

RELACIONES CONTEMPORANEAS Y REZAGADAS ENTRE VARIABLES FISICOQUIMICAS Y BIOLÓGICAS EN LA CIENAGA GRANDE DE SANTA MARTA, CARIBE COLOMBIANO

Sven Zea, Ramón Giraldo H., José Ernesto Mancera P. y Jorge Martínez C.

RESUMEN

A partir de datos disponibles de cuatro estaciones de muestreo de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Mar Caribe, Colombia), se exploraron las correlaciones cruzadas, contemporáneas y rezagadas en el tiempo, entre series quincenales de variables "biológicas" (clorofila a, producción primaria) y "físico-químicas" (salinidad, transparencia, nutrientes inorgánicos, nitrógeno y fósforo totales, feopigmentos, proteínas del seston). En contraste con análisis previos, el volver estacionarias las series (media y varianza constantes) eliminó variaciones de tendencia y magnitud asociadas con el clima, y enfatizó variaciones a una escala de semanas. Como resultado, cambios en la producción primaria no se relacionaron ni con los cambios contemporáneos en biomasa de fitoplancton (medido como clorofila a) ni con cambios previos o contemporáneos en variables físicoquímicas. Esta falta aparente de efecto del régimen de nutrientes inorgánicos sobre la producción primaria puede deberse a que su disponibilidad es el efecto dinámico de su asimilación y reciclaje. Solamente, incrementos de nitrógeno total se asociaron con aumentos en productividad primaria dos quincenas después, posiblemente por el uso rezagado por el fitoplancton de sus reservas acumuladas. Variaciones en biomasa fitoplanctónica se correlacionaron positivamente con cambios contemporáneos en concentración de fósforo disuelto, y negativamente con cambios en transparencia. La primera relación puede ser causada por liberación desde el medio bentónico de fósforo en condiciones de anoxia nocturna durante florecimientos masivos. La segunda puede deberse a que el principal condicionante de la transparencia es el fitoplancton. En contraste, incrementos en la producción primaria fueron seguidos por descensos en nitrógeno y fósforo disueltos una quincena después, posiblemente en relación con los tiempos de generación del fitoplancton y con la dinámica de asimilación y reciclaje. **PALABRAS CLAVE:** *Variables físicoquímicas. Producción primaria. Correlación cruzada. Laguna costera tropical. Caribe colombiano.*

ABSTRACT

Contemporary and time-lagged relations between physical-chemical and biological variables at Ciénaga Grande de Santa Marta coastal lagoon, Colombian Caribbean. From available data from four sampling stations at Ciénaga Grande de Santa Marta coastal lagoon (Colombian Caribbean), contemporary and time-lagged cross-correlations between biweekly series of "biological" variables (chlorophyll a, primary productivity) and "physical-chemical" variables (salinity, transparency, inorganic nutrients, total nitrogen and phosphorous, phaeopigments, seston proteins) were explored. In contrast with the original analyses, turning series stationary (constant mean and variance) eliminated variations in trend and magnitude associated with climate, and emphasized variation at the scale of weeks. As a result, changes in primary production were not related either with contemporary changes in phytoplankton biomass (measured as chlorophyll a) or with previous or contemporary changes in physical-

chemical variables. This apparent lack of effect of the inorganic nutrients regime on the primary production may occur because nutrient availability is the dynamic result of uptake and recycling. Only, increases in total nitrogen were associated with rises in primary production 4 weeks later, possibly from lagged use of reserves by phytoplankton. Variations in phytoplankton biomass were positively correlated with contemporary changes in dissolved phosphorous, and negatively with changes in transparency. The first relation could be caused by phosphorous liberation from the benthos in nocturnal anoxic conditions during massive blooms. The second may occur because the main agent conditioning water transparency is phytoplankton. In contrast, increases in primary production were followed by decreases in dissolved nitrogen and phosphorous two weeks later, again possibly in relation to phytoplankton generation times and the dynamics of uptake and recycling.

KEY WORDS: *Physical-chemical variables. Primary production. Cross-correlation. Tropical coastal lagoon. Colombian Caribbean.*

INTRODUCCION

La relación entre la producción primaria y la de niveles tróficos superiores, susceptibles de ser explotados directamente por el hombre, puede ser compleja. Desde abajo, la regulación de la abundancia y metabolismo de los productores puede ser ejercida por la disponibilidad de nutrientes, de origen alóctono o provenientes del reciclaje interno, o por otros factores físicos limitantes (p.ej. luz); de otro lado, el efecto directo de la actividad alimentaria de los herbívoros y, sobre estos, de niveles tróficos superiores, podrá a su vez regular los productores desde arriba, independientemente de la disponibilidad de nutrientes (Alpine y Cloern, 1992). También, cambios drásticos en las abundancias de niveles tróficos superiores, producidos por causas naturales o antropogénicas, pueden producir efectos de cascada y afectar drásticamente los productores (Carpenter et al., 1987). Además, cambios fisiológicos a nivel celular, y en la composición taxonómica de la comunidad de productores, llamados auto-reguladores, pueden ocurrir como respuesta cuando los factores desde arriba o desde abajo comienzan a limitarlos (Agustí et al., 1990; 1992). En un cuerpo de agua dado puede primar uno u otro tipo de regulación o existir todos simultáneamente, o pueden tener fluctuaciones temporales, estacionales o interanuales (Alpine y Cloern, 1992). De aquí se desprende que modelar la producción en un sistema acuático, especialmente un estuario, es difícil por lo complejo de las relaciones.

La Ciénaga Grande de Santa Marta (CGSM) es una laguna costera tropical de gran superficie (450 km²) y poca profundidad (1.6 m en promedio), con numerosos aportes de agua dulce estacional e interanualmente fluctuantes provenientes del Río Magdalena y de los ríos de la Sierra Nevada de Santa Marta, y una única comunicación con el mar en el sitio denominado Boca de la Barra (Wiedemann, 1973). En este caso, las entradas de nutrientes, probablemente asociadas a los ciclos climáticos y afectadas por acción antropogénica en la cuenca, y su reciclaje interno (probablemente por vía bentónica) pueden estar

controlando la producción primaria desde abajo; sin embargo, la actividad de filtradores bentónicos importantes como la ostra, herbívoros pelágicos y detritívoros bentónicos, podría potencialmente controlarla desde arriba. Cambios interanuales y efectos en cascada sobre los productores han podido darse por mortalidades masivas de ostras en años de aguas muy dulces, y pueden estarse dando por la intensa sobrepesca en años más recientes.

