

Tesis defendida por
Juan Carlos Rubio Polania
y aprobada por el siguiente Comité

Dra Ma Elena Solana Arrellano

Co-directora del Comité

Dra Victoria María Díaz Castañeda

Co-directora del Comité

Dr Saúl Álvarez Borrego

Miembro del Comité

Dr José Gómez Valdés

Miembro del Comité

Dr Héctor Reyes Bonilla

Miembro del Comité

Dra María Lucila del Carmen Lares Reyes

Coordinador del Programa de Posgrado en
Ecología Marina

Dr. Jesús Favela Vara

Director de Estudios de Posgrado

Diciembre de 2013

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE
ENSENADA, BAJA CALIFORNIA**



**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS
EN ECOLOGÍA MARINA**

Producción secundaria de la comunidad bentónica asociada a *Zostera marina* en el Estero de
Punta Banda, Ensenada, Baja California, México

Tesis

Para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
Maestro en Ciencias

Presenta:

Juan Carlos Rubio Polania

Ensenada, Baja California, México

2013

Resumen de la tesis de Juan Carlos Rubio Polania, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina. Ensenada, Baja California. Diciembre de 2013.

Producción secundaria de la comunidad bentónica asociada a *Zostera marina* en el Estero de Punta Banda, Ensenada, Baja California, México.

Resumen aprobado por:

Dra. Ma Elena Solana Arrellano

Dra. Victoria María Díaz Castañeda

Esta investigación se realizó con el objetivo de estimar y analizar la variación temporal de la producción secundaria de la comunidad bentónica asociada a una pradera *Zostera marina* en el Estero de Punta Banda, Ensenada, Baja California, México, durante agosto de 2009 a mayo de 2011. Se colectaron bimestralmente 4 muestras de sedimento encontrándose 13,606 organismos de 10 phyla. Mediante el método de pérdida por ignición se determinó que la producción secundaria fluctuó entre 21.61 y 26.56 g AFDW m⁻² y⁻¹, mientras que con métodos empíricos lineales, no lineales y equivalencias, se estimaron valores de producción promedio entre 8.90 y 9.81 g AFDW m⁻² y⁻¹. Se observaron variaciones estacionales y entre muestreos en la producción secundaria y la densidad. Estas variaciones se pueden atribuir al efecto de la temperatura en la tasa metabólica, a variaciones estacionales de la surgencia costera, y a un evento climático ocurrido en enero de 2010. Sin embargo no se presentaron diferencias anuales significativas entre los períodos estudiados, indicando que los eventos El Niño (2009-2010) y La Niña (2010-2011) no afectaron la producción secundaria de la comunidad. Con la comparación entre los métodos de estimación de la producción secundaria se estableció que las equivalencias son el método más económico, sencillo y confiable para estimar la producción secundaria de la comunidad y la existencia de diferencias significativas debidas al uso de logaritmos en los parámetros alométricos. Se concluyó que los organismos de talla grande son los responsables de la producción secundaria del área, por lo que se recomienda el uso de los tamices de 1 mm y 0.500 mm. Sin embargo, para evaluar abundancias de especies en la comunidad bentónica se deben usar los tamices de 1 mm y 0.355 mm, ya que muchos de los miembros de la comunidad son de talla pequeña.

Palabras Clave: **Producción Secundaria, Estero de Punta Banda, Métodos Empíricos, Relación alométrica.**

Abstract of the thesis presented by Juan Carlos Rubio Polanía, as a partial requirement to obtain the Master in Science degree in Marine Ecology. Ensenada, Baja California. December 2013.

Secondary Production of the benthic community associated to *Zostera marina* in the Punta Banda Coastal lagoon, Ensenada, Baja California, México.

Abstract approved by:

Dra. Ma Elena Solana Arrellano

Dra. Victoria María Díaz Castañeda

The purpose of this study was to estimate and compare the secondary production of a benthic community associated to a *Zostera marina* meadow at the Estero de Punta Banda and to study its temporal variation from August 2009 to May 2011. Four bimonthly sediment samples were collected, in which 13,606 organisms belonging to 10 phyla were identified. Through the weight loss-on-ignition method, secondary production values were determined to be 21.61 y 26.56 g AFDW m⁻² y⁻¹. With linear and nonlinear empirical models and equivalences, average production values between 8.90 and 9.18 g AFDW m⁻² y⁻¹ were estimated. Between sampling and seasonal variation in production and density were observed. This variation could be attributed to the effect of temperature on the metabolic rate of the organism, the annual variation in coastal upwelling, and a climatic event that occurred in January of 2010; however, annual average production did not present significant differences between study periods, indicating that El Niño (2009-2010) and La Niña (2010-2011) did not affect secondary production. The comparison between secondary production estimation methods indicated that the equivalences is a more reliable, less complicated, and less expensive method to estimate community production and significant differences due to the use of logarithms in the allometric parameters. Our results indicate that large organisms are responsible for most of the secondary production in this area; therefore, the use of 1 mm and 0.500 mm sieves is recommended for future studies. However, to evaluate the abundance of benthic organisms it is necessary to use 1 mm and 0.355mm sieves because of the small size of many organisms.

Keywords: Secondary Production, Punta Banda coastal lagoon, empiric methods, allometric relationship.

*Este trabajo es el resultado de los vaivenes de la vida,
de los sueños, los hechos, los triunfos y las derrotas,
de la risa y el llanto, las carreras y la parsimonia,
de todo lo se deja atrás, se pierde y se gana*

*De darse cuenta por sí mismo que
para encontrar la verdad basta con
sentarse y escuchar*

Agradecimientos

La culminación de un sueño siempre está acompañada de personas que se encuentran alrededor de quien los está haciendo realidad, en mi caso los podría clasificar en cuatro grupos.

Sinceramente y de corazón agradezco:

Enormemente a Jagannath gracias porque jamás me has abandonado

A mis padres al abuelo y a mi regalo quienes siempre me acompañan y son mi corazón.

A los miembros del comité de tesis por sus comentarios y colaboración, a los profesores de la Universidad Jorge Tadeo Lozano quienes me brindaron su apoyo durante todo el proceso de admisión al posgrado, a los profesores del posgrado de Ecología Marina quienes me incentivaron a encontrar siempre una mejor versión de mí y al pueblo mexicano quienes sin saberlo financiaron mi educación a través de CONACyT.

A las profesoras Elena Solana Arellano y Victoria Díaz Castañeda, quienes me brindaron su apoyo a lo largo de la maestría, durante la realización de este proyecto y en los fluctuantes días de febrero de 2013. Profesora Elena su de nada en el control de cambios de la revisión de uno de los documentos me hizo reír mucho, gracias.

A Olga Uzeta quien fue la persona que me apoyó en las mediciones de biomasa, sin las cuales este trabajo no se hubiese podido realizar.

Al profesor Vicente Ferreira Bartrina por sus oportunos comentarios y explicaciones.

A Mariel Escalante por tomarse el tiempo de leer y releer muchos de los documentos que redacte a lo largo de la maestría y a Andrea Lievana por colaborarme en las correcciones de los diferentes documentos que redacté en inglés, uno de ellos me llevo a conocer gente y lugares realmente asombrosos.

A mis compañeros de mi cohorte, jamás conocí un grupo tan unido como el de nosotros.

A los estudiantes y Profesores del posgrado de Oceanografía Física que prácticamente sin conocerme, me colaboraron en la adquisición de referencias, resolvieron mis dudas y de vez en vez me saludaban en las escaleras.

A mis compañeros del R/V MELVILLE jamás había tenido la oportunidad de divertirme con tantas rocas y a Peter Lonsdale quien me dio la mano cuando menos me lo esperaba.

En realidad haber tenido la oportunidad de estudiar en CICESE fue una aventura que en algunos casos supe aprovechar.

Diviértanse!

Contenido

Resumen	ii
Abstract.....	iii
Agradecimientos.....	v
Lista de Figuras	vii
Lista de Tablas.....	viii
1. Introducción.....	2
2. Antecedentes.....	6
2.1 Objetivo general.....	11
2.2 Objetivos particulares	11
2.3 Hipótesis	11
2.4 Justificación	12
3. Materiales y métodos.....	12
3.1 Área de estudio	12
3.2 Colecta de las muestras.....	14
3.3 Trabajo de laboratorio.....	15
3.4 Procesamiento de los datos	16
3.4.1 Producción secundaria.....	16
3.4.2 Pruebas estadísticas	17
4. Resultados.....	20
4.1 Comunidad bentónica	20
4.2 Producción secundaria	25
4.4 Relación alométrica	35
4.5 Variables ambientales	49
5.1 Comunidad bentónica	54
5.2 Producción secundaria	57
5.3 Relación alométrica	61
Conclusiones.....	63
Referencias bibliográficas	65

Lista de Figuras

Figura 1. Localización y coordenadas geodésicas del EPB. El punto en la figura representa el área muestreada Modificado de Herzka <i>et al.</i> (2009, p.43).	13
Figura 2. Abundancias relativas de los dos períodos evaluados. El color negro corresponde al periodo 2009-2010 y el gris al 2010-2011.	21
Figura 3. Valores de densidad organismos calculados para el período 2009-2010.....	22
Figura 4. Valores de densidad de organismos calculados para el período 2010-2011.....	23
Figura 5. Densidad estacional de los dos períodos muestreados, los números uno y dos fueron asignados para los períodos 2009-2010 y 2010-2011 respectivamente.	24
Figura 6. Producción secundaria estacional medida en laboratorio.	27
Figura 7. Valores de producción secundaria promedio, los números uno y dos fueron asignados a los períodos de muestreo 2009-2010 y 2010-2011 respectivamente.	28
Figura 8. Método grafico predichos vs observados del análisis de residuales.	30
Figura 9. Valores observados vs predichos de los dos períodos.	31
Figura 10. Proporción P/B por grupo taxonómico durante el período 2009-2010.....	35
Figura 11. Proporción P/B por grupo taxonómico durante el período 2010-2011.....	35
Figura 12. Organismos retenidos por tamiz. Los colores negro y gris fueron asignados a los períodos de muestreo 2009-2010 y 2010-2011 respectivamente.....	36
Figura 13. Cantidad porcentual por tamiz de los organismos colectados durante el período 2009-2010.	37
Figura 14. Cantidad porcentual por tamiz de los organismos colectados durante el período 2010-2011.....	37
Figura 15. Valores de densidad de organismos por tamiz para el período 2009-2010.....	39
Figura 16. Valores de densidad de organismos por tamiz para el período 2010-2011.....	40
Figura 17. Valores de producción secundaria promedio por tamiz para el período 2009-2010.....	41
Figura 18. Valores de producción secundaria promedio por tamiz para el período 2010-2011.....	42
Figura 19. Análisis de clasificación realizado con distancia Euclidiana. Se presenta el análisis original y un corte realizado a 200.	51

Figura 20. Análisis de ordenación nMDS realizado con distancia Euclidiana. Se presenta el análisis original y un acercamiento.	52
---	----

Lista de Tablas

Tabla 1. Abundancia total de organismos colectados durante los períodos 2009-2010 y 2010-2011...	20
Tabla 2. Comprobación de supuestos para los datos de densidad de los dos períodos de muestreo....	24
Tabla 3. Comparación de la densidad bimestral con las pruebas de Kruskal-Wallis y de Dunn para el período 2009-2010. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativas.....	25
Tabla 4. Valores de Producción secundaria medida en laboratorio.	26
Tabla 5. Valores de producción secundaria bimestral promedio calculada con el método de equivalencias.....	27
Tabla 6. Coeficiente de variación en porcentaje de las variables de los modelos de producción secundaria y alometría.....	28
Tabla 7. Comparación de las variables utilizadas para el modelo linearizado, las líneas punteadas indican que la prueba no fue realizada bajo la premisa de comprobación de supuestos.....	29
Tabla 8. Valores del R^2 , parámetros y análisis de residuales del modelo de Brey (1990), modificado por Xiping y Lizhe (2010).....	29
Tabla 9. Comparación estadística de las variables utilizadas en el modelo alométrico de producción.	30
Tabla 10. Parámetros calculados por el método Levenberg-Marquardt y análisis de residuales.	31
Tabla 11. Comparación de los diferentes modelos de producción secundaria. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativas.	32
Tabla 12. Comprobación de supuestos de la producción secundaria de los dos períodos evaluados....	33
Tabla 13. Comparación de la producción secundaria bimestral con las pruebas de Kruskal-Wallis y Dunn para el período 2009-2010. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativas.	33
Tabla 14. Valores de probabilidad del ANOVA de una vía y la prueba a posteriori de LSD para la producción secundaria estacional del período 2009-2010.	33
Tabla 15. ANOVA de una vía para la producción secundaria bimestral del período 2010-2011. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativas.	34
Tabla 16. ANOVA de una vía para la producción secundaria estacional del período 2010-2011. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativas.	34
Tabla 17. Valores de los parámetros del modelo alométrico de biomasa tamaño de malla.	43

Tabla 18. Valores de probabilidad de la comparación de retención de organismos en términos de densidad en cada tamiz con las pruebas de Kruskal-Wallis y Dunn para el período 2009-2010. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativa.....	45
Tabla 19. Valores de probabilidad de la comparación de retención de organismos en términos de densidad en cada tamiz con las pruebas de Kruskal-Wallis y Dunn para el período 2010-2011. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativas.	46
Tabla 20. Valores de probabilidad de la comparación de retención de organismos en términos de producción secundaria en cada tamiz con las pruebas de Kruskal-Wallis y Dunn para el período 2009-2010. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativa.....	47
Tabla 21. Valores de probabilidad de la comparación de retención de organismos en términos de producción secundaria en cada tamiz con las pruebas de Kruskal-Wallis y Dunn para el período 2010-2011. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativas.	48
Tabla 22. Variables ambientales tenidas en cuenta.	49
Tabla 23. Matriz de correlación de Pearson. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativas.	53

1. Introducción

Los fondos sedimentarios cubren grandes extensiones del suelo marino y los organismos que residen en ellos constituyen la fauna bentónica, un grupo heterogéneo compuesto por organismos pertenecientes a diferentes phyla (*e.g.* Annelida, Mollusca, Arthropoda, Nematoda, Nemertea etc.), los cuales presentan una amplia gama de hábitos tróficos (*e.g.* sedimentívoros, carnívoros, suspensívoros) (Rouse y Pleijel, 2001), que les ha dado la capacidad de distribuirse sobre o en el interior de fondos sedimentarios (arenas, limos y arcillas), fondos rocosos o vegetados (Baretta-Bekker *et al.* 1998; Gray, 1981).

Entre los organismos pertenecientes a la epifauna e infauna han sido valorados de manera exhaustiva dado que presentan ciclos de vida largos, son relativamente sedentarios y exhiben diferentes grados de tolerancia al estrés, lo que les permite responder rápidamente ante disturbios ocasionados en el sedimento por agentes ambientales o antropogénicos (Philippi *et al.* 1998; Guzmán-Alvis *et al.* 2001) y presentan importancia económica (Simenstad y Fresh, 1995; Boese, 2002).

Los organismos de comunidades bentónicas presentan diferentes hábitos tróficos y ciclos de vida variados (Rouse y Pleijel, 2001). Su biomasa es variable de acuerdo a las condiciones físicas del ambiente, sin embargo al interior de cada ecosistema se mantiene relativamente constante anualmente (Knox, 2001). Los hábitos tróficos y la densidad de la fauna bentónica son algunos de los factores que generan diferencias de biomasa entre ambientes. Los ambientes que presentan los valores más altos de producción secundaria son los habitados por bivalvos suspensívoros (Knox, 2001). La macrofauna herbívora es de gran importancia en el medio bentónico por ser responsable de la producción secundaria (Miller, 2004). Sin embargo organismos de hábitos tróficos generalistas pueden contribuir de manera activa a la producción secundaria de acuerdo con la disponibilidad de alimento (Fauchald y Jumars, 1979).

La producción secundaria es definida como la tasa de cambio de la biomasa animal de una comunidad por unidad de área y tiempo (Gray, 1981; Benke, 1993; Lalli y Parsons, 1997; Baretta-Bekker *et al.* 1998; Miller, 2004; Soliman y Rowe, 2008). Esto convierte los datos de abundancia y biomasa en una medida funcional del flujo de energía en el ecosistema (Valentine-Rose *et al.* 2011).

La producción secundaria ha sido estimada con diferentes métodos, en ambientes diferentes y para especies diferentes (Edgar, 1993; Mistri *et al.* 2001; Tagliapietra *et al.* 2007; Armendáriz y César, 2006). Investigaciones como las de Ali y Salman (1987) y de Alongi y Tenore (1985) encontraron productividades elevadas en especies que presentan múltiples desoves anuales (*e.g. Parhyale basrensis*) y competencia interespecifica entre organismos macrofaunales (*e.g. Capitella capitata*) con organismos pertenecientes a la meiofauna y megafauna. Información que favorece la comprensión del flujo de energía al interior de cualquier ecosistema.

La producción secundaria puede ser estimada utilizando ecuaciones empíricas en las cuales se reemplazan los pesos de los organismos y se hace uso de parámetros de ajuste o parámetros alométricos que deben ser ajustados (Solana *et al.* 2013). Los modelos empíricos utilizan medidas que son obtenidas fácilmente, mientras que por los métodos tradicionales se realizan estimaciones dispendiosas y sujetas a errores metodológicos (Edgar, 1990a; Tumbiolo y Downing, 1994; Mistri *et al.* 2001). El modelo alométrico utilizado en este estudio es el resultante de derivar el peso seco y el peso húmedo de un individuo en ambos casos. Donde w es el peso seco y W es la biomasa (Crisp, 1984):

$$w = \alpha * W^\delta \quad (1)$$

Sea w el peso seco de un individuo y W la biomasa, tomado la derivada de ambos términos tenemos:

$$\frac{dw}{dt} ; \frac{dW}{dt} \quad (\text{Batschelet, 1979, p. 359-361})$$

Debido a que el peso seco y la biomasa se dan de manera desigual las dos expresiones no son iguales:

$$\frac{dw}{dt} \neq \frac{dW}{dt} \quad (\text{Batschelet, 1979, p. 359-361})$$

Teniendo en cuenta que la tasa de los pesos presenta es específica:

$$\frac{1}{W} \frac{dW}{dt} \neq \frac{1}{w} \frac{dw}{dt} \quad (\text{Batschelet, 1979, p. 359-361})$$

Para igualar las tasas involucradas se debe encontrar una constante β tal que:

$$\frac{1}{w} \frac{dw}{dt} = \beta \frac{1}{W} \frac{dW}{dt} \quad (\text{Batschelet, 1979, p. 359-361})$$

Una vez han sido igualadas las dos expresiones tenemos:

$$\frac{dw}{w} = \beta \frac{dW}{W} \quad (\text{Batschelet, 1979, p. 359-361})$$

Integrando en ambos lados obtenemos:

$$\ln(w) = \beta \ln(W) + C \quad (w > 0, W > 0) \quad (\text{Batschelet, 1979, p. 359-361})$$

Despejando y obtenemos:

$$w = e^{\beta \ln W + C} = e^C (e^{\ln W})^\beta \quad (\text{Batschelet, 1979, p. 359-361})$$

Teniendo en cuenta que $e^C = \alpha$, se obtiene como resultado:

$$w = \alpha W^\beta \quad (\text{Batschelet, 1979, p. 359-361})$$

Zostera marina es una de las especies de pastos marinos más estudiada (Fonseca y Uhrin, 2009). Se distribuye frecuentemente en áreas protegidas del oleaje en zonas templadas donde se mantiene sumergida durante marea alta y flotando parcialmente en marea baja, aunque también puede encontrarse en la zona intermareal. Las praderas de *Zostera marina* son

sistemas de alta producción secundaria (Ibarra-Obando *et al.* 2007; Fonseca y Uhrin, 2009), que generan cambios en la composición de especies, riqueza y uniformidad de las comunidades de macrofaunales bentónicos con respecto a zonas sin cubierta vegetal (Turner y Kendall, 1999; Knox, 2001).

2. Antecedentes

Las comunidades bentónicas presentes en diferentes áreas en el Estero de Punta Banda (EPB) han sido evaluadas por diferentes autores. Breton-Santiago (1993) evaluó la distribución espacio-temporal de *Cerithidea californica* al interior del EPB en el lado opuesto de la barra de arena en la cabeza y boca del estero (“la grulla” y “El Tony’s” respectivamente). El autor reporta una densidad de 179 ind m⁻² en verano, mientras que en invierno la densidad fue de 44 ind m⁻²; no encontró diferencias significativas entre temporadas. En términos de biomasa, los valores más altos son reportados para febrero (0.48 g) y una mínima de 0.12 g en abril. El autor establece que las densidades reportadas son resultado del método de muestreo utilizado en el cual sólo colectaban los organismos observados en la superficie. La fluctuación de la densidad la atribuye a un efecto del aumento de la tasa metabólica de los organismos manifestada en una mayor actividad alimenticia y reproductiva observada en verano, mientras que en invierno los organismos se encuentran en estado de latencia. Así mismo establece que la diferencia observada entre estaciones se debe a las fluctuaciones observadas en la estación cercana a la boca del EPB presenta menor estabilidad. En cuanto a la biomasa los valores más altos de invierno son atribuidos a la disminución en la actividad de los organismos, mientras que en verano se da un aumento en el gasto energético lo cual genera una disminución en biomasa.

