



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



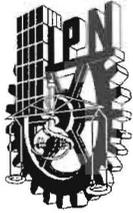
**FITOPLANCTON SILÍCEO DE LA ZONA
EUFÓTICA, COMO SEÑAL DE LA
PRODUCTIVIDAD PRIMARIA EN CUENCA
ALFONSO, GOLFO DE CALIFORNIA**

TESIS
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA:

MA. MAGDALENA VILLEGAS AGUILERA

LA PAZ, B.C.S. JUNIO DE 2009



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 9 del mes de Junio del 2008 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

"FITOPLANCTON SILÍCEO DE LA ZONA EUFÓTICA, COMO SEÑAL DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA EN CUENCA ALFONSO, GOLFO DE CALIFORNIA"

Presentada por el alumno:

VILLEGAS
Apellido paterno

AGUILERA
materno

MARÍA MAGDALENA
nombre(s)

Con registro:

A	0	7	0	3	5	9
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
PRIMER VOCAL

DRA. AÍDA MARTÍNEZ LÓPEZ

PRESIDENTE

DR. NORMAN SILVERBERG

SECRETARIO

MC. JOSÉ RICARDO PALOMARES GARCÍA

SEGUNDO VOCAL

DR. GERARDO VERDUGO DÍAZ
2°. DIRECTOR

TERCER VOCAL

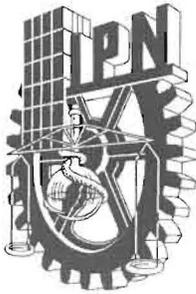
DR. EMILIO JOSÉ BEIER MARTIN

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



IPN
CICIMAR
DIRECCION

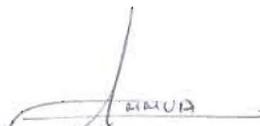


**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 9 del mes Junio del año 2009, el (la) que suscribe MARÍA MAGDALENA VILLEGAS AGUILERA alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS con número de registro A070359 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de: DRA. AÍDA MARTÍNEZ LÓPEZ y DR. GERARDO VERDUGO DÍAZ y cede los derechos del trabajo titulado: "FITOPLANCTON SILÍCEO DE LA ZONA EUFÓTICA, COMO SEÑAL DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA EN CUENCA ALFONSO, GOLFO DE CALIFORNIA" al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: mave2505@yahoo.com.mx amartin@ipn.mx gverdugo@ipn.mx Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.


MARÍA MAGDALENA VILLEGAS AGUILERA
nombre y firma

DEDICATORIA

Este avance se lo dedico esencialmente a mis pilares de la vida quienes con gran esfuerzo, entereza y amor lograron ser de nosotros, personas de bien.

Los extraño y quiero mucho viejos.

A mis hermanos Antonio, Diana, Dani, José Román

A mis angelitos Jenrru, Mary Fer y Tonito.

Muy especialmente a Cuauhtemoc V. Gutiérrez García.

Gracias por siempre estar, te quiero mucho.

A mi segunda familia integrada por mis queridos amigos

Jazmin, Carmen, Deivis, Magy e Irela por su compañía y apoyo.

AGRADECIMIENTOS

*Quiero expresar mi profundo agradecimiento a mis directores de tesis la **Dra. Aída Martínez López** y al **Dr. Gerardo Verdugo Díaz** por brindarme su gran calidad humana y conocimiento. Sobre todo por sus palabras de ánimo cuando más lo necesitaba.*

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas CICIMAR-IPN por las facilidades otorgadas en el uso de las instalaciones.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para realizar mis estudios.

Al Instituto Politécnico Nacional por el apoyo otorgado al proyecto SIP 20061157, a la beca PIFI y a la beca tesis para culminar mis estudios.

A mi comité tutorial integrado por el Dr. Norman Silverberg, MC. Ricardo Palomares García y Dr. Emilio Beier por sus acertados comentarios que ayudaron a enriquecer este trabajo.

A la MC. Ana Elsi Ulloa Pérez y MC. Diana C. Escobedo Urías por su asesoría, apoyo y amistad durante mis estancias en el Laboratorio de Medio Ambiente del CIIDIR-Unidad SINALOA

Al MC. Martín De La Cruz Orozco y al Dr. Gilberto Gaxiola Castro por su asesoría durante mi estancia en el Laboratorio de Ecología de Lagunas Costera del CICESE.

A MC. Guillermo Martínez Flores por su apoyo en la lectura de los programas de MAT-LAB y por el inicio de una bonita amistad.

Al CP. Humberto Ceseña Amador por su cordialidad y eficiencia al dirigir el departamento de servicios escolares.

Esta es una contribución al esfuerzo de un gran equipo de trabajo.

Gracias a todos

INDICE

Página

RELACIÓN DE TABLAS.....	VI
RELACIÓN DE FIGURAS	VII
I INTRODUCCION.....	- 1 -
II ANTECEDENTES	- 4 -
III HIPOTESIS	- 6 -
IV OBJETIVOS	- 7 -
IV.1 Objetivo General	- 7 -
IV.2 Objetivos específicos	- 7 -
V AREA DE ESTUDIO.....	- 7 -
VI METODOLOGIA.....	- 9 -
VI.1 Variables meteorológicas	- 9 -
VI.2 Trabajo de campo	- 10 -
VI.2.1 Determinación de la productividad primaria (método ¹⁴ C)	- 12 -
VI.3 Trabajo de laboratorio	- 12 -
VI.3.1 Nutrientes.....	- 12 -
VI.3.2 Clorofila (Cla)	- 13 -
VI.3.3 Cuantificación del fitoplancton de botella.....	- 14 -
VI.3.4 Cuantificación del microzooplancton.....	- 14 -
VI.4 análisis de datos.....	- 14 -
VI.4.1 Determinación de la productividad primaria por fluorescencia natural	- 15 -
VI.4.2 Determinación de la productividad primaria <i>in situ</i>	- 17 -
VI.4.3 Estimación de la productividad primaria	- 17 -
VI.4.4 Análisis multivariado	- 18 -

VII	RESULTADOS.....	- 19 -
VII.1	Variables meteorológicas	- 19 -
VII.2	Variables físicas.....	- 21 -
VII.3	Tipos de agua	- 25 -
VII.4	Variables químicas	- 26 -
VII.4.1	Nutrientes.....	- 26 -
VII.4.2	Clorofila a (Cla)	- 31 -
VII.5	Variables biológicas.....	- 33 -
VII.5.1	Comunidad fitoplanctónica.....	- 33 -
VII.5.2	Estructura de la comunidad fitoplanctónica en la zona eufótica	- 33 -
VII.5.3	Abundancias integradas de la comunidad fitoplanctónica	- 38 -
VII.5.4	Productividad primaria estimada por fluorescencia natural	- 44 -
VII.5.5	Productividad primaria in situ (¹⁴ C)	- 45 -
VII.5.6	Fitoplancton silíceo como indicador de la Productividad primaria	- 47 -
VII.5.7	Análisis de ordenación	- 50 -
VIII	DISCUSION.....	- 57 -
VIII.1	Cambios estacionales.....	- 57 -
VIII.1.1	Periodo crecimiento de organismos silíceos	- 59 -
VIII.2	Periodo de baja producción de organismos silíceos	- 67 -
VIII.3	Variabilidad interanual	- 69 -
VIII.4	Productividad primaria.....	- 70 -
VIII.4.1	Productividad primaria por carbono radiactivo.	- 73 -
IX	CONCLUSIONES.....	- 78 -
X	BIBLIOGRAFIA.....	- 80 -

RELACIÓN DE TABLAS

- Tabla 1. Valor máximo y mínimo de la concentración de nutrientes (μM), por nivel de irradiación durante diciembre 2005 – junio 2007 en Cuenca Alfonso - 29 -
- Tabla 2. Valor máximo, valor mínimo, promedio y mediana de la concentración de nutrientes ($\mu\text{M m}^{-2}$) integrado de la superficie al 0.1% de irradiación superficial durante diciembre 2005 – junio 2007, en Cuenca Alfonso - 30 -
- Tabla 3 Valor máximo por nivel de irradiación (100-0.1%) de la abundancia de las diatomeas $>20 \mu\text{m}$ durante diciembre 2005 – junio 2007 en Cuenca Alfonso - 37 -
- Tabla 4 Resumen estadístico y correlaciones obtenidas del análisis de Correspondencia Canónica, aplicado a la base de datos del periodo diciembre 2006-junio 2007 del fitoplancton de la zona de Cuenca Alfonso, Bahía de La Paz. Porcentaje de varianza explicada y acumulada para los 3 ejes de ordenación - 51 -
- Tabla 5 Correlación de las variables ambientales con los tres primeros ejes correlaciones obtenidas del análisis de Correspondencia Canónica, aplicado a la base de datos del periodo diciembre 2006-junio 2007 del fitoplancton de la zona de Cuenca Alfonso, Bahía de La Paz. - 53 -
- Tabla 6 Lista de Taxa incluidos en el análisis de Correspondencia Canónica aplicados a la serie de datos (diciembre 2005 a junio 2007) de Cuenca Alfonso, Bahía de la Paz. - 55 -
- Tabla 7. Valores máximos y mínimos de productividad primaria estimada mediante la fluorescencia natural, en la Bahía de La Paz. Los renglones sombreados, muestran los valores obtenidos en este estudio. - 72 -
- Tabla 8. Concentraciones de Clorofila *a* (mg m^{-3}) reportadas, para el Golfo de California (GC) incluyendo algunos valores para las diferentes fracciones de talla del fitoplancton. Los renglones sombreados, muestran los valores obtenidos en este estudio. - 74 -
- Tabla 9 Valores de productividad primaria ($\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$) reportado para el Golfo de California (GC) incluyendo algunos valores para las diferentes fracciones de talla del fitoplancton. Los renglones sombreados, muestran los valores obtenidos en este estudio. - 76 -

RELACIÓN DE FIGURAS

- Figura 1. Localización del área de estudio. El símbolo  señala la posición de la estación de muestreo y del anclaje de la trampa de sedimentos. (figura modificada de Nava-Sánchez *et al.*, 2001)..... - 9 -
- Figura 2. Promedios diarios de la dirección y rapidez de los vientos ($m s^{-1}$) de diciembre 2005 a junio 2007 (Datos de la estación meteorológica del CIBNOR)..... - 20 -
- Figura 3. Variabilidad de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) promedio en la Bahía de La Paz, B.C.S. de diciembre 2005 a junio 2007 (Datos de la estación meteorológica del CIBNOR)..... - 21 -
- Figura 4. Profundidad de la capa de mezcla (línea azul) y de la zona eufótica (área en azul claro) definida como la profundidad donde se determino el 0.1% de la irradiancia superficial diciembre 2005-junio 2007 - 22 -
- Figura 5. Variabilidad mensual de la temperatura superficial durante diciembre 2005 a junio 2007 - 23 -
- Figura 6. Distribución vertical de la temperatura, la línea blanca corresponde a la isoterma de los $18.5^{\circ}C$ (A), salinidad (B) y Sigma-t (C), durante diciembre 2005 – junio 2007. La línea azul indica la profundidad de la capa de mezcla ND, indica ausencia de datos. Las líneas blancas en C) corresponden a las isopicnas de 25.0, 25.5 y 26.0 $kg m^{-3}$. Los puntos indican el % de irradiancia superficial de los 7 niveles de luz..... - 25 -
- Figura 7. Tipos de agua obtenidos de los datos del CTD para el periodo diciembre 2005– diciembre 2006. - 26 -
- Figura 8. Distribución vertical de ácido silícico (A), fosfatos (B), nitratos + nitritos (C) y amonio (D) durante diciembre 2005 – junio 2007. La línea azul indica la profundidad de la capa de mezcla. Las líneas blancas corresponden a las isopicnas de 25.0, 25.5 y 26.0 $kg m^{-3}$. Los puntos indican el % de irradiancia superficial de los 7 niveles de luz - 28 -
- Figura 9. Valores integrados de nutrientes durante diciembre 2005 – junio 2007. Línea azul marino (SiO_4), línea rosa ($NO_2 + NO_3$) y línea azul celeste (PO_4) (A) y Línea morada (NH_4) (B). Note el cambio de escala..... - 31 -
- Figura 10. Distribución vertical de clorofila a (C_{la}) durante diciembre 2005 – junio 2007. La línea azul indica la profundidad de la capa de mezcla. Las líneas blancas corresponden a las isopicnas de 25.0, 25.5 y 26.0 $kg m^{-3}$. Los puntos indican el % de irradiancia superficial de los 7 niveles de luz - 32 -
- Figura 11. Valores integrados de Clorofila a (C_{la}) durante diciembre 2005 – junio 2007. Línea verde (C_{la}) y línea roja (temperatura superficial). - 33 -
- Figura 12. Distribución vertical del nanofitoplancton (A) y microfitoplancton (B) durante diciembre 2005 – junio 2007. La línea azul indica la profundidad de la capa de mezcla. Las líneas blancas corresponden a las isopicnas de 25.0, 25.5 y 26.0 $kg m^{-3}$. Los puntos indican el % de irradiancia superficial de los 7 niveles de luz..... - 34 -

Figura 13. Distribución vertical de los grupos silicios del microfitoplancton: diatomeas (A) y silicoflagelados (B) durante diciembre 2005 - junio 2007. La línea azul indica la profundidad de la capa de mezcla. Las líneas blancas corresponden a las isopícnas de 25.0, 25.5 y 26.0 kg m ⁻³ . Los puntos indican el % de irradiancia superficial de los 7 niveles de luz.....	- 36 -
Figura 14. Valores integrados del nanofitoplancton y microfitoplancton (A) y contribución porcentual de ambas tallas (B) durante diciembre 2005 – junio 2007.....	- 39 -
Figura 15. Valores integrados del grupo nanofitoplanctónico integrado por: cianobacterias y nanoflagelados (A); dinoflagelados, diatomeas y coccolitoforidos (B) y su contribución porcentual (C) durante diciembre 2005 – junio 2007.....	- 41 -
Figura 16. Valores integrados del microfitoplancton: diatomeas y silicoflagelados (A) y dinoflagelados (B) y su contribución porcentual (C) durante diciembre 2005–junio 2007..	- 42 -
Figura 17. Valores integrados de especies de diatomeas >20 durante diciembre 2005 – junio 2007.....	- 43 -
Figura 18. Distribución vertical de productividad primaria durante diciembre 2005 a Julio 2006. La línea azul indica la profundidad de la capa de mezcla. ND, significa ausencia de datos. Los puntos indican el % de irradiancia superficial de los 7 niveles de luz.....	- 45 -
Figure 19. Distribución vertical de la productividad primaria (PPB mg C mg (Cl) ⁻¹ h ⁻¹) durante diciembre 2005 (A), mayo 2006 (B), agosto 2006 (C), febrero 2007 (D) y mayo 2007 (E). La línea azul punteada indica la profundidad de la capa de mezcla	- 46 -
Figura 20. Variación del fitoplancton silíceo y productividad primaria por fluorescencia natural (A) y fitoplancton silíceo y productividad primaria estimada con un modelo lineal (B) durante diciembre 2005 - junio 2007	- 49 -
Figura 21. Correlación lineal entre: fitoplancton silíceo – productividad primaria (fluorescencia natural) (A) y fitoplancton silíceo – productividad primaria estimada (fluorescencia natural) (B)	- 50 -
Figure 22 Diagrama de ordenación del fitoplancton en función de las variables ambientales, para Cuenca Alfonso: a) meses (puntos) y variables ambientales (vectores); y b) especies (puntos) y variables ambientales (vectores).....	- 52 -
Figure 23 Proyección de los ejes 1 y 2 del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) para las especies de fitoplancton presentes en cuenca Alfonso Bahía de la Paz, entre diciembre 2005 a junio 2007	- 54 -
Figure 24. Variabilidad temporal del microfitoplancton silíceo y del microzooplancton (ciliados) durante diciembre 2005 a junio de 2007	- 67 -
Figure 25. Variabilidad temporal de las especies dominantes de diatomeas durante diciembre 2005 a junio de 2007	- 68 -

GLOSARIO

Asimilación.- Es el proceso por el cual el nutriente se usa para formar moléculas orgánicas pequeñas tales como los aminoácidos.

Bomba biológica.- Describe la formación, modificación y sedimentación de partículas orgánicas que median el transporte de elementos biogénicos y asociados desde la superficie del océano hacia profundidades abisales y eventualmente hacia el sedimento. Las partículas y su interacción con la biota representan el principal medio por el cual los elementos químicos son transportados hacia abajo a través del océano y son responsables del establecimiento de gradientes verticales en las distribuciones de elementos disueltos.

Capa de mezcla.- Profundidad de la columna de agua en la cual hay actividad turbulenta que homogeniza la zona.

Captación - Es la remoción del nutriente desde el medio ambiente y su transporte físico dentro del alga.

Clorofila.- Molécula con un anillo de porfirina y un núcleo formado por un átomo de magnesio. El anillo de porfirina es un tetrapirrol con cuatro anillos pentagonales de pirrol enlazados para formar un anillo mayor que es la porfirina y una cadena larga llamada fitol. Su función en el proceso fotosintético es la absorción de energía luminosa en la banda de los azules.

Fotoaclimatación.- Capacidad de los organismos fotosintéticos para saturar sus sistemas fotoquímicos a diferentes irradiancias.

Fluorescencia natural.- Es la emisión de la Cl_a una banda próxima a 683 nm, como medida de disipación de la energía.

Incorporación.- Es el proceso por el la cual el nutriente contenido en moléculas orgánicas se combina para formar macromoléculas como las proteínas y ácidos nucleicos.

Isopicna.- Es una línea o superficie (superficie isopícnica) de igual densidad.

Isoterma.- Es una línea o superficie (superficie isotermica) de igual temperatura.

Microfitoplancton: Grupo de microalgas que presentan tallas entre 20 y 200 μm .

Nanofitoplancton.- Microalgas con un intervalo de tallas de 2 - 20 μm .

Picnoclina.- Es la región del agua que presenta una rápida disminución en un perfil en sentido vertical donde el gradiente de densidad es más fuerte, con poco aumento de la profundidad.

Pigmentos accesorios.- Moléculas capaces de absorber la energía radiante del espectro visible en longitudes de onda en las cuales la clorofila a no es funcional. Los pigmentos accesorios incluyen clorofila b, c, d y e), xantofilas y carotenos, actúan como antena, conduciendo la energía que absorben hacia el centro de reacción.

Producción nueva.- Se define como la fracción de la producción primaria que es guiada por ingreso de nutrientes nuevos (usualmente NO_3) a la zona eufótica.

Producción regenerada.- Constituye la producción remanente resultado de la asimilación de especies nitrogenadas como el amonio, proveniente del reciclamiento de nutrientes en la zona eufótica.

Productividad primaria.- Cantidad de carbono “fijado” por los productores primarios por unidad de volumen o área en un tiempo determinado.

Profundidad de compensación.- Profundidad en el medio acuático a la cual el material producido vía fotosíntesis es igual al que seconsume vía respiración, por lo cual no posee una magnitud fija.

Radiación Fotosintéticamente Activa.- Rango del espectro electromagnético entre los 400 y 700 nm el cual puede ser utilizado por los productores primarios en la fotoquímica.

Termoclina.- Es aquella zona de la capa superficial del océano donde la temperatura tiene una rápida disminución en sentido vertical, con poco aumento de la profundidad.

Zona eufótica.- En su definición clásica se refiere a la zona de la columna de agua en la cual su límite inferior esta dado por la profundidad a la cual penetra el 1% de la irradiancia superficial.

RESUMEN

Con el propósito de comprender los mecanismos que regulan la variabilidad en la abundancia y composición específica del fitoplancton silíceo y determinar si son buenos indicadores de la productividad primaria en Cuenca Alfonso, Bahía de La Paz, B.C.S, se realizaron muestreos mensuales durante diciembre 2005 a junio 2007. En cada muestreo, se efectuaron lances verticales con un perfilador de fluorescencia natural (PNF-300) como medida relativa de la productividad primaria entre diciembre 2005 a julio 2006 y lances con un CTD (Sea Bird 19). Con esta información se calculó la profundidad de la capa de mezcla. Se recolectaron muestras de agua en 7 niveles de irradiancia (100, 55, 33, 10, 3, 1 y 0.1%), mismas que se determinaron mediante el coeficiente de atenuación de la luz (K_d) y la profundidad del disco de Secchi. Del agua colectada se determinó la concentración de nutrientes (amonio, nitritos, nitratos, fosfatos y ácido silícico), Cl_a y la estructura de la comunidad fitoplanctónica (nanofitoplancton y microfitoplancton). Adicionalmente, se realizaron incubaciones *in situ* (diciembre 2005, mayo y agosto 2006, febrero y mayo 2007) para estimar la productividad primaria por el método de asimilación de ^{14}C . Promedios mensuales de la Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR), de la dirección y rapidez del viento fueron obtenidos de una estación meteorológica. Para comprender la relación de la abundancia de las especies del fitoplancton y las variables ambientales en la zona eufótica, se aplicó un análisis de correspondencia canónica (CCA). Las variables físicas, químicas y biológicas mostraron una estacionalidad bien definida, con condiciones de mezcla durante octubre a marzo, el inicio de la estratificación durante abril y mayo y estratificación de junio a septiembre. En los primeros 100 m de la columna de agua entre enero y julio se observó la presencia de Agua del Golfo de California (AGC) y Agua subsuperficial subtropical (ASsSt). En tanto que durante agosto y noviembre se presentó la substitución del AGC por el Agua superficial ecuatorial (ASE). La estacionalidad del fitoplancton se definió por un periodo extendido entre diciembre y julio donde se observó crecimiento del fitoplancton y un periodo corto entre agosto y noviembre con bajo crecimiento de fitoplancton. El periodo de crecimiento se asoció con dos condiciones en la columna de agua: 1) la mezcla intensa y 2) la intrusión de agua de mayor profundidad fría y rica en nutrientes a la zona iluminada probablemente relacionada con la presencia de un giro ciclónico. En términos del ciclo anual el cambio en las especies correspondió al remplazo de especies propias de aguas costeras enriquecidas por aquellas de aguas tropicales/subtropicales, con una contribución pequeña de especies de agua fría. La mezcla de especies de diferente afinidad geográfica en la zona de estudio evidencia el carácter transicional de esta región del Golfo de California. Así mismo, las diferencias interanuales encontradas muestra la alta variabilidad hidrográfica a que está sometida esta zona por efecto de eventos de gran escala como El Niño. El fitoplancton silíceo (diatomeas y silicoflagelados) explica un 58% de la variabilidad de la productividad primaria por el método de fluorescencia natural y entre un 8 y 32% por el método de asimilación de ^{14}C , por lo que este grupo fitoplanctónico, puede ser considerado como un buen indicador de la productividad primaria de Cuenca Alfonso.

Palabras clave: fitoplancton silíceo, productividad primaria, zona eufótica, cambios estacionales

ABSTRACT

With the aim to understand the mechanisms that control siliceous phytoplankton abundance, specific composition and to determine if they are good primary productivity indices in the Alfonso Basin of La Paz Bay B.C.S. a monthly samplings surveys were performed during the period of December 2005 to June 2007. In each survey chlorophyll a measurements were made, using a Profiler Natural Fluorescence PNF-300 and used as a relative indicator of primary production. A CTD (Sea Bird 19) was used to record conductivity, temperature and pressure. With this information the mixing zone was calculated. Samples of water were collected from 7 levels of irradiance (100, 55, 33, 10, 3, 1, 0.1%), which were determined by means of the coefficient of the attenuation of light (K_d) and Secchi depth. In each sample collected the concentration of nutrients was estimated (ammonia, nitrates, nitrites, phosphates, and silicic acid), C₁₄ and the structure of the phytoplankton community (nano and microplankton). Additionally in situ primary production estimations were performed by ¹⁴C assimilation methodology. Monthly average photosynthetic active radiation (PAR) and wind data were obtained from a meteorological station. Spatial and Temporal phytoplankton and environmental factors relationships were determined using a CCA multivariate analysis. The physical, chemical and biological variables showed a well defined seasonality with a water column well mixed during October through March, the beginning of the stratification in April-May and the stratification period from Jun to September. Gulf of California Water (AGC) and Subtropical Subsuperficial Water (ASsSt) were observed between January and July. During August to November AGC was substituted for Surface Equatorial Water (AES). Phytoplankton seasonality was defined for an extended period of high growth between December and July and a short period of low growth during August to November. The increment in the siliceous phytoplankton was related with two physical mechanisms: 1) the mixing of the water column and 2) the intrusion of deeper enriched cold water to the euphotic zone probably related to the presence of a cyclonic gyre. Assemblage successions showed a replace of species characteristic of coastal enriched condition for species with tropical/subtropical affinity and a small contribution of cold water species. The assemblages observed give evidence of the transitional character of this region. The interannual differences exhibit a high hydrographic variability promoted by large scale oceanographic events like El Niño. Siliceous phytoplankton explain 58% of the primary productivity variability estimated from natural fluorescence and between 8 y 32% by ¹⁴C assimilation which support the idea that this planktonic component is a good proxy of the primary production levels in Cuenca Alfonso.

Key words: Phytoplankton siliceous, primary productivity, euphotic zone, seasonal changes

I INTRODUCCION

La asimilación de carbono (CO_2) por el fitoplancton y su transformación a compuestos orgánicos, en su mayoría materia orgánica planctónica es de gran importancia, dado que estos compuestos son consumidos por el zooplancton formando parte de la base de la bomba biológica, que implica la transferencia o flujo de materia orgánica producida en la zona eufótica hacia zonas profundas del océano (Ducklow *et al.*, 2001; Volk & Hoffert, 1985), creando así un vínculo entre la superficie y la profundidad del océano. Durante el proceso de hundimiento de las partículas existe pérdida en su masa, dado que los agregados se pueden fraccionar favoreciendo la descomposición de los mismos. La mayoría son transformados en partículas pequeñas suspendidas o en material disuelto como parte de los procesos de remineralización (Angel, 1989; Steinberg *et al.*, 1997; Nagata *et al.*, 2000). De manera contraria también se dan fenómenos en los cuales pueden incrementar su talla uniéndose a otro tipo de partículas por efectos de pastoreo, excreción y agregación (Alldredge & Silver, 1988; Jackson & Burd, 2002). Un factor importante en la formación de estos agregados biogénicos es su tamaño, dado que al incrementarse se puede favorecer la velocidad de hundimiento y permitir que una parte del carbono fijado por el fitoplancton se desplace a mayores profundidades o incluso al fondo oceánico (Fowler & Knauer 1986). La salida neta de partículas desde la zona iluminada es la clave para la remineralización de nutrientes y carbón orgánico y su disponibilidad relativa para la subsiguiente re-introducción a aguas superficiales por procesos de mezcla (Najjar *et al.*, 1992; Antia *et al.*, 2001; Toggweiler *et al.*, 2003) o vía surgencias y su transformación a producción primaria nueva (Eppley & Peterson 1979).

La tasa de tal exportación (flujo vertical) está influenciada por una variedad de fenómenos físicos y biológicos que tienen lugar en la parte superior del océano (Buesseler *et al.*, 2007). Esto incluye variaciones estacionales en el suministro de minerales terrígenos, profundidad de la capa de mezcla, grado de estratificación, penetración de la luz y concentración de nutrientes, que a su vez influyen en la abundancia de la comunidad fitoplanctónica, su sucesión y por ende en la tasa de

productividad primaria y estructura de niveles tróficos superiores. Particularmente estudios con trampa de sedimentos han mostrado que la estacionalidad de los flujos de sílice biogénico y fitoplancton silíceo (diatomeas y silicoflagelados) puede estar controlada por las condiciones hidrográficas (Thunell *et al.*, 1994; Thunell *et al.*, 1996). Esta relación se ha podido establecer ya que estos fitoplanctones, poseen una estructura de soporte de sílice (frustula y esqueleto) en la cual los nutrientes nuevos son almacenados, además de servir como mecanismo de defensa contra el pastoreo reduciendo su tasa de mortalidad (Smetacek 1999). Esta característica les ha permitido ser resistentes a la degradación en su viaje a zonas profundas permitiendo su identificación como posibles indicadores de la variabilidad temporal de la productividad primaria (Takahashi, 1986), ya que estas microalgas responden rápidamente a condiciones enriquecidas en la columna de agua (Smetacek, 1999).

Esto es concomitante con reportes de correlaciones altas entre el carbón orgánico y los flujos de ópalo biogénico, los cuales indican que la producción del fitoplancton silíceo es el factor más importante que controla el flujo de carbón orgánico en zonas de alta producción (Bernardi *et al.*, 2005), definiéndose un gradiente latitudinal, con los mayores valores en latitud media y altas en diferentes regiones del mundo (Venrick *et al.*, 2003). Sin embargo, latitudes subtropicales y tropicales no entran claramente en este esquema. Por ejemplo en regiones subtropicales oligotróficas, en general los flujos del fitoplancton silíceo son menores y un porcentaje elevado de lo que se produce se remineraliza en la zona eufótica. Con todo, aun en estas regiones se ha encontrado correlación significativa entre la producción y los flujos de organismos silíceos al registrarse proliferaciones de diatomeas poco silicificadas (*Hemiaulus hauckii* y *Mastogloia woodiana*) en el material colectado por una trampa de sedimentos (Scharek *et al.*, 1999), cuyo crecimiento es debido posiblemente al ingreso episódico de nutrientes a la base de la zona eufótica (Goldman, 1988, 1993). Lo que ejemplifica para estas latitudes, la existencia de algunos mecanismos de fertilización de la zona eufótica poco documentados.

