



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
Departamento de Plancton y Ecología Marina



**ECOLOGÍA Y FLUJO VERTICAL DE LAS DIATOMEAS PLANCTÓNICAS
EN CUENCA ALFONSO: IMPLICACIONES PARA LOS ESTUDIOS
PALEOCLIMÁTICOS**

TESIS

Para Obtener el Grado de Maestro en
Ciencias en Manejo de Recursos
Marinos

PRESENTA:

JUAN DAVID ACEVEDO ACOSTA

La Paz, B.C.S. México; Junio 2015



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA 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 05 del mes de Junio del 2015 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 titulada:

“ECOLOGÍA Y FLUJO VERTICAL DE LAS DIATOMEAS PLANCTÓNICAS EN CUENCA ALFONSO:
IMPLICACIONES PARA LOS ESTUDIOS PALEOCLIMÁTICOS”

Presentada por el alumno:

ACEVEDO
Apellido paterno

ACOSTA
materno

JUAN DAVID
nombre(s)

Con registro:

A	1	3	0	7	7	8
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

Director(a) de Tesis


DRA. AIDA MARTÍNEZ LÓPEZ

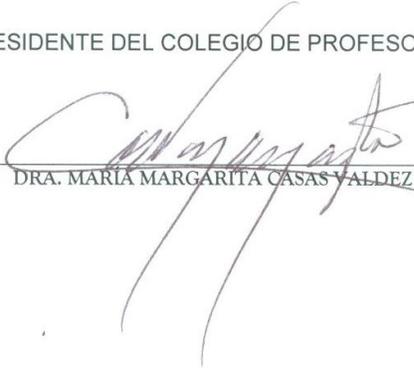

DR. ENRIQUE HIPARCO NAVA SÁNCHEZ


DR. JAIME GÓMEZ GUTIÉRREZ


DR. GERARDO VERDUGO DÍAZ


DR. FERNANDO AGUIRRE BAHENA

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES


DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ



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 11 del mes Junio del año 2015
el (la) que suscribe BIÓL. JUAN DAVID ACEVEDO ACOSTA alumno(a) del
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS
con número de registro A130778 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 cede los derechos del trabajo titulado:

"ECOLOGÍA Y FLUJO VERTICAL DE LAS DIATOMEAS PLANCTÓNICAS
EN CUENCA ALFONSO: IMPLICACIONES PARA LOS ESTUDIOS PALEOCLIMÁTICOS"

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. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: juandavid-88@hotmail.com - diatomeas@yahoo.com.mx

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.


BIÓL. JUAN DAVID ACEVEDO ACOSTA
nombre y firma

DEDICATORIA

Especialmente a mi madre, Ma. Matilde Acosta por su apoyo infinito, consejos y manera de ver la vida que en conjunto me impulsan a mejorar continuamente como persona, profesionalmente y a cumplir mis metas.

A mi hermano Sebas, en quien busco continuamente aportar en su crecimiento e inspirar a ser de él y dar lo mejor día a día, alentando a que conserve esa alegría e ímpetu que tiene por las cosas que lo apasionan.

A mis amigos de Cali y de La Paz por brindarme un hogar del cual sentirme parte y desear regresar.

AGRADECIMIENTOS

Esta tesis no hubiera sido posible sin el apoyo y asesoría de la Dra. Aída Martínez López, quien invirtió su tiempo, empeño y paciencia para mi formación durante este tiempo. Debo resaltar además que el amor y excelencia en todo lo que se hace fue de las cosas más valiosas transmitidas, mis más sinceros agradecimientos por enseñarme a querer ser mejor continuamente.

Al Dr. Gerardo Verdugo-Díaz, Jaime Gómez Gutiérrez, Enrique Nava y Fernando Aguirre-Bahena por acompañarme como asesores en este proceso de aprendizaje y brindarme sus consejos para mejorar como persona y profesionalmente. Al tiempo que por todos los aportes que hicieron al trabajo y por su exigencia infringida a mí con el propósito de acercarme a la excelencia.

A la Dra. Anidia Blanco, al Dr. Cristian Hakspiel, y la Biol. Andrea Bautista, por su amistad, consejos, ratos amenos y por brindarme un espacio de trabajo grato.

Al CICIMAR-La Paz por el acogerme como estudiante así como el facilitarme el uso de las instalaciones y principalmente el Laboratorio de Fitoplancton para el desarrollo de este proyecto.

A todos aquellos que participaron en la realización de los monitoreos, procesamiento de las muestras y que permitieron que esta investigación se llevara a cabo.

A todas las personas que convivieron de cerca conmigo durante esta experiencia que fue la maestría y estancia en La Paz, que con su amistad y apoyo me hicieron sentir como en casa. Además, su tránsito a mi lado por este camino ha brindado mil y un historias que han enriquecido mi vida y crecimiento personal.

ÍNDICE GENERAL

I. RESUMEN	1
II. INTRODUCCIÓN GENERAL	3
III. HIPÓTESIS.....	6
IV. OBJETIVO	6
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	6
V. MATERIALES Y MÉTODOS.....	7
ÁREA DE ESTUDIO.....	7
CARACTERÍSTICAS ATMOSFÉRICAS Y OCEANOGRÁFICAS LOCALES.....	8
PERIODO DE ESTUDIO.....	10
DATOS SATELITALES Y METEOROLÓGICOS	10
COLUMNA DE AGUA.....	11
<i>Trabajo de campo</i>	11
<i>Concentración de clorofila-a</i>	12
<i>Cuantificación de grupos funcionales del fitoplancton</i>	13
TRAMPAS DE SEDIMENTO.....	13
<i>Estructura</i>	13
<i>Procesamiento del material</i>	14
<i>Análisis ecológico</i>	15
<i>Estimación del contenido de carbono</i>	15
<i>Análisis de datos</i>	16
VI. RESULTADOS	19
VARIABLES METEOROLÓGICAS.....	19
<i>Viento</i>	19
<i>Climatología y variabilidad mensual de las condiciones oceanográficas</i>	21
<i>Temperatura superficial del mar</i>	21
<i>Estacionalidad de las variables oceanográficas</i>	23
<i>Profundidad de disco Secchi</i>	27
<i>Capa de mezcla</i>	28
<i>Nutrientes</i>	29
VARIABLES BIOLÓGICAS	32
<i>Concentración de clorofila-a</i>	32
<i>Productividad primaria</i>	34
COMUNIDAD FITOPLANCTÓNICA.....	35
<i>Grupos funcionales</i>	35
<i>Patrón estacional de las diatomeas en la columna de agua</i>	38
<i>Variabilidad de las diatomeas planctónicas</i>	39
<i>Variabilidad en la composición de especies</i>	40
<i>Standing stock (existencias) de carbono en las diatomeas de la columna de agua</i>	42
<i>Análisis multivariado</i>	42

TRAMPA DE SEDIMENTOS.....	44
<i>Patrón estacional (2008-2012) del flujo de valvas</i>	44
<i>Variabilidad del Flujo vertical de diatomeas planctónicas</i>	46
<i>Variabilidad de los géneros representativos dentro del flujo vertical</i>	47
<i>Patrón estacional del flujo de carbono orgánico</i>	49
<i>Flujo de carbón orgánico de diatomeas</i>	49
<i>Factor de hundimiento</i>	53
ASOCIACIONES INDICADORAS DE VARIABILIDAD CLIMÁTICA Y AMBIENTAL	54
VII. DISCUSIÓN	58
COLUMNA DE AGUA.....	58
ABUNDANCIA Y PRESERVACIÓN DE DIATOMEAS	60
<i>Periodo de mezcla</i>	60
<i>Remolino Ciclónico</i>	66
<i>Periodo de estratificación</i>	69
<i>Productividad primaria</i>	71
TRAMPA DE SEDIMENTOS	80
VARIABILIDAD INTERANUAL	83
VIII. CONCLUSIONES	91
IX. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	93
ANEXOS	105

RELACIÓN DE TABLAS

Tabla 1. Masas de agua para el Golfo de California, de acuerdo con Lavin <i>et al.</i> , (2009)	9
Tabla 2. Formas geométricas y ecuaciones para calcular el volumen: d = diámetro, h = altura, l = largo, w = ancho	16
Tabla 3. Flujo vertical de valvas de diatomeas (# valvas $m^{-2}d^{-1}$) total, promedio y desviación estándar, agrupado en función a los periodos hidrográficos de Mezcla (noviembre-marzo), Remolino Ciclónico (abril-julio) y Estratificación (agosto-octubre) para los años de 2008 al 2012, en Cuenca Alfonso. ND: no hay datos.	47
Tabla 4. Flujo vertical de carbono orgánico ($mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$) aportado por las diatomeas planctónicas, promedio y desviación estándar, agrupado en función a los periodos hidrográficos de Mezcla (noviembre-marzo), Remolino Ciclónico (abril-julio) y Estratificación (agosto-octubre) para los años de 2008 al 2012, en Cuenca Alfonso.....	50
Tabla 5. Resultados del análisis de factores, se presentan los valores propios de los cuatro primeros factores y la variabilidad explicada.	54
Tabla 6. Concentración promedio ($mmol\ m^{-2}$) de los nutrientes integrados para el estrato de 0 a 60 m por periodo hidrográfico para Cuenca Alfonso durante 2008-2012. ...	62
Tabla 7. Flujo de carbono orgánico en cuencas oceánicas del Pacífico mexicano y Mar Caribe, considerando la profundidad, así como el valor máximo, mínimo y el promedio	75
Tabla 8. Flujo vertical promedio de diatomeas planctónicas (# valvas $m^{-2}\ d^{-1}$) en diferentes regiones del Pacífico Mexicano y regiones cercanas.	81

RELACIÓN DE FIGURAS

- Figura 1. Localización del área de estudio. El símbolo (estrella roja) representa la posición geográfica de la trampa de sedimentos instalada a una profundidad de 300 m.... 8
- Figura 2. Estructura de una trampa de sedimentos modelo PPS 3/3, con detalle del carrusel colectando material de la columna de agua. Modificado de Rigual (2011). 14
- Figura 3. Climatología del viento, frecuencia y magnitud del viento para la Bahía de la Paz (2001-2011) Datos de la estación meteorológica del CIBNOR “Comitán”. ST= Estratificado, MZ= Mezcla y RC= Remolino ciclónico. 19
- Figura 4. Climatología de la rapidez y frecuencia del viento para la Bahía de La Paz (2001-2011). Datos de la estación meteorológica del CIBNOR “Comitán”, azul cielo: 0.5-2.1 m s⁻¹; verde: 2.1-3.6 m s⁻¹; azul: 3.6-5.7 m s⁻¹; rojo: 5.7-8.8 m s⁻¹. 20
- Figura 5. Serie de tiempo de la rapidez del viento (m s⁻¹) para la Bahía de La Paz del 2008 a 2012. En línea oscura se presenta un promedio móvil de 11 días y en la línea punteada de color azul datos diarios..... 21
- Figura 6. A) Serie de tiempo de datos diarios de la temperatura superficial del mar (°C), derivados de imágenes satelitales, B) promedio móvil (10 días) de las anomalías térmicas (calculadas entre 2003-2012). Se muestran los valores para el periodo 2008-2012..... 22
- Figura 7. Perfiles verticales de la temperatura (°C) obtenida por un perfilador CTD, para los años A) 2009, B) 2010 y C) 2012. 23
- Figura 8. Patrón estacional (2005-2014) de; A) la distribución vertical de la temperatura (°C), B) salinidad (ups) y C) densidad (kg m⁻³), para Cuenca Alfonso. 24
- Figura 9. Patrón estacional (2005-2014) de los tipos de agua al interior de la Bahía de La Paz. A) grafica T-S, construida con datos mensuales (2005-2014), B) grafica T-S, serie de tiempo del 2008 a 2012 (ver más adelante) y C) distribución vertical interpolada en el tiempo. AST=Agua superficial tropical; AeST= Agua evaporada Superficial Tropical; AGC= Agua del Golfo de California; ASsSt= Agua Subsuperficial Subtropical. Las líneas de color rojo identifican las isotermas de 18 y 28°C..... 25
- Figura 10. A) Temperatura superficial del mar (TSM) derivada de satélite e in situ. B) Perfil vertical de temperatura (°C), C) salinidad (ups) y D) densidad (kg m⁻³) en Cuenca Alfonso durante 2009 a 2012. 26
- Figura 11. Variabilidad de los tipos de agua presentes en Cuenca Alfonso durante 2009-2012. Línea de color roja equivale a la isoterma de 19 y 28 °C. Los incisos presentes dentro de la lámina corresponden a: A) AGC; B) AST; C) ASsSt y D) AmS. Nota: la identificación del AeST en la figura no fue posible dado la resolución de la imagen. 27
- Figura 12. A) Patrón estacional (2006-2014) de la profundidad del disco Secchi (m) y la desviación estándar y B) variabilidad de la profundidad del disco Secchi (m) franja gris y coeficiente de atenuación (Kd: m⁻¹) en línea azul en Cuenca Alfonso durante 2009-2012.28
- Figura 13. Área de color azul claro representa zona eufótica (100 a 0.1% E₀), por debajo de ella se representa en color gris. Línea oscura corresponde a la profundidad (m) de la capa de mezcla para Cuenca Alfonso, durante 2009-2012..... 29

Figura 14. Distribución vertical y temporal de nutrientes disueltos: A) nitrato (NO_3 μM), B) ácido silícico (SiO_2 μM), C) fosfato (PO_4 μM) y concentración de nutrientes integrados de la zona eufótica (100-0.1% Eo); D) nitrato (NO_3 mmol m^{-2}), E) ácido silícico (SiO_2 mmol m^{-2}), F) fosfato (PO_4 mmol m^{-2}) de la columna de agua para Cuenca Alfonso durante 2009-2012.	30
Figura 15 Distribución vertical y temporal de nutrientes disueltos: A) nitrito (NO_2 μM), B) amonio (NH_4 μM), C) urea (μM) y concentración de nutrientes integrados de la zona eufótica (100-0.1% Eo); D) nitrito (NO_2 mmol m^{-2}), E) amonio (NH_4 mmol m^{-2}), F) urea (mmol m^{-2}) de la columna de agua para Cuenca Alfonso durante 2009-2012.	31
Figura 16. A) Patrón estacional (2002-2012) de la productividad primaria ($\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) y B) concentración de clorofila (mg m^{-3}) derivadas de imágenes satelitales para Cuenca Alfonso. ST= Estratificado, MZ= Mezcla y RC= Remolino ciclónico.	32
Figura 17. A) Valores integrados de Clo-a (mg Clo-a m^{-2}) y B) Distribución vertical de los valores de clorofila-a (mg Clo-a m^{-3}) en la columna de agua, durante el periodo de estudio (2009-2012) en Cuenca Alfonso.	33
Figura 18. Valor promedio mensual de la productividad primaria ($\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$). La línea punteada corresponde al promedio ($2,510 \text{ mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) de la productividad primaria entre el 2008 y 2012 para Cuenca Alfonso.	34
Figura 19. A) Datos integrados (100-0.1% Eo) y B) distribución vertical de nanoflagelados en la columna de agua durante 2009-2012 en Cuenca Alfonso. Las barras negras horizontales representan ausencia de información en la serie de tiempo.	36
Figura 20. A) Datos integrados (100-0.1% Eo) y B) distribución vertical de dinoflagelados en la columna de agua durante 2009-2012 en Cuenca Alfonso. Las barras negras horizontales representan ausencia de información en la serie de tiempo.	37
Figura 21. Datos integrados de silicoflagelados presentes en la columna de agua durante 2009-2012 en Cuenca Alfonso. Las barras oscuras orientadas horizontales representa la ausencia de información.	38
Figura 22. A) Patrón estacional (2009-2012) de las abundancias integradas (100-0.1% Eo) de las diatomeas planctónicas y B) <i>Pseudo-nitzschia</i> spp., acompañada de la categoría "otros" conformada por 10 especies.	39
Figura 23. A) valores integrados de las abundancia de diatomeas en la zona eufótica (100-0.1% Eo). Las barras negras horizontales representan ausencia de información en la serie de tiempo. B) Concentración de diatomeas en la columna de agua durante 2009-2012, Las barras oscuras horizontales representan ausencia de información en la serie de tiempo.	40
Figura 24. Composición y abundancia de diatomeas representativas de los periodos hidrográficos en la columna de agua en Cuenca Alfonso (2009 a 2012). La barra oscura horizontal representa la ausencia de información en la serie de tiempo.	41
Figura 25. Contenido de carbono en diatomeas en Cuenca Alfonso durante 2008-2012. Las barras oscuras horizontales representan ausencia de información en la serie de tiempo.	42
Figura 26. Diagrama de ordenación del Análisis de escalamiento no-paramétrico multidimensional (ENMM) para abundancia de las diatomeas, grupos funcionales (dinoflagelados, silicoflagelados, nanoflagelados) y asociaciones por afinidad por tipos de	

agua (Agua cálida, fría, templada y bentónicas) (puntos azules). Los triángulos en color azul claro representan la activación del remolino ciclónico, triángulos de color verde de la mezcla y triángulos de color rojo el periodo de estratificación.....	43
Figura 27. Patrón estacional (2008-2012) del flujo vertical promedio de diatomeas planctónicas para Cuenca Alfonso. La línea superior a cada barra representa la desviación estándar del flujo vertical para cada uno de los meses. ST= Estratificado, MZ= Mezcla y RC= Remolino ciclónico.	44
Figura 28. Patrón estacional (2008-2012) de las principales especies de diatomeas plantónicas presentes en la trampa de sedimentos en Cuenca Alfonso. ST= Estratificado, MZ= Mezcla y RC= Remolino ciclónico.	45
Figura 29. A) Serie de tiempo del flujo de valvas de diatomeas planctónicas (# valvas $m^{-2}d^{-1}$) y B) anomalías del flujo de valvas de diatomeas planctónicas en Cuenca Alfonso durante 2008-2012. Las barras oscuras horizontales representan ausencia de datos en la serie de tiempo.....	46
Figura 30. Composición de las diatomeas plantónicas representativas del flujo vertical durante 2008-2012 en Cuenca Alfonso. A) con una distribución temporal mensual y B) agrupado en relación a los periodos hidrográficos. Las barras oscuras horizontales representan ausencia de datos en la serie de tiempo.....	48
Figura 31. Patrón estacional del flujo de carbono aportado por las diatomeas planctónicas en Cuenca Alfonso (2008-2012), Las líneas superiores a cada barra representan la desviación estándar para cada uno de los meses. ST= Estratificado, MZ= Mezcla y RC= Remolino ciclónico.	49
Figura 32. Flujo de carbono ($mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$) aportado por las diatomeas (A), Flujo de carbono orgánico total ($mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$; fuente: Silverberg <i>et al.</i> , 2014, programa CATS) (B) y aporte de carbono orgánico (%) por diatomeas respecto al flujo carbono orgánico total durante el periodo de estudio en Cuenca Alfonso (2008-2012). Las barras oscuras horizontales representan ausencia de información en la serie de tiempo.	51
Figura 33. Taxa que contribuyen al flujo vertical de carbono aportado por diatomeas ($mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$) en relación a los periodos hidrográficos durante 2008-2012, en Cuenca Alfonso. La barra oscura horizontal representa la ausencia de información en la serie de tiempo.....	52
Figura 34. Factor de hundimiento durante el periodo de estudio (2009-2012), en Cuenca Alfonso.	54
Figura 36. Promedios móviles de 5 puntos de las series de tiempo de: A) las cargas del primer factor (la línea azul) comparado con el índice climático (línea roja) de la oscilación del Pacífico Norte (PDO por sus siglas en ingles) y B) distribución temporal de los puntajes factoriales de las diatomeas asociadas a éste factor. Las barras horizontales negras representan ausencia de información.....	55
Figura 37. Promedios móviles de 5 puntos de las series de tiempo de: A) las cargas del segundo factor (la línea azul) comparado con el índice climático (línea negra) de El Niño Modoki y B) distribución temporal de los puntajes factoriales de las diatomeas asociadas a éste factor. Las barras horizontales negras representan ausencia de información.....	56

Figura 38. Promedios móviles de 5 puntos de las series de tiempo de: A) las cargas del tercer factor (la línea azul) comparado con el índice climático (línea verde) de la oscilación del Giro del Pacífico Norte (NPGO por sus siglas en inglés) y B) distribución temporal de los puntajes factoriales de las diatomeas asociadas a éste factor. Las barras horizontales negras representan ausencia de información. 57

Figura 39. Promedios móviles de 5 puntos de las series de tiempo de: A) las cargas del quinto factor (la línea azul) comparado con las anomalías de la productividad primaria satelital (línea negra) y B) distribución temporal de los puntajes factoriales de las diatomeas asociadas a éste factor. Las barras horizontales negras representan ausencia de información. 57

Figura 39. Porcentaje de sobre o sub-estimación de la productividad primaria estimada a partir de imágenes satelitales y estimaciones directas usando ^{14}C , durante el periodo de estudio (2008-2012) para Cuenca Alfonso..... 73

Figura 40. Relación entre la productividad primaria derivada de imágenes satelitales (previamente ajustada con valores *in situ*) y el carbono orgánico aportado por las diatomeas, se presenta su respectiva regresión lineal (línea negra) exhibiendo el modelo lineal y el R^2 , respectivo. 74

GLOSARIO

BIOCENOSIS: comunidad biótica, conjunto de organismos de todas las especies coexistentes dentro de un espacio definido que se llama biotopo, el cual ofrece condiciones ambientales necesarias para la supervivencia de los organismos.

BIOMASA: materia orgánica total de los seres que viven en un lugar determinado, expresado en peso por unidad de área o de volumen. Puede ser expresado como el peso celular, contenido del plasma celular o en unidades de carbono.

CAPA DEFICIENTE DE OXÍGENO: estrato de la columna de agua, cercana a la superficie con niveles de oxígeno en niveles hipoxicos ($0.4\text{--}1.4 \text{ ml O}_2 \text{ L}^{-1}$). Estas condiciones se generan por la convergencia de valores elevados de producción de materia orgánica y remineralización, aunados a una pobre ventilación del sitio.

PATRÓN ESTACIONAL: corresponde a la fenología del ciclo anual promedio de la variabilidad temporal de una variable física, química o biológica, enmarcada en una escala espacial.

PALEOCLIMATOLOGÍA: especialidad de la ciencia que se encarga de la reconstrucción de las características climáticas, causas y efectos del clima antes de que se dispusieran de registros de variables ambientales instrumentales (temperatura, precipitación, entre otros).

CONSUMIDOR PRIMARIO: organismo que se alimenta de materia orgánica de origen vegetal (productores primarios) o microalgas, categorizado como herbívoro.

REMINERALIZACIÓN: procesos bioquímicos que dan lugar a la degradación de la materia orgánica inerte en compuestos inorgánicos más sencillos o elementos biodisponibles en el ambiente.

SEDIMENTOS LAMINADOS: secuencia sedimentaria continua de alta resolución preservada en ambientes sedimentarios con suficientemente bajas concentraciones de oxígeno (disóxicas) y alta tasa de sedimentación y productividad primaria en las aguas superficiales. Se caracterizan por presentar una estructura laminar con un par de láminas (clara y oscura) construidas durante un ciclo de sedimentación. Dependiendo de las condiciones del sitio el par de láminas representará un ciclo anual (varvas) o uno mayor.

TANATOCENOSIS: conjunto de restos y/o señales de las asociaciones de organismos (biocenosis), que resulta de la acumulación después de su muerte.

TAFONOMÍA: Sub-disciplina de la paleoecología enfocada en describir las rutas que afectan la preservación del registro fósil, así como a investigar los procesos de necrolisis, estratificación y diagénesis del material orgánico en los ambientes modernos.

VARIABILIDAD CLIMÁTICA: se refiere a variaciones en el estado medio dentro de un régimen climático, en todas las escalas temporales y espaciales.

ZONA DE MÍNIMO OXÍGENO: región del océano de extensión y profundidad variable, donde la concentración de oxígeno disuelto es menor a $0.5 \text{ ml O}_2 \text{ L}^{-1}$.

ZONA EUFÓTICA (Z_{eu}): columna de agua por encima del 1% de la irradiancia superficial, sin embargo esta definición es arbitraria, por lo que para algunas regiones se extiende hasta el 0.1% ya que se ha demostrado que el proceso de fotosíntesis ocurre entre el 1 y 0.1% de la irradiancia superficial.

I. RESUMEN

Dado que los estudios retrospectivos (paleoclimáticos) basados en diatomeas conservadas en registros sedimentarios laminados, deben de estar sustentados en el conocimiento ecológico de cada una de las especies. En el presente estudio durante 2008-2012, se investigó de manera integral la ecología, el transporte vertical y pérdida de información tanto cuantitativa como cualitativa de sus eventos de producción, durante el proceso de hundimiento desde la zona eufótica (Z_{eu}), así como su contribución en la exportación de carbono orgánico, en Cuenca Alfonso, Bahía de La Paz. Para la Z_{eu} , se determinó que su ciclo estacional es bimodal, acoplado a las condiciones hidrográficas y que coincide con la variación temporal de la productividad primaria. Sus abundancias fluctuaron entre 1.5×10^8 y 5.2×10^{10} cél m^{-2} e inician sus proliferaciones (*Chaetoceros* [Hyalochaete], *Thalassiosira* spp.) con la mezcla (noviembre-diciembre) y alcanzan sus máximas abundancias (*Chaetoceros* [Hyalochaete], *Pseudo-nitzschia* spp. y *Thalassionema* spp.) en mayo. La estacionalidad descrita se refleja en los flujos, los cuales a pesar de disminuir en 3 órdenes de magnitud, ubican a Cuenca Alfonso dentro de los sitios altamente productivos. La sustitución de especies y la alta variabilidad interanual observada, con decrementos importantes en la producción y flujos a finales del 2009 y 2010, son atribuidas al forzamiento climático ejercido sobre la región. A partir de la composición del flujo vertical se identificaron distintos modos de variación que se correlacionaron con los índices de la variabilidad climática PDO, NPGO y El Niño Modoki lo que explica la incursión de especies tanto de latitudes altas (*Corethron* spp., *T. oestrupii*) como bajas (*Nitzschia interruptestriata*, *Thalassiosira poro-irregulata*). Su confluencia resalta la complejidad de la zona y confirma el valor que tienen las diatomeas en: a) la bomba biológica, ya que aportan 3% (\bar{x} : 44.7 mg C $m^{-2} d^{-1}$) al flujo de carbono orgánico total, y b) como indicadores de la variabilidad climática y productividad primaria. La pérdida de información (98%) durante el hundimiento puede ser atribuida a la ausencia en la trampa de 49 taxa, de los observados en la Z_{eu} . Así como 58 taxa encontrados en la trampa pero no en la Z_{eu} . Lo cual sugiere que la disolución, fragmentación y magnificación son factores decisivos que contribuyen a estas diferencias y deben ser tomados en cuenta en estudios paleoclimáticos.

ABSTRACT

Since the retrospective studies (paleoclimatic) based on diatoms that are preserved in laminated sedimentary records must be substantiated by the ecological knowledge of each of the species. In the present study, during 2008-2012, a comprehensive research was made on ecology, vertical transport, and information loss of both qualitative and quantitative data of production events during the sinking process, starting from the euphotic zone (Z_{eu}), as well as its contribution on the organic carbon exportation in Alfonso Basin, La Paz Bay. A bimodal seasonal cycle linked to hydrographic conditions was determined from Z_{eu} , which coincides with the seasonal variation of the primary productivity. Their abundances fluctuated between 1.5×10^8 and 5.2×10^{10} cell m^{-2} , and begin to proliferate (*Chaetoceros* [Hyalochaete], *Thalassiosira* spp.) with the mixture (November-December) and achieve its highest abundances (*Chaetoceros* [Hyalochaete], *Pseudo-nitzschia* spp., and *Thalassionema* spp.) in May. Described seasonality is reflected in fluxes that despite decreasing in three orders of magnitude, locate Alfonso Basin within the highly productive regions. The species substitution and the high inter-annual variability observed with important decreases in production and fluxes by the end of 2009 and 2010, are attributed to the climate forcing exerted in the region. According to the vertical flux composition, different types of variation were identified, these were correlated to PDO, NPGO, and El Niño Modoki climate variability indices, which explains the incursion of species in both high (*Corethron* spp., *T. oestrupii*) and low latitudes (*Nitzschia interruptestriata*, *Thalassiosira poro-irregulata*). Its confluence enhances the complexity of the zone and confirms the value of diatoms in: a) the biological pump, given they provide 3% (\bar{x} : 44.7 mg C $m^{-2} d^{-1}$) to the total organic carbon flux, and b) as indicators of climatic variability and primary productivity. The information loss (98%) for sinking may be attributed to the absence of taxa (49) of those observed in the Z_{eu} , 58 animals also found in the trap but not in Z_{eu} , this suggests that the dissolution, fragmentation, and magnification are decisive factors that contribute to these differences and must be taken into account in paleoclimatic studies.

Palabras clave: flujos de diatomeas, carbono exportado, patrón estacional, condiciones hidrográficas, variabilidad climática, paleoclimatología.

II. INTRODUCCIÓN

En las regiones subtropicales, la variabilidad de las condiciones físicas, químicas y biológicas durante el curso de un año provoca cambios significativos en la composición y biomasa del fitoplancton incrementando la complejidad de los ecosistemas (Guillar & Kilham, 1977; Margalef, 1978; Barton *et al.*, 2010a; Barton *et al.*, 2010b; Huisman, 2010; Schuter *et al.*, 2012). Estas variaciones también influyen sobre la capacidad de retención y eficiencia de la red trófica, que a fin de cuentas, van a establecer la cantidad y calidad del flujo vertical de la materia orgánica (Barton *et al.*, 2010a; Barton *et al.*, 2010b; Huisman, 2010; Zúñiga *et al.*, 2011). En tal caso las diatomeas aportan alrededor de 60% del flujo de carbono orgánico particulado (Romero & Armand, 2010; Zúñiga *et al.*, 2011) y contribuyen entre 35 y 80% de la asimilación de carbono en ambientes costeros y de surgencia (Romero *et al.*, 2009; Shukla *et al.*, 2009; Villegas-Aguilera, 2009; Romero & Armand, 2010). Por otro lado, la estacionalidad de cualquier ecosistema marino no es estable en el tiempo (Schluter *et al.*, 2012), ya que es afectada por modificaciones antropogénicas o variabilidad climática (Thunell *et al.*, 1996). La variabilidad generada por diversos forzamientos durante un ciclo anual genera una respuesta en las diatomeas, que se integra finalmente en el registro sedimentario y puede ser utilizado para desarrollar modelos robustos de inferencia climática. Esta variabilidad, en algunos casos, define que el registro sedimentario conserve una señal modificada, ya que los parámetros que fluctúan estacionalmente determinan que porción de la biota se preserva en ellos (Sancetta, 1990; Thunell *et al.*, 1994; Sancetta, 1995; Thunell, 1998; Martínez-López *et al.*, 2010; Silverberg *et al.*, 2014).

El conocimiento de las preferencias autoecológicas de las especies es necesario para realizar interpretaciones ecológicas del registro fósil y para desarrollar los modelos de inferencia basado en la respuesta de las diatomeas a la variabilidad del ambiente, por lo que es necesario generar series de tiempo de datos ambientales y biológicos de alta calidad para el desarrollo de la línea base de conocimiento (Sancetta, 1992). Una estrategia para lograrlo es recolectar un número grande de muestras y datos ambientales. Para el Golfo de California existen pocos antecedentes de las diatomeas en la columna de agua y su

respuesta ante la estacionalidad (Gómez-Aguirre, 1971; Gilmartin & Revelante, 1978; Brinton *et al.*, 1986; Atilano-Silva, 1987; González-López, 1987). Para Bahía de La Paz existen algunos esfuerzos aislados (Gilmartin & Revelante, 1978; Signoret & Santoyo, 1980; Bustillos-Guzmán & Olivares-González, 1986; Verdugo-Díaz, 2004; Villalejo *et al.*, 2005; Villegas-Aguilera, 2009; Muciño-Márquez, 2010), hasta el establecimiento reciente de un programa de monitoreo en Cuenca Alfonso (CA) desde 2005 (Villegas-Aguilera, 2009; Martínez-López, *et al.*, datos sin publicar). Por lo que la construcción del patrón estacional se encuentra en una fase incipiente aún.

Otra estrategia de muestreo para registrar cambios climáticos y oceanográficos es el uso de trampas de sedimentos. Esta técnica ha resultado un método eficaz para el estudio de la dinámica estacional e interanual de las diatomeas. Muestras colectadas de esta manera pueden proporcionar datos detallados, a escalas temporales de menor magnitud para la calibración de los modelos de inferencia e información importante sobre los procesos tafonómicos. Estudios en la región de interés se han enfocado al entendimiento de la función de las diatomeas planctónicas (Sancetta, 1990; Thunell *et al.*, 1994; Sancetta, 1995; Thunell, 1998; Martínez-López *et al.*, 2010) en el flujo vertical y el significado de la presencia de especies bentónicas en el material colectado con trampas de sedimento (Martínez-López *et al.*, 2004). Este tipo de estudios se reactivó a partir de 2002, con el anclaje de una trampa en Cuenca Alfonso, que inicio la conocida serie de tiempo de la estación CATS (Cuenca Alfonso Time Series Station), la cual sigue operando hasta la fecha.

Una tercera estrategia es la realización de estudios combinados columna de agua-trampa de sedimentos, han sido propuestos como herramientas para establecer el vínculo entre los estudios actuales y paleoclimáticos (Bode *et al.*, 1998; Casas *et al.*, 1999; Olli *et al.*, 2001; Venrick *et al.*, 2003; Varela *et al.*, 2004; Bernárdez *et al.*, 2010). No obstante, han generado evidencia de la modificación sustancial de la señal de la producción de la zona eufótica, debido al consumo y degradación selectiva de especies (que se traduce en información) durante el proceso de hundimiento, como respuesta a las condiciones físico-químicas y biológicas de la columna de agua.

Durante el proceso de hundimiento, se da en términos cuantitativos, una disminución que representa entre el 95 y 98% del flujo total de sílice biogénico aportado por las valvas de diatomeas en los primeros 500 m de profundidad (Romero-Ibarra, 2005; Romero & Armand, 2010). El material particulado restante es integrado al sedimento (Martínez-López *et al.*, 2012). En el proceso de hundimiento actúan diversos factores que modulan la exportación de valvas, tales como la remineralización, fraccionamiento, pastoreo, advección lateral o disolución o la producción de exo-polímeros transparentes (TEP, por sus siglas en inglés). Esto último facilita el hundimiento de las diatomeas al promover la agregación de diversos componentes suspendidos en la columna de agua, lo que aumentan la talla de las partículas y su densidad, y por lo tanto incrementan su velocidad de hundimiento favoreciendo la conservación eficiente de sus frústulas en el fondo del océano (Thunell, 1998; Shukla *et al.*, 2009; Romero *et al.*, 2009)

Dado que los estudios retrospectivos (paleoclimáticos) basados en diatomeas deben de estar sustentados en el conocimiento ecológico de cada una de las especies, en el presente estudio se investigó de manera integral la ecología, el transporte vertical y pérdida de información tanto cuantitativa como cualitativa de sus eventos de producción durante el proceso de hundimiento desde la zona eufótica, así como su contribución en la exportación de carbono orgánico. Dentro de este contexto el sitio de monitoreo de Cuenca Alfonso cuenta con el programa de series de tiempo, de su tipo, más extenso en México al momento (CATS), en el cual se ha venido desarrollando un esfuerzo en conjunto desde distintas líneas de investigación del CICIMAR que buscan entender la dinámica del material orgánico e inorgánico particulado que compone el flujo vertical de la región de interés y como éste se ve afectado por la variabilidad climática de diferentes escalas temporales. Dentro de este contexto, esta investigación basada en el estudio de las diatomeas, se suma a un esfuerzo sin precedentes en la región que pretende establecer el vínculo entre los estudios actuales y paleoclimáticos para generar el conocimiento ecológico de las diatomeas planctónicas.

Bajo el contexto del programa CATS, durante los últimos 12 años se han generado diversos trabajos enfocados en abordar la estacionalidad y variación

interanual de la materia particulada en hundimiento (Silverberg *et al.*, 2004; Aguirre-Bahena, 2007; Silverberg *et al.*, 2014), así como de elementos traza (Rodríguez-Castañeda, 2008; Choumiline, 2011), isotopos estables (Aguñiga-García *et al.*, 2010), organismos silíceos (Álvarez-Gómez & Martínez-López, 2010; Martínez-López *et al.*, 2012) y calcáreos (Rochin-Bañaga, 2012 y 2014). Con ellos se han identificado una pronunciada estacionalidad y una alta variabilidad de mayor escala (interanual a decadal), en la exportación de las partículas en hundimiento tanto de origen litogénico como biogénico. Donde este último componente está estrechamente relacionado con la dinámica y productividad primaria de la columna de agua (Villegas-Aguilera, 2009; Verdugo-Díaz *et al.*, 2014) y con procesos metabólicos relacionados con las rutas del nitrógeno y con el reciclamiento de la materia orgánica, todos estos mediados por organismos planctónicos (Hakspiel-Segura, 2014; Hakspiel-Segura & Martínez-López, 2014).

III. HIPÓTESIS

La variabilidad temporal de los mecanismos de fertilización de la columna de agua, tales como la profundización de la capa de mezcla y la presencia estacional de un remolino ciclónico, contribuyen a modular la abundancia y diversidad de las diatomeas a escala estacional e interanual, lo cual se va a reflejar en el flujo de diatomeas en sedimentación, como respuesta de la dinámica oceanográfica local en el estrato de la zona eufótica.