Existe abundante información sobre el comportamiento espacial y temporal de variables físicas y biológicas del sistema (Santos-Martínez, 1991). Las investigaciones en el complejo CGSM que realizaron mediciones de las tasas de producción primaria y las relacionaron con otras variables biológicas y variables fisicoquímicas, son la de Hernández (1986; 1988) (resultados publicados en Hernández y Gocke, 1990, y Hernández y Márquez, 1991), y la de Rondón (1991). Estas fueron seguidas por un programa de monitoreo de la mayoría de las variables fisicoquímicas, pero incluyendo sólo clorofila a como variable biológica.

Para continuar explorando las relaciones entre la producción primaria y las demás variables, en busca de complementar el limitado entendimiento que hasta ahora se tiene de ellas, se realizaron manipulaciones adicionales sobre parte de los datos disponibles. La técnica escogida fue el Análisis de Correlación Cruzada de series de tiempo, para determinar relaciones contemporáneas y rezagadas en el tiempo entre parejas de variables; el rezago de la respuesta de ciertas variables, especialmente las afectadas por procesos biológicos, se debe usualmente a que deben transcurrir varias generaciones en los productores primarios antes de que se detecte una respuesta.

METODOS

Datos analizados

Del cuerpo de agua de la CGSM y ciénagas adyacentes se tiene gran cantidad de información sobre diversas variables fisicoquímicas y biológicas en un número apreciable de estaciones cubriendo un amplio intervalo de gradientes dentro del estuario (Santos-Martínez, 1991). Para concentrar el esfuerzo de análisis se tomaron unas pocas estaciones del cuerpo central de la ciénaga, y las variables consideradas más relevantes. Estas se listan en la tabla 1. Como variables "biológicas" directamente implicadas en la producción primaria del sistema, se tomaron la cantidad de fitoplancton en la columna de agua, medida por la concentración de clorofila a (CLA), y su metabolismo, medido por las tasas

de producción primaria neta (PPN) y bruta (PPB). Las demás variables se clasificaron con un criterio amplio dentro de las "físicoquímicas", aunque algunas de ellas indudablemente tienen componente biológico o son dependientes de una manera compleja de procesos biológicos. Las variables fueron medidas a partir de una muestra homogeneizada de la columna de agua; detalle sobre los métodos de muestreo y medición se encuentran en Hernández (1986; 1988), Hernández y Gocke (1990), y Hernández y Márquez (1991).

Tabla 1. Variables utilizadas en el análisis.

Código	Variable	Unidades
SAL	Salinidad	
SEC	Transparencia Secchi	cm
NO2	Nitritos disueltos	$\mu\text{mol N.l}^{-1}$
NO3	Nitratos disueltos	$\mu\text{mol N.l}^{-1}$
NH4	Amonio disuelto	$\mu\text{mol N.l}^{-1}$
NIT	Nitrógeno inorgánico disuelto total ^A	$\mu\text{mol N.l}^{-1}$
NTO	Nitrógeno total ^B	$\mu\text{mol N.l}^{-1}$
PO4	Ortofosfatos disueltos	$\mu\text{mol P.l}^{-1}$
PTO	Fósforo total ^C	$\mu\text{mol P.l}^{-1}$
SIO	Silicatos disueltos	$\mu\text{mol Si.l}^{-1}$
PRO	Proteínas del seston	mg.l^{-1}
FEO	Feopigmentos a	$\mu\text{g.l}^{-1}$)
CLA	Clorofila a	$\mu\text{g.l}^{-1}$
PPN	Tasa de productividad primaria neta	$\text{gC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$
PPB	Tasa de productividad primaria bruta ^D	$\text{gC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$

^A Calculado como la suma simple de NO₂+NO₃+NH₄

^B Medido independientemente, incluye el nitrógeno inorgánico total disuelto, y el nitrógeno orgánico disuelto y particulado.

^C Medido independientemente, incluye los ortofosfatos disueltos y el fósforo orgánico disuelto y particulado.

^D Calculada como la tasa de productividad primaria neta más la respiración, medida ésta última simultáneamente con la primera.

Como no se tienen series completas de todas las variables, se seleccionaron dos porciones de la base de datos. La primera porción correspondió a parte de los datos originales de Hernández (1986; 1988), de todas las 15 variables listadas arriba, obtenidos en $N=25$ muestreos con frecuencia aproximadamente

quincenal entre enero de 1987 y enero de 1988, en tres estaciones, Rincón del Jagüey (RJA.01), Boca de Caño Grande (BCG.02), y Centro (CEN.03) (Figura 1). La segunda porción correspondió a datos de 8 variables (SAL, SEC, NO₂, NO₃, NH₄, PO₄, SIO, CLA), obtenidos con frecuencia quincenal desde enero de 1985 hasta mayo de 1991, en las tres estaciones anteriores y en Rinconada (RIN.06) (Figura 1). Para facilitar el análisis, en ambas porciones de datos se promediaron los datos quincenales de las estaciones correspondientes, para obtener series promedio de cada variable; estas matrices de series promedios en adelante se llamarán **Matriz 1** y **Matriz 2** respectivamente. El promediar se justificó en que estas estaciones tienen un comportamiento similar en su régimen de salinidad (Giraldo et al., 1995), asumiendo que representan un sector más o