En el sentido regional la máxima producción de organismos silíceos observada en la costa este del Golfo de California, ha sido atribuida a las surgencias generadas por

los vientos intensos del noroeste durante invierno-primavera (Thunell *et al.*, 1996). En tanto que, para el lado occidental los mecanismos que regulan la productividad del fitoplancton silíceo son menos claros. En este borde y dentro del ámbito local se ha considerado a La Bahía de La Paz, como una zona de media a alta productividad primaria (Reyes-Salinas, 1999, Reyes-Salinas *et al.*, 2003; Verdugo-Díaz, 2004; Avilés-Agúndez, 2004, Cervantes-Duarte *et al.*, 2005). Al respecto, se han mencionado dos posibles mecanismos de fertilización en la zona eufótica; la mezcla de la columna de agua (Reyes-Salinas, 1999; Martínez-López *et al.*, 2001 Verdugo-Díaz, 2004) y la presencia de un giro ciclónico durante invierno-primavera (Monreal-Gómez *et al.*, 2001; García-Reyes 2005, Sánchez-Velasco *et al.*, 2006). La existencia del giro ciclónico y su efecto sobre la comunidad del fitoplancton, es sin duda el mecanismo menos documentado en la Bahía de La Paz, por lo que este estudio tuvo como enfoque principal incrementar nuestra comprensión sobre los mecanismos que regulan la variabilidad de la abundancia y composición específica del fitoplancton silíceo así como determinar si son buenos indicadores de la productividad primaria. Esta información podrá ser usada en el futuro para la validación de una serie de tiempo de estos componentes silíceos, colectados con una trampa de sedimentos durante el mismo periodo de tiempo y para mejorar la interpretación del registro sedimentario de alta resolución localizado en el fondo de Cuenca Alfonso, lo que será fundamental para reconstruir la variabilidad del clima oceánico a partir de este componente planctónico conservado en el sedimento.

II ANTECEDENTES

La variabilidad estacional de la Bahía de La Paz y el Golfo de California ha sido poco estudiada. Las observaciones hidrográficas recientes durante primavera-verano muestran un giro ciclónico ubicado en la región norte de la bahía (Monreal-Gómez *et al.*, 2001; Sánchez-Velasco *et al.*, 2006) aunque Salinas-González *et al.*, 2000 muestran giros mas pequeños de diferente signo durante el mismo periodo. Observaciones directas de velocidades durante el año 2004 confirman la existencia de un giro ciclónico durante el periodo primavera-verano (García-Reyes 2005).

En esta región se ha observado una estacionalidad marcada con condiciones de mezcla durante invierno-primavera y estratificación en verano-otoño. Esta variabilidad en las condiciones hidrológicas, promueven una sucesión en la estructura de la comunidad del plancton como ha sido reportado en el primer estudio en el área sur de La Bahía de la Paz, observando el dominio de las diatomeas durante la primavera y los dinoflagelados en verano, disminuyendo su abundancia en otoño, apareciendo posteriormente los cocolitoforidos y los silicoflagelados (Signoret & Santoyo-Reyes 1980). Verdugo-Díaz, 2004, reporto que las especies del microfitoplancton *Chaetoceros compressus* y *Coscinodiscus perforatus* son representantes del periodo frío, en tanto que *Protoperidinium* sp y *Pseudo-nitzschia delicatissima* representaron el periodo cálido, así como especies comunes en ambos periodos (*Thalassionema frauenfeldii*). Se tienen estudios sobre proliferaciones de dinoflagelados (Gárate-Lizárraga & Martínez-López, 1997; Gárate-Lizárraga *et al.*, 2001 y 2002) y zooplancton (De Silva-Dávila & Palomares-García, 1998) y clorofila *a* (C_{la}) (Martínez-López *et al.*, 2001); estudios que abordan aspectos sobre productividad primaria (Reyes-Salinas, 1999, Reyes-Salinas *et al.*, 2003; Avilés-Agúndez, 2004, Cervantes-Duarte *et al.*, 2005) y sobre la respuesta fisiológica del fitoplancton mediante la estimación de los parámetros fotosintéticos (Verdugo-Díaz, 2004).

La Bahía de La Paz, es considerada como uno de los cuerpos de agua más productivos de la costa occidental del Golfo de California. Reyes-Salinas *et al.*,

(2003) menciona que esta es una región de elevada productividad fitoplanctónica, comparada con algunas áreas del Pacífico Mexicano y Golfo de California. Sin embargo pocos estudios se han dirigido hacia el entendimiento de los factores oceanográficos que determinan su variabilidad (Reyes-Salinas, 1999, Martínez-López *et al.*, 2001; Reyes-Salinas *et al.*, 2003; Avilés-Agúndez, 2004, Cervantes-Duarte *et al.*, 2005). En este sentido, se ha observado que la variabilidad de la productividad primaria es función de un efecto combinado de las variables físicas (luz, temperatura), químicas (nutrientes), y de la estructura de la columna de agua (mezcla y estratificación). De igual manera se ha evidenciado que las tasas promedio máximas ocurren durante la primavera, en donde los valores alcanzan los $16 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ mismos que se han asociado con valores bajos de estratificación (50 J m^{-3}) y una columna de agua de relativamente mas homogénea. En contraste, durante verano y otoño la productividad disminuye a valores entre los 2 y $5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$, siendo este periodo el que presenta máximos de estratificación alcanzando los 249 a 347 J m^{-3} y bajas concentraciones de nutrientes (Reyes-Salinas 1999, Reyes-Salinas *et al.*, 2003). Por su parte Avilés-Agúndez (2004) consideró a esta bahía como un cuerpo de agua donde la productividad primaria es relativamente baja durante otoño-invierno con valores promedio bajos durante noviembre 1997 y noviembre 2000 (2.93 y $5.09 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ respectivamente) asociado posiblemente a la influencia de El Niño (1997-1998). Cervantes-Duarte *et al.*, (2005) confirmaron la existencia de dos épocas en el ciclo estacional de la productividad primaria: una de alta productividad (marzo–agosto) y otra de baja productividad (septiembre-febrero).

No se cuentan con estudios de productividad primaria por el método de asimilación de ^{14}C para la Bahía de La Paz, solo para algunas regiones del Golfo de California observándose diferencias temporales y espaciales en la concentración de Cla y productividad primaria (^{14}C). En la parte central del Golfo de California en la región del canal de ballenas se observaron los valores máximos de Cla en subsuperficie hasta de 3 mg Cla m^{-3} y la máxima concentración de asimilación de carbono se registró cerca de la superficie de $32.1 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$. En la zona de las grandes islas cerca de la costa, la concentración máxima fue de $2.2 \text{ mg Cla m}^{-3}$ y la tasa máxima de productividad en superficie fue de $8.0 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ (Millán-Nuñez *et al.*, 1993).

También hay estudios dirigidos a determinar la productividad primaria y Cla por fracciones de tamaño (nanofitoplancton y microfitoplancton). En la región central y sur del Golfo de California se observó que más del 70% se debió a la fracción nanofitoplanctónica y únicamente en la región frente a Guaymas, la contribución por el microfitoplancton fue significativamente mayor que la del nanofitoplancton, con concentraciones de Cla mayores de 1.5 mg m^{-3} y tasas de productividad superiores a $8.0 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ (Lara-Lara & Valdez-Holguín 1988). De los estudios sobre productividad primaria con la técnica de asimilación *in situ* de ^{14}C y la fluorescencia natural en el Golfo de California, Valdez Holguin *et al.*, (1995) observó una relación estadísticamente significativa obteniendo un coeficiente de correlación de $r=0.70$, $n=40$.

III HIPOTESIS

Los organismos silíceos (diatomeas y silicoflagelados) incrementaran su abundancia con el ingreso de nutrientes a la zona eufótica de la Cuenca Alfonso y sus incrementos serán concomitantes con niveles altos de productividad primaria.

IV OBJETIVOS

IV.1 OBJETIVO GENERAL

Determinar si los componentes del fitoplancton silíceo (diatomeas y silicoflagelados), son buenos indicadores de la productividad primaria y de la hidrodinámica de la región.

IV.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Describir la variabilidad de la comunidad fitoplanctónica de la zona eufótica, con relación a los cambios en las variables ambientales
- Estimar la productividad primaria en la zona eufótica mediante fluorescencia natural (PNF-300) y por el método de ^{14}C
- Estimar el grado de correlación entre la productividad primaria y el fitoplancton silíceo

V AREA DE ESTUDIO

La Bahía de La Paz, B.C.S., México, se localiza en la costa occidental del Golfo de California, entre los 24° 06' y 24° 47' N y 110° 18' y 110° 45' W (Figura 1). Es el cuerpo de agua costero más grande y profundo del Golfo de California. Tiene dimensiones aproximadas de 80 km de largo y 35 km de ancho, separada del golfo por una península estrecha, proyectada hacia el norte y el complejo insular Espíritu Santo- La Partida. Tiene una conexión con el Golfo de California a través de dos

aperturas: la boca principal (Boca Grande) amplia y profunda, se localiza entre Punta Cabeza Mechudo y el extremo norte de la Isla La Partida; y una boca secundaria (Canal San Lorenzo), somera y estrecha que se localiza al sureste entre el extremo sur de la Isla Espíritu Santo y Punta Pilitas.

Los datos batimétricos de La Bahía de La Paz muestran profundidades variables. En su porción sur es un cuerpo de agua somero y de pendiente suave, pero gradualmente se hace profunda hacia el norte, presentando un cauce a partir de los 200 m de profundidad que desemboca en Cuenca Alfonso con una profundidad máxima de 420 m (Cruz-Orozco *et al.*, 1989, 1996)

De acuerdo a la clasificación de masas de agua, del Golfo de California sugerida por Torres-Orozco (1993), se detectó la presencia de 3 masas de agua: Agua del Golfo de California (GCW; $S \geq 35.00$, $T \geq 12.00$ °C); Agua Superficial Ecuatorial (ESW; $S < 35.00$, $T \geq 18.00$ °C); Agua Subsuperficial Subtropical (SSW; $34.50 < S < 35.00$, $9^{\circ}\text{C} < T < 18.00$ °C) (Torres-Orozco, 1993; Monreal-Gómez *et al.*, 2001)

El clima que se presenta en esta área es de tipo seco y cálido (Anónimo, 1985), tipificado como seco desértico en el cual está inmerso el Golfo de California (Marrero, 1978). La precipitación promedio anual es menor a 200 mm siendo septiembre el mes más lluvioso (<100 mm) (Martínez-López *et al.*, 2001). La evaporación promedio anual es de 215 mm y la humedad relativa está entre 62 y 70% (Obeso-Nieblas & Jiménez-Illescas, 1989).

En el Golfo de California, la máxima intensidad de los vientos ocurre durante invierno cuando predominan los vientos del noroeste con velocidades de $2-12 \text{ m s}^{-1}$. Mientras que en verano, predominan los vientos del sureste ($2-4 \text{ m s}^{-1}$) (Roden, 1958; Douglas *et al.*, 1993). Localmente, los vientos del norte, son llamados “Coyas” y los del sur “Coromuel” (Cruz-Orozco *et al.*, 1996).

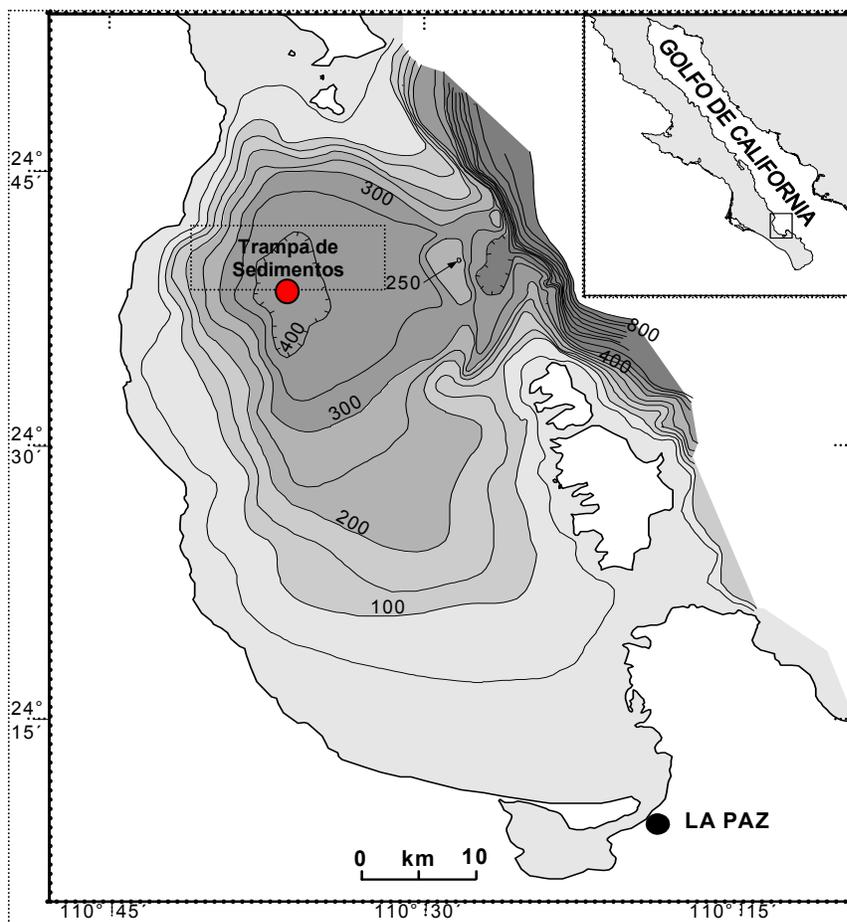


Figura 1. Localización del área de estudio. El símbolo ● señala la posición de la estación de muestreo y del anclaje de la trampa de sedimentos. (figura modificada de Nava-Sánchez *et al.*, 2001)

VI METODOLOGIA

VI.1 VARIABLES METEOROLÓGICAS

Con el propósito de describir de forma general la variabilidad estacional de los vientos (dirección y rapidez) y de la Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR), se obtuvieron datos diarios de la estación meteorológica del CIBNOR para el periodo comprendido entre diciembre 2005 y junio 2007, misma que se encuentra ubicada en la zona aledaña a la Bahía de La Paz en el punto denominado “El Comitán”. Los

datos de estas variables se obtuvieron de la página <http://www.cibnor.mx/meteo/ecibmet.html>. Los promedios mensuales de la Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR) Se calcularon a partir de las horas diarias de luz (07:00 a 19:00 hrs).

VI.2 TRABAJO DE CAMPO

Mediante una embarcación con motor fuera de borda se realizaron muestreos mensuales en el periodo comprendido entre diciembre de 2005 a junio de 2007, en una estación ubicada a los 24° 38' N y 110° 35' W, donde se encontraba anclada una trampa de sedimentos colectando material en hundimiento (Figura 1). En este sitio se tomaron muestras de la columna de agua, a 7 niveles de luz (100, 55, 33, 10, 3, 1 y 0.1 % de la irradiancia superficial) según lo estipulado por Brown *et al.*, (1989). Las profundidades ópticas señaladas fueron determinada mediante el coeficiente de atenuación de la luz (K_d) y la profundidad del disco de Secchi (Brown *et al.*, 1989). Los muestreos correspondientes a diciembre 2005, mayo, agosto del 2006 y febrero, mayo del 2007, se realizaron a bordo del buque oceanográfico Francisco de Ulloa, situación propia y aprovechada para realizar los experimentos *in situ* de productividad primaria mediante la técnica de asimilación de carbono radiactivo

$$Kd = \frac{1.6}{PS}$$

Donde:

Kd = Coeficiente de atenuación de la luz (m^{-1})

PS = Profundidad de desaparición del Disco de Secchi (m).

z es la profundidad (m) de acuerdo al % de irradiancia en la columna de agua

$$z = \frac{\ln\% \frac{Ez}{Eo}}{Kd}$$

Donde:

z = Profundidad

E_z = % de irradiancia en la profundidad z

E_0 = Irradiancia superficial

Una vez determinadas las profundidades se colectó agua en cada una de ellas utilizando botellas Niskin. Esto se realizó para la determinación de nutrientes, clorofila a (C la) y para cuantificar e identificar el fitoplancton. El agua para determinar nutrientes y clorofila se almacenó en garrafas en frío y en obscuridad, para ser transportadas al laboratorio. Para la cuantificación del fitoplancton se tomó de cada profundidad una muestra de 250 ml en una botella de vidrio ámbar y se fijó con lugol al 1%, agregándole posteriormente 3 ml de solución de formol al 4% neutralizada con borato de sodio.

Para obtener los datos de temperatura y salinidad de la columna de agua se realizó un lance de CTD a 100 m de profundidad. Durante diciembre 2005 a julio 2006 se llevaron a cabo lances con un perfilador de fluorescencia natural (PNF-300), el cual mide la emisión de la Clorofila a (C la) a 683 nm, los datos adimensionales obtenidos mediante este perfilador fueron transformados a unidades de productividad primaria según lo propuesto por Kiefer *et al.* (1989).

Posteriormente a partir de los datos de temperatura y salinidad se construyeron los diagramas T-S para definir los tipos de agua presentes mensualmente en el sitio de estudio. Así mismo se utilizaron para calcular la profundidad de la capa de mezcla de temperatura y la profundidad de la capa de mezcla de salinidad de acuerdo a lo propuesto por Kara *et al.*, (2000). Se calculó la profundidad de la capa quasi isotermica ($h_{\theta}(x,t)$) y la profundidad de la capa quasi isohalina ($h_s(x,t)$) usando el criterio $\Delta\theta$ para la temperatura potencial y el criterio ΔS para la salinidad ($h_{\theta}(x,t)$) y ($h_s(x,t)$) muestran variación en espacio y tiempo.

VI.2.1 Determinación de la productividad primaria (método ^{14}C)

En los cruceros realizados en el Buque Oceanográfico Francisco de Ulloa, durante diciembre 2005, mayo, agosto del 2006 y febrero, mayo del 2007 se determinó la productividad primaria con la técnica del ^{14}C de Steemann-Nielsen, (1952). Esta técnica se basa en la adición de carbonato marcado con ^{14}C e incorporación del mismo por el fitoplancton durante el proceso de fotosíntesis, asumiendo que la velocidad de incorporación por el carbono radiactivo es similar a la del carbono estable (^{12}C) y ambos son transformados a biomasa orgánica. Para este fin se llevaron a cabo experimentos de incubación *in situ*, inoculando la muestras con $1\mu\text{Ci}$ de $\text{NaOH } ^{14}\text{CO}_3$ en botellas de policarbonato de 250 ml de capacidad e incubadas durante una hora *in situ* y a la misma profundidad en que fueron colectadas. Dichas incubaciones se realizaron alrededor del medio día. Las muestras fueron previamente filtradas con un tamiz de $350\ \mu\text{m}$ para eliminar el macrozooplancton. Una vez terminada la incubación se realizó el filtrado de cada una de las botellas bajo condiciones de semioscuridad utilizando filtros de membrana Gelman GN-6 de $0.4\ \mu$ de poro. Posteriormente los filtros se depositaron en viales de centelleo y se les agregó 0.5 ml de ácido clorhídrico al 10%, manteniendo destapados los viales a fin de eliminar el carbono inorgánico marcado no asimilado. Después de transcurridos 20 minutos a cada vial se le agregó 10 ml de líquido de centelleo (ecolite) y fueron almacenados en el laboratorio. Los conteos de emisiones β se midieron en un contador de centelleo líquido Beckman LS6500 en el Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada Baja California (CICESE).

VI.3 TRABAJO DE LABORATORIO

VI.3.1 Nutrientes

La determinación de amonio (NH_4), se efectuó inmediatamente después del muestreo de acuerdo a lo propuesto por Strickland & Parsons, (1972) y Solórzano (1969). De cada nivel óptico se filtraron por gravedad aproximadamente 50 ml de las muestras colectadas, utilizando filtros Whatman GF/F de 2.5 cm de diámetro. El

análisis se llevo a cabo en el laboratorio de fitoplancton de CICIMAR. Posteriormente se filtró por vacío de 1 a 2 l de agua. Una parte de la misma se congeló a -20 °C para la determinación del ácido silícico, fosfatos, nitritos y nitratos, según la técnica de Strickland & Parsons (1972). Los nitratos se determinarán siguiendo el método de Morris & Riley (1963) modificado por Grasshoff (1964). Los nitritos se analizaron mediante el método de Shinn aplicado a agua marina por Bendshneider & Robinson (1952). El fosfato reactivo según lo descrito por Murphy & Riley (1962), y el ácido silícico de acuerdo al método modificado por Riley (1963). Dichos análisis se realizaron en el laboratorio de Medio ambiente del Centro Interdisciplinario de investigación para el desarrollo integral regional (CIIDIR-Sinaloa).

VI.3.2 Clorofila (Cla)

La extracción de la clorofila *a* (Cla), se realizó según lo propuesto por Strickland & Parsons (1972). Las lecturas de absorbancia se realizaron en un espectrofotómetro marca Lambda 25 (UV/VIS Spectromer Perkin Elmer). La concentración del pigmento se obtuvo utilizando las ecuaciones propuestas por Jeffrey & Humprey (1975):

$$[Cla] = 11.85(A_{665nm - 750nm}) - 1.54(A_{647nm - 750nm}) - 0.08(A_{630nm - 750nm})$$

Para calcular la concentración

$$mg\ Cla\ m^{-3} = ([Cla] * v) / (V * l)$$

[Cla] = Concentración de clorofila *a*

v = Volumen de acetona en ml.

V = Volumen de la muestra filtrada en litros

l = longitud de paso de luz de celda

VI.3.3 Cuantificación del fitoplancton de botella

La cuantificación de la abundancia de las células de fitoplancton se realizó mediante el método de Utermöhl (Hasle, 1978), separando dos categorías de tamaño: el nanofitoplancton (2 a 20µm) y el microfitoplancton (20 a 200 µm). Para lo cual se colocaron 10 cm³ de la muestra en una cámara de sedimentación por un tiempo de 24 h, con el propósito de que todo el material que compone la muestra se sedimente para su posterior análisis cualitativo y cuantitativo. Las observaciones se llevaron a cabo con un microscopio invertido de contraste de fases *Olympus CK2*, con objetivos 10x, 20x y 40x. Una vez sedimentada la muestra, primero se realizó un barrido del fondo de la cubeta, con el fin de revisar su distribución, si está no era uniforme, se colocaba nuevamente la muestra a sedimentar. Para la cuantificación del nanofitoplancton (< 20 µm), se realizó un transecto en la parte central de la cubeta, posteriormente los datos obtenidos sobre las abundancias se extrapolaron al área total del fondo de la cubeta. Para el microfitoplancton (> 20 µm), se realizaron un total de 14 transectos, recorriendo la cámara de sedimentación en forma de zig-zag. Los valores de abundancia se expresaron en células por litro (células l⁻¹). La identificación de las especies se realizó con claves taxonómicas especializadas para diatomeas (Cupp, 1943; Hasle & Syvertsen, 1997; Jensen K.G. & O. Moestrup 1998); para dinoflagelados (Steidinger & Tangen, 1997; Faust & Gullede 2002); Para silicoflagelados (Perez & Molina, 1988)

VI.3.4 Cuantificación del microzooplancton

La abundancia de las categorías ciliados y tintínidos del microzooplancton se cuantificó de la misma forma que el microfitoplancton, por el método de Utermöhl (Hasle, 1978).

VI.4 ANÁLISIS DE DATOS

Con el fin de evidenciar los cambios en las variables físicas (temperatura, salinidad), químicas (NH₄, NO₃, NO₂, PO₄, SiO₄ y Cl_a), biológicas (abundancias de nanofitoplancton, microfitoplancton y microzooplancton) y productividad primaria

(fluorescencia natural), se construyeron perfiles verticales mensuales con el programa SigmaPlot 10; así mismo, se obtuvieron perfiles temporales de isolíneas, mediante el programa de interpolación bidimensional Surfer® versión 8.0

Con la finalidad de determinar el grado de correlación entre la concentración de Cla, nanofitoplancton (<20µm), microfitoplancton (>20µm) y productividad primaria (fluorescencia natural) con respecto a las variables físicas (salinidad, temperatura) y químicas (NH₄, NO₃, NO₂, SiO₄, PO₄), se realizaron los análisis de correlación respectivos. De manera colateral se probó la igualdad entre las variables citadas utilizando la prueba no paramétrica de Mann Whitney, dado que la distribución observada fue diferente a la normal según la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Sokal & Rohlf, 1969)

Con la finalidad de obtener valores representativos de la zona eufótica se realizaron integrales mensuales (100-0.1% de irradiancia superficial) de las variables químicas (NH₄, PO₄, SiO₄, NO₂+NO₃), las abundancias de fitoplancton (nanofitoplancton y microfitoplancton), la productividad primaria (fluorescencia natural y ¹⁴C) y la concentración de clorofila *a* utilizando el método del área bajo la curva. Los valores obtenidos se analizaron con estadística básica: media, mediana, valor máximo y valor mínimo.

VI.4.1 Determinación de la productividad primaria por fluorescencia natural

Los valores relativos de fluorescencia natural obtenidos por medio del PNF-300 fueron transformados a unidades de productividad según lo propuesto por Kiefer *et al.*, (1989) utilizando el valor de la irradiancia en el cual la razón entre las eficiencias cuánticas es igual a la mitad del máximo, reportado por García-Mendoza & Maske, (1996).

$$F_c = \frac{K_{cf} F_f \left(\frac{\Phi_c}{\Phi_f} \right)_{\max}}{K_{cf} + E_o}$$

Donde:

F_c ($\text{nmol C m}^{-3} \text{ s}^{-1}$) = productividad primaria

$K_{cf} = (\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1})$ = valor de la irradiancia en el cual la razón entre las eficiencias cuánticas es igual a la mitad del máximo, (tomado como 189, valor reportado para el Pacífico Mexicano por García-Mendoza & Maske, 1996)

F_f (moles cuanta $\text{m}^{-3} \text{ s}^{-1}$) = tasa de fluorescencia natural definida como:

$$F_f = 4\pi (k + a_{Ff})L_u$$

Donde:

4π = constante geométrica, utilizada para transformar la radiancia a volumen de emisión (str^{-1})

k (m^{-1}) = coeficiente de atenuación de luz difusa para E_o . El cual fue calculado de los perfiles verticales de la irradiancia escalar (PAR)

a_{Ff} (m^{-1}) = coeficiente de absorción en la banda espectral de emisión de la fluorescencia (tomado como $a_{Ff} = 0.49 + 0.012 C_{la}$, valores reportados para el Pacífico Mexicano por García-Mendoza & Maske, 1996)

L_u (moles cuanta $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}\text{str}^{-1}$) = radiancia ascendente

$(\Phi_c/\Phi_f)_{\text{max}}$ (átomos de carbono por fotón) = valor máximo de la razón entre las eficiencias cuánticas (tomada como 1.9, valor reportado para el Pacífico Mexicano por García-Mendoza & Maske, 1996)

E_o (moles cuanta $\text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) = irradiancia escalar fotosintéticamente disponible (PAR; 400-700 nm)

VI.4.2 Determinación de la productividad primaria *in situ*

La asimilación de carbono durante el experimento se realizó con las siguientes ecuaciones:

$$^{12}\text{C}_{\text{asimilado}} = \frac{(^{14}\text{C}_{\text{asimilado}} * ^{12}\text{C})}{2.2 * 10^6}$$

Donde:

$$^{14}\text{C}_{\text{asimilado}} = (\text{DPM}_{\text{muestra}} * 1.06)$$

$$^{12}\text{C} = (\text{Alcalinidad de carbonatos} * 0.95 * 12 * 1 * 10^6)$$

$$\text{Alcalinidad de carbonatos} = (\text{Alcalinidad total} - 0.00008)$$

$$\text{Alcalinidad total} = (0.0653179 * \text{salinidad} * 0.001)$$

Una vez obtenidos los valores de productividad primaria (PP) expresados en $\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$, se procedió a normalizarlos por unidad de clorofila, esto con la finalidad de minimizar la variabilidad de los mismos como consecuencia de los cambios en la concentración de clorofila. De esta forma obtenemos la productividad primaria normalizada (PP^B), representando sus valores como $\text{mg C (mg Cla)}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

$$\text{PP}^B = \text{PP} / \text{Cla}$$

VI.4.3 Estimación de la productividad primaria

A partir de las estimaciones de productividad primaria vía fluorescencia natural y la concentración de clorofila, se realizó un análisis de regresión lineal. Debido a que no se cubrió todo el periodo de muestreo con el perfilador de fluorescencia natural (PNF-300) se efectuó su estimación con los meses en que si se obtuvieron estos valores (diciembre 2005 – junio 2006), utilizando la clorofila y la productividad

primaria obtenida del PNF-300, a estos datos se les aplicó una regresión lineal y se obtuvo el siguiente ajuste para el cálculo de los meses en que hubo ausencia de datos, $PP=12.479(CIa)-0.4575$ ($R^2= 0.7434$ $\alpha= 0.05$). Posteriormente estos valores se integraron con la finalidad de obtener la ecuación representativa que pudiera ser de utilidad para los posteriores cálculos de esta variable durante los meses en que no se obtuvieron datos con el PNF-300. Ya contando con una serie completa del periodo de estudio se procedió a realizar la integración de la productividad primaria en la zona eufótica.

VI.4.4 Análisis multivariado

Para comprender la relación entre la abundancia de las especies de fitoplancton y las variables ambientales en la zona eufótica, se utilizó un análisis de ordenación lineal, el cual cumple el efecto en reducir la multidimensionalidad de la matriz de datos originales por medio de una representación geométrica de los componentes mayores en los datos. La técnica multivariada utilizada para este efecto, correspondió al análisis canónico de correspondencia (ACC) el cual calcula el coeficiente de correlación entre la abundancia del fitoplancton y los factores físico-químicos.