IV. OBJETIVO

Establecer el patrón estacional de la producción y composición de las diatomeas en la zona eufótica de Cuenca Alfonso y determinar qué condiciones ambientales y en qué proporción modulan la magnitud de su flujo vertical, con el propósito de ponderar su valor como indicadores indirectas de la producción exportada y de la variabilidad climática de ésta región.

Objetivos específicos

➤ Definir el patrón estacional de la composición específica y abundancia de las diatomeas planctónicas e identificar las condiciones ambientales que modulan estas características de la comunidad fitoplanctónica.

- Establecer la contribución relativa de las diatomeas pelágicas a la variabilidad temporal de la producción primaria de la zona eufótica.
- Estimar la pérdida de información de los eventos de producción primaria durante el proceso de hundimiento vertical de las diatomeas planctónicas.
- Describir el patrón estacional del flujo vertical de diatomeas y cuantificar como estos flujos modulan la exportación de carbono orgánico en Cuenca Alfonso.
- Identificar las asociaciones de diatomeas con potencial para ser utilizadas como indicadores de la variabilidad climática y producción primaria.

V. MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El Golfo de California es considerado como un mar marginal altamente productivo, que constituye la cuenca de evaporación más grande del Océano Pacífico (Lavin *et al.*, 2009), al tiempo que es geológicamente hablando relativamente joven con 3.6 millones de años de formación (Holt *et al.*, 2000). Presenta una serie de cuencas escalonadas que se distribuyen latitudinalmente al interior del Golfo, las cuales incrementan de profundidad de norte a sur, separadas por umbrales transversales. En el norte; cuenca Wagner, Delfín, Tiburón, Sal si Puedes y Canal de Ballenas, se distinguen por estar aisladas de la presencia del Agua Intermedia y Profunda del Pacífico. Al sur las cuencas Guaymas, Carmen. Farallón y La Paz se encuentran influenciadas por el Océano Pacífico. Además se diferencian una serie de cuencas marginales donde se puede resaltar Cuenca Alfonso, como zona de interés inmersa en la Bahía de La Paz (Lavin & Marinone, 2003).

La Bahía de La Paz se localiza en el margen suroccidental del Golfo de California (Figura 1) donde convergen diversas masas de agua, corrientes y vientos de distintas direcciones (Douglas *et al.*, 2007; Álvarez-Gómez, 2010). Esta bahía posee un tamaño aproximado de 75x35 km (Rochin-Bañaga, 2014), donde Cuenca Alfonso presenta un área de 37 km². (24°41' N, 110°39' W y 24°33' N, 110°27' W). Hacia el sur la Bahía de La Paz se comunica con la laguna costera Ensenada de La Paz y hacia el norte con el Golfo de California a través de dos

bocas: Boca grande y canal de San Lorenzo, que están separados por las Islas Espíritu Santo y La Partida. La bahía presenta un gradiente batimétrico que aumenta gradualmente de sur a norte hasta superar la isobata de 400 m, en la cual se encuentra Cuenca Alfonso con una profundidad máxima de 415 m (Nava-Sánchez *et al.*, 2001).

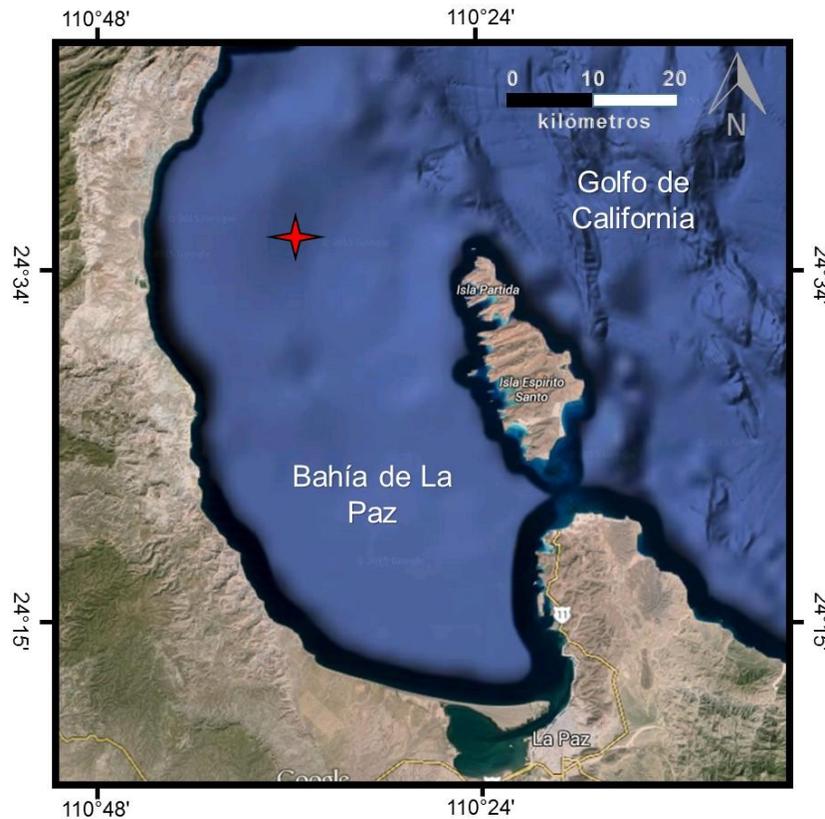


Figura 1. Localización del área de estudio. El símbolo (estrella roja) representa la posición geográfica de la trampa de sedimentos instalada a una profundidad de 300 m.

Características atmosféricas y oceanográficas locales

Al encontrarse la Bahía de La Paz en una región de transición, convergen distintas masas de agua (Tabla 1) dentro de las cuales se han identificado: el Agua Sub-superficial Subtropical (ASsSt) entre los 150 m y el fondo de la cuenca, el Agua del Golfo de California (AGC) entre los 150 m superficiales y el Agua Superficial Tropical (AST), (Obeso-Nieblas *et al.*, 2008; Lavin *et al.*, 2009; Villegas-Aguilera, 2009; Álvarez-Gómez, 2010).

Tabla 1. Masas de agua para el Golfo de California, de acuerdo con Lavin *et al.*, (2009)

Masas de agua	Abreviación	Sal	T °C
Agua Golfo California	AGC	34.9-35.35	14-29.5
Agua Superficial Tropical	AST	34.5-34.9	18-30
Agua evaporada Superficial Tropical	AeST	34.9-35.1	28-30
Agua Subsuperficial Subtropical	AssSt	34.5-34.9	9-18
Agua de menor salinidad (ACC)	AmS (ACC)	34.1-34.5	16-25
Agua intermedia del Pacifico	AIP	34.5-34.8	4-9

Las condiciones hidrográficas prevaletientes en Cuenca Alfonso, son influenciadas por la circulación atmosférica regional (Monreal-Gómez *et al.*, 2001). Encontramos así que durante noviembre y febrero los vientos intensos del noreste ($>5.5 \text{ m s}^{-1}$) enfrían el sistema propiciando el rompimiento de la termoclina estacional dando inicio a un periodo con una capa de mezcla amplia en la columna de agua y la profundización subsecuente de la termoclina y haloclina (Obeso-Nieblas *et al.*, 2008). Este fenómeno favorece el ingreso de nutrientes provenientes del fondo a la zona eufótica (Villegas-Aguilera, 2009). Entre marzo y abril se debilitan los vientos del noroeste y empieza a calentarse el sistema, la capa de mezcla se hace más estrecha cuando se forma un remolino ciclónico entre abril y julio (Monreal-Gómez *et al.*, 2001; Coria-Monter *et al.*, 2014; Hakspiel-Segura, 2014) que puede seguir activo incluso hasta agosto (Monreal-Gómez *et al.*, 2001). En mayo de 2005 la capa de mezcla alcanzó la menor profundidad (19 m), pero la profundidad de la zona eufótica (0.1% de radiación solar) se registró por debajo de la capa de mezcla (25 m), favoreciendo un máximo sub-superficial de clorofila-a (Verdugo-Díaz *et al.*, 2006). Para los meses de junio a octubre se registra la disminución de la capa de mezcla, así como una pronunciada termoclina y haloclina superficial (50 m) como resultado de la intensa radiación (Villegas-Aguilera, 2009).

Cuenca Alfonso se ubica al noroeste de la Bahía de La Paz. Esta es una depresión alargada con umbral (250 m) que alcanza una profundidad máxima de 415 m (Nava-Sánchez *et al.*, 2001). Exhibe concentraciones de oxígeno cercanos

a 5 ml L^{-1} en los primeros 50 m de profundidad, la profundidad de la oxiplota de 1.4 ml L^{-1} , que representa el límite superior de la zona hipóxica que fluctúa en el tiempo de profundidad (50 y 150 m) alcanzando su máxima profundidad durante la activación del remolino y una concentración cercana a 0.1 ml L^{-1} en profundidades superiores a 200 m (Hakspiel-Segura, 2014), lo que limita el crecimiento de comunidades bentónicas (González-Yajimovich *et al.*, 2005) y favorecen la depositación natural del material orgánico en forma de láminas, cuyo tiempo de formación de cada par (lamina clara y oscura) representa un tiempo aproximado de 3 años (Álvarez-Gómez, 2010). Los mecanismos que determinan la estructura laminar de este registro se encuentran aún en debate, sin embargo, se ha propuesto que las láminas oscuras ricas en material terrígeno, se forman bajo condiciones de ENSO, mientras que las láminas claras corresponden a periodos de alta productividad o condiciones de sequía (Álvarez-Gómez, 2010). Estas características y su localización, definen la sensibilidad de este sitio para registrar la confluencia de señales climáticas de latitudes altas y bajas (Martínez-López *et al.*, 2012).

Periodo de estudio

El presente estudio incluye muestras actuales colectadas en la zona central de Cuenca Alfonso ($24^{\circ} 35' \text{ N}$ y $110^{\circ} 36' \text{ W}$) procedentes de la columna de agua (muestras discretas), así como muestras continuas obtenidas por una trampa de sedimentos. El esfuerzo de muestreo mensual en la columna de agua corresponde a dos periodos (marzo 2009-enero 2011 y febrero 2012-noviembre 2012). Para el flujo vertical (trampas de sedimentos) la colecta se efectuó entre el 2008 y 2012, con una ausencia de información entre mayo 2010 y agosto 2011, con una resolución temporal de 7 a 17 días y solo un número reducido de muestras (11) con una resolución mensual.

Datos satelitales y meteorológicos

Con el propósito de incrementar el marco de referencia temporal, se utilizaron series de tiempo del 2002 al 2012 derivadas de sensores remotos para establecer las climatologías de la temperatura superficial del mar (TSM), la

concentración de Clorofila-a (Clo-a) y la productividad primaria (PP). Se procesaron datos del viento desde 2001 a 2011 obtenidos a partir de la estación meteorológica El Comitan (CIBNOR). Las variables ambientales y oceanográficas se contextualizaron temporalmente a las condiciones hidrográficas reportadas para Cuenca Alfonso en múltiples publicaciones científicas (Martínez-López *et al.*, 2001; Monreal-Gómez *et al.* 2001; Reyes-Salinas *et al.*, 2003; Salinas-González *et al.*, 2003; Verdugo-Díaz, 2004; Obeso-Nieblas *et al.* 2004; Villegas-Aguilera, 2009; Verdugo-Díaz, *et al.*, 2012; Martínez-López *et al.*, 2012; Hakspiel-Segura, 2014). Estas climatologías se obtuvieron utilizando información derivada de los sensores remotos de SeaModis, SeaWifs y Modis-Aqua, respectivamente. La productividad primaria se estimó usando el Modelo de producción vertical generalizado (VGPM) propuesto por Behrenfeld & Falkowski, (1997). La resolución espacial y temporal que se manejó para las imágenes fue de 1 km y 8 días respectivamente. La zona de la cual se extrajeron los datos se delimitó a un área de 37.74 km² que corresponde con la extensión aproximada de Cuenca Alfonso (24°41' N, 110°39' W y 24°33' N, 110°27' W).

Columna de agua

Trabajo de campo

El monitoreo de la columna de agua se llevó a cabo en el centro de Cuenca Alfonso (coordenada) en una embarcación con motor fuera de borda (panga). Las muestras de fitoplancton en la columna de agua se colectaron mensualmente durante los periodos comprendidos entre marzo de 2009-enero de 2011 y febrero-noviembre de 2012. Para el primer periodo de la serie se obtuvieron muestras verticales discretas en 7 niveles de luz (100, 55, 33, 10, 3, 1 y 0.1% de la radiación superficial; E₀), mientras que para el segundo periodo fueron 4 niveles (100, 33, 3 y 0.1% E₀). Las profundidades de cada nivel fueron determinadas mediante el coeficiente de atenuación de la luz (K_d) y la profundidad del disco Secchi (Murty, 1969).

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

Donde:

Kd= coeficiente de atenuación de la luz (m⁻¹).

Ps= profundidad de disco Secchi (m)

Z= profundidad (m) en función al (%) de irradiancia en la columna de agua.

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

Donde:

Z= profundidad

Ez= % de irradiancia en la profundidad z

Eo= % de irradiancia superficial (100%)

En cada una de las 7 profundidades se colectó agua utilizando una botella Niskin. De esta se determinó la concentración de nutrientes inorgánicos, clorofila a (Clo-a) y se cuantificó el microfitoplancton (incluidas las diatomeas). El almacenamiento del agua utilizada para los nutrientes y Clo-a, se efectuó en recipientes oscuros de 2 L refrigerándose con hielo, para su transporte y posterior procesamiento en el laboratorio de CICIMAR-IPN. Para la cuantificación del fitoplancton una submuestra de 250 ml fue fijada con lugol al 1% en una botella de vidrio ámbar. Para los perfiles de temperatura (°C) y salinidad de la columna de agua se realizó un lance de CTD a 300 m de profundidad, en cada una de las campañas oceanográficas. Con estos datos se construyeron diagramas T-S para identificar los tipos de agua presentes en el sitio de estudio. De igual manera se calculó la profundidad de la capa de mezcla de acuerdo a lo propuesto por Kara *et al* (2000).

Concentración de clorofila-a

La extracción de clorofila-a (clo-a) se realizó de acuerdo a la metodología establecida por Strickland & Parsons (1972), se filtraron 2 L de agua de cada profundidad a través de membranas de policarbonato de 0.4 µm de diámetro de poro. Posteriormente se depositó en un frasco de centelleo con 10 ml de acetona al 90% durante 24 h. Seguido de su respectiva medición de absorbancia a las longitudes de onda de 665, 645 y 630 nm en un espectrofotómetro marca Perkin

Elmer; serie Lambda 25 UV/Vis. Para la cuantificación de la concentración de Clo- a se utilizó la ecuación propuesta por Jeffrey & Humprey (1975).

Cuantificación de grupos funcionales del fitoplancton

La cuantificación de la abundancia del fitoplancton se realizó mediante el método Utermohl (Hasle, 1978). Para lo cual se extrajeron submuestras de 10 ml y se colocaron en cámaras de sedimentación. Estas se dejaron sedimentar por 24 h, para su posterior análisis cualitativo y cuantitativo. Las observaciones se realizaron en un microscopio invertido de contraste de fases marca *Olympus* CK2, con objetivos 20x y 40x contando e identificando las especies del microfitoplancton, en tanto que los nanoflagelados, no fueron identificados a nivel de especies, solo fueron agruparon en esta categoría. Las abundancias se expresaron en número de células por litro (cél L⁻¹). Del mismo modo, los datos dentro de la zona eufótica (100 a 0.1% E₀) fueron integrados y se expresaron en (cél m⁻²).

Trampas de sedimento

Estructura

La colecta del material en hundimiento se llevó a cabo mediante el uso de una trampa de sedimentos de series de tiempo marca Technicap modelo PPS 3/3 (Figura 2) con un área de abertura de 0.125 m² y un carrusel de 12 botellas colectoras (250 ml de capacidad), que son llenadas con una solución preservadora (compuesta por agua de mar filtrada y formalehído al 4%, la densidad de la solución se incrementa adicionándole 5 g por litro de NaCl de alta pureza) previamente al inicio de la colecta las muestras. La trampa se instaló a 300 m de la superficie mediante un peso muerto (500 kg), en su extremo opuesto contó con 3 boyas que mantuvieron el arreglo verticalmente. A este peso muerto le fue instalado un cabo de polipropileno de ¾" de un km de longitud y en el extremo opuesto se fijó un peso muerto de 60 Kg. Tanto para este peso muerto como la trampa de sedimento se registró la posición geográfica. Tras su recuperación, la totalidad de las muestras se pasaron a través de un tamiz de 1 mm para eliminar al mesozooplancton. Posteriormente se fraccionaron en tubos de centrifuga de 50

ml (Falcon) en 10 partes mediante un fraccionador rotativo, una de las cuales se dispuso para el análisis del fitoplancton silíceo.

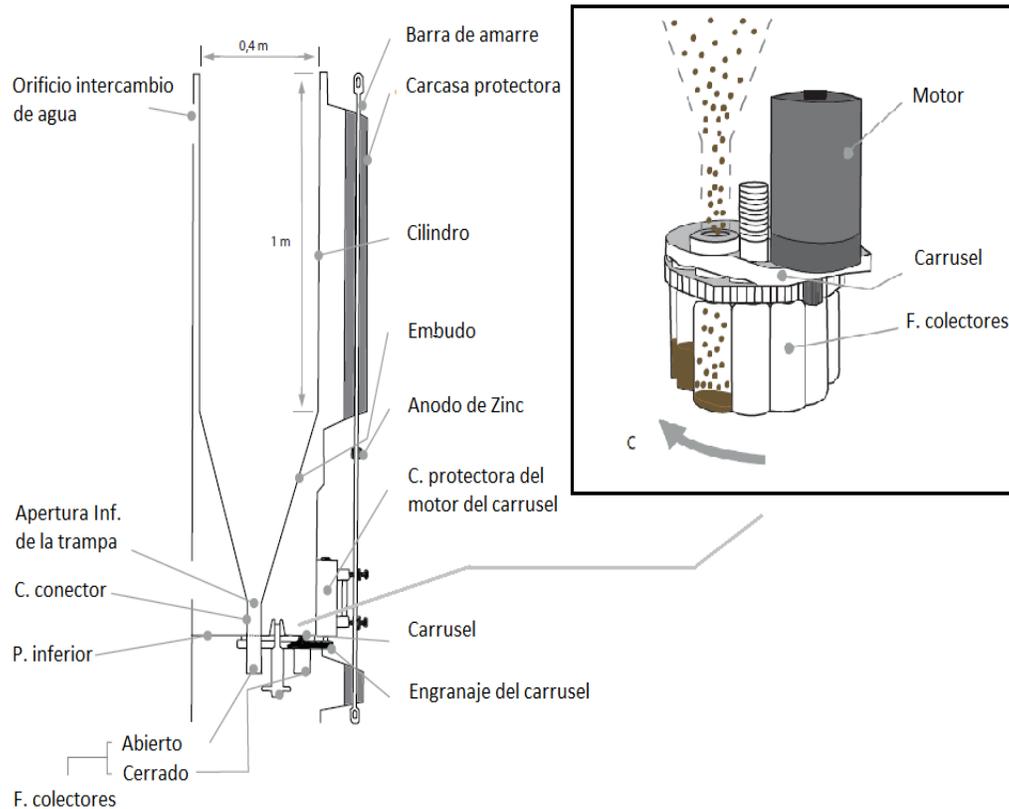


Figura 2. Estructura de una trampa de sedimentos modelo PPS 3/3, con detalle del carrusel colectando material de la columna de agua. Modificado de Rigual (2011).

Procesamiento del material

A partir de las sub-muestras previamente fraccionadas se realizó la limpieza del exceso de NaCl y del formaldehído, haciendo varios enjuagues con agua destilada. Posteriormente, las muestras fueron tratadas con peróxido de hidrogeno (H_2O_2) para eliminar el material orgánico y finalmente se realizaron 2 a 3 enjuagues con agua destilada para detener las reacciones del H_2O_2 . El montaje en preparaciones permanentes, se llevó a cabo a partir de un volumen conocido de material limpio dependiendo de la cantidad de material disponible y densidad de la muestra, el cual fue secado e incluido en resina (Pleurax con alto índice de refracción IR: 1.65). Por último, las valvas de diatomeas fueron cuantificadas e identificadas utilizando un microscopio de contraste de fases marca Zeiss

utilizando objetivos de 40x y 100x. Para la cuantificación de las diatomeas se consideraron aquellas que estuviesen integras o que presentaran más del 50% de las valvas en buenas condiciones (Schrader & Gersonde, 1978), y se transformaron en flujos (# valvas m² d⁻¹) considerando el área de colecta de la trampa y el número de días en que acumuló el material analizado.

Análisis ecológico

Para el análisis de los datos biológicos se utilizaron las especies que en conjunto representaran el 80% de la abundancia y frecuencia de toda la serie de datos. De igual manera, se consideró a las 10 primeras especies determinadas por los índices de importancia relativa (IRI) y de valor de importancia (IVI), los cuales fueron determinados para cada año así como para toda la serie. Con la serie de tiempo se determinó el patrón estacional (climatología) para el flujo total de valvas de diatomeas planctónicas, así como para las especies representativas del flujo en el ciclo anual. Las especies abundantes se agruparon en función a las condiciones hidrográficas que modulan el ambiente de Cuenca Alfonso.

Se determinó el aporte de los géneros más representativos dentro del flujo de valvas, así como de las especies, observándose su comportamiento a lo largo del periodo de interés. Con esta información se determinó el patrón estacional del flujo vertical total de las diatomeas planctónicas, así como de las especies importantes agrupándolas en función a las condiciones hidrográficas que modulan el área de estudio.

Estimación del contenido de carbono

A partir de las especies representativas previamente seleccionadas se procedió a estimar el biovolumen, según lo estipulado por Jun & Dongyan (2003) y Olenia *et al.* (2006). El tamaño mínimo de muestra fue de 30 individuos para cada especie (muestra mínima significativa estadísticamente), ver Tabla 2. A partir del biovolumen obtenido se realizó la conversión a biomasa en unidades de carbono multiplicando por el factor de conversión (pg C Cél⁻¹= 0.288 x volumen^{0.811}) utilizando la ecuación de Menden-Deuer & Lessard (2000).

Tabla 2. Formas geométricas y ecuaciones para calcular el volumen: d = diámetro, h = altura, l = largo, w = ancho

Especies	Forma geométrica	Volumen
<i>tinocyclus senarius</i>	Cilíndrico	$\frac{\pi}{4} * d^2 * h$
<i>Actinocyclus vulgaris</i>	Cilíndrico	
<i>Chaetoceros lorenzianus</i>	Cilíndrico	
<i>Cyclotella caspia</i>	Cilíndrico	
<i>Cyclotella striata</i>	Cilíndrico	
<i>Proboscia indica</i>	Cilíndrico	
<i>Rhizosolenia bergonii</i>	Cilíndrico	
<i>Rhizosolenia pungens</i>	Cilíndrico	
<i>Skeletonema</i> sp.	Cilíndrico	
<i>Thalassiosira eccentrica</i>	Cilíndrico	
<i>Thalassiosira lineata</i>	Cilíndrico	
<i>Thalassiosira</i> spp. <10 μ m	Cilíndrico	
<i>Nitzschia bicapitata</i>	Esferoide	$\frac{\pi}{6} * d^2 * h$
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	Caja rectangular	$l * w * h$
<i>T. nitzschioides</i> var. <i>parva</i>	Caja rectangular	
<i>Chaetoceros</i> spp. (esporas).	P. con base elíptica	$\frac{\pi}{4} * d1 * d2 * h$
<i>Pseudo-nitzschia</i> >3 μ m	P. con base paralelogramo	$\frac{1}{2} * l * w * h$
<i>Fragilariopsis doliolus</i>	P. con base triangular	$l * w * \frac{h}{2}$

Análisis de datos

Con el fin de poder describir la ecología de las diatomeas, y su patrón estacional, es necesario evidenciar los cambios en las variables físicas-químicas como temperatura, salinidad, nutrientes disueltos (NH₄, NO₃, NO₂, SiO₄, PO₃ y urea), y biológicas (abundancia de diatomeas planctónicas, concentración de clo-a). Así mismo se hizo uso de la serie histórica de datos (n=70) de productividad primaria integrados (100-0.1% Eo) (Verdugo-Díaz *et al.*, 2014 y datos sin publicar) Distribuidos trimestralmente a partir de diciembre 2005 a noviembre 2007 y marzo del 2012 a julio de 2014. Para el primer tramo se consideró 7 niveles ópticos y para el segundo 4, previamente descritos. Los datos satelitales se consideraron

para los análisis estadísticos y ecológicos, mientras que los datos “*in situ*” se utilizaron para hacer una corrección a los datos satelitales y reducir la sobre y subestimación de los valores de asimilación de carbono. Realizándose inicialmente análisis exploratorios para definir si estos datos presentan una distribución normal, para posteriormente, definir el patrón estacional de las variables ambientales y diatomeas.

Para conocer las variables ambientales que presentaron una mayor influencia en la serie de tiempo como en las abundancias de los taxa representativos del grupo de las diatomeas (>80% abundancia), como las agrupaciones por afinidad a tipos de agua (Agua cálida, fría, templada) y los grupos funcionales de los dinoflagelados, silicoflagelados y nanoflagelados. Para tal fin se realizó un análisis multivariado denominado escalamiento no-métrico multidimensional (ENMM), utilizando la técnica de Bray-Curtis (Sorensen) para medir la distancia entre los taxa a lo largo de los gradientes de las variables ambientales (Pc_Ord. Ver. N°6).

Para su desarrollo, se consideraron dos matrices (biológica y ambiental); La primera matriz se construyó a partir de 22 taxa (columnas) y 27 meses (filas), mientras la matriz ambiental, incluyó 13 variables ambientales (NO₃, NO₂, NH₄, urea, PO₄, SiO₂, temperatura superficial del mar, salinidad, zona eufótica, profundidad de la capa de mezcla, rapidez del viento (5-8 m s⁻¹), y dos variables cualitativas (tipo de agua y condición hidrográfica) en columnas y 27 meses (filas). A ambas matrices se les realizó una transformación de datos con log (x+1). El análisis de Escalamiento No Métrico multidimensional se realizó considerando 999 interacciones, buscando el menor estrés en el análisis.

Para cuantificar la contribución de las diatomeas a la productividad primaria de la zona de estudio, se estableció una relación entre la productividad primaria y el contenido de carbono en las células utilizando una regresión lineal a partir de los valores integrados de abundancia celular de la zona eufórica y los valores de productividad derivados de imágenes satelitales (Clarke & Gorley, 2006). Por otro lado, para conocer el aporte de COP de las diatomeas al flujo total de COP, se cuantificaron el aporte de carbono de las diatomeas presentes en las trampas y se obtuvo la diferencia entre los flujos del COP y el carbono de las diatomeas. Para

estimar la pérdida de información entre las existencias del agua y el flujo captado por la trampa de sedimentos, fue necesario hacer las unidades comparables. Para tal caso, se integraron los datos discretos de la columna de agua pasando de #cél L⁻¹ a # cél m⁻² mes⁻¹. Los flujos verticales se obtienen en # valvas m⁻² d⁻¹, y de igual se estandarizaron a 30 días (mes). Finalmente se determinó el cociente depositación anual/ standing stock.

Por último, para la identificación de asociaciones de especies con potencial para ser usadas como indicadoras de variabilidad climática y de producción primaria, se utilizó el análisis multivariado de factores modo “Q” (Clarke & Gorley, 2006). Para definir las asociaciones de diatomeas como indicadoras de variabilidad climática se llevó a cabo la selección de un conjunto de taxa y asociación de especies en función a sus respectivas afinidades por tipo de agua como criterio de agrupación. Donde, se consideraron las especies que aportaron el 80% de la abundancia relativa del ensamble, excluyendo *Pseudo-nitzschia* spp., *Thalassionema nitzschioides* var. *parva* y *T. nitzschioides*; las cuales aportaron el mayor porcentaje al flujo vertical. Con lo cual se obtuvo una matriz de 29 casos (especies y tipos de agua) y 62 variables (periodos de monitoreo), se aplicó un análisis de factores modo “Q”. A la matriz de datos se le realizó un pre-tratamiento calculando las anomalías de las especies y categorías con la finalidad de eliminar la estacionalidad y poder obtener la variabilidad de menor frecuencia.

Para el análisis de factores se utilizó el paquete estadístico Statistica (V.8), considerando los primeros 4 factores. De este análisis se extrajeron los coeficientes de carga “loadings” (representa la importancia de las muestras en cada factor), las puntuaciones factoriales “factor scores” (identifica los taxa importantes asociados a cada factor) y los autovalores “eigenvalores” (porcentaje de variancia explicada por cada uno de los factores), con la finalidad de poder obtener los “modos” o factores de variación identificados a partir de la matriz de datos, así como de identificar las especies o asociaciones relacionadas con cada uno de los factores. Dado que la serie de tiempo de los datos originales, posee segmentos sin datos, se utilizó la herramienta de series de tiempo (Statistica 8) para realizar la reconstrucción de los coeficientes de carga de esos segmentos sin datos, remplazando la ausencia de datos a partir de una interpolación de puntos

cercanos. Posteriormente a la serie completa de los coeficientes de carga se le efectuó un suavizado (promedio móvil de 5 puntos) y por último se les realizó un análisis de correlación con índices climáticos (interanuales y decadales) para poder interpretar cada uno de los factores a partir de las correlaciones obtenidas y de afinidades ecológicas de las especies asociadas a cada factor.

VI. RESULTADOS

Variables meteorológicas

Viento

Para la Bahía de La Paz se estableció el patrón estacional (2001-2011) del viento considerando su rapidez y frecuencia (Figura 3; Figura 4), describiéndose un comportamiento monzónico. De octubre a marzo predominan vientos $> 6 \text{ m s}^{-1}$ provenientes del nor-noroeste (frecuencia 0.5 a 5.5%) que propician la mezcla en la columna de agua. De marzo a abril, se presenta un periodo de transición. A partir de mayo hasta julio los vientos provienen del sur-sureste con una periodicidad menor a 45%. Finalmente en agosto y septiembre, tanto los vientos con magnitudes entre $3.6 - 5.7 \text{ m s}^{-1}$ y los superiores a 6 m s^{-1} se atenúan (frecuencias inferiores al 35% y 1%, respectivamente).

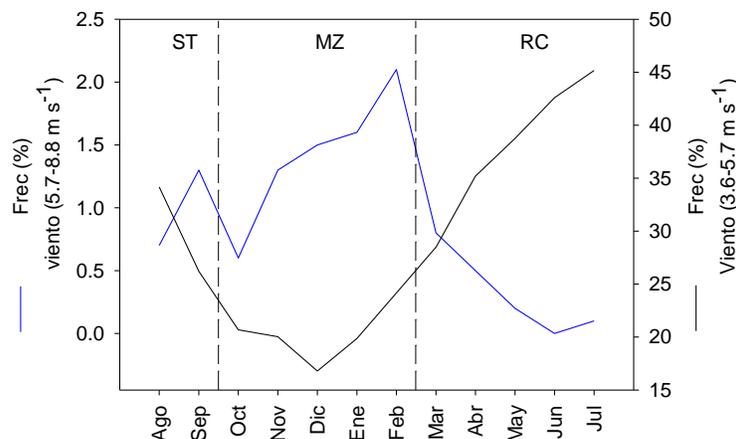


Figura 3. Climatología del viento, frecuencia y magnitud del viento para la Bahía de la Paz (2001-2011) Datos de la estación meteorológica del CIBNOR “Comitan”. ST= Estratificado, MZ= Mezcla y RC= Remolino ciclónico.

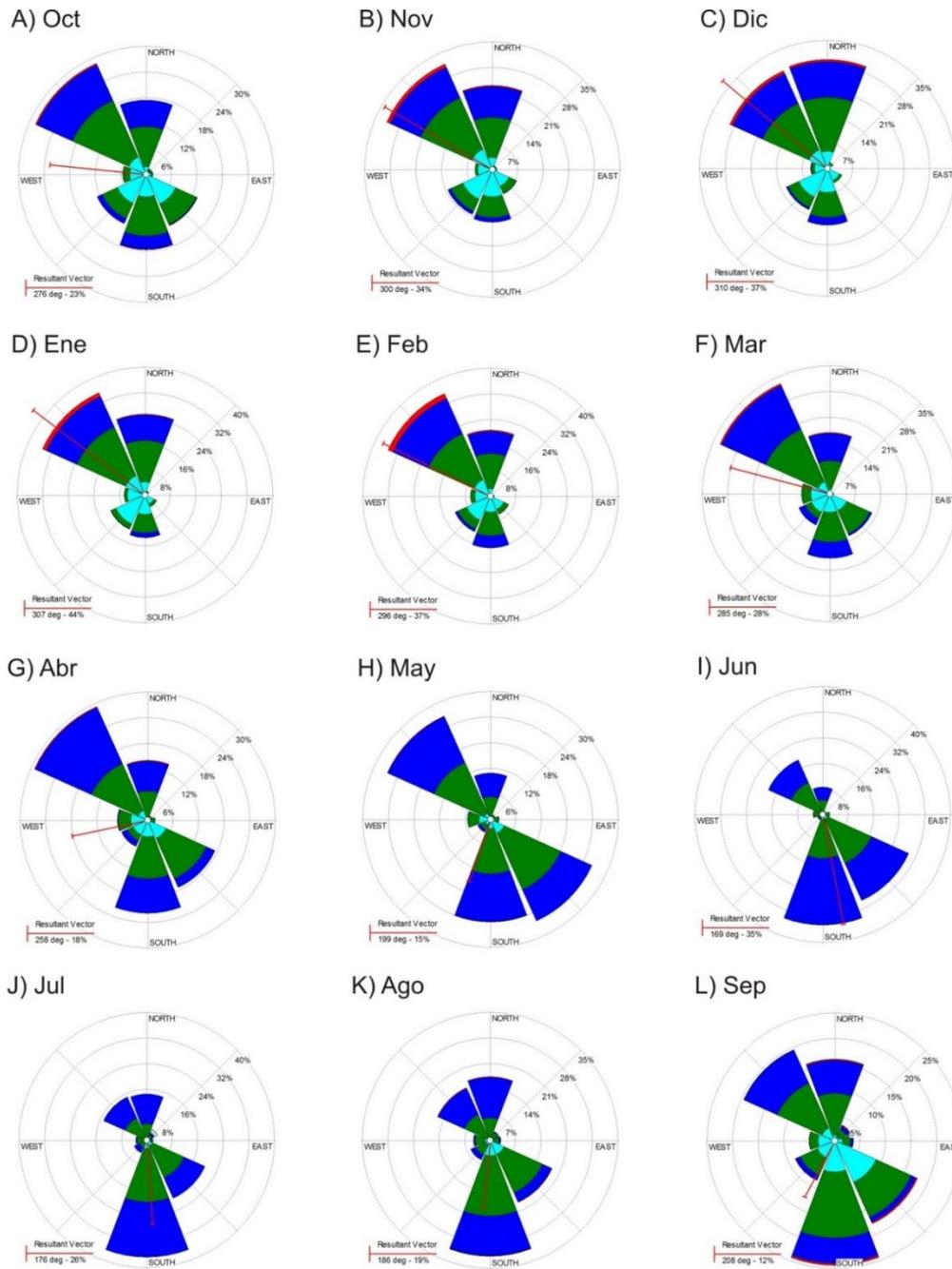


Figura 4. Climatología de la rapidez y frecuencia del viento para la Bahía de La Paz (2001-2011). Datos de la estación meteorológica del CIBNOR “Comitán”, azul cielo: $0.5-2.1 \text{ m s}^{-1}$; verde: $2.1-3.6 \text{ m s}^{-1}$; azul: $3.6-5.7 \text{ m s}^{-1}$; rojo: $5.7-8.8 \text{ m s}^{-1}$.

Para el periodo de estudio (2008-2012) la rapidez del viento en la Bahía de La Paz registró valores promedio de $3.09 \pm 0.99 \text{ m s}^{-1}$, alcanzando valores superiores a 5.8 m s^{-1} durante junio de 2012. Sin embargo, al observar los datos

diarios encontramos que las rachas de viento se presentaron entre octubre y marzo con magnitudes que van desde 5.1 a 8.3 m s⁻¹. Del 2008 al 2011 las condiciones fueron similares, con valores promedios que oscilaron entre 2.86 y 3.01 m s⁻¹. Las diferencias entre años se determinaron para la magnitud y el momento en que iniciaron y se atenuaron las rachas (Figura 5). El 2012 es un año particular ya que, a pesar de registrarse un incremento en las rachas de viento como se observa en la Figura 5, se registró un retraso de 3 meses en las rachas de viento (5.7-8.8 m s⁻¹) iniciando en marzo y alcanzando su máximo en junio. Por otro lado, las rachas de viento entre 3.6 y 5.7 m s⁻¹ presentaron un comportamiento diferente al patrón estacional, presentándose entre diciembre y junio.