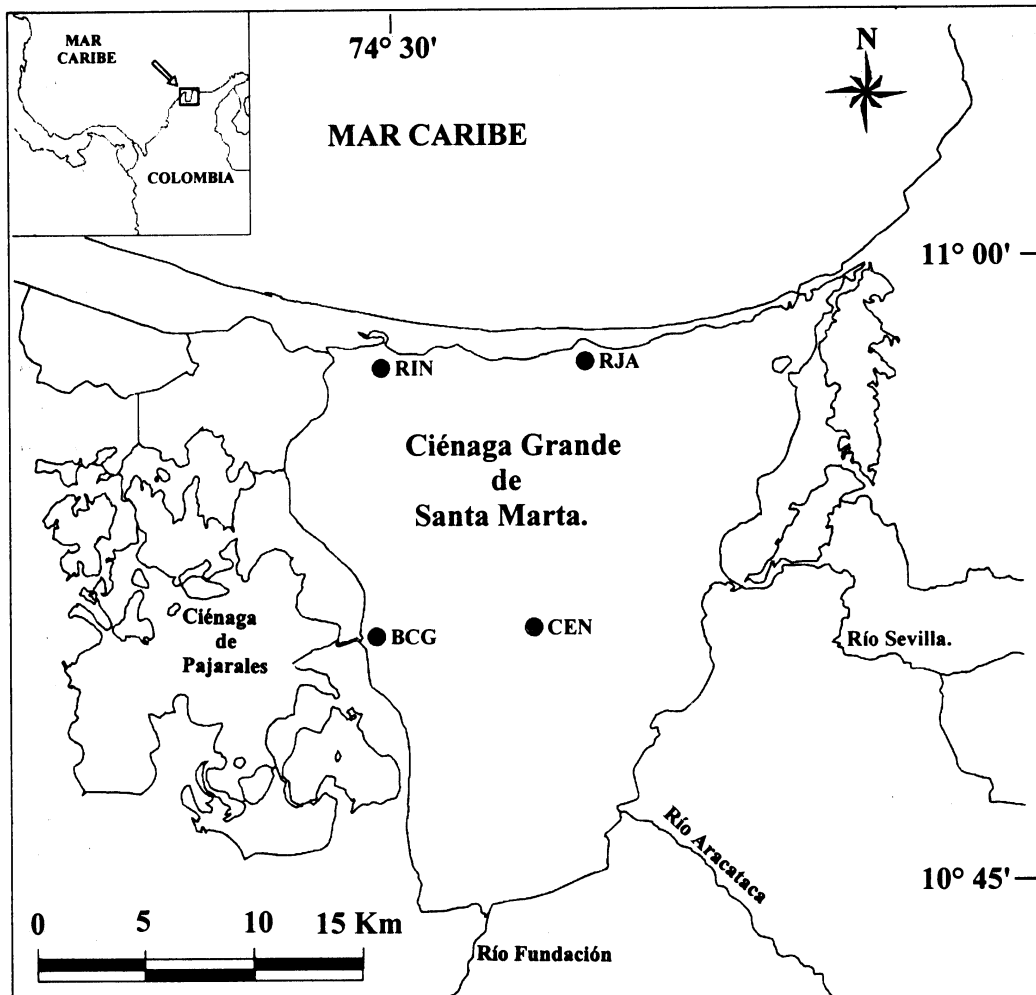


Figura 1. Mapa de la Ciénaga Grande de Santa Marta indicando las estaciones donde se realizaron las observaciones.

menos homogéneo del cuerpo de agua de la Ciénaga Grande de Santa Marta (ver discusión). Como los datos de la Matriz 2 abarcan varios años, se eliminaron las diferencias debidas a los ciclos climáticos anuales, o estacionalidad de las series, calculando las anomalías estandarizadas mensuales (restando del dato quincenal el promedio global del mes correspondiente, y dividiendo el resultado por la desviación estándar de dicho mes). Finalmente, se escogió la porción correspondiente al período enero 1987-mayo 1991 (un poco más de 4 años), en la que existían casi todos los datos de las 8 variables ($N=88-97$).

Combinación lineal de series

Para lograr un mejor poder de resolución en la búsqueda de correlaciones, se construyeron combinaciones lineales de algunas de las series fisicoquímicas, seleccionadas a partir de correlaciones significativas simples entre variables de la Matriz 1 (sin tener en cuenta su estructura de autocorrelación, $p < 0.01$, $-0.50 \geq r \geq 0.50$, $n=25$). Se identificaron tres grupos de variables, cuyas combinaciones lineales se obtuvieron algebraicamente a partir del primer eje de ordenación de las series por Análisis de Componentes Principales (ACP, mediante programa SAS/STAT, Sas Institute, 1988). La aplicación del ACP sobre series temporales puede ser controvertida. En la estadística clásica, el ACP supone que cada variable constituye un vector aleatorio con distribución normal (Anderson, 1984). Desde este punto de vista, en cada momento de tiempo en una serie se tendría un vector aleatorio con una sola observación para cada variable, lo que no permite aplicar el ACP. Para resolverlo, habría entonces que tener un conjunto de observaciones para cada variable en cada período de tiempo y realizar múltiples ACPs. Sin embargo, recientemente, bajo el esquema de análisis de información, el ACP puede ser empleado como una técnica de representación algebraica y geométrica de variables, que solo requiere tener una matriz de datos continuos donde las columnas representan las características medidas y las filas los casos. Bajo este esquema, en general, no existe ningún supuesto de naturaleza estadística, ni se sigue un modelo probabilístico particular (Lebart et al., 1995; ver también aplicaciones del ACP en ecología en Nichols, 1977 y en Jassby y Powell, 1990). Este tipo de construcciones se ha realizado con éxito en series temporales en estuarios templados (cf. Lehman, 1992; Cloern y Jassby, 1995).

En el primer grupo de variables correlacionadas (Tabla 2), cuyo primer componente principal (74% de la varianza total de los datos) se llamará **eje NITRO1**, se combinaron todas las variables relacionadas con el régimen de concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (NO_2 , NO_3 , NH_4 , y NIT). En

el segundo grupo se combinaron las variables SEC, PRO, PTO y PO4, relacionadas en general con la cantidad de material en suspensión o seston, por lo que al primer componente principal de esta combinación (59% de la varianza de los datos) se le llamará de aquí en adelante el régimen del seston (**eje SESTON1**). En el tercer grupo se combinaron la concentración de silicatos disueltos (SIO) y la de feopigmentos (FEO), por lo que a la combinación realizada por el primer componente principal (75% de la varianza de los datos) se le llamará de aquí en adelante el régimen de descomposición algal (**eje SIO-FEO1**).

Tabla 2. Coeficientes de correlación simple entre las variables "físicoquímicas" y los ejes de los componentes principales usados para combinar grupos de variables correlacionadas. Se dan los valores propios o la varianza explicada por cada uno de los dos primeros componentes, y su proporción (%) del total. Para el código de las variables véase el texto. Los datos originales son series promedio (no transformadas) de tres estaciones (RJA.01, BCG.02, CEN.03) en 25 muestreos quincenales entre enero de 1987 y enero de 1988 (Matriz 1); los datos fueron estandarizados por variable para eliminar diferencias en escala de medida.