El ACC incluyó las variables ambientales: (rapidez del viento, PAR); las variables físicas (profundidad de la zona eufótica, capa de mezcla, somerización de la isolinia de $12\mu\text{M}$ de $\text{NO}_2 + \text{NO}_3$); valores integrados correspondientes a los 7 niveles de irradiancia (100 – 0.1% de irradiancia) de las variables químicas (NH_4 , PO_4 , SiO_4 , $\text{NO}_2 + \text{NO}_3$ y clorofila a) y la comunidad fitoplanctónica (nanofitoplancton y microfitoplancton). El conjunto de datos se organizó en dos matrices. La matriz principal correspondió a la abundancia de las especies del microfitoplancton (previa depuración de las mismas, eliminando a aquellas con un porcentaje menor al 10% del total de observaciones durante los 19 meses de muestreo), en tanto que la matriz secundaria incluyó las variables físico-químicas. Posteriormente los datos se normalizaron con la raíz cuadrada y con el $\text{Log}(X+1)$ respectivamente. Las transformaciones tanto logarítmica como de la raíz cuadrada se aplican para atenuar la influencia de las especies dominantes (Van Tongeren, 1987). El análisis se realizó

mediante el software especializado PC-ORD 4.25 para Windows®
<http://home.centurytel.net/~mjm/pcordwin.htm>

VII RESULTADOS

VII.1 VARIABLES METEOROLÓGICAS

Durante el periodo de estudio, se observó que los vientos presentan un patrón recurrente bien definido con una alternancia entre su dirección sureste y noroeste, bajo este esquema, los vientos del noroeste fueron predominantes durante los meses de diciembre del 2005 a marzo del 2006, alcanzando velocidades máximas de aproximadamente 2 m s^{-1} (Figura 2). En tanto que de abril a octubre de 2006, los vientos se debilitaron y cambiaron su dirección soplando desde el sureste con una velocidad máxima de 2.8 m s^{-1} . Posteriormente se observó una mayor persistencia

de los vientos del noroeste desde noviembre 2006 a mayo 2007, con una mayor velocidad (2.8 m s^{-1}), que lo observado en la misma temporada del año anterior. Posteriormente la dirección de los vientos cambió a vientos del sureste (Figura 2).

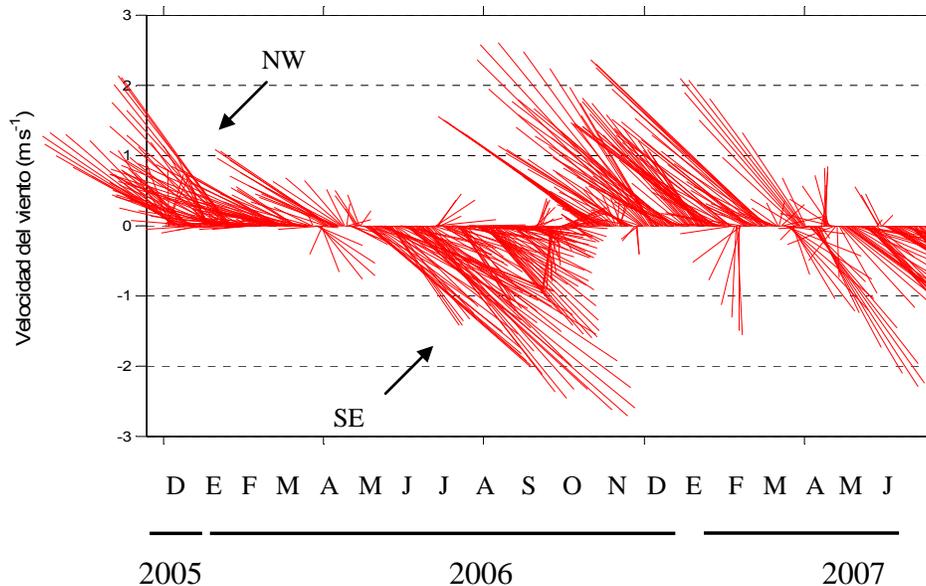


Figura 2. Promedios diarios de la dirección y rapidez de los vientos (m s^{-1}) de diciembre 2005 a junio 2007 (Datos de la estación meteorológica del CIBNOR)

Los promedios mensuales de la Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR), desde la salida hasta la puesta de sol (7:00 am a las 7:00 pm), registraron sus valores menores durante diciembre y enero. El valor mínimo ($569 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) se presentó en el mes enero 2007 y el valor máximo ($1215 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en junio 2006. Los meses en que se observaron los valores más altos de PAR correspondieron a mayo y junio con diferencias interanuales, variando para el mes de mayo de $1215 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en 2006 a $1171 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante 2007, lo que representa una diferencia de $44 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figura 3).

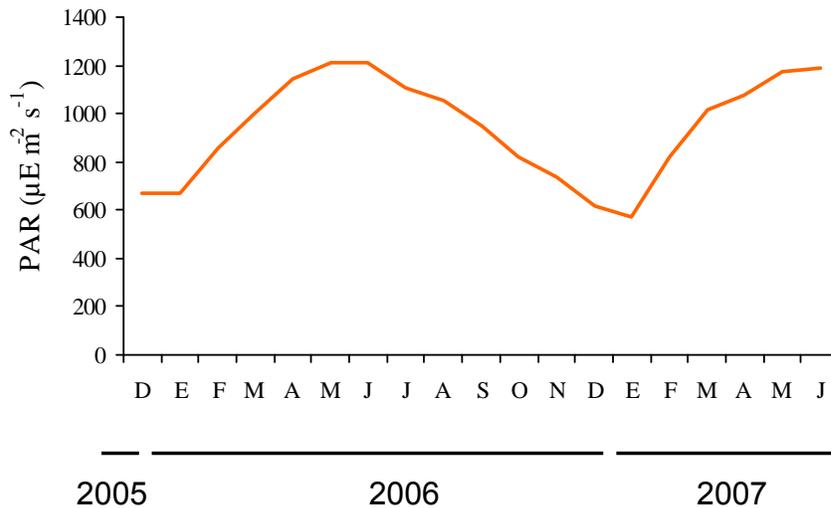


Figura 3. Variabilidad de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) promedio en la Bahía de La Paz, B.C.S. de diciembre 2005 a junio 2007 (Datos de la estación meteorológica del CIBNOR)

VII.2 VARIABLES FÍSICAS

La variabilidad mensual de la profundidad de la capa de mezcla y de la zona eufótica, presentó una relación inversa, es decir; a mayor profundidad de la capa de mezcla menor la profundidad de la zona iluminada (Figura 4). Al inicio y una vez establecida la estratificación de la columna de agua durante verano, la capa de mezcla fue más superficial y el límite inferior de la zona iluminada se presentó por debajo de ésta. Este mismo patrón se observó en el año 2007, solo que la capa de mezcla fue substancialmente más profunda durante condiciones de mezcla de la columna de agua (enero-marzo 2007) y más superficial durante la estratificación, con una profundidad mínima de 9 m durante junio. La máxima profundidad de la zona eufótica se observó en el mes de octubre de 2006 alcanzando los 108 m, aunque ya en abril de este año se observó a 99 m. La profundidad mínima (30 m) se presentó en marzo

y junio de 2007. Durante diciembre 2005 a marzo 2006, se observó que la profundidad de la zona eufótica vario entre 41–65 m. Entre abril a noviembre de 2006 la profundidad de la zona iluminada se presento por debajo de la capa de mezcla (Figura 4).

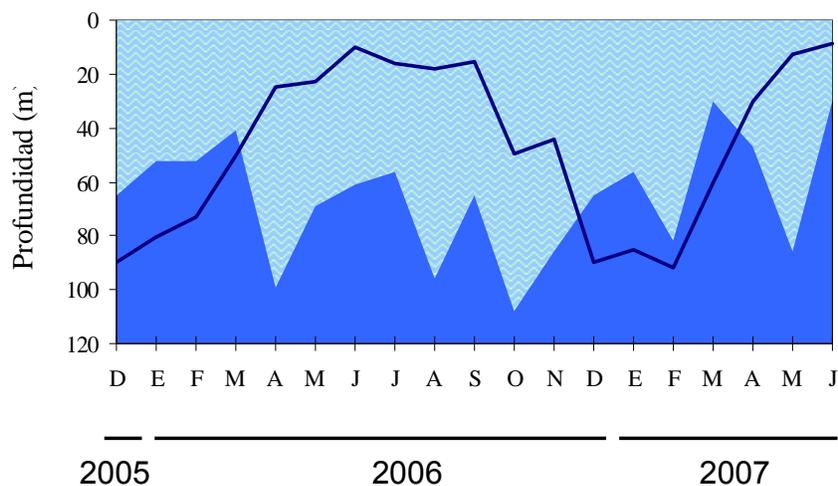


Figura 4. Profundidad de la capa de mezcla (línea azul) y de la zona eufótica (área en azul claro) definida como la profundidad donde se determino el 0.1% de la irradiancia superficial diciembre 2005-junio 2007

La variabilidad temporal de la temperatura superficial del mar evidenció que el valor mínimo (19.75 °C) se observó en febrero 2006, en tanto que el valor máximo (30 °C) ocurrió en agosto del mismo año (Figura 5). Los meses más cálidos fueron julio, agosto, septiembre y octubre con una variación de temperatura de 28 °C a 30 °C, mientras que los valores menores fueron registrados entre diciembre del 2005 y marzo del 2006 con valores inferiores a los 22°C Con relación a la variación interanual de esta variable, se pudo observar que durante el 2007 los valores se incrementaron llegando a ser superiores hasta en 4.4°C durante el mes de junio. (Figura 5).

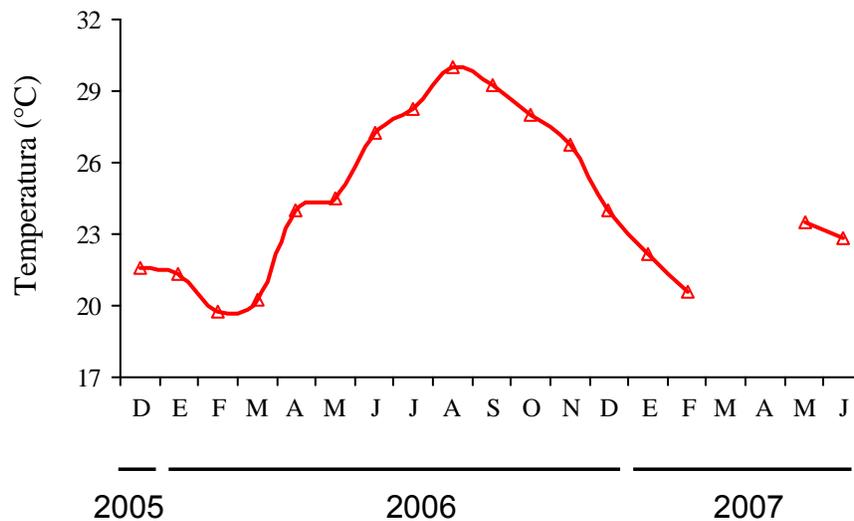


Figura 5. Variabilidad mensual de la temperatura superficial durante diciembre 2005 a junio 2007

La distribución espacio-temporal de la temperatura en los primeros cien metros, permitió observar que entre octubre a marzo se presentaron condiciones de mezcla en la columna de agua y que durante abril y mayo da inicio a la estratificación de la columna de agua hasta su establecimiento entre junio y septiembre. Los meses más cálidos fueron agosto y septiembre con temperatura entre 29.19 y 30.16 °C de la superficie a los 10m de profundidad. Una característica importante observada entre enero y julio 2006 fue la elevación de las isoterms de menor temperatura de 15.5 a 18.5 °C hacia la base y parte intermedia de la zona eufótica (Figura 6A). La isoterma de 18.5 °C, incursiono hasta los 30 m de profundidad en mayo de 2006 (Figura 6A). Este evento nuevamente se observó entre febrero y junio de 2007. La isoterma de 18.5 °C, se localizó aproximadamente hasta los 15 m en el mes de junio y a los 25 m en el mes de mayo, por lo cual, la magnitud y alcance de la elevación de las isoterms cubrió la mayor parte de la zona eufótica (Figura 6A). De igual manera que en los registros superficiales de la temperatura, la estructura de la columna de agua registro valores inferiores durante 2007 (Figura 6A).

La distribución de la salinidad presentó valores ligeramente mayores durante invierno (diciembre a marzo), cuando la columna de agua se encontraba mezclada. El valor máximo (35.52 ups), se observó en el mes de enero 2006 a los 5 m de profundidad. Posteriormente durante el inicio y el establecimiento de la estratificación de la columna y por debajo de la capa de mezcla se observaron valores ligeramente menores que los observados en invierno, reportándose en estas condiciones las salinidades más bajas de 34.74 ups en el mes de mayo 2006 a los 25m de profundidad y de 34.61 ups en junio 2007 a los 10m de profundidad (Figura 6B). Entre diciembre 2006, enero y febrero 2007 se observaron condiciones de mezcla a mayor profundidad en la columna de agua, comparado con enero y febrero de 2006 (Figura 6B).

La distribución vertical de la variable sigma-t evidencio la elevación de un domo de las isopicnas de 25.0, 25.5 y 26.0 kg m^{-3} , durante enero a julio 2006, y entre febrero - junio 2007, hacia la base y parte intermedia de la zona eufótica (Figura 6C). El afloramiento más superficial de la isopicna de 25.0 kg m^{-3} se observó durante el mes de junio 2007 alcanzando los 15m, a diferencia de febrero y marzo 2006 que llegó a los 17 y 27 m respectivamente (Figura 6C). El valor máximo de sigma fue de 26.13 kg m^{-3} registrándose en el mes de mayo 2006 a 100 m y el valor mínimo de 21.69 kg m^{-3} reportado para el mes de agosto en superficie (Figura 6C).

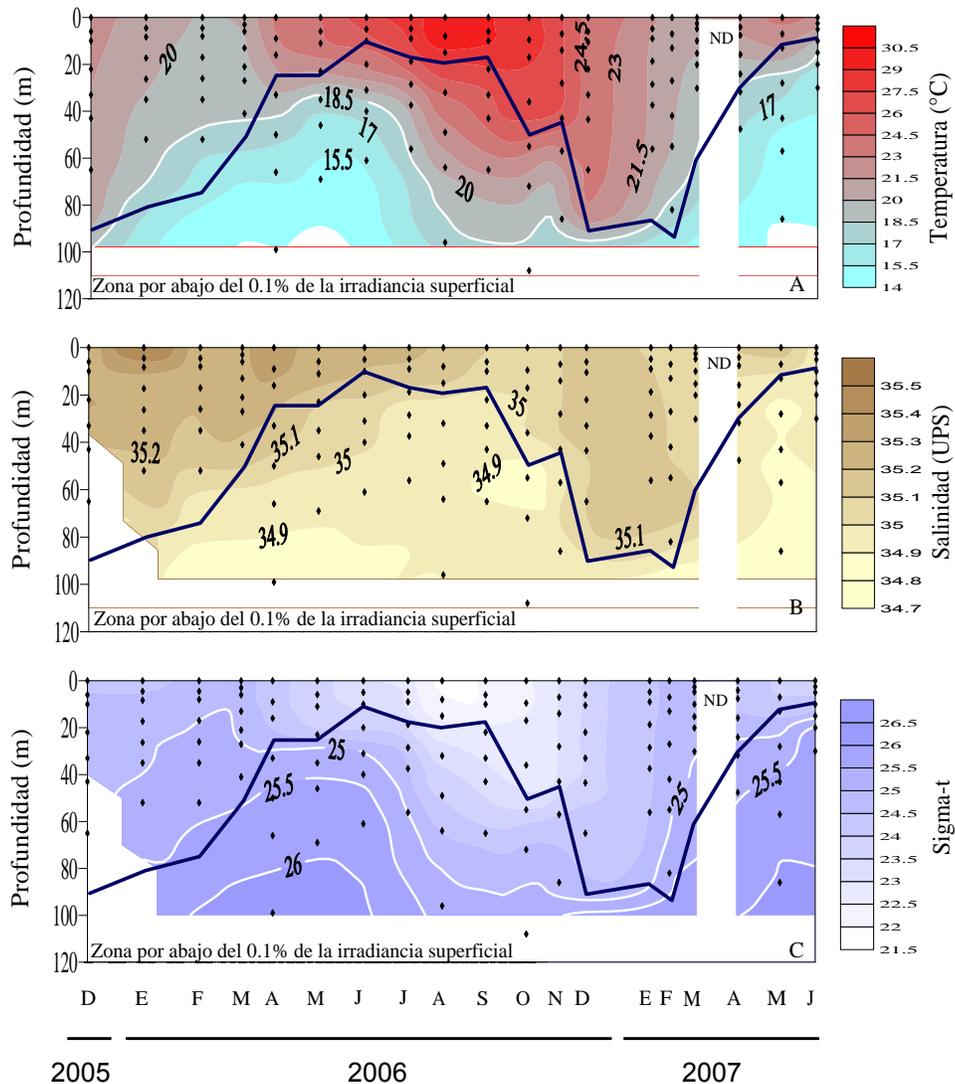


Figura 6. Distribución vertical de la temperatura, la línea blanca corresponde a la isoterma de los 18.5°C (A), salinidad (B) y Sigma-t (C), durante diciembre 2005 – junio 2007. La línea azul indica la profundidad de la capa de mezcla ND, indica ausencia de datos. Las líneas blancas en C) corresponden a las isopicnas de 25.0, 25.5 y 26.0 kg m⁻³. Los puntos indican el % de irradiancia superficial de los 7 niveles de luz

VII.3 TIPOS DE AGUA

De acuerdo a la clasificación de masas de agua, propuesta por Torres-Orozco (1993), para el Golfo de California, durante el periodo de estudio se identificaron entre 0 y 100 m de profundidad 3 tipos de agua en Cuenca Alfonso. Los tipos de

agua fueron: Agua del Golfo de California (AGC; $S \geq 35.00$, $T \geq 12.00$ °C), Agua superficial ecuatorial (ASE; $S < 35.00$, $T \geq 18.00$ °C) y Agua subsuperficial subtropical (ASsSt; $34.50 < S < 35.00$, $9^{\circ}\text{C} < T < 18.00$ °C). Durante enero a junio se observó la presencia de AGC y ASsSt, en julio se observaron los 3 tipos de agua (AGC, ASsSt y ASE) y posteriormente entre agosto y noviembre se presentó la sustitución del AGC por el ASE (Figura 7).

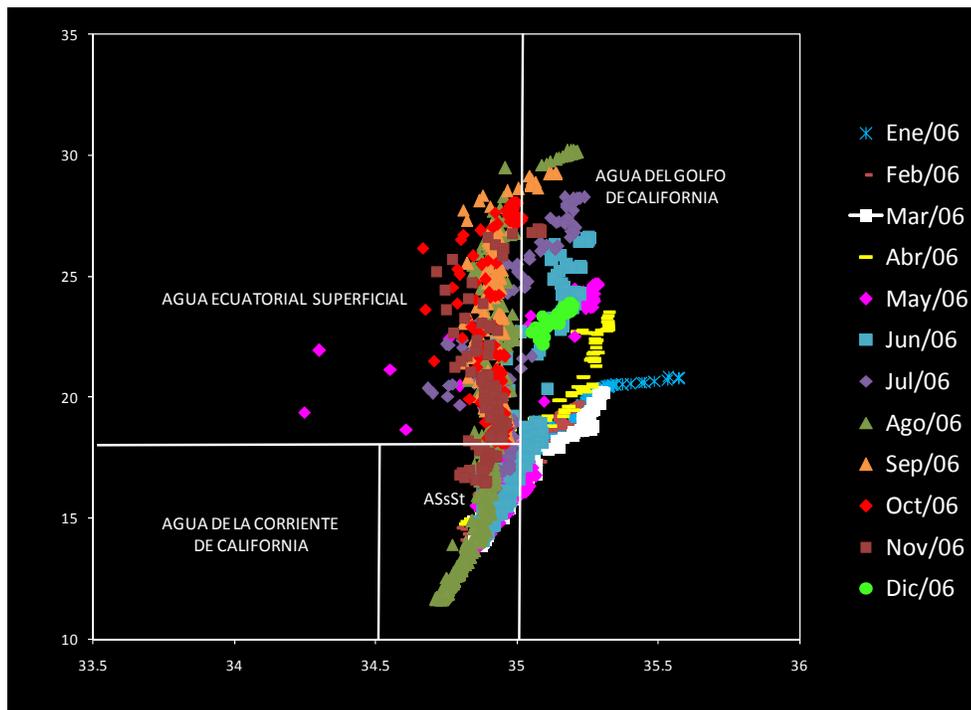


Figura 7. Tipos de agua obtenidos de los datos del CTD para el periodo diciembre 2005–diciembre 2006.

VII.4 VARIABLES QUÍMICAS

VII.4.1 Nutrientes

La variabilidad espacio-temporal de la concentración de especies nitrogenadas oxidadas ($\text{NO}_3 + \text{NO}_2$), fosfatos (PO_4) y ácido silícico (SiO_4), evidenciaron un comportamiento similar, con una distribución de menor a mayor concentración de la

superficie a la zona profunda (Figura 8). Las concentraciones más bajas se presentaron durante finales de verano-otoño (agosto a diciembre) y las mayores concentraciones entre enero–julio de 2006 y febrero–junio de 2007. Esto último debido a la intrusión de nutrientes hacia la zona iluminada por debajo de la capa de mezcla (Figura 8). Como una ayuda para visualizar este evento, en la figura 8, se acentuaron tres isopícnas ($\sigma_t = 25.0, 25.5$ y 26.0 kg m^{-3}). La elevación de las mismas, denotó un ascenso de aproximadamente 60 metros de agua de mayor profundidad (Figura 8).

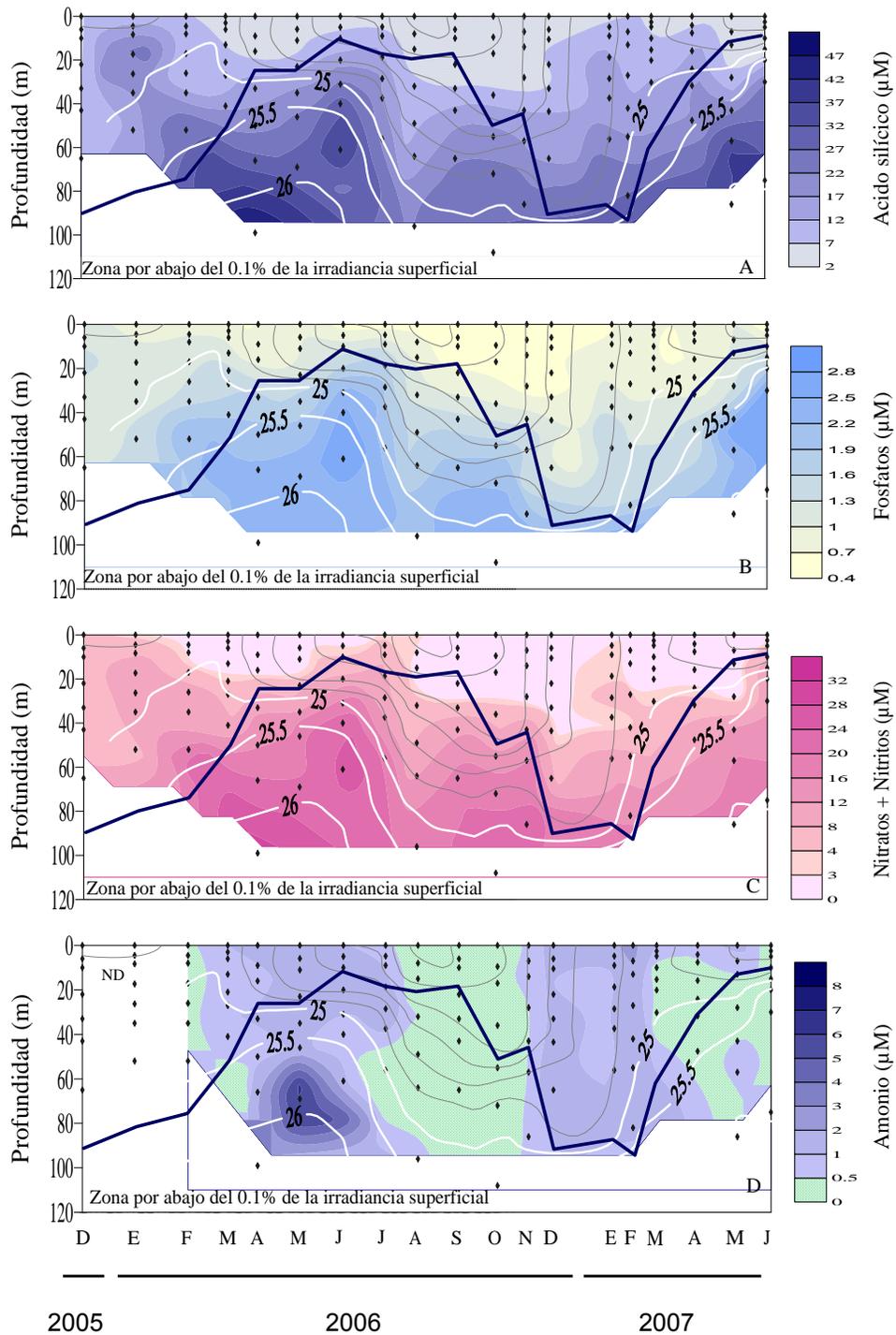


Figura 8. Distribución vertical de ácido silícico (A), fosfatos (B), nitratos + nitritos (C) y amonio (D) durante diciembre 2005 – junio 2007. La línea azul indica la profundidad de la capa de mezcla. Las líneas blancas corresponden a las isopícnas de 25.0, 25.5 y 26.0 kg m⁻³. Los puntos indican el % de irradiancia superficial de los 7 niveles de luz

Tabla 1. Valor máximo y mínimo de la concentración de nutrientes (μM), por nivel de irradiación durante diciembre 2005 – junio 2007 en Cuenca Alfonso

Variable	Mes/año	Valor máximo	Nivel Eo	Mes	Valor mínimo	Nivel Eo
Cl _a (mg m^{-3})	Dic/05	6.66	100	Nov/06	nd	0.1
NH ₄ (μM)	May/06	8.02	0.1	Ago/06	nd	33
NO ₃ + NO ₂ (μM)	Abr/06	30.02	0.1	Jun/07	0.13	55
PO ₄ (μM)	May/07	3.00	3	Feb/07	0.07	55
SiO ₄ (μM)	Abr/06	48.82	0.1	Jun/07	1.32	100

Eo= irradiación superficial; nd= no detectable

La distribución de la concentración de los nutrientes denota que los máximos dentro de la zona eufótica se presentaron en los meses que se observó la mayor elevación de las isopícnas (abril-mayo) (Figura 8, Tabla 1). Por ejemplo la suma de NO₃ + NO₂, registró el valor máximo (30.02 μM) en abril de 2006 en el 0.1% de irradiación superficial (Tabla 1) y el valor mínimo (0.13 μM) en el 55% de irradiación durante junio 2007 (Figura 8, Tabla 1). En tanto que la variabilidad temporal de la concentración de fosfatos, registró el valor máximo de 3.00 μM en mayo 2007 en el 3% de irradiación superficial (Tabla 1). La concentración mínima fue de 0.07 μM , en el 55% de irradiación superficial, durante febrero 2007 (Figura 8, Tabla 1). El perfil del ácido silícico mostró que durante enero 2006, las concentraciones más altas se observaron en subsuperficie entre el 33 y 3% de irradiación superficial con un rango de 25.42-29.29 μM . A diferencia de enero 2007, en que la concentración varió de 12.26 – 17.43 μM . El valor máximo (48.82 μM), se observó en el 0.1% de irradiación superficial (Tabla 1), durante el inicio (abril) de la estratificación de la columna de agua por debajo de la capa de mezcla. El valor mínimo (1.32 μM), en el 100% de irradiación superficial, durante junio 2007 (Tabla 1) en condiciones estratificadas. Durante abril 2006-diciembre 2007, la concentración de ácido silícico disminuyó en superficie con valores entre 3 y 6 μM . observándose un incremento por debajo de la capa de mezcla (Figura 8).

La distribución de la concentración de NH_4 , presentó valores menores a $1 \mu\text{M}$ durante agosto–noviembre en los 7 niveles de irradiancia y valores entre 1 y 2 entre abril y junio. Se registró un valor máximo subsuperficial de $8.02 \mu\text{M}$ (Tabla 1) en el 0.1% de irradiancia superficial en mayo de 2006, que coincide con la elevación de la isopícnica ($\sigma_t = 25.0$ a $25.5, 26.0 \text{ kg m}^{-3}$) (Figura 8).

La concentración de nutrientes, en valores integrados de la zona eufótica, evidenció un patrón similar tanto en la distribución del ácido silícico (SiO_4) como de los nitratos + nitritos ($\text{NO}_3 + \text{NO}_2$) y fosfatos (PO_4) (Figura 9A). Los valores mayores se observaron, durante el inicio de la estratificación de la columna de agua en abril 2006 y mayo 2007 y las menores concentraciones durante marzo de ambos años en condiciones de mezcla de la columna de agua (Tabla 2, Figura 9A). Respecto al amonio se registraron los valores altos en mayo 2006 y febrero 2007, el valor mínimo se registro en el mes de marzo (Tabla 2, Figura 9B).