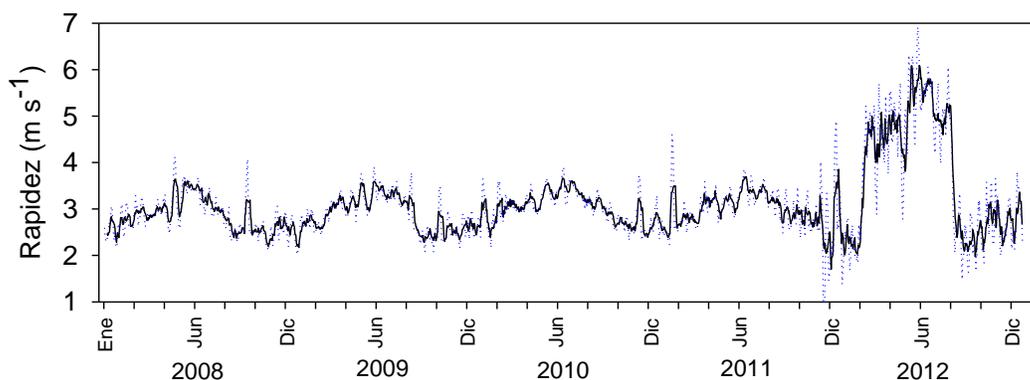


Figura 5. Serie de tiempo de datos diarios de la rapidez del viento (m s⁻¹) para la Bahía de La Paz del 2008 a 2012. En línea oscura se presenta un promedio móvil de 11 días y en la línea punteada de color azul datos diarios.

Climatología y variabilidad mensual de las condiciones oceanográficas

Temperatura superficial del mar

La TSM obtenida a partir de imágenes satelitales (Figura 6A), presentó variaciones entre años, con un valor promedio de 25.19 ± 3.70 °C. Los valores máximos se presentaron entre septiembre y octubre (30.40-32.09 °C), mientras los menores entre enero y marzo (17.79-21.48°C). El mes más cálido de la serie fue septiembre de 2012, en cambio el más frío fue febrero de 2008. Las anomalías térmicas (Figura 6B), representan claramente diferencias tanto en tiempo como en magnitud. De igual forma, se observa un periodo de anomalías positivas entre

2009 y 2010, así como también un lapso de calentamiento entre el segundo semestre del 2010, 2011 y 2012.

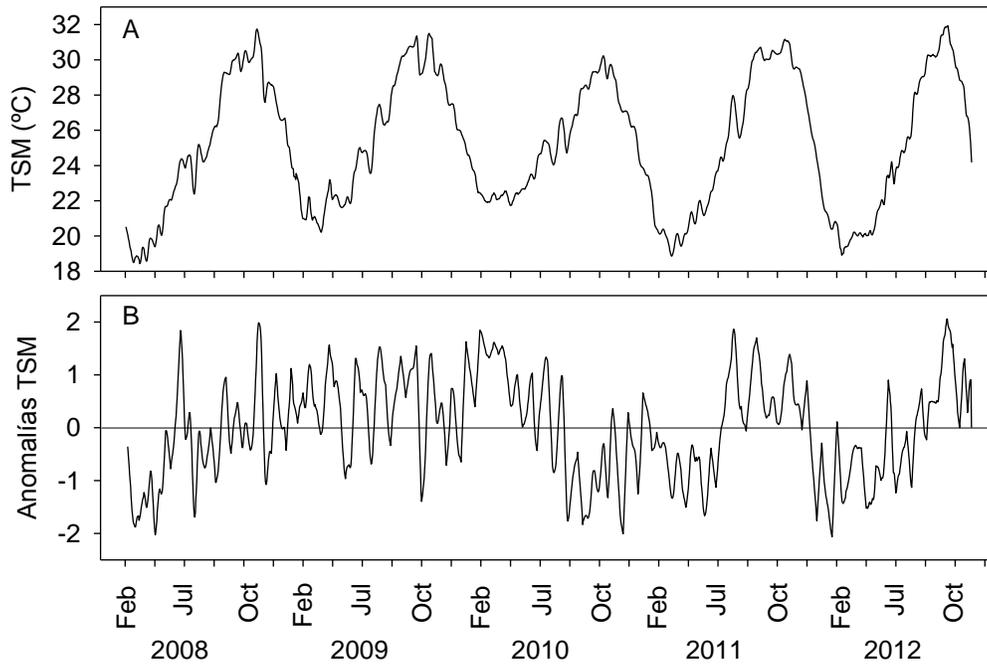


Figura 6. A) Serie de tiempo de datos diarios de la temperatura superficial del mar ($^{\circ}\text{C}$), derivados de imágenes satelitales, B) promedio móvil (10 días) de las anomalías térmicas (calculadas entre 2003-2012). Se muestran los valores para el periodo 2008-2012.

Los perfiles verticales de temperatura muestran una reducción en los valores a medida que se incrementaba la profundidad (Figura 7). De igual manera, con los valores superficiales se identificaron diferencias en los perfiles entre los años, siendo el 2012 el que registró los menores valores de temperatura superficial para el primer semestre. En 2009 y 2012 se observó la separación de los perfiles en dos grupos, que evidencia la estacionalidad del área. En 2010, las diferencias en TSM estacionalmente disminuyeron, solo se observó un cambio gradual de los perfiles en función al calentamiento del sistema.

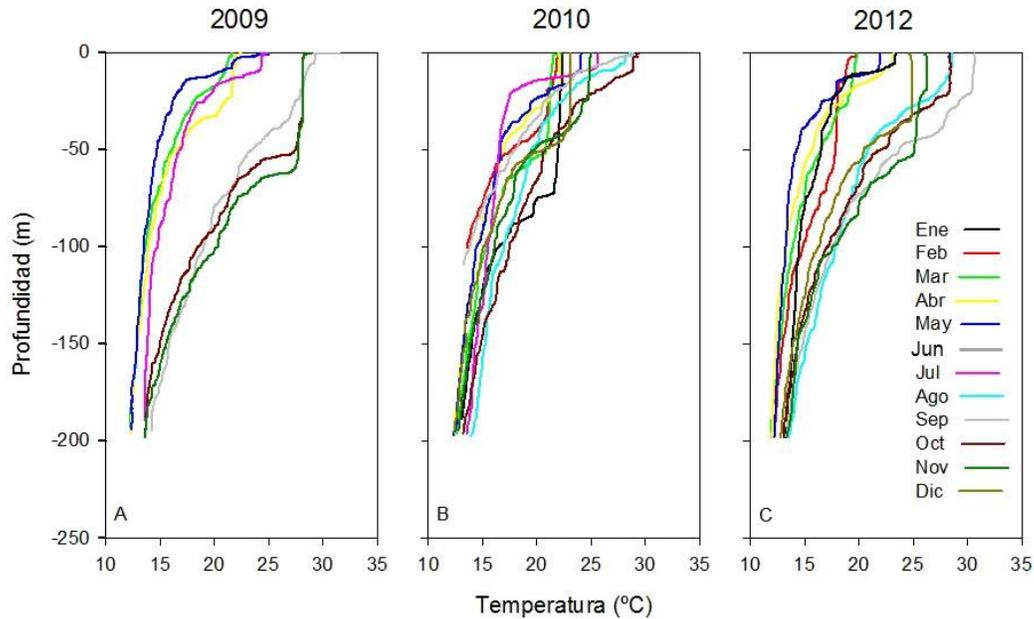


Figura 7. Perfiles verticales de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$) obtenida por un perfilador CTD, para los años A) 2009, B) 2010 y C) 2012.

Estacionalidad de las variables oceanográficas

A partir de los datos obtenidos con el uso de un perfilador oceanográfico (CTD: 2005-2014), se construyeron los patrones estacionales de la distribución vertical de la temperatura, salinidad y densidad ($\sigma\text{-T}$) (Figura 8). Estas variables exhiben la mayor variabilidad en los primeros 100 m de profundidad (Figura 8A). Para los meses de enero a mayo se presentan temperaturas bajas ($<19^{\circ}\text{C}$) bajo condiciones homogéneas en la columna que alcanzan una profundidad de 90 m. Con la evolución de un año promedio la isoterma de los 19°C se hace más somera, debido a la activación del remolino ciclónico. De mayo a junio la capa superficial registra temperaturas superiores a 20°C , que dan lugar a un proceso de calentamiento hasta alcanzar su máxima estratificación ($< 50\text{ m}$) con temperaturas superiores a 28°C entre agosto y octubre. La salinidad registra un núcleo ($>35.1\text{ ups}$) entre noviembre y mayo en los primeros 60 m. Conforme transcurrieron los meses se observó la presencia de un tipo de agua de menor salinidad con características de ATS. A profundidades mayores a 100 m, encontramos la isohalina de 34.9 ups , la cual separó dos tipos de agua (AGC y ASsSt). Agua con valores menores a 34.9 ups que caracteriza al ASsSt se

observa durante abril y junio hasta los 60m (Figura 8B). Por otro lado, la densidad en los primeros 80 m de la columna de agua presenta dos condiciones marcadas. De julio a noviembre (periodo cálido) se registraron las menores densidades (22 y 25 kg m^{-3}), donde la isopicna de 25 kg m^{-3} alcanza una profundidad de 60 m. Mientras que los demás meses se encuentra cercana a superficie (10 m). Ver Figura 8C.

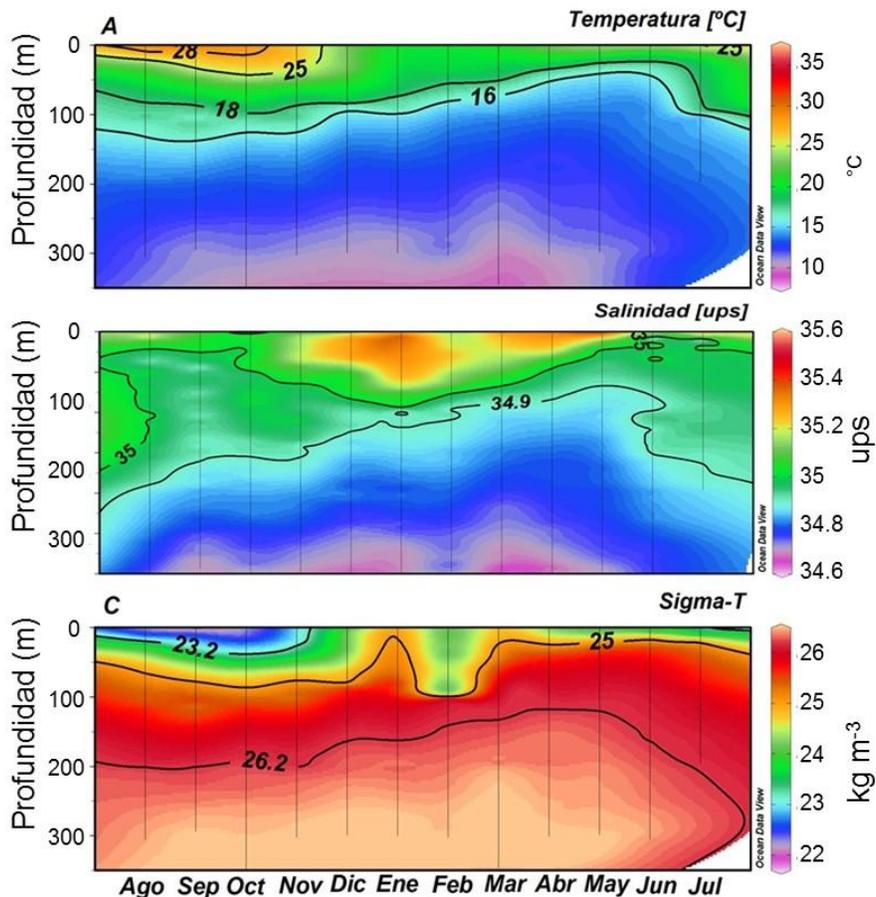


Figura 8. Patrón estacional (2005-2014) de; A) la distribución vertical de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), B) salinidad (ups) y C) densidad (kg m^{-3}), para Cuenca Alfonso.

La climatología de los tipos de aguas presentes en Cuenca Alfonso (Figura 9A, C), se trabajó en función a la propuesta de Lavín *et al.* (2009). De este modo, se identifica de noviembre a mayo la presencia de AGC en los primeros 100 m de profundidad. Entre junio y julio, con el calentamiento del sistema e inversión del viento (sur-sureste) se identifica AST en los primeros metros. A partir de agosto y hasta noviembre el núcleo de AST se observa entre los 20 y 80 m debido a la

aparición del Agua evaporada Superficial Tropical (AeST). El agua Subsuperficial Subtropical (ASsSt) se encuentra presente durante todo el año, alcanzando los 30 m de profundidad durante mayo y junio (Figura 9A, C).

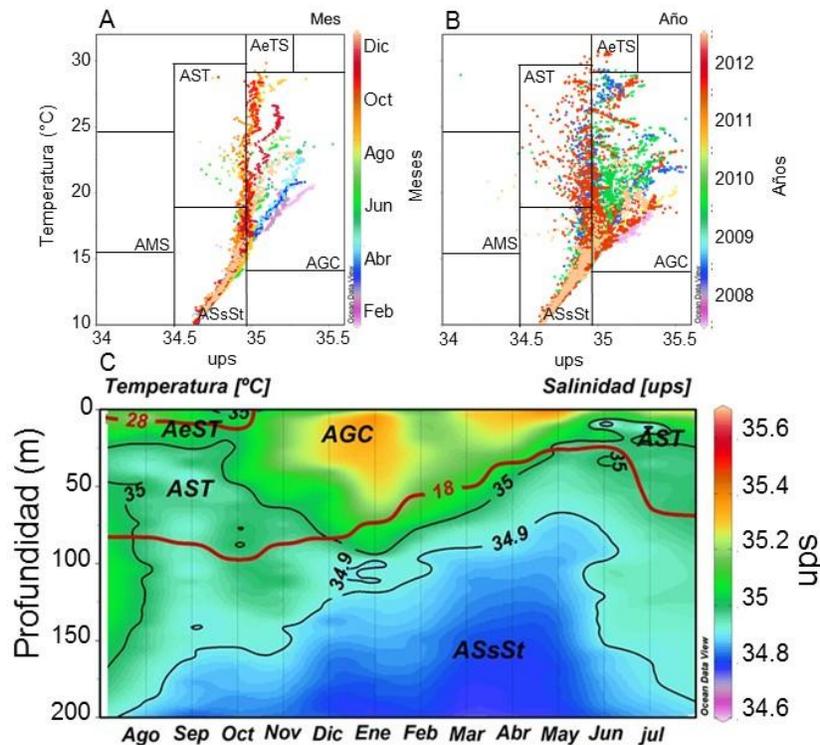


Figura 9. Patrón estacional (2005-2014) de los tipos de agua al interior de la Bahía de La Paz. A) grafica T-S, construida con datos mensuales (2005-2014), B) grafica T-S, serie de tiempo del 2008 a 2012 (ver más adelante) y C) distribución vertical interpolada en el tiempo. AST=Agua superficial tropical; AeST= Agua evaporada Superficial Tropical; AGC= Agua del Golfo de California; ASsSt= Agua Subsuperficial Subtropical. Las líneas de color rojo identifican las isotermas de 18 y 28°C.

La temperatura superficial a partir de las imágenes satelitales mostró que el valor mínimo (19.7°C) se presentó en febrero de 2012 y el máximo (31.5°C) en septiembre de 2009. Estos datos mostraron coherencia con los obtenidos “*in situ*” a un metro de profundidad (Figura 10A). Mientras que la distribución vertical exhibió diferencias en el tiempo e intensidad con el cual se dio el calentamiento de la capa superficial durante los meses de verano. La isoterma de los 18 °C presentó diferencias en la profundidad entre los años. Para los meses de septiembre y noviembre de 2009 alcanzó una profundidad máxima de 90 m en comparación a los demás años que estuvo más somera (Figura 10B). Los perfiles

de salinidad muestran cambios en la profundidad de la isohalina de 34.9 ups entre periodos (Figura 10C). En este sentido, está isohalina se presentó entre los 40 y 200 m. En 2012 se registró la incursión anómala de una tipo de agua con salinidades menores (< 34.9 ups) desde los 90 m hasta la superficie para los meses de septiembre-noviembre con el núcleo a 50 m. Por otro lado, se observó un incremento de los valores de salinidad a nivel superficial para los meses de invierno, sin embargo esta situación no se ajustó a solo unos meses en particular, sino que cambió en el tiempo (Figura 10C). Por otro lado, la densidad para los primeros 100 m, fluctuó entre los 22 hasta los 25 Kg m^{-3} , con las isopicnas de 22-24 Kg m^{-3} asociadas a los meses cálidos (agosto-octubre). (Figura 10D).

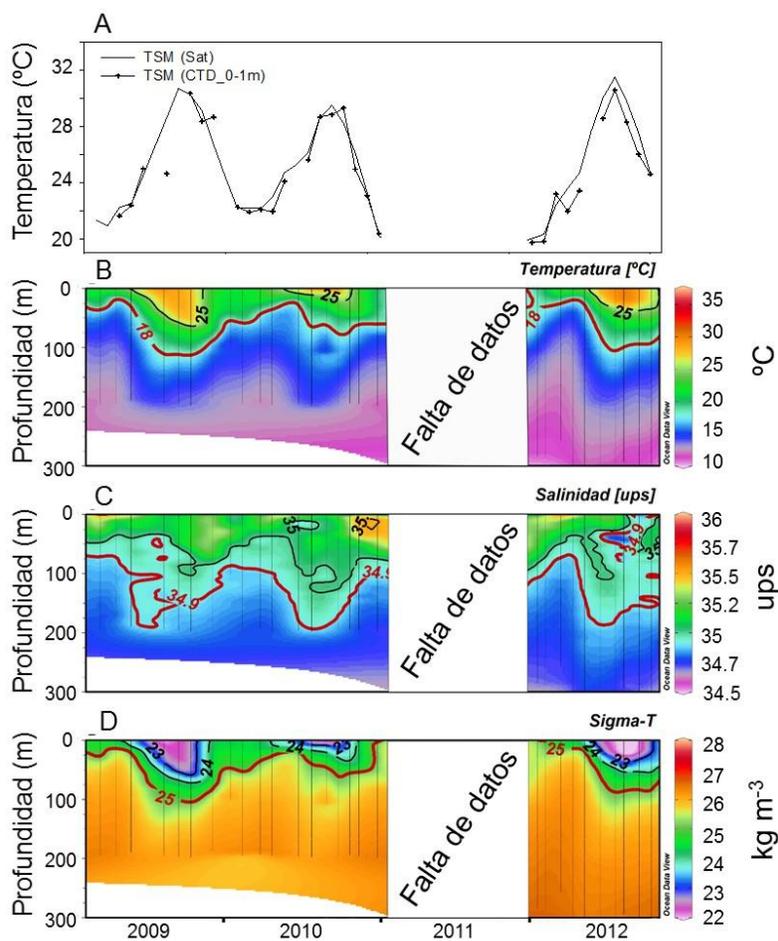


Figura 10. A) Temperatura superficial del mar (TSM) derivada de satélite e in situ. B) Perfil vertical de temperatura ($^{\circ}\text{C}$), C) salinidad (ups) y D) densidad (kg m^{-3}) en Cuenca Alfonso durante 2009 a 2012.

Los tipos de agua presentes en CA exhibieron diferencias marcadas entre los años considerados consecuentes con las variables descritas previamente. En este sentido, el AGC estuvo presente en los primeros 70 m para los años de estudio, modificando su intensidad y persistencia de un año a otro. El AST en 2009 se registró en superficie en agosto y a nivel sub-superficial a partir de septiembre hasta noviembre. Sin embargo, en 2010 se registró a nivel sub-superficial (10 m), ubicándose por debajo del AGC a partir de mayo y extendiéndose hasta diciembre a una profundidad de 50 m. Para el 2012, el AST registró un retraso de tres meses, de acuerdo a lo esperado por la climatología. Una vez presente el AST se distribuyó en la capa superficial (<20 m) y permaneció detectable hasta principio del 2013, lo cual también constituye una situación anómala. Simultáneamente entre octubre-diciembre de 2012, fue notable la presencia alrededor de los 50 m agua modificada de menor salinidad (AmS) que subyace al ATS (Figura 9B; Figura 11).

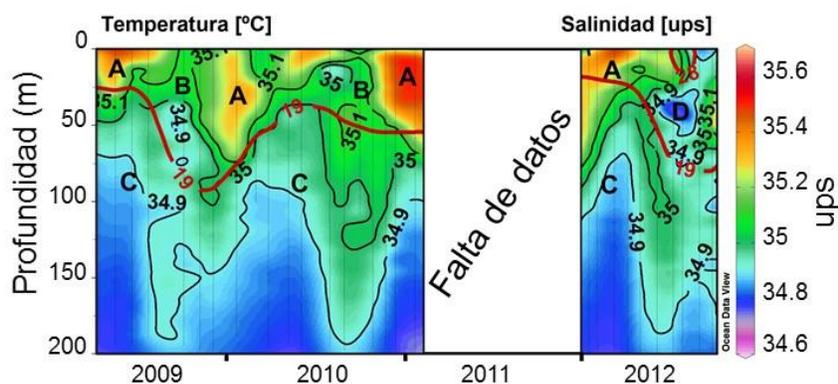


Figura 11. Variabilidad de los tipos de agua presentes en Cuenca Alfonso durante 2009-2012. Línea de color roja equivale a la isoterma de 19 y 28 °C. Los incisos presentes dentro de la lámina corresponden a: A) AGC; B) AST; C) ASsSt y D) AmS. Nota: la identificación del AeST en la figura no fue posible dado la resolución de la imagen.

Profundidad de disco Secchi

El patrón estacional (2006-2014) de la profundidad del disco Secchi se caracterizó por presentar las menores profundidades entre octubre y julio (periodo productivo) con valores que fueron de 10 a 15 m en promedio, con una desviación estándar que fluctuó entre 1 y 6 m. por el contrario entre agosto y noviembre la

profundidad de atenuación estuvo entre 15 y 25 m. La menor profundidad se registró en junio (10 m), mientras que la mayor en octubre (25 m), ver Figura 12A. Durante el 2009 y 2012 la profundidad promedio del disco Secchi fue de 17 m y un K_d de 0.096 m^{-1} . El valor máximo (26 m) se presentó en octubre de 2009, con un valor de K_d de 0.06 m^{-1} (mínimo), mientras que el mínimo (10 m) en mayo de 2012, aunado a un valor de K_d de 0.16 m^{-1} (máximo). Por otro lado, en 2012 se observó la mayor variación en los valores del disco Secchi, registrándose un valor promedio de 16.3 m, el cual fue bajo en comparación a los valores observados en 2010 ($\bar{X}=19.6 \text{ m}$), Figura 12B.

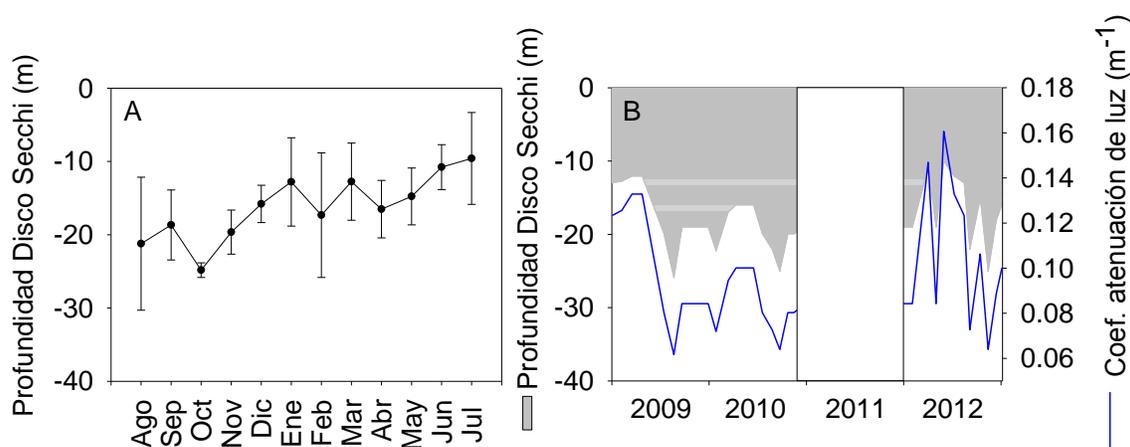


Figura 12. A) Patrón estacional (2006-2014) de la profundidad del disco Secchi (m) y la desviación estándar y B) variabilidad de la profundidad del disco Secchi (m) franja gris y coeficiente de atenuación (K_d : m^{-1}) en línea azul en Cuenca Alfonso durante 2009-2012.

Capa de mezcla

La capa de mezcla para CA presentó una profundidad promedio de 30 m. Alcanzando su máxima profundidad en enero de 2010 y 2011 (85 y 75 m, respectivamente), y disminuyó gradualmente (10 a 20 m en promedio) durante el establecimiento de la estratificación hasta alcanzar su valor mínimo en septiembre de 2010 (4 m). El 2009 y 2010 fueron años que presentaron un comportamiento similar en la profundidad de la capa de mezcla, en cambio el 2012, se caracterizó por registrar los menores valores al ubicarse a 20 m en promedio (Figura 13).

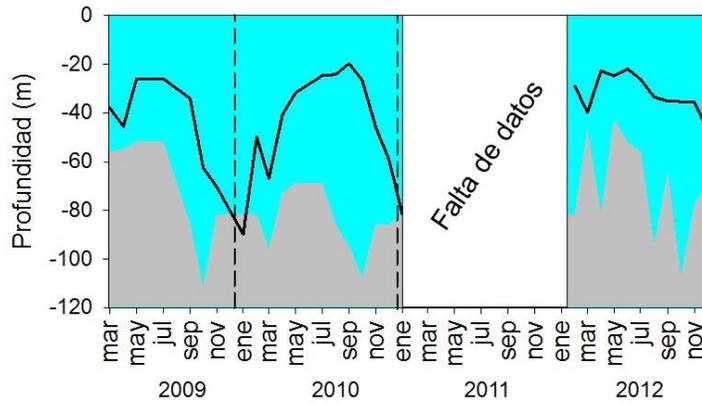


Figura 13. Área de color azul claro representa zona eufótica (100 a 0.1% Eo), por debajo de ella se representa en color gris. Línea oscura corresponde a la profundidad (m) de la capa de mezcla para Cuenca Alfonso, durante 2009-2012.

Nutrientes

La distribución espacial y temporal que exhibieron los nutrientes dentro de la zona eufótica (100-0.1% Eo) determinó diferencias entre los años de interés. Tanto los nitratos (NO_3), ácido silícico (SiO_2) y fosfatos (PO_4) presentaron una distribución similar en el tiempo (Figura 14A, B, C), siguiendo la profundidad de la isopicna de los 25kg m^{-3} , igualmente, se observó que las menores concentraciones se encontraron por encima de ella. Por otro lado, la zona eufótica siempre estuvo por debajo de la isopicna 25kg m^{-3} . Las concentraciones de NO_3 , SiO_2 y PO_4 por encima de la isopicna presentaron valores menores a 5, 10 y 1 μM , respectivamente. Los nitratos entre marzo y julio de 2009 registraron valores mayores a 10 μM a menos de 20 m de profundidad. El silicio presentó un núcleo en superficie con valores superiores a 20 μM (enero [0 m] = 80 μM) de enero-marzo, julio-agosto de 2010 y octubre-noviembre de 2012. Los fosfatos presentaron concentraciones bajas (<1.2 μM) dentro de la zona eufótica, observándose concentraciones < 0.5 μM en los primeros metros de profundidad (10 m).

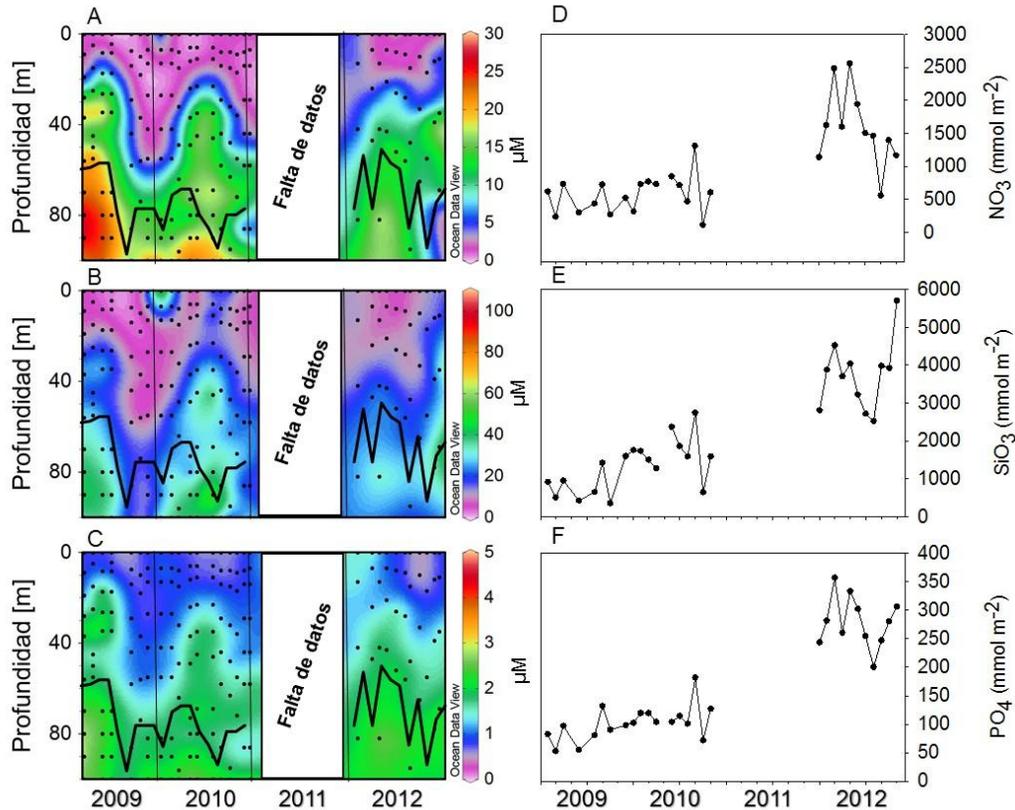


Figura 14. Distribución vertical y temporal de nutrientes disueltos: A) nitrato ($\text{NO}_3 \mu\text{M}$), B) ácido silícico ($\text{SiO}_2 \mu\text{M}$), C) fosfato ($\text{PO}_4 \mu\text{M}$) y concentración de nutrientes integrados de la zona eufótica (100-0.1% E_o); D) nitrato ($\text{NO}_3 \text{mmol m}^{-2}$), E) ácido silícico ($\text{SiO}_2 \text{mmol m}^{-2}$), F) fosfato ($\text{PO}_4 \text{mmol m}^{-2}$) de la columna de agua para Cuenca Alfonso durante 2009-2012.

Las concentraciones de nitritos (NO_2) estuvieron entre 0.02 y 0.99 μM . Concentraciones entre 0.4 y 0.9 μM se registraron en enero de 2010 distribuidas en toda la columna de agua (Figura 15A). A nivel subsuperficial se registraron valores elevados ($>0.2 \mu\text{M}$) a lo largo de todo el año, con un núcleo constante entre mayo y junio. El amonio (NH_4) entre el 2009 y 2010 no presentó diferencias marcadas en las concentraciones dentro de la zona eufótica (Figura 15B), a pesar de observarse núcleos en la base de la Z_{eu} durante mayo (3.3 μM) 2009 y junio (1.8 μM) 2010. En 2012, se observaron concentraciones elevadas en febrero (2.76 μM) a nivel superficial, al igual que de mayo a noviembre (1.4 a 2.68 μM). Por último, la urea presentó poca variabilidad a lo largo del tiempo con valores cercanos a 1 μM (Figura 15C), sin embargo, entre mayo y junio a 35 m se

encontró un núcleo ($>16 \mu\text{M}$). En enero de 2012, se registraron valores elevados desde la base de la zona eufótica ($7.15 \mu\text{M}$; 85m) hasta la superficie ($2.76 \mu\text{M}$).

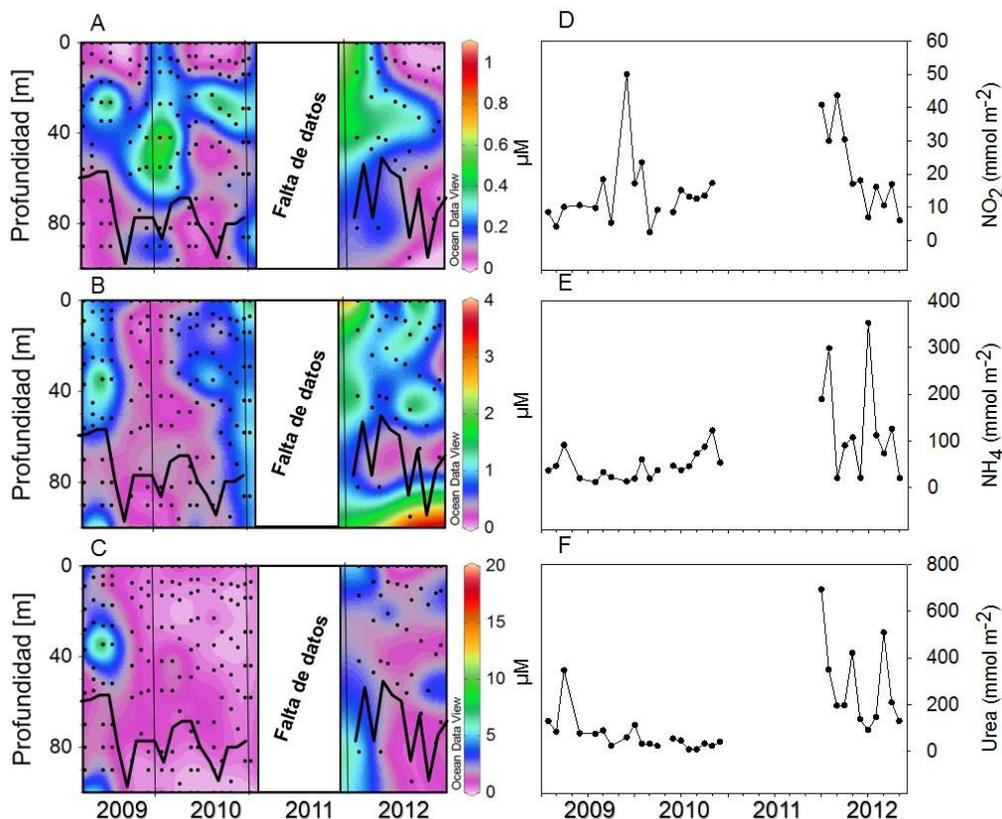


Figura 15 Distribución vertical y temporal de nutrientes disueltos: A) nitrito ($\text{NO}_2 \mu\text{M}$), B) amonio ($\text{NH}_4 \mu\text{M}$), C) urea (μM) y concentración de nutrientes integrados de la zona eufótica (100-0.1% Eo); D) nitrito ($\text{NO}_2 \text{mmol m}^{-2}$), E) amonio ($\text{NH}_4 \text{mmol m}^{-2}$), F) urea (mmol m^{-2}) de la columna de agua para Cuenca Alfonso durante 2009-2012.

Los nutrientes (NO_3 , SiO_2 , PO_4 , NO_2 , NH_4 y urea) integrados a la zona eufótica (100-0.1% Eo), de manera general presentaron una tendencia a incrementar sus concentraciones en el tiempo (2009 a 2012), como se observa a partir del promedio anual de los NO_3 (473.5 a $1,586.3 \text{mmol m}^{-2}$, respectivamente), SiO_2 (749 a $3,732 \text{mmol m}^{-2}$, respectivamente), PO_4 (84 ; a 279mmol m^{-2} , respectivamente), NO_2 (9.5 a 21mmol m^{-2} , respectivamente), NH_4 (37 a 128mmol m^{-2} , respectivamente) y la urea (118 a 280mmol m^{-2} , respectivamente), ver Figura 14D-F y Figura 15 D-F.

Variables biológicas

La climatología de la concentración de clorofila-a (Clo-a) y productividad primaria derivada de imágenes satelitales (Figura 16) mostraron una estacionalidad marcada con un periodo productivo entre noviembre y junio, y otro de menor productividad entre julio y octubre. Para el periodo productivo se observa un comportamiento bimodal de la productividad y la concentración de clorofila. El primer repunte de la productividad (\bar{X} : $3,825 \pm 519$ mg C m⁻² d⁻¹ febrero) y clorofila (\bar{X} : 2.18 ± 0.902 mg Clo-a m⁻³) ocurre entre noviembre y febrero durante el periodo de mezcla, seguido de un periodo de mayor magnitud (\bar{X} : $3,070 \pm 631$ mg C m⁻² d⁻¹ y \bar{X} : 1.67 ± 1.51 mg Clo-a m⁻³) entre abril y junio, cuando el remolino ciclónico típicamente se encuentra activo. Durante el periodo estratificado (julio-octubre) se registra las menores concentraciones de clorofila (\bar{X} : 0.42 ± 0.24 mg Clo-a m⁻³) y de productividad primaria (\bar{X} : $1,501 \pm 471.3$ mg C m⁻² d⁻¹).