Gracia (1992) estudió la respiración de un subsistema bentónico al interior del EPB en dos estaciones, una ubicada en la cabeza del estero y la otra localizada en la boca en inmediaciones del complejo habitacional que se encuentra sobre la barra de arena. La autora reporta valores de respiración biológica promedio total menores en la boca que en la cabeza del estero (0.91 y 1.19 g O₂ m⁻² dia⁻¹ respectivamente). Sumado a esto reporta mayor respiración en los meses cálidos y mínima en los fríos. La autora establece que la variación estacional observada en el EPB es similar a la reportada por otras investigaciones realizadas

en ambientes bentónicos similares. También establece que hay mayor respiración en hábitats con sedimento fino con altos contenidos de materia orgánica, ambiente propicio para organismos infaunales. Así mismo observó un aumento en el pastoreo asociado a épocas con mayor tasa metabólica.

En las planicies lodosas del EPB a nivel taxonómico de familia Wauman-Rojas (1998) identificó 16,274 organismos encontrados en sedimentos de tipo arenoso limoso y arenoso. La riqueza de especies fue mayor en el área que comprende la reserva ecológica situada sobre la barra de arena; sumado a esto, la presencia de anélidos poliquetos pertenecientes a las familias Capitellidae, Syllidae y de oligoquetos podrían indicar en el EPB posibles signos de contaminación, condiciones anóxicas y cambios de salinidad.

Talley *et al.* (2000), evaluaron la macrofauna del EPB en áreas con presencia de *Zostera marina* y áreas sin vegetación ubicadas en el extremo opuesto a la barra de arena. Los autores reportan valores bajos de riqueza en las áreas evaluadas, las cuales se encuentran hacia la boca del estero. Los organismos más abundantes en la investigación fueron los poliquetos entre los cuales los organismos de las familias Capitellidae y Nereididae fueron los más importantes.

Solana *et al.* (2013) estimaron la producción secundaria del EPB a partir de un modelo empírico con el cual se obtuvo un valor de $14.8 \text{ g AFDW m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ (peso seco libre de cenizas por sus siglas en inglés), para el período comprendido entre de junio de 2008 y junio 2009. El modelo utilizado se comparó con el propuesto por Brey (1999) y con las equivalencias de Crisp (1984) (ver Xiping y Lizhe, 2010, equivalencias); dicha comparación permitió establecer que para el área de estudio el modelo de Brey (1999) no es robusto, mientras que las equivalencias son el método más adecuado para estimar la producción secundaria del EPB. A su vez establecieron que al utilizar sólo dos tamaños de luz de malla (1 mm y 0.500 mm), se puede estimar la abundancia de la macrofauna bentónica de manera confiable.

En otras latitudes se han realizado diversas investigaciones enfocadas en la estimación de la producción secundaria de comunidades bentónicas. Edgar (1990a) calculó la producción secundaria de tres hábitats: planicies intermareales, hábitats de algas artificiales (fibras de sogas) y praderas de *Amphibolis antarctica* en el Oeste de Australia, los cálculos de la producción de la macrofauna se realizaron teniendo en cuenta grandes grupos (Polychaeta, Mollusca, Crustacea), los valores calculados a partir de un análisis de regresión para dichos grupos, en el cual se comparó la producción secundaria y el diámetro de malla del tamiz. El autor observó diferencias significativas entre los análisis de regresión (los anfípodos de la familia Caprellidae fueron diferentes al resto). Los valores más bajos de producción secundaria fueron los presentados por los crustáceos y moluscos presentes en el tamiz de 0.500 mm (0.023 mg AFDW), mientras que el valor más elevado fue el presentado por los moluscos retenidos en el tamiz de 5.6 mm (18.1 mg AFDW). El autor sugiere separar los organismos juveniles de los adultos debido a la diferencia de tamaños, puesto que la tasa de producción secundaria disminuye con el aumento de la talla, además que factores como la temperatura tienen un impacto significativo sobre la producción secundaria.

Edgar (1990b) estimó la producción secundaria de dos ambientes con diferentes grados de exposición a la acción del oleaje en los cuales se presentaron diferentes especies de pastos marinos, utilizando la ecuación de regresión general (de tipo alométrico):

$$P = 0.0051 * B^{0.78} T^{0.91} \quad (\text{Edgar, 1990b, p.220})$$

Donde P es la producción secundaria diaria expresada en μg , B es la biomasa diaria expresada en μg y T es la temperatura en $^{\circ}\text{C}$. Sumado a lo anterior, el autor realiza estimaciones diarias de la producción secundaria macrofaunal, requiriendo poco esfuerzo de muestreo al realizar medidas directas. Este autor establece que las áreas con cobertura de pastos marinos presentan valores elevados de producción secundaria, biomasa y abundancia, con respecto a áreas que carecen de vegetación ($42.2 \text{ g AFDW m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ y $24.3 \text{ g AFDW m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ respectivamente). Además, determinó que las diferencias entre sitios son menores a las diferencias observadas al

interior de cada sitio, debido a la distribución de las especies de pastos marinos y los cambios en la granulometría entre parches. Edgar (1990b) también documentó que la producción secundaria no estuvo correlacionada con la biomasa de los rizomas ni con la biomasa del desecho de los pastos marinos.

Teniendo en cuenta el papel que juega la temperatura y la profundidad en la producción secundaria Tumbiolo y Downing (1994) propusieron un modelo empírico en el cual están presentes dichas variables:

$$\text{Log } P = 0.18 + 0.97 \log B - 0.22 \log W_m + 0.04 T_b - 0.14 T_b \log (Z + 1) \quad (\text{Tumbiolo y Downing, 1994, p.168})$$

Donde P es la producción secundaria, W_m es el valor máximo de biomasa, Z es la profundidad y T_b la temperatura. Los autores indican que este modelo es mejor a los propuestos anteriormente debido a la importancia del efecto que tiene la temperatura y la profundidad en el crecimiento de los organismos. Adicionalmente, encontraron que, para la producción secundaria, el Q_{10} está entre 2 y 2.5, y que hay una disminución en la calidad del alimento con el aumento de la profundidad.

En cuanto al efecto de *Zostera marina* sobre la comunidad bentónica, Turner y Kendall (1999) sobre el sublitoral del río Yealm, Inglaterra, observaron en áreas con cobertura vegetal valores bajos de equitabilidad y una gran cantidad de especies raras. Los autores reportan que en áreas sin vegetación las densidades son 4 veces menores a áreas con cobertura vegetal y menor ocurrencia de especies raras y menor predominio de anélidos poliquetos y crustáceos tanaidáceos.

Mistri *et al.* (2001) estimaron la producción secundaria de tres estaciones ubicadas en diferentes zonas de una laguna salobre ubicada en el delta del Po, en la parte alta del mar Adriático, los valores estimados estuvieron en el rango de 16.6 g AFDW $\text{m}^{-2} \text{y}^{-1}$ y 107.4 g AFDW $\text{m}^{-2} \text{y}^{-1}$. En la investigación se compararon cinco modelos propuestos para comunidades macrofaunales. En esta investigación se estableció que el modelo más realista y

que refleja mejor los niveles de producción del sistema es el formulado por Tumbiolo y Downing, (1994).

Xiping y Lizhe (2010) utilizaron la fórmula empírica de Brey (1990) para calcular la producción secundaria promedio de la macrofauna bentónica en manglares de la bahía Tong'an, en China. La producción estimada de la macrofauna en esa zona fue de 13.24 g de AFDW $\text{m}^{-2} \text{y}^{-1}$, la cual corresponde al valor promedio anual. Xiping y Lizhe (2010) también establecieron que la producción al interior del manglar fue menor a la observada fuera de este ecosistema (12.22 g de AFDW $\text{m}^{-2} \text{y}^{-1}$ a 15.29 g de AFDW $\text{m}^{-2} \text{y}^{-1}$ respectivamente), sin embargo los valores obtenidos en estos dos ambientes no presentan diferencias estadísticamente significativas. Los autores expresan que en hábitats de manglar, donde el ambiente es hipóxico y de alta salinidad, los valores de producción secundaria se ven afectados negativamente.

2. Objetivos e hipótesis

2.1 Objetivo general

Estimar y comparar la producción secundaria para los períodos 2009-2010 y 2010-2011, de la comunidad bentónica asociada a *Zostera marina*, en el EPB, Ensenada, Baja California, México.

2.2 Objetivos particulares

- Evaluar la producción secundaria de la comunidad de macrofaunal.
- Determinar si existen diferencias anuales en la producción secundaria.
- Evaluar si existen diferencias en la retención de organismos en términos de densidad de individuos y producción secundaria en nueve tamices con diámetros de malla entre 5.6 mm y 0.355 mm.
- Determinar qué método es más adecuado para cuantificar la producción secundaria en el EPB entre el modelo propuesto por Brey (1990) y modificado por Xiping y Lizhe (2010) o el método de equivalencias.

2.3 Hipótesis

- La producción secundaria presenta diferencias estadísticamente significativas entre los años.
- A mayor producción primaria de *Zostera marina* habrá mayor producción secundaria de la macrofauna bentónica.
- Es posible minimizar el número de tamices obteniendo una estimación adecuada de la producción secundaria.

2.4 Justificación

La carencia de información respecto a estimaciones de producción secundaria realizadas por métodos empíricos que faciliten la evaluación de comunidades bentónicas de un área Ramsar como lo es el EPB, durante años con condición El Niño y La Niña, hace que esta investigación sea pertinente, sobre todo teniendo en cuenta que el EPB cumple la función de zona de criadero de especies de peces, invertebrados y algunas aves costeras, las cuales que se alimentan de manera activa de organismos macrofaunales (Navarro, 1985; Palacios *et al.* 1991; Maimone, 2000). Entre las aves que se reproducen, invernan y tienen paradas migratorias en el EPB están *Sternula antillarum browni*, *Charadrius nivosus*, y *Calidris mauri* respectivamente (Massey y Palacios, 1994; Maimone y Mellink, 2003); estas aves presentan patrones de distribución y abundancia determinados por la presencia de invertebrados bentónicos (Colwell y Landrum, 1993), sumado a esto el EPB favorece la conservación de las poblaciones de dichas especies (Palacios *et al.* 1991).

3. Materiales y métodos

3.1 Área de estudio

El EPB se encuentra a lo largo de la orilla sureste de la bahía de Todos Santos entre los 31°43'-46' N y 116° 37'-40'O con un área de 21 km² (Siqueiros-Beltrones *et al.* 1991) (Figura 1), separada por una barrera arenosa que se extiende por 7 km, la cual aumentó su tamaño durante épocas geológicas recientes (Acosta-Ruiz y Álvarez-Borrego, 1974), su boca no supera los 150 m de ancho en marea baja (Álvarez-Borrego *et al.* 1975) y presenta un rango máximo de marea de 2.5 m y una marea promedio de 1.04 m (Pritchard *et al.* 1978). Las corrientes en el EPB, son principalmente corrientes de mareas las cuales son más fuertes en la boca y disminuyen su amplitud al dirigirse hacia la cabeza (Pritchard *et al.* 1978). Las variaciones del nivel del agua y rapidez de la corriente son debidas a la fuerza de las corrientes astronómicas que presentan un intervalo de fluctuación entre 50 a 100 cm s⁻¹

(Pritchard *et al.* 1978); la corriente de marea estimada por Pritchard *et al.* (1978) es de 5 cm s^{-1} . Durante el ciclo de marea, se desaloja el 60% del agua presente en el EPB, indicando que tiempos de residencia bajos (De la Paz Vela, 1978).

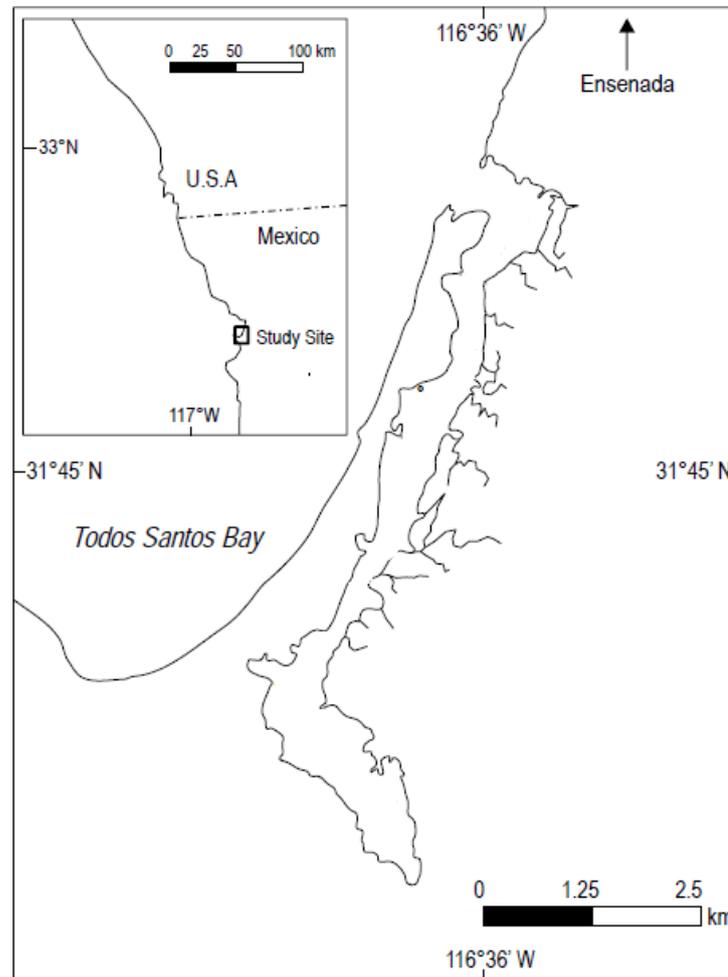


Figura 1. Localización y coordenadas geodésicas del EPB. El punto en la figura representa el área muestreada Modificado de Herzka *et al.* (2009, p.43).

Esta laguna costera se caracteriza por comportarse como un antiestuario, es decir, que la salinidad aumenta desde la boca hacia el interior (Álvarez-Borrego *et al.* 1975; Álvarez-Borrego *et al.* 1984). Este comportamiento se presenta en años normales (Galindo-Bect *et al.* 1999), sin embargo en años con eventos El Niño el EPB se comporta como un estuario debido al aumento en la precipitación y escurrimiento (Galindo-Bect *et al.* 1999), donde las

condiciones cambian y las mayores concentraciones de nutrientes y demás variables son mayores en la boca del EPB (Galindo-Bect *et al.* 1999).

Las condiciones fisicoquímicas del EPB difieren entre la boca del mismo y su cabeza. En la boca el oxígeno disuelto y el pH presentan valores más altos que los observados en la parte interna, debido a que el flujo de mareas es atenuado por las praderas de pastos marinos (*Zostera marina*), lo que favorece la precipitación del material orgánico que entra suspendido por la boca del EPB (Celis-Ceseña y Álvarez-Borrego, 1975).

Los intervalos anuales de las principales variables fisicoquímicas del EPB fueron establecidas por Acosta-Ruiz y Álvarez-Borrego (1974) y Celis-Ceseña y Álvarez-Borrego (1975), entre las que sobresalen que la temperatura se mantiene en un rango entre 12 a 26°C, el pH entre 7.77 y 8.50, la salinidad entre 33.25 y 37.36, y el oxígeno disuelto entre 3.39 y 7.04 ml L⁻¹

El EPB recibe agua de surgencia proveniente de Punta Banda debido a la dinámica de la Bahía de Todos Santos; dicha agua llega a la boca del EPB luego de ser acarreada durante cinco días a una velocidad máxima de 30 cm seg⁻¹ (Millán-Núñez *et al.* 1981). La productividad primaria es mayor en la parte interior en comparación con la boca, la productividad del cuerpo de agua está asociada a la productividad de las macroalgas, pastos marinos y el fitobentos, donde los organismos con mayor importancia son los pertenecientes a los géneros *Nitzschia*, *Denticula* y *Amphora*, a pesar de que los nanoflagelados son los organismos más abundantes (Millán-Núñez y Millán-Núñez, 1987; Siqueiros-Beltrones, 1991). Muñoz-Anderson y Millán-Núñez (1991), reportan valores de productividad primaria entre y 3.57 y 68.32 mg C m⁻³ h⁻¹.

3.2 Colecta de las muestras

Del 7 de junio del 2009 al 31 de mayo de 2011, se colectaron bimestralmente 4 muestras durante marea baja, al interior de la pradera de *Zostera marina* ubicada en 31°45'12'' N y 116°37'38'' O. Las muestras se tomaron por medio de un nucleador de 15 cm de diámetro y 18 cm de altura, con un área total de 176.7 cm². El material colectado se colocó en bolsas

plásticas herméticas y se fijó usando una solución de formalina al 7%. Las muestras fueron lavadas y tamizadas usando una serie de tamices con 9 diferentes diámetro de malla (5.6, 4.0, 2.8 2.0, 1.4, 1.0, 0.710, 0.500 mm). También se midió la temperatura y la salinidad utilizando un refractómetro Leica. Sumadas a estas dos variables ambientales se tuvo en cuenta los valores de clorofila satelital, el índice oceánico El Niño (ONI por sus siglas en ingles) y el índice de bajamar media inferior (BMI).

Los valores de clorofila satelital mensual de 4 km, fueron obtenidos de las bases de datos de la NASA a través de la página de internet OceanColor WEB (NASA:http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/l3?sen=A&per=MO&prd=CHL_chlor_a), y procesados utilizando una rutina elaborada en MATLAB.

El índice de bajamar media inferior es el promedio de la bajamar diaria más baja, durante el período considerado en cada estación (UNAM: <http://www.mareografico.unam.mx/Mareografico/Pages/productos/Definiciones.jsp>). Finalmente el ONI es un índice que calcula la diferencia entre el valor observado de temperatura y el promedio de los episodios registrados desde 1950. El índice presenta valores positivos y negativos, los primeros indican anomalías cálidas, mientras que los negativos se refieren a anomalías frías, dichas anomalías son significativas cuando presenta valores que se encuentran por fuera del rango entre -0.5 y 0.5 (NOAA: http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_change.shtml).

3.3 Trabajo de laboratorio

Para separar la fauna colectada en cada tamiz, cada muestra fue lavada con agua corriente utilizando una columna de nueve tamices. Todos los organismos retenidos por tamiz fueron separados y clasificados en grandes grupos utilizando un microscopio estereoscopio, para establecer su abundancia. Posteriormente se colocaron en viales de 4 ml y preservaron en etanol al 70%. El peso húmedo por grupo y por tamiz, se obtuvo utilizando una balanza de

precisión Denver Instrument M220D con resolución de 0.001 g los valores obtenidos fueron registrados en hojas de cálculo de Excel.

Para la medición de la producción secundaria se utilizó la metodología de Tagliapietra y Sigovini (2010), modificada teniendo en cuenta diseños experimentales realizados en el laboratorio para establecer la temperatura que da mejores resultados. Para lo cual se seleccionó al azar una muestra correspondiente a cada mes evaluado. Todo el contenido de la muestra fue introducido en crisoles tarados y se llevaron a una estufa a 60°C durante 24 horas; luego las muestras fueron colocadas en desecadores por espacio de una hora y su peso fue registrado. Posteriormente las muestras se llevaron a una mufla a 470°C por seis horas, luego las muestras fueron llevadas al desecador por 24 horas y su peso fue nuevamente registrado. La diferencia entre el peso seco y el peso seco libre de cenizas da como resultado el valor de producción secundaria de cada muestra.

3.4 Procesamiento de los datos

3.4.1 Producción secundaria

Con los datos de densidad y biomasa fueron construidas bases de datos por año y estación climática, con el fin comparar los dos períodos muestreados, a estos datos les fue calculado el coeficiente de variación el cual puede ser utilizado como estimador de la capacidad de linearizar un modelo, debido a que datos con alta variabilidad dan estimaciones sesgadas ocasionadas por el cambio de distribución sustentado por el uso de logaritmos (Packard, 2011; Packard *et al.* 2010; Packard *et al.* 2009).

Con los valores de biomasa se realizó la estimación de la producción secundaria utilizando el método de equivalencias, para pasar de peso húmedo a peso seco y de peso seco a peso seco libre de cenizas:

Proporción de peso húmedo a peso seco: 5:1

Proporción de peso seco a peso seco libre de cenizas: 10:9

Posteriormente fue realizada la estimación de la producción secundaria con el modelo propuesto por Brey (1990) y modificado por Xiping y Lizhe (2010):

$$\log P = \alpha + \beta \log B + \delta \log A \quad (2)$$

Donde P es la producción secundaria ($\text{g m}^{-2}\text{t}$), B es la biomasa colectada (g m^{-2}), A es la densidad (individuo m^{-2}); y α , β y δ son parámetros de ajuste. Para la obtención de dichos parámetros de ajuste, se utilizaron los valores obtenidos por Solana *et al.* (2013), para la misma área durante el período 2008-2009.