Tabla 2. Valor máximo, valor mínimo, promedio y mediana de la concentración de nutrientes ($\mu\text{M m}^{-2}$) integrado de la superficie al 0.1% de irradiancia superficial durante diciembre 2005 – junio 2007, en Cuenca Alfonso

Variable	Máximo	Mes	Mínimo	Mes	Promedio	Mediana
Cl _a (mg m^{-2})	134.95	Mayo 07	8.65	Febrero 07	48.69	37.75
NH_4 ($\mu\text{M m}^{-2}$)	178.06	Mayo 06	2.29	Marzo 07	50.98	37.80
$\text{NO}_2 + \text{NO}_3$ ($\mu\text{M m}^{-2}$)	1477.21	Abril 06	40.73	Marzo 07	561.39	449.68
NID ($\mu\text{M m}^{-2}$)	1549.82	Abril 06	43.05	Marzo 07	606.50	534.52
PO_4 ($\mu\text{M m}^{-2}$)	171.58	Abril 06	21.53	Marzo 07	90.02	81.47
SiO_4 ($\mu\text{M m}^{-2}$)	2176.44	Abril 06	152.90	Marzo 07	945.63	826.95

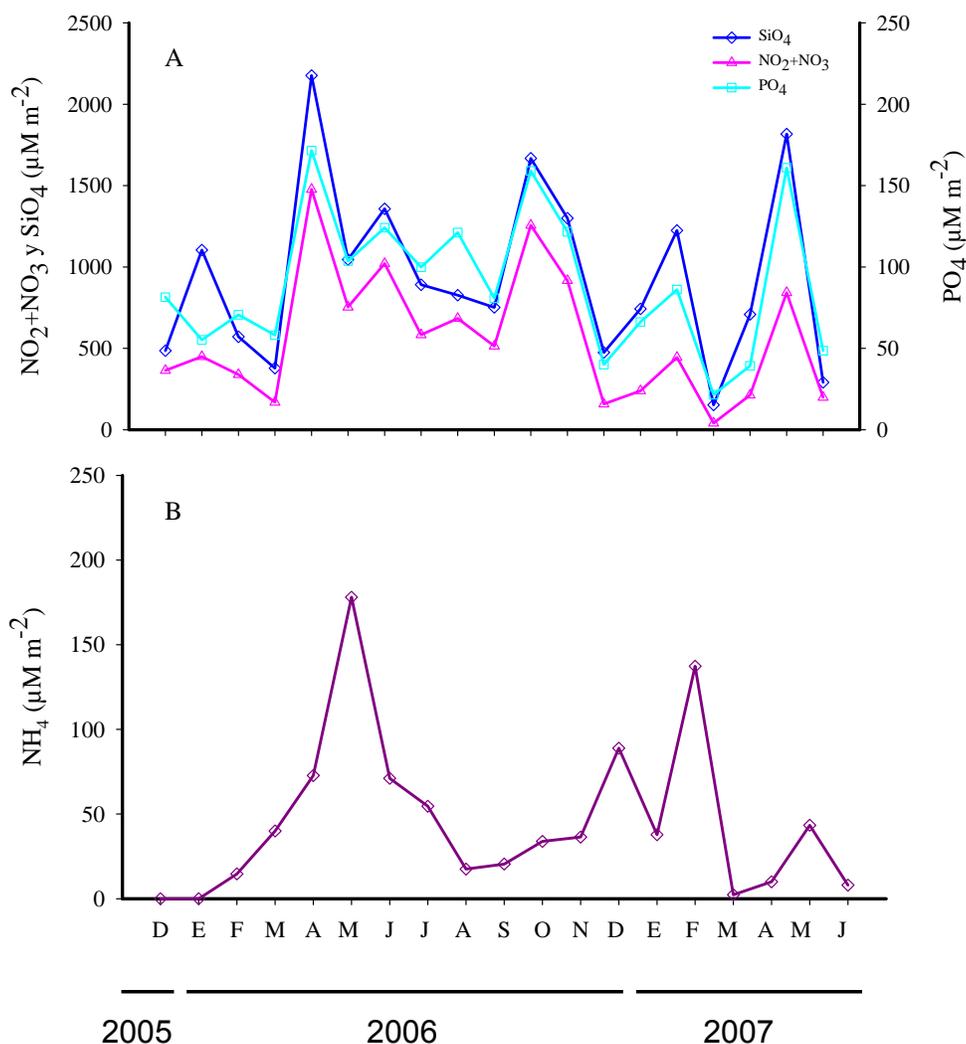


Figura 9. Valores integrados de nutrientes durante diciembre 2005 – junio 2007. Línea azul marino (SiO₄), línea rosa (NO₂ + NO₃) y línea azul celeste (PO₄) (A) y Línea morada (NH₄) (B). Note el cambio de escala

VII.4.2 Clorofila a (C1a)

La distribución espacio-temporal de la concentración de la C1a, mostró varios núcleos subsuperficiales, siendo relevantes los observados durante mayo de 2006 y 2007, ya que presentaron concentraciones de 2.51 y 4.32 mg m⁻³ respectivamente, lo que señala diferencias interanuales importantes. Estos incrementos subsuperficiales

encontrados en el 3% de irradiancia superficial, se asociaron espacialmente con un gradiente de densidad marcado y temporalmente con el periodo de elevación de las isopícnas de 25.0, 25.5 y 26.0 kg m⁻³ (Figura 10). No obstante lo mencionado anteriormente, el valor máximo del periodo de estudio se registró en la capa superficial, durante diciembre 2005, debido principalmente a la proliferación del ciliado fotosintético *Myrionecta rubra*, alcanzando la concentración de 6.66 mg Cla m⁻³ (Tabla 1, Figura 10). En tanto que las menores concentraciones de Cla se presentaron generalmente en el 0.1% de irradiancia superficial (Figura 10).

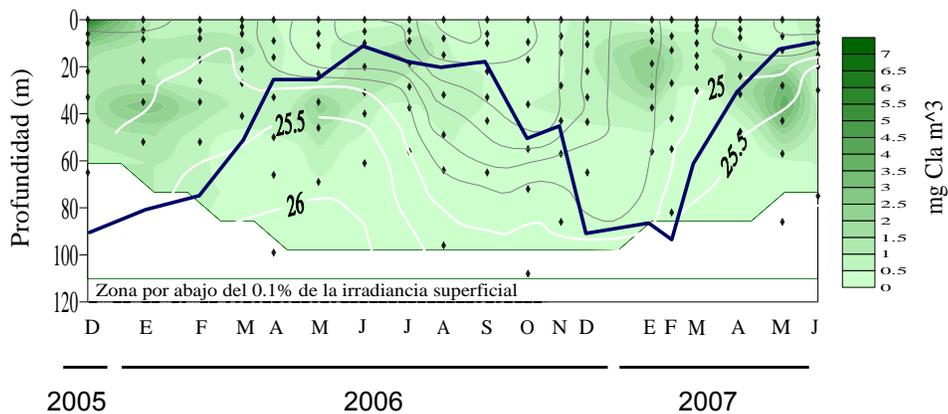


Figura 10. Distribución vertical de clorofila a (Cla) durante diciembre 2005 – junio 2007. La línea azul indica la profundidad de la capa de mezcla. Las líneas blancas corresponden a las isopícnas de 25.0, 25.5 y 26.0 kg m⁻³. Los puntos indican el % de irradiancia superficial de los 7 niveles de luz

Al integrar los valores de la concentración de la clorofila a en la zona eufótica se tiene evidencia de una estacionalidad en su variabilidad temporal en donde es claro una relación inversa con la temperatura superficial. (Figura 11). Sin embargo, son notables los incrementos de este pigmento entre los meses de mayo y agosto, especialmente durante mayo de 2007, cuando se estimó el valor máximo de la serie (134.95 mg m⁻²) y durante febrero de 2007 ya que a pesar de ser un mes frío se presentó el valor mínimo (8.65 mg m⁻²) (Tabla 2, Figura 11).

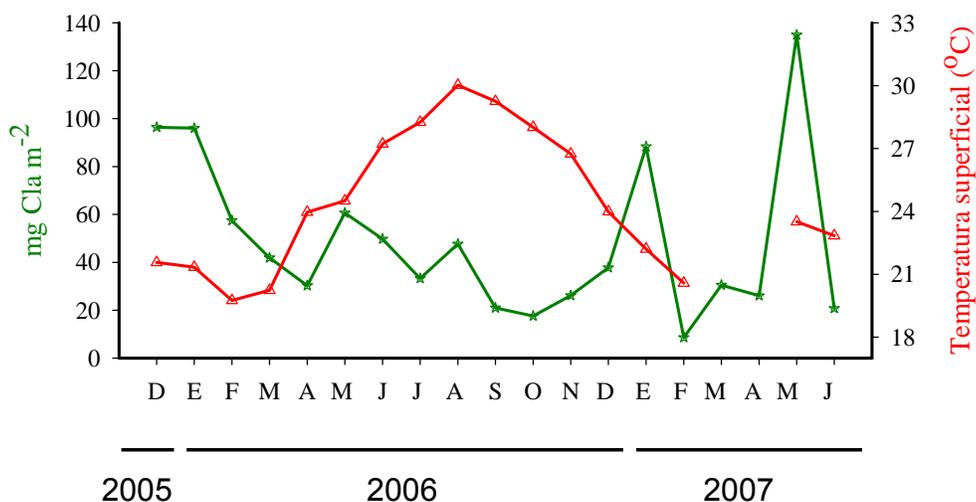


Figura 11. Valores integrados de Clorofila a (Cla) durante diciembre 2005 – junio 2007. Línea verde (Cla) y línea roja (temperatura superficial).

VII.5 VARIABLES BIOLÓGICAS

VII.5.1 Comunidad fitoplanctónica

Respecto a la composición específica de la comunidad como parte del microfitoplancton, se identificaron 174 taxa de los cuales, 139 pertenecen al grupo de las diatomeas (79.88%), 7 a las diatomeas bentónicas (4.02%), 5 a los silicoflagelados (2.87%), 22 a los dinoflagelados (12.64%) y 1 al ciliado fotosintético *Myrionecta rubra* (0.57%).

VII.5.2 Estructura de la comunidad fitoplanctónica en la zona eufótica

La fracción que dominó durante todo el periodo de estudio fue el nanofitoplancton (<20 µm) generalmente entre el 100 y 33% de irradiancia superficial, esta talla quedó representada por dos grupos: nanoflagelados y cianobacterias. El valor máximo ($26.7 \cdot 10^6 \text{ cél} \cdot \text{l}^{-1}$) se observó en el mes de abril 2007 en el 3% de irradiancia superficial, seguido del valor de $23.4 \cdot 10^6 \text{ cél} \cdot \text{l}^{-1}$ ocurrido en marzo de 2007 en el 33% de irradiancia superficial. Contrario a lo observado durante abril 2006 cuando se encontró la menor abundancia ($306 \cdot 10^3 \text{ cél} \cdot \text{l}^{-1}$) en el 1% de irradiancia (Figura 12A).

Respecto al microfitoplancton ($>20\mu\text{m}$), constituido por diatomeas planctónicas, diatomeas bentónicas, silicoflagelados, dinoflagelados y el ciliado fotosintético *Myrionecta rubra*, el grupo dominante fueron las diatomeas, observándose los valores más altos en subsuperficie. La mayor abundancia de este grupo se registró a principios de verano (junio 2007) con valores $3.5 \cdot 10^6 \text{ cél} \cdot \text{l}^{-1}$ en el 3% de irradiancia y la menor abundancia durante agosto cuando presentaron un valor de $600 \text{ cél} \cdot \text{l}^{-1}$ en el 0.1% de irradiancia superficial (Figura 12B). Respecto al año 2006, la mayor abundancia se observó en mayo, en el 3% de irradiancia con un valor de $8.33 \cdot 10^5 \text{ cél} \cdot \text{l}^{-1}$, una orden de magnitud menor que lo observado en 2007.

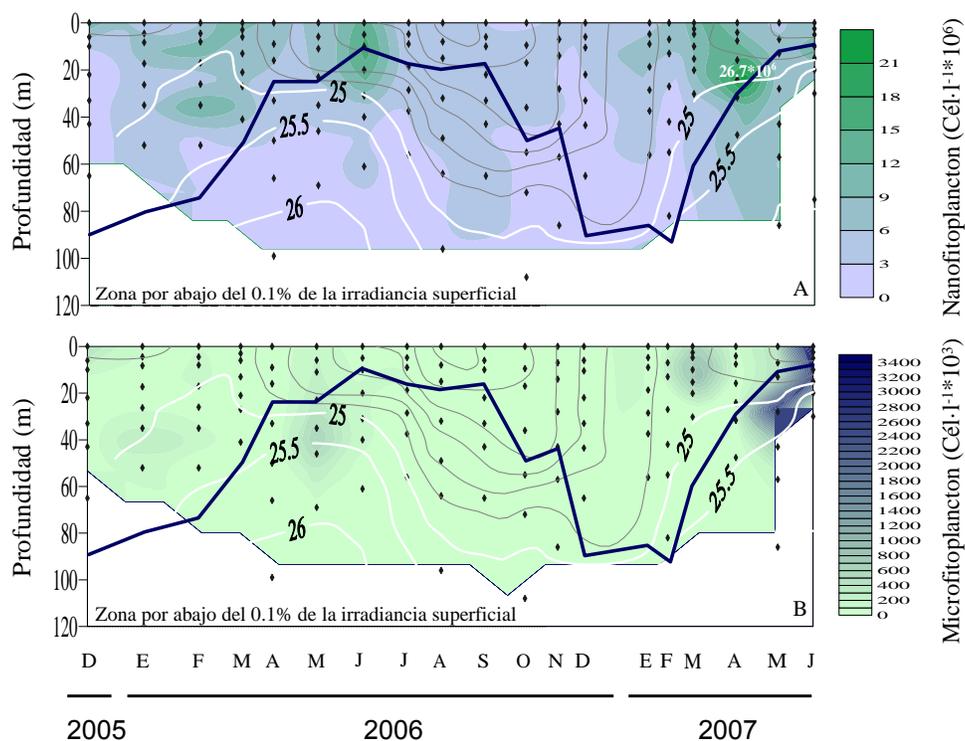


Figura 12. Distribución vertical del nanofitoplancton (A) y microfitoplancton (B) durante diciembre 2005 – junio 2007. La línea azul indica la profundidad de la capa de mezcla. Las líneas blancas corresponden a las isopicnas de 25.0, 25.5 y 26.0 kg m^{-3} . Los puntos indican el % de irradiancia superficial de los 7 niveles de luz

La distribución vertical de diatomeas >20 µm, exhibió varias proliferaciones a través del año. Respecto a los primeros meses de estudio, entre enero y febrero del año 2006, dominaron especies de diatomeas centrales, formadoras de cadenas que corresponden a *Chaetoceros radicans* y *Chaetoceros debilis*, posteriormente se observó el reemplazo de estas especies, por diatomeas penales del género *Pseudo-nitzschia sp 1*, alcanzando la máxima abundancia en el mes de mayo 2006 ($5 \cdot 10^5$ cél·l⁻¹) en el 3% de irradiancia superficial (Tabla 3, Figura 13A). Sin embargo, durante estos meses del 2007, fue notable que las diatomeas dominantes correspondieron a otras especies diferentes que las encontradas en el año 2006, de este modo las mayores abundancias estuvieron representados por *Pseudoguinardia recta* ($5 \cdot 10^5$ cél·l⁻¹) durante marzo en el 10% de irradiancia superficial, *Chaetoceros compressus* ($1.7 \cdot 10^6$ cél·l⁻¹) en mayo en el 10% de irradiancia superficial y una mezcla de especies de *Pseudo-nitzschia sp1* ($1.9 \cdot 10^6$ cél·l⁻¹) y *Dactyliosolen fragilissimus* ($7.4 \cdot 10^5$ cél·l⁻¹) en junio en el 55% (Tabla 3, Figura 13A). Es importante mencionar que durante este mes, se observó que las muestras presentaron bastantes frústulas vacías o células senescentes de *Dactyliosolen fragilissimus*. El año 2007 representó el periodo, en que se observó la mayor producción de diatomeas durante mayo y junio, se registró una vez establecida la estratificación en la columna de agua con una capa de mezcla superficial durante la intrusión de agua de mayor profundidad a la zona eufótica, trazada por las isopícnas mencionadas con anterioridad (Figura 13A). Por otro lado, las menores abundancias (400 cél·l⁻¹) se observaron entre agosto y septiembre.

Respecto a la distribución de silicoflagelados, este grupo presentó valores máximos de $2.6 \cdot 10^3$ cél·l⁻¹ y $2.2 \cdot 10^3$ cél·l⁻¹ en el 3 y 1% de irradiancia superficial durante el mes de mayo 2006 y junio de 2007 dados por la especie *Octactis pulcra* y asociados con el incremento en abundancia del taxón *Pseudo-nitzschia sp 1*, descrito en la Figura 13B. Estos valores máximos se encontraron por debajo de la zona de mezcla, en el gradiente de densidad marcado por las isopícnas. Otros incrementos secundarios de este grupo se encontraron dentro de la capa de mezcla en el periodo frío de ambos años, pero con diferencias notables en su magnitud, siendo mayor en 2006 ($1.4 \cdot 10^3$ cél·l⁻¹) que en 2005 ($3 \cdot 10^2$ cél·l⁻¹) (Figura 13B).

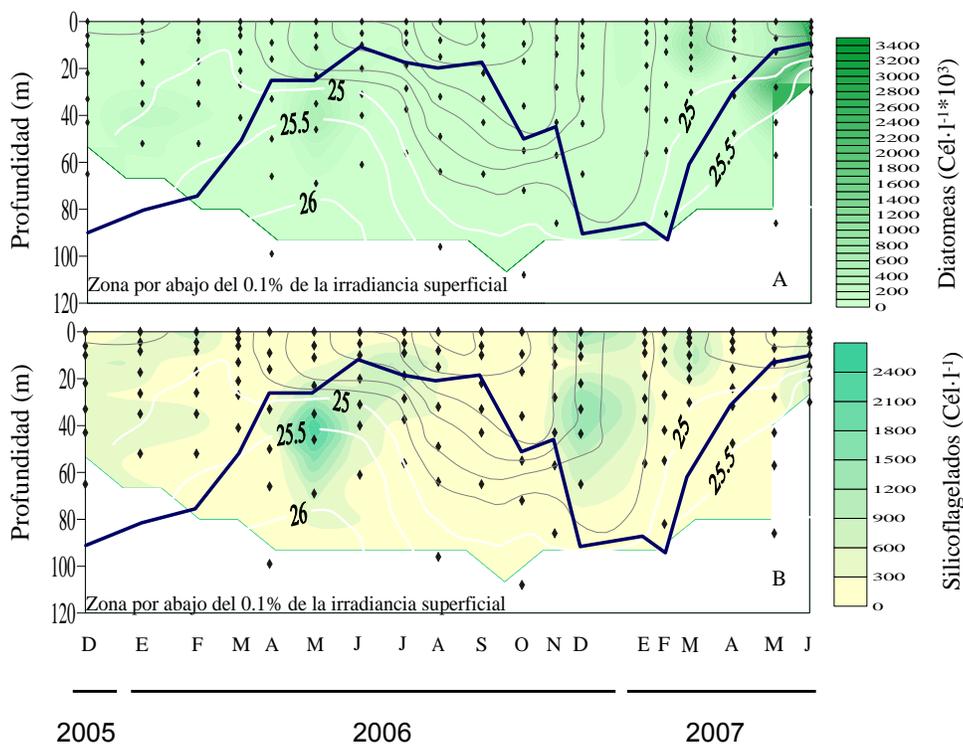


Figura 13. Distribución vertical de los grupos silicios del microfitoplancton: diatomeas (A) y silicoflagelados (B) durante diciembre 2005 - junio 2007. La línea azul indica la profundidad de la capa de mezcla. Las líneas blancas corresponden a las isopicnas de 25.0, 25.5 y 26.0 kg m⁻³. Los puntos indican el % de irradiancia superficial de los 7 niveles de luz

Table 3 Valor máximo por nivel de irradiancia (100-0.1%) de la abundancia de las diatomeas >20 µm durante diciembre 2005 – junio 2007 en Cuenca Alfonso

Especie	Mes	Año	Nivel (% Eo)	Concentración (Cél·l ⁻¹)
<i>Pseudo-nitzschia sp 1</i>	Diciembre	2005	100	19600
<i>Chaetoceros radicans</i>	Enero	2006	1	116700
<i>Chaetoceros debilis</i>	Febrero	2006	55	55400
<i>Pseudo-nitzschia sp 1</i>	Marzo	2006	0.1	8000
<i>Pseudo-nitzschia sp 1</i>	Abril	2006	55	10800
<i>Pseudo-nitzschia sp 1</i>	Mayo	2006	3	507600
<i>Pseudo-nitzschia sp 1</i>	Junio	2006	10	55200
<i>Skeletonema sp</i>	Julio	2006	33	49200
<i>Pseudo-nitzschia sp 1</i>	Agosto	2006	10	6600
<i>Pseudo-nitzschia sp 1</i>	Septiembre	2006	3	4600
<i>Pseudo-nitzschia sp 1</i>	Octubre	2006	10	6400
<i>Pseudo-nitzschia sp 1</i>	Noviembre	2006	3	10600
<i>Skeletonema sp</i>	Diciembre	2006	10	4000
<i>Detonula pumila</i>	Enero	2006	33	158600
<i>Chaetoceros radicans</i>	Febrero	2006	0.1	3800
<i>Pseudoguinaridia recta</i>	Marzo	2006	10	508200
<i>Pseudo-nitzschia sp 1</i>	Abril	2006	55	46800
<i>Chaetoceros compressus</i>	Mayo	2006	10	1767800
<i>Pseudo-nitzschia sp 1</i>	Junio	2006	55	1999600

VII.5.3 Abundancias integradas de la comunidad fitoplanctónica

Los valores integrados del nanofitoplancton y microfitoplancton total muestran como componente mayoritario a la fracción de menor tamaño. La contribución porcentual de esta última varió de un 85 a un 95% durante el periodo de estudio (Figura 14B), observándose valores del mismo orden de magnitud durante todo el periodo de estudio. Los valores mayores de este grupo fueron observados en los meses fríos del año, con los máximos valores en abril 2007 ($647 \cdot 10^6$ cél·m⁻²) y junio de 2006 ($562 \cdot 10^6$ cél·m⁻²), exhibiéndose que julio 2006 que fue el de menor magnitud ($130 \cdot 10^6$ cél·m⁻²) del periodo de estudio. El microfitoplancton total mostró sus mayores abundancias, durante la estratificación de la columna de agua en la primavera (mayo) de ambos años. De esta forma en mayo 2006, se obtuvo una abundancia de $21 \cdot 10^6$ cél·m⁻², en contraste con mayo 2007, en que se registró una mayor magnitud (tres veces) de las abundancias del microfitoplancton, alcanzando un valor de $61 \cdot 10^6$ cél·m⁻², extendiéndose hasta junio 2007 en que se observó un valor de $52 \cdot 10^6$ cél·m⁻², siendo el segundo valor más alto del periodo de estudio. La menor abundancia se presentó entre agosto y octubre con el valor mínimo $329 \cdot 10^3$ cél m⁻² durante el mes de septiembre y valores intermedios menores entre marzo y abril de 2006 (Figura 14A). Ambas tallas exhibieron sus mayores abundancias durante invierno-primavera.

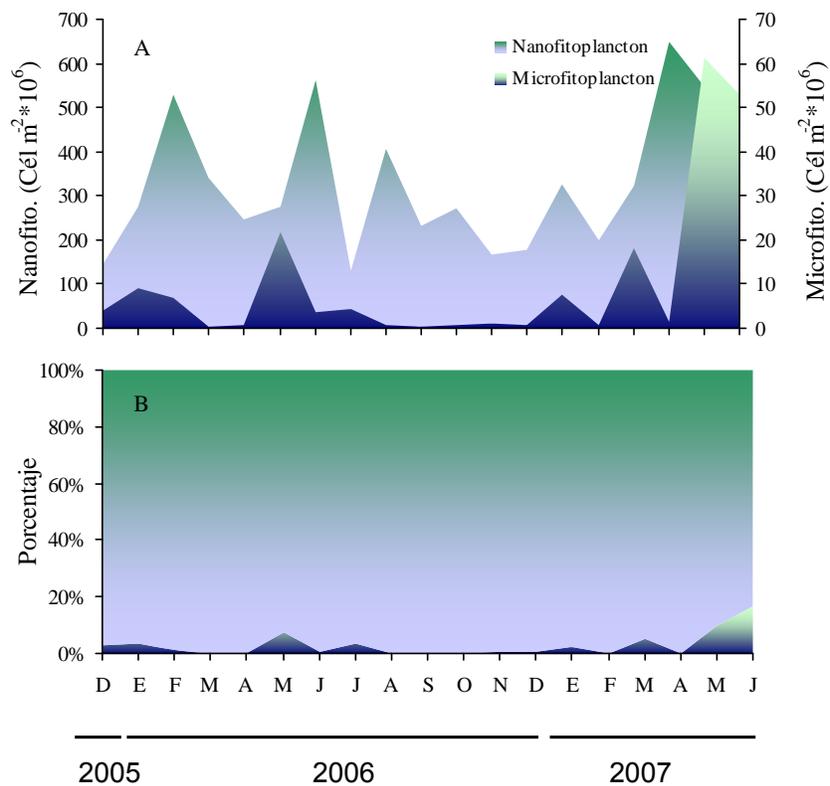


Figura 14. Valores integrados del nanofitoplancton y microfitoplancton (A) y contribución porcentual de ambas tallas (B) durante diciembre 2005 – junio 2007.

De los valores integrados de la composición nanofitoplanctónica <20 µm (nanoflagelados, cianobacterias, diatomeas, cocolitofóridos y dinoflagelados), se observaron sus mayores abundancias durante invierno primavera. El grupo dominante fueron los nanoflagelados y como grupo secundario las cianobacterias (Figura 15C). Los nanoflagelados mostraron sus mayores abundancias durante febrero ($461 \cdot 10^6$ cél·m⁻²) y junio 2006 ($449 \cdot 10^6$ cél·m⁻²) (Figura 15A). Las cianobacterias, mostraron sus valores mayores durante invierno 2007, variando de $182 \cdot 10^6$ cél·m⁻² en enero hasta alcanzar su valor máximo en abril 2007 de $295 \cdot 10^6$ cél·m⁻², la menor abundancia se observó en abril 2006 de $47 \cdot 10^6$ cél·m⁻² (Figura 15A).

Las diatomeas <20 µm se presentaron con abundancias altas en el primer semestre del año (Figura 15B). El valor máximo ($8.9 \cdot 10^6$ cél·m⁻²) se observó en mayo 2007 y

seguido del valor ($7.3 \cdot 10^6$ cél·m⁻²) encontrado en febrero 2006. Las menores abundancias se registraron en septiembre ($364 \cdot 10^3$ cél·m⁻²) (Figura 15B). En tanto que los cocolitofóridos se observaron principalmente durante enero, febrero y marzo 2006, el valor máximo ($8.4 \cdot 10^6$ cél·m⁻²) se registró en enero, posteriormente disminuyó su abundancia hasta alcanzar sus valores mínimos en otoño (octubre, noviembre y diciembre) (Figura 15B). Los dinoflagelados <20 µm fueron los menos abundantes del periodo de estudio, se observaron principalmente durante invierno con las mayores abundancias ($2.5 \cdot 10^6$ cél·m⁻²) durante enero y febrero 2006 ($2.1 \cdot 10^6$ cél·m⁻²) (Figura 15B).

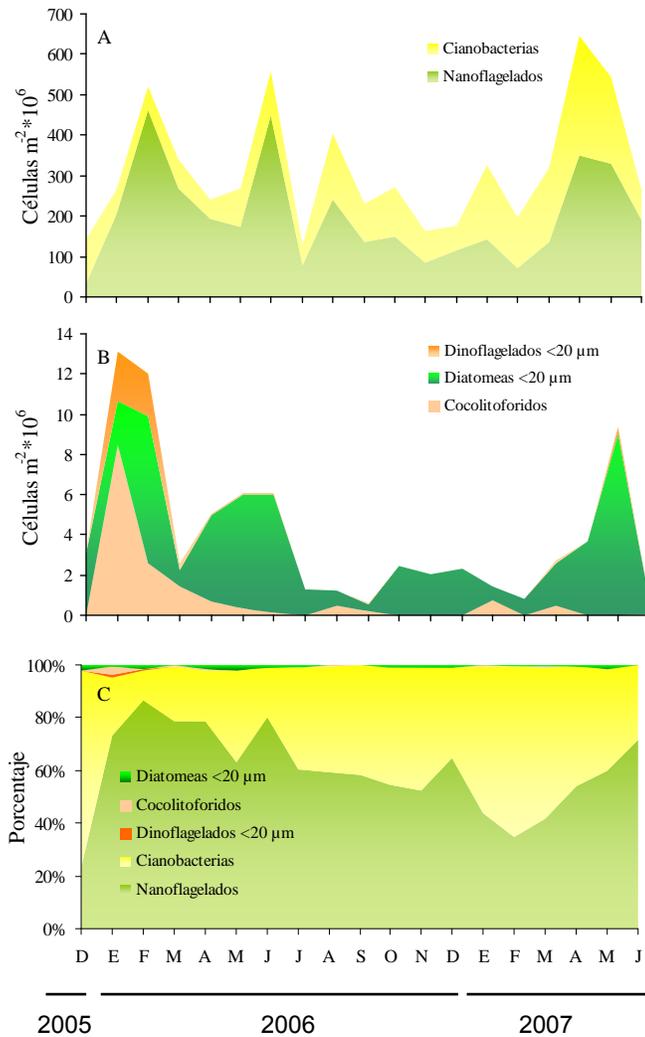


Figura 15. Valores integrados del grupo naitoplanctónico integrado por: cianobacterias y nanoflagelados (A); dinoflagelados, diatomeas y cocolitoforidos (B) y su contribución porcentual (C) durante diciembre 2005 – junio 2007

Con relación a la abundancia integrada de los grupos del microfitoplancton, se observa en la figura 16 que las diatomeas $>20 \mu\text{m}$ presentaron tres incrementos durante diciembre 2005 a julio 2006 (condiciones de mezcla e inicios de la estratificación en la columna de agua). El valor máximo ($2.14 \cdot 10^7 \text{ m}^{-2}$) de 2006 correspondió al mes de mayo, en tanto que entre agosto y noviembre las abundancias disminuyeron dos órdenes de magnitud, alcanzando un valor mínimo de $2.73 \cdot 10^5 \text{ diatomeas} \cdot \text{m}^{-2}$ durante septiembre de 2006. Los picos máximos observados

durante este año fueron recurrentes en cuanto a la temporalidad durante 2007, aunque en este último año la contribución máxima de diatomeas fue hasta tres veces superior a lo ya descrito. De esta forma, el valor máximo del periodo de estudio fue de $6.11 \cdot 10^7$ cél·m⁻² en mayo y de $5.27 \cdot 10^7$ cél·m⁻² en el mes de junio de 2007. En cuanto a los silicoflagelados, se observó una asociación con los incrementos en abundancia de las diatomeas, observando el valor máximo ($8.2 \cdot 10^4$ cél·m⁻²) durante mayo 2006. En diciembre 2006, se observó un valor de $6 \cdot 10^4$ cél·m⁻². Asimismo, fue notable la ausencia de este componente fitoplanctónico, durante marzo 2006 y febrero 2007 (Figura 16A). Mientras que la abundancia integrada de los dinoflagelados >20 µm, presentó sus valores máximos durante enero ($2.6 \cdot 10^5$ cél·m⁻²) y febrero 2006 ($2.3 \cdot 10^5$ cél·m⁻²), la menor abundancias se registraron durante diciembre 2005 (Figura 16B).