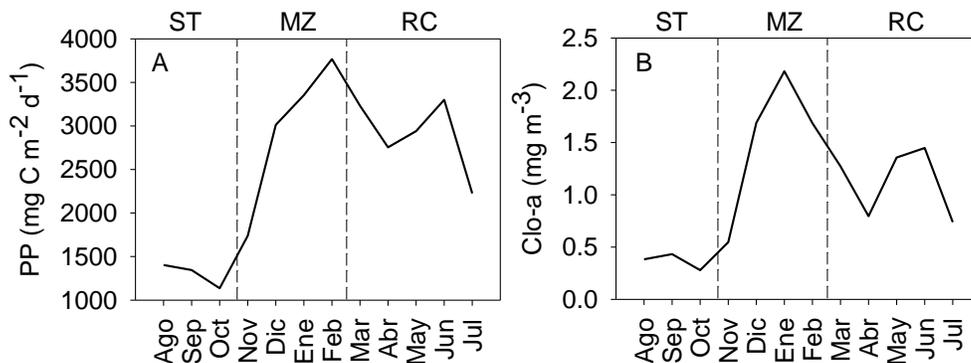


Figura 16. A) Patrón estacional (2002-2012) de la productividad primaria (mg C m⁻² d⁻¹) y B) concentración de clorofila (mg m⁻³) derivadas de imágenes satelitales para Cuenca Alfonso. ST= Estratificado, MZ= Mezcla y RC= Remolino ciclónico.

Concentración de clorofila-a

Los valores de clorofila-a integrados a la zona eufótica (Figura 17A), presentaron diferencias entre periodos hidrográficos (mezcla y remolino ciclónico) registrándose valores elevados entre mayo y julio del 2009 (137 y 84 mg Clo-a m⁻², respectivamente), en contraste al 2012 donde se observó que febrero (274 mg Clo-a m⁻²), abril (256 mg Clo-a m⁻²) y mayo (170 mg Clo-a m⁻²) presentaron los

mayores valores seguido de meses con concentraciones cada vez menores (Figura 17A). Por otro lado, en 2010 los valores integrados de clorofila-a no superaron los 80 mg Clo-a m⁻², a lo largo de todo el año, además se observó que los mayores valores se registraron en marzo (76 mg Clo-a m⁻²) y julio (53 mg Clo-a m⁻²). Por otro lado, la distribución vertical de las concentraciones de clorofila-a en el tiempo, permitió identificar núcleos con valores superiores a 1 mg Clo-a m⁻³ ubicados a distintas profundidades y amplitud en la vertical asociados a los meses previamente descritos. Donde, en 2009 el núcleo que se presentó a nivel subsuperficial (5 a 40 m de profundidad), donde las mayores concentraciones se registraron a 20 m entre mayo y julio (> 5 mg Clo-a m⁻³). En 2010, el núcleo se ubicó entre los 20 y 30 m de profundidad con valores menores a 2 mg Clo-a m⁻³. Por último, en 2012 se registraron dos núcleos; el primero se distribuyó desde superficie hasta los 40 m con valores mayores a 1 mg Clo-a m⁻³, con el máximo entre los 15 y 20 m (febrero y mayo). El segundo incremento se registró a 80 m (> 2.7 mg Clo-a m⁻³) en febrero y mayo (Figura 17B).

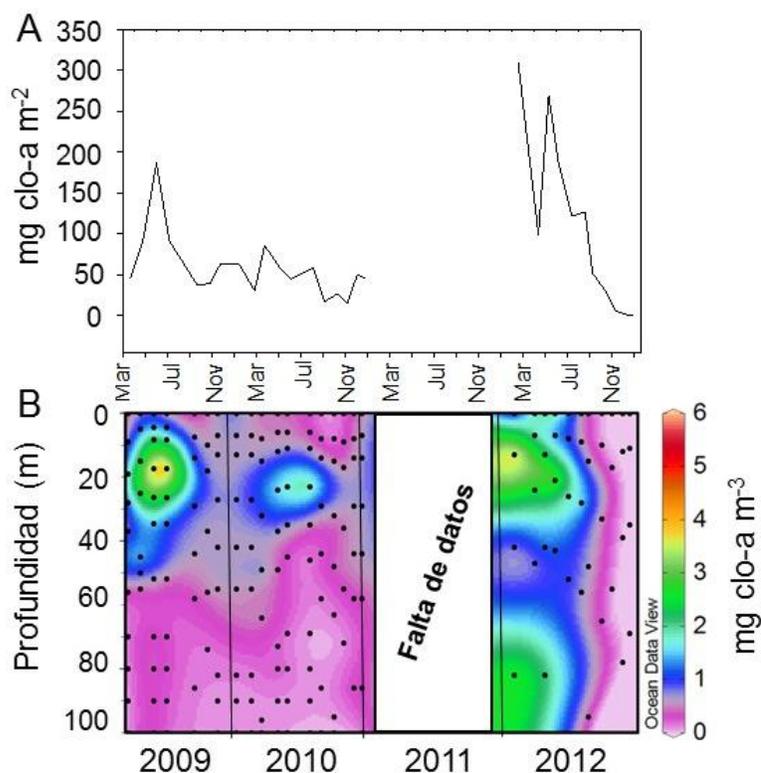


Figura 17. A) Valores integrados de Clo-a (mg Clo-a m⁻²) y B) Distribución vertical de los valores de clorofila-a (mg Clo-a m⁻³) en la columna de agua, durante el periodo de estudio (2009-2012) en Cuenca Alfonso.

Productividad primaria

A partir de imágenes satelitales Cuenca Alfonso presentó una productividad primaria promedio de $2,510 \pm 1,219 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. En general los meses de febrero ($3,821 \pm 966 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y marzo ($3,575 \pm 825 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) fueron los que presentaron los mayores valores, mientras que septiembre ($1,192 \pm 457 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y octubre ($1,170 \pm 382 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) los que presentaron los menores valores de productividad. El 2008 y 2012, registraron las mayores tasas de asimilación de carbono en promedio ($2,599 \pm 1,384$ y $2,664 \pm 1,246 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, respectivamente), sin embargo, entre ellos hubo diferencias fenológicas; en 2008 el primer repunte que ocurre durante el periodo de mezcla se presentó entre enero y febrero con valores superiores a $4,000 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, mientras que durante el remolino ciclónico (abril-junio) no se presentó el incremento en la productividad primaria ($< 3,000 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) característico del periodo. Por el contrario, el 2012 se caracterizó por presentar un corrimiento de los periodos productivos del año observándose los respectivos máximos en marzo ($4,100 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y junio ($4,000 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Por otro lado, el 2010 se caracterizó por presentar un descenso en la productividad primaria durante los meses con máximos valores característicos de los periodos hidrográficos (mezcla y remolino ciclónico), con valores entre $3,000 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (febrero) y $3,280 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (junio), (Figura 18).

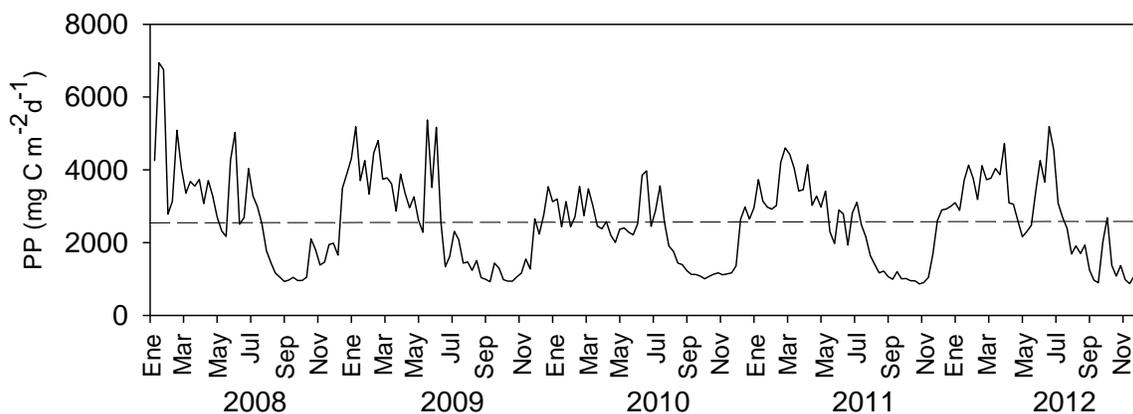


Figura 18. Valor promedio mensual de la productividad primaria ($\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). La línea punteada corresponde al promedio ($2,510 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) de la productividad primaria entre el 2008 y 2012 para Cuenca Alfonso.

Comunidad fitoplanctónica

Para el periodo de estudio se analizaron 197 muestras en la columna de agua correspondientes a la zona eufótica. El muestreo se realizó de manera mensual a partir de marzo 2009 hasta noviembre 2012. Sin embargo, existió una ausencia de información a partir de febrero de 2011 hasta enero de 2012. De la comunidad del microfitoplancton se identificaron un total de 299 taxa en la columna de agua, distribuidos en 176 diatomeas y 123 dinoflagelados.

Grupos funcionales

Los grupos funcionales que se cuantificaron además de las diatomeas fueron los dinoflagelados, silicoflagelados y nanoflagelados. Entre estos, los nanoflagelados presentaron las mayores abundancias (86%) en relación al microfitoplancton (14%; diatomeas, dinoflagelados y silicoflagelados) en la columna de agua. En 2009 alcanzaron sus mayores abundancias, observándose un valor medio de 9.32×10^{10} cél m⁻². En general los valores en la columna de agua se encontraron entre 2.3×10^9 y 5.7×10^{11} cél m⁻² (Figura 19A). La distribución vertical de los nanoflagelados en 2009 presenta valores elevados dentro de toda la zona eufótica (100-0.1% E₀) con una abundancia promedio de 8.5×10^6 cél L⁻¹ durante los meses de marzo a julio. Para el resto del año los valores oscilaron entre 5.9×10^3 y 1.9×10^5 cél L⁻¹ y mostraron un claro decremento hasta alcanzar los menores valores en 2012.

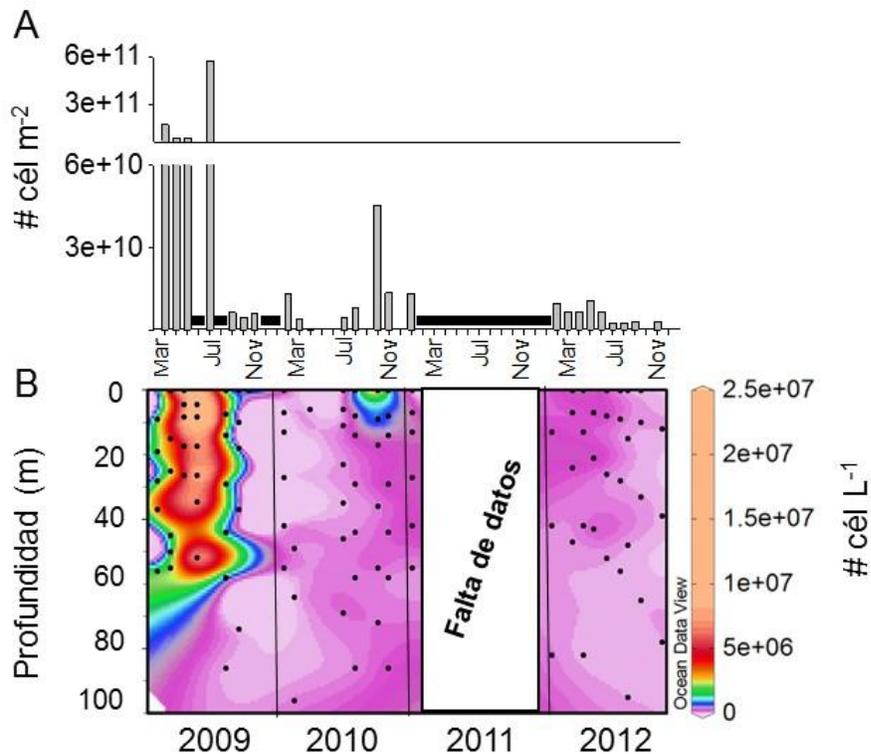


Figura 19. A) Datos integrados (100-0.1% Eo) y B) distribución vertical de nanoflagelados en la columna de agua durante 2009-2012 en Cuenca Alfonso. Las barras negras horizontales representan ausencia de información en la serie de tiempo.

Dentro del grupo de los dinoflagelados se identificaron un total de 123 taxa distribuidos en 31 géneros dentro de los cuales *Ceratium* (20 taxa), *Protoperidinium* (17 taxa) y *Prorocentrum* (14 taxa), fueron los que mayor número de especies incluyeron. *Ceratium* y *Prorocentrum* alcanzaron sus mayores abundancias integradas en mayo de 2010 (6.58×10^7 cél m⁻²) y 2012 (5.54×10^7 cél m⁻²). El género *Ceratium* fue dominante durante la activación del remolino ciclónico (abril-julio) con una densidad promedio de 1.1×10^7 cél m⁻², mientras que *Prorocentrum* a pesar de ser frecuente en el tiempo sus pulsos se presentaron para los meses de estratificación. *Protoperidinium* pasó a ser abundante en septiembre de 2010 ($\bar{x} = 5.1 \times 10^7$ cél m⁻²), siendo más frecuente mayo y julio con valores cercanos a 9.08×10^6 cél m⁻².

El rango de valores de abundancia integrada correspondiente a los dinoflagelados estuvo entre 2×10^6 y 2×10^8 cél m^{-2} . En 2009 se registraron los mayores incrementos (marzo, julio y septiembre) con valores superiores a 10^8 cél m^{-2} , mientras que en 2010 se observó en general una mayor presencia de este grupo a lo largo del año. Incrementos de la misma magnitud se registraron en 2010 y 2012 para los meses de mayo, septiembre-noviembre (Figura 20A). La distribución de las mayores abundancias de los dinoflagelados a diferencia de los nanoflagelados se observó principalmente en los primeros 30 m (Figura 20B). Para la distribución en la vertical se identificó que los incrementos observados en 2009 ocurrieron entre los 10 y 20 m alcanzando su máximo en marzo (3.5×10^4 cél L^{-1}), seguido de julio (2×10^4 cél L^{-1}) a 17 m, de igual manera en septiembre se registró un núcleo (6.1×10^3 cél L^{-1}) a 87 m (0.1 % Eo) de profundidad. Para el 2010 en abril se identificó un núcleo (1.1×10^4 cél L^{-1}) a nivel superficial, mientras que en septiembre y octubre (6×10^3 cél L^{-1}) se ubicaron cerca de los 20 m (33%Eo). Finalmente en 2012 se registró una concentración de organismos en los primeros metros (< 10 m) de profundidad para el mes de mayo (1.5×10^4 cél L^{-1}).

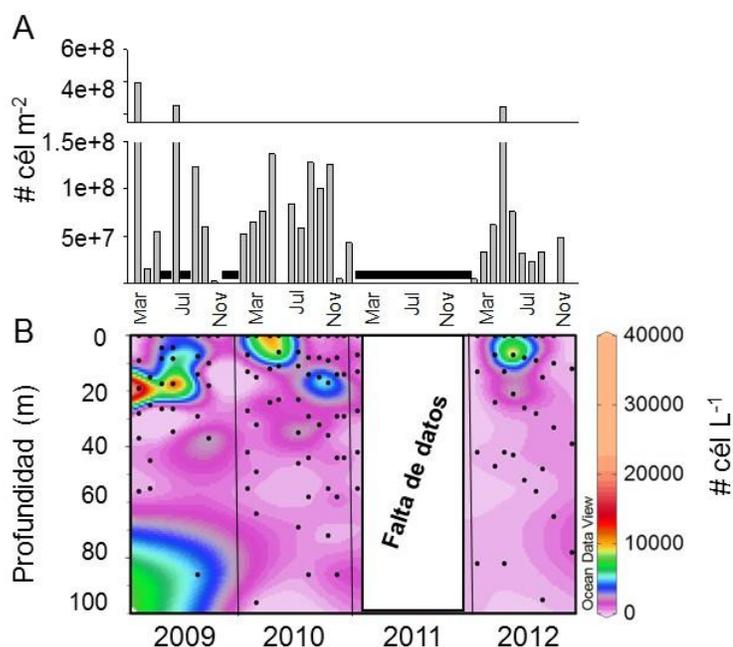


Figura 20. A) Datos integrados (100-0.1% Eo) y B) distribución vertical de dinoflagelados en la columna de agua durante 2009-2012 en Cuenca Alfonso. Las barras negras horizontales representan ausencia de información en la serie de tiempo.

En la columna de agua los silicoflagelados en promedio presentaron abundancias superiores a 1.2×10^7 cél m^{-2} , sin embargo presentaron una fuerte variabilidad entre los años (Figura 21). Los valores máximos y mínimos se registraron en noviembre de 2009 (2.9×10^5 cél m^{-2}) y diciembre de 2010 (1.7×10^8 cél m^{-2}) respectivamente. La presencia de los silicoflagelados fue continua en el tiempo, sin embargo las densidades como su distribución en la vertical fluctuaron significativamente, observándose, las mayores abundancias en febrero, abril y diciembre de 2010 fluctuando entre 1 y 5×10^3 cél L^{-1} , entre los 13 y 45 m de profundidad. Para el 2012, sus mayores densidades se presentaron en junio (1×10^3 cél L^{-1}) en los primeros 10 m.

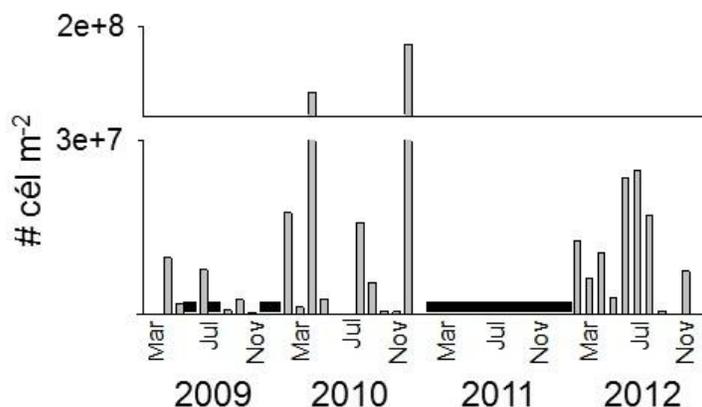


Figura 21. Datos integrados de silicoflagelados presentes en la columna de agua durante 2009-2012 en Cuenca Alfonso. Las barras oscuras orientadas horizontales representa la ausencia de información.

Patrón estacional de las diatomeas en la columna de agua

Dado el énfasis de esta tesis en las diatomeas, este grupo se analizó con mayor detalle. Inicialmente se determinó el patrón estacional de las diatomeas planctónicas presentes en la columna de agua (Figura 22A, B) el cual está representado por un comportamiento bimodal, registrando su primer incremento en diciembre (mediana: 2.4×10^9 cél m^{-2}) bajo condiciones de mezcla. El segundo incremento que representa el máximo valor se registró en mayo (mediana: 4.7×10^{10} cél m^{-2}) durante la activación del remolino ciclónico. Entre agosto y noviembre las abundancias son bajas (2.2 y 6.2×10^8 cél m^{-2}) ajustándose con el periodo de estratificación y bajas concentraciones de nutrientes en la columna de

agua. Sin embargo en septiembre se registra un repunte menor que alcanza valores de 1.4×10^9 cél m^{-2} .

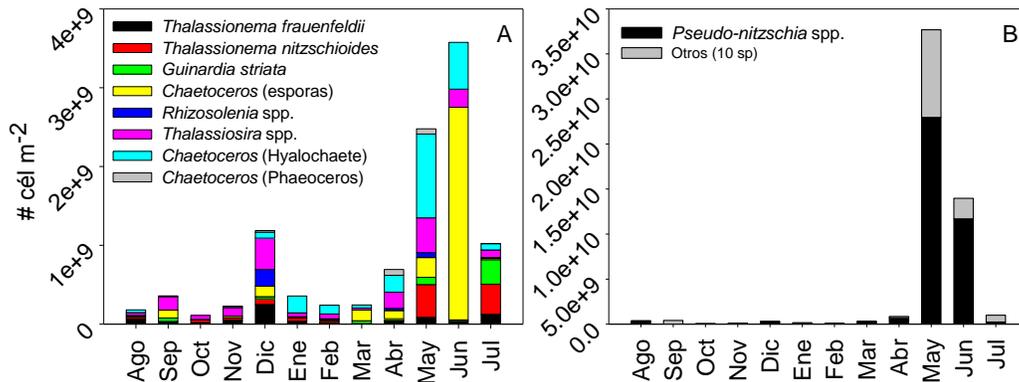


Figura 22. A) Patrón estacional (2009-2012) de las abundancias integradas (100-0.1% Eo) de las diatomeas planctónicas y B) *Pseudo-nitzschia* spp., acompañada de la categoría “otros” conformada por 10 especies.

En el patrón estacional (definido con base en los valores de la mediana) de las diatomeas planctónicas representativas en la columna de agua (Figura 22A, B), se observó que *Thalassiosira* spp., (3.98×10^8 cél m^{-2}), *Chaetoceros* (Hyalochaete; 2.15×10^8 cél m^{-2}), *Rhizosolenia* spp., (2.11×10^8 cél m^{-2}), *Thalassionema frauenfeldii* (2.5×10^8 cél m^{-2}) y las esporas de *Chaetoceros* (1.34×10^8 cél m^{-2}), incrementan sus densidades durante diciembre bajo condiciones de mezcla. Posteriormente, *Pseudo-nitzschia* spp., incrementó sus densidades alcanzando su valor máximo en mayo (2.3×10^{10} cél m^{-2}), al igual que *Chaetoceros* spp., *T. nitzschioides* (4.16×10^8 cél m^{-2}) y *Thalassiosiras* spp. Las esporas de *Chaetoceros* (2.7×10^9 cél m^{-2}) alcanzaron su máxima densidad durante junio. Finalmente, *Guinardia striata* (3.11×10^8 cél m^{-2}) incrementa sus abundancias en julio.

Variabilidad de las diatomeas planctónicas

Las abundancias de diatomeas dentro de la zona eufótica registraron diferencias tanto temporales como espaciales. Los valores integrados (Figura 23A) se encontraron entre 1.52×10^8 y 5.22×10^{10} cél m^{-2} , con un valor promedio de 7.45×10^9 cél m^{-2} . En mayo se registraron las mayores densidades fluctuando entre 6.9×10^9 y 5.2×10^{10} cél m^{-2} . Mientras que las menores abundancias se presentaron

entre octubre y noviembre 1.52 a 2.18×10^8 cél m^{-2} . Por otro lado, la distribución vertical de las abundancias de diatomeas mostraron para el 2009 que las mayores abundancias se registraron durante la activación del remolino ciclónico (marzo-mayo) a nivel superficial (100-55% Eo), por el contrario en 2010 y 2012 se registraron en la base de la zona eufótica entre los 40 y 90 m respectivamente. Por otro lado, en 2010 la distribución de las diatomeas para el periodo de mezcla fue relativamente homogénea en la columna, mientras que en 2012 se ubicó en superficie (Figura 23B).

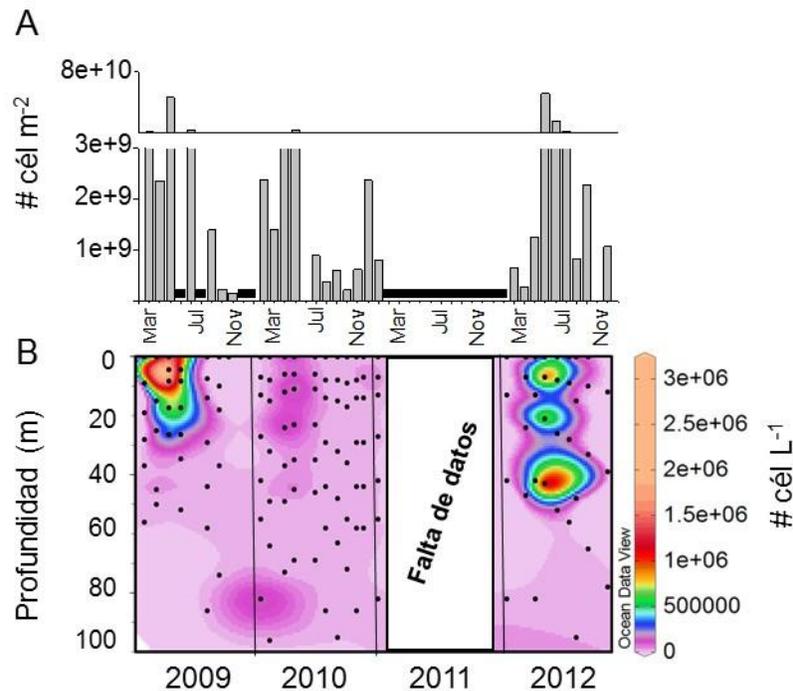


Figura 23. A) valores integrados de las abundancia de diatomeas en la zona eufótica (100-0.1% Eo). Las barras negras horizontales representan ausencia de información en la serie de tiempo. B) Concentración de diatomeas en la columna de agua durante 2009-2012, Las barras oscuras horizontales representan ausencia de información en la serie de tiempo.

Variabilidad en la composición de especies

Los taxa que dominaron la estructura de las diatomeas en la columna de agua fueron: *Pseudo-nitzschia* spp., *Guinardia striata*, *Thalassiosira* spp., *Skeletonema* spp., *Thalassionema* spp., *Leptocylindrus danicus*, esporas de *Chaetoceros*, *Chaetoceros* spp., *Haslea wawriake*, *Chaetoceros affinis*,

Thalassionema nitzschioides y *Chaetoceros lorenzianus*. Temporalmente se observaron cambios en la composición tanto en años como entre periodos hidrológicos (Figura 24). En 2009, a diferencia de 2010 y 2012 la estructura estuvo dominada por un número reducido de taxa. Particularmente *Pseudo-nitzschia* spp. ($\bar{X}= 7.4 \times 10^9$ cél m⁻²) y *Thalassiosira* spp. ($\bar{X}= 1.37 \times 10^9$ cél m⁻²), incrementaron su participación durante la activación del remolino ciclónico (mayo) a nivel sub-superficial entre los 55 y 33% Eo. En cambio, *G. striata* ($\bar{X}= 8.9 \times 10^8$ cél m⁻²), *T. nitzschioides* ($\bar{X}= 2.15 \times 10^8$ cél m⁻²), respondieron durante la estratificación (julio) entre los 3 y 10 % Eo. En 2010, hubo cambios en la composición, donde *Thalassiosira* spp., *Pseudo-nitzschia* spp., esporas de *Chaetoceros*, *T. frauenfeldii*, *T. nitzschioides* y *G. striata*, respondiendo ante condiciones de mezcla y activación del remolino, sin embargo su distribución vertical presentó variaciones; encontrándose entre el 10 y 33% Eo. Por el contrario en 2012, la composición estuvo representada principalmente por *Pseudo-nitzschia* spp., *Skeletonema* spp., *Chaetoceros* spp., *L. danicus*, *H. wawriakae*., registrando sus mayores abundancias para el mes de mayo en la base de la zona eufótica (43 m).

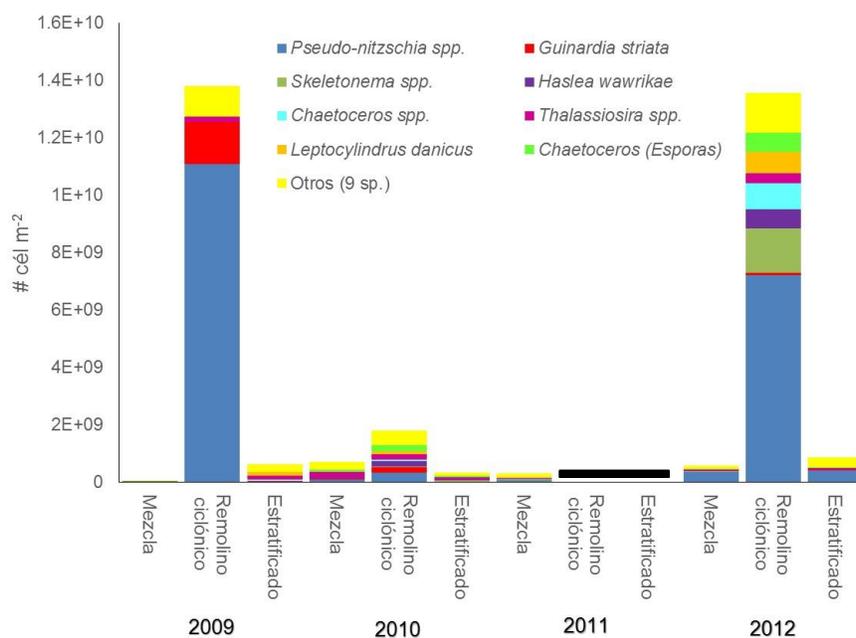


Figura 24. Composición y abundancia de diatomeas representativas de los periodos hidrológicos en la columna de agua en Cuenca Alfonso (2009 a 2012). La barra oscura horizontal representa la ausencia de información en la serie de tiempo.

Standing stock (existencias) de carbono en las diatomeas de la columna de agua

El carbono orgánico contenido en las diatomeas presentes en la columna de agua registró variaciones en función a los periodos hidrográficos, incrementando sus valores durante abril, mayo y junio de cada uno de los años. El valor promedio de la serie fue 917 mg C m⁻², registrando los máximos valores para los meses de mayo de 2009 y 2012 (6,473.2 y 7,530.6 mg C m⁻²; respectivamente) y el mínimo valor durante noviembre 2009 (5.9 mg C m⁻²) (Figura 25). El contenido de carbono durante el periodo de estudio estuvo modulado por la misma composición de taxa que fueron representativas del grupo (>80% de las existencias).

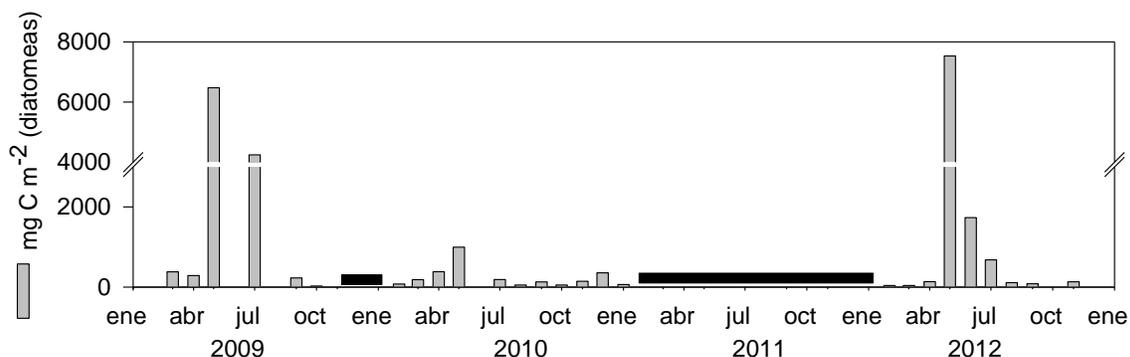


Figura 25. Contenido de carbono en diatomeas en Cuenca Alfonso durante 2008-2012. Las barras oscuras horizontales representan ausencia de información en la serie de tiempo.

Análisis multivariado

El primer eje que resultó del análisis de escalamiento no-paramétrico multidimensional ENMM (Figura 26) explica el 36.3%, de la varianza de los datos mientras que el segundo eje explica el 16.9%. Se identificó que la respuesta biológica de las diatomeas y grupos funcionales se encontró correlacionada positivamente con la rapidez del viento, salinidad, profundidad de la zona eufótica y la concentración integrada (100-0.1% E₀) de los nutrientes (NO₃, NO₂, NH₄, PO₄, SiO₂) para los periodos de mezcla y remolino ciclónico. La asociación que respondió ante estas variables incluyó a *Thalassiosira* spp., *T. frauenfeldii*, *Skeletonema* spp., *Haslea wewrikae*, *Chaetoceros* spp., *Ch. affinis*, *Ch. lorenzianus*, esporas de *Chaetoceros*, *L. danicus*. Por el contrario otro grupo de

taxa (*T. nitzschioides*, *Pseudo-nitzschia* spp., *Ch. didymus*, *Rhizosolenia* spp., *G. striatra*) no se vieron influenciadas por los cambios ambientales. Se presentó una correlación negativa de la TSM y PCM con las abundancias de los organismos previamente citados, sin embargo estas condiciones favorecieron las proliferaciones de los dinoflagelados y nanoflagelados durante el periodo de estratificación en la columna de agua. En resumen, se observó un cambio estacional de las variables ambientales en correspondencia a las condiciones hidrodinámicas y como el componente fitoplanctónico responde de manera negativa ante el incremento de la TSM y la reducción de los nutrientes en la zona eufótica.

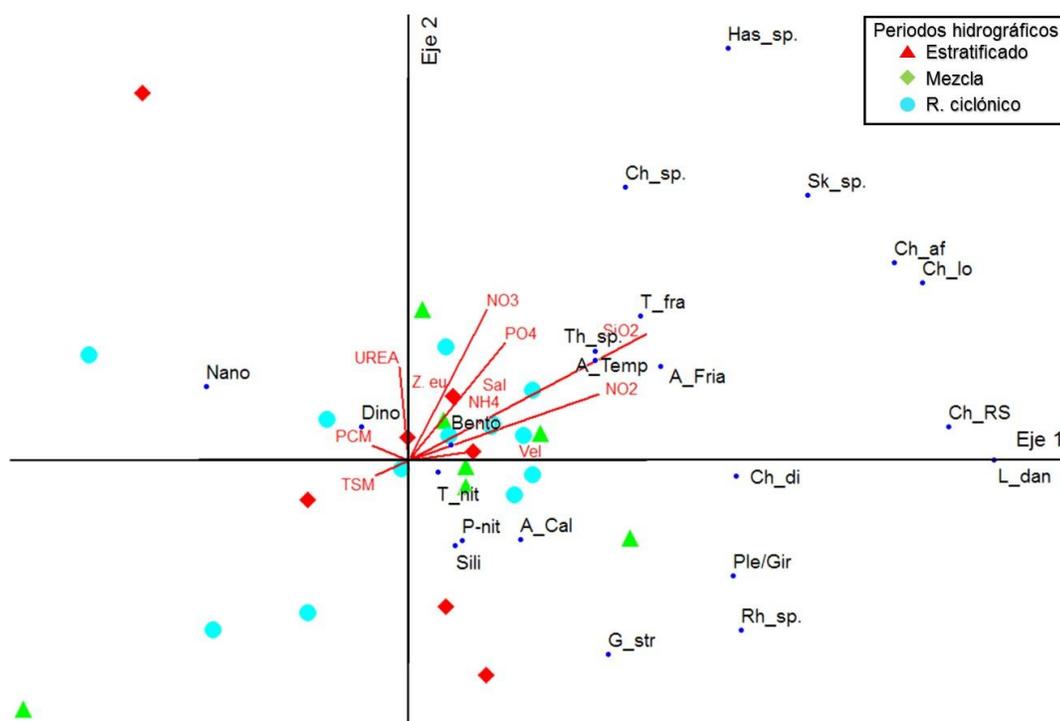


Figura 26. Diagrama de ordenación del Análisis de escalamiento no-paramétrico multidimensional (ENMM) para abundancia de las diatomeas, grupos funcionales (dinoflagelados, silicoflagelados, nanoflagelados) y asociaciones por afinidad por tipos de agua (Agua cálida, fría, templada y bentónicas) (puntos azules). Los triángulos en color azul claro representan la activación del remolino ciclónico, triángulos de color verde la mezcla y triángulos de color rojo el periodo de estratificación.

Trampa de sedimentos

Para el periodo considerado, se analizó un total de 81 muestras colectadas desde febrero 2008 a septiembre 2012. Sin embargo, existe una ausencia de información entre abril de 2010 y agosto de 2011 a causa de problemas técnicos ocurridos con la recuperación de la trampa. A partir del material analizado, se identificaron un total de 177 taxa distribuidos en 45 géneros, identificándose alrededor de 50 taxa planctónicos que no estuvieron presentes en la columna de agua.

Patrón estacional (2008-2012) del flujo de valvas

Se determinó el patrón estacional del flujo vertical de las diatomeas planctónicas; el cual presenta un comportamiento bimodal, con incrementos que ocurren en los periodos hidrográficos de mezcla y activación del remolino ciclónico (Figura 27). El primer máximo, se presenta en diciembre ($3.47 \pm 3.67 \times 10^7$ valvas $m^{-2} d^{-1}$) cuando se intensifican los vientos del noroeste y se establece una condición de mezcla en la columna de agua. El segundo pulso máximo ocurre en mayo ($3.55 \pm 5.63 \times 10^7$ valvas $m^{-2} d^{-1}$). Entre los meses de julio y octubre se presenta un decremento del flujo vertical, no obstante en septiembre se define un ligero incremento en el flujo (8.82×10^6 valvas $m^{-2} d^{-1}$).

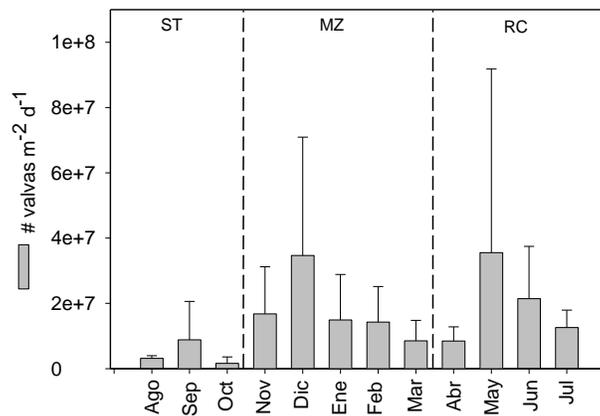


Figura 27. Patrón estacional (2008-2012) del flujo vertical promedio de diatomeas planctónicas para Cuenca Alfonso. La línea superior a cada barra representa la desviación estándar del flujo vertical para cada uno de los meses. ST= Estratificado, MZ= Mezcla y RC= Remolino ciclónico.