Régimen/grupos de variables	Primer componente	Segundo componente
Nitrógeno inorgánico NO2-NO3-NH4-NIT	NITRO1	
NO2	0.79	0.51
NO3	0.84	0.39
NH4	0.85	-0.51
NIT	0.94	-0.32
valor propio	2.95	0.79
proporción	73%	20%
Seston SEC-PO4-PTO-PRO	SESTON1	
SEC	-0.88	0.14
PO4	0.64	-0.71
PTO	0.71	0.45
PRO	0.83	0.31
valor propio	2.38	0.82
proporción	59%	21%
Descomposición algal SIO-FEO	SIO-FEO1	
SIO	0.87	0.50
FEO	0.87	0.50
valor propio	1.51	0.49
proporción	75%	25%

Las correlaciones simples entre las series fisicoquímicas largas (Matriz 2) mostraron una compleja interrelación que no hizo posible discriminar grupos de variables para combinarlas linealmente.

Series estacionarias

Los análisis de series de tiempo asumen que las series son estacionarias, o sea que deben tener varianza homogénea, media constante y covarianza estable en todo su recorrido (Box y Jenkins, 1976; Christensen, 1991). Para homogenizar la varianza de las series, incluyendo las combinaciones lineales bajo ACP se utilizó la transformación potencial de Box-Cox (Sokal y Rohlf, 1981), estimando el exponente lambda (λ) mediante el programa HOMOV del paquete estadístico BIOM de Rohlf (1984). Lambdas cercanos a cero indicaron una transformación logarítmica, y aquellos cercanos a uno indicaron no transformar; lambdas negativos, que ajustan una transformación inversa, no se aplicaron o se llevaron a cero, porque la dirección de las correlaciones se invierte, dificultando su interpretación (Tabla 3). Tendencia en la media se identificó en la gráfica

Tabla 3. Potencia (λ) a la que se elevaron ($Y_t=X_t^\lambda$, transformación de Box-Cox) y diferenciación aplicada ($d=0$, $Z_t=Y_t$, sin diferenciar; $d=1$, $Z_t=Y_t-Y_{t-1}$) a las series de tiempo representadas por los promedios por muestreo quincenal (Matriz 1, 1 año; Matriz 2, >4 años). N =número de observaciones después de las transformaciones.

Variable	Matriz 1			Matriz 2	
	λ	d	N	d	N
SAL	0.14	1	24	1	96
SEC	0.64	1	24	1	96
NO2	1.00	1	24	1	93
NO3	0.19	0	25	1	93
NH4	0.22	0	25	1	87
NIT	Log ₁₀	0	25		
NTO	1.00	1	24		
PO4	Log ₁₀	1	24	1	94
PTO	1.37	0	25		
SIO	1.00	1	24	1	93
PRO	0.86	1	24		
FEO	1.00	1	24		
NITRO1	1.00	1	24		
SESTON1	1.00	1	24		
SIO-FEO1	1.00	1	24		
CLA	Log ₁₀	1	24	1	96
PPN	Log ₁₀	1	24		
PPB	Log ₁₀	1	24		

de la serie y en su Función de Autocorrelación Simple - FAS y su Función de Autocorrelación Parcial - FAP (Box y Jenkins, 1976; Peña, 1986), y para eliminarlas cuando existían se diferenciaron la serie restandole a cada dato el valor inmediatamente anterior. Las variables diferenciadas de la Matriz 1 (Tabla 3), representan entonces los cambios quincenales en lugar de los valores absolutos. Las variables de la Matriz 2, todas diferenciadas, representan cambios quincenales en las anomalías mensuales. Nótese que las series combinadas por ACP también fueron diferenciadas.

Correlaciones cruzadas

Dado que las series de producción primaria son tan cortas, no es posible utilizarlas para ajustar modelos de tipo regresivo y de transferencia que expliquen su comportamiento temporal con base en las otras variables. Empero, una aproximación a ello es el estudio del comportamiento del conjunto de correlaciones contemporáneas y rezagadas en el tiempo, conocido como Función de Correlación Cruzada - FCC. La significancia estadística de estas correlaciones se evaluó de forma aproximada a partir de la FAS de cada serie, de acuerdo a la siguiente ecuación (derivada de Box y Jenkins, 1976):

$$LC(r_{ij}(k)) = \pm 1.96 \sqrt{\frac{1 + 2 \sum r_{ii}(v)r_{jj}(v)}{N - k}}$$

donde:

$LC(r_{ij}(k))$: límite de confianza del coeficiente de correlación cruzada entre la i -ésima y la j -ésima serie a un rezago k , para rechazar la hipótesis nula de que las correlaciones son cero, con una confiabilidad del 95%.

$r_{ii}(v)$ y $r_{jj}(v)$: coeficientes de la Función de Autocorrelación Simple - FAS en rezago v (todos los rezagos hasta $n/2$) de la i -ésima y la j -ésima series.

$N-k$: ($=n$) número de observaciones utilizadas para calcular la correlación en rezago k .

Así, se evaluaron las FCC para los primeros $\pm N/2$ rezagos entre las series estacionarias de las variables biológicas, las variables fisicoquímicas, y las

coordinadas del primer componente de las series fisicoquímicas combinadas, utilizando el programa Statgraphics plus versión 5 - Sgplus (Statistical Graphics Corporation, 1991). Las variables biológicas se tomaron tanto como variables de salida como variables de entrada respecto a las fisicoquímicas, para detectar posibles relaciones rezagadas en las dos direcciones. En los resultados se hace referencia solamente a aquellos coeficientes significativos de la FCC, interpretando cada uno como caso particular en el contexto biológico.

RESULTADOS

Relación contemporánea entre los regímenes fisicoquímico y biológico

Los cambios quincenales en la tasa de producción primaria neta (PPN) y la bruta (PPB) resultaron altamente correlacionados entre sí en forma contemporánea (rezago $k=0$, $r=0.96$, $p<0.05$, Matriz 1, Tabla 4), pero sorprendentemente no se correlacionaron con ninguna variable fisicoquímica. Tampoco se correlacionaron significativamente con los cambios en la cantidad de fitoplancton (como clorofila a, CLA), mostrando que la eficiencia de la producción, o productividad (=producción por unidad de clorofila a) varió ampliamente durante el ciclo anual. La única correlación contemporánea significativa entre el régimen biológico y el químico en el ciclo de 1 año (matriz 1) fue entre los cambios en cantidad de fitoplancton y en concentración de ortofosfatos disueltos (PO4) (Tabla 4). En cambio, a largo plazo (Matriz 2), los cambios quincenales de las anomalías mensuales de fitoplancton se encontraron correlacionados significativamente y de signo negativo con los cambios en las anomalías en transparencia (SEC) (Tabla 4), indicando que una buena parte de la contribución a la turbiedad de las aguas se debe al fitoplancton en suspensión.

