tapia, 1991).

Turnover time, which indicates the time it takes the material harvested to recover (Odum, 1984), has not been determined in any study on *S. foliosa*.

Decomposition rates of shoots or young plants of *S. foliosa* and of other species of *Spartina* have been obtained, respectively, in the Tijuana Estuary (Winfield, 1980) and in Georgia and Louisiana (Kirby, 1971; De la Cruz, 1973; Montagna and Ruber, 1980).

On the other hand, studies carried out by Montagna and Ruber (1980), McKee and Seneca (1982), and Morris and Lajtha (1986) have shown that ambient temperature is the factor that most affects the process of decomposition.

The works that deal with *S. foliosa* in Bahía San Quintín are limited to taxonomic descriptions and floristic studies (Dawson, 1962; Neuenschwander *et al.*, 1979; Wiggins, 1980; Yensen *et al.*, 1983).

The objective of the present study is to calculate net aerial primary production, total aerial production, aboveground biomass, turnover time, decomposition rate and total detritus production of *S. foliosa* in Bahía San Quintín, Baja California, Mexico.

aérea, tiempo de renovación, tasa de biodegradación y, en función de la primera y la última, estimar la producción total de detrito.

## MATERIALES Y METODOS

Bahía San Quintín se localiza entre los 30°24' y 30°30' N y los 115°57' y 116°01' O (Fig. 1). Su área total es 4,000 ha y está dividida en dos brazos: el del oeste se denomina Bahía Falsa y el del este, Bahía San Quintín. La bahía se comunica con el mar por medio de una boca estrecha y no tiene más de 2 m de profundidad, a excepción de los canales, donde alcanza hasta 7 m (Contreras, 1985). Los sedimentos varían desde limos hasta arenas gruesas (Gorsline y Stewart, 1962) y existe abundancia de fanerógamas marinas, tales como *Spartina foliosa*, *Salicornia virginica* y *Zostera marina* (Neuenschwander *et al.*, 1979).

Bahía San Quintín es una localidad con poca precipitación pluvial, ya que en los últimos diez años el promedio anual fue de 260 mm, según datos de la Delegación Ensenada de la Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos (SARH).

El presente estudio se realizó en las zonas de *S. foliosa* de ambos brazos de la bahía, que cubren un área aproximada de 222 ha. La zona de muestreo en el brazo este tiene un sustrato lodoarenoso con pendiente suave. La zona de muestreo del brazo oeste tiene sustrato similar al anterior pero canales más angostos y de mayor profundidad. El área aproximada de las zonas de *S. foliosa* se determinó multiplicando la media de varias mediciones del ancho por el largo de cada una de ellas.

Los muestreos se realizaron los días 1 de marzo, 5 de mayo, 25 de junio y 12 de agosto, de 1992.

Para calcular la producción primaria neta aérea, se aplicó el método de Smalley (1959), que ha sido ampliamente utilizado en lagunas costeras (Shew *et al.*, 1981) y se considera el más adecuado para estos ecosistemas (Linthurst y Reimold, 1978). El cálculo por intervalo de muestreo se hace de la siguiente manera:

1. Si hay incremento de biomasa viva y muerta, la producción es igual a la suma de los incrementos.
2. Si los cambios en material vivo y muerto son negativos, la producción es igual a cero.

## MATERIALS AND METHODS

Bahía San Quintín (30°24'-30°30' N, 115°57'-116°01' W) has a total area of 4,000 ha and is divided into two arms: the western arm is called Bahía Falsa and the eastern, Bahía San Quintín (Fig. 1). The bay communicates with the sea through a narrow mouth and is not more than 2 m deep, except in the channels, where depths reach 7 m (Contreras, 1985). The sediment varies from mud to thick sand (Gorsline and Stewart, 1962), and there is an abundance of marine phanerogams, such as *Spartina foliosa*, *Salicornia virginica* and *Zostera marina* (Neuenschwander *et al.*, 1979).

There is little rainfall in Bahía San Quintín. The annual average for the last 10 years is 260 mm, according to data provided by the Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos (SARH) in Ensenada.

The present study was carried out in both arms of the bay, in the areas occupied by *S. foliosa* which cover approximately 222 ha. The sampling area in the eastern arm has a mud-sand substrate with soft slope. The sampling area in the western arm has a similar substrate but narrower and deeper channels. The approximate area of the *S. foliosa* zones was determined by multiplying the mean of several measurements of width by the length of each one of them.

Samplings were made on 1 March, 5 May, 25 June and 12 August, 1992.

Net aerial primary production was calculated by the method of Smalley (1959). This method has been widely used in coastal lagoons (Shew *et al.*, 1981) and is considered the most appropriate for these ecosystems (Linthurst and Reimold, 1978). Production per sampling interval is calculated as follows:

1. If there is an increase in live and dead biomass, production is equal to the sum of these increases.
2. If the changes in live and dead material are negative, production is equal to zero.
3. If the change in live material is negative and there is an increase in dead material, they are added and if the result is positive, production is equal to the resulting value; if the result is negative, production is equal to zero.