Luego fue calculado un modelo utilizando el método Levenberg-Mardquardt que es numérico iterativo que minimiza la suma de cuadrados del error entre la función ajustada y los datos (Gavin, 2011), deteniéndose cuando alcanza un mínimo (Flannery *et al.* 1986).

Para determinar la relación entre la biomasa y el tamiz se utilizó el siguiente modelo:

$$B = \alpha S^\beta \quad (3)$$

Donde B es la biomasa retenida, S es el tamaño de malla de cada tamiz, y α , β son parámetros alométricos que deben ser ajustados.

3.4.2 Pruebas estadísticas

Con el fin de determinar el uso de pruebas paramétricas o no paramétricas, los datos de biomasa, producción y densidad fueron sometidos a la comprobación de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza, ya que la distribución normal asegura una interpretación o inferencia válida y confiable, al utilizar estadística paramétrica (Mohd y Bee, 2010), mientras que la homogeneidad de varianza es una propiedad que los datos deben cumplir para determinar el tipo de prueba que se puede llegar a utilizar, donde las no paramétricas son menos robustas (Zar, 1996).

El supuesto de distribución normal de los datos, se evaluó utilizando la prueba de Shapiro-Wilks; la cual es un análisis de varianza para probar normalidad. Esta prueba aporta un valor

de significancia, eliminando la subjetividad asociada a los métodos gráficos, permitiendo hacer pruebas de hipótesis más confiables (Shapiro y Wilk, 1965; Liang *et al.* 2009).

La prueba de hipótesis planteada fue:

$$H_0: E [x] = \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma}} e^{-\frac{(x-\mu)^2}{2\sigma^2}}; \text{ los datos se distribuyen normalmente.} \quad (4)$$

$$H_a: E [x] \neq \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma}} e^{-\frac{(x-\mu)^2}{2\sigma^2}}; \text{ los datos no se distribuyen normalmente.} \quad (5)$$

Para evaluar el supuesto de homogeneidad de varianza se utilizó la prueba de Bartlett, la cual es el resultado de una modificación hecha por Bartlett de la prueba desarrollada por Neyman y Pearson. La prueba de Bartlett es insesgada para cualquier tamaño de muestra. En términos de potencia dicha prueba aporta el mejor resultado posible el cual es un coeficiente de máxima verosimilitud (Ayers *et al.* 2005; Huerta, 2012).

Este supuesto fue evaluado para la comprobación de supuestos como requisito para la utilización de pruebas paramétricas (Zar, 1986), y para el análisis de residuales de los modelos lineales y no lineales calculados para la estimación de la producción secundaria (Diez *et al.* 2011). La prueba de hipótesis planteada para la comprobación de este supuesto fue:

$$H_0: \sigma_1^2 = \sigma_2^2 \quad (6)$$

$$H_a: \sigma_i^2 \text{ son heterogéneas} \quad (7)$$

Todas las pruebas estadísticas y modelos lineales y no lineales fueron elaborados con el software Statistica 7. Para establecer la relación entre la densidad de la comunidad bentónica, la producción secundaria, la densidad de tallos m^{-2} y la producción de *Zostera marina* y las variables ambientales se realizó un análisis de correlación de Pearson, dicho análisis permite establecer cómo están relacionadas dos variables utilizando como herramienta una relación lineal que presenta valores entre 1 y -1 (Zar, 1996). Utilizando el Software PRIMER 6 se realizaron análisis de clasificación (CLUSTER por sus siglas en inglés) y el escalamiento multidimensional no métrico (nMDS por sus siglas en inglés) como análisis de ordenación utilizando distancia euclidiana. Estos análisis permiten ordenar los conjuntos de variables de

acuerdo al grado de similitud que presentan (Linares, 2001). Aunado a esto, el nMDS construye un mapa o configuración de las muestras en espacio bidimensional, a través de un algoritmo iterativo (número de iteraciones = 1000) a partir de una matriz de distancia euclidiana (Clarke y Gorley, 2006). La información comparada es representada en un mapa adimensional, donde las distancias relativas entre puntos (en este caso variables ambientales), están en el mismo rango de la disimilitud relativa. Las variables ambientales que se encuentren más cercanas presentarán mayor relación (Clarke y Warwick, 2001). El análisis aporta un valor de estrés, el cual indica la confiabilidad de representar en un espacio bidimensional la relación entre las variables (Clarke y Warwick, 2001).

4. Resultados

4.1 Comunidad bentónica

Fueron colectados 13,606 organismos pertenecientes a 10 phyla y 13 clases (Tabla 1). Los nemátodos fueron el grupo más abundante (5,273 individuos), seguido por los poliquetos (4,229 individuos), los cuales fueron el grupo más frecuente. Las abundancias más bajas fueron observadas en cuatro clases, las cuales presentaron valores menores a 15 organismos, junto con el grupo de huevos y otros. Este último grupo lo constituyeron individuos que no fueron identificados debido al estado en el que se encontraron (Tabla 1).

Tabla 1. Abundancia total de organismos colectados durante los períodos 2009-2010 y 2010-2011.

Phyllum	Clase	Abundancia 2009-2010	Abundancia 2010-2011	Abundancia Total
Annelida	Polychaeta	3,030	1,199	4,230
	Oligochaeta	1	0	
Mollusca	Bivalvia	83	29	1,433
	Gastropoda	647	674	
Arthropoda	Malacostraca	677	889	2,392
	Maxillopoda	36	8	
	Ostracoda	572	205	
	Insecta	3	2	
Nematoda		2,616	2,657	5,273
Cnidaria	Anthozoa	125	4	129
Nemertea	Anopla	81	20	101
Platyhelminthes	Turbellaria	5	8	13
Phoronida		6	3	9
Sipuncula	Sipunculidea	0	1	1
Protozoa	Foraminífera	6	8	14
Huevos		0	3	3
Otro		2	6	8
Total de organismos		7,890	5,716	13,606

El período de muestreo 2009-2010 presentó una abundancia de 7,890 organismos, siendo los phyla más abundantes Annelida y Nematoda, los cuales representaron el 72% del total de organismos colectados (Tabla 1, Figura 2). Durante el período 2010-2011 los mismos phyla fueron los más abundantes, siendo Nematoda el grupo taxonómico con mayor número de

organismos (abundancia relativa 47%) (Tabla 1, Figura 2). En los dos períodos de muestreo los poliquetos de la familia Nereididae fueron los anélidos más frecuentes.

La abundancia observada en los phyla Arthropoda y Mollusca se mantuvo en un rango intermedio con respecto a los demás grupos, dichos phyla presentaron valores más altos durante el segundo período evaluado. Los valores de abundancia del resto de los phyla fueron bajos, lo cual se reflejó en valores de abundancia relativa menores al 2% (Tabla 1, Figura 2).

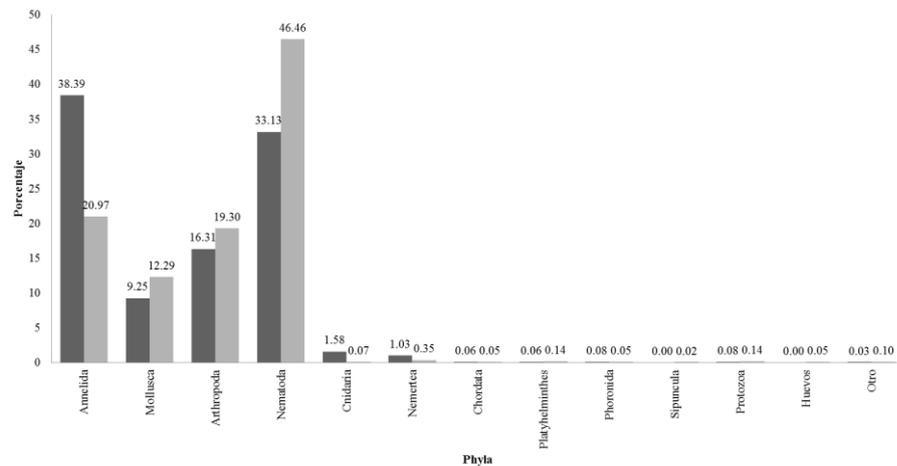


Figura 2. Abundancias relativas de los dos períodos evaluados. El color negro corresponde al periodo 2009-2010 y el gris al 2010-2011.

La densidad bimestral de organismos en la investigación fluctuó entre 1,838 ind m⁻² y 45,659 ind m⁻². Dichos valores se observaron en el período 2009-2010, en los meses de enero y agosto respectivamente; en este período se pudo observar una disminución gradual de la densidad de organismos, posteriormente se presentó un aumento marcado en el mes de abril. Los poliquetos y nemátodos fueron los organismos más frecuentes, mientras que los artrópodos presentaron densidades más elevadas que los moluscos durante los tres primeros meses del período (Figura 3).

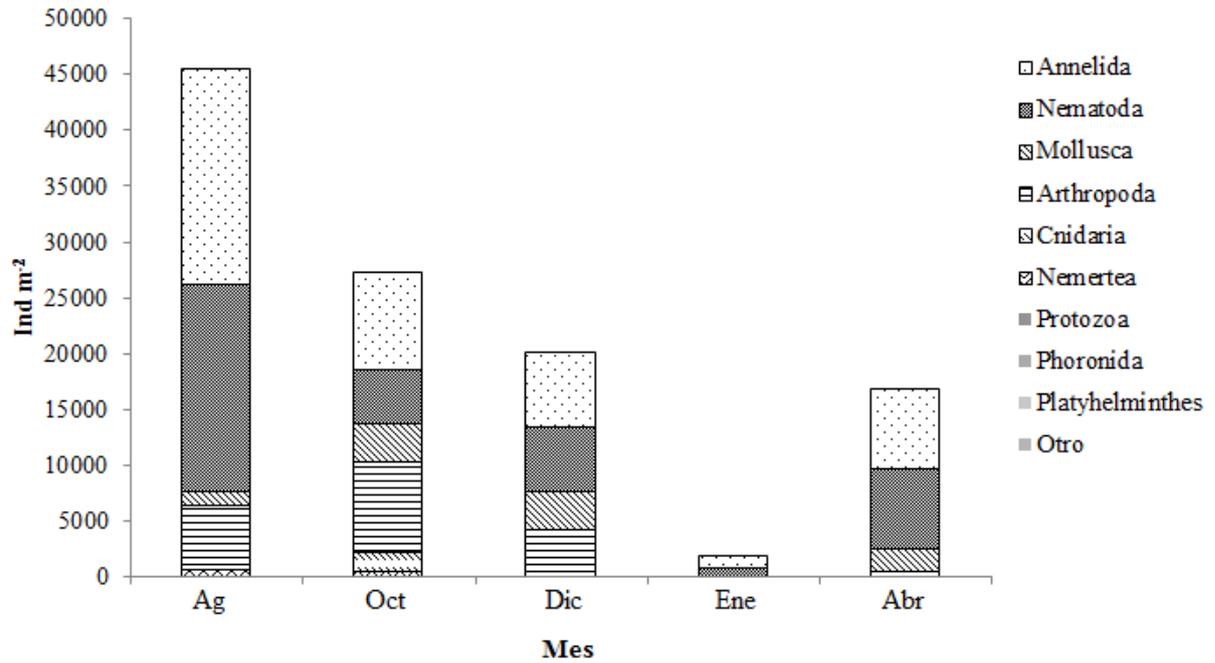


Figura 3. Valores de densidad organismos calculados para el período 2009-2010.

La densidad de organismos del período 2010-2011 fluctuó entre 5,529 ind m⁻² en marzo a 25,721 ind m⁻² en julio. Durante este período se observó un patrón similar en la disminución de la densidad de organismos a la del período 2009-2010, sin embargo el mes de septiembre presentó un comportamiento anómalo al patrón general. El período 2010-2011 se caracterizó por presentar mayor cantidad de nemátodos que el período 2009-2010, siendo, junto con los poliquetos y crustáceos, los organismos más abundantes y frecuentes (Figura 4).

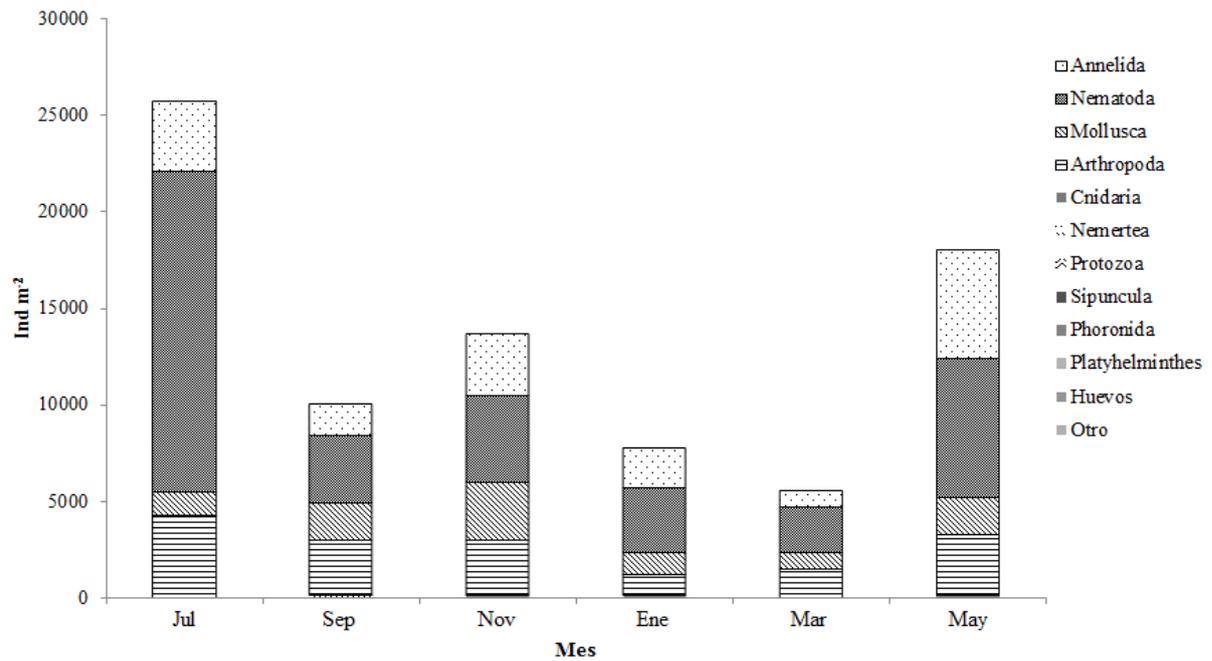


Figura 4. Valores de densidad de organismos calculados para el período 2010-2011.

La densidad estacional de organismos fluctuó entre 7,735 ind m⁻² durante el invierno del período 2010-2011 y 45,659 ind m⁻² en verano del período 2009-2010. El período 2009-2010 presentó mayores densidades durante todas las estaciones con respecto a las observadas en el período 2010-2011 (Figura 5).

Estacionalmente los dos períodos evaluados presentaron un patrón similar de disminución gradual en la densidad de organismos hacia la estación invernal y luego un aumento marcado en primavera. La anomalía bimestral observada durante el período 2010-2011 es imperceptible al observar la densidad de manera estacional (Figura 5).

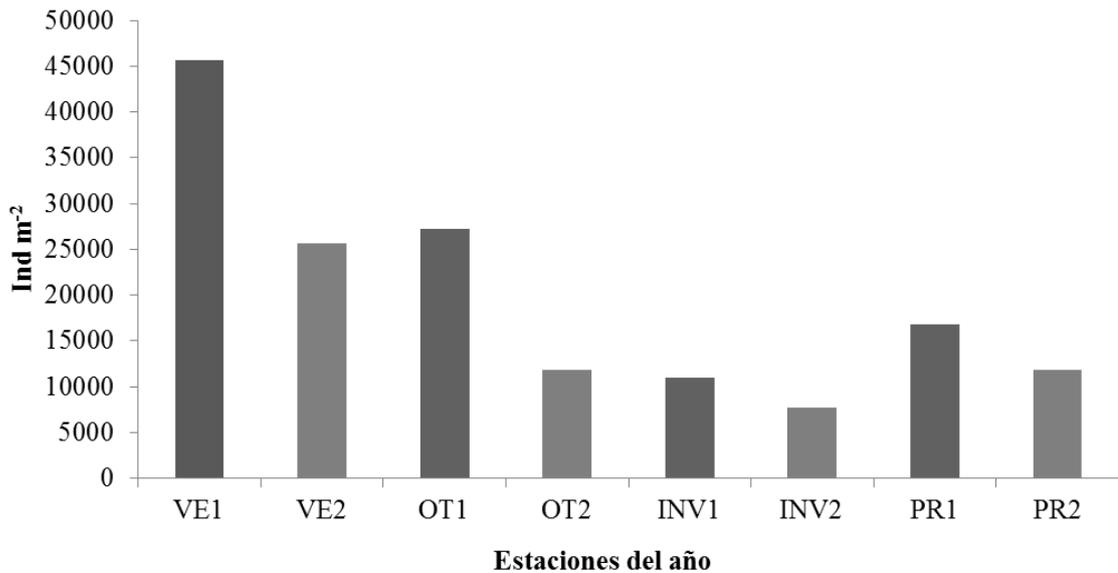


Figura 5. Densidad estacional de los dos períodos muestreados, los números uno y dos fueron asignados para los períodos 2009-2010 y 2010-2011 respectivamente.

Durante el período 2009-2010 la densidad bimestral y estacional no cumplió el supuesto de homogeneidad de varianza (Tabla 2), por lo cual se utilizaron las pruebas de Kruskal-Wallis y Dunn.

Tabla 2. Comprobación de supuestos para los datos de densidad de los dos períodos de muestreo.

Período 2009-2010						
Meses	Ag	Oct	Dic	Ene	Abr	
Shapiro-Wilk (<i>p</i>)	0.246	0.301	0.830	0.414	0.716	
Bartlett (<i>p</i>)			0.0002			
Estación del año	VE1	OT1	IN1	PR1		
Shapiro-Wilk (<i>p</i>)	0.246	0.301	0.117	0.716		
Bartlett (<i>p</i>)			0.018			
Período 2010-2011						
Meses	Jul	Sep	Nov	Ene	Mr	My
Shapiro-Wilk (<i>p</i>)	0.105	0.962	0.358	0.238	0.189	0.813
Bartlett (<i>p</i>)			0.008			
Estación del año	VE2	OT2	IN2	PR2		
Shapiro-Wilk (<i>p</i>)	0.105	0.839	0.238	0.596		
Bartlett (<i>p</i>)			0.005			

Se estableció que la densidad bimestral del período 2009-2010 presentó diferencias significativas entre enero y agosto (Tabla 3), mientras que en el mismo período estacionalmente no se fueron observadas diferencias significativas ($p= 0.130$).

Tabla 3. Comparación de la densidad bimestral con las pruebas de Kruskal-Wallis y de Dunn para el período 2009-2010. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativas.

Kruskal-Wallis: $H(4, N=20) = 10.528$ $p = 0.032$					
	Ag R:14.250	Oct R:14.000	Dic R:11.750	Ene R:2.5000	Abr R:10.000
Ag					
Oct	1.000				
Dic	1.000	1.000			
Ene	0.049	0.059	0.270		
Abr	1.000	1.000	1.000	0.729	

La prueba de Kruskal-Wallis para la densidad bimestral y estacional del período 2010-2011, mostró valores de probabilidad mayores a 0.05. Indicando en ambos casos la carencia de diferencias estadísticamente significativas, aunque el valor observado para la comparación bimestral es cercano al valor crítico ($p= 0.098$).

4.2 Producción secundaria

La producción secundaria medida con el método de ignición fluctuó entre 12.30 g AFDW m^{-2} en octubre de 2009 y 0.24 g AFDW m^{-2} en marzo de 2011 (Tabla 4). La producción secundaria del período 2009-2010 fue mayor a la medida en el período 2010-2011 (26.56 g AFDW $m^{-2} y^{-1}$ y 21.61 g AFDW $m^{-2} y^{-1}$ respectivamente). El valor promedio de producción secundaria para el período 2009-2010 fue de 6.64 ± 4.91 g AFDW $m^{-2} y^{-1}$ y para 2010-2011 fue de 3.60 ± 3.67 g AFDW $m^{-2} y^{-1}$ (Tabla 2).

La producción secundaria medida durante el período 2009-2010 disminuyó a partir octubre, con un patrón similar al observado en la densidad de organismos. No fue posible observar si dicho patrón se presenta desde el mes de agosto, debido a que el valor de producción

secundaria fue negativo, lo cual es el resultado de un error aleatorio producido en el laboratorio el cual se presenta en color rojo en la Tabla 4.