Tabla 4. Coeficientes significativos de la Función de Correlación Cruzada (r_{ij} , $p<0.05$, ver cálculo de $LC(r_{ij}(k))$ en el texto), para valores contemporáneos (Z_t , rezago $k=0$) de las series estacionarias de la Tabla 3. $N=24$, Matriz 1.

Variable	Matriz 1			Matriz2
	PPN	PPB	PO4	SEC
CLA			0.65	-0.39 ($n=89$)
PPN	1.00			
PPB	0.96	1.00		

Relación entre régimen fisicoquímico actual y el biológico posterior

Sólo los cambios quincenales en cantidad de nitrógeno total (NTO), mostraron correlaciones significativas ($p < 0.05$, Tabla 5) con los cambios quincenales posteriores en las tasas de producción primaria neta (PPN) y bruta (PPB) a corto plazo (dos quincenas después, $k = +2$). De otro lado, se encontró una correlación significativa entre los cambios en la transparencia (SEC, negativa) y aquellos que representa el eje SESTON1 (positiva), o régimen del seston, con los cambios en las tasas de producción primaria 9 quincenas después. A largo plazo, los cambios en anomalías de salinidad (SAL) mostraron una correlación significativa con los cambios en las anomalías de de clorofila a (CLA) cerca de un año después (Tabla 5).

Tabla 5. Coeficientes significativos de la Función de Correlación Cruzada (r_{ij} , $p < 0.05$, ver cálculo de $LC(r_{ij}(k))$ en el texto) para los primeros $k = N/2$ rezagos (Z_t a Z_{t+k}) de las series estacionarias de la Tabla 3, para las variables fisicoquímicas como variables de entrada, y las biológicas como variables de salida. $n = N - k$ o el número de observaciones utilizadas para la correlación rezagada.

Rezago (k)	Variable de entrada	Variable de salida		
		Matriz 1A		Matriz 2A
		PPN	PPB	CLA
+2	NTO	0.63 ($n=22$)	0.62 ($n=22$)	
+9	SEC	-0.69 ($n=15$)	-0.65 ($n=15$)	
	SESTON1	0.63 ($n=15$)	0.63 ($n=15$)	
+22	SAL			-0.49 ($n=59$)

Relación entre régimen biológico actual y el régimen fisicoquímico posterior

En contraste con el hecho de que el régimen anterior y contemporáneo de sustancias químicas disueltas parece no tener relación con los cambios posteriores en las tasas de producción primaria, se encontraron correlaciones significativas negativas entre éstos (PPN y PPB) y los cambios en concentración de nitrógeno inorgánico (NO₂, eje NITRO1) y de ortofosfatos (PO₄) disueltos en la siguiente quincena (Tabla 6). Igualmente, aumentos en las anomalías de fitoplancton estuvieron asociados con aumentos en las de nitratos (NO₃) dos quincenas

después (Tabla 6). Las series largas mostraron un incremento en la turbidez (SEC) 8 quincenas después de aumentos en la cantidad de fitoplancton (CLA).

Tabla 6. Coeficientes significativos de la Función de Correlación Cruzada (r_{ij} , $p < 0.05$, ver cálculo de $LC(r_{ij}(k))$ en el texto) para los primeros $k=N/2$ rezagos (Z_t a Z_{t+k}) de las series estacionarias de la Tabla 3, para las variables biológicas como variables de entrada, y las fisicoquímicas como variables de salida. $n=N-k$ o el número de observaciones utilizadas para la correlación rezagada.

Rezago (k)	Variable de salida	Variable de entrada		
		Matriz 1		Matriz 2
		PPN	PPB	CLA
+1	NO2	-0.76 ($n=23$)	-0.74 ($n=23$)	
	NITRO1	-0.68 ($n=23$)	-0.68 ($n=23$)	
	PO4	-0.56 ($n=23$)	-0.50 ($n=23$)	
+2	NO3			0.36 ($n=73$)
+8	SEC			0.33 ($n=74$)

DISCUSION

Las masas de agua en movimiento en un cuerpo de agua como el de la CGSM tienen composiciones minerales particulares y comunidades propias de organismos, que al interactuar con el fondo y otras masas pueden ser modificadas. Por ello, la interpretación de las correlaciones rezagadas entre las variables de una misma estación de muestreo no tiene mucho sentido físico. Una posible aproximación al problema fue asumir la existencia de un cuerpo de agua determinado más o menos homogéneo en cierta extensión espacial, cuyo comportamiento global puede ser representado por el promedio de las variables medidas en varios puntos de dicho cuerpo. Esto hace más plausible que el valor de una variable de la masa de agua en tiempo t pueda estar relacionado con el valor de otra variable en el tiempo $t+k$, dándole sentido a las correlaciones rezagadas. Este supuesto fue también empleado para análisis similares en la Bahía de San Francisco (Lehman, 1992). Como el gradiente espacial y temporal más importante de los estuarios y lagunas costeras está determinado por el movimiento y

mezcla de masas de agua dulce (de la descarga continental de la cuenca) y salada (del mar), similaridad en el comportamiento temporal de la salinidad fue el criterio para seleccionar las estaciones a promediar (Giraldo et al., 1995).

De otro lado, cuando dos series presentan una correlación significativa a un rezago dado, se puede decir que viajan juntas, pero no implica que necesariamente existe relación de causalidad alguna entre ellas. Además, la estimación de la significancia en este caso es aproximada. Por ello, con base en el conocimiento previo del comportamiento, general y de la CGSM, de las variables y de sus interrelaciones, se realizó una interpretación precavida de las posibles causas de las correlaciones.

El comportamiento general de la producción primaria y las variables fisicoquímicas del sistema CGSM han sido ampliamente descritas en los trabajos en que se tomaron los datos aquí analizados. Por ello, en la discusión que sigue, se resaltarán sólo los contrastes o similitudes que resultaron del presente análisis.