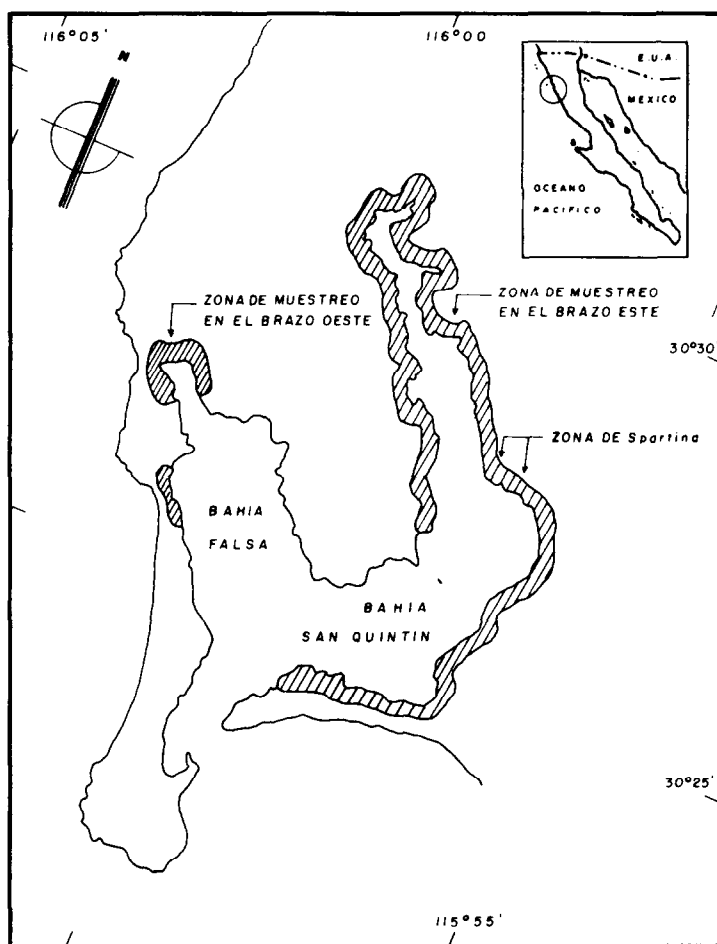
3. Si el cambio en el material vivo fue negativo y hubo incremento de material muerto, se realiza una suma algebraica de ambos y la producción será igual al resultado positivo de ésta; si el resultado es negativo, la producción será igual a cero.

4. Si hay incremento de material vivo y decremento de material muerto, la producción será igual al valor de biomasa viva.

Se asume que no hay pérdida de material entre los intervalos de muestreo, asunción

4. If there is an increase in live material and decrease in dead material, production is equal to the value of live biomass.

This method assumes that there is no loss of material between the sampling intervals, assumption that is not entirely correct for plants such as *Spartina* that produce and lose leaves constantly. Therefore, it must be considered that this method underestimates the net aerial primary production when there have been losses of material due to grazing, storms or spring tides in the sampling interval,



**Figura 1.** Localización del área de estudio y distribución de las zonas de *Spartina foliosa* en Bahía San Quintín, B.C.

**Figure 1.** Location of the study area and distribution of *Spartina foliosa* in Bahía San Quintín, B.C.

que no es adecuada del todo para plantas como *Spartina* que tienen una producción y pérdida constante de hojas. Por tanto, debe considerarse que este método subestima la producción primaria neta aérea cuando ha habido pérdidas de material por herbívoros, tormentas o mareas vivas en el intervalo de muestreo, y que las estimaciones de este trabajo son conservadoras.

En cada muestreo se recolectó la cosecha en pie, que para fines de este estudio se denomina biomasa aérea y corresponde a la biomasa aérea total.

Los muestreos se realizaron en la marisma baja, donde *S. foliosa* es dominante. Se utilizaron veinte cuadrantes de 0.25 m<sup>2</sup> lanzados al azar, diez en el brazo este y diez en el brazo oeste de la bahía. Para corroborar que el número de muestras era el adecuado se realizaron pruebas de normalidad. Posteriormente en el laboratorio, las muestras se separaron en material vivo y muerto, se secaron durante 72 h a 60°C, de acuerdo con la técnica de Downing y Anderson (1985), y se pesaron en una balanza Dial-O-Gram, con precisión de ±0.01 g.

Se realizó un análisis de varianza no paramétrico de Kruskal-Wallis con  $\alpha = 0.5$  (Zar, 1974), para determinar si existían diferencias temporales de biomasa. Además, se aplicó una prueba de Tukey (1951), para conocer las diferencias significativas imparciales entre los muestreos.

El tiempo de renovación fue calculado con la fórmula  $Tr = \beta/PPNA \times t$  (Odum, 1984), donde  $\beta$  es la biomasa promedio de los intervalos de muestreo; *PPNA*, la producción primaria neta aérea, y *t*, el tiempo total del estudio, en días.

Para calcular la tasa de biodegradación, se utilizó el método de las bolsas de degradación (Bocock y Gilbert, 1957; Odum y De la Cruz, 1967), y los resultados se expresaron en porcentajes de material residual y biodegradado con respecto al original *in situ*, para cada periodo de muestreo (De la Cruz, 1973). Las bolsas (de 20 x 20 cm) se fabricaron con malla plástica para mosquitero de 1.5 mm de luz; en cada una se colocaron 100 g de *S. foliosa* (peso húmedo). En el primer muestreo, se ubicaron ocho unidades cerradas para cada nivel de marea (bajo, medio y alto), que se fijaron al sustrato con estacas de metal. En cada muestreo, se obtuvo el peso seco (secando a 110°C por tres horas) y, a partir del segundo

and that the estimates of this study are conservative.

Aboveground biomass was collected in each sampling, which for the purpose of this study is called aerial biomass and corresponds to total aerial biomass.

Samples were obtained from tidal marsh sites, where *S. foliosa* predominates. Twenty 0.25 m<sup>2</sup> quadrants were used, thrown at random, 10 in the eastern arm and 10 in the western arm of the bay. To corroborate that the number of samples was adequate, normality tests were made. In the laboratory, the samples were separated into live and dead material, dried for 72 h at 60°C, according to the technique of Downing and Anderson (1985), and weighed on a Dial-O-Gram scale, with accuracy of ±0.01 g.

A Kruskal-Wallis nonparametric analysis of variance was made with  $\alpha = 0.5$  (Zar, 1974) to determine if there were temporal differences in biomass. In addition, Tukey's (1951) test was applied to determine the impartial significant differences between the samplings.

Turnover time was calculated with the formula  $Tr = \beta/NAPP \times t$  (Odum, 1984), where  $\beta$  is the average biomass of the sampling intervals, *NAPP* the net aerial primary production and *t* the total time of the study in days.

To calculate the decomposition rate, the litterbag method was used (Bocock and Gilbert, 1957; Odum and De la Cruz, 1967), and the results are expressed in percentages of residual and decomposed material with respect to the original *in situ*, for each sampling period (De la Cruz, 1973). The bags (20 x 20 cm) were made with 1.5-mm plastic mesh for mosquito net; 100 g of *S. foliosa* (wet weight) were placed in each. In the first sampling, eight closed units were placed in each tidal level (low, mean and high) and attached to the substrate with metal stakes. In each sampling, the dry weight was obtained (drying at 110°C for three hours) and, as of the second sampling, six bags were collected (two from each tidal level).