Tabla 4. Valores de Producción secundaria medida en laboratorio.

Mes	g AFDW m ⁻² 2009-2010	Mes	g AFDW m ⁻² 2010-2011
Agosto	-4.06	Julio	9.91
Octubre	12.30	Septiembre	2.74
Diciembre	4.10	Noviembre	2.08
Enero	1.27	Enero	0.75
Abril	8.89	Marzo	0.24
		Mayo	5.89
Total	26.56	Total	21.61

Durante el período 2009-2010 se encontraron moluscos gasterópodos del género *Bulla*, los cuales se caracterizaron por presentar gran tamaño y peso, sin embargo no fueron abundantes (solo 14), mientras que en el período 2010-2011 se observaron tres individuos, por lo cual fueron tomados como datos extremos. La producción secundaria promedio de dichos organismos fue de 24.31 g AFDW m⁻² y⁻¹ para el período 2009-2010 y 31.631 g AFDW m⁻² y⁻¹ para el período 2010-2011.

La producción secundaria medida para el período 2010-2011 fluctuó entre 9.91 g AFDW m⁻² en julio y 0.24 g AFDW m⁻² en marzo. El patrón de producción secundaria bimestral fue similar al observado en las densidades estacionales (Tabla 4). De manera estacional la producción secundaria presentó el patrón de disminución observado en los datos de densidad, donde los valores más altos fueron registrados en otoño del período 2009-2010 y en verano del período 2010-2011 (Figura 6). Hay que tener en cuenta que la falta de información perteneciente al verano del primer período evaluado hace que el patrón sea substancialmente diferente.

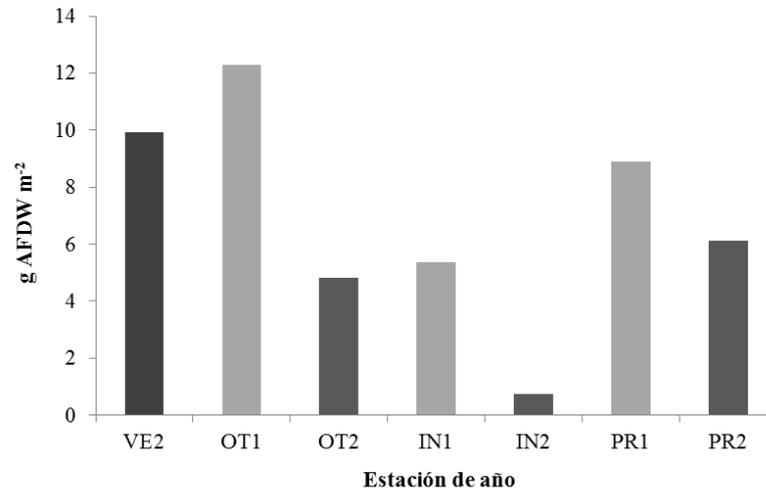


Figura 6. Producción secundaria estacional medida en laboratorio.

La producción secundaria promedio calculada con el método de equivalencias para el período 2009-2010 fue de 9.18 g AFDW m⁻² y⁻¹ y de 8.90 g AFDW m⁻² y⁻¹ para el período 2010-2011 (Tabla 5). Estacionalmente la producción secundaria calculada con el método de equivalencias fluctuó entre 0.57 g AFDW m⁻² en el invierno de 2010-2011 y 3.11 g AFDW m⁻² en primavera del mismo período (Figura 7). Los dos períodos muestreados presentan una disminución gradual de la producción secundaria de verano a invierno, al igual a lo observado con las mediciones de laboratorio y los valores de densidad de organismos, siendo esto una tendencia general del área muestreada en el EPB.

Tabla 5. Valores de producción secundaria bimestral promedio calculada con el método de equivalencias.

Mes	g AFDW m ⁻² 2009-2010	Mes	g AFDW m ⁻² 2010-2011
Agosto	2.78	Julio	2.86
Octubre	2.09	Septiembre	1.64
Diciembre	1.76	Noviembre	0.72
Enero	0.10	Enero	0.57
Abril	2.45	Marzo	0.72
		Mayo	2.40
Total	9.18	Total	8.90

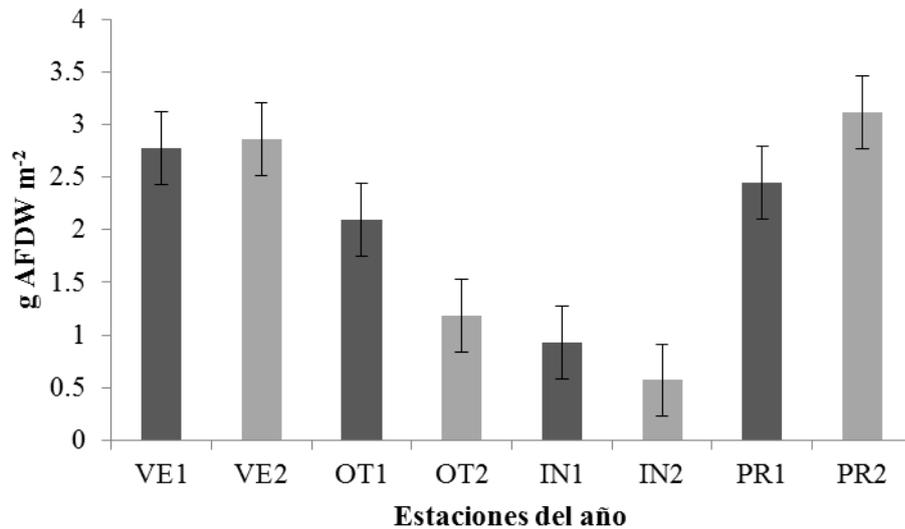


Figura 7. Valores de producción secundaria promedio, los números uno y dos fueron asignados a los períodos de muestreo 2009-2010 y 2010-2011 respectivamente.

Los valores del coeficiente de variación de las variables involucradas en la estimación de la producción secundaria del EPB y de la relación alométrica de la comunidad fluctuaron entre 55.44% y 289.05% (Tabla 6).

Tabla 6. Coeficiente de variación en porcentaje de las variables de los modelos de producción secundaria y alometría.

Variable	Coefficiente de Variación
Producción Secundaria 2009-2010	56.76
Biomasa 2009-2010	56.76
Densidad 2009-2010	71.65
Retención de tamices 2009-2010	289.05
Diámetro de Malla 2009-2010	83.53
Producción Secundaria 2010-2011	65.70
Biomasa 2010-2011	64.27
Densidad 2010-2011	55.44
Retención de tamices 2010-2011	287.40
Diámetro de Malla 2010-2011	83.37

Los datos de producción secundaria, biomasa y densidad de los dos períodos de muestreo fueron sometidos a la comprobación de supuestos y a pruebas de hipótesis para determinar diferencias estadísticas entre los años, dichas pruebas establecieron que no existen tales diferencias, por lo cual se realizó un modelo linearizado para ambos períodos (Tabla 7).

Tabla 7. Comparación de las variables utilizadas para el modelo linearizado, las líneas punteadas indican que la prueba no fue realizada bajo la premisa de comprobación de supuestos.

Período	Producción		Biomasa		Densidad	
	2009-2010	2010-2011	2009-2010	2010-2011	2009-2010	2010-2011
Shapiro Wilk (<i>p</i>)	0.00	0.19	0.00	0.23	0.14	0.67
Bartlett (<i>p</i>)	0.46		0.02		0.00	
t student (<i>p</i>)	0.10		-----		-----	
Mann-Whitney (<i>p</i>)	-----		0.46		0.27	

El modelo lineal propuesto por Brey (1990), y modificado por Xiping y Lizhe (2010), para los dos períodos de muestreo presentó un coeficiente de determinación de 0.96. Este modelo aportó valores iguales a cero para el intercepto y el parámetro de densidad ($p > 0.05$), siendo la biomasa la única variable independiente, la cual explica 0.99 de la varianza (Tabla 8).

Tabla 8. Valores del R^2 , parámetros y análisis de residuales del modelo de Brey (1990), modificado por Xiping y Lizhe (2010).

Parámetro	Prueba de supuestos		
R^2	0.99	Media	0.00
α	-1.71±0.05	Shapiro-Wilk (<i>p</i>)	0.000
β	1.01±0.01	Bartlett (<i>p</i>)	0.000
δ	0	Durbin-Watson	1.12
		Datos extremos	1

El análisis de residuales del modelo linearizado permitió establecer la falta de distribución normal de los residuales, así como de homogeneidad de varianza, y autocorrelación. Además presenta un dato extremo, siendo este un modelo poco confiable (Tabla 8). Con el método gráfico se observa claramente el punto extremo por fuera de los intervalos de confianza predeterminados por el programa (Figura 8).

El valor de producción secundaria estimada a partir del modelo linearizado fue igual a 18.37 g AFDW $m^{-2} y^{-1}$, este valor es 2.73 g AFDW $m^{-2} y^{-1}$ menor al obtenido con el método de equivalencias. El modelo obtenido para el período 2010-2011 fue el siguiente:

$$\ln P = -1.71 + 1.01 * \ln B + \varepsilon \quad (5)$$

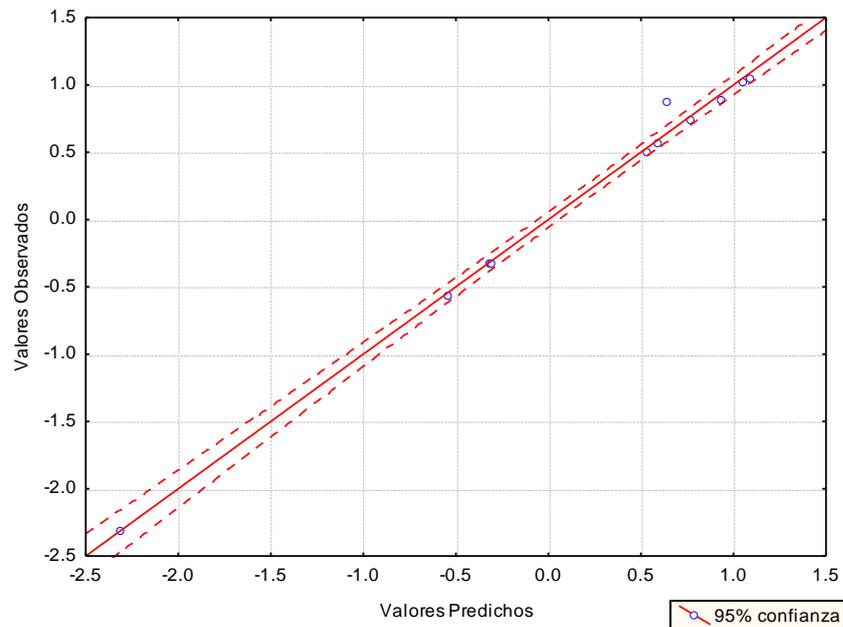


Figura 8. Método grafico predichos vs observados del análisis de residuales.

Tabla 9. Comparación estadística de las variables utilizadas en el modelo alométrico de producción.

Período	Producción		Biomasa		Densidad	
	2009-2010	2010-2011	2009-2010	2010-2011	2009-2010	2010-2011
Shapiro Wilk (p)	0.31	0.24	0.31	0.28	0.89	0.62
Bartlett (p)	0.89		0.75		0.13	
t student (p)	0.57		0.76		0.25	

Para realizar el modelo alométrico se estableció la falta de diferencias estadísticamente significativas entre la producción, la biomasa y la densidad de los dos periodos (Tabla 9). El método usado fue Levenberg-Marquardt, el cual aportó un modelo que explica un 64.02% de la varianza. El procedimiento del modelo excluyó el intercepto y el parámetro de densidad ($p= 0.11$ y 0.914 respectivamente). El modelo obtenido fue el siguiente:

- Modelo del período 2010-2011 donde B es la biomasa:

$$P = B^{0.31+e} \quad (6)$$

Tabla 10. Parámetros calculados por el método Levenberg-Marquardt y análisis de residuales.

Variable/Parámetro	Prueba		
R^2	64%	Media	-0.12
α	1	Shapiro-wilk (p)	0.12
β	0.31 ± 0.03	Bartlett (p)	0.14
δ	0		

La producción secundaria promedio estimada por el método Levenberg-Marquardt para los dos períodos fue de $18.15 \text{ g AFDW m}^{-2} \text{ y}^{-1}$, el cual es $2.84 \text{ g AFDW m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ mayor al obtenido con el método de equivalencias y $3.86 \text{ g AFDW m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ mayor al calculado con el modelo linearizado. El análisis de residuales del modelo permitió establecer la existencia de normalidad y homogeneidad de varianza, el valor de la media no es igual a cero. Sin embargo los valores observados y los predichos no presentaron diferencias estadísticas lo cual se determinó con la prueba Mann-Whitney ($p=0.86$) (Tabla 10, Figura 9).

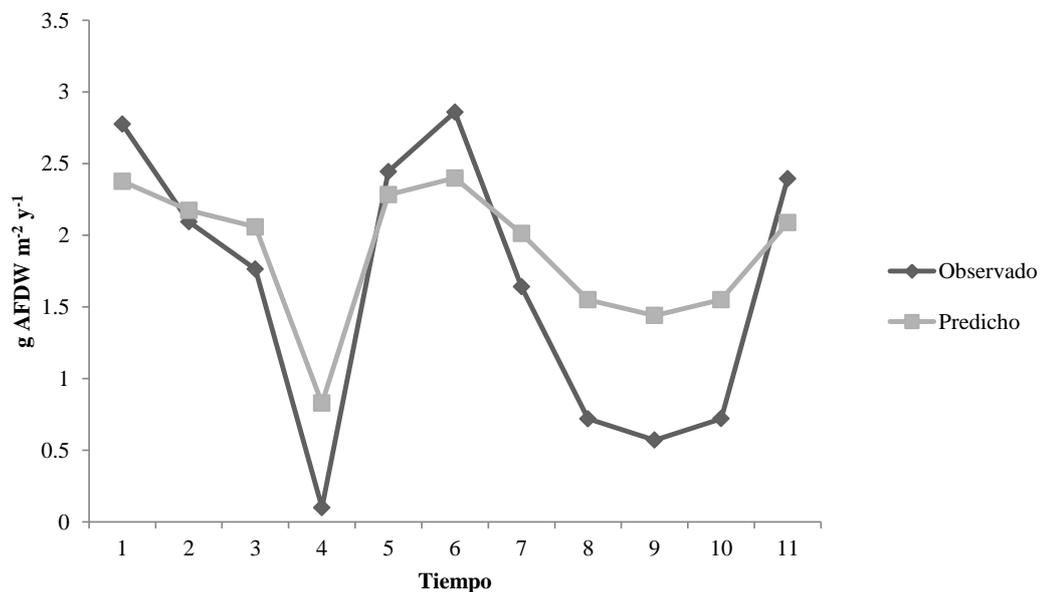


Figura 9. Valores observados vs predichos de los dos períodos.

La comparación de los diferentes modelos y metodologías de producción secundaria se realizó sin tener en cuenta el modelo linearizado debido a que no cumple con los supuestos. Los métodos tenidos en cuenta carecieron de homogeneidad de varianza ($p=0.000067$), por lo

cual fueron comparados con las pruebas de Kruskal-Wallis y Dunn, las cuales permitieron establecer que la producción estimada con el modelo de Solana *et al.* (2013), presenta diferencias significativas con respecto a la producción medida en laboratorio, la estimada con el modelo alométrico y el método de equivalencias (Tabla 11).

Tabla 11. Comparación de los diferentes modelos de producción secundaria. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativas.

	Kruskal-Wallis: H (3, N= 40) =15.94 p = 0.001			
	Laboratorio	Solana <i>et al.</i>	Equivalencias	Alométrico
	R:24.000	R:30.900	R:12.900	R:14.200
Laboratorio				
Solana <i>et al.</i>	0.01707			
Equivalencias	1.00000	0.00007		
Alométrico	1.00000	0.00030	1.00000	

Teniendo en cuenta el resultado obtenido en la comparación de métodos de medición y estimación de producción secundaria, se procedió a comprar estadísticamente los valores obtenidos de producción secundaria con el método de equivalencias.

La comprobación de supuestos para la producción secundaria permitió establecer que las pruebas de Kruskal-Wallis y ANOVA eran las indicadas para las pruebas de hipótesis (Tabla 12). Bimestralmente se observaron diferencias estadísticamente significativas entre agosto y enero (Tabla 13). La comparación estacional realizada con la prueba ANOVA de una vía indicó la existencia de diferencias estadísticamente significativas, las cuales no fueron detectadas con la prueba de Tukey HSD, por lo cual se utilizó la prueba a posteriori de LSD que permitió observar diferencias significativas entre la producción secundaria de verano e invierno (0.014), e invierno y primavera (0.039) (Tabla 14).

Tabla 12. Comprobación de supuestos de la producción secundaria de los dos períodos evaluados

Período 2009-2010						
Meses	Ag	Oct	Dic	Ene	Abr	
Shapiro-Wilk (<i>p</i>)	0.048	0.424	0.019	0.194	0.763	
Bartlett (<i>p</i>)			0.042			
Estación del año	VE1	OT1	IN1	PR1		
Shapiro-Wilk (<i>p</i>)	0.048	0.424	0.014	0.763		
Bartlett (<i>p</i>)			0.752			
Período 2010-2011						
Meses	Jul	Sep	Nov	Ene	Mr	My
Shapiro-Wilk (<i>p</i>)	0.656	0.172	0.411	0.431	0.630	0.078
Bartlett (<i>p</i>)				0.060		
Estación del año	VE2	OT2	IN2	PR2		
Shapiro-Wilk (<i>p</i>)	0.656	0.003	0.431	0.165		
Bartlett (<i>p</i>)			0.458			

Tabla 13. Comparación de la producción secundaria bimestral con las pruebas de Kruskal-Wallis y Dunn para el período 2009-2010. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativas.

Kruskal-Wallis: $H(4, N=20)=10.828$ $p=0.086$					
	Ag	Oct	Dic	Ene	Abr
	R:15.250	R:11.250	R:13.250	R:2.5000	R:10.25
Ag					
Oct	1.000				
Dic	1.000	1.000			
Ene	0.023	0.364	0.101		
Abr	1.000	1.000	1.000	0.639	

Tabla 14. Valores de probabilidad del ANOVA de una vía y la prueba a posteriori de LSD para la producción secundaria estacional del período 2009-2010.

ANOVA de una vía: $SC=0.059$ $p=0.049$				
LSD: entre CM = 0.006 gl = 16				
	VE1	OT1	IN1	PR1
	0.196	0.148	0.065	0.172
VE1				
OT1	0.394			
IN1	0.014	0.1034		
PR1	0.676	0.6582	0.0390	

La comparación bimestral de la producción secundaria del período 2010-2011 indicó la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre julio con los meses de noviembre, enero y mayo; también se observaron diferencias entre enero y mayo (Tabla 15). Estacionalmente se detectó diferencias estadísticamente significativas entre los valores de producción secundaria observados en verano y los registrados en otoño e invierno (Tabla 16).

Tabla 15. ANOVA de una vía para la producción secundaria bimestral del período 2010-2011. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativas.

ANOVA de una vía: SC= 0.095 $p= 0.001$						
Tukey HSD: entre: entre CM =0.003, gl = 18						
	Jul	Sep	Nov	Ene	Mr	My
	0.202	0.115	0.050	0.403	0.050	0.169
Jul						
Sep	0.278					
Nov	0.011	0.563				
Ene	0.006	0.408	0.999			
Mr	0.011	0.564	1.000	0.999		
My	0.954	0.742	0.064	0.037	0.064	

Tabla 16. ANOVA de una vía para la producción secundaria estacional del período 2010-2011. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativas.

ANOVA de una vía: SC= 0.058 $p= 0.017$				
Tukey HSD: entre CM = 0.004, gl = 20				
	VE2	OT2	IN2	PR2
	0.202	0.083	0.040	0.110
VE2				
OT2	0.042			
IN2	0.014	0.726		
PR2	0.149	0.857	0.355	

La relación producción secundaria sobre biomasa promedio (P/B) calculada para los diferentes miembros de la comunidad bentónica fluctuó entre 0.133 para los moluscos de diciembre del período 2009-2010 y 1.71 para los poliquetos del mes de noviembre del período 2010-2011 (Figuras 10 y 11).

En el período 2009-2010 el valor más alto y el más bajo se observaron en los artrópodos colectados en diciembre y agosto (0.133 y 0.849, respectivamente) (Figura 10). Durante el período 2010-2011 la proporción P/B fluctuó entre 0.045 para los nemertinos de mayo y 1.17

para los anélidos observados en noviembre (Figura 11). Finalmente la relación P/B para el período 2009-2010 fue de 3.60, mientras que para el período 2010-2011 fue de 4.32.