Aunque en general la magnitud de las abundancias fitoplanctónicas está relacionada en forma directa con la magnitud general de las tasas de producción primaria (Hernández y Gocke, 1990), las variaciones a corto plazo en la clorofila *a* en la CGSM no estuvieron correlacionadas con los cambios en las tasas de producción primaria (Tabla 4). Esto es debido a que las "tasas de renovación" o "eficiencias de asimilación" o "productividad primaria" (PPN/CLA) pueden variar ampliamente en la CGSM (Hernández y Márquez, 1991), y en Pajarales (Rondón, 1991). La sucesión de formas de fitoplancton con diferentes adaptaciones metabólicas según las condiciones del medio deben ser las responsables (ver Kucklick, 1987; Rondón, 1991; Vidal, 1995). Esto implica que las relaciones encontradas entre la clorofila *a* y otras variables a partir de las series largas no pueden extrapolarse a la producción primaria, y que para modelar esta última a largo plazo es necesario o continuar midiéndola, o hallar alguna relación empírica entre ella y la clorofila *a* para diferentes épocas o intervalos de condiciones que rigen la sucesión fitoplanctónica. Aunque existe información (Hernández, 1986; Rondón, 1991; Vidal, 1995), relacionarla está fuera del alcance de este trabajo.

En la CGSM, ninguna variable "fisicoquímica" tuvo relación anterior o contemporánea con las tasas de producción primaria. La relación inversa entre la producción primaria y la salinidad mostrada por Hernández y Gocke (1990) y Hernández y Márquez (1991), y para el adyacente complejo de ciénagas de Pajarales (Rondón, 1991), refleja solamente las tendencias en magnitud, especialmente alrededor del régimen climático, pero no representa los cambios a escala de semanas en la productividad primaria. Al eliminar las tendencias en las

medias por diferenciación, la relación se pierde. A partir de los mismos datos utilizados para obtener la Matriz 1, pero promediándolos por épocas, Vidal (1995) encontró correlaciones significativas entre la salinidad y variaciones en la comunidad fitoplanctónica. Aparentemente el promediar por épocas conservó las relaciones de magnitud, eliminando las variaciones a menor plazo.

Como ya lo postularon para la CGSM y el complejo Pajarales otros autores (cf. Kucklick, 1987; Hernández y Gocke, 1990; Rondón, 1991) la falta de relación global entre la concentración puntual de los nutrientes inorgánicos y la tasa de producción primaria puede tener varias causas. En primer lugar, la concentración de los nutrientes es un valor instantáneo, resultado neto de un proceso dinámico de asimilación fitoplanctónica por un lado, y liberación por reciclaje y/o resuspensión por el otro. En la CGSM apenas se están implementando las primeras mediciones de los flujos de nutrientes y de las tasas de reciclaje bentónico (Navas et al., 1996), y hay indicios de altas tasas de degradación bacteriana del detritus y de la materia orgánica, que estarían liberando nutrientes asimilables (Hoppe et al., 1983; Toncel, 1983; Kucklick, 1987). Además, dentro del balance de la disponibilidad de nutrientes, falta tener en cuenta las reservas acumuladas en el fitoplancton y el rezago temporal entre el proceso de asimilación de nutrientes y su reflejo en incrementos en la producción. En este sentido, la correlación positiva encontrada entre los cambios en la cantidad de nitrógeno total en el agua, y los cambios en la productividad primaria dos quincenas después (Tabla 5), podría reflejar el uso de reservas nitrogenadas. Como el nitrógeno inorgánico disuelto es apenas un 3% en promedio del nitrógeno total (datos de la Matriz 1), se podría esperar que la magnitud de éste último pueda ser un indicador de la cantidad de reservas. Empero, hasta que no se midan las reservas directamente en el fitoplancton esto no se puede demostrar, ya que la biomasa fitoplanctónica en la CGSM en general representa sólo un 5-10% de la materia orgánica particulada (Toncel, 1983; Kucklick, 1987).

En segundo lugar, en la CGSM (Kucklick, 1987), como en la mayoría de los sistemas acuáticos con grandes variaciones cíclicas en la disponibilidad de nutrientes, solo en ciertos momentos del ciclo anual ocurren cambios en la producción ligados estrechamente con cambios en la concentración de nutrientes, especialmente cuando hay fuertes entradas por descarga o afloramiento (Barnes y Hugues, 1982; Mann, 1982). En otros momentos, las tasas de producción y la cantidad de fitoplancton presente cambian ya no por la disponibilidad de nutrientes sino por otras causas. Por un lado, en la CGSM ocurre una sucesión de tipos de fitoplancton que aparentemente pueden estar adaptados a diferentes concentraciones de nutrientes (Kucklick, 1987; Rondón, 1991; Vidal, 1995);

por otro lado la concentración de fitoplancton, y por ende la producción primaria total, pueden estar controladas por la herbivoría y por filtración de organismos bentónicos, aunque al respecto no se tiene información directa (Kucklick, 1987). En general, estas influencias variadas hacen que las diferentes series de variables no siempre estén correlacionadas entre si en toda su extensión, por lo que estas técnicas no son las más apropiadas para entender las complejas relaciones. Idealmente estas se pueden elucidar al menos parcialmente a través modelos regresivos de transferencia multivariados (Lehman, 1992), pero con series de producción primaria tan cortas no se logra la suficiente potencia estadística para aplicarlos.

Se ha postulado que en algunas condiciones la luz puede estar limitando la producción primaria en la CGSM (Hernández y Gocke, 1990; Hernández y Márquez, 1991); la falta de relación entre la transparencia y las tasas de producción encontradas en este análisis, en el de Hernández y Gocke (1990), y en el de Rondón (1993), sugieren lo contrario. Kucklick (1987) postula que el esquema sucesional de la composición de la comunidad fitoplanctónica asegura que siempre haya producción aunque la transparencia sea mínima.

En contraste con las tasas de producción, los cambios de concentración de ortofosfatos si fueron acompañados simultáneamente con cambios en la misma dirección en la cantidad de fitoplancton (medida como clorofila a). Esto puede indicar que hay fuertes entradas de fósforo al sistema pelágico cuando el fitoplancton se encuentra en altas concentraciones. El alto consumo de oxígeno en la noche en condiciones de florecimiento fitoplanctónico, que puede llegar a veces a volver anóxica la columna de agua en ciertas partes de este complejo lagunar (Mancera y Vidal, 1994), podría estar favoreciendo aumentos inmediatos en la liberación de fósforo bentónico (van Raaphorst et al., 1988; Dollar et al., 1991). En este complejo, los fenómenos de grandes afloramientos generalmente ocurren en épocas de lluvia, por lo que un incremento concomitante de fósforo podría también deberse a aportes alóctonos por escorrentía (Mancera y Vidal, 1994).