Decomposition rate was calculated by fitting a curve of exponential decay described by the following equation:

$$W_t = W_0 e^{-kt}$$

muestreo, se recogieron seis bolsas (dos de cada nivel de marea).

La tasa de biodegradación se calculó ajustando una curva de decaimiento exponencial descrita por la siguiente ecuación:

$$W_t = W_0 e^{-kt}$$

donde  $W_t$  es peso residual del detrito en el tiempo;  $W_0$ , peso inicial del detrito;  $k$ , constante de degradación por día;  $t$ , tiempo de degradación, en días (Morris y Lajtha, 1986).

Se obtuvieron medias de datos de salinidad intersticial, que se determinaron con un refractómetro American Optical, a 10 cm de la superficie. Se dispuso de datos de temperatura ambiental y precipitación pluvial de Bahía San Quintín, proporcionados por la Delegación de la SARH en Ensenada. Estos se usaron para detectar fluctuaciones de las variables calculadas que pudieran relacionarse con cambios de temperatura y salinidad.

## RESULTADOS

La producción primaria neta aérea media entre marzo y agosto fue de 4.72 g/m<sup>2</sup> por día (peso seco), que equivale a 751 g/m<sup>2</sup> en los 159 días del muestreo, con una producción nula en el periodo de marzo a mayo y un máximo equivalente al 90% de la producción total entre mayo y junio (tabla 1). La producción aérea total de las 222 ha ocupadas por *S. foliosa* fue de 1,667 t en el mismo periodo.

where  $W_t$  is the residual weight of detritus in time;  $W_0$ , initial weight of detritus;  $k$ , constant of decomposition per day;  $t$ , time of decomposition in days (Morris and Lajtha, 1986).

Means of interstitial salinity data were obtained, which were determined 10 cm from the surface with an American Optical refractometer. Temperature and rainfall data were provided by SARH. These data were used to detect fluctuations in the variables calculated that could be related to changes in temperature and salinity.

## RESULTS

Mean net aerial primary production from March to August was 4.72 g/m<sup>2</sup>/day (dry weight), which is equivalent to 751 g/m<sup>2</sup> for the 159 days of study, with null production between March and May and a maximum equivalent to 90% of the total production between May and June (table 1). Total aerial production in the 222 ha occupied by *S. foliosa* was 1,667 tons in the same period.

The maximum values of total aerial biomass were obtained in June and August, with an average of 1,017 g/m<sup>2</sup> (Fig. 2); the minimum value was obtained in May, with 323 g/m<sup>2</sup>. Live biomass was maximum in March and August, with an average value of 452 g/m<sup>2</sup>, and minimum in May and June, with an average of 275 g/m<sup>2</sup>. Dead biomass was maximum in June and August, with an average of 652 g/m<sup>2</sup>, and minimum in March and May, with an average of 100.5 g/m<sup>2</sup>.

**Tabla 1.** Producción primaria neta aérea de *Spartina foliosa*, en Bahía San Quintín, entre 1 de marzo y 12 de agosto de 1992.

**Table 1.** Net aerial primary production of *Spartina foliosa* in Bahía San Quintín, between 1 March and 12 August, 1992.

Muestreos	Tiempo (días)	PPNA (g/m <sup>2</sup> /días)
1 de marzo	--	0.0
5 de mayo	56	0.0
25 de junio	55	680.0
12 de agosto	48	71.0
Totales	159	751.0

Los valores máximos de biomasa aérea total se obtuvieron en junio y agosto, con un promedio de 1,017 g/m<sup>2</sup> (Fig. 2). El valor mínimo se obtuvo en mayo, con 323 g/m<sup>2</sup>. La biomasa viva alcanzó su máximo en marzo y agosto, con un promedio de 452 g/m<sup>2</sup>. Los mínimos se midieron en mayo y junio, con un valor promedio de 275 g/m<sup>2</sup>. Los valores máximos de biomasa muerta se presentaron en junio y agosto, con un promedio de 652 g/m<sup>2</sup>. Los valores mínimos se obtuvieron en marzo y mayo, con un promedio de 100.5 g/m<sup>2</sup>.

Con base en los resultados de biomasa descritos, se pueden distinguir dos periodos bien diferenciados en este estudio. El primero, de marzo a mayo, cuando la biomasa aérea total fue baja y estuvo representada en su mayor parte por la biomasa viva, mientras que la biomasa muerta permaneció constante; y el segundo, de junio a agosto, cuando la biomasa aérea total alcanzó sus valores máximos y la biomasa muerta fue la fracción dominante (Fig. 2). En el muestreo de mayo se observó que las plantas de tamaño mediano (25 a 30 cm) fueron dominantes y se presentó una disminución importante de plantas de tamaño grande (50 a 60 cm) lo que sugiere la aparición de una nueva cohorte en primavera.

La biomasa promedio tuvo un valor de 773 g/m<sup>2</sup> y el tiempo de renovación calculado fue de 5.4 meses.

La tasa de biodegradación fue de 63% en 159 días (Fig. 3). Con la ecuación de decaimiento exponencial, se calculó una pérdida de material de 11.6% por mes, y la constante de biodegradación  $k$  fue de 0.0063267 por día.

Con base en el cálculo de la producción primaria neta aérea y la tasa de biodegradación, se estimó la producción total de detrito de la zona de *S. foliosa*, que fue de 1,050 t en las 222 ha, durante los 159 días del estudio.

La salinidad máxima correspondió al mes de agosto, con 48‰, y la mínima al mes de marzo, con 39‰; en mayo y junio, el valor fue de 42‰ (Fig. 4).

La temperatura ambiental presentó un máximo en agosto, con 19.6°C, y un mínimo en marzo, con 13.5°C, y se mantuvo sin diferencias significativas entre abril y julio, con un valor promedio de 14.8°C (Fig. 5).