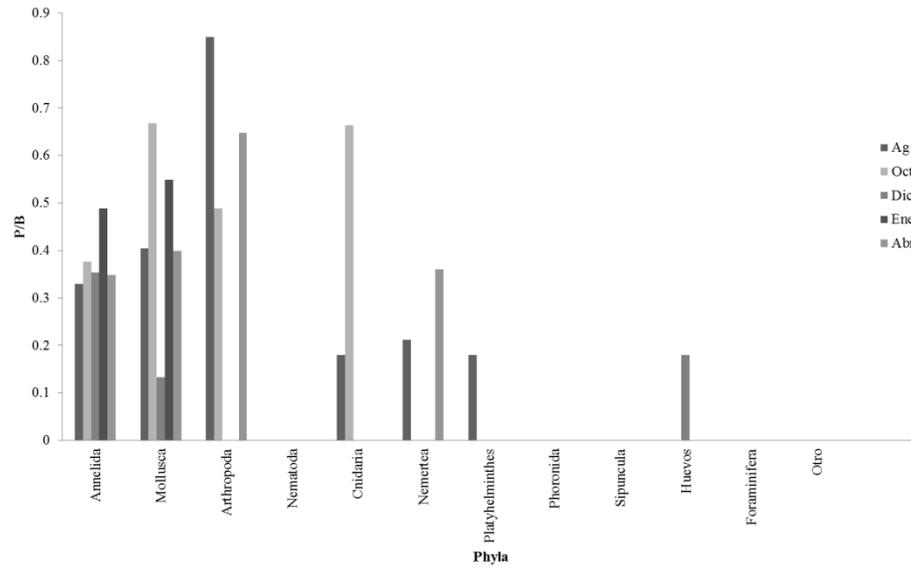


Figura 10. Proporción P/B por grupo taxonómico durante el período 2009-2010.

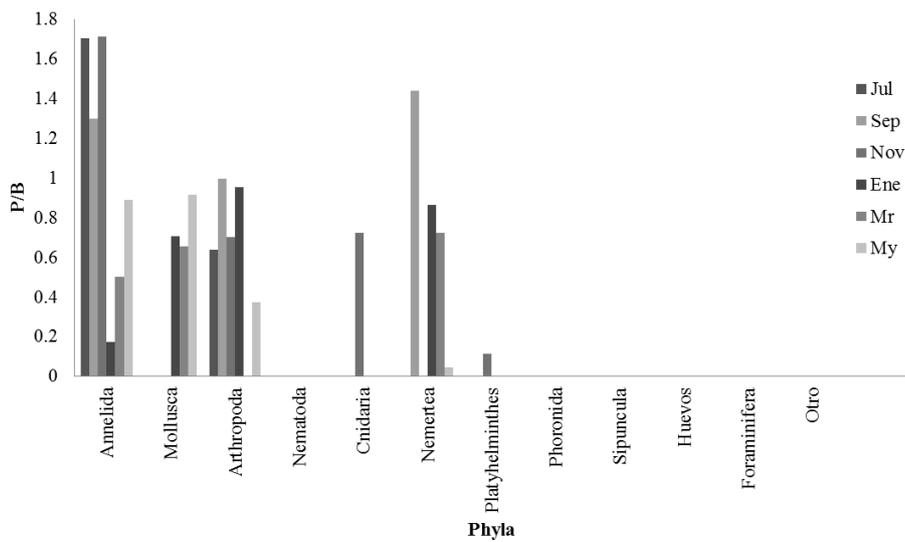


Figura 11. Proporción P/B por grupo taxonómico durante el período 2010-2011.

4. 4 Relación alométrica

Todos los organismos colectados durante los períodos evaluados fueron separados utilizando como herramienta alométrica una columna de tamices usada para análisis granulométrico (9 tamices). El patrón de retención fue similar en los dos períodos, dándose un aumento en el

número de organismos a medida que disminuye el diámetro de malla entre los tamices de 4 mm hasta el de 0.500 mm.

El tamiz que presentó la mayor cantidad de organismos en los dos períodos evaluados fue el de 0.500 mm (Figura 12), el cual retuvo el 26% de los organismos colectados en el período 2009-2010 y 38% del total colectado durante el 2010-2011. Los valores más bajos de retención fueron observados en el tamiz de 4.0 mm para los dos períodos, el porcentaje de retención del tamiz fue de 2% para el período 2009-2010 y de 1% para el 2010-2011 (Figuras 13 y 14).

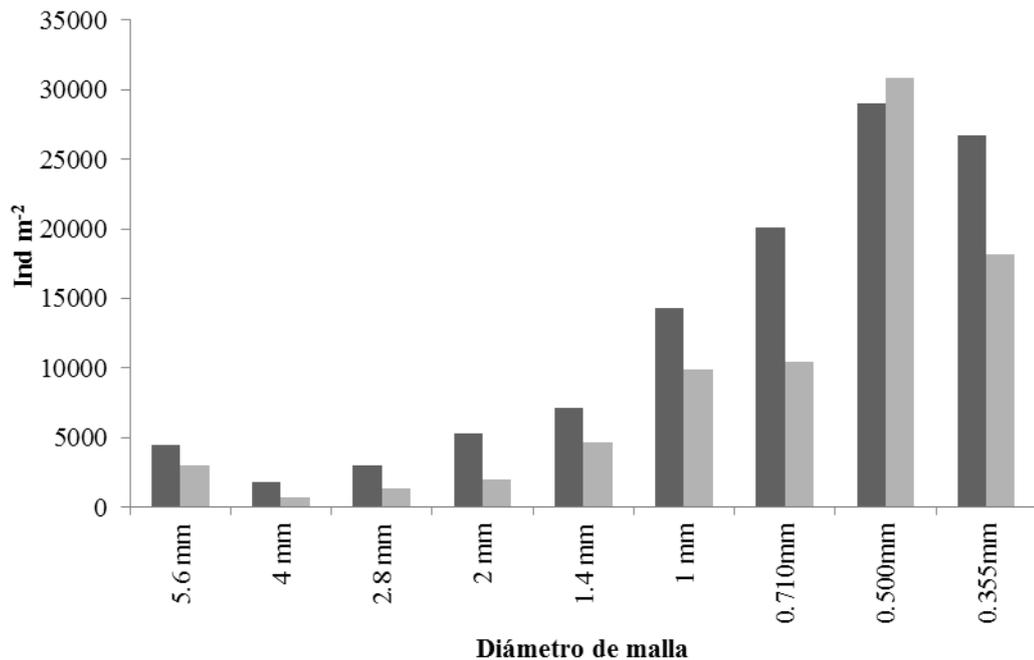


Figura 12. Organismos retenidos por tamiz. Los colores negro y gris fueron asignados a los períodos de muestreo 2009-2010 y 2010-2011 respectivamente.

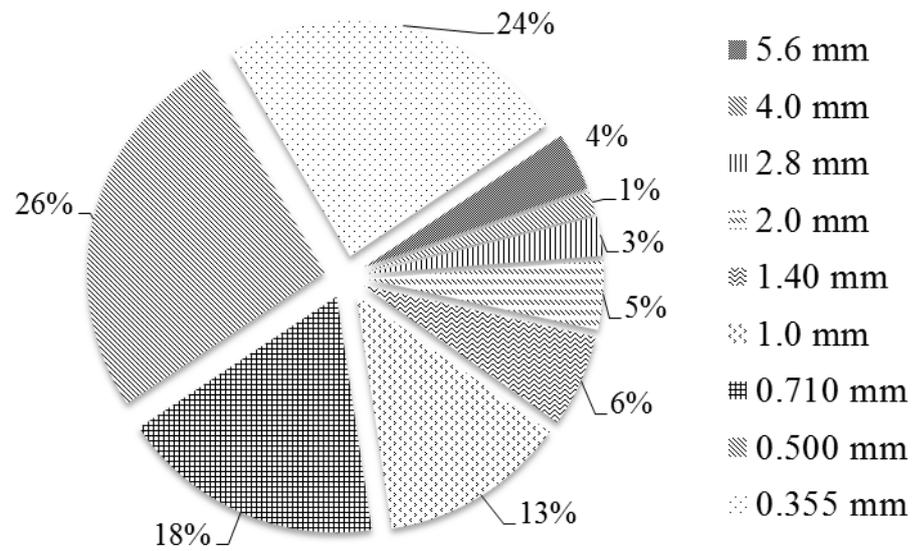


Figura 13. Cantidad porcentual por tamiz de los organismos colectados durante el período 2009-2010.

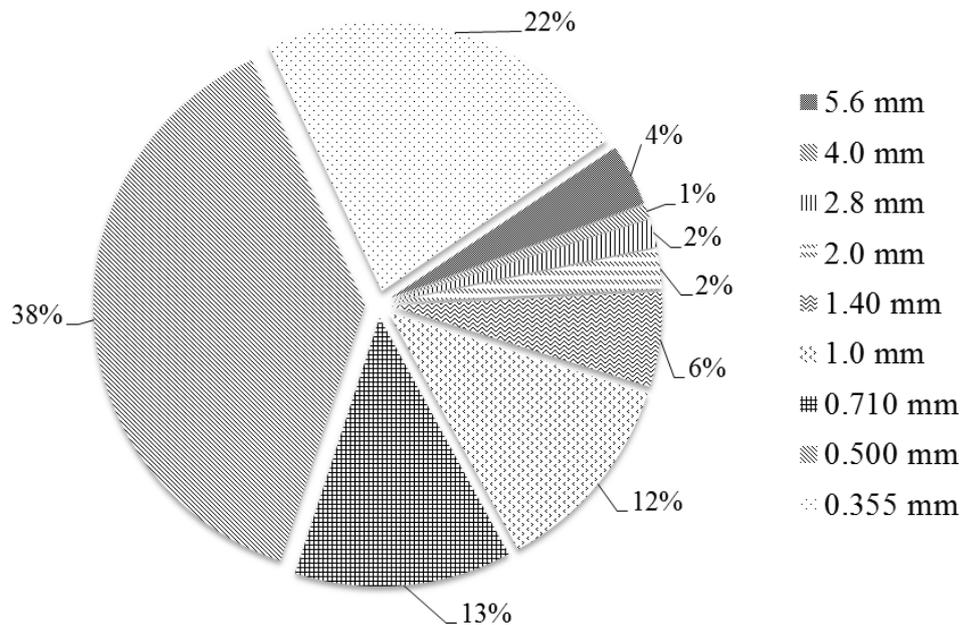


Figura 14. Cantidad porcentual por tamiz de los organismos colectados durante el período 2010-2011.

Durante el período 2009-2010 los organismos que se presentaron con mayor frecuencia de manera bimestral en los nueve tamices evaluados fueron los poliquetos, mientras que los nemátodos que presentaron el segundo valor en importancia, se encontraron de manera

frecuente en los tamices de menor diametro de malla (0.710 mm, 0.500 mm y 0.355 mm), por su parte los moluscos y los crustáceos se observaron desde el tamiz de 2.0 mm hasta los de menor tamaño (Figura 15). A su vez es posible observar cómo la abundancia de las nueve tallas decreció, siendo notoria la disminución de organismos de mayor tamaño. Dicha disminución se observó de manera marcada en el mes de enero, época en la cual disminuye la densidad de toda la comunidad (Figura 15).

Para el período 2010-2011 los nemátodos que fueron el grupo mas abundante se mantuvieron restringidos a los tamices con menor diametro de malla, mientras que los poliquetos, moluscos y crustáceos fueron observados de manera frecuente en el mismo intervalo de tamices del período anterior (Figura 16). Durante este período la disminución en la densidad se aprecia de manera moderada con respecto a la observada en el período 2009-2010 (Figura 15 y 16), sin embargo hay que tener en consideración la diferencia en los valores de densidad de los dos períodos.

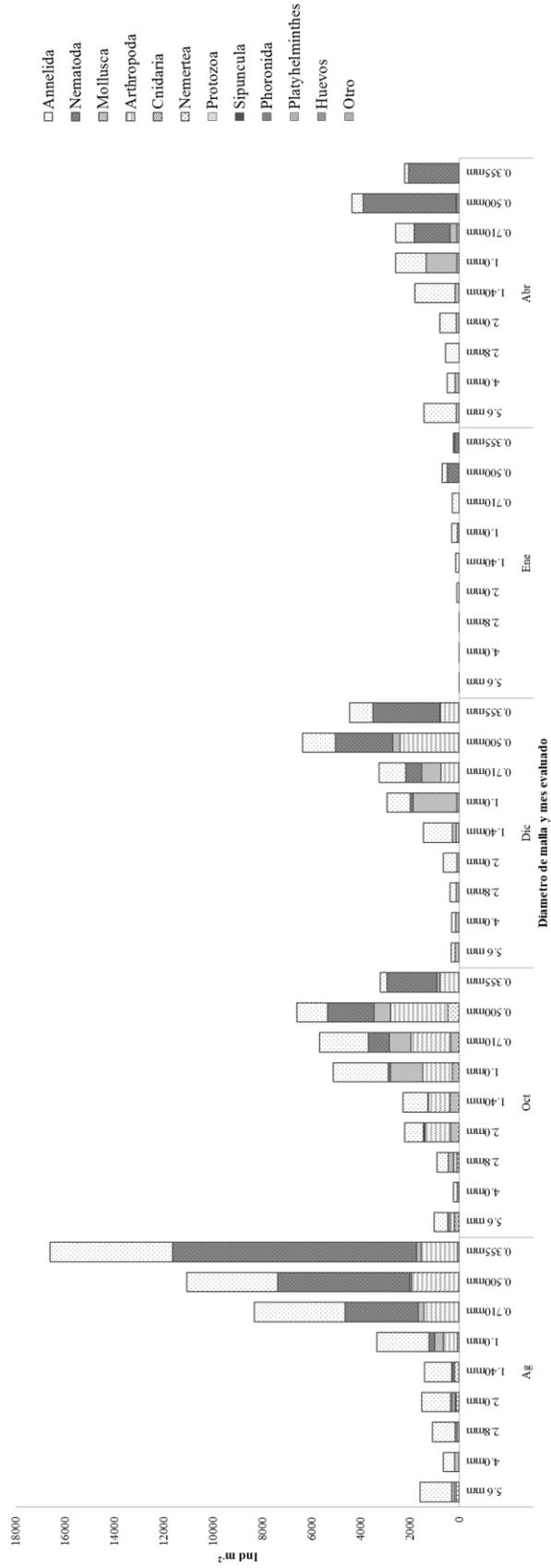


Figura 15. Valores de densidad de organismos por tamiz para el periodo 2009-2010.

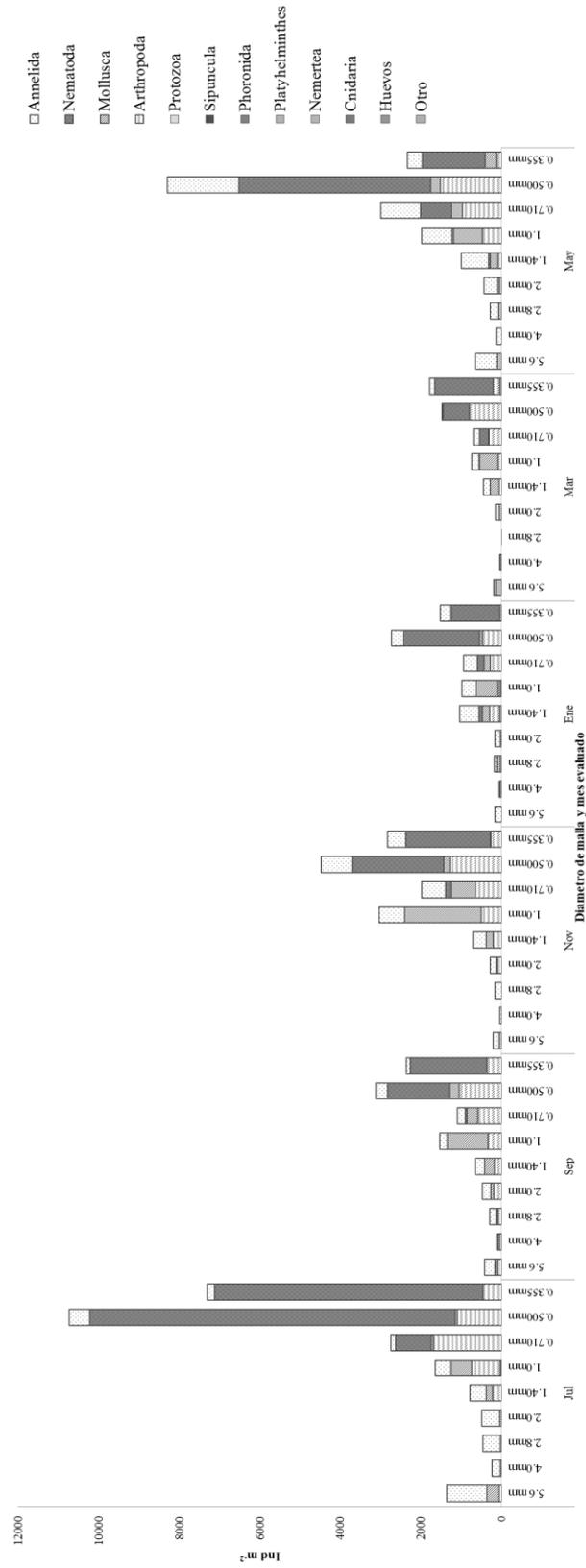


Figura 16. Valores de densidad de organismos por tamiz para el período 2010-2011.

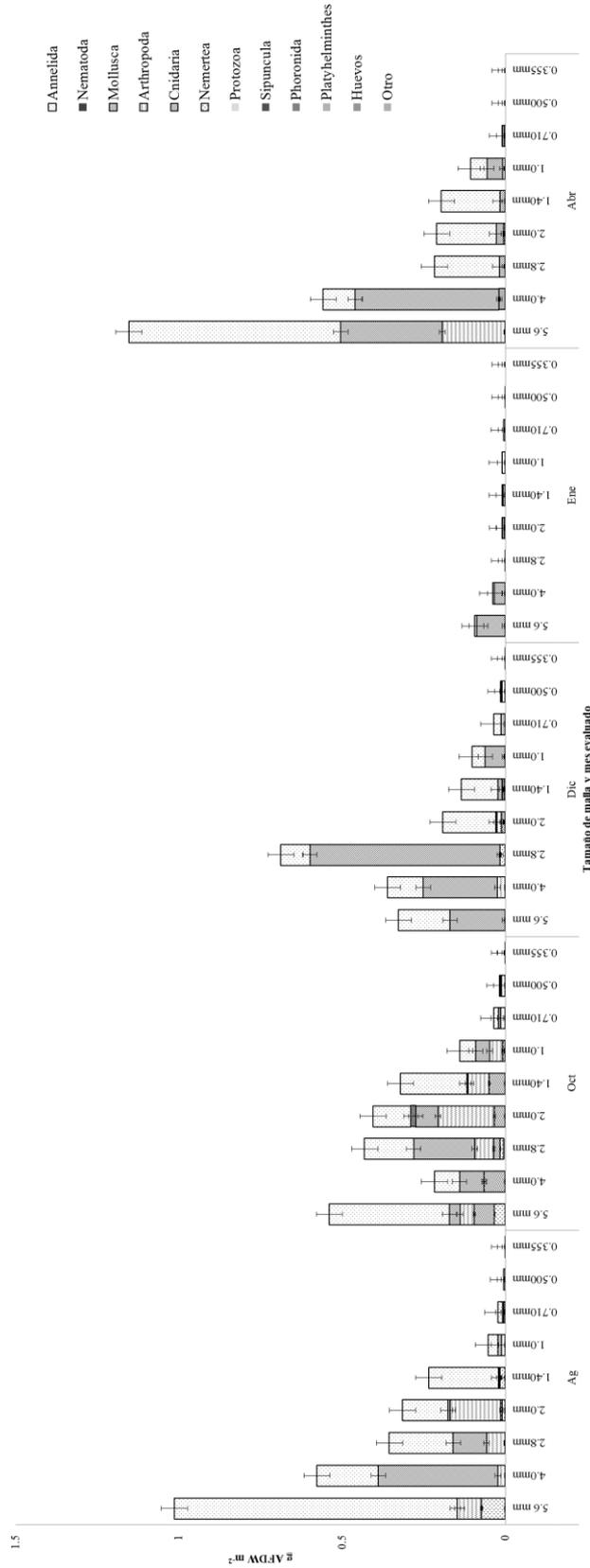


Figura 17. Valores de producción secundaria promedio por tamiz para el período 2009-2010.



Figura 18. Valores de producción secundaria promedio por tamiz para el periodo 2010-2011.

La retención de organismos fue modelada utilizando el método de Levenberg-Marquardt por fecha de muestreo, para el primer período evaluado el coeficiente de determinación fluctuó entre 0.48 y 0.99, mientras que los parámetros del segundo período presentaron una menor fluctuación (Tabla 17).

Tabla 17. Valores de los parámetros del modelo alométrico de biomasa tamaño de malla.