Las especies que contribuyeron a definir el patrón descrito anteriormente se observan en la Figura 28. Durante el periodo de mezcla *T. nitzschioides* var. *parva* (6.48×10^6 ; $\pm 1.25 \times 10^7$ valvas $m^{-2} d^{-1}$), *Cyclotella caspia* ($1.49 \pm 1.18 \times 10^5$ valvas $m^{-2} d^{-1}$), *C. striata* ($5.89 \pm 3.18 \times 10^4$ valvas $m^{-2} d^{-1}$), *Thalassiosira* spp. ($4.44 \pm 5.9 \times 10^5$ valvas $m^{-2} d^{-1}$) y *Fragilariopsis doliolus* ($1.02 \pm 1.17 \times 10^6$ valvas $m^{-2} d^{-1}$) incrementan sus flujos durante noviembre, diciembre y enero. *Skeletonema* spp. se observa con mayor representatividad para enero y febrero ($5.5 \pm 5.8 \times 10^5$ valvas $m^{-2} d^{-1}$), cuando las condiciones de mezcla intensa tienden a atenuarse. Así mismo, las esporas de *Chaetoceros* presentan dos pulsos importantes en el año; el primero ocurre entre noviembre-enero y el segundo en mayo con un flujo promedio de 3.47 a 7.24×10^6 valvas $m^{-2} d^{-1}$. *Thalassionema nitzschioides*, es abundante todo el año, pero sus mayores pulsos se presentan en la transición de mezcla a remolino con valores promedio de $2.02 \pm 1.62 \times 10^6$ valvas $m^{-2} d^{-1}$. Para el remolino ciclónico; *Pseudo-nitzschia* spp. presenta los mayores flujos, principalmente en mayo y junio con valores que van desde 4.96×10^6 hasta 1.75×10^7 valvas $m^{-2} d^{-1}$. Para el periodo de estratificación, *Ch. lorenzianus*, pasó a ser representativo principalmente en septiembre y noviembre ($3.46 \pm 3.26 \times 10^5$ valvas $m^{-2} d^{-1}$). Finalmente, *Nitzschia bicapitata* ostenta flujos altos en septiembre, noviembre y diciembre ($2.03 \pm 2.21 \times 10^6$ valvas $m^{-2} d^{-1}$), marcando la transición de una condición estratificada a mezcla, aun bajo la influencia de una masa de agua cálida.

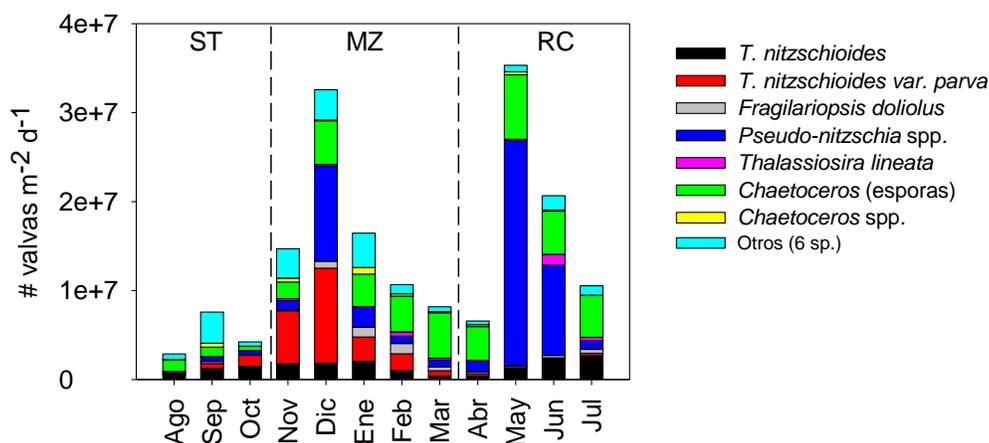


Figura 28. Patrón estacional (2008-2012) de las principales especies de diatomeas plantónicas presentes en la trampa de sedimentos en Cuenca Alfonso. ST= Estratificado, MZ= Mezcla y RC= Remolino ciclónico.

Variabilidad del Flujo vertical de diatomeas planctónicas

El flujo de valvas de diatomeas planctónicas fluctuó ampliamente desde 1.1×10^5 hasta 1.47×10^8 valvas $m^{-2} d^{-1}$, con un flujo promedio de 1.57×10^7 valvas $m^{-2} d^{-1}$. Se registraron diferencias entre periodos hidrográficos como en años (Tabla 3). El 2008 presentó el mayor flujo ($\bar{X} = 2.39 \times 10^7$ valvas $m^{-2} d^{-1}$) de toda la serie asociado con la activación del remolino ciclónico, seguido del 2012 ($\bar{X} = 1.83 \times 10^7$ valvas $m^{-2} d^{-1}$), pero en este año los flujos ocurrieron durante el periodo de mezcla (Figura 29A). A partir del flujo vertical de valvas se determinaron las anomalías. Las cuales presentaron valores positivos (+2) en 2008, mientras que agosto de 2009 hasta principios de 2010 se presentaron anomalías negativas. Mientras que entre marzo de 2011 y marzo de 2012 se observa una predominancia de anomalías positivas (+1.12) que cambiaron nuevamente a negativas a partir del mes de mayo de 2012 (Figura 29B).

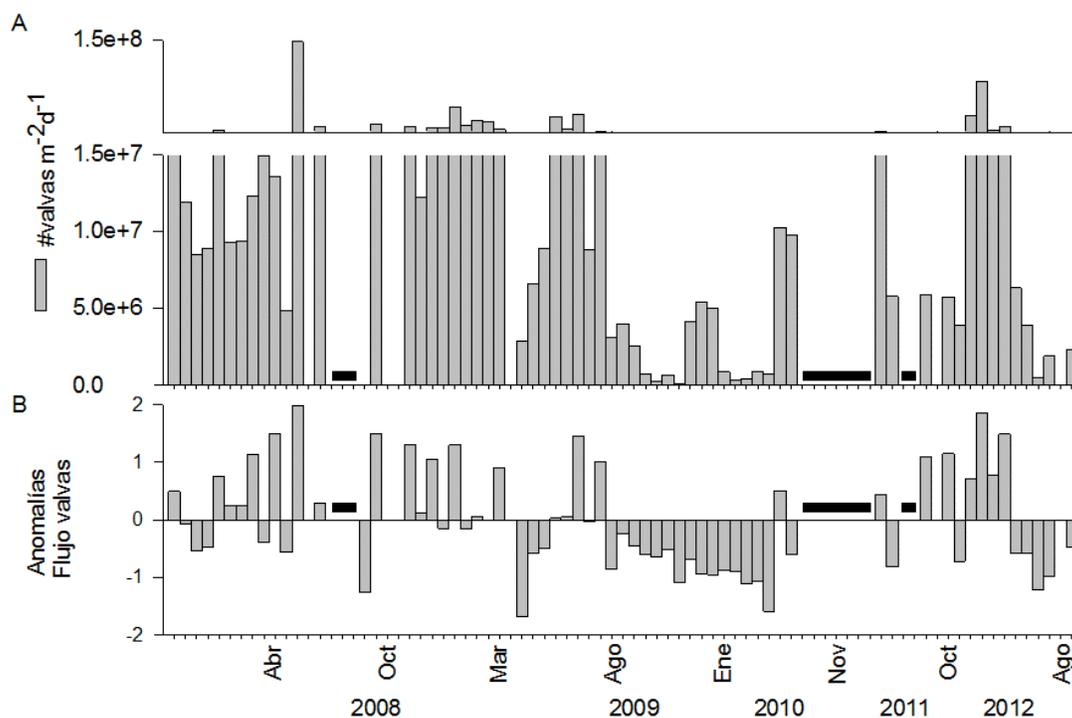


Figura 29. A) Serie de tiempo del flujo de valvas de diatomeas planctónicas (# valvas $m^{-2}d^{-1}$) y B) anomalías del flujo de valvas de diatomeas planctónicas en Cuenca Alfonso durante 2008-2012. Las barras oscuras horizontales representan ausencia de datos en la serie de tiempo.

Tabla 3. Flujo vertical de valvas de diatomeas (# valvas m⁻² d⁻¹) total, promedio y desviación estándar, agrupado en función a los periodos hidrográficos de Mezcla (noviembre-marzo), Remolino Ciclónico (abril-julio) y Estratificación (agosto-octubre) para los años de 2008 al 2012, en Cuenca Alfonso. ND: no hay datos.

Año	Periodo hidrográfico	Flujo total # valvas m ² d ⁻¹	Promedio # valvas m ² d ⁻¹	Desviación # valvas m ² d ⁻¹
2008	Anual	4.54E+08	1.81E+07	2.93E+07
	Mezcla	2.63E+07	6.57E+06	1.31E+07
	R. Ciclónico	2.82E+08	1.88E+07	3.61E+07
	Estratificado	1.45E+08	2.42E+07	1.43E+07
2009	Anual	2.72E+08	1.18E+07	1.29E+07
	Mezcla	1.14E+07	1.90E+06	1.53E+06
	R. Ciclónico	1.42E+08	1.58E+07	1.48E+07
	Estratificado	1.19E+08	1.48E+07	1.26E+07
2010	Anual	2.33E+07	1.79E+06	3.68E+06
	Mezcla	ND	ND	ND
	R. Ciclónico	2.08E+07	5.20E+06	5.60E+06
	Estratificado	2.50E+06	4.17E+05	3.98E+05
2011	Anual	7.66E+07	6.96E+06	1.18E+07
	Mezcla	1.16E+07	5.82E+06	9.30E+04
	R. Ciclónico	2.15E+07	4.30E+06	6.86E+06
	Estratificado	4.34E+07	1.09E+07	1.92E+07
2012	Anual	1.46E+08	1.62E+07	2.88E+07
	Mezcla	2.35E+06	1.18E+06	1.66E+06
	R. Ciclónico	3.63E+07	7.26E+06	9.35E+06
	Estratificado	1.07E+08	5.37E+07	5.10E+07

Variabilidad de los géneros representativos dentro del flujo vertical

En mayo de 2008 se presentó un flujo importante de *Pseudo-nitzschia* spp. (1.24 x10⁸ valvas m⁻² d⁻¹), acompañado de esporas de *Chaetoceros* (7.25 x10⁷ valvas m⁻² d⁻¹). En 2009, hay un cambio en la composición, donde las esporas de *Chaetoceros* pasaron a dominar el flujo (5.92 x10⁸ valvas m⁻² d⁻¹), seguido de *Pseudo-nitzschia* spp. (2.62 x10⁷ valvas m⁻² d⁻¹), *Thalassiosira* spp. (1.74x10⁷ valvas m⁻² d⁻¹), al tiempo que tomaron relevancia en el flujo *T. nitzschioides* var. *parva* y *T. nitzschioides* durante el periodo del remolino ciclónico (Figura 30A).

Para el 2010 se presentó una reducción en el flujo vertical de diatomeas, a pesar de ello, las esporas de *Chaetoceros* (1.32×10^7 valvas $m^{-2} d^{-1}$) continuaron siendo representativas del flujo, seguida de *Thalassionema* spp. (2.21×10^6 valvas $m^{-2} d^{-1}$), donde la especie *T. nitzschioides* var. *parva* (1.19×10^6 valvas $m^{-2} d^{-1}$) fue importante en el flujo. Por otro lado, en 2011 y 2012, los mayores flujos se registraron durante el periodo de mezcla (Figura 30B), dominado por el género *Thalassionema* spp. (2.87×10^7 valvas $m^{-2} d^{-1}$), *T. nitzschioides* var. *parva* (6.19×10^7 valvas $m^{-2} d^{-1}$), seguida de las esporas de *Chaetoceros* (1.36×10^7 valvas $m^{-2} d^{-1}$).

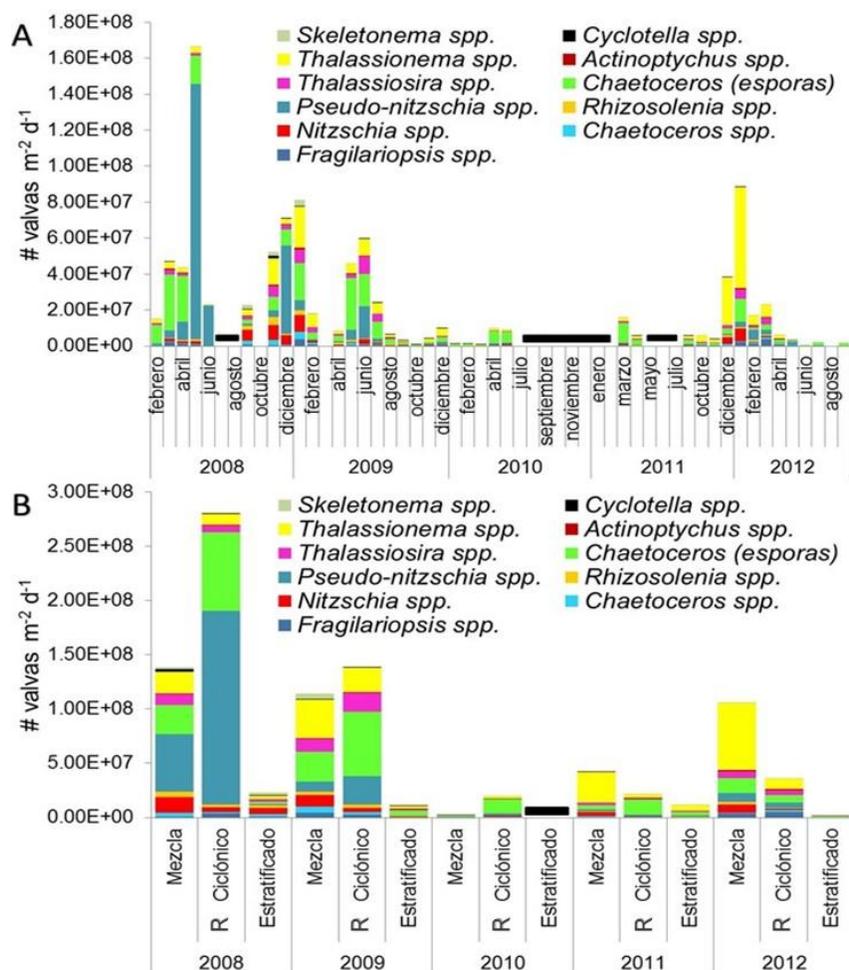


Figura 30. Composición de las diatomeas planctónicas representativas del flujo vertical durante 2008-2012 en Cuenca Alfonso. A) con una distribución temporal mensual y B) agrupado en relación a los periodos hidrográficos. Las barras oscuras horizontales representan ausencia de datos en la serie de tiempo.

Patrón estacional del flujo de carbono orgánico

Se determinó el patrón estacional del flujo de carbono orgánico aportado por las diatomeas planctónicas (Figura 31). El cual responde de manera similar al flujo de valvas; observándose dos máximos y un periodo de atenuación. El primero aumento en el flujo de carbono se exhibe entre diciembre y febrero (periodo mezcla; $0.98 \pm 0.95 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), mientras que el segundo pulso se da en mayo (remolino ciclónico; $1.43 \pm 2.03 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Para los meses de julio y octubre se presenta una atenuación del flujo vertical asociado al establecimiento de una condición estratificada de la columna de agua.

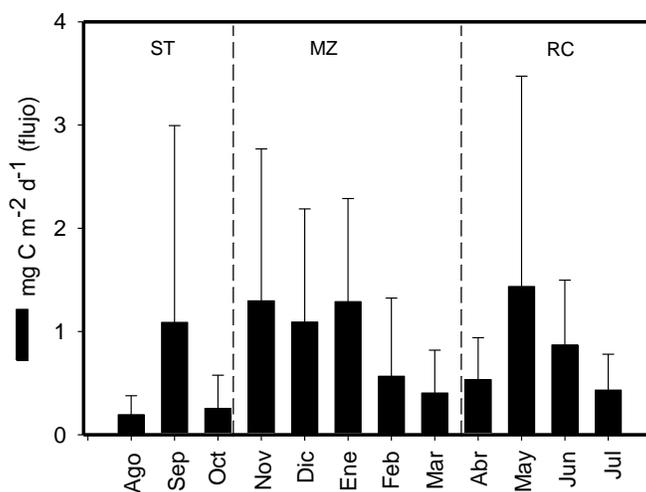


Figura 31. Patrón estacional del flujo de carbono aportado por las diatomeas planctónicas en Cuenca Alfonso (2008-2012), Las líneas superiores a cada barra representan la desviación estándar para cada uno de los meses. ST= Estratificado, MZ= Mezcla y RC= Remolino ciclónico.

Flujo de carbón orgánico de diatomeas

El flujo de carbón orgánico aportado por las frústulas de diatomeas integras (Figura 32A) fue en promedio de $1.12 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, alcanzando un máximo de $6.7 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, en mayo de 2008, mientras que el menor flujo de carbono ($0.01 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) se registró en junio 2012. Se observó una fuerte variación de los flujos en el tiempo (2008-2012). Donde cada año presentó un comportamiento particular. Así en 2008 el primer semestre del año a excepción de mayo registró valores menores a $1 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, mientras que a partir de junio hasta diciembre presentaron valores entre 1.1 a $4.3 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. El 2009 continuó con valores por

encima de $1 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ hasta el mes de julio, con el valor máximo en mayo ($2.66 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). El 2010 fue el año con los menores valores, presentando un flujo promedio de $0.4 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Finalmente en 2012 se incrementa para principio de año alcanzando el máximo en enero ($2.4 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). En la Tabla 4 se resumen el flujo de carbono aportado por las diatomeas en función a los periodos hidrográficos.

Tabla 4. Flujo vertical de carbono orgánico ($\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) aportado por las diatomeas planctónicas, promedio y desviación estándar, agrupado en función a los periodos hidrográficos de Mezcla (noviembre-marzo), Remolino Ciclónico (abril-julio) y Estratificación (agosto-octubre) para los años de 2008 al 2012, en Cuenca Alfonso.

Año	Periodo hidrográfico	Flujo total Mg C $\text{m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	Promedio Mg C $\text{m}^{-2} \text{ d}^{-1}$	Desviación Mg C $\text{m}^{-2} \text{ d}^{-1}$
2008	Anual	35.28	1.85	1.71
	Mezcla	14.72	2.45	1.27
	R. Ciclónico	16.24	1.35	1.74
	Estratificado	4.30	4.30	1.97
2009	Anual	23.95	1.08	0.94
	Mezcla	8.48	1.06	0.98
	R. Ciclónico	14.02	1.75	0.75
	Estratificado	1.44	0.24	0.19
2010	Anual	1.85	0.26	0.38
	Mezcla	0.23	0.06	0.03
	R. Ciclónico	1.61	0.53	0.49
	Estratificado	ND	ND	ND
2011	Anual	2.33	0.38	0.39
	Mezcla	1.29	0.64	0.59
	R. Ciclónico	0.42	0.14	0.15
	Estratificado	0.62	0.62	0.43
2012	Anual	6.25	0.78	0.93
	Mezcla	4.25	2.12	0.39
	R. Ciclónico	1.89	0.37	0.52
	Estratificado	0.10	0.11	0.07

El flujo de carbono orgánico total (datos facilitados por el grupo de investigación del Dr. Aguirre-Bahena y colaboradores), al igual que el flujo de valvas y de carbono aportado por las diatomeas presentó una alta variabilidad entre los años como periodos hidrográficos, observándose que este mostró un flujo promedio de $44.7 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, registrándose un máximo de $157.3 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (enero 2009) y un mínimo de $2.11 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (julio 2012). Por otro lado, en 2009 el flujo de carbono orgánico total ($1,086.45 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) fue el mayor de toda la serie, mientras que el 2010 el de menor flujo ($112.95 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). En relación a los periodos hidrográficos encontramos que los mayores aportes se realizaron durante la activación del remolino, seguida de la mezcla (Figura 32B). En tanto que el aporte que tienen las diatomeas al flujo vertical del carbono orgánico total que fue captado por la trampa (Figura 32C), representó un 2% en promedio, con un rango de variación que fue de 0.03% (agosto 2011) hasta 31% (septiembre 2008).

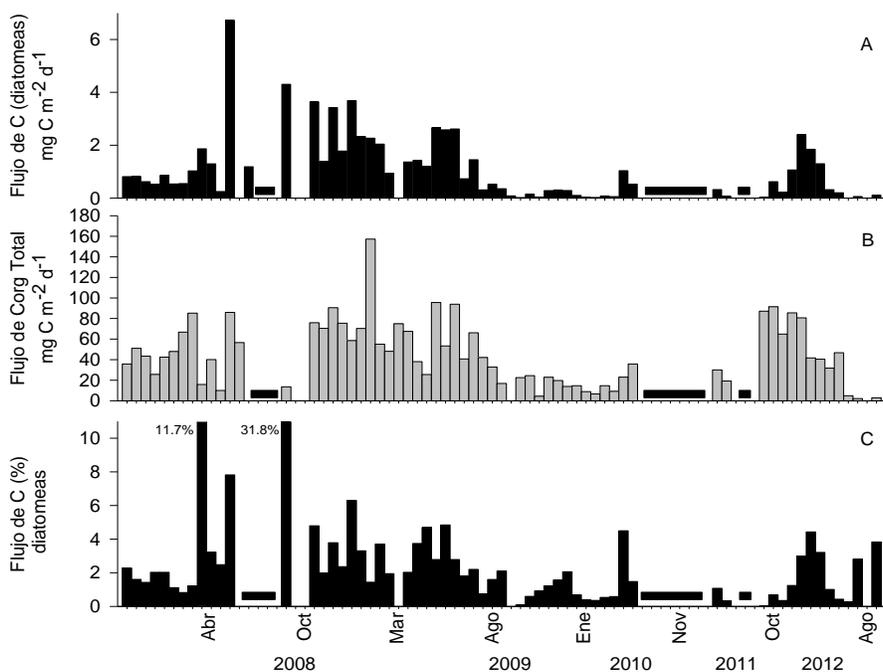


Figura 32. Flujo de carbono ($\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) aportado por las diatomeas (A), Flujo de carbono orgánico total ($\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$; fuente: Silverberg *et al.* 2014, programa CATS) (B) y aporte de carbono orgánico (%) por diatomeas respecto al flujo carbono orgánico total durante el periodo de estudio en Cuenca Alfonso (2008-2012). Las barras oscuras horizontales representan ausencia de información en la serie de tiempo.

El flujo de carbono aportado por las diatomeas fue exportado por *Chaetoceros* (esporas); *Pseudo-nitzschia* spp., *Rh. imbricata*, *Rh. fallax*, *Pr. indica*, *Th. eccentrica*, *Th. lineata*, *Rh. bergonii*, *T. nitzschiioides*, *Ch. lorenzianus*, *Azpeitia nodulifera*, *Rh. setigera*, *Rh. crassispina* y *Rh. pungens*. Las cuales determinaron el 80% del flujo total de toda la serie (Figura 33). Sin embargo, para el 2008, *Pseudo-nitzschia* spp. y las esporas de *Chaetoceros*, dominaron el flujo. Mientras en 2009, el aporte de carbono estuvo dado por *Th. lineata*, *Th. eccentrica*, *Pr. indica* y esporas de *Chaetoceros*, durante la influencia del remolino ciclónico. Para el 2010 y 2011, se registró un descenso en el flujo de carbono aportado por las diatomeas, aunado a un predominio por parte de las esporas de *Chaetoceros*. Por último, en 2012, el mayor flujo de carbono se registró bajo condiciones de mezcla, donde no hubo un taxa dominante sino un grupo diverso.

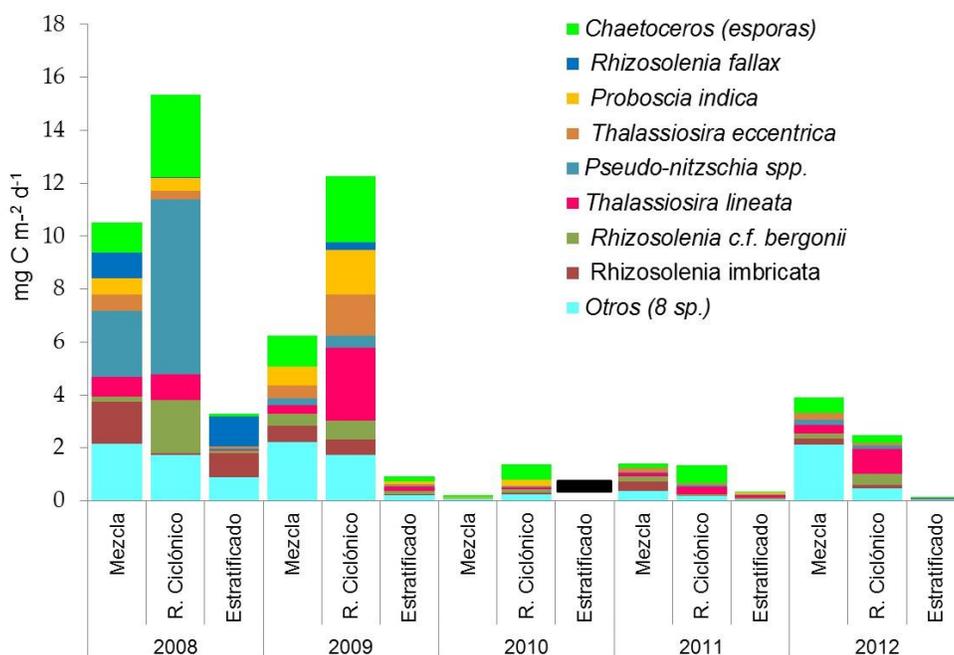


Figura 33. Taxa que contribuyen al flujo vertical de carbono aportado por diatomeas ($\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) en relación a los periodos hidrográficos durante 2008-2012, en Cuenca Alfonso. La barra oscura horizontal representa la ausencia de información en la serie de tiempo

Factor de hundimiento

Para la determinación del factor de hundimiento fue necesario el conocer las existencias y composición de diatomeas en la zona eufótica, así como el flujo vertical y el aporte por especie al flujo vertical. En este Sentido, se estableció para toda la serie de tiempo la pérdida de información tanto cuantitativa como cualitativa en función al hundimiento de las diatomeas desde la zona eufótica hasta la profundidad en que se encontró colectando la trampa de sedimentos (300m). Así se determinó un factor de hundimiento de 0.31%, lo cual equivale a una pérdida de información superior al 99.6% de las existencias de diatomeas provenientes de la zona eufótica hacia el fondo marino.

Por otro lado, se estableció la pérdida de información cualitativa, observándose un cambio en la composición de taxa durante el flujo vertical. Así, encontramos que en la columna de agua *Pseudo-nitzschia* spp. (67%), *Thalassiosira* sp. (6%), *Skeletonema* spp. (4%), esporas de *Chaetoceros* spp. (3%), *T. nitzschioides* (2%) y 6 taxa adicionales, compusieron las existencias de la zona eufótica. Mientras que al evaluar las especies representativas del flujo vertical, encontramos que el aporte de estos taxa estuvo modificado, así *Pseudo-nitzschia* spp. (36%), *Thalassiosira* spp. (3%) y *Skeletonema* spp. (1%) redujeron su participación, mientras que las esporas de *Chaetoceros* spp. (28%) y *T. nitzschioides* (9%), aumentaron su contribución. Se observó además pérdida de especies poco silicificadas como *G. striata*, *Haslea wawrikan*, *L. danicus*, presentes en la zona eufótica, mientras que en la trampa de sedimentos, aparecieron de taxa no observados en la Z_{eu} como *T. nitzschioides* var. *parva*, *N. bicapitata* y *F. doliolus*. (Figura 34).

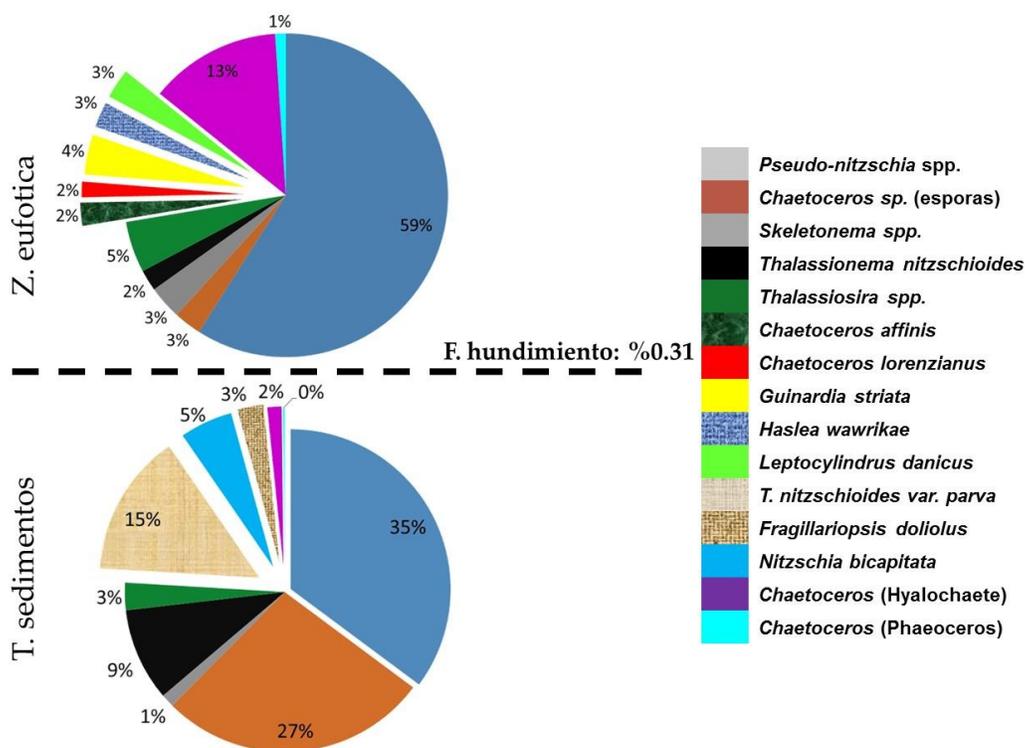


Figura 34. Factor de hundimiento durante el periodo de estudio (2009-2012), en Cuenca Alfonso.

Asociaciones indicadoras de variabilidad climática y ambiental

A través de un análisis de factores se obtuvo 4 factores que explican el 34.5% de la varianza total de los datos (Tabla 5). Sus respectivos coeficientes de carga se correlacionaron con diversos índices climáticos (PDO, Niño Modoki, NPGO y la productividad primaria) y se realizó la interpretación correspondiente a cada uno de los factores considerando los taxa importantes asociados a cada factor (factor scores) en función a su ecología y afinidad por un tipo de agua.

Tabla 5. Resultados del análisis de factores, se presentan los valores propios de los cuatro primeros factores y la variabilidad explicada.

Factores	Valores propios	% Varianza total	Valores propios acumulados	% Varianza total acumulada
1	6.89	11.07	9.86	11.07
2	5.57	8.99	12.44	20.07
3	4.98	8.04	17.43	28.11
4	3.98	6.43	21.42	34.55

- **Factor 1: “PDO”**

El Primer factor explicó el 11.07% de la varianza de los datos, además registró una correlación negativa ($r=-0.77$) con la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO; siglas en ingles). Los coeficientes de carga entre el 2008 y mediados de 2009 registró valores positivos cercanos al cero, en 2010 se incrementaron hasta mediados de 2011. En 2012 se registró valores negativos. Observamos que *C. caspia*, *N. interruptestriata* seguida de una asociación de especies de agua fría caracterizaron este factor (Figura 35).

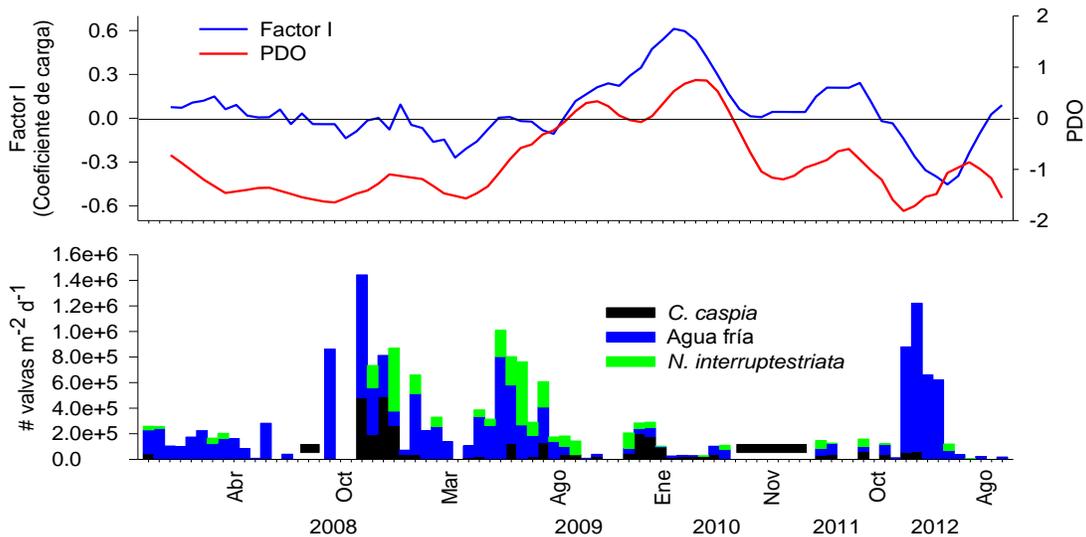


Figura 35. Promedios móviles de 5 puntos de las series de tiempo de: A) las cargas del primer factor (la línea azul) comparado con el índice climático (línea roja) de la oscilación del Pacífico Norte (PDO por sus siglas en ingles) y B) distribución temporal de los puntajes factoriales de las diatomeas asociadas a éste factor. Las barras horizontales negras representan ausencia de información.

- **Factor 2: “Niño Modoki”**

El segundo factor explicó el 8.99% de la varianza de los datos, registrando una correlación con el índice del Niño Modoki ($r=0.47$). Para este factor se observaron valores cercanos a la media por debajo del promedio durante la mayor parte de la serie, para 2010 se nota un incremento en los valores del índice (+). Este factor estuvo caracterizado por una asociación de especies como *Ch. messanensis*, *Ch. lorenzianus* y una asociación de especies con afinidad a agua tropical (Figura 36).

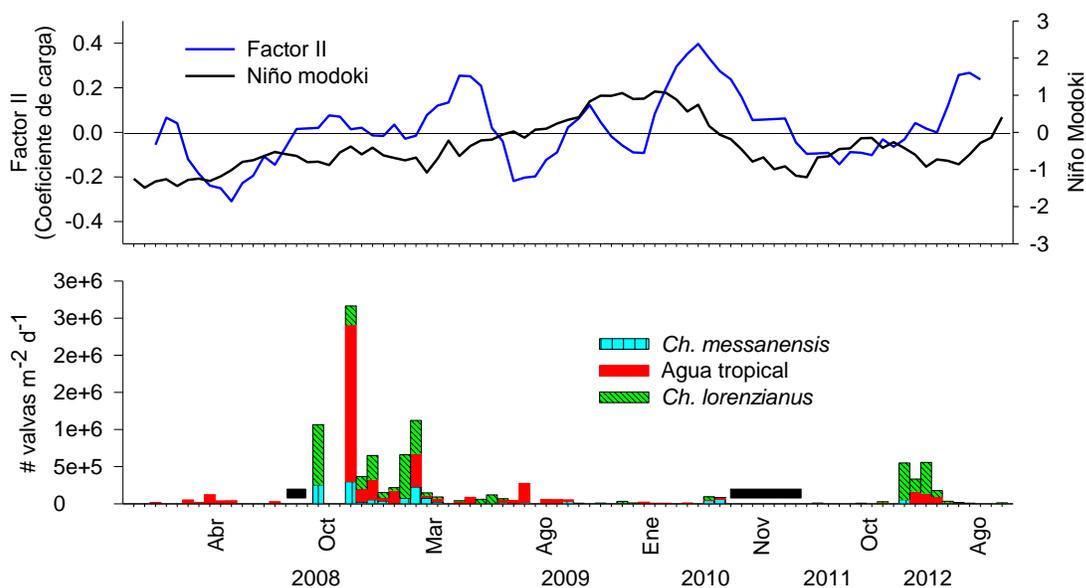


Figura 36. Promedios móviles de 5 puntos de las series de tiempo de: A) las cargas del segundo factor (la línea azul) comparado con el índice climático (línea negra) de El Niño Modoki y B) distribución temporal de los puntajes factoriales de las diatomeas asociadas a éste factor. Las barras horizontales negras representan ausencia de información.

- Factor 3: “**NPGO**”

El tercer factor explicó 8.04% de la varianza de los datos, registrando una correlación ($r=0.31$) con la Oscilación del Giro del Pacífico Norte (NPGO). El comportamiento de este factor en relación al índice climático del NPGO exhibió valores positivos a lo largo de toda la serie de tiempo observándose incremento en los flujos durante periodos donde el NPGO alcanzó valores elevados. En este orden observamos incrementos en las abundancias de las asociaciones de especies de agua fría y tropical-subtropical, las cuales caracterizaron este factor (Figura 37).