El máximo de precipitación pluvial se registró en marzo, con 116 mm, y el mínimo en enero, con 45 mm (Fig. 5). El valor total de la

Based on the biomass results, two well-defined periods can be distinguished in this study. The first, from March to May, when total aerial biomass was low and represented mainly by live biomass, whereas dead biomass remained constant; the second, from June to August, when total aerial biomass reached maximum values and dead biomass was the dominant fraction (Fig. 2). In May, medium-sized plants (25-30 cm) predominated and there was an important decrease in large-sized plants (50-60 cm), which suggests the appearance of a new cohort in spring.

Mean biomass had a value of 773 g/m<sup>2</sup>, and a turnover time of 5.4 months was calculated.

The rate of decomposition was 63% in 159 days (Fig. 3). With the equation of exponential decay, a loss of material of 11.6% per month was calculated;  $k$  was 0.0063267 per day.

Based on the calculation of net aerial primary production and decomposition rate, total detritus production was estimated at 1,050 tons in the 222 ha during the 159 days of study.

Maximum salinity, 48‰, was recorded in August and minimum, 39‰, in March; in May and June, salinity was 42‰ (Fig. 4).

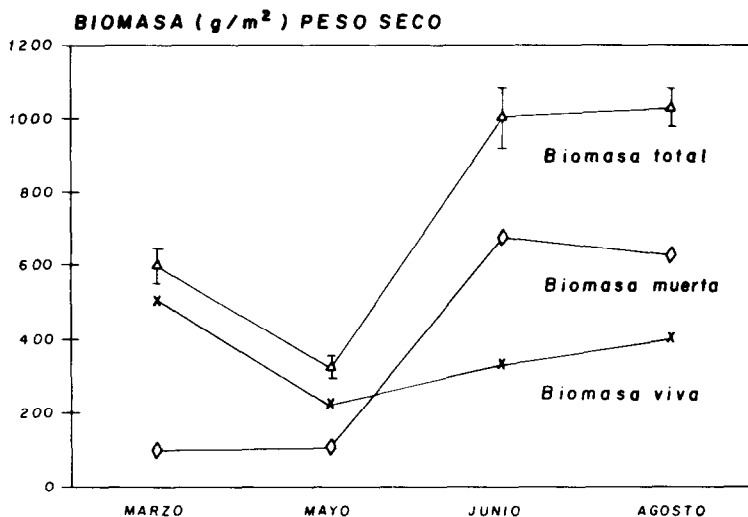
Temperature was maximum in August, with 19.6°C, and minimum in March, with 13.5°C, and did not vary significantly between April and July, with an average value of 14.8°C (Fig. 5).

Maximum rainfall was recorded in March, with 116 mm, and minimum in January, with 45 mm (Fig. 5). The total value for the rainy season (December 1991 to March 1992) was 304 mm, which is above the annual average of 260 mm for the last 12 years (SARH).

## DISCUSSION

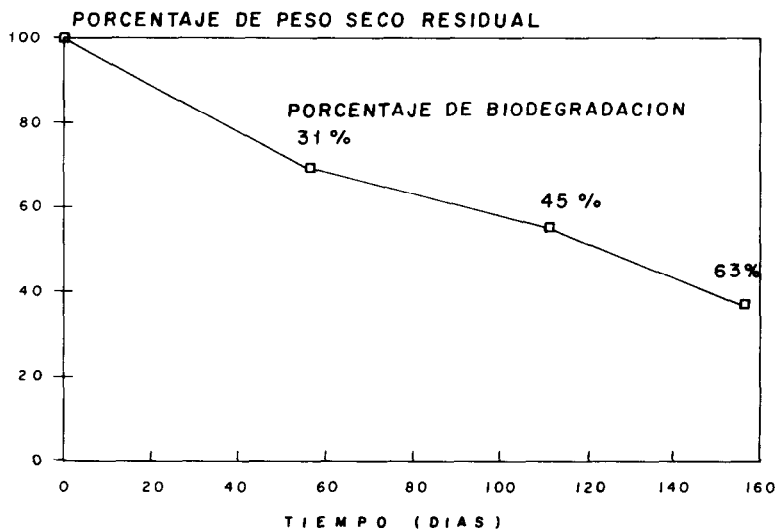
The value of net aerial primary production of *S. foliosa* in Bahía San Quintín determined in this study (4.72 g/m<sup>2</sup>/day), is higher than that obtained by Winfield (1980) for the Tijuana Estuary and by Marín-Vásquez (1988) for Estero de Punta Banda. This high value may be due to the increase in biomass of *S. foliosa* during its growth season, which according to Zedler (1982) begins in spring and ends in autumn. Moreover, there





**Figura 2.** Biomasa aérea total (con error estándar), viva y muerta, de *Spartina foliosa* (marzo a agosto de 1992). Biomasa = cosecha en pie.

**Figure 2.** Total aerial biomass (with standard error), and live and dead biomass of *Spartina foliosa* (March to August, 1992). Biomass = aboveground biomass.



**Figura 3.** Porcentajes de peso seco residual y de biodegradación, de *Spartina foliosa* (marzo a agosto de 1992).

**Figure 3.** Percentages of residual dry weight and decomposition of *Spartina foliosa* (March to August, 1992).

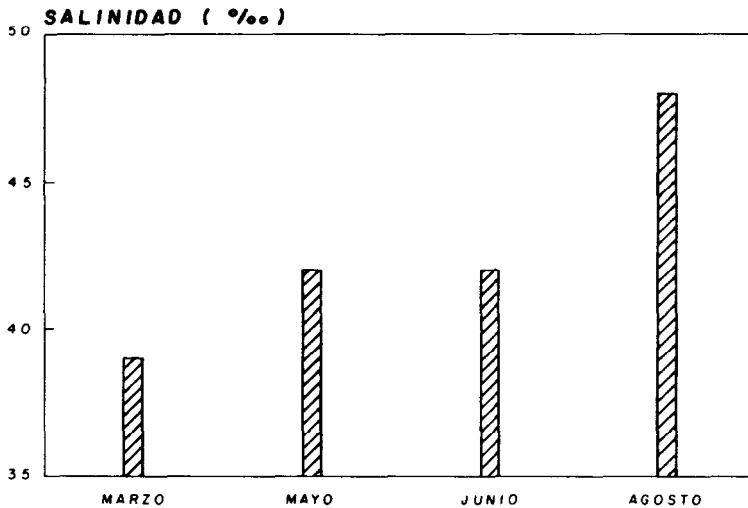


Figura 4. Salinidad intersticial del sustrato de *Spartina foliosa* en el área de estudio (marzo a agosto de 1992).