Período 2009-2010	Parámetros	R²
Agosto	$\alpha=0.054\pm 0.012$ $\beta= 1.82\pm 0.13$	0.99
Octubre	$\alpha=1$ $\beta= 1.58\pm 0.49$	0.87
Diciembre	$\alpha=1$ $\beta= 1.34\pm 0.31$	0.92
Enero	$\alpha=0.19\pm 0.063$ $\beta=0.97\pm 0.22$	0.92
Abril	$\alpha=1$ $\beta= 0.53\pm 0.49$	0.48
Período 2010-2011	Parámetros	R²
Julio	$\alpha=1$ $\beta= 5.36\pm 1.07$	0.98
Septiembre	$\alpha=0.000002\pm 0.0000$ $\beta= 7.29\pm 2.22$	0.98
Noviembre	$\alpha\approx 0.0 \pm 0.0000^*$ $\beta= 9.69\pm 3.43$	0.99
Enero	$\alpha=1$ $\beta= 6.24\pm 1.21$	0.99
Marzo	$\alpha=1$ $\beta= 6.59\pm 1.44$	0.98

* El valor del modelo del mes de noviembre se encuentra por debajo del límite de detección del Software utilizado.

La comparación de densidad de organismos retenida por tamiz de los dos períodos no cumplió los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza ($p=0.0$). Para el período 2009-2010 las pruebas de Kruskal-Wallis y Dunn establecieron diferencias estadísticamente significativas entre los tamices de mayor tamaño (5.6 mm a 2 mm) y el tamiz de 0.500 mm. El tamiz de 4.0 mm fue diferente a tres tamices (1.0 mm, 0.710 mm y 0.500 mm) y el de 2.8 mm al intervalo de tamices de 1.0 mm a 0.355 mm (Tabla 18).

La retención de tamices del período 2010-2011 presentó mayor número de diferencias significativas al registrado en el periodo anterior, las cuales se observaron entre los tamices mayores de 5.6 mm a 1.4 mm de diámetro de malla y los de 1 mm a 0.355 mm (Tabla 19).

Los valores de producción de los dos años no presentaron normalidad ($p= 0.00001$) ni homogeneidad de varianza ($p= 0.00001$), por lo tanto la comparación en la retención de los tamices se efectuó con la prueba Kruskal-Wallis y la prueba de Dunn, las cuales establecieron que en el período 2009-2010 existieron diferencias estadísticamente significativas entre los tamices 0.500 y 0.355 mm con los tamices de 5.6 mm y 4.0 mm (Tabla 20), mientras que en el período 2010-2011 se observaron diferencias entre los tres tamices con menor diámetro de malla y el de 5.6 mm. También se detectaron diferencias significativas entre el tamiz de 0.355 mm y los de 2.8 mm y 2 mm (Tabla 21).

Teniendo en cuenta la información aportada por las pruebas estadísticas (Tablas 18 a la 21) y las figuras que representan la retención de organismos realizada por los tamices (Figuras 15 a 18) se puede determinar que para cualquier valoración de la comunidad bentónica del EPB se deben tener en cuenta los cuatro tamices entre el rango de 1 mm a 0.355 mm. Sin embargo para evaluar la producción secundaria se propone excluir el tamiz de 0.355 mm, debido a los bajos valores de producción que aportó en esta investigación.

Tabla 18. Valores de probabilidad de la comparación de retención de organismos en términos de densidad en cada tamiz con las pruebas de Kruskal-Wallis y Dunn para el periodo 2009-2010. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativas.

Kruskal-Wallis: $H(8, N=180) = 55.100$ $p = 0.000$									
	5.6 mm	4.0mm	2.8mm	2.0mm	1.40mm	1.0mm	0.710 mm	0.500 mm	0.355 mm
	R:70.650	R:43.350	R:57.325	R:75.300	R:91.525	R:115.45	R:115.30	R:132.78	R:112.83
5.6 mm									
4.0 mm	1.000								
2.8 mm	1.000	1.000							
2.0 mm	1.000	1.000	1.000						
1.40 mm	1.000	0.125	1.000	1.000					
1.0 mm	0.236	0.000	0.015	0.534	1.000				
0.710 mm	0.242	0.000	0.016	0.547	1.000	1.000			
0.500 mm	0.006	0.000	0.000	0.018	0.443	1.000	1.000		
0.355 mm	0.377	0.001	0.027	0.819	1.000	1.000	1.000	1.000	

Tabla 19. Valores de probabilidad de la comparación de retención de organismos en términos de densidad en cada tamiz con las pruebas de Kruskal-Wallis y Dunn para el periodo 2010-2011. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativas.

Kruskal-Wallis: $H(8, N=216) = 121.8015$ $p = 0.000$									
	5.6 mm	4 mm	2.8 mm	2 mm	1.4 mm	1 mm	0.710 mm	0.500 mm	0.355 mm
	R:181.65	R:120.15	R:132.27	R:143.10	R:132.04	R:119.81	R:74.083	R:49.333	R:24.063
5.6 mm									
4 mm	0.023								
2.8 mm	0.223	1.000							
2 mm	1.000	1.000	1.000						
1.4 mm	0.214	1.000	1.000	1.000					
1 mm	0.021	1.000	1.000	1.000	1.000				
0.710 mm	0.000	0.384	0.045	0.004	0.047	0.405			
0.500 mm	0.000	0.003	0.000	0.000	0.000	0.003	1.000		
0.355 mm	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.200	1.000	

Tabla 20. Valores de probabilidad de la comparación de retención de organismos en términos de producción secundaria en cada tamiz con las pruebas de Kruskal-Wallis y Dunn para el período 2009-2010. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativas.

	5.6 mm	4.0 mm	2.8 mm	2.0 mm	1.40 mm	1.0 mm	0.710 mm	0.500 mm	0.355 mm
	R:37.200	R:34.000	R:31.000	R:28.000	R:26.200	R:21.600	R:14.800	R:9.400	R:4.800
Kruskal-Wallis: H (8, N= 45) =29.204 p =0.0003									
5.6 mm									
4.0 mm	1.000								
2.8 mm	1.000	1.000							
2.0 mm	1.000	1.000	1.000						
1.40 mm	1.000	1.000	1.000	1.000					
1.0 mm	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000				
0.710 mm	0.252	0.749	1.000	1.000	1.000	1.000			
0.500 mm	0.029	0.110	0.335	0.905	1.000	1.000	1.000		
0.355 mm	0.003	0.016	0.058	0.188	0.360	1.000	1.000	1.000	

Tabla 21. Valores de probabilidad de la comparación de retención de organismos en términos de producción secundaria en cada tamiz con las pruebas de Kruskal-Wallis y Dunn para el período 2010-2011. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativas.

		Kruskal-Wallis: $H(8, N=54) = 43.549$ $p = 0.000$								
		5.6 mm	4.0 mm	2.8 mm	2.0 mm	1.40 mm	1.0 mm	0.710 mm	0.500 mm	0.355 mm
		R:50.167	R:32.333	R:35.333	R:39.167	R:32.667	R:29.167	R:15.167	R:9.833	R:3.666
5.6 mm										
4.0 mm		1.000								
2.8 mm		1.000	1.000							
2.0 mm		1.000	1.000	1.000						
1.40 mm		1.000	1.000	1.000	1.000					
1.0 mm		0.748	1.000	1.000	1.000	1.000				
0.710 mm		0.004	1.000	0.950	0.296	1.000	1.000			
0.500 mm		0.000	0.477	0.180	0.045	0.430	1.000	1.000		
0.355 mm		0.000	0.058	0.018	0.003	0.051	0.180	1.000	1.000	

4. 5 Variables ambientales

Los valores de temperatura promedio bimestral del período 2009-2010 fluctuaron entre 17.5°C en enero y diciembre y 23.85°C en abril. Durante el período 2010-2011 la temperatura (T°C) presentó mayor variación que en el período anterior, dado que sus valores fluctuaron entre 17°C en enero y 23°C en septiembre (Tabla 22). El índice ONI presentó valores positivos significativos durante el período 2009-2010; mientras que durante el segundo período se observaron anomalías frías significativas en cuatro de los seis meses evaluados. El mes de septiembre presentó anomalía cálida. El valor observado en mayo no representa una anomalía significativa (Tabla 22).

Tabla 22. Variables ambientales tenidas en cuenta.

Período 2009-2010							
	BMI	ONI	T °C	S	Chla mg m ⁻³	Tallos m ⁻²	P.P g DW m ⁻²
Ag	-14	0.61	23	35	5.55	870	38.71
Oct	11.5	0.99	23	36.5	0.75	1305	49
Dic	-35.33	1.78	17.5	34.73	1.96	925	15.54
Ene	-36.5	1.57	17.5	34	2.58	835	66.37
Abr	0	0.63	23.85	35.25	6.38	615.4	57.65
Período 2010-2011							
	BMI	ONI	T °C	S	Chla mg m ⁻³	Tallos m ⁻²	P.P g DW m ⁻²
Jul	-12.5	-0.89	21.5	35	3.81	500	10.91
Sep	10.5	1.52	23	35	2.41	490	8.63
Nov	-19	-1.42	18	35	3.87	674	15.32
Ene	-28	-1.59	17	35	2.36	840	34.17
Mr	-13	-0.95	19	35	13.89	2085	87.53
My	-15	-0.25	20.7	36	5.11	1640	18.99

La salinidad (S) promedio bimestral del período 2009-2010 fluctuó entre 34 y 36.5, mientras que en período 2010-2011 presentó una mínima variación en el mes de mayo (Tabla 22). Los valores de clorofila satelital (Chla) obtenidos para la Bahía de Todos Santos fluctuaron entre 0.75 y 13.89 mg m⁻³, presentando los valores más altos durante el período 2009-2010.

Los valores de densidad de tallos m^{-2} variaron entre 490 a 2,085. Dichos valores fueron observados durante los meses de septiembre y marzo del período 2010-2011. El período 2009-2010 presentó valores entre 500 y 1305 tallos m^{-2} . La producción primaria del área evaluada fluctuó entre 8.63 g DW y 87.53 g de DW (peso seco), dicho valores fueron observados durante el segundo período evaluado mientras que el período 2009-2010 presentó valores entre 10.91 g DW y 66.37 g DW (Tabla 22). La pradera de *Zostera marina* en la cual fueron colectadas las muestras se encuentra en una zona con sedimento de grano fino, con presentar tallas menores a 0.355 mm (limo arenoso).

El análisis de correlación de Pearson permitió establecer una correlación positiva alta entre la producción secundaria y la temperatura. Sumado a esto se observa que la producción secundaria y densidad de tallos de *Zostera marina* (Tallos m^{-2}) no se correlaciona entre sí, aunque la densidad de tallos se correlaciona con la Chla, mientras que la temperatura y la salinidad se correlacionan de manera alta y positiva con el BMI (Tabla 23).

Con el análisis de clasificación se observaron cuatro grupos de variables, dos de ellos constituidos por una sola variable (Ind m^{-2} y Tallos m^{-2}). El siguiente grupo está conformado por la producción secundaria promedio (g AFDW m^{-2}), la Chla, el índice ONI y el BMI de los cuales la producción secundaria promedio y la Chla son las variables más cercanas. La producción primaria de *Zostera marina*, la temperatura y la salinidad conforman el último grupo (Figura 19). En el análisis ordenación se puede observar que la densidad de organismos presenta menor relación como el resto de las variables (Figura 20).

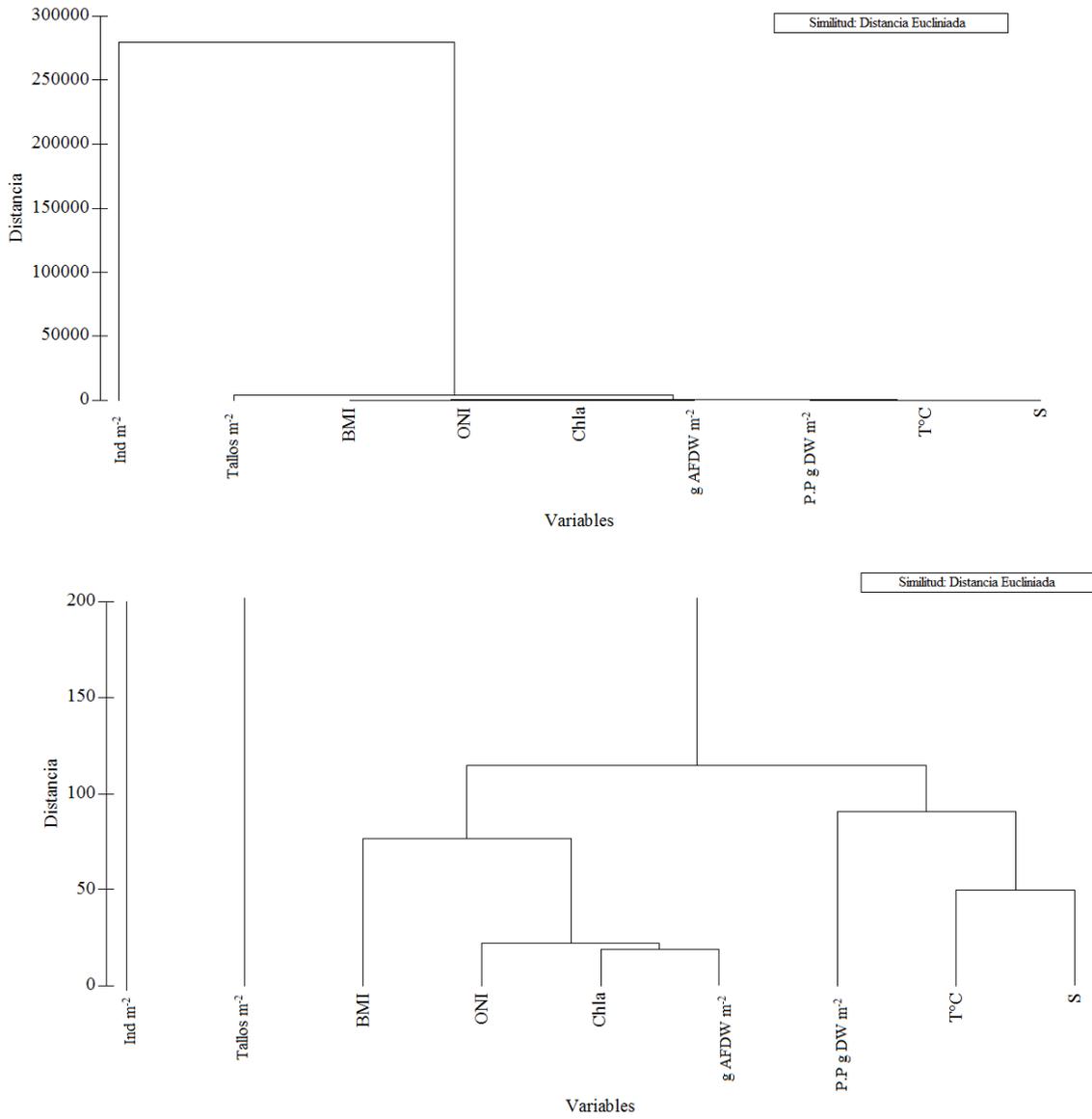


Figura 19. Análisis de clasificación realizado con distancia Euclidiana. Se presenta el análisis original y un corte realizado a 200.

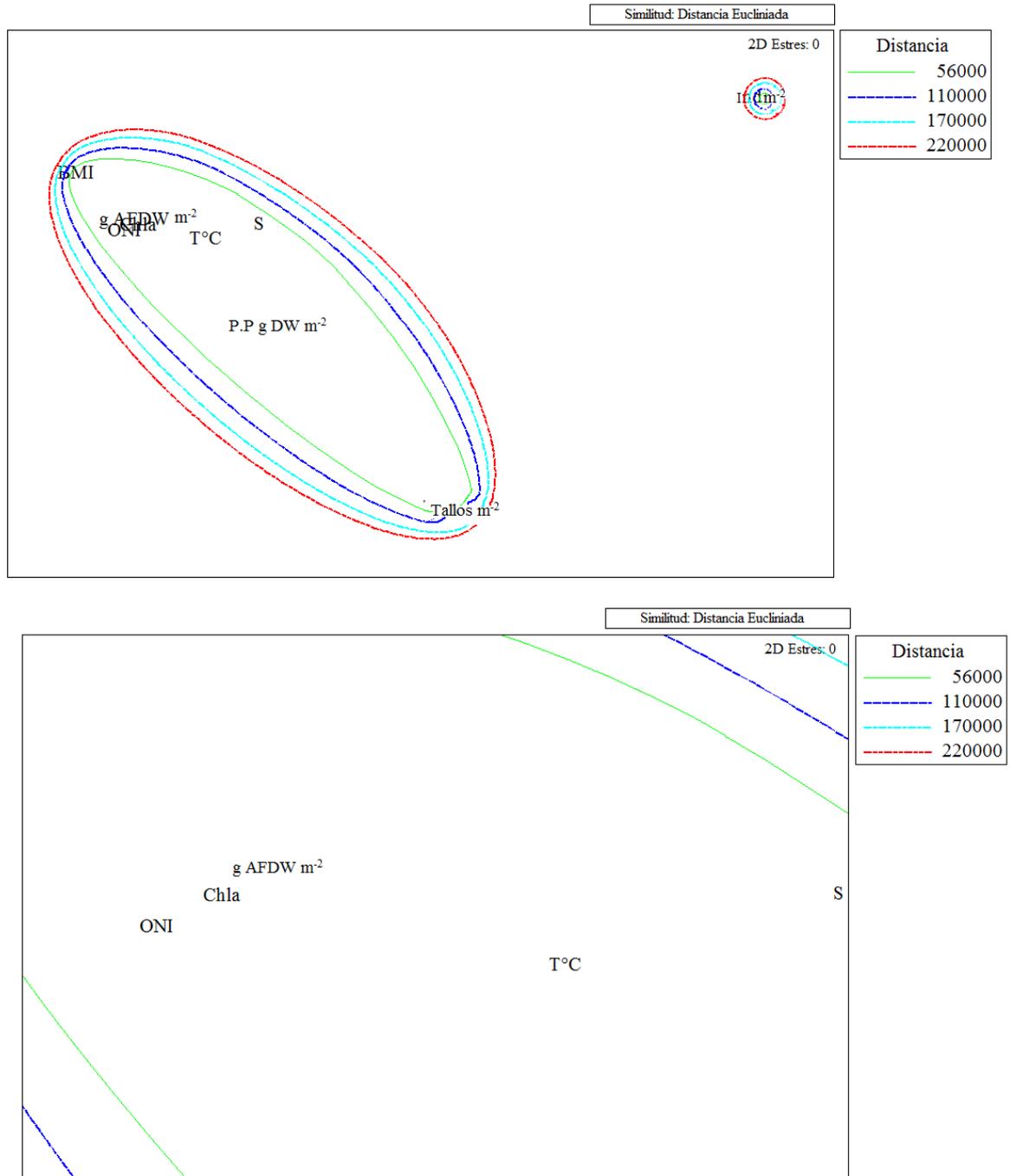


Figura 20. Análisis de ordenación nMDS realizado con distancia Euclidiana. Se presenta el análisis original y un acercamiento.

Tabla 23. Matriz de correlación de Pearson. Los números en rojo indican diferencias estadísticamente significativas.

	BMI	ONI	T°C	S	Chla	Ind m ⁻²	g AFDW m ⁻²	Tallos m ⁻²	P.P DW m ⁻²
BMI	1.00								
ONI	0.12	1.00							
T°C	0.85	0.29	1.00						
S	0.65	-0.11	0.52	1.00					
Chla	0.03	-0.37	0.02	-0.08	1.00				
Ind m ⁻²	0.25	0.13	0.56	0.38	-0.14	1.00			
g AFDW m ⁻²	0.47	0.17	0.77	0.50	-0.07	0.80	1.00		
Tallos m ⁻²	-0.01	-0.19	-0.16	0.37	0.62	-0.13	-0.15	1.00	
P.P DW m ⁻²	-0.03	0.02	-0.05	-0.11	0.60	-0.27	-0.37	0.54	1.00

5. Discusión

5.1 Comunidad bentónica

Diversos autores reportan a los gasterópodos y los crustáceos anfípodos como los organismos dominantes en áreas de pastos marinos (Marsh, 1973; Homziak *et al.* 1982; Tanaka y Pereira, 1998; Graham y Neville, 2002), sin embargo, muchas de estas investigaciones no tomaron en cuenta los organismos menores a 0.500 mm, siendo esto una diferencia metodológica substancial al momento de comparar los resultados obtenidos en este trabajo con los de otras investigaciones.

Solana *et al.* (2013) reportaron abundancias con un patrón similar al observado en esta investigación para la misma área del EPB durante el período 2008-2009. Los autores reportan a los poliquetos y nemátodos como los grupos taxonómicos más abundantes, mientras que los moluscos y los crustáceos presentaron densidades intermedias. Este patrón es similar al observado en esta investigación (Tabla 1, Figuras 2, 3 y 4), siendo esta la fauna típica del área.