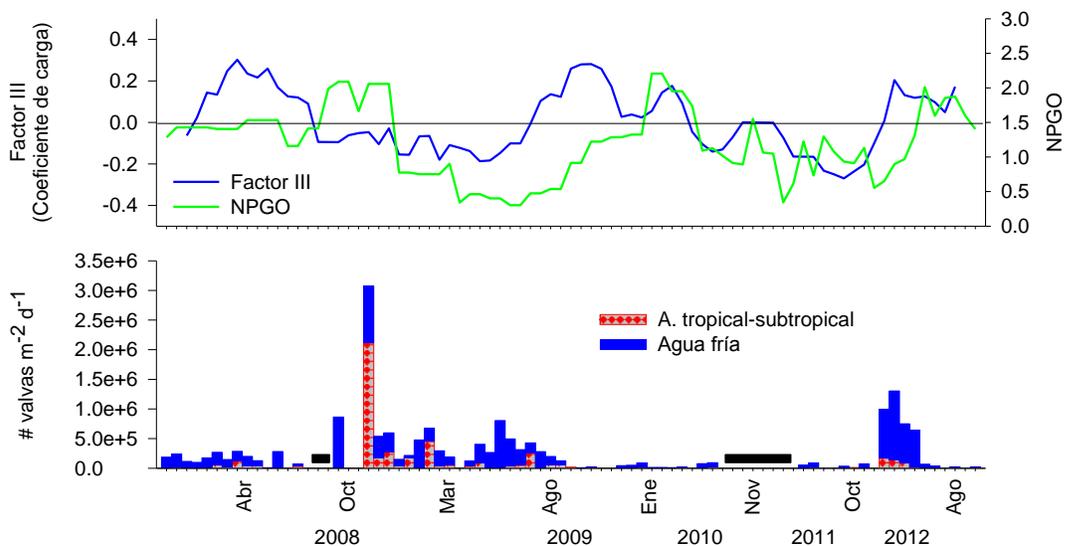


Figura 37. Promedios móviles de 5 puntos de las series de tiempo de: A) las cargas del tercer factor (la línea azul) comparado con el índice climático (línea verde) de la oscilación del Giro del Pacífico Norte (NPGO por sus siglas en inglés) y B) distribución temporal de los puntajes factoriales de las diatomeas asociadas a éste factor. Las barras horizontales negras representan ausencia de información.

- **Factor 4: “Productividad primaria”**

El cuarto factor explica 6.43 de la varianza de los datos, registrando una correlación con las anomalías de la productividad primaria obtenidas del satélite ($r=0.69$). Donde las asociaciones de diatomeas que caracterizaron este factor pertenecen a los géneros *Rhizosolenia* spp. y *Pseudo-nitzschia* spp. (Figura 38).

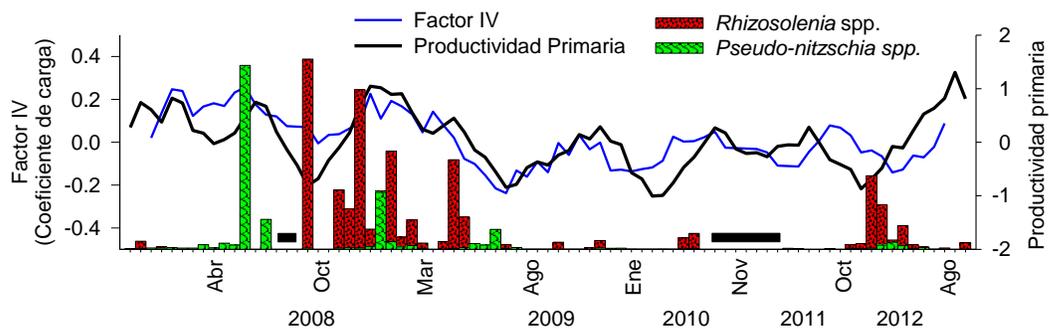


Figura 38. Promedios móviles de 5 puntos de las series de tiempo de: A) las cargas del quinto factor (la línea azul) comparado con las anomalías de la productividad primaria satelital (línea negra) y B) distribución temporal de los puntajes factoriales de las diatomeas asociadas a éste factor. Las barras horizontales negras representan ausencia de información.

I. DISCUSIÓN

Columna de agua

Las primeras aproximaciones de la ecología del fitoplancton de la Bahía de La Paz durante un ciclo anual fueron proporcionadas por Signoret & Santoyo (1980), Martínez-López *et al.* (2001) y Verdugo-Díaz (2004). Posteriormente una mayor comprensión del sitio de Cuenca Alfonso fue proporcionada por diversos estudios sobre la abundancia del fitoplancton y la estructura de la comunidad. A partir de éstos se sabe que el fitoplancton está caracterizado por la dominancia numérica del pico- seguido del nano- y microfitoplancton (Villegas-Aguilera, 2009; Verdugo-Díaz, 2004; Martínez-López, datos de picoplancton sin publicar; Hakspiel-Segura, 2014). A partir de los estudios mencionados también emergió otro rasgo distintivo del sitio; los primeros 50 m contienen las mayores concentraciones de autótrofos, éstos aparentemente restringidos en su distribución vertical por la oxiclina (Hakspiel-Segura, 2014), no tanto por la luz, como ocurre en ambientes de latitudes elevadas durante el invierno (Sancetta & Calvert, 1988).

El ciclo anual de la abundancia del fitoplancton en este estudio está caracterizado por un periodo de 9 meses (noviembre-julio) con dos picos (diciembre y mayo) y tres meses en los cuales se observa una depresión de la misma (agosto-octubre). De igual forma, tres condiciones hidrográficas (mezcla, remolino ciclónico y estratificación) caracterizan este ciclo anual (Martínez-López *et al.*, 2001; Verdugo-Díaz, 2004; Avilés-Agúndez, 2004; Cervantes-Duarte *et al.*, 2005; Verdugo-Díaz *et al.*, 2006; Martínez-López *et al.*, 2012). El primer aumento anual, ocurre a principios de invierno y a finales de primavera y se basa en la respuesta simultánea de varios grupos funcionales; el picoplancton, silicoflagelados y diatomeas. Estas últimas presentaron proliferaciones principalmente multiespecíficas, lo que es una característica típica del Golfo de California (Kemp *et al.*, 2000). Conforme avanza el año ocurrió una progresión hacia una comunidad dominada por nanoflagelados y dinoflagelados. Este último grupo responde ante un evento de enriquecimiento y cierto grado de estabilidad durante la activación del remolino (mayo), así como también tras el calentamiento y establecimiento de una condición estratificada (julio, septiembre). En cambio, las

diatomeas contribuyen casi todo el año, pero con repuntes notables principalmente en los periodos productivos.

La variación estacional en la estructura de la comunidad de fitoplancton descrita ha sido observada previamente por otros autores en regiones similares (Casas *et al.*, 1999). Sin embargo, la estacionalidad no coincide con lo reportado ya que, las mayores abundancias del nanoplancton en la columna de agua se observaron en mayo con una densidad de 4.9×10^{10} cél m⁻² y no en la temporada cálida caracterizada por menores concentraciones de nutrientes, donde a causa de su relación área/volumen obtiene ventajas sobre otros grupos funcionales (dinoflagelados y silicoflagelados) (Casas *et al.*, 1999). Asimismo, esta observación difiere con lo reportado por Villegas-Aguilera, (2009), quien reportó que en 2006 las mayores abundancias de los nanoflagelados ocurrieron durante febrero y junio (400×10^6 cél m⁻²). Las densidades observadas en este estudio son tres órdenes de magnitud por encima de las abundancias registradas en 2006, denotando así la fuerte variabilidad que ocurre en Cuenca Alfonso. Las densidades registradas del nanoplancton se asociaron a su pequeño tamaño, rápido crecimiento y su relación área volumen que le confiere ventaja sobre organismos de mayor tamaño durante condiciones de estabilidad del sistema, bajas concentraciones de nutrientes y temperaturas cálidas (Ayala-Rodríguez 2004; Hakspiel-Segura, 2014).

En el periodo de estudio los dinoflagelados presentaron diversos incrementos a lo largo del año, sin seguir el modelo de sucesión general en relación a sus demandas nutricionales, como estabilidad de la columna de agua (Margalef, 1978). Los incrementos observados de marzo, mayo, julio y septiembre, están caracterizados por la presencia de organismos que responden ante condiciones de enriquecimiento y turbulencia, así como de transición o estado estratificado. Los primeros dos incrementos corresponde con lo propuesto por Smayda & Reynolds (2001), ya que están caracterizados por taxa como *Gymnodinium* spp., y *Gyrodinium* spp. que incrementan sus densidades una vez que se da el enriquecimiento de la columna de agua. Sin embargo, esto no fue consistente entre los años. En 2010 se observó un remplazo de estos géneros por *Prorocentrum* spp., y *Ceratium* spp. lo cual estuvo asociado a condiciones

anómalamente cálidas y la llegada de AST más temprano de lo esperado, aspecto que también es coherente con la reducción observada en las abundancias de las diatomeas durante este año (Smayda & Reynolds, 2001). Posteriormente, tras la relajación de la mezcla en la columna de agua (marzo-abril), se registra un repunte de géneros de mayor tamaño como *Ceratium* spp., y *Dinophysis* spp. los cuales son comunes en ambientes con bajos niveles de nutrientes, temperaturas elevadas y un sistema estratificado (Smayda & Reynolds, 2001).

Abundancia y preservación de diatomeas

Periodo de mezcla

De acuerdo a los resultados del análisis multivariado (ENMM) la disponibilidad de nutrientes, el viento y la temperatura del agua fueron las variables que regularon la respuesta de las diatomeas durante el periodo de mayor productividad. La composición observada de géneros dominantes tales como *Chaetoceros* (*Hyalochaete*), *Thalassiosira* spp., además del incremento moderado de *Pseudo-nitzschia* spp., y *Thalassionema nitzschioides* y la presencia de las esporas de *Chaetoceros* hacia finales del periodo es típica de ambientes dinámicos y ricos en nutrientes así como de su sucesión en el tiempo (Margalef, 1978; Smayda, 1980; Bode & Fernández, 1992; Du *et al.*, 2015) y corresponde con lo descrito previamente para la región (Signoret & Santoyo, 1980; Martínez-López & Verdugo-Díaz, 2000; Verdugo-Díaz, 2004; Villegas-Aguilera, 2009; Sánchez-Robles, 2011).

Los dos incrementos de diatomeas observados tienen diferentes implicaciones para el registro sedimentario y ciclos biogeoquímicos (carbono, silicio, nitrógeno, entre otros) del ecosistema, ya que el reciclamiento o la exportación de las diatomeas desde la zona eufótica depende de una serie de factores los cuales determinan la magnitud y composición del flujo (Smetacek *et al.*, 2002). En particular, las abundancias que se registraron durante el periodo de mezcla en Cuenca Alfonso, aparentemente fueron canalizadas principalmente al consumo intenso por el pastoreo (copépodos y otros herbívoros y omnívoros), como lo sugieren los datos de la trampa y observaciones de pelotillas fecales (Verity *et al.*, 2002; Aguirre-Bahena, 2007). Por otro lado, las proliferaciones de

diatomeas de finales de primavera durante la actividad del remolino ciclónico se exportan principalmente, de acuerdo con lo observado en el registro de la trampa de sedimentos, y aparentemente sólo son consumidas parcialmente por el micro y mesozooplancton.

La covariación de las densidades de potenciales depredadores tales como ciliados, dinoflagelados mixotróficos, copépodos herbívoros y omnívoros, entre otros, de enero a mayo (De Silva-Dávila, 1997; De Silva-Dávila & Palomares-García, 2002; Villegas-Aguilera, 2009) con la producción de las diatomeas sugiere que estos grupos planctónicos podrían tener un fuerte impacto en la regulación de sus poblaciones y como consecuencia en su exportación. La participación del zooplancton modificando la señal de producción de la Z_{eu} es aparentemente influyente ya que el consumo sobre las tallas pequeñas de las diatomeas tales como *Nitzschia bica pitata* cuya presencia en la columna de agua es mínima, puede ser amplificada en la trampa de sedimentos. La mayor densidad de *Nitzschia bica pitata* en la trampa sugiere que su hundimiento y preservación está siendo mediada por el pastoreo y empaquetamiento en pelotillas fecales. Otros estudios han explicado cambios similares entre la composición de especies de la comunidad recolectada en la columna de agua y en la trampa de sedimentos durante el periodo productivo como el resultado de la depredación selectiva por parte del zooplancton (Verity *et al.*, 2002; Olli *et al.*, 2001; Vallina *et al.*, 2014). Situación que refleja la coexistencia de competidores y depredador-presa.

Dentro de los géneros propios del periodo de mezcla *Thalassionema frauenfeldii*, se ha considerado como una especie de afinidad tropical-subtropical, asociada a condiciones de baja a moderada mezcla (Rigual *et al.*, 2013). Sin embargo, Rigual *et al.* (2013), para la región subtropical encuentra esta especie de forma permanente en el flujo, lo cual sugiere un amplio rango de tolerancia a condiciones ambientales y frústulas resistentes a descomposición bacteriana o depredación por filtración. Mientras que *Thalassionema nitzschioides* y esporas de *Chaetoceros* se han asociado a eventos de enriquecimiento y surgencia en la columna de agua (Bárcena & Abrantes, 1998; Bernárdez *et al.*, 2010). Lo cual es coherente a las observaciones y densidades ($> 10^7$ cél m^{-2}) que se registraron en el agua en Cuenca Alfonso, así como a las observaciones realizadas en otros

ambientes semejantes (Bárcena & Abrantes, 1998; Bernárdez *et al.*, 2010). Ver Tabla 6.

Tabla 6. Concentración promedio (mmol m⁻²) de los nutrientes integrados para el estrato de 0 a 60 m por periodo hidrográfico para Cuenca Alfonso durante 2008-2012.

	NO3	NO2	NH4	PO4	SiO2
Mezcla	673.82	16.77	78.43	139.68	1940.74
R. Ciclónico	1254.94	15.90	55.99	184.72	2317.04
Estratificación	603.32	8.44	61.31	106.85	1414.68

El género *Chaetoceros* es uno de los principales contribuyentes tanto en zonas de surgencias costeras, como en ambientes productivos (Casas *et al.*, 1999, Bernárdez *et al.*, 2010; Ryneerson *et al.*, 2013). Varias de las especies de este género son consideradas oportunistas, de rápido crecimiento en condiciones favorables e inestables en el medio ambiente. Además, se caracterizan por la formación de cadenas que disminuyen las tasas de hundimiento y el pastoreo. Por otro lado, Rigual (2011), estimó que *Chaetoceros* llega a aportar más del 20% de la productividad primaria en las primeras etapas de la sucesión en ambientes subtropicales. Por otro lado, Bernárdez *et al.* (2010) encontró que para las costas de Galicia (España), *Chaetoceros* contribuyó en relación a la abundancia relativa total entre el 60 y 70% durante primavera y verano. En Cuenca Alfonso, no obstante *Chaetoceros* fue el primer género en incrementar sus densidades durante las condiciones de mayor mezcla pero solo representa el 7% de la abundancia del grupo de diatomeas, el mayor contribuyente a la abundancia total fue *Pseudo-nitzschia* (41%). Posteriormente, durante el periodo del remolino ciclónico, *Pseudo-nitzschia* incrementó gradualmente su abundancia. Este hecho no fue recurrente entre los años, como lo evidenciaron los datos de la trampa de sedimentos. La sucesión de las diatomeas se vio modificada en función de las condiciones hidrográficas. En 2008 y 2009 la producción asociada al remolino fue más importante (*Pseudo-nitzschia*, representativa), que la asociada al periodo de mezcla. Mientras que en 2012, se presentó la condición contraria, siendo importante en el flujo de mayo las esporas de *Chaetoceros* y *Thalassionema* spp. Las diferencias observadas en la composición tienen implicaciones en la

formación del registro sedimentario e indicarían de manera indirecta las modificaciones sustanciales que se presentan en el ecosistema y en las condiciones climáticas que afectaron el periodo productivo del año(s) en que se formaron. Por ejemplo, láminas sedimentarias mono-específicas son atribuidas a un rápido hundimiento tras una post-proliferación (Kemp *et al.*, 2000), bajo un mayor grado de productividad primaria en el sistema.

La atenuación en los vientos y su impacto negativo sobre la intensidad de las surgencias y abundancias de *Chaetoceros* spp (Bernárdez *et al.*, 2010), demostró que la presencia de este género en el registro sedimentario puede contener información sobre la magnitud de la producción de un ambiente, además de inferir sobre el estado de la mezcla y su relación con la intensidad del viento. De forma similar en 2012, se presentaron vientos menores a 5 m s^{-1} durante los primeros meses del año, lo cual tuvo consecuencias sobre la profundidad de la capa de mezcla, así como en la producción dentro de la zona eufótica, definiendo que el inicio de las proliferaciones se retrasara un par de meses como fue observado en las muestras de la columna de agua. Sin embargo y contrario a lo observado en la Z_{eu} , el flujo durante el periodo de mezcla fue el más importante del año, y estuvo constituido principalmente por *Thalassionema* spp., esporas de *Chaetoceros* y *Thalassiosira* spp. Esta particularidad sugiere que una capa de mezcla menos profunda, y una menor disponibilidad de nutrientes promovió que la mayor parte de las células suspendidas en la columna de agua floccularan integrándose al material en hundimiento, posiblemente incrementando la tasa de exportación hacia el fondo del océano.

La presencia de esporas de *Chaetoceros* (subgénero=Hyalochaete) en la zona eufótica (55-0.1%) en Cuenca Alfonso corroboró la hipótesis que su formación está ocurriendo como respuesta a condiciones desfavorables (hundimiento, disminución en la concentración de nutrientes, atenuación en la Eo), de manera similar a como ocurre en zonas más someras, donde se depositaron en el fondo hasta el restablecimiento de condiciones favorables que las sitúen en la zona eufótica nuevamente para su germinación (Garrison, 1981; Rigual, 2011; Ryneerson *et al.*, 2013). Cabe mencionar que cada año presentó sus particularidades, donde, en 2009 no se registró la presencia de esporas en el

agua, pero si en la trampa. Condición que ha sido observado en otros ambientes (Kuwata *et al.*, 1993). Las evidencias sugieren que los bajos niveles de nitratos ($<2 \mu\text{M}$) y sílice ($<5 \mu\text{M}$) dentro de la zona eufótica (0-25 m) se debieron a la captación por las diatomeas, que desencadenaron valores altos de producción, aunado a su posterior exportación hacia el fondo del océano. Esta condición dentro de la zona eufótica limita la producción de las esporas a causa de los requerimientos de sílice ($>5 \mu\text{M}$) que necesita las células vegetativas para la formación de las esporas de resistencia (Kuwata *et al.*, 1993; Rynearson *et al.*, 2013). Por tal motivo, es muy probable que la formación de las esporas se haya presentado en estratos más profundos con mayores concentraciones de este nutriente.

En 2010 las esporas se observaron en la columna de agua la mayor parte del año, principalmente de marzo a mayo, entre los 10 y 50 m de profundidad en promedio, estrato en el que se registró el ingreso de AST (a partir de abril). Esta masa de agua se caracterizó por contener concentraciones bajas de NO_3 (0.5 y $1.5 \mu\text{M}$) y SiO_3 (3.9 y $5 \mu\text{M}$) consideradas como limitantes en ambientes costeros (Sarhou *et al.*, 2005), aunado a temperaturas anómalamente positivas presentes en este año. Aparentemente estas condiciones fueron desfavorables para las diatomeas y explican su baja producción y la inducción a la formación de esporas de resistencia dentro de la zona eufótica (Garrison, 1981; Sarhou *et al.*, 2005; Loucaides *et al.*, 2011). Una asociación de especies de afinidad cálida (oceánicas), compuesta principalmente por *Ch. lorenzianus*, *Ch. didymus*, *Ch. affinis*, *Ch. lascinosus*, entre otros, fue la predominante bajo estas condiciones. Entre abril y junio se incrementó el flujo de esporas compuesto potencialmente por esporas de *Ch. lorenzianus*, *Ch. didymus* y *Ch. affinis*, dado las densidades que alcanzó en la columna. No obstante, el flujo vertical de células vegetativas fue bajo en la trampa, asociado a una baja producción en superficie.

Otro caso particular, ocurrió en 2012 con las esporas de *Chaetoceros* tanto en la columna de agua como en la trampa de sedimentos. Este componente respondió ante los cambios hidrográficos descritos previamente, incrementando sus flujos durante la mezcla y atenuándose para el remolino. Sin embargo, la historia en la superficie fue diferente. Dado que tras el retraso del viento, la activación del remolino (elevación de la isopícnica de los 25 kg m^{-3}) y calentamiento

del sistema, determinaron la formación de una barrera física que retuvo las esporas de *Chaetoceros* a nivel subsuperficial dentro de la capa de mezcla y en sinergia con la dinámica del viento resuspendió las esporas y resembró las poblaciones de *Chaetoceros*, evitando su exportación hacia el fondo (Booth *et al.*, 2002).

Por otro lado, a presencia de taxa bentónicos como *Paralia sulcata*, *Navicula* spp., *Cocconeis* spp., *Diploneis* spp., en sincronía con la presencia de esporas de *Chaetoceros* en el agua, sugiere que una fracción desconocida de las esporas podrían ser transportadas horizontalmente a la trampa por la resuspensión de material particulado proveniente de ambientes costeros de la bahía. Este fenómeno coincide con observaciones realizadas a partir de foraminíferos captados en el flujo vertical en Cuenca Alfonso durante el 2012 (Rochin-Bañaga, 2014). Estos resultados se contraponen con la hipótesis de que el material litogénico por escorrentías y tormentas proviene del noroeste de la bahía, zona que presenta un fuerte gradiente batimétrico desde la costa hacia la cuenca (Aguirre-Bahena, 2007; Silverberg *et al.*, 2014). El mecanismo aquí propuesto podría estar contribuyendo al restablecimiento de las poblaciones locales (resiembra) de *Chaetoceros* al inicio de la temporada productiva bajo condiciones de mezcla intensa. De igual forma parte de estas esporas resuspendidas podrían sumarse al flujo vertical y ser colectadas por la trampa, sin que sea posible determinar su magnitud.

Por otro lado la presencia de esporas a lo largo de todos los periodos hidrográficos, supone etapas de descanso a corto plazo entre las proliferaciones intermitentes que se pueden observar a partir de las concentraciones de clorofila-a registradas en las imágenes satelitales (Garrison, 1981). Estas dos estrategias pueden estar jugando un papel importante dentro del patrón estacional de la zona; dado que una parte corresponde a la producción “*in situ*” y otra al transporte horizontal. En cambio durante el remolino ciclónico (mayo) se registra la mayor producción de la zona, lo cual incrementa el flujo vertical de las esporas tras alcanzar las células vegetativas su estado de senescencia. Esta idea puede ser explorada con más detalle al identificar las especies que componen el flujo de esporas en cada uno de los periodos y así poder utilizar esta información en el

registro sedimentario como una herramienta para determinar qué proceso hidrográfico está determinando su presencia.

Remolino Ciclónico

Los mecanismos que promueven la activación del remolino aún están en discusión, sin embargo cada vez existe más evidencia de su presencia como mecanismo recurrente de fertilización de la Z_{eu} . Una de las hipótesis para su activación, propone que el calentamiento del sistema a partir del mes de abril, aunado al debilitamiento de los vientos del noroeste, dan lugar a una reducción en las condiciones de mezcla en la columna de agua, lo que desencadena un calentamiento sectorizado del sistema, generando un gradiente térmico desde las zonas costeras (cálido) hacia el centro de la bahía (frío), ocasionando diferencias tanto en la densidad como en la altura del mar, lo que da lugar a una vorticidad positiva (Hakspiel-Segura, 2014). Otra idea propuesta por Coria-Monter *et al.*, (2014) menciona que el ingreso de una masa de agua por la Boca Grande (canal entre Punta Mechudo e Isla Espíritu Santo) que sigue la topografía de la cuenca y en sinergia con la velocidad viento, forma un remolino ciclónico cuasi permanente (5-6 meses) al interior de la bahía. En este estudio se encontró evidencia de la presencia del remolino, lo pudimos confirmar a través de la elevación de la isopicna de 25 kg m^{-3} y del incremento significativo en las concentraciones de nutrientes dentro de la zona eufótica provenientes de una mayor profundidad lo cual corresponde con lo descrito con anterioridad (Villegas-Aguilera, 2009; Hakspiel-Segura, 2014).

La elevación (en promedio $\approx 30 \text{ m}$) de la isolinia de $10 \mu\text{M}$ de NO_3 dentro de la zona eufótica, introduce nutrientes desde el reservorio más profundo, como se observa con la elevación ($< 30 \text{ m}$) de la isolinia de $10 \mu\text{M}$ de NO_3 dentro de la Z_{eu} (Figura 17). Con ello, el primer taxón en responder es *Chaetoceros* (Hyalochaete), seguido inmediatamente por *Pseudo-nitzschia* spp. que alcanza las mayores proliferaciones en mayo, acompañado de *Thalassionema nitzschioides*. Finalmente con la desactivación del remolino y bajo condiciones cálidas y estratificadas apareció *Guinardia striata*, una especie delicada, poco silicificada.

Particularmente en 2012 se presenta una sustitución de *Thalassiosira* por *Skeletonema* en la sucesión. Este hecho se atribuye a un retraso en las rachas de viento que tuvo un mayor impacto sobre el periodo del remolino, aunado a anomalías térmicas negativas. *Skeletonema* spp. ha sido utilizado como un indicador de condiciones de alta productividad característica de proliferaciones de primavera (Sancetta, 1989), así como también se ha relacionado a anomalías térmicas negativas y eventos como La Niña (McQuoid & Hobson, 1997). Para las costas de España, los mayores flujos de este género se producen asociados a años donde la mezcla, disponibilidad de nutrientes asociada al tipo de agua son mayores y favorecen su proliferación (Rigual *et al.*, 2013). Estas evidencias, validan para la cuenca su papel como indicadora de temperaturas bajas asociadas a variaciones interanuales en estudios retrospectivos basados en registros sedimentarios.

El género *Pseudo-nitzschia*, previamente ha sido documentado en Bahía de La Paz, como en otros sistemas del Pacífico mexicano donde sus mayores abundancias se presentan durante primavera (abril-mayo) relacionadas con eventos de surgencia u otros procesos que enriquecen la zona eufótica (Verdugo-Díaz, 2004; Villegas-Aguilera, 2009; Cabrales, 2010). Específicamente en Cuenca Alfonso, *Pseudo-nitzschia* forma proliferaciones en sub-superficie asociada a la isopícnica de los 25 kg m⁻³ (Villegas-Aguilera, 2009). Este género forma frústulas delicadas por lo que sus requerimientos nutricionales le permiten competir con otros taxa, ante bajas concentraciones de silíceo en relación al nitrógeno, de igual forma poseen la capacidad de crecer en ambientes ricos en amonio y urea (Villegas-Aguilera 2009; Stonik *et al.*, 2012), Por otro lado, Marchetti & Cassar (2009) a partir de un modelo relaciona el ancho (diámetro) normalizado con la concentración limitante de Fe (pmol), considerando que la razón entre Fe:C es aproximadamente 3 $\mu\text{mol Fe}$: 1 mol C⁻¹. Sugiere que las células esféricas de mayor talla incrementen sus requerimientos de hierro para mantener las mismas tasas de crecimiento, condición contraria sucede con células de menor tamaño. Además, mencionan una amplia respuesta de crecimiento a eventos de enriquecimiento de hierro, como resultado a la capacidad de acumular grandes cantidades de hierro intracelular cuando está disponible en el sistema, sin

embargo son capaces de reducir sus necesidades de hierro para sostener altas tasas de crecimiento, después que el suministro es agotado (Marchetti *et al.*, 2006). La proliferación de *Pseudo-nitzschia* en mayo sugiere una alta disponibilidad de este elemento. No obstante que no se cuenta con datos de concentración de Fe disuelto, las altas concentraciones ($>120 \text{ nmol L}^{-1}$) de hierro particulado que se presentan en mayo a nivel subsuperficial en la cuenca sustentan esta idea (Hakspiel-Segura *et al.*, 2014).

Las particularidades que presenta *Pseudo-nitzschia* así como la capacidad de formar agregados llamados “bolas de agujas”, las protege de ser pastoreadas por el micro-zooplankton (Cabrales, 2010). Lo cual provoca que durante su hundimiento sus frústulas estén menos expuestas tanto a la disolución como al pastoreo, favoreciendo su preservación hasta la profundidad de la trampa de sedimentos, siendo representativa de las condiciones productivas debidas a la fertilización por la activación del remolino. Sin embargo, pese a que son un excelente indicador de las condiciones hidrográficas en superficie, su preservación en el sedimento raramente ocurre, debido a que al estar poco silicificadas están expuestas a la disolución tanto en su hundimiento como en la interface agua/sedimento (Bernárdez *et al.*, 2010). Sin embargo, existen lugares tales como un fiordo en Dinamarca (Lundholm *et al.*, 2010), y en Cuenca Santa Bárbara (Barrón *et al.*, 2010) donde la alta productividad, asociada a una condición anóxica permanente en la cuenca, permite la preservación en excelente estado de las valvas durante algún tiempo. Esto pone en cuestionamiento el potencial que presenta este género como paleo-indicador de la productividad primaria (Marchetti, 2009). Su potencial como proxy de productividad en Cuenca Alfonso necesita ser explorado en estudios futuros para estimar su grado de preservación en el registro sedimentario.

Como parte de la variabilidad interanual en 2012 se registró un evento contrario a lo observado años previos en relación a la producción y exportación de *Pseudo-nitzschia* spp. donde se notó una disminución sustancial de su abundancia en el proceso de hundimiento. Este hecho está relacionado con cambios hidrográficos descritos previamente, que causaron su retención en la columna de agua dada la formación de una barrera física (isopicna de 25 kg m^{-3}) y una

continua resuspensión modulada por las rachas de viento. Adicionalmente se registró elevadas concentraciones de ácido silícico en la zona eufótica, asociado a un flujo mayor de valvas fragmentadas derivadas del pastoreo, lo que pudo disminuir notablemente el flujo de valvas integra (Smetacek *et al.*, 2002). Esta situación definió en el material colectado por la trampa, una señal modificada en donde *Thalassionema* spp. emergió como representativa de este periodo.

Periodo de estratificación

Para el periodo cálido el sistema alcanza sus máximas temperaturas reduciendo el gradiente térmico entre las zonas someras y el centro de la bahía, lo cual desactiva el remolino ciclónico y da lugar a una condición de estratificación (Hakspiel-Segura, 2014). Así mismo, se establece una mayor frecuencia de los vientos del sur-sureste (Reyes-Salinas *et al.*, 2003; Obeso-Nieblas *et al.*, 2008), además de presentarse agua superficial tropical (AST), condiciones que reducen la productividad primaria de la zona (Verdugo-Díaz, 2004; Verdugo-Díaz *et al.*, 2014; Hakspiel-Segura, 2014).

Septiembre es un mes peculiar ya que presentó un incremento en la abundancia de las diatomeas y nutrientes en la zona eufótica, así como un aumento en el flujo vertical de valvas y de material particulado de origen litogénico, orgánico e inorgánico (Silverberg *et al.*, 2007). Este fenómeno se atribuye al efecto que tienen eventos meteorológicos durante el periodo de huracanes, donde se presenta un incremento en las lluvias, rachas de viento superiores a 6 m s^{-1} . Estos eventos causan un incremento en el oleaje que inyecta energía al sistema y tiene la capacidad de romper la estratificación y enriquecer la columna de agua; aumentando así la productividad primaria (Aguirre-Bahena, 2007; Silverberg *et al.*, 2007). Zamudio *et al.* (2002) señala que los huracanes en el pacifico oriental, incrementan la profundidad de la capa de mezcla entre 10 y 80 m, así como la generación de ondas internas, las cuales tienen la capacidad de resuspender nutrientes desde la plataforma continental. En 2009, se presentó la influencia de un huracán en B.C.S del 28 de agosto al 4 de septiembre (Jimena). En 2010 se observó el tránsito de una tormenta tropical (Georgette) a través de los Cabos, entre el 21 y 22 de septiembre. Finalmente en 2012 se presentó una tormenta

tropical (Norman) que ingresa al Golfo de California afectando durante el 28 y 29 de septiembre a B.C.S.

Para la región sur del Golfo de California se han documentado valores bajos de diversidad durante el periodo de otoño, del mismo modo se destaca el incremento en las abundancias de dinoflagelados en la región oriental, asociadas a la incursión del AST (Ayala-Rodríguez, 2004). Se observó además la presencia de especies de *Chaetoceros* (Phaeoceros), así como de *Rhizosolenia acuminata* y *Rh. imbricata*, de afinidad oceánica, adaptadas a condiciones de elevada radiación solar y bajas concentraciones de nutrientes (Kemp *et al.*, 2000). Este grupo de especies se encontraron en la trampa de sedimentos de manera recurrente durante el periodo cálido así como también en otros meses bajo condiciones anómalas, lo cual indica la incursión de agua de bajas latitudes a la Bahía de La Paz.

Así mismo, en el periodo estratificado encontramos diatomeas de gran tamaño, poco silicificadas, donde algunas de ellas tienen la capacidad de hacer simbiosis con cianobacterias fijadoras de nitrógeno o flagelados, como es el caso de *Haslea wawriake*, *Guinardia striata*, *Rhizosolenia* spp, *Leptocylindrus mediterraneus*. También se registró la presencia de *T. frauenfeldii*, que se caracteriza por estar asociadas a masas de agua oceánicas (AST) o modificadas (AeST) que se encuentran presentes en la región (Lavin *et al.*, 2009). Esta composición fue diferente a la descrita por Villegas-Aguilera (2009) dado que ella observó durante el 2005 y 2007 especies de origen tropical-subtropical tales como *Nitzschia bicapitata* y *Thalassionema bacillaris*. La primera se observó a nivel de la picnoclina cuando la columna de agua estuvo estratificada. Ambas especies son delicadas y se presentan en abundancias elevadas en condiciones oligotróficas (componente oceánico). La composición que describe Villegas-Aguilera (2009) para la columna de agua, coincide con lo observado en la trampa de sedimentos de marzo de 2008 a enero de 2009 y en diciembre de 2011, lo cual nos permite inferir que se mantuvo la señal del AST en el interior de la bahía asociada a eventos climáticos de escala interanual (El Niño).

La presencia de especies del género *Thalassionema* y esporas de *Chaetoceros*, se han relacionado con condiciones de enriquecimiento del medio

(surgencias). Por el contrario, especies del género de *Rhizosolenia* son características de ambientes estratificados y oligotróficos, se han asociado a la nutriclina bajo condiciones de poca irradiancia. Este género junto con *Stephanopyxis palmeriana*, *Thalassiotrix* spp y especies de *Coscinodiscus* spp., se distinguen como diatomeas de sombra (Kemp *et al.*, 2000). De acuerdo con lo propuesto por Kemp *et al.* (2000) Este grupo presenta un crecimiento lento, manteniendo sus poblaciones durante los meses de estratificación. Tras el rompimiento de la estratificación (mezcla de otoño-invierno) las diatomeas presentan un hundimiento masivo (fall dump). Por tal motivo se espera encontrar un mayor flujo de este grupo durante periodos con anomalías positivas de la temperatura del océano.

Por otro lado se identificó que la presencia de las especies *Thalassionema nitzschioides* var. *parva*, *Nitzschia interruptestriata* y *Nitzschia bicapitata*, *Fragilariopsis doliolus* y *Planktoniella sol*, está relacionada con el ingreso de AST al interior de la bahía, pero también con una respuesta ante condiciones cálidas en el 2012. Del mismo modo se observó un incremento en la frecuencia de taxa de origen oceánico como *Hemiaulus sinensis* (Romero *et al.*, 2002) que llegaron a la bahía una vez que ocurre el cambio de circulación (AGC a AST). Aspectos que sugieren que su presencia en otros momentos del año indica el adelanto o retraso en el momento en que ocurre el cambio de circulación estacional del área. Finalmente a pesar de observarse una clara estacionalidad, con su respectiva respuesta biológica por parte de los productores primarios, encontramos la presencia de una señal mezclada entre especies costeras con el ingreso de especies típicas de ambientes oceánicos; que responden a variaciones interanuales, tales como cambios en el patrón estacional de circulación (Romero *et al.*, 2002).

Productividad primaria

Los valores de productividad primaria derivados de imágenes satelitales observados en la Bahía de La Paz son mayores a los reportados para el Golfo de California por Martínez-Gaxiola *et al.* (2007), con medias anuales de 771 a 1,074 mg C m⁻² d⁻¹ (\bar{X} =914 mg C m⁻² d⁻¹; 1998-2005), región considerada de las más

productivas dentro de los mares Mexicanos (Verdugo-Díaz *et al.*, 2014). Del mismo modo, los valores de asimilación de carbono estimados a partir de ^{14}C para la zona eufótica (100-0.1 % Eo) son similares con estimaciones realizadas por Verdugo-Díaz *et al.*, (2014) en el sitio de estudio. Otros autores a partir de estimaciones indirectas (fluorescencia natural de la clorofila-a) estimaron valores similares (Reyes-salinas, 1999; Reyes-Salina *et al.*, 2003; Avilés-Agúndez, 2004; Verdugo-Díaz, 2004; Cervantes-Duarte *et al.*, 2005), confirmando la presencia de una estacionalidad o incrementos asociados a los periodos productivos previamente mencionados, al mismo tiempo de manera implícita se observa la variabilidad interanual como forzante en los valores de los meses en que se alcanza los mayores valores de productividad.