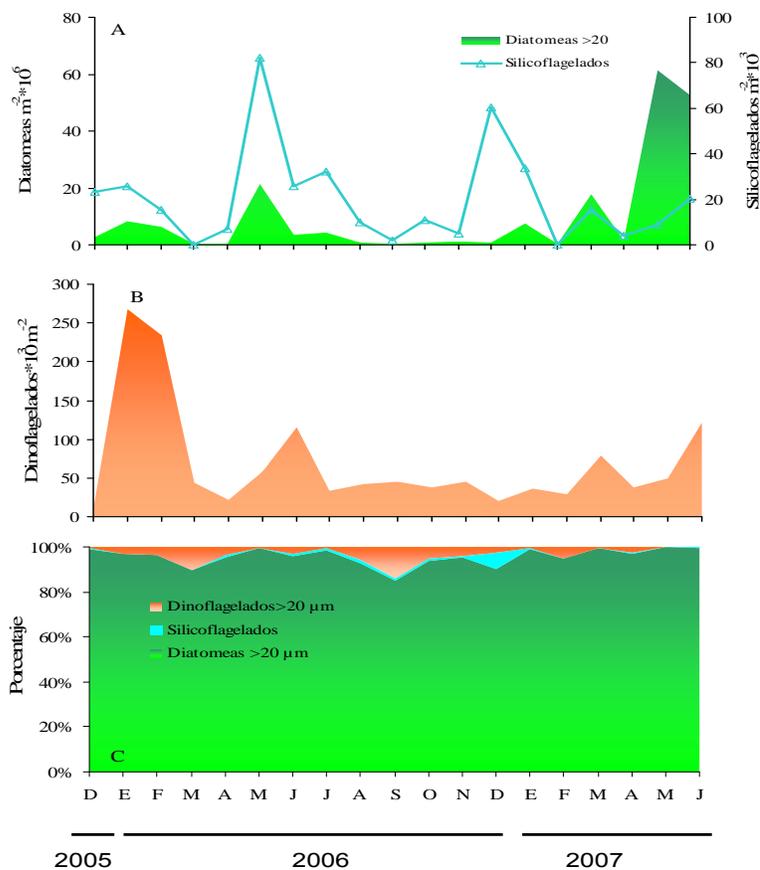


Figura 16. Valores integrados del microfitoplancton: diatomeas y silicoflagelados (A) y dinoflagelados (B) y su contribución porcentual (C) durante diciembre 2005–junio 2007

Composición específica del microfitoplancton

Durante diciembre 2005, se observó una proliferación de la especie *Myrionecta rubra*, con un valor de $1 \cdot 10^6$ cél m^{-2} , acompañada de *Pseudo-nitzschia* sp, *Nitzschia* sp, *Skeletonema* sp y *Nitzschia longissima* (Fig. 17). El grupo de las diatomeas presentó sus mayores abundancias durante invierno-primavera, representado por dos géneros con especies formadoras de proliferaciones como *Pseudo-nitzschia* sp y *Chaetoceros* sp con diferencias interanuales. Durante 2006, los taxa que presentaron los valores más altos correspondieron a *Pseudo-nitzschia* sp ($10 \cdot 10^6$ cél m^{-2}) durante mayo y *Chaetoceros radicans* ($2 \cdot 10^6$ cél m^{-2}) durante de enero. En el mes de mayo se observó una mezcla de especies con las mayores abundancias correspondientes a *Chaetoceros radicans* ($1 \cdot 10^6$ cél m^{-2}), *Leptocylindrus danicus* ($1 \cdot 10^6$ cél m^{-2}), *Chaetoceros debilis* ($910 \cdot 10^3$ cél m^{-2}), *Chaetoceros compressus* ($647 \cdot 10^3$ cél m^{-2}) y *Dactyliosolen fragilissimus* ($533 \cdot 10^3$ cél m^{-2}).

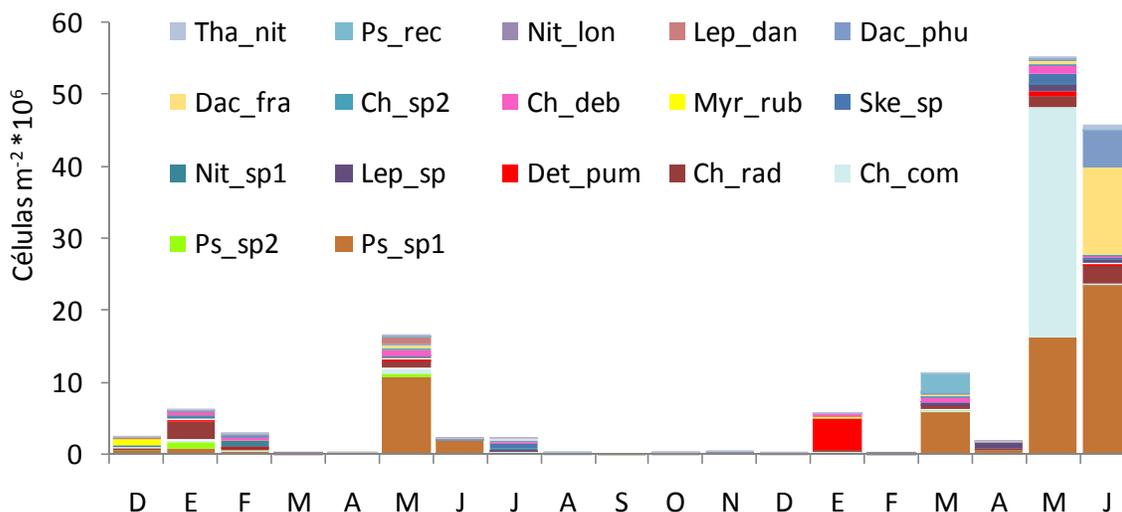


Figura 17. Valores integrados de especies de diatomeas >20 durante diciembre 2005 – junio 2007

Hacia el año 2007, se observó un incremento tanto en abundancia y en la riqueza de especies. Las mayores abundancias se observaron durante mayo y junio (Fig. 17). Principalmente durante mayo se observaron los valores máximos, representado por la especie *Chaetoceros compressus* ($31 \cdot 10^6$ cél m^{-2}) y *Pseudo-nitzschia* sp ($16 \cdot 10^6$

cél m⁻²). Se observó una composición de especies con abundancias altas de *Chaetoceros radicans* (1*10⁶ cél m⁻²), *Chaetoceros debilis* (1*10⁶ cél m⁻²), *Skeletonema* sp (1*10⁶ cél m⁻²) y *Leptocylindrus* sp (928*10³ cél m⁻²). Las especies que dominaron durante junio estuvieron representadas por *Pseudo-nitzschia* sp (23*10⁶ cél m⁻²), *Dactyliosolen fragilissimus* (12*10⁶ cél m⁻²), *Dactyliosolen phuketensis* (5*10⁶ cél m⁻²), *Chaetoceros radicans* (2*10⁶ cél m⁻²) y *Leptocylindrus* sp (650*10³ cél m⁻²) (Fig. 17).

VII.5.4 Productividad primaria estimada por fluorescencia natural

VII.5.4.1 Fluorescencia natural

Con relación a la estimación de la productividad primaria mediante la metodología de fluorescencia natural, se presentan los resultados obtenidos entre diciembre 2005 y julio 2006, periodo en el cual fue posible realizar estas determinaciones. Dentro de este intervalo de tiempo, los valores máximos se observaron durante mayo, alcanzando un valor de 21.5 mg C m⁻³ h⁻¹, por debajo de la capa de mezcla en el 10% de irradiancia superficial, lo cual coincide con la máxima proliferación de *Pseudo-nitzschia* sp. Adicionalmente se observaron otros dos picos subsuperficiales en el 10 y 33% (9.6 y 9.3 mg C m⁻³ h⁻¹ respectivamente) durante marzo. En general se observaron valores entre 0.0 y 1.0 mg C m⁻³ h⁻¹ en la parte más profunda de la zona eufótica (Figura 18).

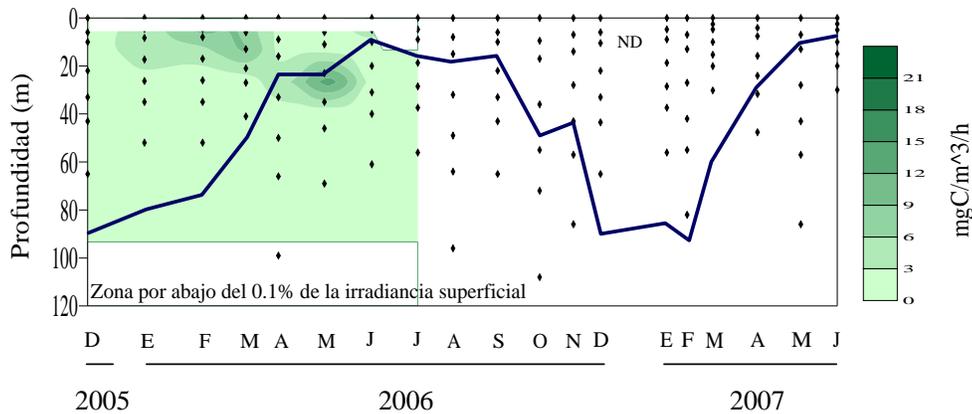


Figura 18. Distribución vertical de productividad primaria durante diciembre 2005 a Julio 2006. La línea azul indica la profundidad de la capa de mezcla. ND, significa ausencia de datos. Los puntos indican el % de irradiancia superficial de los 7 niveles de luz

VII.5.5 Productividad primaria in situ (^{14}C)

En primera instancia se presentan los perfiles de productividad primaria normalizada (PP^{B}) determinados in situ durante diciembre 2005, mayo, agosto 2006 y febrero, mayo 2007 en los cuales se observa que la distribución vertical de esta variable presenta dos patrones básicos, uno en el cual se observan picos o máximos subsuperficiales (Figura 19 D, E) y el segundo con una clara tendencia a incrementar sus valores hacia el límite inferior de la zona eufótica (Figura 19 A, B y C). De manera particular, los valores menores se observaron en diciembre 2005 con un rango de variación de 0.16 a $2.35 \text{ mg C mg (Cl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Figura 19A). El perfil que mostró gran variabilidad corresponde al mes de febrero 2007 con un rango de variación de 3.3 a $22.4 \text{ mg C mg (Cl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ observándose el valor mayor en el 1% de irradiancia superficial (Figura 19D). Durante diciembre 2005, mayo, agosto 2006, se observó un incremento en la producción en el 0.1% de irradiancia superficial (Figura 19A, B y C), así en agosto se observó un valor de $10.22 \text{ mg C mg (Cl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Figura 19C). En el perfil de mayo 2007, la máxima productividad se asoció con la profundidad de la capa de mezcla ($13.23 \text{ mg C mg (Cl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$), disminuyendo con la profundidad. (Figura 19E). Un aspecto interesante de los perfiles de mayo de ambos

años es el desarrollo de dos incrementos en el perfil vertical; uno relacionado con la capa de mezcla y otro en la base de la zona eufótica entre el 1 y 0.1% de E_0 .

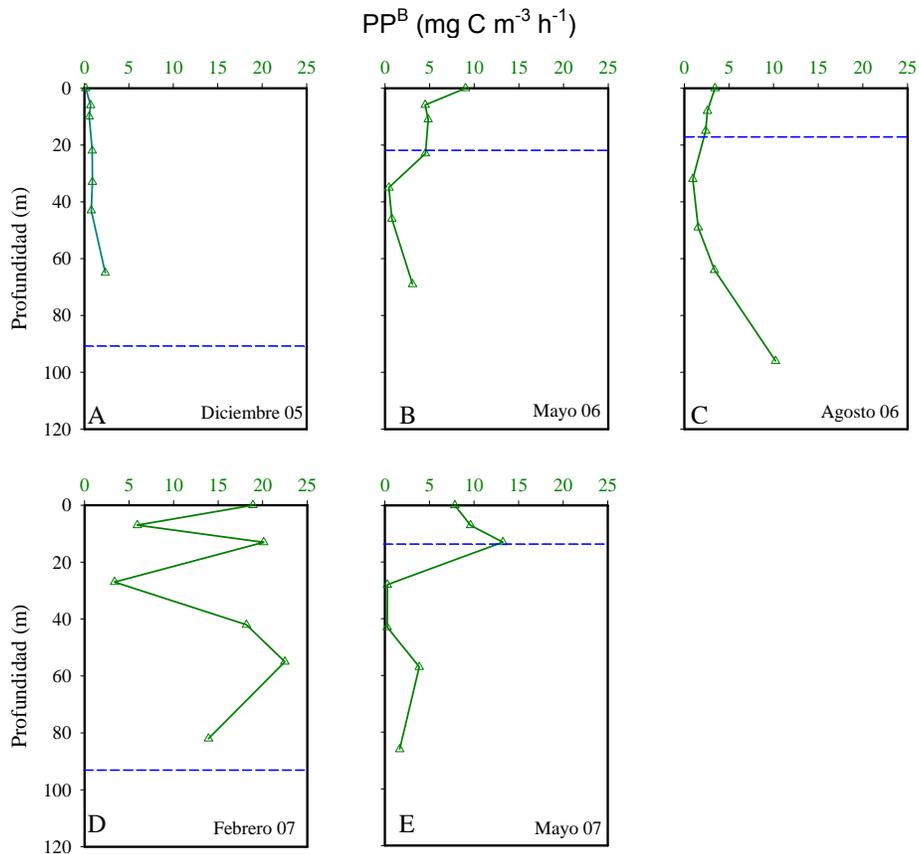


Figure 19. Distribución vertical de la productividad primaria ($PPB \text{ mg C mg (Cl}_a\text{)}^{-1} \text{ h}^{-1}$) durante diciembre 2005 (A), mayo 2006 (B), agosto 2006 (C), febrero 2007 (D) y mayo 2007 (E). La línea azul punteada indica la profundidad de la capa de mezcla

Tratando de evaluar en cierta forma el carácter productivo de esta zona y su capacidad para sostener a los niveles tróficos superiores, se procedió a realizar el calculo anual (2006) de su producción primaria. De esta manera obtuvimos valores de $1165 \text{ mg C (mg Cl}_a\text{)}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ mediante las estimaciones realizadas por asimilación de carbono radiactivo, mientras que mediante el método de fluorescencia natural el valor anual integrado en la zona eufótica fue de $2278 \text{ mg C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$. Dadas las diferencias en magnitud entre ambas técnicas, procedimos a normalizar

por unidad de clorofila los valores obtenidos mediante fluorescencia natural con el único propósito de evaluar la correlación entre estos dos métodos, obteniendo de esta forma un coeficiente de correlación $r=0.60$ $p=0.05$.

VII.5.6 Fitoplancton silíceo como indicador de la Productividad primaria

En la figura 20A se presenta la variación del fitoplancton silíceo integrado durante el periodo de muestreo, asociándolo durante los primeros seis meses con la integral de la productividad primaria estimada por fluorescencia natural. Es de hacer notar que en este corto periodo las máximas abundancias de diatomeas y silicoflagelados se registraron durante los meses asociados a temperaturas menores y/o condiciones de turbulencia fuerte o moderada (enero y mayo del 2006). Entre estos máximos se observó una notable disminución de la abundancia de estos organismos (marzo-abril) registrando valores mínimos comparables con los registros de los meses cálidos de esta misma investigación.

Asociado a este grafico presentamos la curva correspondiente a los valores integrados de la productividad primaria estimada por fluorescencia natural, observando que los máximos de abundancia registrados coinciden de manera general con los valores mayores de la productividad primaria, con la excepción del mes de marzo en el cual se presentó una relación inversa. La señal coincidente de estas variables se ve reflejada un coeficiente de determinación (R^2) de 0.58 $p=0.05$ el cual es considerado como alto para este tipo de variables (Figura 21A).

Debido a que este análisis sólo fue posible realizarlo durante los primeros seis meses de muestreo y con la finalidad de subsanar esta situación, se procedió a estimar los valores de productividad primaria mediante un modelo lineal $PP=12.479(Cla)-0.4575$ ($R^2= 0.7434$ $p= 0.05$) derivado de los datos registrados en el campo. De esta manera en la figura 20B se presentan los valores integrados del fitoplancton silíceo y de la productividad primaria estimada (expresada en unidades relativas por esta situación). Si bien podemos observar una tendencia similar entre estas variables a través del periodo de muestreo en el cual los picos máximos de abundancia dan como resultado señales altas de productividad primaria (enero, mayo del 2006; enero,

marzo, mayo del 2007), el coeficiente de determinación ($R^2=0.21$ $p=0.05$) obtenido en la Figura 21B fue menor que en el caso anteriormente descrito

Para fortalecer estas relaciones encontradas, se procedió a realizar un análisis similar entre las abundancias integradas del fitoplancton silíceo y la productividad integrada determinada vía asimilación de carbono radiactivo, debemos tomar en cuenta al respecto que las determinaciones por esta técnica se realizaron de manera estacional por lo cual el número de datos es significativamente menor. A pesar de estos detalles los resultados obtenidos entre estas señales sugieren que hasta un 32% de la variabilidad de la productividad primaria es explicada por la variabilidad del grupo de fitoplancton silíceo.

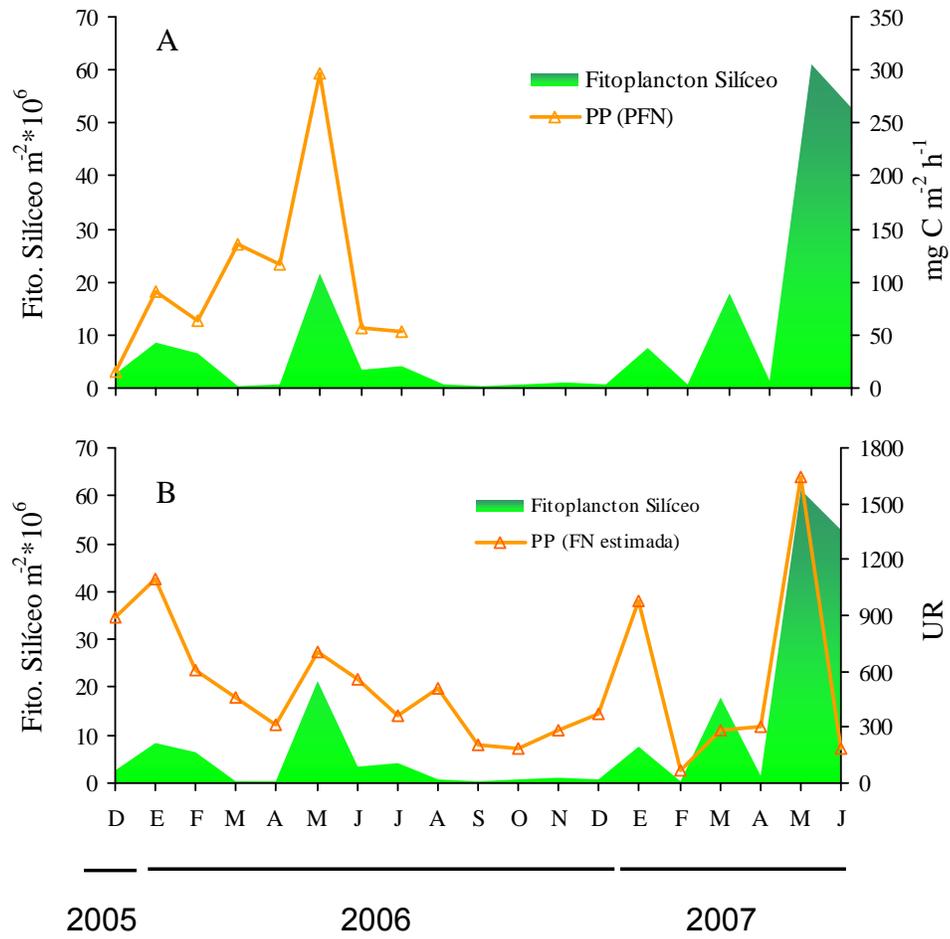
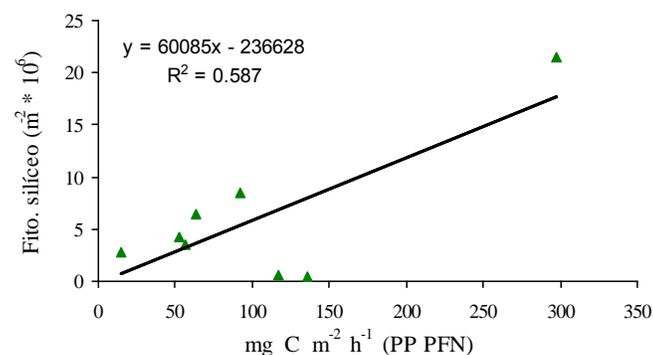
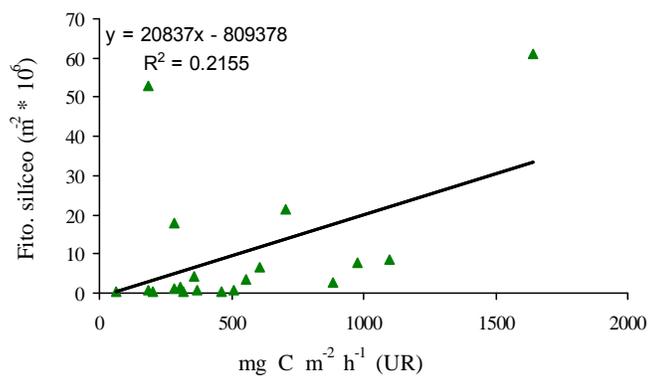


Figura 20. Variación del fitoplancton silíceo y productividad primaria por fluorescencia natural (A) y fitoplancton silíceo y productividad primaria estimada con un modelo lineal (B) durante diciembre 2005 - junio 2007



A



B

Figura 21. Correlación lineal entre: fitoplancton silíceo – productividad primaria (fluorescencia natural) (A) y fitoplancton silíceo – productividad primaria estimada (fluorescencia natural) (B)

VII.5.7 Análisis de ordenación

Para comprender la relación que existe entre el fitoplancton y los factores físico-químicos, se utilizó el análisis de correspondencia canónica (CCA), un estadístico multivariado que explica el grado de correlación entre las especies de fitoplancton y las variables ambientales. El resultado se representa en relación a los dos primeros ejes (Figura 22), en los que las especies se distribuyen de acuerdo a su asociación con las variables ambientales (para la nomenclatura de las graficas 22 a 23 ver Tabla 5). Las correlaciones ambientales se representan como líneas radiadas del centro de la gráfica de ordenación, la línea ambiental más larga indica el gradiente en la relación de la variable ambiental con las especies de fitoplancton, la posición de los

puntos de las especies relacionadas con la línea ambiental se usa para interpretar su relación. En el caso de este estudio, los tres primeros ejes del ACC explican el 38.7% de la varianza total de los datos con un coeficiente de correlación de Pearson de 0.9 ($p < 0.05$) (Tabla 1). Los primeros dos ejes suman el 29.8% de la varianza total de las especies de fitoplancton y variables ambientales, teniendo más peso el eje 1, que nos explica la mayor varianza (17.4%, valor propio=0.184) y las variables que mayormente están definiendo la distribución de las especies de fitoplancton.

Tabla 4 Resumen estadístico y correlaciones obtenidas del análisis de Correspondencia Canónica, aplicado a la base de datos del periodo diciembre 2006-junio 2007 del fitoplancton de la zona de Cuenca Alfonso, Bahía de La Paz. Porcentaje de varianza explicada y acumulada para los 3 ejes de ordenación

	Eje 1	Eje 2	Eje 3
Valores propios (eigenvalue)	0.184	0.131	0.094
Varianza explicada	17.40	12.40	8.90
Varianza explicada acumulada	17.40	29.80	38.70
Correlación de Pearson (especies-ambiente)	0.97	0.978	0.927
Correlación entre especies-variables	0.708	0.719	0.754

Las variables que obtuvieron las correlaciones positivas más altas con el eje 1 son la profundidad de la capa de mezcla (PCM) $r = 0.58$, el amonio (NH_4) $r = 0.41$ y alta correlaciones negativa a la rapidez del viento (Tabla 1). Los valores positivos se relacionaron con los siguientes taxa: *Myrionecta rubra*, *Guinardia delicatula*, *Planktoniella sol*, diatomeas bentónicas (DP <20um), *Dictyocha messanensis*, *Bacteriastrum delicatulum*, *Chaetoceros lorenzianus*, *Chaetoceros affinis*, *Pseudonitzschia* sp 2, *Chaetoceros messanensis*, *Leptocylindrus mediterraneus*. En tanto que los valores negativos mayores se relacionaron con *Leptocylindrus* sp, *Chaetoceros compressus*, *Asterionellopsis glacialis* y *Rhizosolenia* sp (Figura 22).

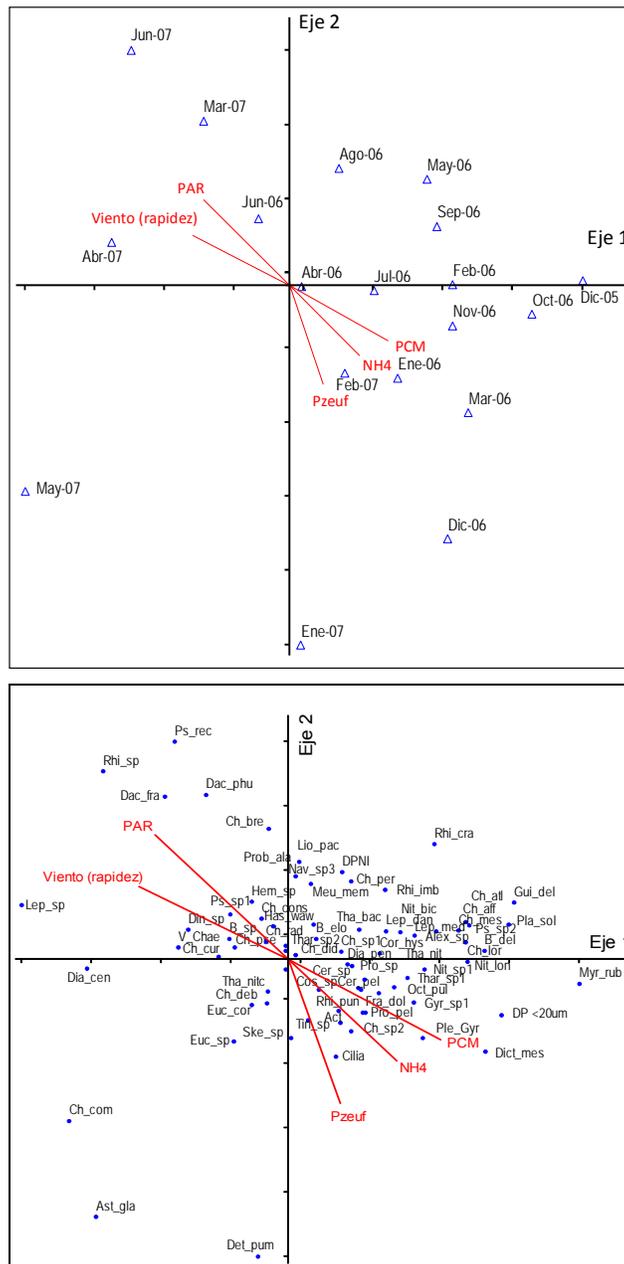


Figure 22 Diagrama de ordenación del fitoplancton en función de las variables ambientales, para Cuenca Alfonso: a) meses (puntos) y variables ambientales (vectores); y b) especies (puntos) y variables ambientales (vectores).