Los nemátodos colectados en el EPB presentaron tallas entre 0.355 y 0.500 mm, por lo cual se considera que forman parte tanto de la macrofauna como de la meiofauna del área. Dichos organismos prosperan en sedimentos finos, como los observados en la zona de estudio, y en los rizomas de la pradera, donde se acumulan partículas pequeñas de las cuales se alimentan (Arroyo, 2002). Hellwig-Armonies (1998) menciona que es posible encontrar nemátodos en las ramificaciones de las hojas de *Zostera marina*, siendo este otro estrato donde se encuentran distribuidos. En cuanto a los poliquetos de la familia Nereididae, estos fueron los más abundantes. Se ha establecido que tienen la capacidad de alimentarse directamente del sedimento, pastorear frondas algales y depredar otros invertebrados (De León-González, 2009), siendo estos los niveles tróficos comúnmente disponibles en áreas de pastos marinos. Box *et al.* (2010) reportan la familia Nereididae como una de las más abundantes en una pradera de *Posidonia oceanica* en Mallorca, Mar Mediterráneo.

Los gasterópodos fueron los moluscos más abundantes en esta investigación, y su abundancia en los dos períodos fue similar, lo cual puede ser el resultado de que estos organismos se ven favorecidos por la presencia abundante de perifiton adherido a los diferentes sustratos aportados por la pradera y a la materia orgánica sedimentada al interior de la misma (Rueda y Salas, 2008). En las muestras fue posible observar huevos de moluscos (de manera más clara en el período 2010-2011), las cuales son un indicador de que los miembros de este grupo taxonómico se están reproduciendo y reclutando posiblemente al interior del área evaluada (Breton-Santiago, 1993; Toyohara *et al.* 1999), lo cual podría explicar la poca variabilidad anual en la abundancia de este grupo.

Solana *et al.* (2013) reportan densidades entre 17,457 a 33,600 ind m⁻², mientras que Castel *et al.* (1989) y Bachelet *et al.* (2000), reportan densidades entre 20,000 a 50,000 ind m⁻² en una pradera de *Zostera noltii* ubicada en la bahía de Arcachon, al suroeste de la costa Atlántica francesa. Dichos valores permiten establecer que las densidades observadas en enero y abril del periodo 2009-2010 y en cuatro de los muestreos del periodo 2010-2011 (Figuras 3 y 4), se encuentran por debajo del rango reportado para áreas que presentan vegetación y sedimento fino, lo cual puede ser el resultado de una tormenta registrada antes del muestreo de enero y que generó la remoción de las capas superficiales del sedimento. Lo anterior se evidenció con la presencia de sedimento perteneciente a la capa de discontinuidad redox. Este tipo de eventos pueden afectar de manera considerable a la macrofauna que habita en praderas de *Zostera marina* (Toyohara *et al.* 1999) y puede explicar la disminución en la densidad de organismos observada durante el período 2010-2011.

Las diferencias significativas observadas entre los meses de agosto y enero del período 2009-2010 (Tabla 13), son atribuidas a la disminución en la densidad de organismos (*e.g.* poliquetos y crustáceos), posiblemente ocasionada por el evento climático comentado anteriormente. Sumado a esto, la carencia de diferencias significativas al interior del periodo

2010-2011 puede ser un reflejo de la disminución de organismos observada en el periodo anterior (Tabla 1; Figuras 4, 5, 18).

El patrón de variabilidad de la densidad estacional observado con valores altos durante primavera y verano y una disminución hacia invierno, hace parte del patrón característico de diferentes poblaciones en áreas templadas (Cushing, 1975) que ha sido reportado para comunidades bentónicas en áreas con cobertura vegetal por diversos autores (Heck y Orth, 1980; Edgar, 1990; Quiroz-Vázquez, 2005). Sin embargo en esas investigaciones la fauna predominante fueron los crustáceos, siendo esto una diferencia marcada con lo observado en esta investigación y lo reportado Solana *et al.* (2013) (Tabla 1), ampliando la respuesta ante la variación estacional a los anélidos.

Las fluctuaciones estacionales observadas a lo largo de los periodos evaluados podrían deberse a factores internos y externos que se dan en el EPB. Sumado a esto debe tenerse en cuenta que en las diferencias significativas que se mencionan a continuación y en otros apartados del documento se contempló la surgencia, la cual se da en Punta Banda, Punta Salsipuedes y Punta San Miguel (Millán-Núñez *et al.* 1981; Durazo UABC Com. per.). A su vez los eventos de surgencia en las tres áreas anteriormente mencionadas presentan una magnitud menor a las calculadas por Bakun (1973) para las costas de Norteamérica. Y su efecto sobre la comunidad evaluada no es directo debido al transporte de las aguas afloradas hasta la boca del EPB, que en el caso de Punta Banda es de cinco días (Millán-Núñez *et al.* 1981). De igual manera cabe aclarar que parte de los nutrientes aportados por la bahía de Todos Santos al EPB pueden ser de origen antropogénico debido a las descargas de aguas provenientes del área agrícola cercana al EBP, las provenientes del ejido Chapultepec y las aportadas por el área urbana de Ensenada (Ferreira Bartrina, CICESE Com. per).

La variabilidad estacional de la densidad se encuentra relacionada con variaciones en temperatura y fotoperiodo (Edgar, 1990b) condiciones que contribuyen a la variabilidad anual del área de estudio, la cual fue observada y registrada en las bitácoras de campo del equipo

encargado de los muestreos. Edgar (1990b) establece la densidad de epifitas como variable importante; aunque dicha variable no fue medida en este estudio, es posible que ante la disminución de la surgencia, temperatura y fotoperiodo que se da durante los meses de invierno (Gómez Valdés, 1984), se presente una disminución de la abundancia de la comunidad bentónica debido a competencia por alimento (Toyohara *et al.* 1999) aunado a la disminución en la tasa metabólica de los organismos (Mc Donald, 1969).

5.2 Producción secundaria

El valor de producción promedio reportado por Solana *et al.* (2013) fue de 12.2 g AFDW m⁻² y⁻¹ utilizando el método de equivalencias, dicho valor fue mayor al observado en esta investigación (9.18 g AFDW m⁻² y⁻¹ para el período 2009-2010 y 8.90 g AFDW m⁻² y⁻¹ para el período 2010-2011), lo cual podría deberse a la elevada densidad de organismos que encontraron estos autores. El valor de abundancia de los poliquetos reportado por los autores (7,989 organismos), es muy cercano a la densidad total de organismos del período 2009-2010 (Tabla 1). La diferencia observada entre las dos investigaciones podría ser el resultado del evento ambiental que tuvo lugar en enero de 2009-2010, el cual podría tomarse como una anomalía si se tiene en consideración que fue el único que se observó en un período de 36 meses. Estos resultados se contraponen a lo reportado por Knox (2001) quien expresa que la biomasa de la comunidad bentónica anualmente se mantiene relativamente constante anualmente.

Hay que tener en cuenta que al no observarse diferencias significativas entre los períodos 2009-2010 y 2010-2011 se puede establecer que las anomalías reportadas por el índice ONI no tienen un efecto marcado sobre la producción secundaria de la comunidad bentónica del EPB en el periodo evaluado, debido a que la magnitud de dicho evento no fue significativa.

La producción medida en el laboratorio (26.56 y 21.61 g AFDW m⁻² y⁻¹), presentó valores similares a los reportados por Edgar (1990b) (24.3 g AFDW m⁻² y⁻¹), quien valoró la producción de la comunidad bentónica en una área vegetada con los géneros *Halophlia* y

Heterozostera en una zona protegida del oleaje (Tabla 4), indicando que la producción evaluada en el área se encuentra dentro de rangos normales para dichas condiciones.

Cabe mencionar que el EPB presenta valores de producción más elevados a los observados en esta investigación debido a la presencia de moluscos del género *Bulla*. Los cuales son abundantes en otras áreas del EPB. También debe considerarse la extracción continua de bivalvos del género *Chione* y decápodos (camarones), realizada por pescadores de la región (Ferreira Bartrina, Flores Uzeta, CICESE Com. per.).

Álvarez-Borrego y Álvarez-Borrego (1982) y Millán-Núñez *et al.* (1981) reportaron transporte de agua de surgencias provenientes de Punta Banda hacia la boca del EPB por corrientes de marea, dichas surgencias aumentan su intensidad de abril a junio (primavera y verano) (Gómez Valdés, 1984), situación que es confirmada al utilizar los valores de clorofila satelital como indicador de dicho evento. Además, la estrecha relación entre la clorofila satelital y la producción secundaria de la comunidad bentónica presentada por los análisis de clasificación y ordenación (Figuras 19 y 20), podría estar indicando que el fitoplancton y los nutrientes provenientes de bahía de Todos Santos que entra al EPB debido al régimen de mareas (Millán-Núñez *et al.* 1981; Millán-Núñez y Millán-Núñez, 1987) son una fuente importante de alimento para los miembros de comunidad bentónica, la cual se ve favorecida por el efecto de retención y sedimentación de partículas de la pradera de *Zostera marina* sobre la columna de agua (Burrell y Schubel, 1977). Dicha situación concuerda con lo reportado por Toyohara *et al.* (1999) quienes encuentran una mayor cantidad de epifitas durante los períodos de surgencia y que posiblemente se da de manera importante en el área estudiada según lo muestra la correlación positiva observada entre la densidad de tallos y la clorofila satelital (Tabla 23).

En términos de producción secundaria se observó diferencias estadísticas entre agosto y enero del período 2009-2010 (Tabla 13), lo cual es atribuido al evento climático comentado anteriormente, que pudo ocasionar el transporte de los artrópodos y poliquetos a otra área

dentro o fuera del EPB (Figura 3). Los poliquetos son el grupo que más aportó a la producción secundaria del área evaluada y su desaparición podría ser indicativo de que podrían estar formando parte de la epifauna de la pradera (Díaz-Castañeda y Rodríguez-Villanueva, 1998) y su transporte, aunque se debió a una eventualidad, es una característica típica de la fauna bentónica superficial (Bishop, 2008). La situación es diferente con los moluscos gasterópodos, quienes a pesar de ser epifaunales, durante invierno hibernan enterrándose en el sedimento (Mc Donald, 1969). Estos organismos presentan mayor peso por poseer una estructura calcárea, siendo necesaria mayor energía para transportar estos organismos con respecto a los poliquetos y anfípodos (Komar y Inman, 1970).

Las diferencias significativas observadas entre verano e invierno, e invierno y primavera del periodo 2009-2010 (Tabla 14), son atribuidas a la mayor disponibilidad de epifitos sustentado por la presencia de aguas provenientes de bahía de Todos Santos (Millán-Núñez *et al.* 1981; Millán-Núñez y Millán-Núñez, 1987) y de la surgencia de Punta Banda (Millán-Núñez *et al.* 1981; Álvarez-Borrego y Álvarez-Borrego 1982), así como al efecto de la temperatura en la tasa metabólica de los organismos incrementando las tasas de alimentación y crecimiento en los miembros de la comunidad (Gerlach, 1971; Gracia, 1992; Tumbiolo y Downing, 1994; Cartes *et al.* 2001) durante verano y primavera, sumado al evento climático comentado anteriormente.

En el segundo período las diferencias entre la producción secundaria de julio con respecto a las observadas en noviembre, enero y marzo. Son atribuidas a la sedimentación reportada por el personal que realizó el muestreo entre noviembre y marzo, la disminución en la temperatura debida a la variación estacional en el grado de insolación que se presenta en noviembre y la disminución en la surgencia que se mantiene durante el invierno (Gómez Valdés, 1984). Las diferencias significativas observadas entre mayo y enero se deben al mayor grado insolación que se da en mayo, lo cual se vio reflejado en los valores de temperatura registrados durante el muestreo, junto con el incremento en los valores de clorofila satelital debidos posiblemente

a la presencia de surgencias costeras durante este mes (Tabla 22) (Gómez Valdés, 1984). Las diferencias estacionales presentadas por la prueba de Kruskal-Wallis están dadas por las mismas circunstancias, debido a la correspondencia de los meses (Tablas 15 y 16).

La disminución en los valores de producción secundaria promedio observada en el mes de septiembre del periodo 2010-2011 puede ser atribuida a una disminución en la cantidad de fitoplancton aportado por la bahía de Todos Santos (Tabla 23), evento que probablemente se presenta de manera frecuente en el ciclo anual, debido a que Muñoz-Anderson y Millán-Núñez (1991) reportan una disminución en los valores de productividad debida a una baja presencia de fitoplancton. Cabe aclarar que el valor de producción secundaria observado en septiembre se debe en mayor medida a la presencia de huevos de moluscos (Figura 18).

Las diferencias estadísticas observadas entre el conjunto de métodos de estimación conformado por la producción medida en laboratorio, el método de equivalencias y el modelo alométrico, con respecto al presentado por Solana *et al.* (2013), refuerza las conclusiones aportadas por Solana *et al.* (2013) quienes exponen que el mejor método para estimar la producción secundaria del área evaluada es el de equivalencias, debido a que no presentó diferencias significativas con las mediciones realizadas en laboratorio (Tabla 11). En cuanto al uso de modelos linearizados, el no cumplimiento de los supuestos del modelo calculado en este estudio permitió observar la existencia de sesgos asociados a los parámetros alométricos sometidos al uso de logaritmos expuesto por Packard *et al.* (2011). Además, dicho efecto se observó de manera clara debido a la presencia de diferencias significativas entre el modelo de Solana *et al.* (2013) y las mediciones realizadas en laboratorio.

En cuanto a la tasa de renovación (P/B), comunidades bentónicas con una elevada densidad de crustáceos anfípodos y moluscos gasterópodos como la observada en el período 2010-2011, se caracterizan por presentar una elevada tasa de renovación de dichos organismos (Edgar y Barrett, 2002). Los valores de la razón P/B para la comunidad estudiada se encuentra por encima del rango entre 1.5 y 2.8 reportado por Edgar y Barrett (2002), para comunidades

macrofaunales estuarinas distribuidas en el rango de salinidad del área evaluada en el EPB (Tabla 22).

La relación P/B durante el período 2009-2010 en el cual los anélidos presentan valores bajos en relación a los presentados por los gasterópodos y crustáceos es característico de dichos grupos taxonómicos (Benke y Huryn, 2010; Er *et al.* 2010; Norderhaug y Christie, 2011), siendo los crustáceos los organismos que presentan la mayor P/B debido a su rápido crecimiento y poca masa corporal (Brey, 1999).

El aumento observado en la tasa de renovación (P/B) en el período 2010-2011 de los poliquetos y nemertinos se da como resultado de la disminución del stock inicial de dichos grupos taxonómicos, lo cual se pudo observar en esta investigación tanto en los valores por grupo taxonómico (Figuras 10 y 11), como en los reportados para los dos períodos. Valores bajos de renovación se observan cuando la densidad de organismos es alta, patrón reportado por Fredette *et al.* (1990) para áreas con cobertura vegetal de *Zostera marina* y *Ruppia maritima*.

La matriz de correlación de Pearson permitió establecer que la producción secundaria de la comunidad macrofaunal es independiente a la producción primaria de *Zostera marina* (Tabla 23), lo cual concuerda con lo reportado por Edgar (1990b) y por Virnstein y Howard (1987), para áreas con cobertura vegetal.

5.3 Relación alométrica

La mayor retención de organismos se presentó en los tamices de 1 mm a 0.355 mm, indicando que la comunidad presente en el área evaluada está constituida principalmente por organismos de talla pequeña (Figuras 12 a 16). Gray (2009) expresa la controversia en cuanto al tamaño de malla adecuado para la valoración de comunidades macrofaunales que aún se da entre autores que recomiendan usar el tamiz de 1 mm (Hily y Bouteille, 1999; Graham y Neville, 2002) y los que recomiendan usar el tamiz de 0.500 mm (Holme y McIntyre, 1984; Bachelet *et al.* 2000). Adicionalmente se ha reportado que muchas de las especies abundantes en zonas

de praderas de pastos son de talla pequeña y se pierden al tamizar con un diámetro de malla de 1 mm, junto con los juveniles de la comunidad, generando diferencias substanciales en las estimaciones de diversidad y estructura de la comunidad (Homziak *et al.* 1982; Schlacher y Wooldridge, 1996; Tanaka y Pereira, 1998). Por lo anteriormente mencionado y de acuerdo a los datos obtenidos en este estudio, cualquier valoración de la comunidad bentónica que se desee hacer en el área de estudio debe realizarse utilizando como mínimo el conjunto de tamices de 0.710 mm hasta el de 0.355 mm (Figuras 15 y 16).

La retención de organismos observada en los tamices de 1 mm a 0.355 mm difiere con los valores reportados por Tanaka y Pereira (1998), quienes colectaron la mayor parte de los poliquetos e isópodos en el tamiz de 0.200 mm, indicando que la comunidad evaluada por dichos autores presentó menor tamaño a la del EPB.

Teniendo en cuenta las diferencias aportadas por la prueba de Kruskal-Wallis con los datos de retención de organismos de los dos períodos (Tablas 18 y 19), consideramos que los tamices que deben ser usados para valorar de manera adecuada la comunidad bentónica del EPB deben ser los que se encuentran en el intervalo de 1 mm a 0.355 mm (Figuras 15 y 16). Esto indica una disminución en el tamaño de los organismos con respecto a los reportados por Solana *et al.* (2013), quienes sugieren el uso de los tamices de 1 mm y 0.500 mm, los cuales serían los adecuados para hacer la valoración de la producción secundaria del EPB. Los autores consideran que el tamiz de 0.500 mm permite retener los organismos adultos y juveniles de la macrofauna. Dado que los organismos responsables de la producción secundaria fueron los de tallas mayores a 0.500 mm, en este estudio recomendamos excluir el tamiz de 0.355 mm debido a los valores bajos de retención en términos de producción secundaria (Tablas 20 y 21; Figuras 17 y 18). Sin embargo la disminución en el número de tamices aumenta el tiempo requerido para la separación e identificación de organismos, ya que las muestras de sedimento provenientes de áreas con cobertura vegetal contienen una gran cantidad de material detrítico.

Conclusiones

La producción secundaria de la comunidad bentónica asociada a *Zostera marina* en el EPB durante el período de agosto de 2009 a mayo de 2011 no presentó diferencias estadísticamente significativas.

Los valores de producción secundaria promedio del EPB fluctuaron entre 8.90 y 9.18 g AFDW m⁻² y⁻¹. Los valores de producción secundaria total fluctuaron entre 21.61 y 26.56 g AFDW m⁻² y⁻¹ y se encuentran dentro de los rangos reportados para áreas con cobertura vegetal protegidas del oleaje.

Los resultados obtenidos pueden deberse a la intensa extracción de organismos macrofaunales para consumo humano (*e.g. Chione*, decápodos) realizada por pobladores de la zona, así como a la baja presencia de moluscos del género *Bulla* que, aunque se distribuyen en la zona, no fueron representativos en el área evaluada y que debido a su talla relativamente grande habrían contribuido de manera importante a la producción secundaria de la comunidad bentónica evaluada.

Se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los valores obtenidos en laboratorio, el método de equivalencias y el modelo alométrico con respecto al modelo linealizado aportado por Solana *et al.* (2013), siendo el método de equivalencias más rápido, confiable y práctico, con el cual se puede estimar la producción secundaria de la comunidad bentónica del área evaluada.

Existe un efecto en el uso de logaritmos sobre los parámetros de modelos alométricos lo cual se vio reflejado en las diferencias estadísticas observadas entre los métodos utilizados y el reportado por Solana *et al.* (2013).

Es posible utilizar los cuatro tamices pertenecientes al intervalo de 1 mm a 0.355 mm para valorar la densidad de organismos bentónicos, sin embargo, para evaluar adecuadamente la producción secundaria del EPB es suficiente utilizar los tamices de 1mm y 0.500 mm, aunque la disminución de tamices aumenta el tiempo requerido para la separación e identificación de organismos.

La producción secundaria de la comunidad bentónica evaluada no se encuentra correlacionada con la producción primaria de *Zostera marina*.