Aunque el régimen químico previo y contemporáneo parece no regular la producción primaria en la CGSM, ésta si podría estar influenciando de manera inversa la cantidad de nitrógeno y fósforo inorgánicos disueltos poco tiempo después (Tabla 6). Con tiempos de generación en el fitoplancton del orden de días, es posible que puedan ocurrir disminuciones posteriores de los nutrientes en esta escala de tiempo, incluso a pesar del aporte por el reciclaje pelágico y bentónico. Ligando el posible efecto rezagado de un pico de aumento en las reservas nitrogenadas mencionado arriba, se podría pensar que éstas generarían

un incremento gradual en el fitoplancton, cuya aumento neto de producción se vería reflejado alrededor de una quincena después, seguido de una disminución los nutrientes durante la siguiente quincena. En este sentido, es interesante el hecho de que existan varios pulsos cortos de dos a cuatro quincenas en la productividad tanto en la CGSM (ver Hernández y Gocke, 1990; Hernández y Márquez, 1991), como en el Complejo de Pajarales (Rondón, 1991). Sin embargo, el aumento encontrado en la cantidad de nitratos disueltos un mes después de aumentos en la biomasa fitoplanctónica (Tabla 6) contrasta con la relación rezagada inversa con la producción primaria mencionada arriba.

Existe una fuerte correlación contemporánea negativa entre la transparencia, la abundancia y composición del fitoplancton y los contenidos de seston en el sistema estuarino estudiado (Vidal, 1995; Toncel, 1983; Kucklick, 1987; Rondón, 1991; este trabajo). La biomasa fitoplanctónica en la CGSM siempre parece ser proporcional a la cantidad de materia orgánica particulada y a la concentración total de seston (Kucklick, 1987), y parece ser el principal condicionante de la transparencia del agua.

La relación que ocurre entre la presencia de aguas turbias con altos contenidos de ortofosfatos, fósforo total y proteínas, variables asociadas con la cantidad de material en suspensión (transparencia y eje SESTON1), y la salinidad, sobre la producción primaria y la clorofila (y esta a su vez con la transparencia, Tablas 5 y 6) 4-5 meses después, son difíciles de explicar. Estas correlaciones no fueron "cargadas" por ciclos estacionales internos a las variables, pues en sus funciones de autocorrelación (no incluidas) no hubo ninguna significativa a estos rezagos. De otro lado, los patrones de circulación y tiempos de residencia de las aguas de la CGSM apenas han sido postulados muy generalmente (Wiedemann, 1973; Cosel, 1986), y los balances hídricos y modelos hidrodinámicos apenas comienzan a ser explorados (CETIH, 1978; CIFI, 1993; Palacio et al., 1994), por lo que no puede postularse por ahora si tienen influencia en estas correlaciones; efectos rezagados como estos se han descrito para otros sistemas como el estuario de la bahía de San Francisco (Lehman, 1992).

AGRADECIMIENTOS

Financiación para realizar esta investigación proviene del Instituto Colombiano para el Desarrollo de la Ciencia y Tecnología - COLCIENCIAS (CO-2105-09-002-92) como parte del proyecto "Estudio ecológico de la Ciénaga Grande de Santa Marta, 3a. etapa", del Programa de Lagunas Costeras del INVEMAR. Estamos muy agradecidos con Adriana Santos-Martínez y Rosario

Madera (INVEMAR) por su esfuerzo en la organización de las bases de datos, y con Hernando Hurtado (Biomatemáticas, Universidad del Quindío), por sus enseñanzas sobre series de tiempo. Expresamos nuestros sinceros cumplidos a Carlos Hernández (ahora en la Univ. del Magdalena), Alfredo Pérez (ahora en la Universidad de Puerto Rico), y Walberto Troncoso (INVEMAR), por el inmenso esfuerzo realizado para obtener los datos aquí analizados. Dos evaluadores anónimos ayudaron a concretar varios puntos relacionados con las técnicas estadísticas.

BIBLIOGRAFIA

- Agustí, S.; C. M. Duarte y D. E. Canfield, Jr. 1990. Phytoplankton abundance in Florida lakes: evidence for the frequent lack of nutrient limitation. *Limnol. Oceanogr.*, 35: 181-188.
- . 1992. Self-regulation, bottom-up, and top-down control of phytoplankton communities: A reply to the comment by Kamenir. *Limnol. Oceanogr.*, 37(3): 683-687.
- Alpine, A. E. y J. E. Cloern. 1992. Trophic interactions and direct physical effects control phytoplankton biomass and production in an estuary. *Limnol. oceanogr.*, 37(5): 946-955.
- Anderson, T. W. 1984. An introduction to multivariate statistical analysis. John Wiley & Sons, Nueva York, 675 p.
- Barnes, R. S. K. y R. N. Hughes. 1982. An introduction to marine ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford, viii + 339 p.
- Box, G. E. P. y G. M. Jenkins. 1976. Time series analysis, forecasts and control. Holden-Day, San Francisco, 575 p.
- Carpenter, S. R.; J. f. Kitchel; J. R. Hodgson; P. A. Cochran; J. J. Elser; M. M. Elser; D. M. Lodge; D. Kretchmer; X. He y C.N. von Ende. 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology*, 68(6): 1863-1876.
- CETIH. 1978. Diagnóstico sobre el comportamiento hídrico de la Ciénaga Grande de Santa Marta. Informe final, Centro de Estudios Técnicos e Investigaciones Hidráulicas - CETIH, Fac. Ing., Univ. de los Andes, Bogotá, 54 p. + apéndices.
- CIFI. 1983. Modelación hidrodinámica de la Ciénaga Grande de Santa Marta. Informe final. Centro de Investigaciones Fac. Ing., Univ. de los Andes, Bogotá, 57 p. + anexos + apéndices.
- Cloern, J. E. y A. D. Jassby. 1995. Year to year fluctuation of the spring phytoplankton bloom in south San Francisco Bay: an example of ecological variability at the land-sea interface. P. 138-148 en: Powell, T.M. y J.H. Steele (Eds.). *Ecological time series*. Chapman and Hall, Nueva York, 491 p.
- Cosel, R. von. 1986. Moluscos de la región de la Ciénaga Grande de Santa Marta (costa del Caribe de Colombia). *An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín*, 15/16: 79-370.
- Dollar, S.J.; S. V. Smith; S. M. Vink; S. Obrebski y J. T. Hollibaugh. 1991. Annual cycle of benthic nutrient fluxes in Tomales Bay, California, and contribution of the benthos to total ecosystem metabolism. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 79: 115-125.
- Giraldo H., R.; J. Martínez C.; Luis H. Hurtado T.; S. Zea y E. R. Madera R. 1995. Análisis de clasificación de series temporales: el caso de la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. *An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín*, 24: 123-134.
- Hernández, C. A. 1986. Producción primaria y dinámica del fitoplancton en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. Tesis M.Sc. *Biól. Mar.*, Univ. Nacional de Colombia-INVEMAR, Bogotá, 177 p.
- . 1988. Producción primaria de fitoplancton en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. Primera parte. Informe Final, Proyecto Estudio Ecológico de la Ciénaga Grande de Santa Marta, COLCIENCIAS-INVEMAR, Santa Marta, 62 p.