Figure 4. Interstitial salinity of the substrate of *Spartina foliosa* in the study area (March to August, 1992).

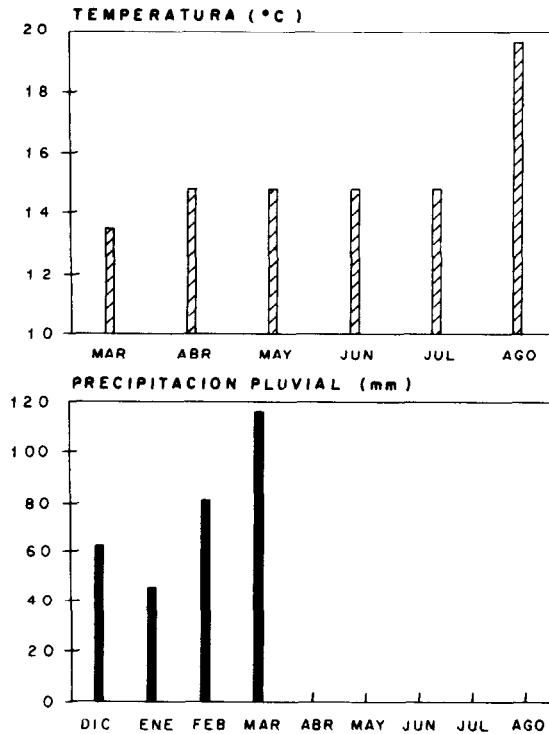


Figura 5. Valores mensuales de temperatura ambiental (1992) y precipitación pluvial (1991-1992) en el área de estudio. Datos proporcionados por la Secretaría de Recursos Hidráulicos, Delegación Ensenada.

Figure 5. Monthly values of temperature (1992) and rainfall (1991-1992) in the study area. Data provided by the Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos in Ensenada.

temporada de lluvias (diciembre de 1991 a marzo de 1992) fue de 304 mm, que está por encima del promedio anual para los últimos doce años, de 260 mm (SARH).

## DISCUSION

El valor de producción primaria neta aérea de *S. foliosa* en Bahía San Quintín determinado en el presente estudio ( $4.72 \text{ g/m}^2$  por día) supera el obtenido por Winfield (1980), para el Estuario de Tijuana, y está por encima del estimado por Marín-Vásquez (1988), para el Estero de Punta Banda. Este valor alto puede deberse al aumento de la biomasa de *S. foliosa* durante su temporada de crecimiento, que según Zedler (1982) comienza en primavera y termina en otoño. Además, hay que considerar que existen dos factores importantes que producen diferencias en las determinaciones de la producción primaria neta aérea: 1) la gran variabilidad temporal de la biomasa de halofitas en las lagunas costeras de esta región (Zedler y Nordby, 1986), ocasionada por fluctuaciones de las condiciones ambientales, principalmente salinidad (Zedler, 1982; Zedler y Nordby, 1986) y temperatura (Turner, 1979), y 2) la fuerte discrepancia existente entre los diferentes métodos de medición de este parámetro (Linthurst y Reimold, 1978; Shew *et al.*, 1981).

El máximo de la biomasa viva en marzo debe de haber sido causado por el decremento de la salinidad intersticial (Fig. 4) producto del periodo de lluvia; esto concuerda con lo encontrado por Zedler (1982), y Zedler y Nordby (1986).

La disminución de la biomasa viva y el valor mínimo constante de la biomasa muerta de marzo a mayo fueron ocasionados por la intensa precipitación de marzo (116 mm). La lluvia provocó una mortalidad alta de *S. foliosa* debido a que cayó gran cantidad en corto tiempo, lo que provocó dificultades de drenado y ocasionó inundación de las zonas de *S. foliosa*, con el consecuente deterioro (Zedler, 1982). Esto puede explicar la presencia dominante de plantas medianas y la disminución importante de plantas de mayor talla notada en el muestreo de mayo. Zedler y Nordby (1986) observaron un comportamiento similar de las halofitas, en un periodo prolongado de descarga de agua dulce, donde no se encontró un incremento en la media de las tallas, debido a que la vegetación dominante fue de plantas nuevas.

are two important factors that produce differences in the estimates of net aerial primary production which must be considered: 1) the great temporal variability of the biomass of halophytes in coastal lagoons of this region (Zedler and Nordby, 1986), caused by fluctuations in environmental conditions, mainly salinity (Zedler, 1982; Zedler and Nordby, 1986) and temperature (Turner, 1979), and 2) the different methods used to calculate this parameter (Linthurst and Reimold, 1978; Shew *et al.*, 1981).

The maximum of live biomass in March must have been caused by the decrease in interstitial salinity (Fig. 4), product of the rainy season. This concurs with that found by Zedler (1982) and Zedler and Nordby (1986).

The decrease in live biomass and the constant minimum value of dead biomass from March to May were caused by the intense rainfall in March (116 mm). There was high mortality of *S. foliosa* as a result of the large amount of rain that fell in a short period of time, which caused drainage problems and flooded the *S. foliosa* areas, with the consequent deterioration (Zedler, 1982). This can explain the predominance of medium-sized plants and the significant decrease in plants of larger size in May. Zedler and Nordby (1986) observed a similar behaviour of the halophytes during a prolonged period of rainfall, when an increase in the mean of the sizes was not found due to new plants being the dominant vegetation.