Referencias bibliográficas

- Acosta-Ruiz, M., Álvarez-Borrego, S. (1974). Distribución superficial de algunos parámetros hidrológicos físicos y químicos, en el Estero de Punta Banda, B. C., en otoño e invierno. *Ciencias Marinas* **1**(1): 16-45.
- Ali, M., Salman, S. (1987). Growth and production of the amphipod *Parhyale basrensis* (Talitridae) in the Shatt al-Arab region. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **40**: 231-238.
- Alongi, D., Tenore, K. (1985). Effect of detritus supply on trophic relationships within experimental benthic food webs. I. meiofauna-polychaete (*Capitellia capitata* (type I) fabricius) interactions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **88**: 153-166.
- Álvarez-Borrego, S., Acosta-Ruiz, M. y Lara-Lara, J. (1975). Hidrología comparativa de las bocas de dos antiestuarios de Baja California. *calCOFI Rep.* **19**: 78-83.
- Álvarez-Borrego, J., Álvarez-Borrego, S. (1982). Temporal and spatial variability of temperature in two coastal lagoons. *CalCOFI Rep.* **23**: 188-197.
- Álvarez-Borrego, S., Granados-Guzmán, A. y Beltrán-Félix, J.L. (1984). Temperatura y salinidad en el Estero de Punta Banda: 1982–1983. *Ciencias Marinas.* **10**: 105–108.
- Armendáriz, L.C., Cesar I.I. (2006). Estimación de la producción secundaria de *Uca uruguayensis* (Decápoda, Brachyura, Ocypodidae) en Bahía de Samborombón, Argentina. *Ciencias Marinas.* **32**: 551-558.
- Arroyo, N. (2002). Meiofauna asociada al alga “Laminaria ochroleuca” de la pylaie en la isla de Mouro (Santander, Cantabria). Tesis de Doctorado. Universidad Complutense de Madrid.
- Ayers, M., Ayers, M., Murcia, C., Lima, D. y Dos Santos. (2005). Aplicaciones estadísticas para las ciencias biológicas y medicas. Manual del Bioestat. Universidad Federal de Pará, Belém. 276p.
- Bakun, A. (1973). Coastal upwelling indices, west coast of North America, 1946-1971. U.S. Department of Commerce, NOAA, Tech.Rep.NMFS SSRF- 671, 103p.
- Barba, B., Larrañaga, A., Otermin, A., Basaguren, A., & Pozo, J. (2010).The effect of sieve mesh size on the description of macroinvertebrate communities. *Limnetica.* **29**: 211-220.
- Baretta-Bekker, H., Duursma, E., & Kuipers, B. (1998). Encyclopedia of marine sciences. Second edition. Springer, New York, 357p.
- Bachelet, G., De Montaudouin, X., Auby, I., & Labourg, P.J. (2000). Seasonal changes in macrophyte and macrozoobenthos assemblages in three coastal lagoons under varying degrees of eutrophication. *ICES Journal of Marine Science.* **57**: 1495–1506. doi:10.1006/jmsc.2000.0902
- Batschelet, E. (1979). Introduction to mathematics for life scientists. Third edition. Spriger, Berlin. 643p.

- Benke, A. (1993). Concepts and patterns of invertebrate production in running waters. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*. **25**: 15–38.
- Benke, A., Huryn, A. (2010). Benthic invertebrate production-facilitating answers to ecological riddles in freshwater ecosystems. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **29**(1):264–285. doi: 10.1899/08-075.1
- Bishop, M.J. (2008). Displacement of epifauna from seagrass blades by boat wake. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **354**: 111-118. doi:10.1016/j.jembe.2007.10.013
- Boese, B. (2002). Effects of recreational clam harvesting on eelgrass (*Zostera marina*) and associated infaunal invertebrates: in situ manipulative experiments. *Aquatic Botany* **73**: 63–74.
- Box, A., Martin, D. & Deudero, S. (2010). Changes in seagrass polychaete assemblages after invasion by *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (Chlorophyta: Caulerpales): community structure, trophic guilds and taxonomic distinctness. *Scientia Marina*. **74**: 317-329.
- Breton-Santiago, E. (1993). Distribución espacio-temporal de la población del *Cerithidea californica* (Haldeman, 1840) en el Estero de Punta Banda, B.C, México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, México.
- Brey, T. (1999). Growth performance and mortality in aquatic benthic invertebrates. *Adv. Mar. Biol.* **35**:153-223.
- Brey, T. (1990). Estimating productivity of macrobenthic invertebrates from biomass and mean individual weight. *Meeresforsch.* **32**: 329-3.
- Burrell, C., Schubel, J.R. (1977). Seagrass Ecosystem Oceanography. 195-232 En: McRoy, P., Helfferich, B. Seagrass Ecosystems a scientific perspective. *Marine science*. **4**. Marcel Dekker INC, New York, 314p.
- Castel, J., Labourg, P.J., Escaravage, V., Auby, I. & Garcia. M.E. (1989). Influence of seagrass beds and oyster parks on the abundance and biomass patterns of meio- and macrobenthos in tidal flats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. **28**: 71–85.
- Cartes, J.E., Elizalde, M., & Sorbe, J.C. (2000). Contrasting life histories and secondary production of populations of *Munnopsurus atlanticus* (Isopoda: Asellota) from two bathyal areas of the NE Atlantic and the NW Mediterranean. *Marine Biology*. **136**: 881-890.
- Celis-Ceseña, R., Álvarez-Borrego, S. (1975). Distribución superficial de algunos parámetros hidrológicos físicos y químicos en el Estero de Punta Banda, B. C. En primavera y verano. *Ciencias Marinas*, **2**: 98-105.
- Clarke, K.R., y Gorley, R.N. (2006). PRIMER v6: user manual/tutorial. PRIMER-E, Plymouth, 190p.

- Clarke, K.R., Warwick, R. (2001). Change in marine communities: an approach to Statistical Analysis and Interpretation. Second edition. PRIMER-E, Plymouth, 189p.
- Colwell, A.M., & S.L. Landrum. (1993). Nonrandom shorebird distribution and fine-scale variation in prey abundance. *The Condor*. **95**(1): 94-103.
- Crisp, D.J. (1984). Energy flow measurements. 284-366 In: Holme, N.A., McIntyre, A.D. Methods for the Study of Marine Benthos. Blackwell Scientific Publications, London, 387p.
- Cushing, D. H. (1975). Marine ecology and fisheries. Cambridge University Press, Cambridge. 287p.
- De la Paz Vela, R. (1978). Hidrodinámica y dispersión de contaminantes en el Estero de Punta Banda B.C. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, México.
- De León-González, J.A. (2009). Nereididae, Lamarck, 1818. 30: 325-355, En: de León-González, JA, JR Bastida-Zavala, LF Carrera-Parra, ME García-Garza, A Peña-Rivera, SI Salazar-Vallejo y V Solís-Weiis (Eds). *Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México, 737p.
- Díaz Castañeda, V.M. & L.V. Rodríguez Villanueva. (1998). Polychaete fauna from San Quintín Bay, Baja California, México. *Southern California Academy of Sciences Bulletin*. **97**(1): 9-32 p.
- Diez, D., Barr, C., y Çetinkaya-Rundel, M. (2011). Open Intro Statistics. First Edition. OpenIntro. Recuperado 16 de Agosto de: <http://www.openintro.org>. 379p.
- Edgar, G.J., Barrett, N.S. (2002). Benthic macrofauna in Tasmanian estuaries: scales of distribution and relationships with environmental variables. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **270**: 1-24.
- Edgar, G.J. (1993). Measurement of the Carrying Capacity of Benthic Habitats Using a Metabolic-Rate Based Index. *Oecologia*. **95**: 115-121.
- Edgar, G.J. (1990a). The influence of plant structure on the species richness, biomass and secondary production of macrofaunal assemblages associated with Western Australian seagrass beds. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **137**: 215-240.
- Edgar, G.J. (1990b). The use of the size structure of benthic macrofaunal communities to estimate faunal biomass and secondary production. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **137**: 195-214.
- Er, H., Hong, Z., Zhinan, Z., & Zishan, Y. (2010). Estimates of Autumn-time Benthic Secondary Production in Laizhou Bay and Adjacent Bohai Sea Waters. *J. Ocean Univ. China*. **9**(3): 279-285. doi: 10.1007/s11802-010-1726-9.
- Fauchald, K., Jumars, P. (1979). The diet of worms: a study of polychaete feeding guilds. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **17**: 193-284.

- Fredette, T., Van Montfrans, J., & Orth, R. (1990). Secondary Production Within a Seagrass Bed (*Zostera marina* and *Ruppia maritima*) in Lower Chesapeake Bay. *Estuaries*. **13**(4): 431-440.
- Fisher, R. Sheaves, M.J. (2003). Community structure and spatial variability of marine nematodes in tropical Australian pioneer seagrass meadows. *Hydrobiologia* 495: 143–158.
- Flannery, B., Teukolsky, S., Vetterling, T. (1986). Numerical recipes. First edition. Cambridge University Press, New York. 818p
- Fonseca, M., Uhrin, A. (2009). The status of eelgrass, *Zostera marina*, as bay scallop habitat: consequences for the fishery in the western Atlantic. *Marine Fisheries Review*. **71**: 20-33.
- Folk, R. (1974). Petrology of sedimentary rocks. Hemphill, Austin Tx, 179p.
- Galindo-Bect, M., Galindo-Bect, L., Hernández-Ayón, J., Ley-Lou, F., y Álvarez-Borrego, S. (1999). Efecto del niño en los nutrientes y el carbón orgánico total de una laguna costera del noroeste de Baja California. *Ciencias Marinas*. **25**: 225-237.
- Gavin, H. (2011). The Levenberg-Marquardt method for nonlinear least squares curve-fitting problems. Department of Civil and Environmental Engineering. Duke University Press. Durham. 15p.
- Gerlach, S.A. (1971). On the importance of marine meiofauna for benthos communities. *Oecologia*. **6**: 176-190.
- Gómez Valdés, J. (1983). Estructura hidrográfica promedio frente a Baja California. *Ciencias Marinas*. **9**(2): 75-86.
- Gracia, E. (1992). Estudio de respiración en un subsistema bentónico en la laguna costera, Estero de Punta Banda, B.C. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, México.
- Graham, E., Neville, S. (2002). Benthic macrofauna in Tasmanian estuaries: scales of distribution and relationships with environmental variables. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **270**: 1-24.
- Gray, J. S. (1981). The Ecology of Marine Sediments. An Introduction to the Structures and Functions of Benthic Communities. Cambridge University Press, New York, 185p
- Guzmán-Alvis, A., Solano, O., Córdoba, M., y López, A. (2001). Comunidad macroinfaunal de fondos blandos someros tropicales (Caribe colombiano). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. **30**: 39-66.
- Heck, K., Orth, R. (1980). Structural Components of Eelgrass (*Zostera marina*) Meadows in the Lower Chesapeake Bay Decapod Crustacea. *Estuaries*. **3**: 289-295.
- Hellwig-Armonies, M. (1998). Mobile epifauna on *Zostera marina*, and infauna of its inflorescences. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. **42**: 329-337.

- Herzka, S.Z., Griffiths, R., Fodrie, F.J. & McCarthy, I.D. (2009). Short-term size-specific distribution and movement patterns of juvenile flatfish in a Pacific estuary derived through length-frequency and mark-recapture data *Ciencias Marinas*. **35**: 41–57.
- Hily, C., Bouteille, M. (1999). Modifications of the specific diversity and feeding guilds in an intertidal sediment colonized by an eelgrass meadow (*Zostera marina*) (Brittany, France). *Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie / Life Sciences*. **322**: 1121–1131.
- Homziak, J., Fonseca, M. & Kenworthy, W. (1982). Macrobenthic Community Structure in a Transplanted Eelgrass (*Zostera marina*) Meadow. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **9**: 211-221.
- Holme, N.A., McIntyre, A.D. (1984), Methods for the study of marine benthos. 2nd ed. Blackwell Scientific Publications, London, 387p.
- Huerta, V. (2012). Prueba de homogeneidad de varianzas para muestras normales censuradas. Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, México.
- Ibarra-Obando, S.E., Solana-Arellano, E., y Poumian-Tapia, M. (2007). El papel de *Zostera marina* en el ciclo del Carbono en Bahía San Quintín, Baja California. 201-213 En: Gaxiola-Castro, G., Hernández-de la Torre, B. Carbono en ecosistemas acuáticos de México. SEMARNAT. Instituto nacional de ecología. 523p.
- Knox, G.A. (2001). The Ecology of Seashores, marine Science series. CRC Press, Boca Raton. 557p.
- Lalli, C., y Parsons, T. (1997). Biological oceanography an introduction. Second edition. Elsevier, Oxford. 337 p.
- Liang, J., Tang, M.L., & Chan, P. (2009). A generalized Shapiro–Wilk *W* statistic for testing high-dimensional normality. *Comp. Stat. Dat. Anal.* **53**(11): 3883–3891.
- Linares, G. (2001). Escalamiento multidimensional: conceptos y enfoques. *Revista investigación operacional*. **22**: 173-183.
- Maimone-Celorio, M. R. (2000). Uso de las planicies lodosas del Estero de Punta Banda, B.C. por las aves playeras migratorias y su relación con la marea y el bentos. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, Baja California, Ensenada, México.
- Maimone-Celorio, M. R., Mellink, E. (2003). Shorebirds and benthic fauna of tidal mudflats in Estero de Punta Banda, Baja California, México. *Southern California Academic of Sciences*. **102**: 26-38.
- Marsh, G.A. (1973). The *Zostera* epifaunal community in the York River, Virginia. *Chesapeake Sci.* **14**: 76-86.
- Massey, B., Palacios, E. (1994). Avifauna of the wetlands of Baja California México: current status. *Studies in avian biology*. **15**: 45-57.
- Mc Donald, K.B. (1969). Molluscan fauna of pacific coast salt marshes and tidal creeks. *Veliger*. **11**: 399-405.

- Millán-Núñez, E., Millán-Núñez, R. (1987). Composición y variabilidad del fitoplancton a finales de primavera, 1985 en el Estero de Punta Banda, Baja California, México. *Ciencias Marinas*. **13**: 21-34.
- Millán-Núñez, E., Ortiz-Cortéz, F.J, y Álvarez-Borrego, S. (1981). Variabilidad temporal y espacial de nutrientes y fitoplancton en una laguna costera, a finales de verano. *Ciencias Marinas*. **13**: 30-38.
- Miller, C. (2004). *Biological oceanography*. Blackwell Scientific Publications, Oxford U.K. 402 p.
- Mistri, M., Fano, E., & Rossi, R. (2001). Macrofaunal secondary production in a lagoon of the Po River Delta: An evaluation of estimation methods. *Italian Journal of Zoology*. **68**:147-151
- Muñoz-Anderson, M., Millán-Núñez, R. (1991). Variación anual de la productividad del fitoplancton en el Estero de Punta Banda, B.C. *Ciencias Marinas*. **17**: 57-70.
- Mohd, N., Bee, Y. (2010). Power comparisons of Shapiro-Wilk, Kolmogorov-Smirnov, Lilliefors and Anderson-Darling tests. *Journal of Statistical Modeling and Analytics*. **2** (1): 21-33.
- NASA. (2013). OceanColor WEB. Recuperado 24 de junio de: http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/l3?sen=A&per=MO&prd=CHL_chlor_a.
- Navarro, M. (1985). Ecología trófica de la comunidad íctica, en el Estero de Punta Banda, Ensenada, México. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, Baja California, Ensenada, México.
- NOAA. (2013). description of changes TO Oceanic Niño Index. Recuperado 27 de agosto de: http://www.cpc.ncep.noaa.gov/products/analysis_monitoring/ensostuff/ONI_change.shtml.
- Norderhaug, K.M., Christie, H. (2011). Secondary production in a *Laminaria hyperborea* kelp forest and variation according to wave exposure. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **95**:135-144. doi:10.1016/j.ecss.2011.08.028.
- Packard, G.C. Boardman. M.J. (2009). A comparison of methods for fitting allometric equations to field metabolic rates of animals. *J Comp Physiol B*. **179**: 175-182.
- Packard, G. C., Boardman, T. J., & Birchard, G. F. (2010). Letter allometric equations for predicting body mass of dinosaurs: a comment on Cawley & Janacek (2010). *Journal of Zoology*. **282**: 221–222.
- Packard, G.C. (2011). Unanticipated consequences of logarithmic transformation in bivariate allometry. *J Comp Physiol B*. **181**: 841-849.
- Palacios, E., Escofet, A., y Loya-Salinas, D. (1991). El Estero de Punta Banda, B.C. México como eslabón del “corredor del pacifico”: abundancia de aves playeras. *Ciencias Marinas*. **17**: 109-131.

- Pérez-Brunius, P., López, M., y Pares-Sierra, A. (2007). Comparison of upwelling indices off Baja California derived from three different wind data sources. *CalCOFI Rep.* **48**: 204-214.
- Philippi, T., Dixon, P.M., & Taylor, B.M. (1998). Detecting trends in species composition. *Ecological Applications.* **8**:300-308.
- Pritchard, DW., De la Paz Vela, R., Cabrera-Muro, H., Farreras-Sanz, S., Morales, E. (1978). Hidrografía física del Estero de Punta Banda. Parte I: Análisis de datos. *Ciencias Marinas.* **5**:1–23.
- Quiroz-Vazquez, P., Ibarra-Obando, S., & Meling-Lopez, E. (2005). Composition of the Epifaunal Community Associated with the Seagrass *Zostera marina* in San Quintin Bay, Baja California. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences.* **104**(2): 100-112.
- Rueda, J. Salas, C. (2008). Molluscs associated with a subtidal *Zostera marina* L. bed in southern Spain: Linking seasonal changes of fauna and environmental variables. *Estuarine, Coastal and Shelf Science.* **79**: 157–167.
- Rouse, G., Pleijel, F. (2001). Polychaetes. Oxford University Press, London. 362p.
- Schlacher, A., Wooldridge, T.H. (1996). How sieve mesh size affects sample estimates of estuarine benthic macrofauna. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **201**: 159-171.
- Shapiro, S., Wilk, M. (1965). An Analysis of Variance Test for Normality (Complete Samples). *Biometrika*, **52** (3/4): 591-611.
- Simenstad, Ch., Fresh, k. (1995). Influence of Intertidal Aquaculture on Benthic Communities in Pacific Northwest Estuaries: Scales of Disturbance. *Estuaries.* **18** (1): 43-70.
- Siqueiros-Beltrones, D., Ibarra-Obando, S., y Poumián-Tapia, M. (1991). Composición y estructura de las asociaciones de diatomeas bentónicas del Estero de Punta Banda en otoño de 1983 y 1986. *Ciencias Marinas.* **17**: 119-138.
- Solana-Arellano, E., Díaz-Castañeda, V., Flores-Uzeta, O., & Rubio-Polania, J. (2013). Assessment of secondary production and evaluation of the efficiency of different mesh sizes to study benthic communities in a *Zostera marina* meadow located in Estero Punta Banda, Baja California, Mexico. 1-25. (en revisión en: *Annual Research & Review in Biology*)
- Soliman, Y.S., Rowe, G.T. (2008). Secondary production of *Ampelisca mississippiana* Soliman and Wicksten 2007 (Amphipoda, Crustacea) in the head of the Mississippi Canyon, northern Gulf of Mexico. *Deep-Sea Research II.* **55**: 2692–2698
- Tagliapietra, D., Cornello, M., & Pessa, G. (2007). Indirect estimation of benthic secondary production in the Lagoon of Venice (Italy). *Hydrobiologia.* **588**: 205–212.
- Talley, T. S., Ibarra-Obando, S. & Dayton, P. K. (2000). Tidal flat macrofaunal communities and their associated environments in estuaries of southern California and northern Baja California, México. *Estuaries.* **23**: 97-114.

- Tanaka, M., Pereira, F. (1998). The effect of sieve mesh size on the abundance and composition of macrophyte-associated macrofaunal assemblages. *Hydrobiologia*. **389**: 21–28.
- Toyohara, T., Nakaoka, M., & Aioi, K. (1999). Population Dynamics and Reproductive Traits of Phytal Gastropods in Seagrass Bed in Otsuchi Bay, North-Eastern Japan. *Marine Ecology*. 20 (3-4): 273-289.
- Tumbiolo, M., Downing, J. (1994). An empirical model for the prediction of secondary production in marine benthic invertebrate populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **114**:165-174.
- Turner, S.J., Kendall, M.S. (1999). A comparison of vegetated and unvegetated soft- sediment macrobenthic communities in the River Yealm, south-western Britain. *J. Mar. Biol. Ass.U.K.* (1999), **79**: 741-743.
- UNAM. (2013). Definiciones. Recuperado 20 de Julio de: <http://www.mareografico.unam.mx/Mareografico/Pages/productos/Definiciones.jsp>.
- Valentine-Rose, L., Rypel, A.L., & Layman, C. (2011). Community secondary production as a measure of ecosystem function: a case study with aquatic ecosystem fragmentation. *Bulletin of Marine Science*. **87** (4): 913–937. doi: <http://dx.doi.org/10.5343/bms.2010.1043>
- Virnstein, R. W., Howard, R. K. (1987). Motile epifauna of marine macrophytes in the Indian River Lagoon, Florida. II. Comparison between drift algae and three species of seagrasses. *Bull. Mar. Sci.* **41**: 13–26.
- Wauman-Rojas, D. (1998). Macrofauna bentica del Estero de Punta Banda, Ensenada, Baja California, México. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, Baja California, México.
- Xiping, Z., Lizhe, C. (2010). Secondary Production of Macrobenthos in Mangrove Area of Tong'an Bay, China. *Oceanic. Coast. Sea. Res.* **9**: 151-156.
- Zar, J. H. (1996). Biostatistical Analysis. Third edition. Prentice Hall. New Jersey, 663p.