- _____ y K. Gocke. 1990. Productividad primaria en la Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. *An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín*, 19-20: 101-119.
- _____ y G. E. Márquez. 1991. Producción primaria en el ecosistema Ciénaga Grande de Santa Marta, laguna costera del Caribe colombiano. *Trianea*, 4: 385-407.
- Hoppe, H. G.; K. Gocke; D. Zamorano y R. Zimmermann. 1983. Degradation of macromolecular organic compounds in a tropical lagoon (Ciénaga Grande, Colombia) and its ecological significance. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 68(6): 811-824.
- Jassby, A. D. y T. M. Powell. 1990. Detecting changes in ecological time series. *Ecology*, 71: 2044-2052.
- Kucklick, M. 1987. *Phytoplankton Biomasse und Seston-Gehalt eines Mangrove-Ästuars (Ciénaga Grande de Santa Marta, Kolumbien)*. Tesis Dipl. Biol., Univ. Stuttgart-Hohenheim, Stuttgart, 315 p.
- Lebart, L.; A. Morineau y M. Piron. 1995. *Statistique exploratoire multidimensionnelle*. Dunod, París, 438 p.
- Lehman, P. W. 1992. Environmental factors associated with long-term changes in chlorophyll concentration in the Sacramento-San Joaquin Delta and Suisun Bay, California. *Estuaries*, 15(3): 335-348.
- Mancera P., J. E. y L. A. Vidal V. 1994. Florecimiento de microalgas relacionado con mortandad masiva de peces en el complejo lagunar Ciénaga Grande de Santa Marta, Caribe colombiano. *An. Inst. Inv. Mar. Punta de Betín*, 23: 103-117.
- Mann, K. H. 1982. *Ecology of coastal waters. A systems approach*. Univ. California Press, Berkeley y Los Angeles, x + 322 p.
- Navas, G.; S. Zea y N. H. Campos. 1996. Implementación de una metodología para determinar el flujo de nitrógeno y fósforo en la interfase agua-sedimento en lagunas costeras tropicales (Ciénaga Grande de Santa Marta). *Resumen X Sem. Cienc. Tecnol. Mar, CCO, Santafé de Bogotá*, 45.
- Nichols, S. 1977. On the interpretation of principal component analysis in ecological context. *Vegetatio*, 34: 191-97.
- Palacio, J.; M. Gunreben; J. I. Vélez; J. Mendo; J. Barragán; L. Botero; A. Santos-Martínez; G. Gómez; A. Bechmann; J. Hartlik; G. Manjarréz y P. Jaramillo. 1994. *Estudio de impacto ambiental, proyecto de reapertura de canales en el delta exterior del río Magdalena*. Informe final, PRO-CIENAGA, Santa Marta, 382 p. + anexos.
- Peña, S. 1986. *Estadística: modelos y métodos*. Tomo II. Alianza Editorial, Madrid, 725 p.
- Raaphorst, W. van; R. Ruurdij y A. G. Brinkman. 1988. The assessment of benthic phosphorous regeneration in an estuarine ecosystem model. *Neth. J. Sea Res.*, 2291: 23-36.
- Rohlf, F. J. 1984. *BIOM. A package of statistical programs to accompany the text Biometry*. State University of New York, Stony Brook, iv + 76 p.
- Rondón R., E. H. 1991. *Estimación de la productividad fitoplanctónica en ciénagas del complejo Pajarales, Caribe colombiano*. Tesis Biól., Univ. Javeriana, Santafé de Bogotá, 80 p. + anexos.
- Santos-Martínez, A. 1991. *Base de datos físico-químicos Ciénaga Grande de Santa Marta y Complejo Pajarales*. Inf. Proy, INVEMAR, Santa Marta.
- Sas Institute, Inc. 1988. *SAS/STAT user's guide, release 6.03 edition*. Sas Institute, Inc., Cary (NC), xviii + 859 p.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1981. *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research*, 2a. edición. W.H. Freeman and Co., San Francisco, xviii + 859 p.
- Statistical Graphics Corporation. 1991. *Statgraphics plus, version 5. Reference manual*. Statistical Graphics Corporation, Rockville (MD), xii + diccionario + apéndices.
- Toncel, G. M. 1983. *Sedimentación y Composición del Seston en la Ciénaga Grande de Santa Marta*. Tesis Biól., Univ. Nacional Colombia. Bogotá, 169 p.
- Vidal, L. A. 1995. *Poblaciones de fitoplancton con relación a variables físico-químicas en un sistema lagunar estuarino tropical*. Tesis M.Sc., Biól. Mar., Univ. Nacional de Colombia - INVEMAR, Parte II, Santa Marta, 90 p.

Wiedemann, H. U. 1973. Reconnaissance of the Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia: physical parameters and geological history. Mitt. Inst. Colombo-Alemán. Invest. Cient., 7: 85-119.

FECHA DE RECEPCION: diciembre 19, 1996 FECHA DE ACEPTACION: mayo 5, 1998

DIRECCION DE LOS AUTORES

Universidad Nacional de Colombia (Departamento de Biología), A.A. 1016 (INVEMAR), Santa Marta (S.Z.). Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras - INVEMAR, AA 1016, Santa Marta (S.Z. y J.E.M.P.). Universidad Nacional de Colombia, Departamento de Matemáticas y Estadística, Ciudad Universitaria, Bogotá D.C. (J.M.C. y R.G.H.)