Al momento de contrastar los valores de productividad primaria obtenidos de imágenes satelitales con los datos integrados obtenidos a partir de la técnica de asimilación de carbono radiactivo (n=17 meses; 2005-2014), se encontró durante el periodo de estratificación una sobre-estimación de hasta 80% en los valores de productividad obtenidos de imágenes satelitales en relación a los datos integrados de ^{14}C . Por el contrario, entre diciembre y junio (periodo productivos) se presentó una sub-estimación de la PP (^{14}C) que va desde un 53% hasta un 82% (Figura 39). Esta particularidad demuestra que la productividad primaria derivada de imágenes de satélite aún no tiene la precisión cercana al método directo de las tasas de asimilación que se presentan en la columna de agua, sin embargo, no dejan de ser una herramienta útil para tener una visión amplia de la estacionalidad y variabilidad que presenta la productividad en periodos largos de tiempo (Barocio-Leon *et al.*, 2007). Una de las debilidades de esta clase de datos tiene que ver con la limitación del modelo (Behrenfeld & Falkowski, 1997) de no poder estimar la producción que se genera en la base de la zona eufótica de la cuenca (entre 1 y 0.1% Eo), profundidad a la cual se ha demostrado aportes importantes a la PP (Villegas-Aguilera, 2009; Verdugo-Díaz *et al.*, 2014; Hakspiel-Segura, 2014).

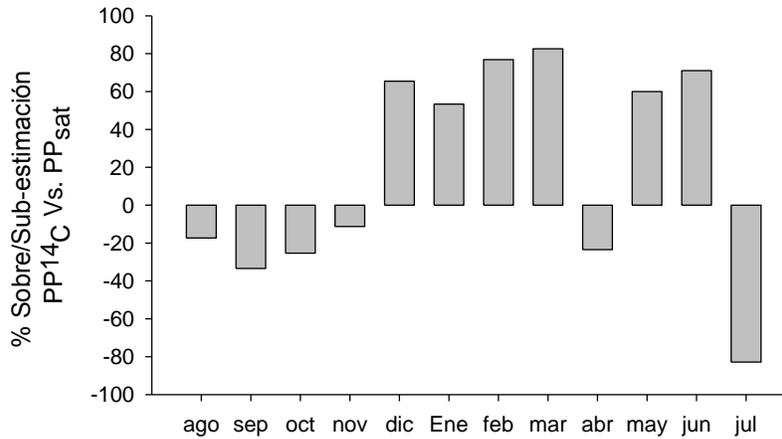


Figura 39. Porcentaje de sobre o sub-estimación de la productividad primaria estimada a partir de imágenes satelitales y estimaciones directas usando ^{14}C , durante el periodo de estudio (2008-2012) para Cuenca Alfonso.

A partir de los valores corregidos de la PP_{sat} y el contenido de carbono de las diatomeas de la columna de agua en Cuenca Alfonso, se estimó que 39% de la productividad primaria de la zona se explicó por la participación de las diatomeas (Figura 40). El aporte que tuvo las diatomeas a la productividad primaria en la zona a pesar de ser bajo, es equiparable al obtenido tanto por Villegas-Aguilera (2009), como por Hakspiel-Segura (2014) para la cuenca. Sin embargo, estos valores son bajos a los obtenidos por otros autores (Romero *et al.*, 2009; Shukla *et al.*, 2009; Romero & Armand, 2010) para ambientes costeros o de surgencia donde este grupo aporta entre el 70 y 80% de la productividad primaria. La estimación parcial obtenida a través de este trabajo a pesar de ser válida, aún está sujeta a ser mejorada en el futuro con el incremento del número de datos generados *in situ*.

Una parte de la producción de carbono de la zona eufótica puede ser exportada, existiendo una relación positiva entre ambas. A partir de los resultados se observa que en Cuenca Alfonso, tanto el flujo de COP como el carbono aportado por las diatomeas presentan un comportamiento estacional influenciado por variaciones de mayor escala temporal. Los mayores flujos de finales de 2008 y mediados de 2009 ocurrieron bajo la influencia de un periodo de transición de La Niña-El Niño. Por el contrario en 2010, en todos los componentes evaluados en el flujo vertical tuvieron una reducción significativa en comparación a los demás años

de estudio, condición que respondió ante el establecimiento de la influencia de condiciones anómalamente cálidas.

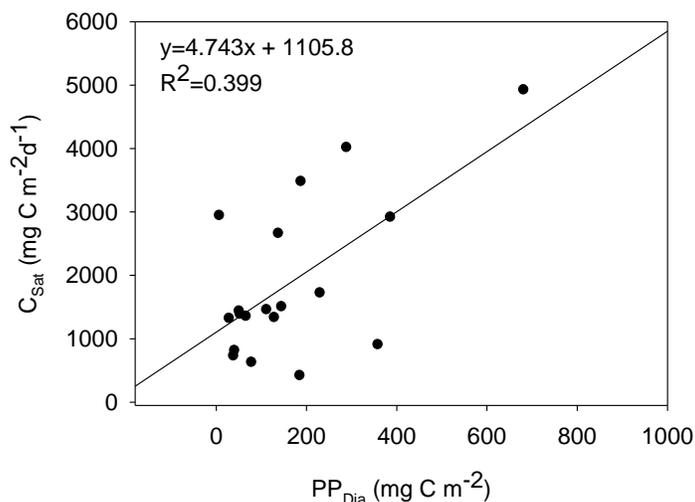


Figura 40. Relación entre la productividad primaria derivada de imágenes satelitales (previamente ajustada con valores *in situ*) y el carbono orgánico aportado por las diatomeas, se presenta su respectiva regresión lineal (línea negra) exhibiendo el modelo lineal y el R^2 , respectivo.

La estimación de la PP anual integrada supera los 350 g C m⁻² año⁻¹ (Verdugo-Díaz *et al.*, 2014), resalta la importancia que tiene la bahía como un sistema altamente productivo, que soporta una gran biodiversidad (Silverberg *et al.*, 2014). De las elevadas tasas de asimilación que se alcanzan en CA, una parte importante de este material (90-95%) es remineralizado en la columna de agua y menos del 10% es exportado fuera de la zona eufótica (Martínez-Gaxiola *et al.*, 2007).

Aguirre-Bahena (2007) determina para Cuenca Alfonso que el flujo de carbono orgánico estimado es de 121 mg C m⁻² d⁻¹, valor tres veces mayor que el promedio observado en el presente estudio (38 mg C m⁻² d⁻¹). Sin embargo, durante el periodo de estudio la PP en promedio fue de 1,670 mg C m⁻² d⁻¹ (datos satelitales), con un flujo de carbono orgánico estimado de 408 mg C m⁻² d⁻¹, el cual es semejante al registrado por Martínez-Gaxiola *et al.* (2007), quienes reportaron para el Golfo de California un flujo vertical de COP de 457 mg C m⁻² d⁻¹ (Tabla 7), valor 9 veces más elevado al promedio observado (45 mg C m⁻²d⁻¹) para Cuenca Alfonso durante 2008-2012, el cual es muy cercano al valor promedio (53 mg C m⁻² d⁻¹).

² d⁻¹) de toda la serie de la cuenca (Silverberg *et al.*, 2014). Esta discrepancia ya ha sido reportada en otras cuencas (Silverberg *et al.*, 2004; Thunell *et al.*, 2007; Silverberg *et al.*, 2014) como se muestra en la Tabla 7. Esto demuestra una sobreestimación del flujo de carbono orgánico a partir del uso de la PP basada en datos satelitales e ilustra lo dinámico y complejo que llega a ser el poder estimar el flujo vertical del carbono orgánico y de otros elementos como el sílice biogénico, debido a que diversos factores ejercen su influencia y generan discrepancias entre los valores estimados por diversos procedimientos.

Tabla 7. Flujo de carbono orgánico en cuencas oceánicas del Pacífico mexicano y Mar Caribe, considerando la profundidad, así como el valor máximo, mínimo y el promedio.

Cuenca	Prof (m)	Max	Min	Prom	Autor
San Lázaro	330	40	9	21	Silverberg <i>et al.</i> , (2004)
Cariaco	230	242	3	55	Thunell <i>et al.</i> , (2007)
Santa Bárbara	500	369	1	136	Thunell <i>et al.</i> , (2007)
Golfo de Tehuantepec	350			21	Thunell <i>et al.</i> , (2007)
Guaymas	475	58	2	29	Thunell <i>et al.</i> , (2007)
Fiordo (British Columbia)		400	100	220	Sancetta & Calvert, (1988)
Cuenca Alfonso	310;350	24,400	1	49	Silverberg <i>et al.</i> , (2014)

En relación al papel que juegan las diatomeas en la exportación del carbono orgánico en CA, el factor de hundimiento estimado (rango= 0.4 y 0.1%), demuestra que tanto el grado de disolución como el pastoreo y advección horizontal en la zona tienen un fuerte impacto en la exportación de éste, hacia el fondo del océano. El cambio en la abundancia de las diatomeas representó una pérdida de tres órdenes de magnitud en su hundimiento. No obstante los flujos en CA son equiparable a los obtenidos en otras regiones destacadas por valores elevados (Sancetta, 1995; Thunell *et al.*, 1996; Lange *et al.*, 2000).

El aporte de carbono por las diatomeas al flujo total de carbono orgánico en CA fluctuó entre 0.03% y 31%, con un valor promedio del 2.7%. Estos valores se encuentran dentro del rango reportado para otros ecosistemas (Olli *et al.*, 2001; Varela *et al.*, 2004; Zúñiga *et al.*, 2011). Su estacionalidad también fue similar con los mayores flujos de carbono durante los periodos productivos. Particularmente

en CA, en septiembre se presenta un incremento en el flujo de carbono orgánico (1.3 a 29%), posiblemente como respuesta a eventos meteorológicos que a pesar que no afecten directamente la cuenca, modifican las condiciones hidrológicas (Silverberg *et al.*, 2007), reflejándose en la producción en la columna de agua, como en el flujo vertical.

Olli *et al.* (2001), encontró que el componente fitoplanctónico para la región costera aporta entre 13 y 105 mg C m⁻² d⁻¹, lo cual corresponde del 9 al 62% del flujo de carbono orgánico particulado. En este caso los nanoflagelados (2-6; ±15 µm) fueron los mayores contribuyentes del flujo vertical (60-80 mg C m⁻² d⁻¹) con un aporte de entre el 6 y 96% del flujo aportado por el fitoplancton y entre el 38 y 46% del carbono orgánico total. El papel que cumplen las células pequeñas (<20 µm) en el flujo vertical es importante, principalmente los que son transportados hacia el fondo a través de la colisión y formación de agregados (Riebesell, 1989; Turner, 2002) haciendo de este componente una parte representativa del flujo vertical (Bode *et al.*, 1998). En tanto que las diatomeas, aportaron entre 15 y 32 mg C m⁻² d⁻¹ correspondientes al 17 y 71% del componente fitoplanctónico y entre el 6 y 17% del COP. Estas proporciones brindan una idea de la contribución relativa que tienen en el transporte vertical otros grupos funcionales como los flagelados. En este sentido encontramos en CA que el aporte que presentan las diatomeas al flujo vertical del carbono orgánico ($\bar{X} = 2\%$) se ve modificado por varias razones, entre ellas; a una fuerte presión de pastoreo, como un eficiente reciclamiento en la columna de agua que limita un mayor secuestro de carbono orgánico al interior de la cuenca.

La información cuantitativa y cualitativa de los eventos de producción de las diatomeas en la zona eufótica durante su hundimiento y posterior integración al registro sedimentario, se ve modificado continuamente a partir de diversos factores físicos, químicos y biológicos, que en conjunto integran los procesos tafonómicos que determinan el grado de preservación de la señal original del componente planctónico en su destino final en el registro sedimentario. Por lo tanto conocer los factores que determinan el estado de preservación es una herramienta de gran ayuda en estudios paleoclimáticos (Behrensmeyer & Kidwell, 2009).

Se considera que los primeros procesos tafonómicos que actúan en ambientes costeros son el transporte horizontal, la ruptura y disolución, donde pueden actuar de manera individual o en conjunto (Sherrod, 1999). En CA encontramos la acción de varios factores que actúan bajo condiciones particulares. El transporte horizontal es un factor que tiene su mayor influencia para el inicio del periodo de mezcla, bajo la influencia de las rachas de viento e incremento en la PCM, asociado a un componente importante de diatomeas bentónicas que se observa tanto en la columna de agua como en la trampa (Sherrod, 1999; Martínez-López *et al.*, 2004). Por otro lado, La producción de TEP por las diatomeas sirve como compuesto aglutinante y sustrato para ser colonizado por bacterias y flagelados, que asociado al material litogénico incrementa la velocidad de hundimiento de las partículas. Por ejemplo, una célula individual puede presentar una velocidad de hundimiento de 1.6 m d^{-1} , en cambio un agregado con un diámetro superior a $200 \mu\text{m}$ alcanza velocidades superiores a 150 m d^{-1} ; (Eppley *et al.*, 1967; Bode *et al.*, 1998). Esta cualidad favorece el hundimiento rápido de los agregados, lo cual permite que el material conserve sus propiedades y se encuentre menos tiempo expuesto a la acción corrosiva del medio marino (Turner, 2002; Kato *et al.*, 2003). En CA los mayores flujos de diatomeas, incluso de especies delicadas, se presentan durante los eventos de mayor productividad, lo cual sugiere que se hunden inmersas en agregados. Otro aspecto a considerar es la posición geográfica y distancia de la costa, los cuales pueden influir sustancialmente en la señal que se conserva en los sedimentos, así como en los procesos que modulan su hundimiento y preservación. Ya que conforme es menor la distancia a la costa se registra una mayor carga de sedimentos de origen litogénico, que repercute no solo en el enriquecimiento de la columna de agua, aumentando la producción primaria (incluidas las diatomeas), sino también en incrementar la densidad de los agregados, ya que sirven como balastro de estos. Así, el componente silíceo tiende a ser incorporado en el registro de manera continua.

La pérdida de información selectiva de las diatomeas entre la superficie y la trampa de sedimentos, se incrementa en la transición trampa-sedimentos en la mayoría de los casos y en algunos sitios de manera severa en la interface agua-

sedimento previo al enterramiento (Behrensmeyer & Kidwell, 1985; Sherrod, 1999; Kato *et al.*, 2003; Rigual *et al.*, 2013), lo cual representa un problema en estudios paleoclimáticos. En muchos casos, los taxa delicados se fragmentan durante el hundimiento o la diagénesis, así como de manera activa (pastoreo) (Turner, 2002). Para este último caso en particular, se conoce que el aporte que presenta las pelotillas fecales del zooplancton al flujo vertical es importante en ambientes costeros (Olli *et al.*, 2001; Turner, 2002). Para los meses de febrero-marzo encontramos evidencias que confirma esta idea, tras un incremento significativo de fragmentos de diatomeas en el flujo, aunado a un incremento tanto de la biomasa del zooplancton (De Silva-Dávila, 1997; De Silva-Dávila & Palomares-García, 2002) como de la abundancia de ciliados (Villegas-Aguilera, 2009). Así observamos que la acción del pastoreo y el posterior empaquetamiento en pelotillas fecales en la zona aparentemente juegan un papel relevante en el sitio de la cuenca, no obstante requiere de futuros estudios para comprobar su magnitud.

Por otro lado, la presencia como parte del flujo vertical de taxa poco silicificados, como células vegetativas de *Chaetoceros* (*Hyalochaeta*), *Rhizosolenia* spp., *Corethron* spp., pueden ser explicados por algunos procesos entre los que pueden mencionar: 1) las condiciones hidrográfica y el grado de productividad que repercuten sobre la velocidad de hundimiento; así una tasa alta de producción incrementaría la conservación de las valvas hasta la profundidad de la trampa, 2) la presencia de una capa con déficit de oxígeno ($<1.4 \text{ ml L}^{-1}$) por debajo de la capa de mezcla permite que el material en hundimiento este menos expuesto a la remineralización y por tal motivo las frústulas de estos géneros se estén conservando, 3) la formación de exopolímeros transparentes (TEP, siglas en inglés) por parte de diversos taxa de diatomeas (ej: *Chaetoceros*, *Rhizosolenia*, entre otros) permite la formación de grandes agregados que hacen que salgan del tamaño apropiado para ser consumidos por el microzooplancton (Casas *et al.*, 1999; Varela *et al.*, 2004; Zuñiga *et al.*, 2011).

Finalmente, otro factor que afecta la integridad de las valvas es la preparación de las muestras que también conducen a la fragmentación y disolución de las valvas frágiles, alterando potencialmente la Tanatocenosis

presente en la trampa (Sherrod, 1999). Sin embargo, en este estudio se redujo este efecto al no utilizar centrifuga y utilizar peróxido de hidrogeno que es menos agresivo que el uso de ácidos sobre la integridad de las frústulas.

Los cambios cuantitativos y cualitativos observados entre la composición de diatomeas presentes en la columna de agua y la conservada en la trampa de sedimentos, mostraron semejanzas a las descritas por otros autores, donde encontraron que géneros como *Pseudo-nitzchia* spp., *Chaetoceros* spp., *Thalassiosira* spp., *Thalassionema* spp., dominan en abundancias la columna de agua (Bode *et al.*, 1998; Casas *et al.*, 1999, Olli *et al.*, 2001; Venrick *et al.*, 2003; Varela *et al.*, 2004; Zuñiga *et al.*, 2011), pero en la trampa disminuyen sus abundancias. Varela *et al.* (2004), Bernárdez (2007), Bernárdez *et al.* (2010), observaron que *Chaetoceros* para las costas de España constituye entre el 60 y 70% de las asociaciones durante los periodos productivos (primavera-verano) en la columna de agua y disminuye hasta un 2% aproximadamente en la trampa. Esta pérdida de información es similar a lo obtenido en Cuenca Alfonso tanto con este género en particular (del 13% en la superficie al 2% en la trampa de sedimentos) como con otros taxa como *Pseudo-nitzschia* spp. Zúñiga *et al.* (2011) encontró que *Ch. curvisetus* y *L. danicus* en la trampa de sedimentos son prácticamente nulos, lo cual lo atribuye a la morfología, donde la presencia de setas (*Chaetoceros*) y la formación de cadenas largas, favorecen su flotabilidad, retardando su hundimiento y aumentando su tasa de remineralización (disolución). Por otro lado, la presencia de células vegetativas y esporas de *Chaetoceros*, *Thalassionema nitzschioides*, *Guinardia delicatula*, aunado a otros taxa poco silicificados en la trampa de sedimentos y no observados en muestras de la columna de agua, sugieren eventos donde se incrementa la producción en la zona eufótica que ocurren de manera episódica y que no son registrados debido al tipo de muestreo que se llevó a cabo durante este estudio; un muestreo de un día al mes y que en general ha sido observado en otros estudios como una causa en la discrepancia entre ambos estratos (Z_{eu} vs profundidad de la trampa) (Venrick *et al.*, 2003; Rynearson *et al.*, 2013).

Trampa de Sedimentos

En regiones costeras y productivas, los estudios se han enfocado en describir el acople entre la producción, exportación y sedimentación de las diatomeas (Thunell 1998; Kemp *et al.*, 2000; Zuñiga *et al.*, 2011; Rigual, 2011). En este sentido la composición del fitoplancton modula la productividad de la zona eufótica y su estructura determina la eficiencia con la cual es exportado el carbono orgánico hacia el fondo del océano (Zuñiga *et al.*, 2011). Del mismo modo, procesos oceánicos y atmosféricos de escala interanual a decadal afectan la respuesta biológica, como la magnitud de los flujos orgánicos e inorgánicos (Thunell, 1998; Aguirre-Bahena, 2007; Silverberg *et al.*, 2007; Martínez-López *et al.*, 2012). Durante este estudio entre 2008-2009 se registraron flujos de valvas un orden de magnitud mayor al promedio de la serie analizada, hecho atribuible a la presencia de anomalías térmicas negativas observadas en el sitio que ocurrieron también bajo la influencia de condiciones climáticas de fondo, asociadas con el primer y segundo modo de variación decadal del Pacífico Norte (PDO y NPGO respectivamente) que actuaron de manera sinérgica y que en conjunto dieron lugar a condiciones favorables (incremento del estrés del viento, aunado al enfriamiento del sistema y al enriquecimiento de nutrientes en la columna de agua) que se reflejaron en el incremento de la productividad primaria (Di Lorenzo *et al.*, 2008) y el flujo vertical de Cuenca Alfonso. Al igual que en el presente estudio, Sancetta (1995), Thunell *et al.* (1996), Lange *et al.* (2000) observaron variaciones en el flujo vertical, como en la composición de las diatomeas en relación a cambios interanuales. Esta variabilidad ha sido de igual forma observada a partir de otros componentes orgánicos e inorgánicos (Thunell 1998; Smoak *et al.*, 1999; Silverberg *et al.*, 2004; Lara-Lara *et al.*, 2007).

Las diatomeas son importantes en la exportación de carbono orgánico desde la zona eufótica, a pesar de ello, el número de estudios que abordan este aspecto son pocos para el Golfo de California (Sancetta, 1995; Thunell *et al.*, 1996). Los flujos estimados en este estudio (mínimo= 1.1×10^5 valvas $m^{-2} d^{-1}$; máximo= 1.47×10^8 valvas $m^{-2} d^{-1}$; $\bar{X}=1.57 \times 10^7$ valvas $m^{-2} d^{-1}$) son un orden de magnitud por debajo de los reportados por Sancetta (1995) para Cuenca del Carmen ($\bar{X}=1-2 \times 10^8$ valvas $m^{-2} d^{-1}$), reporte que representa los mayores flujos verticales de diatomeas de la

región. El flujo promedio de valvas para el área de estudio se encuentra entre los rangos altos reportados en otras zonas del pacifico norte, como se observa en la Tabla 8. Por el contrario, para el Pacifico Mexicano (Cuenca San Lázaro) existe un reporte de diatomeas planctónicas y bentónicas captadas a través de trampa de sedimento, para el cual establecen un flujo promedio de 1.1×10^4 y 4×10^4 valvas $m^{-2} d^{-1}$ respectivamente (Martínez-López *et al.*, 2004, 2010), Siendo cercano al flujo de diatomeas bentónicas reportado en este estudio (datos no mostrados).

Tabla 8. Flujo vertical promedio de diatomeas planctónicas (# valvas $m^{-2} d^{-1}$) en diferentes regiones del Pacífico Mexicano y regiones cercanas.

Región de estudio	Flujo promedio	Referencia
Cuenca Carmen	$1-2 \times 10^8$ valvas $m^{-2}d^{-1}$	Sancetta, 1995
Fiordo de Sanich Intel; British Columbia	1.4×10^9 valvas $m^{-2}d^{-1}$	Sancetta & Calvert, 1988
Cuenca San Pedro	2×10^8 valvas $m^{-2}d^{-1}$	Sancetta, 1990
Pacífico Norte (Oregon)	2×10^8 valvas $m^{-2}d^{-1}$	Sancetta, 1990
Cuenca Santa Bárbara	1.4×10^6 valvas $m^{-2}d^{-1}$	Lange <i>et al.</i> , 2000
Cuenca San Lázaro	1.1×10^4 valvas $m^{-2}d^{-1}$	Martínez-López <i>et al.</i> , 2010
Cuenca Cariaco Venezuela	7.6×10^6 valvas $m^{-2}d^{-1}$	Romero <i>et al.</i> , 2009
Cuenca Alfonso	1.2×10^7 valvas $m^{-2}d^{-1}$	Este estudio

Los mayores flujos de diatomeas planctónicas en CA se presentaron en los meses más productivos. Esta misma condición ha sido reportada para el Mediterráneo (Rigual, 2011), Seanich Intel; British Columbia (Sancetta & Calvert, 1988; Haigh *et al.*, 1992); en los cuales observaron un comportamiento bimodal del flujo de diatomeas para primavera y otoño. Sancetta (1995) registra para las Cuenca de Guaymas y Carmen en la región central del Golfo de California, los mayores flujos durante el invierno y la primavera. Romero & Armand (2010) para Cuenca Santa Bárbara encontraron los mayores flujos durante la surgencia de primavera-verano. Romero *et al.* (2009) en Cuenca Cariaco (Venezuela) observaron que el flujo máximo se ajustó con el periodo de surgencias del invierno. Todos estos, al igual que el presente trabajo coincidieron con que la estacionalidad, como la magnitud del flujo vertical de las diatomeas están acoplados a las condiciones hidrográficas de cada una de las zonas. Hecho que permite la formación en áreas específicas como CA de sedimentos laminados de

alta resolución, que conservan información valiosa tanto del ambiente como del clima y la respuesta biológica.

La sucesión de especies de diatomeas en CA pudo dividirse en tres etapas, las cuales están respondiendo a las condiciones hidrográficas y disponibilidad de nutrientes en la columna de agua. La primera fase podemos establecerla a partir de octubre-noviembre (finales de la estratificación y principio de la mezcla) cuando el sistema se encuentra cálido y estratificado y empieza la transición hacia condiciones enriquecidas y de mezcla. Smayda & Reynolds (2001), Rigual (2011), Zuñiga *et al.* (2011), argumentaron que estas condiciones favorecen la aparición de otros grupos funcionales (dinoflagelados) en el sistema y la participación de las diatomeas es mínima. Hecho que fue coherente a lo observado con la trampa de sedimentos. *Th. nitzschioides* var. *parva* fue dominante en la transición estratificación-mezcla (noviembre), especie que ha sido documentada común en ambientes tropicales y subtropicales (Hasle, 2001), al igual que afín a condiciones de sub-mezcla o mezcla constante, junto con *T. nitzschioides*, esporas de *Chaetoceros* y *Nitzschia* spp., (Rigual, 2011). Sin embargo, la participación de estas especies en el flujo fue continua a lo largo del año, lo cual sugiere que toleran el rango de variación de las condiciones ambientales que presenta el sitio de estudio y permanecen como especies de fondo o “background” (Ignatiades, 1993). A pesar de ello, sus máximos flujos se registraron durante el periodo de mezcla (transición invierno-primavera), condición semejante a lo registrado para la Cuenca de San Lázaro (Martínez-López *et al.*, 2010) y Mediterráneo Occidental (Rigual, 2011).

Thalassionema nitzschioides ha sido descrita como una especie frecuente y con una participación importante en la columna de agua, lo cual sugiere una respuesta fisiológica al cambio que se está generando en las condiciones hidrográficas. A principio de invierno (diciembre) cuando el sistema empieza a ampliar la columna de agua mezclada; se incrementa el flujo de: *Thalassiosira* spp., *Nitzschia bicapitata*, *T. nitzschioides* var. *parva*, *Skeletonema* spp. y *Fragilariopsis doliolus*. Observaciones similares han sido realizadas para la Bahía de La Paz (Verdugo-Díaz, 2004), así como para el Mediterráneo (Rigual, 2011) y un fiordo en British Columbia (Sancetta, 1998), donde se identifica una asociación

de especies de pequeño tamaño, rápido crecimiento, formadora de colonias y de proliferaciones (Sancetta, 1998). Así, *Thalassionema* en compañía de esporas de *Chaetoceros* están representando ambientes de surgencia (Rigual, 2011). Durante la actividad del remolino ciclónico es importante la participación de las esporas de *Chaetoceros* y *Pseudo-nitzschia* spp., las cuales están respondiendo a un enriquecimiento de nutrientes de la zona eufótica como consecuencia de la somerización de las isopicnas en la columna de agua. Cabrales (2010) para la Bahía de Todos Santos, propuso que una comunidad dominada por *Chaetoceros*, *Pseudo-nitzschia* y *Nitzschia*, domina bajo condiciones de surgencia. Este ensamble de diatomeas se asemeja al descrito por Sancetta (1988) y Rigual (2011) para el Atlántico. Por último, para el periodo de estratificación observamos que *Thalassiosira eccentrica* alcanzó su máximo flujo en junio, a finales del remolino ciclónico y principio del periodo de estratificación. Aparentemente esta especie incrementa su abundancia en Cuenca San Lázaro en condiciones reducidas de nutrientes durante el verano (Martínez-López *et al.*, 2010) lo que coincidió con nuestras observaciones.

Variabilidad interanual

La variabilidad climática que caracterizó el periodo de estudio confirma el hecho que Cuenca Alfonso se encuentra ubicada en una región altamente dinámica (Lavin & Marinone, 2003; Obeso-Nieblas *et al.*, 2008), en la que interactúan diversos agentes forzantes (Océano Pacífico, sistemas de vientos y convección del calor y la humedad) de distintas escalas (Castro *et al.*, 2000; Lavin & marinone, 2003). Recientemente, Di Lorenzo *et al.* (2014) confirmaron la relación e influencia de eventos atmosféricos de carácter interanual y decadal (ENSO, PDO y NPGO) que en conjunto modulan las condiciones climáticas, oceanográficas y biológicas de la región del Pacífico norte donde se localiza Cuenca Alfonso.

A partir de un análisis de factores modo “Q”, se definieron los patrones de variación y las especies de diatomeas asociadas a cada modo de variación. El primer factor presentó una relación positiva con el PDO, el cual estuvo representado por *Cyclotella caspia*, *Cyclotella striata*, *Nitzschia interruptestriata*,

Thalassiosira poro-irregulata, y una asociación de especies de ambientes fríos. Taxa que incrementaron sus flujos durante 2008-2009 y 2011-2012. La presencia de esta asociación de especies en registros laminados permite relacionarlas a un periodo bajo la influencia de la fase fría (negativa) del PDO. En este sentido Mantua *et al.* (1997) y Di Lorenzo *et al.* (2013) describe una correlación entre el PDO (-) y el ENSO-canónico (-) y el sistema de presión de las Aleutianas (-). Las modificaciones en los centros de alta y baja presión presentes en el Pacífico Norte y Norteamérica aumentan los vientos fríos del noroeste que agudizan la convección térmica y causan un enfriamiento frente las costas de Norteamérica y un calentamiento en el centro del Pacífico Norte. Estas circunstancias dan lugar a una intensificación de la Corriente de California; desplazando ACC hacia bajas latitudes. Este modo de variabilidad climática modifica las condiciones ambientales en CA causando una ampliación en la frecuencia y magnitud en las rachas de viento ($>5 \text{ m s}^{-1}$) locales, así como un descenso en la TSM y como consecuencia el incremento de la productividad primaria.

Bajo condiciones negativas del PDO (-), se presentó la convergencia de distintas tipos de agua, donde sobresalen taxa de altas latitudes de origen sub-ártico como *Corethron* spp, *Thalassiosira oestrupii* y *Rhizosolenia hebetata* var. *semispina* (Hasle & Syvertsen, 1997). La presencia de este tipo de taxa en registros de la trampa de sedimentos toma importancia dado que permite confirmar la incursión de ACC en el sitio de estudio, aspecto que se dificulta en ocasiones a partir de muestreos discretos y adquiere valor en estudios paleoclimáticos dado que permiten el identificar periodos donde la incursión de masas de agua de mayores latitud asociadas a la intensificación de la Corriente de California ocurrieron. En este sentido *Th. oestrupii* estuvo relacionada con un núcleo de baja salinidad en junio de 2009 a 50 m de profundidad.

Cyclotella caspia y *Cyclotella striata* presentan frústulas fuertemente silicificadas, las cuales fueron observadas tanto en la columna de agua, como en la trampa de sedimentos y potencialmente en registros sedimentarios. Sugerimos que su presencia se debe a la remoción del fondo de ambientes costeros ante la intensificación de los vientos y mezcla. Por el contrario, la aparición de *Thalassiosira poro-irregulata* y *Nitzschia interruptestriata*, (asociadas a ambientes

tropicales/subtropicales) en la trampa de sedimentos sugiere el ingreso a la Bahía de La Paz de Agua Superficial Tropical, lo cual es coherente con la identificación de este tipo de agua a CA, en el mismo periodo. Venrick *et al.* (2003) encontraron que los cambios en la circulación local se correlacionan con los cambios a gran escala. De manera similar, en una fase positiva del PDO (+) observamos un mayor transporte desde el sur y la presencia de más especies tropicales y subtropicales.

El primer modo de variación obtenidos con las diatomeas es consistente con lo obtenido con el mismo análisis basado en silicoflagelados usando una serie de tiempo (2002-2008) (Martínez-López *et al.*, 2012). Donde, se observó que ante condiciones cálidas se establece un estado de estratificación en la columna de agua, que favorece la presencia de *Dictyocha messanensis*, pero disminuye la presencia de diatomeas en el sistema; este mismo evento fue recurrente en 2010. Kuwae *et al.* (2006), encontraron para las costas de Japón, una marcada relación entre los flujos de *Thalassionema* spp. y la productividad primaria de la región, así como también determinaron una buena correlación ($r=0.7$) con el índice del PDO para el último siglo, sugiriendo que la variabilidad multi-decadal a la cual está sometida la productividad primaria está asociada a forzantes de origen oceánico. De modo similar, encontramos que la respuesta que están presentando las diatomeas en CA responde a la presión conjunta de distintas señales de carácter local, regional y de cuenca, que se está manifestando a partir de la presencia de especies de distintos orígenes (ecuatorial, subtropical, como de latitudes altas).

El segundo factor estuvo asociado a un reciente modo climático para el Pacífico ecuatorial que se conoce como Niño Modoki (similar, pero no idéntico a El Niño Canónico [Ashok *et al.*, 2007]). Este se caracteriza por presentar una respuesta acoplada entre el océano y atmósfera en el Pacífico tropical, el cual se diferencia del Niño Canónico en que desarrolla temperaturas anómalamente cálidas hacia la zona ecuatorial central y se extiende hasta las costas de Norteamérica, flanqueado por anomalías térmicas negativas tanto en el este como en oeste. Tal gradiente de temperatura superficial zonal causa modificaciones en la circulación atmosférica actuando positivamente sobre la Oscilación del Pacífico Norte (NPO, siglas en inglés). Este tipo de variación climática tiene un impacto en el medio físico y biológico, afectando el patrón climático, particularmente la

distribución de las tormentas, temperatura y precipitación sobre Eurasia y Norteamérica (Di Lorenzo *et al.*, 2013). A pesar de conocer la conexión entre estos modos climáticos con El Niño Modoki, aún se desconoce los factores que modulan precisamente este modo climático.

Las especies relacionadas al patrón de variación de El Niño Modoki fueron *Chaetoceros messanensis*, *Chaetoceros lorenzianus* y una asociación de taxa de afinidad tropical (Hasle & Syvertsen, 1997). De manera similar (Martínez-López *et al.*, 2012) encontraron una especie de origen ecuatorial (*Dictyocha messanensis* forma *spinosa*) que respondió ante este modo de variación climática.

Dentro de la asociación de agua cálida, se encontró *Thalassionema nitzschioides*. var. *parva*, *Fragilariopsis doliolus* y *Thalassiosira lineata*, su participación en el flujo respondió ante una condición de anomalías térmicas positivas en el sistema, que favoreció el incremento de sus poblaciones. Adicionalmente, estas especies se asociaron a masas de agua de origen tropical/sub-tropical, de la misma manera que fueron identificadas por Romero *et al.* (2005). Su presencia en el tiempo se caracteriza por ser inviernos cálidos donde la intensidad del viento es baja y la capa de mezcla poco profunda. Condiciones presentes en invierno de 2009 en CA donde se registró su presencia aunada a anomalías térmicas positivas locales.

De acuerdo a las observaciones de Chávez *et al.* (2011) y Di Lorenzo *et al.* (2013); concuerdan en establecer una estrecha relación entre El Niño Modoki y el NPGO, los cuales afectan la región nororiental del Pacífico; teniendo un efecto directo sobre el área de interés, por tal razón en este estudio, es coherente el estar obteniendo una correspondencia entre el NPGO y el tercer factor de variabilidad que es explicado por la asociación de especies con afinidad a agua fría como tropical/subtropical. En este orden de ideas, Di Lorenzo *et al.* (2013) propone que en las últimas décadas el NPGO ha influido más a la variabilidad física y biológica en el Pacífico Norte que el PDO. Este modo climático se identifica a partir de cambios en la intensidad de los giros subtropical y subpolar. El cual explica las fluctuaciones decadales de la salinidad, enriquecimiento de la capa superficial y aumento de las concentraciones de la clorofila-a modulado en principio por surgencias en la región norte del Pacífico Oriental. En resumen, Para

la región del Pacífico Nororiental las tele conexiones de El Niño Modoki con el NPGO dominan la baja frecuencia, dirigiendo el viento a lo largo de la costa y la variabilidad decadal de las surgencias es influenciada por el NPGO (Chávez *et al.*, 2011; Di Lorenzo *et al.*, 2013).

Por ultimo tenemos que el cuarto factor representó la variación de la productividad primaria ya que las diatomeas asociadas a este factor pertenecen al género *Pseudo-nitzschia* spp, factor que responde ante la variabilidad climática (Chávez *et al.*, 2011). Eventos interanuales como El Niño causan a gran escala alteraciones en la profundidad de la termoclina, principalmente en regiones de surgencia, con consecuencias en la disponibilidad de nutrientes y en la productividad primaria regional. Estas modificaciones están estrechamente relacionadas con la circulación del viento y la mezcla en la columna de agua. Escenario que puede reducir hasta en un 80% la productividad primaria, al tiempo que modifica la composición y estructura del fitoplancton afectando el ecosistema.