Tabla 5 Correlación de las variables ambientales con los tres primeros ejes correlaciones obtenidas del análisis de Correspondencia Canónica, aplicado a la base de datos del periodo diciembre 2006-junio 2007 del fitoplancton de la zona de Cuenca Alfonso, Bahía de La Paz

Variable	Eje 1	Eje 2	Eje 3
NH ₄	0.41	-0.42	0.30
PO ₄	0.03	-0.43	0.45
SiO ₄	0.04	-0.59	0.38
NO ₂ +NO ₃	0.15	-0.36	0.46
PZ _{euf}	0.20	-0.59	0.46
PCM	0.58	-0.33	-0.44
Viento (rapidez)	-0.57	0.30	0.08
PAR	-0.51	0.51	0.34
SST	0.05	0.04	0.72
Somerización de la isolínea de 12µM de NO ₂	0.21	-0.10	0.42

El eje 2 explicó el 12.4% de la varianza de los datos, las mayores correlaciones positivas correspondieron al PAR ($r=0.51$) y a la rapidez del viento ($r=0.30$) (Tabla 2). Los taxa que se relacionaron con los valores positivos de este eje fueron: *Pseudoguinaridia recta*, *Rhizosolenia* sp, *Dactyliosolen phuketensis*, *Rhizosolenia crassispina*, *Chaetoceros brevis*. En tanto que los valores negativos más altos se relacionaron con *Detonula pumila*, *Asterionellopsis glacialis* y *Chaetoceros compressus*. En tanto que el eje 3 explicó 8.9% de la varianza y se correlacionó con la temperatura ($r=0.72$), con la PZ_{euf} ($r=0.46$) y la somerización de la isolínea de 12µM de NO₂ ($r=0.42$). Las principales especies positivamente relacionadas con este eje fueron *Thalassionema bacillare*, *Nitzschia bicapitata*, *Rhizosolenia crassispina*, *Skeletonema* sp y el silicoflagelado *Dictyocha messanensis* (Figura 23). Estos taxa responden a concentraciones altas de amonio.

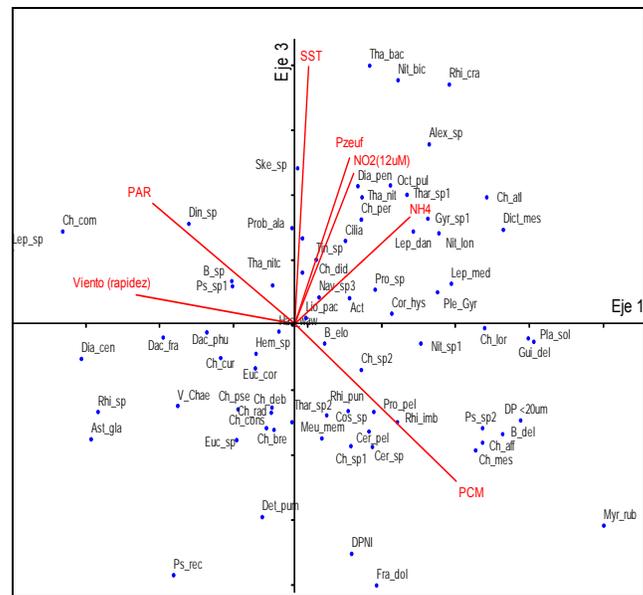
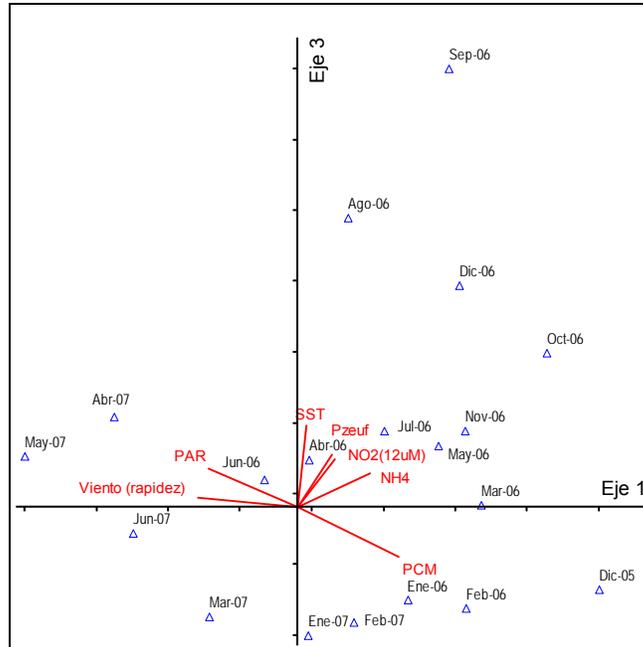


Figure 23 Proyección de los ejes 1 y 2 del Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) para las especies de fitoplancton presentes en cuenca Alfonso Bahía de la Paz, entre diciembre 2005 a junio 2007

Tabla 6 Lista de Taxa incluidos en el análisis de Correspondencia Canónica aplicados a la serie de datos (diciembre 2005 a junio 2007) de Cuenca Alfonso, Bahía de la Paz.

Especie	Código	Especie	Código
<u>DIATOMEAS</u>			
<i>Actinoptychus</i> sp	Act	<i>Pleurosigma/Gyrosigma</i>	Ple_Gyr
<i>Asterionellopsis glacialis</i>	Ast_gla	<i>Proboscia alata</i>	Prob_ala
<i>Bacteriastrum delicatulum</i>	B_del	<i>Pseudoguinardia recta</i>	Ps_rec
<i>Bacteriastrum elongatum</i>	B_elo	<i>Pseudo-nitzschia</i> sp 1	Ps_sp1
<i>Bacteriastrum</i> sp	B_sp	<i>Pseudo-nitzschia</i> sp 2	Ps_sp2
<i>Cerataulina pelagica</i>	Cer_pel	<i>Rhizosolenia crassispina</i>	Rhi_cra
<i>Chaetoceros affinis</i>	Ch_aff	<i>Rhizosolenia hebetata</i>	Rhi_heb
<i>Chaetoceros atlanticus</i>	Ch_atl	<i>Rhizosolenia pungens</i>	Rhi_pun
<i>Chaetoceros brevis</i>	Ch_bre	<i>Rhizosolenia</i> sp	Rhi_sp
<i>Chaetoceros compressus</i>	Ch_com	<i>Skeletonema</i> sp	Ske_sp
<i>Chaetoceros constrictus</i>	Ch_cons	<i>Thalassionema bacillare</i>	Tha_bac
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	Ch_cur	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	Tha_nit
<i>Chaetoceros debilis</i>	Ch_deb	<i>Thalassionema nitzschioides</i> var. <i>parva</i>	Tha_nitc
<i>Chaetoceros didymus</i>	Ch_did	<i>Thalassiosira</i> sp 1	Thar_sp1
<i>Chaetoceros lorenzianus</i>	Ch_lor	<i>Thalassiosira</i> sp 2	Thar_sp2
<i>Chaetoceros messanensis</i>	Ch_mes	<i>Valva Chaetoceros</i>	V_Chae
<i>Chaetoceros peruvianus</i>	Ch_per	<u>DIATOMEA BENTONICA</u>	
<i>Chaetoceros pseudobrevis</i>	Ch_pse	<i>Diatomea bentonica</i> (DP)	D_bluna
<i>Chaetoceros radicans</i>	Ch_rad	<i>Diatomea bentonica</i> (DPN)	D_bhoja
<i>Chaetoceros</i> sp 1 (<i>chico</i>)	Ch_sp1	<u>SILICOFLAGELADOS</u>	
<i>Chaetoceros</i> sp 2	Ch_sp2	<i>Dictyocha messanensis</i>	Dict_mes
<i>Corethron hystrix</i>	Cor_hys	<i>Octactis pulchra</i>	Oct_pul
<i>Coscinodiscus</i> sp	Cos_sp	<u>DINOFLAGELADOS</u>	
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	Dac_fra	<i>Alexandrium</i> sp	Alex_sp
<i>Dactyliosolen phuketensis</i>	Dac_phu	<i>Ceratium</i> sp	Cer_sp

<i>Detonula pumila</i>	Det_pum	<i>Dinoflagelado sp (no identificado)</i>	Din_sp
<i>Diatomea central (NI)</i>	Dia_cen	<i>Gyrodinium sp 1</i>	Gyr_sp1
<i>Diatomea penal (NI)</i>	Dia_pen	<i>Pronoctiluca pelagica</i>	Pro_pel
<i>Eucampia cornuta</i>	Euc_cor	<i>Prorocentrum sp</i>	Pro_sp
<i>Eucampia sp</i>	Euc_sp	<u>CILIADO FOTOSINTETICO</u>	
<i>Fragilariopsis doliolus</i>	Fra_dol	<i>Myrionecta rubra</i>	Myr_rub
<i>Guinardia delicatula</i>	Gui_del	<u>MICROZOOPLANCTON</u>	
<i>Guinardia striata</i>	Gui_str	<i>Ciliado</i>	Cil
<i>Haslea wawriakae</i>	Has_waw	<i>Tintinido</i>	Tin_sp
<i>Hemiaulus sp</i>	Hem_sp	<i>Tintinido (Con lorica)</i>	Tin_spl
<i>Leptocylindrus danicus</i>	Lep_dan		
<i>Leptocylindrus mediterraneus</i>	Lep_med		
<i>Leptocylindrus sp</i>	Lep_sp		
<i>Lioloma pacificum</i>	Lio_pac		
<i>Meuniera membranacea</i>	Meu_mem		
<i>Navicula sp 3</i>	Nav_sp3		
<i>Nitzschia bicapitata</i>	Nit_bic		
<i>Nitzschia longissima</i>	Nit_lon		
<i>Nitzschia sp1</i>	Nit_sp1		
<i>Planktoniella sol</i>	Pla_sol		

VIII DISCUSION

VIII.1 CAMBIOS ESTACIONALES

Los resultados de este estudio muestran una estacionalidad bien definida, con la presencia de vientos dominantes del noroeste durante los meses de diciembre a marzo y vientos del sur-sureste durante abril a octubre. Esta variabilidad estacional ha sido observada por otros autores (Jiménez-Illescas *et al.*, 1997; Robles Gil-Mestre, 1998; Reyes-Salinas, 1999 y Obeso-Nieblas, 2003) y corresponde con el régimen monzónico para el Golfo de California (Beier 1997; Ripa 1997). Durante el primer periodo la presencia de los vientos fuertes del noroeste y la disminución en la irradiación solar, favorecen la reducción de la estabilidad de la columna de agua y contribuyen substancialmente a la mezcla intensa (hasta de 92.2 m en febrero de 2007) de la columna de agua. En contraste, durante la temporada cálida la menor persistencia de los vientos del sur y en especial la intensa irradiación solar promueven de forma significativa la estratificación. Aunque este patrón está bien definido, diversos reportes para la Bahía de La Paz dan evidencia de una cierta variabilidad interanual en la profundidad de la capa de mezcla. Esta variabilidad incluye desde su ausencia Obeso-Nieblas *et al.*, 2004, hasta un rango de valores que van desde 20 a 90 m (Villaseñor-Casales, 1979; Reyes-Salinas *et al.*, 2003; Cervantes-Duarte *et al.*, 2005; Aguirre-Bahena, 2007). Sin embargo, poco se ha discutido sobre las causas de esta variabilidad. Un posible factor que explicaría una parte de esta variabilidad es el criterio utilizado para establecer esa profundidad. En algunos estudios, la profundidad de la capa de mezcla se ha definido a partir de la distribución vertical de temperatura (inicio de la termoclina), lo cual puede ser un tanto impreciso al derivarse de una simple apreciación visual. Para efectos de este trabajo se consideró la propuesta de Kara *et al.*, (2000), observándose algunas diferencias entre ambos criterios. Por lo que es recomendable utilizar la propuesta de Kara *et al.*, (2000), debido a que en ésta se determina la profundidad de la capa quasi isotermal y la profundidad de la capa quasi isohalina.

En cuanto a la profundidad de la zona eufótica (0.1% de irradiancia superficial, para propósitos de este trabajo), se observó una relación inversa con la capa de mezcla. Así, durante el invierno las menores transparencias y menores profundidades de la zona eufótica (entre 41–65m) se pueden explicar por la intensa mezcla vertical y el incremento de la producción biológica promovida por el incremento en la concentración de nutrientes en la capa superficial. La turbulencia promueve el aumento de la dispersión de partículas (incluidas las células del fitoplancton) y por lo tanto que disminuya la transparencia del agua (Megard y Berman, 1989). En contraste durante verano, el incremento de la temperatura debido a la intensa irradiación solar y los vientos menos persistentes del sureste promueven la estratificación en la columna de agua, lo que se traduce en una disminución en la cantidad de partículas suspendidas. Adicionalmente, en esta temporada, el ingreso de agua proveniente del Pacífico tropical-ecuatorial y tipificada como Agua Superficial Ecuatorial (Torres-Orozco, 1993; Lavin *et al.*, 1997; Reyes-Salinas, 1999; Avilés-Agúndez, 2004), con características oligotróficas, contribuye al incremento de la transparencia del agua y de la profundidad de la zona eufótica, que en este estudio alcanzó valores entre 56 y 96 metros.

Concomitantemente con los cambios estacionales mencionados, se observaron altas concentraciones de nutrientes durante diciembre-julio y concentraciones bajas en agosto-noviembre. El rango de valores de la concentración de $\text{NO}_2 + \text{NO}_3$ en la zona eufótica (entre 0 y 108 m) durante el primer periodo, fue de 0.13 a 30.02 μM , observándose la máxima concentración durante abril 2006 (0.1% de irradiancia superficial) y el valor mínimo en junio 2007 (55% de irradiancia superficial), a diferencia de lo descrito por Cervantes-Duarte *et al.*, (2005) quienes encontraron concentraciones menores (0.34 a 19.08 μM) de nitratos dentro de la zona eufótica (0 a 70 m). Así mismo, al seguir la distribución espacio temporal de la isolínea de 3 μM - NO_3 , propuesta por estos autores como un indicador visual útil para seguir las condiciones de estratificación y mezcla en la columna de agua, se encontró coincidencia con estos autores, en el sentido que esta isolínea se distribuyó de 0 a 50 m aproximadamente, siendo menos profunda y localizándose por debajo de la capa de mezcla en verano (agosto, septiembre 2006 y mayo 2007).

En cuanto a la respuesta del fitoplancton ante la estacionalidad, se observó un acoplamiento entre la combinación de los dos factores de orden primario que regulan el crecimiento del fitoplancton en la columna de agua: la luz y los nutrientes. Un rasgo general de la comunidad del fitoplancton es la separación espacial de los componentes de talla pequeña (2-20 μm), los cuales fueron más abundantes desde la superficie hasta el inicio de la pycnoclina, en coincidencia con concentraciones relativamente menores de nitratos+nitratos ($<3 \mu\text{M}$) comparado con el microfitoplancton ($>20 \mu\text{m}$), que se observó distribuido preferentemente en la base de la pycnoclina en agua rica en nutrientes. La separación espacial de los componentes del fitoplancton analizados se puede explicar con base en los requerimientos nutricionales de estos grupos. La dominancia de nanoflagelados y en menor grado de otros grupos de talla pequeña en un estrato menos rico en las formas oxidadas de nitrógeno (NO_3 y NO_2), es posible dado que estas tallas del fitoplancton tienden a ser estrategas r y a incorporar preferentemente NH_4 (Riegman *et al.*, 1993). Su dominancia, sugiere que la producción regenerada debe de ser muy importante en el sitio de estudio. Otra posible causa de la separación espacial de estas tallas es el requerimiento de micronutrientes, como el Hierro (Fe). Condiciones de bajas concentraciones de Fe pueden favorecer las especies de fitoplancton que prefieren NH_4 . En tanto que los requerimientos de Fe son altos para la producción basada en NO_3 y NO_2 (Price *et al.*, 1991; Landry *et al.*, 1997).

En cuanto a la variabilidad temporal del fitoplancton silíceo se definió la ocurrencia de un periodo extendido de crecimiento y un periodo de bajo crecimiento, los cuales son discutidos en los siguientes apartados.

VIII.1.1 Periodo crecimiento de organismos silíceos

Las variables anteriormente descritas para el periodo diciembre a junio, indican que en el sitio de estudio existen dos mecanismos físicos que promueven el crecimiento del fitoplancton silíceo. El primero se refiere a la mezcla de la columna de agua y el segundo a la incursión de agua de mayor profundidad rica en nutrientes a la zona eufótica, favorecida probablemente por la presencia de un giro de tipo ciclónico.

VIII.1.1.1 Mezcla de la columna de agua

Durante diciembre-marzo bajo condiciones de mezcla intensa, se observó el incremento gradual del fitoplancton silíceo. Al inicio de este periodo, en diciembre, la mezcla de la columna de agua en conjunto con concentraciones de nutrientes a niveles relativamente bajos en la zona eufótica (ver figura 8), explican la baja abundancia de organismos silíceos observada en este mes. Sin embargo, la ocurrencia del máximo de clorofila del periodo de estudio en este mes, es un hecho aparentemente contradictorio, el cual puede explicarse por la presencia de la especie dominante *Myrionecta rubra*, que es un ciliado fotoautótrofo, fototáctico (Lindholm, 1985) y reotáctico (Crawford and Purdie, 1992). Estas características le permiten ser un migrador potencial, con una velocidad de ascenso mayor a 5 mm s^{-1} , (Lindholm, 1981). Aparentemente capta nutrientes desde capas de agua de mayor profundidad, regresa a la zona eufótica y realiza fotosíntesis (Heiskanen, 1995; Crawford y Lindholm, 1997; Olli, 1999), así como de agregarse en parches dispersos formando “masas de agua rojizas” (Cortés-Lara 2002). Esto último podría explicar los valores máximos de clorofila en superficie y el cambio de color del agua observados durante diciembre de 2005. Sus proliferaciones masivas en superficie son comunes en el Golfo de California (Gárate-Lizárraga *et al.*, 2001 y 2002) y en el área cercana a las islas Espíritu Santo y Cerralvo y en la Bahía de La Paz durante la temporada de invierno-primavera (Garate-Lizarraga *et al.*, 2001). Abundancias altas de estos ciliados también han sido ligadas con concentraciones altas ($\text{max.}=10.9 \text{ mg m}^{-3}$) de Cla observadas subsuperficialmente dentro de la Bahía de La Paz (Martínez-López *et al.*, 2001) y en otras partes del mundo como en la región noroccidental del mediterráneo, donde esté organismo se ha registrado por debajo de la picnoclina donde la turbulencia es baja (Pérez *et al.*, 2000). El desarrollo de sus proliferaciones en el borde oriental del Golfo de California ha sido ligado con la ocurrencia de surgencias, promovida por los vientos del noroeste que soplan durante invierno (Manrique & Molina, 1997). Sin embargo, en este estudio, mediante el análisis de correspondencia canónica su ocurrencia se correlacionó con la profundidad de la capa de mezcla. El desarrollo de sus proliferaciones es de interés incluso económico para la región, ya que aunque son de carácter no tóxicas, por su densidad pueden

disminuir la concentración de oxígeno en la columna de agua, ocasionando en algunos casos pérdidas importantes a la industria de la piscicultura (Martin y Wildish 1990).

Posteriormente en enero y febrero de 2006, coincidentemente con la elevación de las isopícnas se noto con un pulso de nutrientes en la zona eufótica y el primer incremento de organismos silíceos. Este incremento estuvo sustentado en especies típicas de la zona costera pertenecientes a los géneros *Pseudo-nitzschia* y *Chaetoceros* indicando un ambiente de mayor concentración de nutrientes (Treppeke *et al.*, 1996). *Pseudo-nitzschia* es el primer género en incrementar sus abundancias sobre las especies de *Chaetoceros*, ya que existen especies que tienen la habilidad de crecer y competir con otros fitoplanctóntes a bajas concentraciones de silicio relativas al nitrógeno, además de ser capaces de crecer en ambientes ricos en amonio, como se da evidencia en el análisis de correspondencia canónica en este trabajo, lo que explicaría su dominancia dentro de las diatomeas desde diciembre. Un caso de excepción lo constituyó febrero de 2007 cuando se encontró el valor máximo de productividad primaria. En este caso particular, tanto las concentraciones de nutrientes como el valor de clorofila integrada fueron los más bajos observados, sugiriendo la participación preponderante del picofitoplancton (no evaluado en este estudio) para alcanzar los valores de productividad observados. El picofitoplancton (0.2 - 2 μm) efectúa una contribución significativa para la biomasa de fitoplancton y productividad en sistemas oligotróficos (Iturriaga & Mitchell, 1986; Stockner & Shortreed, 1989). En sistemas marinos, estas células incluyen procariontas (ejemplo la cianobacteria *Synechococcus* sp), pequeños eucariotas y prochlorophytes (Platt & Li, 1986; Stockner & Antia, 1986)

VIII.1.1.2 Giro ciclónico

El segundo mecanismo se le atribuye al ascenso de agua de mayor profundidad a la zona eufótica entre abril y julio. Para visualizar este ascenso, se utilizó el perfil espacio-temporal de densidad como un indicador de la estructura de la columna de agua. En este perfil las isopícnas de 25.0, 25.5 y 26.0 kg m^{-3} evidenciaron claramente el ascenso de un domo hacia la base y parte intermedia de la zona

eufótica, donde es notable una relación directa entre el ascenso de las isopícnas y la incursión de agua de mayor profundidad con menor temperatura y rica en nutrientes. En el análisis multivariado se denota este evento debido a la superficialización de la isolínea de 12 μM de NO_2+NO_3 y el incremento de NO_2+NO_3 , fosfatos, el ácido silícico y el amonio. En la Bahía de La Paz, se ha discutido la presencia de giros ciclónicos y anticiclónicos. En este sentido Monreal-Gómez *et al.*, (2001) y Sánchez-Velasco *et al.*, (2006) sugieren la existencia de surgencias debidas al bombeo de Ekman provocado por un giro ciclónico. Sin embargo, su existencia en coincidencia con valores particularmente altos de clorofila y bajas temperaturas fue confirmada hasta junio-julio de 2004 con un derivador de corrientes (García-Reyes, 2005). Por medio del bombeo de Ekman, este giro puede ser responsable del ascenso de agua de mayor profundidad a la zona eufótica. Este proceso físico permite una rápida respuesta del fitoplancton, particularmente de las diatomeas ya que son características de ambientes con altas concentraciones de nutrientes y bajas temperaturas (Smayda, 1980).

Este estudio coincide con García-Reyes (2005), en la temporalidad de la presencia del giro. Observando el comportamiento espacio-temporal de la isolínea de nitratos+nitritos de 12 μM , una concentración 3 veces mayor a la utilizada por Cervantes-Duarte *et al.*, (2005), es evidente el ascenso de agua profunda rica en nutrientes. Al inicio del periodo diciembre-febrero esta isolínea no se observó en la zona eufótica. Durante abril a junio, ascendió notablemente alcanzando los 18 m en junio, situándose ligeramente por debajo de la capa de mezcla. Probablemente los casos más notables de la influencia de giros de tipo ciclónico en la fertilización de la zona eufótica se han observado en regiones oligotróficas subtropicales de ambos océanos Atlántico y Pacífico. Actualmente se reconoce que estas estructuras físicas ocurren frecuentemente y que incrementan episódicamente y en gran medida (30-50%) los valores de producción nueva de estas regiones (Goldman y McGillicuddy, 2003). En el Giro Subtropical del Pacífico Norte se ha observado una mayor biomasa de fitoplancton, compuesta principalmente de diatomeas, (85% de la biomasa) en el centro del giro en comparación con el área aledaña al mismo (Benítez-Nelson *et al.*, 2007; Brown *et al.*, 2008). En esta región con la incursión de las isopícnas $\sigma_t = 24.2$ a

24.4 kg m⁻³ de 60 a 80 m se observó la presencia de una asociación de diatomeas ligeramente silicificadas de los géneros *Hemiaulus*, *Mastoglea* y formas penales pequeñas que fueron observadas como comunes en aguas circundantes (Benítez-Nelson *et al.*, 2007).

En Cuenca Alfonso la intrusión de nutrientes es aprovechada por diatomeas de talla pequeña a mediana de crecimiento rápido como *Pseudo-nitzschia*, *Chaetoceros* y *Skeletonema*. Las estrategias de vida de cada género les permiten proliferar y ser de las más exitosas en este sitio.

El género *Pseudo-nitzschia* spp, incrementó su abundancia en mayo 2006, alcanzando más de 5*10⁵ cél·l⁻¹, asociado con la elevación de la isopicna de 25.0 - 25.5 kg m⁻³, por debajo de la capa de mezcla (Figura 13A). Se ha reportado que las células de este género se concentran en una capa fina en subsuperficie asociada con la profundidad de la picnoclina (Dekshenieks *et al.*, 2001; Rines *et al.*, 2002; McManus *et al.*, 2008). Rines *et al.*, (2002) la observó a aproximadamente 5m de profundidad. Esta capa se puede extender horizontalmente por kilómetros y persistir por varios días, con un rango de grosor de centímetros a pocos metros (Dekshenieks *et al.*, 2001). McManus *et al.*, (2008) la identifico con un espesor de 10 cm a 3 m (85%<2 m; 54%<1 m) persistiendo por un periodo de 7 días. La estructura de la columna de agua y los procesos físicos son determinantes en la distribución temporal y espacial de la capa fina (Dekshenieks *et al.*, 2001), reportándose que bajo condiciones de mezcla hay una ausencia de esta estructura (Dekshenieks *et al.*, 2001). La capa fina se ha identificado como una característica recurrente común en una variedad de sistemas costeros, siendo necesario el uso de un perfilador vertical autónomo de alta resolución para su identificación no siendo percibida con el método de muestreo tradicional.

El incremento en abundancia de células de *Pseudo-nitzschia* spp en la capa fina ha sido relacionado con los inexplicados eventos de toxicidad. McManus *et al.*, (2008) observó una asociación de múltiples especies de *Pseudo-nitzschia* spp incluyendo especies productoras de toxinas como *Pseudo-nitzschia australis*, con una mayor abundancia en la capa fina comparada con áreas aledañas. Este incremento en

abundancia contribuyó a la formación de florecimientos crípticos, que se refieren a la aparición de envenenamiento a altos niveles tróficos, sin evidencia previa de un gran florecimiento de fitoplancton u cambio de color en el agua. Como se observó en el mes de mayo 2006, en la Bahía de La Paz, con la proliferación de células de *Pseudo-nitzschia* spp, que causaron la muerte de peces.

Se han reportado florecimientos de *Pseudo-nitzschia* spp en asociación con *Chaetoceros* spp. Por ejemplo; colonias de *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* con *Chaetoceros socialis* (Rines *et al.*, 2002) y con otros taxa se han reportado altas proliferaciones de *Pseudo-nitzschia* spp con *Skeletonema costatum* (Gómez-Aguirre 1999). Este género además persiste en aguas del océano abierto y en zonas costeras turbulentas, demostrando su habilidad para tolerar un amplio rango de ambientes marinos (Marchetti *et al.*, 2006). Las especies de hábitat oceánico han demostrado una eficiencia significativamente alta en la captación de Fe, comparadas con las especies costeras, demostrando su extraordinaria capacidad para almacenar el hierro de forma intracelular, cuando las concentraciones de Fe son altas, disminuyendo su requerimiento para mantener una tasa de crecimiento rápida, cuando la concentración de Fe externo se agota (Marchetti *et al.*, 2006). Algunas especies de diatomeas oceánicas han mostrado diferencias fundamentales en la arquitectura fotosintética. Strzepek & Harrison 2004 observó que poseen arriba de cinco veces mas bajo el fotosistema I y concentración compleja del citocromo b6f por arriba de siete veces mas bajo que una diatomea costera, estos cambios disminuyen notablemente el requerimiento de hierro celular pero no su tasa fotosintética.

Cuando el Fe es limitante en algunas especies de diatomeas puede inducir la clorosis (reducción en el contenido de pigmentos fotosintéticos) al inducir la formación de precursores de la clorofila (Spiller *et al.*, 1982) y cuando el Fe es bajo, las especies de *Pseudo-nitzschia* reducen su eficiencia fotosintética (Marchetti *et al.*, 2006). Otras especies de fitoplancton adoptan varias estrategias para adaptarse a condiciones oceánicas limitadas de hierro. Estas incluyen reducir el tamaño de la célula (Brand *et al.*, 1983; Sunda & Huntsman 1995; Maldonado & Price, 1996),

reducir su requerimiento de hierro para el crecimiento reduce su razón Fe:C (*Sunda et al.*, 1991), reemplazar enzimas y proteínas que contienen hierro con equivalentes de hierro (*La Roche et al.*, 1993). Las especies de ambos ambientes han mostrado que la proporción de hierro (Fe) : carbón (C) tiene un rango de $157 \mu\text{mol Fe mol C}^{-1}$ a $248 \mu\text{mol Fe mol C}^{-1}$ (*Marchetti et al.*, 2006). El Fe es esencial para varios procesos metabólicos como la fotosíntesis, la respiración y asimilación de nitrógeno induciendo que la asimilación de C y N son directamente afectados por la limitación de Fe (*Sarthou et al.*, 2005).

En el Caso de *Chaetoceros* y *Skeletonema* la formación de propágulos y esporas, permiten su resiembra episódica en la zona eufótica una vez que se rompe la termoclina y se mezcla la columna de agua. Varios estudios han demostrado la importancia de los estadios de resistencia en la resiembra de las poblaciones planctónicas de las diatomeas. Asimismo, han mostrado que el tipo de inoculo influencia la composición de la comunidad, el tiempo de inicio de la proliferación y las diferencias en la proporción de las especies (*Härnström et al.*, 2007). Esto podría explicar las diferencias observadas entre años en la proporción de los géneros y las especies encontradas durante el periodo de formación del giro. Una de estas diferencias fue el predominio de *Chaetoceros* sobre *Pseudo-nitzschia* y *Skeletonema* en el 2007.