The low value of total aerial biomass in May can also be a function of the annual cycle of the biomass of halophytes in this region, which generally reaches its minimum value in winter, according to Marín-Vásquez (1988) who recorded low values in late autumn and winter in Estero de Punta Banda. This coincides with the lower density of live and dead plants found in the same area by Ibarra-Obando and Poumián-Tapia (1991). On the other hand, in the Tijuana Estuary, Winfield (1980) found that the minimum of total aerial biomass of halophytes occurred in March, which represents a slight shift with respect to Bahía San Quintín and Estero de Punta Banda. This can be attributed to the fact that these studies were made in different spaces and times and that Winfield (1980) considered other species besides *S. foliosa*.

The increase in total aerial biomass from May to June and the high value in August resulted from the growth season of *S. foliosa*.

El valor bajo de la biomasa aérea total en mayo también puede estar en función del ciclo anual de la biomasa de halofitas en esta región, el cual generalmente alcanza su valor mínimo en invierno, de acuerdo con Marín-Vásquez (1988), quien encontró valores bajos a finales de otoño e invierno, en el Estero de Punta Banda. Esto corresponde con la menor densidad de plantas vivas y muertas encontradas en la misma zona por Ibarra-Obando y Pumián-Tapia (1991). Por otro lado, Winfield (1980) obtuvo en el Estuario de Tijuana un mínimo de biomasa aérea total para las halofitas en marzo, lo cual muestra un ligero desfase con respecto a Bahía San Quintín y el Estero de Punta Banda. Lo anterior puede atribuirse a que estos estudios se realizaron en espacios y tiempos diferentes y a que el segundo consideró otras especies, además de *S. foliosa*.

El aumento de la biomasa aérea total en el periodo mayo a junio y un valor alto en agosto fueron producto de la temporada de crecimiento de *S. foliosa*. Sin embargo, este incremento de la biomasa no parece estar reflejado en los valores de la biomasa viva y sí en los de la biomasa muerta (65% de la biomasa total), lo que indica que la producción llegó a su máxima capacidad dentro del periodo de estudio.

El tiempo de renovación, que equivale al tiempo de recuperación del recurso, correspondió a 5.4 meses. Este es menor al calculado a partir de los datos de Marín-Vásquez (1988), para esta misma especie en el Estero de Punta Banda, que fue de 7.5 meses, y al calculado con datos de Hopkinson *et al.* (1978), para diferentes especies de *Spartina* en marismas de Louisiana (E.U.A.), que fue de 6.6 meses, aunque los valores de producción primaria neta aérea son más altos en dicho lugar del Golfo de México que en esta región del Pacífico (Zedler, 1982; Zedler y Nordby, 1986). Sin embargo, debe considerarse que la producción primaria neta aérea en estos trabajos se obtuvo a través de metodologías distintas, lo que determina diferencias en los datos producidos (Linthurst y Reimold, 1978) y esto hace difícil una comparación directa entre los resultados.

La tasa de biodegradación, que equivale a 63% en cinco meses, es mayor que la indicada para otras especies del género *Spartina* de la costa este de los Estados Unidos, de 42% en cinco meses, en experimentos que empezaron en primavera, otoño o invierno

However, this increase in biomass does not seem to be reflected in the values of live biomass but it is reflected in those of dead biomass (65% of the total biomass), indicating that production reached maximum capacity during the study period.

The turnover time obtained was 5.4 months. This is lower than that calculated with data of Marín-Vásquez (1988) for *S. foliosa* in Estero de Punta Banda, which was 7.5 months, and that calculated with data of Hopkinson *et al.* (1978) for different species of *Spartina* in Louisiana coastal marshes, which was 6.6 months, though the values of net aerial primary production are higher in the latter than in this region of the Pacific (Zedler, 1982; Zedler and Nordby, 1986). However, it must be taken into account that different methods were used to calculate net aerial primary production in these studies. This produces differences in the data obtained (Linthurst and Reimold, 1978), making a direct comparison between the results difficult.

The rate of decomposition, which was 63% in five months, is higher than that reported for other species of the genus *Spartina* from the eastern coast of the United States, of 42% in five months, in experiments that began in spring, autumn or winter (Montagna and Ruber, 1980). It is also higher than that reported by Winfield (1980) for the decomposition of *S. foliosa* leaves in the Tijuana Estuary, of 45.5% in five months. Therefore, the result of this study can be considered high.

In the first two months (March and April), the rate of decomposition has a maximum value (Fig. 3), due to the rapid loss of soluble compounds in water that occurs in the first phase of decomposition (Coldwell and Delong, 1950; Witkamp and Frank, 1970; Odum *et al.*, 1972). Moreover, the March rains must have accelerated this process, causing the mechanical fragmentation of the material and transporting it towards the exterior of the bags.

In May and June, the decrease in decomposition rate indicates a stage of *slow* biodegradation of more resistant compounds, caused mainly by the action of microorganisms (Waksman *et al.*, 1928; Melin, 1930; Coldwell and Delong, 1950; Odum *et al.*, 1972; McKee and Seneca, 1982). It must be considered that the mesh-size of the bags (1.5 mm) impeded the passage of larger organisms, which play an important role in the process of decomposition (Fenchel, 1970; Welsh, 1975).

(Montagna y Ruber, 1980). También superó los valores de biodegradación de hojas de *S. foliosa* señalados por Winfield (1980) para el Estuario de Tijuana, de 45.5% en cinco meses, por lo que el resultado de este estudio puede considerarse alto.

La tasa de biodegradación de los primeros dos meses (marzo y abril) tiene un valor máximo (Fig. 3), debido a la pérdida rápida de compuestos solubles en agua que ocurre en la primera fase de la biodegradación (Coldwell y DeLong, 1950; Witkamp y Frank, 1970; Odum *et al.*, 1972). Además, las lluvias de marzo deben de haber acelerado este proceso, ocasionando la fragmentación mecánica del material, así como su transporte hacia el exterior de las bolsas.