Por otro lado la estrategia de *Pseudo-nitzschia* de formar agregados llamados “bolas de agujas” la protege de ser pastoreada por el microzooplancton (*Buck & Chavez*, 1994). Aunado al hecho de que numerosas especies de este género pueden producir ácido domoico. El efecto de compuestos producidos por las diatomeas incluso podrían reducir la fecundidad de los copépodos, sus posibles depredadores (*Lanora et al.*, 2003). Por lo que es probable que su producción las proteja de ser consumidas activamente permitiendo que su abundancia se incremente como fue el caso de lo observado en 2006 (Fig. 25). Durante el 2007 se observó un incremento en el componente microzooplanctónico, el cual ejerció presión por pastoreo sobre otras especies no tóxicas como *Pseudoguillardia recta* o *Chaetoceros compressus*, los cuales dominaron en este año.

El microzooplancton está integrado por organismos cuyo tamaño oscila entre 20 a 200 μm . Comprende un grupo taxonómicos muy diversos, básicamente heterótrofo, entre los que se encuentran protozoos planctónicos (principalmente dinoflagelados heterótrofos, ciliados aloricados, tintínidos , foraminíferos, radiolarios), pequeños metazoos (rotíferos planctónicos y estadios larvales de algunos crustáceos, cirripedios, poliquetos y moluscos). Este componente constituyen una conexión importante en la transferencia de materia y energía desde los niveles inferiores hacia los consumidores mayores (Azam *et al.*, 1983). Contribuye de manera significativa al reciclamiento de nutrientes mediante sus productos de excreción (Gast & Horstmann, 1983). Se han realizado estudios para determinar que variables ambientales determinan su variabilidad en la columna de agua. James & Hall (1995) observaron que la profundidad de la picnoclina influye en la distribución vertical de los ciliados y se correlacionaron con perfiles de biomasa de fitoplancton y picofitoplancton pero no con la producción primaria. Sander (1987) encontró una correlación cercana entre la abundancia de tintínidos y la temperatura y una correlación negativa con la salinidad. En este estudio solo se realizaron conteos de ciliados y tintínidos . Observando altas abundancias del componente ciliados durante enero y mayo de 2007, lo que sugiere una mayor actividad de pastoreo sobre las tallas pequeñas del fitoplancton por este componente durante este año.

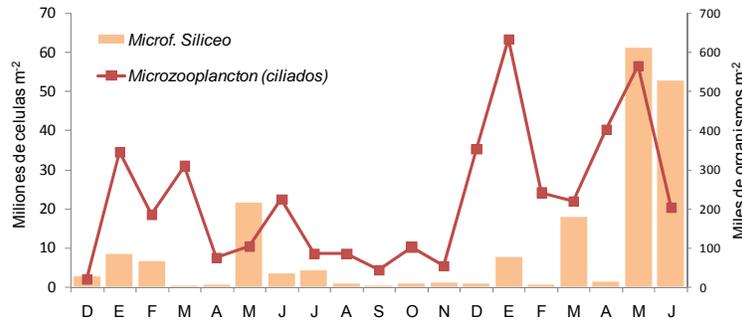


Figure 24. Variabilidad temporal del microfitoplancton silíceo y del microzooplancton (ciliados) durante diciembre 2005 a junio de 2007

VIII.2 PERIODO DE BAJA PRODUCCIÓN DE ORGANISMOS SILÍCEOS

Por otro lado durante la temporada cálida, el viento menos persistente del sureste con calmas frecuentes aunado con la fuerte irradiancia superficial promueve la desactivación del giro y la formación de una termoclina poco profunda, con lo cual se limita el ingreso de nutrientes. Una mayor cobertura espacial en el sentido vertical de agua con menor concentración de nutrientes, explicaría la disminución de la productividad primaria como ha sido observado en otros estudios (Reyes-Salinas, 1999; Avilés-Agúndez, 2004; Verdugo-Díaz 2004), afectando los subsecuentes niveles tróficos. En este período es notable la disminución de los organismos silíceos al igual de algunos de los componentes del siguiente nivel trófico como son los ciliados (Figura 25). Este periodo se caracterizó por el predominio de las diatomeas penales ligeramente silicificadas de origen tropical-subtropical *Nitzschia bicaipitata* y *Thalassionema bacillaris* en contraste con el resto del año que presentó una mayor riqueza de especies. En este estudio la proliferación de *N. bicaipitata* fue observada a nivel de la picnoclina cuando la columna de agua estuvo estratificada. Ambas especies son delicadas, parecen mantener alta abundancia en condiciones oligotróficas. Son un componente frecuente del plancton oceánico y son competitivas en ambientes reducidos de nutrientes. *N. bicaipitata* es conocida a nivel mundial siendo un componente frecuente del plancton oceánico (Hasle, 1960). Se observó que abunda principalmente durante julio y septiembre. Representando entre un 68-

83% del total de diatomeas y el rango de la tasa del flujo entre 2.4 y $12.6 \cdot 10^6$ valvas $m^{-2} \text{ día}^{-1}$ en el este del Atlántico ecuatorial (Lange *et al.*, 2004).

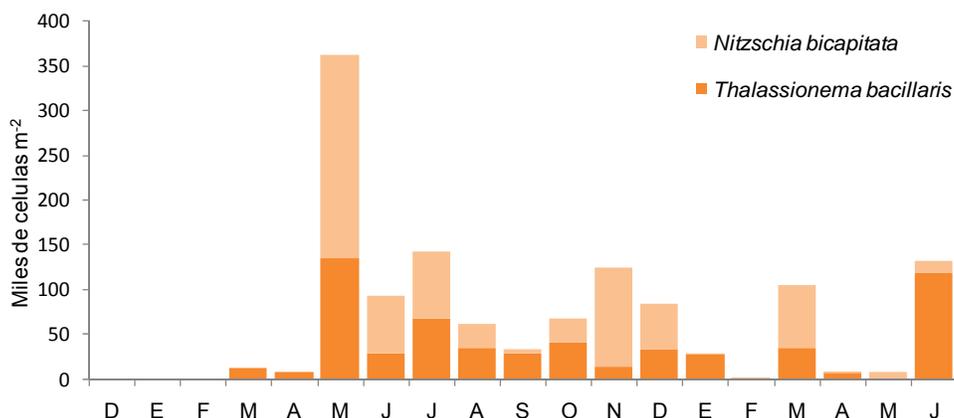


Figure 25. Variabilidad temporal de las especies dominantes de diatomeas durante diciembre 2005 a junio de 2007

De los trabajos llevados a cabo en la bahía de La Paz, Signoret & Santoyo (1980) observaron una sucesión estacional en la estructura de la comunidad del fitoplancton, influida principalmente por la temperatura. Las diatomeas dominantes en primavera, fueron reemplazadas en verano por los dinoflagelados, recuperándose posteriormente por el descenso de la temperatura. En otoño la disminución de los dinoflagelados fue notable, así como la aparición de nuevos componentes en la comunidad como los cocolitoforidos y los silicoflagelados. En este estudio, la sucesión de especies es controlada por la variabilidad estacional de las condiciones oceanográficas se desarrolló en tres eventos: la mezcla vertical, el afloramiento de densidad y nutrientes y la estratificación de la columna de agua. En condiciones de mezcla (invierno) se favoreció el dominio de diatomeas que son características de los periodos fríos y de condiciones eutróficas (Valiela, 1995; Thunell *et al.*, 1996), posterior a este evento y debido a la incursión de agua fría hubo un aporte de sales nutritivas a la comunidad fitoplanctónica, conservando la comunidad de fitoplancton en la etapa inicial de sucesión (Estrada & Blasco, 1985) a finales de primavera

(mayo-junio) dominado por el grupo de diatomeas, disminuyendo la producción en verano y otoño. Esta estacionalidad es propia de zonas subtropicales en que la mayor producción se observa a finales de primavera, en donde el fitoplancton nunca se encuentra limitado por luz, sino por nutrientes (Longhurst, 1995).

En este estudio no se observó el modelo clásico de sucesión de especies propuesto por Margalef (1978) quien menciona que la sucesión del fitoplancton se da por etapas. En la primera etapa la fuerte mezcla vertical favorece el dominio de diatomeas que forman cadenas. En etapa madura, la estratificación de la columna de agua promueve la estrategia de los dinoflagelados y otros flagelados que pueden nadar a zonas ricas de luz y nutrientes. No se dio evidencia de la segunda etapa de sucesión de especies ya que los dinoflagelados no fueron abundantes en verano, el grupo que tomó ventaja durante condiciones estratificadas correspondió a las diatomeas debido a la incursión de nutrientes.

VIII.3 VARIABILIDAD INTERANUAL

La variabilidad temporal de la temperatura superficial en este trabajo mostró las menores temperaturas durante invierno con el valor mínimo en febrero (19.7 y 20.6 °C en 2006 y 2007 respectivamente) y las temperaturas máximas durante agosto (30.0 °C). La estacionalidad observada es coincidente con otros estudios realizados en la zona (De Silva-Dávila, 1997; Reyes-Salinas, 1999; Verdugo-Díaz, 2004; Cervantes-Duarte *et al.*, 2005; Aguirre-Bahena, 2007). Sin embargo es notable la existencia de variabilidad en la escala interanual. Los valores mínimos de los años analizados, son inferiores a los reportados para los años 1993-1995 por Martínez-López *et al.*, (2001) En estos años los valores de temperatura fueron alrededor de 1 °C mayores que los observados en este estudio. El valor máximo observado en este estudio, en agosto de 2006 fue similar al observado durante 1993, catalogado como año El Niño (McPhaden, 2008), así como durante 2000 y 2004 (Verdugo-Díaz 2004; Aguirre-Bahena, 2007). Asimismo, es importante mencionar que en este estudio, se registró una diferencia de 4.4°C entre junio 2006 y junio 2007 (27.2°C y 22.8°C

respectivamente), que puede estar relacionada con la atenuación abrupta del evento El Niño a principios de 2007 (McPhaden, 2008).

Contrastando los dos años estudiados, se encontraron diferencias notables en la elevación de las isopícnas y en la profundidad de la isolínea de nitratos de 12 μM . En el año 2007 la elevación de estas isolíneas ocurrió en un tiempo menor que durante el 2006. La isolínea de nitratos de 12 μM se encontró más profunda en enero - febrero (70 m) y en junio (40 m) de 2007 que lo observado en 2006. Estas condiciones podrían explicar las diferencias en los valores máximos de fitoplancton silíceo en ambos años (mayo 2006 y junio 2007 con 829,200 cél/l y 3,512,900 cél/l respectivamente). Nuestros resultados sugieren que la fertilización de la zona eufótica por la presencia de un giro ciclónico es un evento estacional que puede ser afectado por eventos a escala regional. Sin embargo, es necesario contar con una base de datos con mayor cobertura temporal para determinarlo.

VIII.4 PRODUCTIVIDAD PRIMARIA.

La Bahía de La Paz es considerada una región de media a alta productividad (Avilés-Agúndez, 2004), comparada con algunas áreas del Pacífico Mexicano y Golfo de California (Reyes-Salinas *et al.*, 2003). Se han dirigido algunos estudios para comprender los factores oceanográficos que determinan su variabilidad estacional. En este sentido, se ha mencionado que la estacionalidad está determinada por el efecto combinado de variables físicas (luz, temperatura), químicas (nutrientes) y de la estructura de la columna de agua (mezcla y estratificación) (Reyes-Salinas, 1999, Reyes-Salinas *et al.*, 2003; Avilés-Agúndez, 2004, Cervantes-Duarte *et al.*, 2005). Al respecto, Reyes-Salinas *et al.*, (2003) mencionan, que la estratificación de la columna de agua, es un parámetro importante que explica parcialmente la variabilidad estacional de la productividad primaria en la Bahía de La Paz. En este sentido, una columna de agua bien mezclada, facilita el proceso de fertilización, mientras que una columna de agua con una alta estratificación tiende a inhibir la fertilización de la capa superficial, en este sentido reportó que las tasas promedio

más altas ocurren durante la primavera de $16 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ asociado con valores bajos de ϕ (50 J m^{-3}). En contraparte, durante verano y otoño la productividad disminuye en un intervalo de 2 y $5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$, cuando los valores del índice fueron altos (249 a 347 J m^{-3} respectivamente). Avilés-Agúndez (2004) coincide y observa que en la bahía la productividad primaria superficial promedio es relativamente baja durante otoño-invierno reportando el valor mínimo durante noviembre 1997 de $2.93 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$, asociado con un valor alto de estratificación (ϕ 286.64 J m^{-3}), concentraciones bajas de nitratos ($1.52 \text{ }\mu\text{M}$), Cla (0.44 mg m^{-3}) y temperatura superficial promedio alta ($27.62 \text{ }^\circ\text{C}$) y concluyendo que la variabilidad estacional de la productividad primaria, no sólo está determinada por la estratificación, sino por la combinación de condiciones meteorológicas y fisicoquímicas que se presentan en las diferentes épocas del año. Es importante señalar que durante noviembre de 1997 se presentaron características afines al verano, asociado posiblemente a la presencia de el evento El Niño registrado en los años 1997-1998 (Obeso-Nieblas, 2003). Estos estudios dan evidencia de dos épocas en el ciclo estacional de producción primaria uno de alta productividad (invierno-primavera) y otro de baja productividad (verano-otoño) (Reyes-Salinas 1999; Reyes-Salinas *et al.*, 2003; Avilés-Agúndez 2004; Cervantes-Duarte *et al.*, 2005). A excepción del trabajo de Cervantes-Duarte *et al.*, (2005) quien observó un desfase en el periodo de producción para el año 2000-2001 y registró los meses de alta producción entre marzo – agosto y la baja producción entre septiembre-febrero. En este estudio, sólo se cuentan con los valores de productividad primaria estimados por fluorescencia natural para el periodo invierno, primavera y verano (diciembre 2005 - julio 2006). El valor máximo se registró en el mes de mayo ($23.0 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) en coincidencia con lo reportado por Reyes-Salinas (1999) en que observó un valor de $24.0 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ (Tabla 6). A diferencia de lo reportado por Cervantes-Duarte *et al.*, (2005), quien registra el valor máximo durante junio 2001 ($20.57 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$). De acuerdo a estos trabajos se observa que hay diferencias interanuales, en que los valores máximos se registraron en meses diferentes. Sin embargo, las épocas de producción alta y baja son coincidentes con Reyes-Salinas, (1999), Reyes-Salinas *et al.*, (2003) y Avilés-Agúndez, (2004).

Tabla 7. Valores máximos y mínimos de productividad primaria estimada mediante la fluorescencia natural, en la Bahía de La Paz. Los renglones sombreados, muestran los valores obtenidos en este estudio.

	Profundidad (m)	Productividad Primaria (mg C m ⁻³ h ⁻¹)		Referencia
		Máximo	Mínimo	
		Mayo 1997 Septiembre 1997	18 25	
Junio 2001	12	20.57	0.01	Cervantes-Duarte <i>et al.</i> , 2005
Noviembre 1997	6.6	-	2.93	Avilés-Agúndez, 2004
Mayo 2006	24	23.00		Este Estudio
Junio 2006	40		1.4	

Las estimaciones de productividad primaria mediante la metodología de fluorescencia natural, a pesar de ser un método indirecto ha sido utilizada con frecuencia en el ambiente oceánico ya que es una manera rápida, eficiente y no contaminante de realizar estas determinaciones, además de ser un importante indicador del crecimiento fitoplanctónico y de aportar datos de alta resolución tanto espacial como temporal (Kiefer *et al.*, 1989). Gómez-Aguirre (2002) menciona que las estimaciones de productividad mediante esta metodología pueden ser usadas como una alternativa de aproximación viable, recomendando de ser posible, utilizarla de manera simultánea con la tradicional técnica del ¹⁴C. De manera particular esta metodología ha sido utilizada tanto en la Bahía de La Paz (Reyes-Salinas *et al.*, 2003; Avilés-Agúndez, 2004), Cervantes-Duarte *et al.*, 2005; Verdugo-Díaz *et al.*, 2008) como en el Golfo de California (Valdez-Holguín y Lara-Lara, 1987; Verdugo-Díaz *et al.*, 2008).

De las estimaciones de productividad primaria obtenidas en este estudio con la metodología anteriormente citada, podemos observar de diciembre de 2005 a junio de 2006 una distribución con valores relativamente homogéneos en la zona eufótica,

en su mayoría por debajo de los $5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$, estas observaciones caen dentro de los valores anteriormente reportados para Bahía de La Paz (Reyes-Salinas *et al.*, 2003; Avilés-Agúndez, 2004, y Verdugo-Díaz *et al.*, 2008). Es importante hacer mención especial de los máximos subsuperficiales observados durante marzo y mayo del 2006, los cuales pueden ser una respuesta de la actividad fotosintética del microfitoplancton, especialmente del género *Pseudo-nitzschia* sp, el cual pudo verse favorecido por el aporte de aguas con contenido alto de nutrientes, provenientes de profundidades superiores a la zona eufótica, ya que este grupo responde favorablemente a estas condiciones (Smayda, 1980). Al respecto, Verdugo-Díaz (2004) menciona a este género como característico de los meses que conforman los periodos de transición y cálido (abril a septiembre). Con respecto al valor máximo de productividad registrado durante mayo del 2006 ($23.0 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) es un registro relativamente alto para esta bahía, sin embargo, en zonas aledañas como el Bajo Espíritu Santo, Verdugo-Díaz *et al.*, (2008) reportaron una situación similar para este mismo mes durante 2005. Debido a las limitaciones propias de esta metodología, para realizar estimaciones confiables de productividad primaria en los primeros metros de la columna de agua (Kiefer *et al.*, 1989), fue que se realizaron las estimaciones de productividad primaria por la técnica convencional de asimilación de carbono radiactivo.

VIII.4.1 Productividad primaria por carbono radiactivo.

Dentro de la Bahía de La Paz no existen registros de estimaciones de productividad primaria mediante asimilación de carbono radiactivo, desde este punto de vista es de gran importancia el generar esta información. Mediante esta misma técnica se han realizado investigaciones en la parte sur del Golfo de California (Valdéz-Holguín *et al.* 1995; Valdez-Holguín y Lara-Lara, 1987) mismas que pueden ser utilizada como referencia para contrastar los resultados de este estudio.

Es importante mencionar que los valores estimados de productividad primaria presentados en este trabajo, fueron normalizados por unidad de clorofila lo cual es de gran importancia y da mayor certeza a los datos presentados dado que de esta

manera se minimiza la variabilidad de la misma ocasionada por los cambios en las concentraciones de clorofila (Falkowski, 1997) y permite hacer comparaciones entre diferentes observaciones. Esto cobra mayor importancia ya que la Bahía de La Paz ha sido reportada como una zona de alta variabilidad temporal en la concentración de pigmentos fotosintéticos (Martínez-López *et al.*, 2001; Reyes-Salinas *et al.*, 2003; Avilés-Agúndez, 2004; Cervantes-Duarte *et al.*, 2005; Verdugo-Díaz *et al.*, 2008) (Tabla. 7)

Tabla 8. Concentraciones de Clorofila *a* (mg m^{-3}) reportadas, para el Golfo de California (GC) incluyendo algunos valores para las diferentes fracciones de talla del fitoplancton. Los renglones sombreados, muestran los valores obtenidos en este estudio.

	Localidad	Tamaño	Clorofila <i>a</i> (mg m^{-3})	Referencia
Primavera 1984	Golfo sur	Nanofitoplancton	<0.3	Lara-Lara & Valdez-Holguín 1988
	Frente Guaymas	Microfitoplancton	>1.5	
Verano 1986	Punta Banda (B.C)	< 8 μm	4.8	González-Morales & G. Gaxiola-Castro (1991)
Otoño de 1987	Canal Ballenas		3.0	Millán-Núñez <i>et al.</i> , (1993)
	Sur de grandes Islas		2.2	
Marzo 1997	BAPAZ (Promedio máx.)		0.89 (sup)	Reyes-Salinas 1999
febrero del 2001	BAPAZ (Promedio máx.)		1.07 (sup)	Avilés-Agúndez 2004
Abril 1994	BAPAZ (Valor máx.)		10.9	Martínez-López 2001
Diciembre 2005	Cuenca Alfonso		6.6 (100%)	Este Estudio
Mayo 2007			4.3 (3%)	

El rango de valores de productividad primaria registrado en la presente investigación ($0\text{-}21 \text{ mg C (mg Cl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$) cae dentro de los registros realizados con anterioridad (Avilés-Agúndez, 2004) (Tabla 8). Sin embargo, en este caso es relevante discutir la distribución vertical de sus valores discretos, particularmente para agosto de 2006 y febrero de 2007, ya que en estos meses se observó un incremento gradual de esta

variable hacia el 0.1 % de la irradiancia superficial o límite inferior de la zona eufótica. Esta distribución nos proporciona evidencia clara de que a bajas irradiancias la fotoadaptación de las células juega un papel de suma importancia, ya que durante estos dos meses se registró la productividad máxima, no obstante que las concentraciones de nutrientes no fueron las más elevadas. Estos resultados sugieren que bajo estas condiciones se desarrollan grupos del fitoplancton de tallas pequeñas (nano y picofitoplancton) que han sido reportadas como responsables de hasta el 90 % de la productividad primaria en el medio marino (Valiela, 1995; Nona *et al.*, 2000) y que de manera particular para zonas aledañas a esta bahía pueden proliferar y sostener altos valores de productividad primaria incluso bajo condiciones de oligotrofia (Valdez-Holguín, 1995). Aunado a esto y al mayor carácter oportunista de las fracciones fitoplanctónicas de menor talla al responder y crecer ante variaciones inclusive en el orden nanomolar de nitratos (Hilary *et al.*, 2007), es importante considerar que la capacidad fotosintética no es una función directa de la absorción de fotones (Sakshaug *et al.*, 1977) sino del umbral de saturación de sus mecanismos fotosintéticos. De manera particular obtenemos evidencia de que el incremento en los valores de productividad a bajas irradiancias es una estrategia de fotoaclimatación de una comunidad o población que tiene la capacidad de saturar sus funciones fotoquímicas a bajas irradiancias logrando una productividad máxima. Al respecto se ha reportado que las comunidades aclimatadas a zonas de penumbra pueden saturar su proceso fotoquímico a irradiancias menores a los $90 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y que en algunas zonas específicas pueden saturar sus procesos incluso a irradiancias menores a $12 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Oduor y Schagerl, 2007). Por el contrario, las células que habitan cerca de la superficie requieren valores mayores a $300 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Verdugo-Díaz, 2004). Al respecto Prieto, *et al.*, (2008) hacen mención de la importancia de la interrelación de variables como irradiancia, abundancia celular, concentración de clorofila para la absorción de luz y sobre todo la eficiencia cuántica para asimilación del carbono como los factores de mayor peso para obtener tasas fotosintéticas mayores.

Con relación a los meses en los cuales los perfiles de productividad primaria fueron más heterogéneos (mayo del 2006, febrero y mayo del 2007) es un comportamiento

que se asemeja más a los reportes hechos con anterioridad en los cuales se observa un pico subsuperficial asociado a la formación de la termoclina que puede estar actuando como una barrera física y favorecer la acumulación de partículas y células fotosintéticas (Sharples *et al.*, 2001; Verdugo-Díaz, 2004) mismas que pueden incrementar los valores de productividad primaria. Para este caso un factor importante puede ser la incursión de agua rica en nutrientes hacia niveles medios de la zona eufótica los cuales son pueden ser aprovechados por especies de mayor tamaño y sobre todo las silicificadas que proliferan preferentemente bajo estas condiciones (Margalef, 1978; Valiela, 1995), además de requerir generalmente mayores intensidades de luz para lograr su eficiencia fotosintética máxima.

Tabla 9 Valores de productividad primaria ($\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$) reportado para el Golfo de California (GC) incluyendo algunos valores para las diferentes fracciones de talla del fitoplancton. Los renglones sombreados, muestran los valores obtenidos en este estudio.

Periodo	Localidad	Tamaño	Productividad primaria ^{14}C ($\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$)	Referencia
Primavera 1984	Región sur del GC	Nanofitoplancton	>3.0	Lara-Lara & Valdez-Holguín 1988
	Frente Guaymas	Microfitoplancton	>8.0	
Verano 1986	Punta Banda (B.C)	< 8 μm	3.6	González-Morales <i>et al.</i> , (1991)
Otoño de 1987	Canal Ballenas		32.1	Millán-Núñez <i>et al.</i> , (1993)
	Sur de grandes Islas		8.0	
Febrero 2007	Cuenca Alfonso	>0.7 μm	22.4 (1% Eo)	Este Estudio
Agosto 2006			10.2 (0.1% Eo)	

Al generar datos sobre la productividad primaria mediante la técnica de ^{14}C para Bahía de La Paz, se tiene una mayor certidumbre sobre los niveles de productividad primaria de este cuerpo de agua, ya que los datos generados con anterioridad han sido estimados a partir de valores relativos de fluorescencia natural. Esta

metodología presenta varios cuestionamientos cuando las condiciones de luz o de concentración de nutrientes son pobres (Kiefer *et al.*, 1989).

Del contraste entre ambas metodologías obtuvimos un coeficiente de correlación relativamente alto ($r=0.60$) lo cual a pesar de no ser un indicativo de igualdad entre las magnitudes obtenidas, si confirma una tendencia general similar entre los valores obtenidos. Este resultado es cercano al registrado por Valdéz-Holguín *et al.* (1995) que reporto una correlación de 0.70 entre ambas metodologías en un estudio realizado en el Golfo de California.

Retomando la propuesta de Kirk (1994) así como la de Valdéz-Holguín *et al.* (1995), consideramos 13.5 horas como el promedio de duración del día para la zona, este valor fue utilizado para realizar los cálculos de productividad primaria anual presentados en esta investigación. De esta manera los registros encontrados de $1165 \text{ g C (mg Cla)}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ($3.19 \text{ g C (mg Cla)}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) mediante las estimaciones realizadas por asimilación de carbono radiactivo, y de 2278 g C m^{-2} ($6.24 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) por el método de fluorescencia natural son considerados como altos al ser contrastados con valores registrados en el Golfo de California por Gaxiola-Castro *et al.* (1995) que presenta un máximo de $5.1 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ o Martínez-Gaxiola, *et al.* (2007) con valores máximos cercanos a $1 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Por su parte, Cervantes-Duarte *et al.* (2005) reporta para la Bahía de La Paz un máximo de $2.26 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Es importante mencionar que si bien las unidades originales en la expresión de estos valores no son las mismas al ser homogeneizadas pueden ser consideradas como puntos de referencia para de cierto modo evidenciar la capacidad productiva de esta zona. De manera complementaria y para concluir este apartado se puede decir que tomando el criterio de Boynton *et al.* (1982) la Bahía de La Paz se encuentra dentro de la categoría de áreas productivas al presentar valores superiores a lo $350 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$.

IX CONCLUSIONES

En esta tesis se examinaron los cambios espacio-temporales de la comunidad del fitoplancton, con especial atención a los componentes silíceos y su producción en la zona eufótica. Nuestros resultados evidenciaron que la sucesión de la comunidad fitoplanctónica en Cuenca Alfonso, es controlada por las condiciones físico-químicas y dinámicas de la columna de agua. De esta forma, la estacionalidad del fitoplancton se definió por un periodo extendido entre diciembre y julio donde se observó crecimiento y un periodo corto entre agosto y noviembre con bajo crecimiento de fitoplancton. El periodo de crecimiento se asoció con dos condiciones en la columna de agua: 1) la mezcla intensa y 2) la intrusión de agua de mayor profundidad fría y rica en nutrientes a la zona iluminada probablemente relacionada con la presencia de un giro ciclónico. El fitoplancton de este periodo es típico de un área de surgencias costeras que presentó una alta producción y la dominancia de diatomeas pequeñas de rápido crecimiento que se unen en cadena.

El periodo de bajo crecimiento, dominado por especies de talla pequeña débilmente silicificadas, se relacionó con el incremento en la temperatura, la disminución en la concentración de nutrientes, una fuerte estratificación y la presencia de agua ecuatorial superficial, durante agosto-noviembre.

En términos del ciclo anual el cambio en las especies correspondió con especies propias de aguas costeras enriquecidas y aguas tropicales/subtropicales, con una contribución pequeña de especies de agua fría. La mezcla de especies de diferente afinidad geográfica en la zona de estudio evidencia el carácter transicional de esta región del Golfo de California.

Las diferencias interanuales encontradas exhiben la alta variabilidad hidrográfica a que está sometida esta zona por efecto de eventos de gran escala como El Niño

El fitoplancton silíceo (diatomeas y silicoflagelados) explica un 58% de la variabilidad de la productividad primaria por el método de fluorescencia natural y hasta un 32%

por el método de asimilación de ^{14}C , por lo que este grupo fitoplanctónico, puede ser considerado como un buen indicador de la productividad primaria de Cuenca Alfonso.

La Bahía de La Paz se puede considerar como una área altamente productiva al presentar valores superiores a los $500 \text{ g C m}^{-2} \text{ año}^{-1}$.

X BIBLIOGRAFIA

Aguirre-Bahena, F. 2007. Cambios temporales en los componentes y los flujos de la materia en hundimiento en Cuenca Alfonso, Bahía de La Paz, durante el periodo 2002-2005. Tesis de doctorado. CICIMAR-IPN, La Paz, B.C.S. 102 p.

Allredge, A.L. & M.W. Silver. 1988. Characteristics, dynamics and significance of marine snow. *Prog. Oceanogr.*, 20:41-82.

Angel, M.V. 1989. Does mesopelagic biology affect the vertical flux? 155-173. In W.H. Berger, V.S. Smetacek and G. Wefer (eds), *Productivity of the Ocean: Present and Past*. Dahlem Workshops Life Sci. Res Rep. 44, John Wiley & Sons.

Anónimo. 1985. Carta de climas de La Paz. Secretaria de Programación y Presupuesto. Dirección de Geografía del Territorio Nacional, México.

Antia, A.N., W. Koeve, G. Fischer, T. Blanz, D. Schulz-Bull, J. Scholten, S. Neuer, K. Kremling, J. Kuss, R. Peinert, D. Hebbin, U. Bathmann, M. Conte, U. Fehner & B. Zeitzschel. 2001. Basin-wide particulate carbon flux in the Atlantic Ocean: regional export patterns and potential for atmospheric CO₂ sequestration. *Global Biogeochem. Cycles.*, 15(4):845-862.

Avilés-Agúndez, G. 2004. Productividad primaria estimada por fluorescencia natural durante otoño-invierno en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. Tesis de Maestría, CICIMAR, La Paz B.C.S. 69 p

Azam, F., T. Fenchel, J.G. Field, J.S. Gray, L.A. Meyer-Reil & F. Thingstad. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10:257-263

Beier, E. 1997. A numerical investigation of the annual variability in the Gulf of California. *J. Phys. Oceanogr.*, 27:615-632

Bendschneider, K & R.J. Robinson. 1952. A new spectrophotometric method for the determination of nitrite in sea-water. *Journal Marine Research.*, 11:87-96

Benitez-Nelson, C.R., R.R. Bidigare, T.D. Dickey, M.R. Landry, C.L. Leonard, S.L. Brown, F. Nencioli, Y.M. Rii, K. Maiti, J.W. Becker, T.S. Bibby, W. Black, W.J. Cai, C.A. Carlson, F. Chen, V.S. Kuwahara, C. Mahaffey, P.M. McAndrew, P.D. Quay, M.S. Rappé, K.E. Selph, M.P. Simmons & E.J. Yang. 2007. Mesoscale eddies drive increased silica export in the subtropical Pacific Ocean. *Science*, 316:1017-1021

Bernardi, D.B., P. Ziveri, E. Erba & R.C. Thunnell. 2005. Coccolithophore export production during the 1997-1998 El niño event in Santa Barbara Basin (California). *Marine Micropaleontology*, 55:107-125

Boynton, W.R., W.M. Kemp & C.W. Keefe. 1982. A comparative analysis of nutrients and other factors influencing estuarine phytoplankton production. En. V.S. Kennedy (Ed) Estuarine comparisons. Academic.

Brand, L.E., W.G. Sunda & R.R.L. Guillard. 1983. Limitation of marine phytoplankton reproductive rates by zinc, manganese and iron. *Limnol. Oceanogr.*, 28:1182-1198

Brown, J., A. Colling, D. Park, J. Phillips, D. Rhothey & J. Wriarth. 1989. Light and sound in seawater. En: Bearman, G. (Ed.) *Seawater: its composition, properties and behavior*. 165 pp.

Brown, S. L., M.R. Landry, K.E. Selph, E.J. Yang, Y.M. Rii & R.R. Bidigare. 2008. Diatoms in the desert: Plankton community response to a mesoscale eddy in the subtropical North Pacific. *Deep-Sea Research II*, 55:1321-1333.

Buck, K.R. & F.P. Chavez. 1994. Diatom aggregates from the open ocean. *Journal of Plankton Research*, 16:1449-1447

Buesseler, K.O., A.N. Antia, M. Chen, S.W. Fowler, W.D. Gardner, O. Gustafsson, K. Harada, A.F. Michaels, M.R. Loeff, M. Sarin, D.K. Steinberg & T. Trull. 2007. An assessment of the use of sediment traps for estimating upper ocean particle fluxes. *Journal of Marine Research*, 65:345-416

Cervantes-Duarte, R., G. Verdugo-Díaz & J.E. Váldez-Holguín. 2005. Modelo estacional de producción primaria estimada mediante fluorescencia natural en una región costera del Golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 15(1): 79-87

Cortés-Lara. & M.C. 2002. Primer registro de marea roja del 2002. Bahía de Banderas Jalisco-Nayarit (Enero de 2002). *Rev Biomed.*, 13:229-230

Crawford, D.W. & D.A. Purdie, 1992. Evidence for avoidance of flushing from an estuary by a planktonic, phototrophic ciliate. *Marine Ecology Progress, Series 79*, 259-265

Crawford, D.W. & T. Lindholm. 1997: Some observations on vertical distribution and migration of the phototrophic ciliate *Mesodinium rubrum* (*Myrionecta Rubra*) in a stratified brackish inlet. *Aquat. Microb. Ecol.*, 13: 267-274.

Cruz-Orozco, R., C. Martínez-Noriega & A. Mendoza-Maravillas. 1996. Batimetría y sedimentos de la Bahía de La Paz, B.C.S. México. *Oceánides*, 11(1):21-27

Cruz-Orozco, R., P. Rojo-García, L. Godínez-Orta & E.H. Nava-Sánchez. 1989. Topografía, hidrografía y sedimentos de los márgenes de la laguna de La Paz, B.C.S. México. *Rev. Inv. Cient. Univ. Autón. Baja Calif. Sur*, 1(3):3-15.

Cupp, E. E. 1943. Marine plankton diatoms of the west coast of North America. *Bull. Scripps Inst. Ocenogr.* 5:1-238

Dekshenieks, M.M., P.L. Donaghay, J.M. Sullivan, J.E.B. Rines, T.R. Osborn & M.S. Twardowski. 2001. Temporal and spatial occurrence of thin phytoplankton layers in relation to physical processes. *Mar Ecol Prog Ser.*, 223: 61-71

De Silva-Dávila, R., 1997. Abundancia y distribución de los eufaucidos y producción larvaria de *Nyctiphanes simplex* (Hasne), en la Bahía de La Paz, B.C.S. Tesis de maestría. CICIMAR-IPN, La Paz, B.C.S. 112 p.

De Silva-Dávila, R. & R. Palomares-García. 1998. Unusual larval growth production of *Nyctiphanes simplex* in Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. *Journ. Crust. Biol.*, 18(3):490-498.

Douglas, M.W., R.A. Maddox, K. Howard & S. Reyes. 1993. The Mexican monsoon. *J. Clim.*, 6:1665-1677.

Ducklow, H. W., D.K. Steinberg & K.O. Buesseler. 2001. Upper ocean carbon export and the biological pump. *Oceanography*, 14(4):50-58

Eppley, R.W & B.J. Peterson. 1979. Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature*, 282:677-680

Estrada, M. & D. Blasco. 1985. Phytoplankton assemblages in coastal upwelling areas. In: International symposium on the most important Upwelling Areas off Western Africa (Cape Blanco and Benguela). C. Bas, R. Margalef and P. Rubies (eds.) 1:379-402. Inst. Inv. Pesq. Barcelona.

Falkowski, P.G. & J.A. Raven. 1997. Aquatic Photosynthesis. Blackwell Science. 375 pp.

Fowler, S.W. & G.A. Knauer. 1986. Role of large particles in the transport of elements and organic compounds through the oceanic water column. *Prog. Oceanog.*, 16:147-194.

Faust., M.A. & R.A. Gulledge. 2002. Identifying harmful marine dinoflagellates. Contributions from the United States National Herbarium. 42:1-144

Gárate-Lizárraga, I. & A. Martínez-López. 1997. Primer Registro de una marea roja de *Prorocentrum mexicanum* (Prorocentaceae) en aguas del Golfo de California. *Rev. Biol. Trop.*, 45(3):1263-1271

Gárate-Lizárraga, I., C.J. Band-Schmidt, R. Cervantes-Duarte & D. Escobedo-Urías. 2002. Mareas rojas de *Mesodinium rubrum* (Lohmann) Hamburger y Buddenbrock en el Golfo de California (Invierno de 1998). *Hidrobiológica*, 12(1):15-20

Gárate-Lizárraga, I., M.L. Hernández-Orozco, C. Band-Schmidt & G. Serrano-Casillas. 2001. Red tides along the coasts of Baja California Sur, México (1984 to 2001). *Oceánides*, 16(2): 127-134

García-Mendoza, E. & H. Maske. 1996. The relationship of solar-stimulated natural fluorescence and primary productivity in Mexican Pacific Waters. *Limnol. Oceanogr.*, 41(8):1697-1710

García-Reyes, M. 2005. Procesos físicos que controlan la variabilidad estacional de la temperatura superficial del mar y de la concentración de clorofila en la entrada al Golfo de California. Tesis de licenciatura. UNAM, México. 52 p

Gast, V. & Horstmann, U. 1983. N-remineralization of phyto-and bacterioplankton by the marine ciliate *Euplotes vannus*. *Marine Ecology Progress Series*, 13:55-60

Gaxiola-Castro, G., J. García-Cordova, J.E. Valdéz-Holguín & M. Botello-Ruvalcaba. 1995. Spatial distribution of chlorophyll *a* and primary productivity in relation to winter physical structure in the Gulf of California. *Continental Shelf Res.*, 15:1043-1059.

Goldman, J.C. 1993. Potential role of large oceanic diatoms in new primary production. *Deep-Sea Research I*. 40:159-168

Goldman, J.C. 1988. Spatial and temporal discontinuities of biological processes in pelagic surface waters. In: Rothschild, B.J. (Ed.) *Toward a Theory on Biological-Physical Interactions in the World Ocean*, Kluwer Academic, Dordrecht, pp. 273-296

Goldman, J.C. & D.J. McGillicuddy. 2003. Effect of large marine diatoms growing at lowlight on episodic new production. *Limnology and Oceanography* 48(3):1176-1182

Gómez-Aguirre, R. 2002. Primary production in the southern Gulf of México estimated from solar-stimulated natural fluorescence. *Hidrobiológica* 12(1) 21-28.

Gómez-Aguirre, S. 1999. Florecimientos de fitoplancton invernal (1998-1999) en el NW de México. 7. In X Reunión Nacional de la Sociedad Mexicana de Planctología y III International meeting on Planktology, 28-30 Abr. 1999. Mazatlan, Sinaloa, México

González-Morales, A.T., & G. Gaxiola-Castro. 1991. Variación día a día de características físico-químicas, biomasa y productividad primaria del fitoplancton en una zona de surgencias costeras de Baja California. *Ciencias Marinas*, 17(3): 21-37

Grasshoff, K., 1964. Determination of nitrate in sea and drinking water. *Kieler Meeresforschung*. 20:5-11.

Härnström, K., A. Godhe, V. Saravanan, I. Karunasagar, AS Rehnstamholm. 2007. Tropical phytoplankton community development in mesocosms inoculated with different life stages. *Marine Ecology Progress Series*, 346:75–88

Hasle, G.R. & E.E. Syvertsen. 1997. Marine diatoms, 5-385. En: R. C. Tomas (Ed). *Identifying marine diatoms and dinoflagellates*. Academic Press Inc., New York

Hasle G.R. 1960. Phytoplankton and ciliate species from the tropical Pacific. Det Norske Videnskaps-Akademi Oslo, I. Matematisk-Naturvidenskapelige Klasse, 2:1-50

Hasle, G. R. 1978. Using the Inverted Microscope. In: Sournia, A. (Ed.). *Phytoplankton Manual*. UNESCO, París, 191-196 p.

Heiskanen, A.S. 1995. Contamination of sediment trap fluxes by vertically migrating phototrophic micro-organisms in the coastal Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 122: 45-58.

Hilary, E.G., Ch. Garcide & Ch.C. Trees. 2007. Physiological response of Sargasso Sea picoplankton to nanomolar nitrate perturbations. *Journ. Plank. Res.*, 29(3) 263-274.

Ianora, A., S.A. Poulet, & A. Miralto. 2003. The effects of diatoms on copepod reproduction: A review, *Phycologia*, 42:351–363,

Iturriaga, R. & B.G. Mitchell. 1986. Chroococcoid cyanobacterias: a significant component In the food web dynamics of the open ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 28:291-297

Jackson, G.A. & A. B. Burd. 2002. A model for the distribution of particle flux in the mid-water column controlled by subsurface biotic interactions. *Deep-Sea Research II*, 49:193-217

James, M.R. & J.A. Hall. 1995. Planktonic ciliated protozoa: their distribution and relationship to environmental variables in a marine coastal ecosystems. *Journal of Plankton Research*, 17(4):659-683

Jeffrey, S.W. & G.F. Humphrey. 1975. New spectrophotometric equations for the determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanz.*, 167:191-194.

Jensen K.G. & O. Moestrup. 1998. The genus *Chaetoceros* (Bacillariophyceae) in inner Danish coastal water. *Opera Botanica*. 33

Jiménez-Illescas, A., R.M. Obeso-Nieblas & D.A. Salas-De-León. 1997. Oceanografía física de la Bahía de La Paz, B.C.S. En: Urbán Ramírez, J. y M. Ramírez-Rodríguez (Eds) La Bahía de La Paz, Investigaciones y conservación. U.A.B.C.S. 345 pp

Kara, A. B., P. Rochford & H. Hurlburt 2000. An optimal definition for ocean mixed layer depth, *J. Geophys. Res.*, 105(C7):16803–16821

Kiefer, D.A., W.S. Chamberlin & C.R. Booth. 1989. Natural fluorescence of chlorophyll a. Relationship to photosynthesis and chlorophyll concentration in the western south Pacific gyre. *Limnol. Oceanogr.*, 34(5):868-881.

Kirk, J.T.O., 1994. Light & photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge. 509 p

Landry, M.R., R.T. Barber, R.R. Bidigare, F. Chai, K.H. Coale, H.G. Dam, M.R. Lewis, S.T. Lindley, J.J. McCarthy, M.R. Roman, D.K. Stoecker, P.G. Verity & J.R. White, 1997. Iron and grazing constraints on primary production in the central equatorial Pacific: An EqPac synthesis. *Limnology and Oceanography*, 42:405-418.

Lange, C.B., U.F. Treppke, & G. Fischer. 2004. Seasonal diatom fluxes in the Guinea Basin and their relationships to trade winds, hydrography and upwelling events. *Deep-Sea Research I*, 41(5/6):859-878.

Lara-Lara, J.R & J.E. Valdez-Holguín. 1988. Biomasa y productividad primaria del Golfo de California por fracción de tamaños durante primavera de 1984. *Ciencias Marinas*, 14(1): 1-14.

La Roche, J., R.J. Geider, L.M. Graziano, H. Murray & K. Lewis. 1993. Induction of specific proteins in eukaryotic algae grown under iron-deficient, phosphorus-deficient, or nitrogen-deficient conditions. *J. Phycol.*, 29:767-777

Lavín, M.F., E. Beier & A. Badan. 1997. Estructura hidrográfica y circulación del Golfo de California: Escalas global, estacional e interanual. 139-169. En: M. F. Lavín (editor). Contribuciones a la oceanografía Física en México. Serie Monografías Geofísicas, Unión Geofísica Mexicana 3

Lindholm, T., 1981. On the ecology of *Mesodinium rubrum* (Lohmann) (Ciliata) in a stagnant brackish basin on Aland, S W Finland. *Kieler Meeresforsch (Sonderh)* 5, 117-123.

Lindholm, T., 1985. *Mesodinium rubrum*—a unique photosynthetic ciliate. *Advances in Aquatic Microbiology*, 3:2-48

Longhurst, A.R., 1995. Seasonal cycles of pelagic production and consumption. *Progress in Oceanography*, 36:77.167

Maldonado, M.T. & N.M. Price. 1996. Influence of N substrate on Fe requirements of marine centric diatoms. *Marine Ecology Progress Series*, 141:161-172

Manrique, F.A. & R.E. Molina. 1997. Presencia de mareas rojas en la Bahía de Bacochibampo, Guaymas, Sonora, México. *Hidrobiológica* 7:81-84

Margalef, R., 1978. Life-Forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol., Acta* 1:493-509.

- Marchetti, A., M.T. Maldonado, E.S. Lane & P.J. Harrison. 2006. Iron requirements of the pennate diatom *Pseudo-nitzschia*: Comparison of oceanic (high-nitrate, low-chlorophyll waters) and coastal species. *Limnol. Oceanogr.*, 51(5):2092-2101
- Marrero, L. 1978. La Tierra y sus recursos. Una nueva geografía general visualizada. Publicación cultural S.A. 395 p
- Martin, J.L. & D.J. Wildish. 1990. Algal blooms in the Bay of Fundy salmon aquaculture region. *Bull. Aquacult. Assoc. Can.* (90-4):19-21.
- Martínez-López, A., R. Cervantes-Duarte, A. Reyes-Salinas & J.E Valdez-Holguín. 2001. Cambio estacional de clorofila a en La Bahía de La Paz, B.C.S., México. *Hidrobiológica*, 11(1):45-52
- McManus, M.A., R.M. Kudela, M.W. Silver, G.F. Steward, P.L. Donaghay & J.M. Sullivan. 2008. Cryptic Blooms : Are thin layers the missing connection? *Estuaries and Coasts.*, 31:396-401
- McPhaden, M.J. 2008. Evolution of the 2006-2007 El Niño: the role of intraseasonal to interannual time scale dynamics. *Adv. Geosci.*, 14:219-230
- Megard, O.R., & T. Berman. 1989. Effects of algae on the Secchi transparency of the southeastern Mediterranean Sea. *Limnol. Oceanogr.*, 34(8):1640-1655.
- Millán-Núñez, R., R. Cajal-Medrano, E. Santamaría del Ángel & E. Millán-Núñez. 1993. Productividad primaria y clorofila a en la parte central del Golfo de California (otoño 1987). *Ciencias Marinas.*, 19(1):29-40
- Monreal-Gómez, M.A., A. Molina-Cruz & D.A Salas-de-León. 2001. Water masses and cyclonic circulation in Bay of La Paz, Gulf of California, during June 1998. *Journal of Marine Systems*, 30(2001):305-315.
- Morris, A. W. & J. P. Riley. 1963. The determination of Nitrate in sea water. *Anal. Chim. Acta*, 29:272-279.

Murphy J. & Riley, J.P. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural water. *Anal. Chem. Acta.* 27:31-36

Nagata, T., H. Fukuda, R. Fukuda & I. Koike, 2000. Bacterioplankton distribution and production in deep Pacific waters: Large-scale geographic variations and possible coupling with sinking particle fluxes. *Limnol. Oceanogr.*, 45(2):426-435.

Najjar, R.G., J.L. Sarmiento & J.R. Toggweiler. 1992. Downward transport and fate of organic matter in the ocean: Simulations with a General Circulation Model. *Global Biogeochem. Cycles*, 6(1):45-76.

Nona, S., R. Agawin, C.M. Duarte & S. Agustí. 2000. Nutrient and temperatura control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass and production. *Limnol. Oceanogra.* 45(3):591-600.

Obeso-Nieblas, M. 2003. Variabilidad espacio-temporal de las condiciones Oceanográficas de La Bahía de La Paz, B.C.S. México. Tesis de doctorado. CICIMAR-IPN, La Paz B.C.S. 337 p

Obeso-Nieblas, M. & A.R. Jiménez-Illescas. 1989. Propagación de la constituyente M2 de la marea en La Bahía de La Paz, B. C. S., México, mediante un modelo bidimensional hidrodinámico numérico. *Investigaciones Marinas CICIMAR*, 4(2):241-256.

Obeso-Nieblas, M., B. Shirasago-German, L. Sánchez-Velasco & J.H. Gaviño-Rodríguez. 2004. Hydrographic variability in Bahía de La Paz, B.C.S, México, during the 1997-1998 El Niño. *Deep-Sea Research II*, 51:689-710

Oduor, S.O. & M. Schagerl. 2007. Phytoplankton primary productivity characteristics in response to photosynthetically active radiation in three Kenyan Rift Valley saline-alkaline lakes. *Journ. Plank. Res.*, 29(12):1041-1050.

Olli, K. 1999: Diel vertical migration of phytoplankton and heterotrophic flagellates in the Gulf of Riga. *J. Mar. Syst.*, 23:145-163.

Pérez, C.L.L., & A.C. Molina. 1988. El Niño 1983: Efecto sobre la distribución de los silicoflagelados del Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 14(3):9-38

Pérez, M.T., J.R. Dolan, F. Vidussi & E. Fukai. 2000. Diel vertical distribution of planktonic ciliates within the surface layer of the NW Mediterranean (May 1995). *Deep-Sea Research I*, 47:479-503

Platt, T. & W.K.W. Li. 1986. Photosynthetic picoplankton. *Can. Bull. Fish Aquat. Sci.*, 214:1-583

Polcheau, H.S. 1976. Distribution of Holocene silicoflagetes in North Pacific sediments. *Micropaleontology*, 22(2):164-193

Prieto, L., R.D. Vaillancourt, B. Hales & J. Marra. 2008. On the relationship between carbon fixation efficiency and bio-optical characteristics of phytoplankton. *Journ. Plank. Res.* 30(1):43-56.

Price, N.M., L.F. Andersen. & F.M.M. Morel, 1991. Iron and nitrogen nutrition of equatorial Pacific phytoplankton. *Deep Sea Research*, A38:1361-1378.

Reyes-Salinas, A. 1999. Factores que controlan la productividad primaria en La Bahía de La Paz, B.C.S. Tesis de maestría. CICIMAR-IPN, La Paz B.C.S. 122 p.

Reyes-Salinas, A., R. Cervantes-Duarte, R. A. Morales-Pérez y J.E. Valdez-Holguín. 2003. Variabilidad estacional de la productividad primaria y su relación con la estratificación vertical en la Bahía de La Paz, B. C. S. *Hidrobiológica*. 13(2):103-110.

Riegman, R., B.R. Kuipers, A.A.M. Noordeloos. & H.J. Witte, 1993. Size-differential control of phytoplankton and the structure of plankton communities. Netherlands. *Journal of Sea Research*, 31(3):255-265.

Riley, 1963. *Anal. Chim. Acta.* 9:575

Rines, J.E.B., P.L. Donaghay, M.M. Deksheniaks, J.M. Sullivan & M.S. Twardowski. 2002. Thin layers and camouflage: hidden *Pseudo-nitzschia spp* (Bacillariophyceae)

populations in a fjord in the San Juan Islands, Washington, USA. *Mar Ecol Prog Ser.*, 225:123-137

Ripa, P., 1997. Towards a physical explanation of the seasonal dynamics and thermodynamics of the Gulf of California. *Journal Physical Oceanography*, 27, 597–614.

Robles Gil-Metre, S. 1998. El clima de la ciudad de La Paz. Tesis de maestría. UNAM. 233 p

Roden, G.I. 1958. Oceanographic and meteorological aspects of the Gulf of California. *Pacific Sci.*, 12(1):21-45

Sakshaug, E., A. Bricaud, Y. Dandonneau, P.G. Falkowski, D.A. Kiefer, L. Legendre, A. Morel, J. Parslow & M. Takahashi., 1997. Parameters of photosynthesis: definitions, theory and interpretation of results. *Jour. of Plank. Res.* 19(11):1637-1670.

Salinas-González F. 2000. Mezcla turbulenta y transporte de masas en la Bahía de La Paz, B.C.S: Experimentación y modelación numérica. Tesis de doctorado. CICIMAR-IPN, La Paz, B.C.S. 260 p.

Sander, R.W. 1987. Tintinnids and other microzooplankton –seasonal distributions and relationships to resources and hydrography in a Maine estuary. *J. Plankton Res.*, 9:64-77

Sánchez-Velasco, L., E. Beier, C. Avalos-García & M.F. Lavin. 2006. Larval fish assemblages and geostrophic circulation in Bahía de La Paz and the surrounding southwestern region of the Gulf of California. *Journal of Plankton Research*, 28(11):1-18

Sarthou G., K.R. Timmermans, S. Blain & P. Tréguer. 2005. Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review. *Journal of Sea Research* 53:25-42

- Scharek, R., M.L.M. Tupas & D.M. Karl. 1999. Diatom fluxes to the deep sea in the oligotrophic North Pacific gyre at station ALOHA. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 182:55-67
- Sharples, J., C.M. Moore, T.P. Rippeth, P.M. Holligan, D.J. Hydes, N.R. Fisher & H. Simpson., 2001. Phytoplankton distribution and survival in the thermocline. *Limnol. Oceanogr.* 46(3) 486-496.
- Signoret, M. & H. Santoyo. 1980. Aspectos Ecológicos del Plancton de La Bahía de la Paz Baja California Sur. *An. Centro Cienc. Mar Limnol. Univ. Nal. Autón. México*, 7(2):217-248
- Smayda, T. 1980. Phytoplankton species succession. In: Morris, I., (Ed.). *The physiological ecology of phytoplankton*. Studies in ecology 7. Oxford Blackwell Scient. Publ. 493-570 p
- Smetacek, V. 1999. Diatoms and the ocean Carbon Cycle. *Protist.* 150:25-32
- Sokal R.R. & F.J. Rohlf. 1969. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. W.H. Freeman. San Francisco. 776 p
- Solórzano, L., 1969. Determination of ammonia in natural waters by the phenylhypochlorite method. *Limnol. Oceanogr.* 14:799-801
- Spiller, S.C., A.M. Castelfranco, & P.A. Castelfranco, 1982. Effect of iron and oxygen on chlorophyll biosynthesis I. In vivo observation of iron and oxygen-deficient plants. *Plant Physiol.* 69:107-111
- Steemann-Nielsen, E. 1952. The use of radióactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *Journal du Conseil Perm International Exploration Mer*, 18:117-140
- Steidinger, K.A. & K. Tangen. 1997. Dinoflagellates, 387-584. En: Tomas R. C. (Ed). *Identifying marine diatoms and dinoflagellates*. Academic Press Inc., New York. 598 p.

Steinberg, D. K., M. W. Silver & C. H. Pilskaln. 1997. Role of mesopelagic zooplankton in the community metabolism of giant larvacean house detritus in Monterey Bay, California. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 147:167-179.

Stockner, J.G & N.J. Antia. 1986. Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 43:2472-2503

Stockner, J.G. & K.S. Shortreed. 1989. Algal picoplankton production and contribution to food-webs in oligotrophic British Columbia lakes. *Hydrobiologia*, 173:151-166

Strickland, J. D & T. R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. Fisheries Research Board of Canada. Bull. 167. Second edition. 311 p

Strzepek, R. F. & P.J. Harrison. 2004. Photosynthetic architecture differs in coastal and oceanic diatoms. *Nature*, 431:689-692

Sunda, W.G., D.G. Swift & S.A. Huntsman. 1991. Low iron requirement for growth in oceanic phytoplankton. *Nature*, 351:55-57

Sunda, W.G. & S.A. Huntsman. 1995. Iron uptake and growth limitation in oceanic and coastal phytoplankton. *Mar. Chem.* 50:189-206

Takahashi, K. 1986. Seasonal fluxes of pelagic diatoms in the subarctic Pacific, 1982-1983. *Deep-Sea Res.*, 33:1225-1251

Thunell, R.C., C.J. Pride, E. Tappa & F.E. Muller-Karger. 1994. Biogenic Silica fluxes and accumulation rates in the Gulf of California. *Geology*, 22:303-306.

Thunell, R., C. Pride, P. Ziveri, F. Muller-Karger, C. Sancetta & D. Murray. 1996. Plankton response to physical forcing in the Gulf of California. *Journal of Plankton Research*. 18(11):2017-2016

Toggweiler, J.R., R. Murnane, S. Carson, A. Gnanadesikan & J.L. Sarmiento. 2003. Representation of the carbon cycle in box models and GCMs, 2, Organic pump. *Global Biogeochem. Cycles*, 17(1):1027

Torres-Orozco, E. 1993. Análisis volumétrico de las masas de agua del Golfo de California. Tesis de maestría. CICESE. 80 p.

Valdez-Holguín, J.E., G. Gaxiola-Castro & R. Cervantes-Duarte. 1995. Productividad primaria en el Golfo de California, calculada a partir de la relación entre irradiancia superficial y clorofila de la zona eufótica. *Ciencias Marinas*, 21(3): 311-329

Valdez-Holguín, J.E. y J.R. Lara-Lara., 1987. Productividad primaria en el Golfo de California efectos del evento El Niño 1982-1983. *Cienc. Mar.*, 13(2):34-50.

Valiela, I., 1995. *Marine ecological processes*. Springer-Verlag. New York, U.S.A. 546 pp.

Van-Tongeren, O.F.R. 1987. Cluster analysis. In: Jongman, R. H. G., C. J. F. Ter Braak & O. F. R. Van-Tongeren. (Eds). *Data analysis in community and landscape ecology*, Pudoc Wageningen.

Venrick, E.L., F.M.H. Reid & C.B. Lange. 2003. Siliceous phytoplankton in the Santa Barbara Channel: A seven-year comparison of species in a near-bottom sediment trap and in water samples from the euphotic layer. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*, 44:107-122

Verdugo-Díaz. G. 2004. Respuesta ecofisiológica del fitoplancton ante la variabilidad ambiental en una Bahía subtropical de Baja California Sur, México. Tesis de doctorado, CICIMAR-IPN, La Paz, B.C.S. 138 p

Verdugo-Díaz, G., M.O. Albañez-Lucero & R. Cervantes-Duarte. 2008. Estimación de la productividad primaria durante otoño-invierno en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. *Oceanides* 23(1,2):45-53.

Villaseñor-Casales, A., 1979. Distribución vertical de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en La Bahía de La Paz, Baja California Sur, durante la primavera de 1976. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report*, 20:146-149.

Volk, T. & M.I. Hoffert. 1985. Ocean carbon pumps: Analysis of relative strengths and efficiencies in ocean-driven atmospheric CO₂ changes. *Geophysical Monographs*, 32:99-110.