En el periodo de mayo a junio el decremento de la tasa de biodegradación indica una etapa de biodegradación *lenta* de compuestos más resistentes, llevada a cabo por la acción de microorganismos, principalmente (Waksman *et al.*, 1928; Melin, 1930; Coldwell y DeLong, 1950; Odum *et al.*, 1972; McKee y Seneca, 1982). Debe considerarse que la luz de malla de las bolsas (1.5 mm) impidió el paso de organismos más grandes, que tienen un papel importante en el proceso de biodegradación (Fenchel, 1970; Welsh, 1975).

En los últimos dos meses (julio y agosto), el incremento notable de la tasa de biodegradación puede deberse a un aumento de la temperatura (Fig. 5), de acuerdo con lo mencionado por Montagna y Ruber (1980), y Morris y Lajtha (1986).

La producción total de detrito, de 1,050 t en 222 ha durante los 159 días del estudio, supone una cantidad considerable de materia orgánica; sin embargo, ésta es sólo una estimación que puede tener variaciones importantes, ya que la biomasa puede cambiar de un año a otro en función de diferencias ambientales (Zedler, 1982; Zedler y Nordby, 1986).

Se concluye que la zona de *S. foliosa* de Bahía San Quintín es altamente productiva y con una capacidad de recuperación rápida, comparada con zonas similares de otras lagunas costeras de la región. Asimismo, se considera importante el aporte de detrito de esta especie al sistema lagunar, por lo que se sugiere continuar con investigaciones para avanzar en el conocimiento del origen y destino del material orgánico que se produce en las zonas de marisma.

In the last two months (July and August), the notable increase in decomposition rate may be due to an increase in temperature (Fig. 5), according to that mentioned by Montagna and Ruber (1980) and Morris and Lajtha (1986).

Total detritus production of 1,050 tons in 222 ha during the 159 days of study denotes a considerable amount of organic matter. However, this is only an estimate and may vary significantly, since the biomass can change from one year to another depending on changes in environmental conditions (Zedler, 1982; Zedler and Nordby, 1986).

It is concluded that the *S. foliosa* area in Bahía San Quintín is highly productive and has a rapid recovering capacity, compared with similar areas in other coastal lagoons of the region. Likewise, the contribution of detritus by this species to the lagoon system is considered important, and additional studies are recommended in order to acquire further knowledge of the origin and destiny of the organic material produced in salt marshes.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

This study was part of the project "Flujo de energía de *Spartina foliosa* en Bahía San Quintín, B.C., México", financed by the *Universidad Autónoma de Baja California* and the *Secretaría de Educación Pública*. We thank Juan Carlos Solís Bañuelos and Pablo Rivera Jiménez for their participation.

English translation by Christine Harris.

#### AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue realizada dentro del proyecto Flujo de Energía de *Spartina foliosa* en Bahía San Quintín, B.C. México, financiado por la *Universidad Autónoma de Baja California* y por la *Secretaría de Educación Pública*, instituciones a las que manifestamos nuestro reconocimiento. Se agradece también la participación de Juan Carlos Solís Bañuelos y Pablo Rivera Jiménez.

#### REFERENCIAS

- Barnard, J.L. (1964). Marine Amphipoda of Bahía San Quintín, Baja California. *Pacific Naturalist*, 4: 55-139.

- Bocock, K.L. and Gilbert, O.J. (1957). The disappearance of leaf litter under different woodland conditions. *Plant Soil*, 9: 179-185.
- Coldwell, B.B. and Delong, W.A. (1950). Studies of the decomposition of deciduous forest tree leaves before and after partial decomposition. *Can. J. Agric. Sci.*, 30: 456-466.
- Contreras, F. (1985). Las lagunas costeras mexicanas. 2a. Ed. Centro de Ecode-sarrollo, Secretaría de Pesca, México, 263 pp.
- Dawson, E.Y. (1962). Benthic marine exploration of Bahía de San Quintín, Baja California, 1960-1: Marine and marsh vegetation. *Pacific Naturalist*, 3: 275-280.
- Day, J.W., Jr., Smith, W.G., Wagner, P.R. and Stowe, W.C. (1972). Community structure and energy flow in a salt marsh and shallow bay estuarine system in Louisiana. *Office of Sea Grant Development, L.S.U.*, 170 pp.
- De la Cruz, A.A. (1973). The role of tidal marshes in the productivity of coastal waters. *ASB Bull.*, 20(4): 147-156.
- Downing, J.A. and Anderson, M.R. (1985). Estimating the standing biomass of aquatic macrophytes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 42: 1860-1869.
- Fenchel, T. (1970). Studies on the decomposition of organic detritus from the turtle grass *Thalassia testudinum*. *Limnol. Oceanogr.*, 15: 513-530.
- González-Farías, F. and Mee, L.D. (1988). Effect of mangrove humic-like substances on biodegradation rate of detritus. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 119: 1-13.
- Gorsline, D.F. and Stewart, R.A. (1962). Benthic marine exploration of Bahía San Quintín, Baja California. Marine and Quaternary Geology. *Pacific Naturalist*, 2: 275-280.
- Heald, E.J. (1969). **The production of organic detritus in a south Florida estuary.** Ph.D. dissertation, University of Miami, 110 pp.
- Hopkinson, C.S., Gosselink, J.G. and Parrondo, R.T. (1978). Aboveground production of seven marsh plant species in coastal Louisiana. *Ecology*, 59(4): 760-769.
- Ibarra-Obando, S.E. and Escofet, A. (1987). Industrial development effects on the ecology of a Pacific Mexican estuary. *Environ. Conserv.*, 14: 135-141.
- Ibarra-Obando, S.E. and Poumian-Tapia, M. (1991). The effect of tidal exclusion on salt marsh vegetation in Baja California, Mexico. *Wetl. Ecol. Managm.*, 1(3): 131-148.
- Kirby, C.J., Jr. (1971). The annual net primary production and decomposition of salt marsh grass *Spartina alterniflora* Loisel. in the Barataria Bay estuary of Louisiana. Ph.D. thesis, Louisiana State University, Baton Rouge.
- Linhurst, R.A. and Reimold, R.J. (1978). An evaluation of methods for estimating the net aerial primary productivity of estuarine angiosperms. *J. Appl. Ecol.*, 15: 919-931.
- Mahall, B.E. and Park, R.B. (1975). The ecotone between *Spartina foliosa* (Trin.) and *Salicornia virginica* L. in salt marshes of northern San Francisco Bay. **Carnegie Institute of Washington, Dept. of Plant Biology**, Publ. No. 537.
- Marín-Vásquez, A. (1988). Producción de *Spartina foliosa*, Trin. en el Estero de Punta Banda, B.C. Tesis de licenciatura, **Facultad de Ciencias Marinas, UABC**, Ensenada, México, 53 pp.
- McKee, K.L. and Seneca, E.D. (1982). The influence of morphology in determining the decomposition of two salt marsh macrophytes. *Estuaries*, 5(4): 302-309.
- Mee, L.D. (1978). Coastal lagoons. In: J.P. Riley and R. Chester (eds.), **Chemical Oceanography**, Vol. VII. Academic Press, N.Y., U.S.A., pp. 441-489.
- Melin, E. (1930). Biological decomposition of some types of litter from North American forests. *Ecology*, 11: 72-101.
- Montagna, P.A. and Ruber, E. (1980). Decomposition of *Spartina alterniflora* in different seasons and habitats of a northern Massachusetts salt marsh, and a comparison with other Atlantic regions. *Estuaries*, 3(1): 61-64.
- Morris, J.T. and Lajtha, K. (1986). Decomposition and nutrient dynamics of litter from four species of freshwater emergent macrophytes. *Hydrobiology*, 131: 215-223.

- Neuenschwander, L.F., Thorsted, T.H. and Vogl, R.J. (1979). The salt marsh and transitional vegetation of Bahía de San Quintín. **Bull. Southern Acad. Sci.**, 78(3): 163-182.
- Odum, E.P. (1984). **Ecología**, 3a. Nueva Editorial Interamericana, México, 639 pp.
- Odum, E.P. and De la Cruz, A.A. (1967). Particulate organic detritus in a Georgia salt marsh ecosystem. **Amer. Assoc. Advan. Sci. Publ. No. 83. Estuaries**, pp. 383-388.
- Odum, E.P. and Fanning, M.E. (1973). Comparison of productivity of *Spartina alterniflora* and *Spartina cynosuroides* in Georgia coastal marshes. **Bull. Ga. Acad. Sci.**, 31: 1-12.
- Odum, W.E. (1969). Pathways or energy flow in a south Florida estuary. Ph.D. dissertation, **University of Miami**, 162 pp.
- Odum, W.E. (1970). Utilization of the direct grazing and plant detritus food chains by the striped mullet *Mugil cephalus*. In: J.H. Steele (ed.), **Marine Food Chains**. University of California Press, pp. 222-240.
- Odum, W.E., Zieman, J.C. and Heald, E.J. (1972). The importance of vascular plant detritus to estuaries. **Mem. Coastal Marsh and Estuary Management Symposium**, July 17-18, 1972, Louisiana, pp. 91-113.
- Shew, D.M., Linthurst, R.A. and Seneca, E.D. (1981). Comparison of production computation methods in a southeastern North Carolina *Spartina alterniflora* salt marsh. **Estuaries**, 4(2): 97-109.
- Smalley, A.E. (1959). The role of two invertebrate populations, *Littorina irrorata* and *Orchelimum fidicinum* in the energy flow of a salt marsh ecosystem. Ph.D. thesis, **University of Georgia**, Athens, 126 pp. University Microfilms, Ann Arbor, Michigan.
- Tukey, J.W. (1951). Quick and dirty methods in statistics. Part II. Simple analyses for standard designs. **Proc. 5th Ann. Convention, Amer. Soc. for Quality Control**, pp. 189-197.
- Turner, R.E. (1979). A simple model of the seasonal growth of *Spartina alterniflora* and *Spartina patens*. **Con. Mar. Sci.**, 22: 137-147.
- Waksman, S.A., Tunney, F.G. and Stevens, K.R. (1928). Role of microorganisms in the transformation of organic matter in forest soils. **Ecology**, 9: 126-144.
- Welsh, B.L. (1975). The role of grass shrimp, *Palaemonetes pugio*, in a tidal marsh ecosystem. **Ecology**, 56: 513-530.
- Wiggins, I.L. (1980). **Flora of Baja California**. Stanford University Press, Stanford, 1025 pp.
- Winfield, T.P. (1980). Dynamics of carbon and nitrogen in a southern California salt marsh. Ph.D. dissertation, **University of California, Riverside, and San Diego State University**, San Diego, 76 pp.
- Witkamp, M.N. and Frank, M.L. (1970). Effects of temperature, rainfall and fauna on the transfer of Cs, K, Mg, and mass in consumer decomposer microcosms. **Ecology**, 51: 465-474.
- Yensen, N.P., Glenn, E.P. and Fontes, M.R. (1983). Biogeographical distribution of salt marsh halophytes on the coasts of the Sonoran Desert. **Desert Plants**, 5(2): 76-81.
- Zar, J.H. (1974). **Biostatistical Analysis**. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., 620 pp.
- Zedler, J.B. (1977). Salt marsh community structure in the Tijuana Estuary, California. **Estuarine and Coastal Mar. Sci.**, 5: 39-53.
- Zedler, J.B. (1982). **The ecology of southern California coastal salt marshes: a community profile**. U.S. Fish and Wildlife Service. Biological Services Program, Washington, D.C., 110 pp.
- Zedler, J.B. and Nordby, C.S. (1986). The ecology of Tijuana Estuary, California: an estuarine profile. U.S. Fish and Wildlife Service, **Biol. Rep.**, 85(7.5), 104 pp.
- Zedler, J.B. and Beare, P.A. (1987). Temporal variability of salt marsh vegetation: the role of low salinity gaps and environmental stress. In: D.A. Wolfe (ed.), **Estuarine Variability**. Academic Press, New York, 295-306 pp.
- Zedler, J.B., Covin, J., Nordby, C., Williams, P. and Boland, J. (1986). Catastrophic events reveal the dynamic nature of salt-marsh vegetation in southern California. **Estuaries**, 9: 75-80.