La definición de *Pseudo-nitzschia* spp. como indicadora de valores altos de productividad primaria para el área de estudio, es coherente también con las observaciones de la columna de agua, donde alcanza sus mayor abundancia en mayo, correspondiendo con el tiempo de mayor productividad en la columna de agua (Villegas-Aguilera, 2009; Hakspiel-Segura, 2014; Verdugo-Díaz *et al.*, 2014), sin embargo, su respuesta durante el periodo de estudio a pesar de ser recurrente tiende a ser más importante bajo la influencia de eventos climáticos de menor frecuencia (variabilidad interanual y decadal). Paralelamente, se observó que los periodos productivos se caracterizaron por la presencia de un ensamble de diatomeas en excelente estado de preservación, constituido por taxa formadoras de cadenas y débilmente silicificadas como es el caso de *Skeletonema*, *Chaetoceros*, entre otras. En cambio, para los periodos de baja productividad se observó un ensamblaje de diatomeas en mal estado, donde resaltó la presencia de *Thalassionema frauenfeldii*, *Ditylum brightwellii* y *Nitzschia bicaipitata*. Sin embargo, Schrader & Sorknes (1991) para las costas de Perú reconstruyeron la paleo-productividad para los últimos 400,000 años utilizando el estado de preservación de las valvas de las diatomeas, como un indicador de periodos productivos de la zona eufótica; asociaron la integridad de las valvas y altas

abundancia de *Skeletonema* y *Delphineis* con periodos productivos, en cambio durante periodos con baja productividad observaron taxa fuertemente silicificados en elevadas abundancias, como es el caso de *Azpeitia nodulifer* y *Fragilariopsis doliolus*. De manera contrastante esta última especie la encontramos en mayor abundancia en el periodo de mezcla durante un año anómalamente cálido (2012).

Encontramos que la validez que presenta *Pseudo-nitzschia* como especie indicadora de la productividad primaria para Cuenca Alfonso se apoya en la idea de que estas responden positivamente ante el enriquecimiento de la columna de agua durante la influencia de un remolino ciclónico al interior de la bahía. Observamos la fuerte relación que existe entre las condiciones hidrográficas y la variabilidad interanual sobre la respuesta biológica y como esta se ve modificada bajo distintos escenarios. Estas aproximaciones nos permitieron identificar un grupo de especies que están preservando las señales asociadas a procesos oceanográficos (mezcla, atenuación del viento, activación del remolino ciclónico, incursión de tipos de agua, entre otros). Estas especies se proponen como herramientas de gran valor para un mayor entendimiento de las condiciones imperantes en el pasado, como de los procesos tafonómicos que dieron lugar al ensamble potencial conservado en el sedimento. Por otro lado, al contrastar los datos analizados aquí con trabajos paleo-climáticos, determinamos la coherencia existente entre sus interpretaciones y la historia contada por las diatomeas presentes en la capa superficial y la trampa de sedimentos. Así, Barcena *et al.* (2001) determinaron que *Thalassionema nitzschioides* var. *nitzschioides* se encuentra asociada con eventos de surgencia o masas de agua enriquecidas y una estabilidad moderada. Por otro lado, Sancetta *et al.* (1992) describieron que *Paralia sulcata* al ser bentónica permitió identificar procesos de alta producción como de transporte lateral desde ambientes costeros. Adicionalmente, Lopes *et al.* (2006) para el noroeste del Pacífico a partir de datos superficiales de sedimentos, encontraron que el primer factor de variación fue explicado por las esporas de *Chaetoceros*, las cuales respondieron como indicadoras de surgencia, encontrándose estrechamente relacionadas con la productividad local, interpretaciones semejantes se han realizado en diversos ambientes (Schuette & Schrader, 1981; Abrantes & Sancetta, 1985; Abrantes, 1988).

Otro aspecto importante a considerar en la preservación de la señal asociada al enriquecimiento por mezcla y su consecuente nivel de producción en la zona eufótica, es el crecimiento, desarrollo y posterior formación de las esporas de *Chaetoceros*, durante su hundimiento e integración en el flujo vertical, como en los sedimentos laminados (Garrison, 1981; Schuette & Schrader, 1981; Abrantes & Sancetta, 1985; Abrantes, 1988). En este sentido, se observaron diferencias significativas entre los años evaluados durante su aparición en el agua y su posterior exportación hacia la trampa. En 2009 hubo una ausencia de esporas en la zona eufótica, pero una buena representación en la trampa para los meses productivos (enero y mayo), lo que sugiere un rápido hundimiento y posible formación de las esporas por debajo de la Z_{eu} (Garrison, 1981; Venrick *et al.*, 2003). Por otro lado, en 2010, notamos la presencia de esporas en las muestras de agua entre marzo, julio y septiembre, con su respectiva presencia en la trampa de sedimentos, mostrando coherencia entre los eventos de producción y su preservación en la trampa en el mismo mes o posteriormente. Este año en particular estuvo bajo la influencia de un evento El Niño que afectó la productividad primaria y consecuentemente el flujo vertical, por lo que su presencia se relaciona con condiciones adversas.

El 2012 fue un año anómalo descrito previamente, que modifica la visión que se tiene sobre la formación y exportación de las esporas desde la superficie hasta su integración en los sedimentos laminados. El retraso del viento y la profundidad que alcanzó la capa de mezcla en los primeros meses del año, favoreció que el flujo vertical fuese elevado (mayor que en el periodo del remolino ciclónico) en contraste con años anteriores. Estas evidencias, sugieren que la energía presente en el sistema no fue suficiente para mantener el material particulado en suspensión, lo que permitió que saliera de la Z_{eu} rápidamente y se reflejara en un incremento en el flujo vertical. Por el contrario, bajo la influencia del remolino ciclónico (ascenso de la isopicna de 25 kg m^{-3}); las rachas de viento ($>5 \text{ m s}^{-1}$) fueron máximas en mayo y junio. Las concentraciones de esporas en la zona eufótica fueron altas ($>10^6 \text{ cél m}^{-2}$), tal fenómeno indica que la isopicna determinó una barrera física para la exportación de las esporas, que aunado a la intensidad del viento mantuvo una condición de resiembra de las esporas de *Chaetoceros* en la superficie, lo que atenuó

significativamente su presencia en la trampa. Esto parece contradictorio ya la densidad de las valvas y tasas de hundimiento de las esporas son mayores que las de las células vegetativas y por lo tanto esperaríamos que la mayor parte de las producidas se depositaran en el fondo. Sin embargo, abundancias importantes de éstas pueden encontrarse suspendidas en la columna de agua en sitios con concentraciones $> 5 \mu\text{M SiO}_3$, dado que Booth *et al.* (2002) encuentran que una población de *Chaetoceros* sociales se mantiene suspendida dentro de la zona eufótica a pesar de haber un agotamiento de NO_3 pero no de SiO_3 , para lo cual sugieren que esta condición permite que la población se mantenga en latencia esperando un nuevo ingreso de nitratos al sistema para su crecimiento.

Las evidencias anteriores permiten asociar al 2008-2009 y 2011-2012, como años donde los valores de distintos índices climáticos (PDO; NPGO) presentaron una respuesta sinérgica en el sistema (Transición Niña-Niño; PDO [-] y NPGO [+]). En efecto, estas condiciones favorecieron un incremento en la magnitud y duración del viento, profundidad de la capa de mezcla, incremento y distribución de las concentraciones de nutrientes, así como de la productividad primaria durante los periodos de mezcla y activación del giro ciclónico. En cambio, en 2010 la señal de los índices climáticos se encontró en desfase (ENSO, PDO y NPGO), resaltando la señal climática de un Niño Modoki (Su *et al.*, 2014), lo cual dio lugar a cambio en las condiciones oceanográficas (atenuación en las variables previamente descritas) y una reducción en la productividad primaria de la zona (Thunell *et al.*, 1996; Martínez-López *et al.*, 2012).

Finalmente, el establecimiento de los patrones de variación de los grupos funcionales, el ensamblaje de las diatomeas planctónicas en la columna de agua, y su flujo hacia la trampa de sedimentos a partir de una escala temporal corta (3-4 años) no permite incluir toda la variabilidad climática (interanual y decadal) que ejerce una influencia sobre el sistema acuático y que tiene un impacto sobre la respuesta biológica presente en la región de estudio. Adicionalmente, el dinamismo y complejidad que caracteriza el área de estudio requiere un periodo mayor de monitoreo para incrementar la certidumbre y poder documentar la mayor parte de la variabilidad climática que modula el sistema y así determinar la línea base de su respuesta biológica.

VII. CONCLUSIONES

La sucesión de las diatomeas estuvo regulada por el enriquecimiento de nutrientes asociados a las condiciones hidrográficas (mezcla y remolino ciclónico, estratificación) y la circulación oceánica. Así se distingue dos incrementos que ocurren a principios de la mezcla y activación del remolino dados por las diatomeas de rápido crecimiento y formadores de cadenas (tales como *Chaetoceros* y *Pseudo-nitzschia*) y un decremento caracterizado por diatomeas de afinidad oceánica, de mayor tamaño, crecimiento lento y en asociaciones simbióticas con cianobacterias durante el periodo de ingreso de Agua Tropical Superficial.

La participación que tienen las diatomeas en la bomba biológica, se estimó que aportan el 3% (\bar{x} : 44.7 mg C m⁻² d⁻¹) del flujo de carbono orgánico total.

A pesar de observarse una pérdida cuantitativa y cualitativa del 98% entre la producción de diatomeas planctónicas de la zona eufótica y la trampa de sedimentos, se reconoce que la magnitud de sus flujos ($\times 10^7$) es de las más altas reportadas para ambientes altamente productivos. Gran parte de este porcentaje se presenta por la pérdida de 49 taxa delicados durante su hundimiento.

Otras diatomeas planctónicas poco silicificadas (*Pseudo-nitzschia* spp., *Skeletonema* spp., *Chaetoceros* [Hyalochaete], *Thalassionema nitzschioides* var. *parva*, *Nitzschia bicapitata*) se están preservando en buen estado en la trampa de sedimentos durante los periodos productivos (mezcla y remolino ciclónico). Lo que sugiere diferencias importantes entre los taxones en las estrategias de hundimiento. Aspecto que determina el potencial que presenta Cuenca Alfonso en la preservación de la señal de los eventos de productividad, como también de la variabilidad ambiental y climática que afecta el sistema.

Un número alto de valvas fragmentadas (ene-abr) sugieren que el pastoreo juega un papel determinante en la atenuación del flujo, así como en la composición y abundancia de las diatomeas.

Cambios en la composición de especies, contenido de carbono, como flujo vertical de diatomeas entre los años es un reflejo de la variabilidad climática que afecta la columna de agua en Cuenca Alfonso.

Los distintos modos de variación identificados a partir de los flujos verticales de diatomeas, se correlacionaron con distintos modos de variabilidad climática (PDO, NPGO, Niño Modoki), que explican la incursión de especies tanto de latitudes altas (*Corethron* spp., *T. oestrupii*) como bajas (*Nitzschia interruptestriata*, *Thalassiosira poro-irregulata*). Su confluencia resalta la complejidad de la zona y confirma el valor que tienen las diatomeas como indicadores de la variabilidad climática y productividad primaria.

VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrantes, F., & Sancetta, C. 1985. Diatom assemblages in surface sediments reflect coastal upwelling off southern Portugal. *Oceanologica Acta.*, 8 (1): 7-12.
- Abrantes, F. 1988. Diatom assemblages as upwelling indicators in surface sediments off Portugal. *Marine Geology.*, 85: 15-39.
- Aguiñiga, S., A. Sanchez & N. Silverberg. N. 2010. Temporal variations of C, N $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in organic matter collected by a sediment trap at Cuenca Alfonso, Bahía de la Paz, SW Gulf of California. *Continental Shelf Research.*, 30: 1692–1700.
- 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. Instituto Politécnico Nacional; centro interdisciplinario de ciencias marinas (CICIMAR). México. 134p.
- Álvarez-Gómez, I., & A. Martínez-López. 2010. Silicoflagelados en sedimentos en la región suroccidental del Golfo de California. *CICIMAR; Océanides.*, 25: 17-24.
- Álvarez-Gómez, I. 2010. Reconstrucción de la variabilidad del clima a través de los silicoflagelados conservados en los sedimentos laminados de Cuenca Alfonso. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional; centro interdisciplinario de ciencias marinas (CICIMAR). México. 113p.
- Ashok, K., S. Behera, S. Rao & H. Weng. 2007. El Niño Modoki and its possible teleconnection. *Journal of Geophysical research: Oceans.*, 112.
- Atilano-Silva, H.M. 1987. Composición y estructura de la comunidad del fitoplancton síliceo en el Golfo de California. Tesis profesional. UABC. México. 161 pp.
- 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. Instituto Politécnico Nacional; centro interdisciplinario de ciencias marinas (CICIMAR). México. 92p.
- Ayala-rodríguez, G. 2004. Asociaciones fitoplanctónicas y condiciones oceanográficas de la región sur del Golfo de California (Octubre del 2002). Tesis de Pregrado. Instituto Tecnológico de los Mochis. Sinaloa, México. 181p.
- Bárcena, M., & F. Abrantes. 1998. Evidence of a high productivity area off the coast of Málaga from studies of diatoms in Surface sediments. *Marine Micropaleontology.*, 35: 91-103.
- Bárcena, M., I. Cacho, F. Abrantes, F. Sierro, J. Grimalt & J. Flores. 2001. Paleoproductivity variations related to climatic conditions in the Alboran Sea (western Mediterranean) during the last glacial-interglacial transition: the

- diatom record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.*, 167: 337-357.
- Barocio-León, O., R. Millán-Nuñez, E. Santamaria-del-Ángel & A. González-Silvera. 2007. Productividad primaria del fitoplancton en la zona eufótica del sistema de la corriente de California estimada mediante imágenes del CZCS. *Ciencias Marinas.*, 33(1): 59-72.
- Barron, J., Burkry. D & D. Field. 2010. Santa Barbara basin diatom and silicoflagellate response to global climate anomalies during the past 2200 years. *Quaternary International.*, 215: 34-44.
- Barton, A., S. Dutkiewicz, G. Flierl, J. Bragg & M. Follows. 2010. Patterns of diversity in marine phytoplankton. *American Association for the Advancement of Science (AAAS)*: 327: 1-4.
- Barton, A., S. Dutkiewicz, G. Flierl, J. Bragg & M. Follows. 2010. Response to Comment on "Patterns of Diversity in Marine phytoplankton". *American Association for the Advancement of Science (AAAS)*: 329: 1-3.
- Behrenfeld, M., & P. Falkowski. 1997 A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models. *Limnology Oceanographic.*, 42(7): 1479-1491.
- Behrensmeyer, A. K., & S. M. Kidwell. 2009. *Paleontological Society Taphonomy's Contributions to Paleobiology.*, 11(1): 105–119.
- Bernárdez, P., 2007. Productivity history of the NW Iberian Rías and shelf from the late Holocene to present: the interplay between upwelling and runoff using biogeochemical and biosiliceous markers. Tesis doctoral. Universidad de Vigo. España. 293p.
- Bernárdez, P., M. Varela, Y. Pazos, R. Prego & G. Francés. 2010. Biocenosis and thanatocoenosis of diatoms in a western Galician Ría. *Journal of Plankton Research.*, 36(6): 857-883.
- Bode, a., & E. Fernández. 1992. Influence of water-column stability on phytoplankton size and biomass succession patterns in the central Cantabrian Sea (Bay of Biscay). *Journal of Plankton Research*, 14(6), 885–902.
- Bode, A., M. Varela, S. Barquero, M. Álvarez-Osorio & N. González. 1998. Preliminary studies on the export of organic matter during phytoplankton blooms off La Coruña (Northwestern Spain). *Journal Marine Biological.*, 78: 1-15.
- Booth, B. C., P. Larouche, S. Bélanger, B. Klein, D. Amiel & Z. Mei. 2002. Dynamics of *Chaetoceros socialis* blooms in the North Water. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography.*, 49(22-23), 5003–5025.
- Brinton, E., Fleminger. A & Causey. D. 1986. The temperate and tropical planktonic biotas of The Gulf of California. *CalCOFI.*, 27: 228-266.
- Bustillos-Guzmán, J.J., & E. Olivares-González., 1986. Fitoplancton en tres ecosistemas de manglar de la Bahía de La Paz, B.C.S., México. II

- Producción primaria bruta, neta y respiración. *Anales del instituto de Ciencias del Mar y Limnología.*, 13(3):307- 312.
- Cabral, G. 2010. Distribución espacial y temporal de diatomeas del género *Pseudo-nitzschia* spp. y concentración de ácido domoico en la región de la Bahía de Todos Santos, B.C., México. Tesis de maestría. CICESE. México. 124p.
- Casas, B., M. Varela & A. Bode. 1999. Seasonal succession of phytoplankton species on the coast of a Coruña (Galicia, Northwest Spain). *Boletín Instituto Español de Oceanografía.*, 15(1-4): 413-429.
- Castro, R., A. Mascarenhas, R. Durazo & C. A. Collins. 2000. Variación estacional de la temperatura y salinidad en la entrada del Golfo de California, México. *Ciencia.*, 26 (4): 561-583.
- Cervantes-Duarte, R., G. Verdugo-Díaz & J. 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.
- Chavez, F. P., M. Messié & J.T. Pennington. 2011. Marine primary production in relation to climate variability and change. *Annual review of marine science.*, 3: 227–260.
- Choumiline, K. 2011. Geoquímica de la material particulada en hundimiento y de los sedimentos recientes de Cuenca Alfonso, Bahía de La Paz. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional; centro interdisciplinario de ciencias marinas (CICIMAR). México. 161p.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N. 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.
- Coria-Monter, E., M. Monreal-Gómez, D. Salas-De-Leon, J. Aldeco-Ramirez & M. Merino-Ibarra. 2014. Differential distribution of diatoms and dinoflagellates in a cyclonic eddy confined in the Bay of La Paz, Gulf of California. *Journal of Geophysical Research: Oceans.*, 119: 6258-6268.
- De Silva-Davila, R. 1997. Abundancia y distribución de los eufáusidos y producción larvaria de *Nyctiphanes simplex* Hansen, en la Bahía de la Paz, B.C.S., México. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional; centro interdisciplinario de ciencias marinas (CICIMAR). México: 112p.
- De Silva-Davila, R., & R. Palomares-García. 2002. Distributional patterns of the euphausiid community in Bahía de La Paz, B.C.S. México. *Contributions to the study of the East Pacific crustaceans*. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF., 1009-125.
- Di Lorenzo, E., N. Schneider, K. M. Cobb, P. J. Franks, K. Chhak, A. J. Miller, J. McWilliams, S. Bograd, H. Arango, E. Curchitser, T. Powell & P. Rivière. 2008.

- North Pacific Gyre Oscillation links ocean climate and ecosystem change. *Geophysical Research Letters*, 35(8), L08607.
- Di Lorenzo, E., V. Combes, J. Keister, P. T. Strub, A. Thomas, P. Franks & C. Parada. 2013. Synthesis of Pacific Ocean Climate and Ecosystem Dynamics. *Oceanography*, 26(4): 68–81.
- Di Lorenzo, E., V. Combes, J. Keister, P.T. Strub, A. Thomas, P. Franks, M. Ohman, J.C. Furtado, A. Bracco, S.J. Bograd, W.T. Peterson, F.B. Schwing, S. Chiba, B. Taguchi, S. Hormazabal & C. Parada. 2014. Mechanisms of Pacific Ocean climate and ecosystem variability. *Pacific Ocean Boundaries Ecosystem and Climate Study. Oceanographic.*, XX (X): 1-15.
- Douglas R., O. González-Yajimovich, J. Ledesma-Vazques & F. Stainess-Urias. 2007. Climate forcing, primary production and the distribution of Holocene biogenic sediments in the Gulf of California. *Quaternary Science Reviews*, 26: 115-129.
- Du, X., W. Peterson & L. O'Higgins. 2015. Interannual variations in phytoplankton community structure in the northern California Current during the upwelling seasons of 2001-2010. *Marine Ecology Progress Series.*, 519: 75–87.
- Eppley, R. W., R. W. Holmes & J. D. Strickland. 1967. Sinking rates of marine phytoplankton measured with a fluorometer. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology.*, 1:191–208
- Fiedler, P., & L. Talley. 2006. Hydrography of the Eastern Tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography.*, 69: 143-180.
- Garrison, D. L. 1981. Monterey Bay phytoplankton. II. Resting spore cycles in coastal diatom populations. *Journal of Plankton Research.*, 3(1): 137–156.
- Gaxiola-castro, G., S. Alvarez-borrego & M. Lavín. 1999. Spatial variability of the photosynthetic parameters and biomass of the Gulf of California phytoplankton., 21(2), 231–245.
- Gilmartin, M., & N. Relevante. 1978. The phytoplankton characteristics of the Barrier Island lagoons of the Gulf of California. *Estuarines and Coastal Marine Science.*, 7: 29-47.
- Gómez-Aguirre, S. 1971. Ciclo anual del plancton en el sistema Huizache-Caimanero, México (1969-1970). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología.*
- González-López, I. 1987. Composición específica, diversidad, distribución y abundancia relativa de las diatomeas y dinoflagelados microfitoplánctonicos de aguas superficiales de la región sur del Golfo de California, México, durante la primavera y verano de 1984. Tesis Profesional. UABCS. México. 107 pp.
- González-Yajimovich, O., G. Douglas & S. Gorsline. 2005. The preserved carbonate record in Holocene sediments of the Alfonso and Pescadero basins, Gulf of California, Mexico. *Geologist Association.*, 116: 315-330.

- Guillard, R., & P. Kilham. 1997. The ecology of marine planktonic diatoms. In: Werner, D. (eds.). The biology of diatoms. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 372-469 p.
- Haigh, H., F. R. Taylor & T. F. Sutherland. 1992. Phytoplankton ecology of Sechart Inlet, a fjord system on the British Columbia coast. I. General features of the nano- and microplankton. *Marine Ecology Progress Series.*, 89 (1-2): 117-134.
- Hakspiel-Segura, C. 2014. Rutas y procesos fisiológicos del ciclo del nitrógeno en Cuenca Alfonso, Golfo de California. Tesis de doctorado. Instituto Politécnico Nacional; centro interdisciplinario de ciencias marinas (CICIMAR). México. 253p.
- Hakspiel-Segura, C., & A. Martínez-López. 2014. Primera estimación de la tasa de fijación biológica de nitrógeno en Cuenca Alfonso, región sur del Golfo de California. *Revista de Biología Marina y Oceanografía.*, 49(2): 379-383.
- Hasle, G. 2001. The marine, planktonic diatom family Thalassionemataceae: morphology, taxonomy and distribution. *Diatom Research.*, 16: 1-82p.
- Hasle, G. 1978. Using the Inverted Microscope. In: Sournia, A. (eds.). *Phytoplankton Manual*. UNESCO, Paris, 191-196 p.
- Hasle, G. R., & E. Syvertsen. 1997. Marine diatoms. *In: Tomas, C. (eds.). Identifying marine diatoms and dinoflagellates*. Academic Press Inc., New York. 385p.
- Huisman, J. 2010. Comment on "Patterns of diversity in marine phytoplankton. American Association for the Advancement of Science (AAAS).", 329: 1-3.
- Ignatiades, L. 1993. Species dominance and niche breadth in "bloom" and "non bloom" phytoplankton populations. *Oceanol. Acta.*, 17: 89-96.
- 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 Physiology Pflanzen Journal*, 167:191-194.
- Jun, S., & L. Dongyan. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and Surface area for phytoplankton. *Journal of plankton research.*, 25(11):1331-1346.
- Kara, A. B., P. A. Rochford & H. E. Hurlburt. 2000. Mixed layer depth variability and barrier layer formation over the North Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research.*, 105: 16783-16801.
- Kato, M., Y. Tanimura, K. Matsuoka & H. Fukusawa. 2003. Planktonic diatoms from sediment traps in Omura Bay, western Japan with implications for ecological and taphonomic studies of coastal marine environments. *Quaternary International.*, 105: 25-31.
- Kemp, A., J. Pike, R. Pearce & C. Lange. 2000. The "Fall dump" a new perspective on the role of a "shade flora" in the annual cycle of diatom production and export flux. *Deep sea Research II.*, 47: 2129-2154.

- Kuwae, M., A. Yamashita, Y. Hayami, A. Kaneda, T. Sugimoto, Y. Inouchi, A. Amano & H. Takeoka. 2006. Sedimentary Records of Multidecadal-Scale Variability of Diatom Productivity in the Bungo Channel, Japan, associate with Pacific Decadal Oscilation. *Journal of Oceanography.*, 62: 657-666.
- Kuwata, A., T. Hama & M. Takahashi. 1993. Ecophysiological characterization of two life forms, resting spores and resting cells, of a marine planktonic diatom, *Chaetoceros pseudocurvisetus*, formed under nutrient depletion. *Marine Ecology Progress Series.*, 102: 245-255.
- Lange, C., A. Weinheimer, F. Reid, E. Tappa & R. Thunell. 2000. Response of siliceous microplankton from the Santa Barbara Basin to the 1997–98 El Niño event. *California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations Report.*, 41:186–193.
- Lara-Lara, J.R., J. García-Pámanes & C. Bazán-Guzmán. 2007. Flujo vertical de materia orgánica particulada en la región central del Golfo de California, en: Hernández de la Torre, B., & G. Gaxiola-Castro (eds.). *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada-Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México. 383-395p.
- Lavin, M. F., & S. Marinone. 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. In: Velasco Fuentes et al., (eds.), (2003). *Nonlinear processes in geophysical fluid dynamics*, 173-204.
- Lavin, M., R. Castro, E. Beier, V. Godínez, A. Amador & P. Guest. 2009. SST, thermohaline structure and circulation in the southern Gulf of California in June 2004 during the North American Monsoon Experiment. *Journal Of Geophysical Research.*, 114: 1-22.
- Lopes, C., A. Mix & F. Abrantes. 2006. Diatoms in northeast Pacific surface sediments as paleoceanographic proxies. *Marine Micropaleontology.*, 60: 45-65.
- Loucaides, S., P. Van Cappellen, V. Roubéix, B. Moriceau & O. Ragueneau. 2011. Controls on the recycling and preservation of biogenic silica from biomineralization to burial. *Silicon.*, 1–16.
- Lundholm, N., A. Clarke & M. Ellegaard. 2010. A 100-year record of changing *Pseudo-nitzschia* species in a sill-fjord in Denmark related to nitrogen loading and temperature. *Harmfull Algae.*, 9: 449-457.
- Mantua, N., S. Hare, Y. Zhang, J. Wallace & R. Francis. 1997. A pacific interdecadal climate oscillation with impacts on salmon production. *Bulletin of the American Meteorological Society.*, 78: 1069-1079.
- Marchetti, a., & Cassar, N. 2009. Diatom elemental and morphological changes in response to iron limitation: a brief review with potential paleoceanographic applications. *Geobiology.*, 7(4): 419–431.

- 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. *Limnology and Oceanography*, 51(5): 2092–2101.
- Margalef, R. 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanology Acta.*, 1: 493-509p.
- Martínez-Gaxiola, MD., R. Sosa-Avalos & G. Gaxiola-Castro. 2007. Producción de carbono orgánico en los mares mexicanos (1998-2005). En: Hernández de la Torre, B., & G. Gaxiola-Castro (eds.). *Carbono en ecosistemas acuáticos de México*, pp. 251-266. Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, México.
- Martínez-López, A., & Verdugo-Díaz. G. 2000. Composición y dinámica del fitoplancton en El CAB de Bahía Magdalena, B.C.S. En: Lluch-Belda D, Elorduy-Garay J, Lluch-Cota SE, Ponce-Díaz G (eds.), *BAC Centros de Actividad Biológica del Pacífico Mexicano*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, SC, La Paz, Baja California Sur. 125–142p.
- Martínez-López, A., D. Siqueiros-Beltrones & N. Silverberg. 2004. Transport of benthic diatoms across the continental shelf off southern Baja California peninsula. *Ciencias Marinas.*, 30 (4): 503-513.
- Martínez-López, A., I. Álvarez-Gómez & R. Durazo. 2012. Climate variability and silicoflagellate fluxes in Alfonso Basin (southern Gulf of California). *Botánica Marina.*, 55(2): 177–185.
- Martínez-López, A., N. Silverberg, G. Gaxiola-Castro, G. Verdugo-Díaz & S. Najera-Martínez. Fitoplancton silíceo en Cuenca San Lázaro durante La Niña 1996 y El Niño 1997-1998. En: Gaxiola-Castro, G., & R. Durazo (eds.). 2010. *Dinámica del ecosistema pelágico frente a Baja California 1997.1998*. S y G editores. México D.F. 501p.
- Martínez-López, A., R. Cervantes-Duarte, A. Reyes-Salinas & J. Valdez-Holguín. 2001. Cambio estacional de clorofila a en La Bahía de La Paz, B.C.S., México. *Hidrobiológica.*, 11(1): 45-52.
- McQuoid, M. R., & Hobson, L. 1997. A 91-year record of seasonal and interannual variability of diatoms from laminated sediments in Saanich Inlet, British Columbia. *Journal of Plankton Research.*, 19(2): 173–194.
- Menden-Deuer, S., & E. Lessard. 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton, *Limnology and Oceanography.*, 45(3): 569-579.
- Monreal-Gómez, M., A. Molina-Cruz & D. 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: 305-315.
- Murty, A. 1969. A theoretical approach to the attenuation coefficient of Light in sea water. *Indian Journal of Fisheries*, 16(1-2): 151-155.

- Muciño-Márquez, R., 2010. Variación estacional de la comunidad fitoplanctónica en granjas atuneras en la Bahía de La Paz, Baja California Sur. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional; centro interdisciplinario de ciencias marinas (CICIMAR). México. 122p.
- Nava-Sánchez, E.H., D. Gorsline & A. Molina-Cruz. 2001. The Baja California peninsula borderland: structural and sedimentological characteristics. *Sedimentary Geology*, 144: 63-82.
- Obeso-Nieblas, M., B. Shirasago, J. Gaviño-Rodríguez, E. Pérez-Lezama, H. Obeso-Huerta & A. Jiménez-Illescas. 2008. Variabilidad hidrográfica en Bahía de La Paz, Golfo de California, México (1995-2005). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 43(3): 559-567.
- Obeso-Nieblas, M., B. Shirasago, L. Sánchez-Velasco & J. H. Gaviño-Rodríguez. 2004. Hydrographic variability in Bahía De La Paz, B. C. S, Mexico, during the 1997–1998 El Niño. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 51(6-9): 689–710.
- Olenina, I., S. Hajdu, L. Edler, A. Andersson, N. Wasmund, S. Busch, J. Göbel, S. Gromisz, S. Huseby, M. Huttunen, A. Jaanus, P. Kokkonen, I. Ledaine & E. Niemkiewicz. 2006. Biovolumes and size-classes of phytoplankton in the Baltic Sea. *HELCOM Baltic Sea Environment Processes*, 106: 144p.
- Olli, K., C. Wexels, P. Wassmann, T. Ratkova, E. Arashkevich & A. Pasternak. 2001. Seasonal variation in vertical flux of biogenic matter in the marginal ice zone and the central Barents Sea., 38: 189–204.
- Reyes-Salinas, A. 1999. Factores que controlan la productividad primaria en La Bahía de La Paz, B.C.S. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional; centro interdisciplinario de ciencias marinas (CICIMAR). México. 122p.
- Reyes-Salinas, A., R. Cervantes-Duarte, R. Morales-Pérez & J. Valdez-Holguín. 2003. Seasonal variability of primary productivity and its relation to the vertical stratification in La Paz bay, B.C.S. *Hidrológica*, 13(2): 103-110.
- Riebesell, U. 1989. Comparison of sinking and sedimentation rate measurements in a diatom Winter/spring Bloom. *Marine Ecology Progress Series*, 54: 109-119.
- Rigual, A. 2011. Registro del plancton silíceo y calcáreo en trampas de sedimento del Mediterráneo Occidental durante el periodo 1993-2006. Tesis doctoral. Universidad de Salamanca, departamento de Geología. España. 267p.
- Rigual-Hernández, A., A. Barcena, M. Jordan, R. W., Sierro, F. J., Flores, J, Meier, K. Heussner, S. (2013). Diatom fluxes in the NW Mediterranean: evidence from a 12-year sediment trap record and surficial sediments. *Journal of Plankton Research*, 35(5): 1109–1125.
- Rochin-Bañaga, H. 2014. Contribución de Cocolitóforidos y foraminíferos al flujo de carbonato de calcio en Cuenca Alfonso, B.C.S. Tesis de maestría. Instituto Politécnico Nacional; centro interdisciplinario de ciencias marinas (CICIMAR). México. 75p.

- Rodríguez-Castañeda, A., P. 2008. Variación de flujos de elementos particulados en Cuenca Alfonso, Bahía de La Paz, en el periodo 2002-2005. Tesis de doctorado. Instituto Politécnico Nacional; centro interdisciplinario de ciencias marinas (CICIMAR). México. 199p.
- Romero, O. E., C. Lange & G. Wefer. 2002. Interannual variability (1988 – 1991) of siliceous phytoplankton fluxes off northwest Africa. *Journal of plankton research.*, 24(10): 1035-1046.
- Romero, O., & L. Armand. 2010. Marine diatoms as indicators of modern changes in oceanographic conditions. In: Smol, J., & F. Stoerme (eds.). 2010. *The Diatoms: applications for the environmental and earth sciences*. Cambridge University Press, 667p.
- Romero, O., L. Armand, X. Crosta & J. Pichon. 2005. The biogeography of major diatom taxa in southern ocean surface sediments: 3. Tropical/Subtropical species. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.*, 223: 49-65.
- Romero, O., R. Thunell, Y. Astor & R. Varela. 2009. Seasonal and interannual dynamic in diatom production in the Cariaco Basin, Venezuela. *Deep-Sea Research.*, 56: 571-581.
- Romero-Ibarra, N. 2005. Primeras observaciones de la naturaleza de partículas en sedimentación en el Golfo de San Lorenzo (Canadá). Tesis de doctorado. Instituto Politécnico Nacional; centro interdisciplinario de ciencias marinas (CICIMAR). México. 134p.
- Rynearson, T., K. Richardson, R. Lampitt, M. Sieracki, A. Poulton, M. Lyngsgaard & M. Perry. 2013. Major contribution of diatom resting spores to vertical flux in the sub-polar North Atlantic. *Deep-Sea Research I.*, 82: 60-71.
- Sancetta, C. 1989. Spatial and temporal trends of diatom flux in British Columbian fiords. *Journal Plankton Research.*, Vol11: 503-520p.
- Sancetta, C. 1990. Seasonal occurrence of silicoflagellate morphologies in different environments in the Eastern Pacific Ocean. *Marine Micropaleontology.*, 16: 285-291.
- Sancetta, C. 1992. Comparison of phytoplankton in sediment trap time series and surface sediments along a productivity gradient. *Paleoceanography.*, 7(2): 183-194.
- Sancetta, C. 1995. Diatoms in the Gulf of California: seasonal flux patterns and the sediment record for the last 15,000 years. *Paleoceanography.*, 10(1): 67-84.
- Sancetta, C., & S. Calvert. 1988. The annual cycle of sedimentation in Seanich Inlet, British Columbia; implications for the interpretation of diatom fossil assemblages. *Deep Sea Research.*, 35(1): 71-90.
- Sánchez-Robles, C. 2011. Estructura trófica planctónica (< 200 µm) en la zona de surgencia frente a Bahía Magdalena. Tesis de Maestría. Instituto Politécnico Nacional; centro interdisciplinario de ciencias marinas (CICIMAR). México. 127p.

- 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.
- Schrader, H., & R. Gersonde. 1978. Diatoms and silicoflagellates. *In: Zachariasse, W.J., et al. (eds.). Micropaleontological Counting Methods and Techniques: An Exercise of an Eight Metres Section of the Lower Pliocene of Cap Rossello, Sicily. Utrecht Micropaleontol. Bull.*, 17: 129–176.
- Schrader, H., & Sorknes, R. 1991. Peruvian coastal upwelling: Late Quaternary productivity changes revealed by diatoms., 97: 233-249.
- Schuette, G., & H. Schrader, 1981. Diatoms in surface sediments: A reflection of coastal upwelling. *In: Richards, F.A. (eds.). Coastal Upwelling. Am. Geophysical Union Washington, D.C.*, 372-380p.
- Schuter, M., A. Kraberg & K. Wiltshire. 2012. Long-term changes in the seasonality of selected diatoms related to grazers and environmental conditions. *Journal of sea Research.*, 67: 91-97.
- Sherrod, B. 1999. Gradient analysis of diatom assemblages in a Puget Sound salt marsh: can such assemblages be used for quantitative paleoecological reconstructions?. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology.*, 149: 213-226.
- Shukla, S., R. Mohan & M. Sudhakar. 2009. Diatoms: a potential tool to understand past oceanographic settings. *Current Science.*, 97(25): 1723-1734.
- Signoret, M., & H. Santoyo. 1980. Aspectos Ecológicos del Plancton de La Bahía de la Paz Baja California Sur. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México.*, 7(2):217-248.
- Silverberg, N., A. Martínez-López, S. Aguíñiga, J. Carriquiry, N. Romero, E. Shumilin & S. Cota. 2004. Contrasts in sedimentation flux below the southern California Current between late 1996 and during the El Niño event of 1997-98. *Estuarine, Coastal and Shelf Science.*, 59: 575-587.
- Silverberg, N., E. Shumilin, F. Aguirre-Bahena, A. Rodríguez-Castañeda & D. Sapozhnikov. 2007. The impact of hurricanes on sedimenting particulate matter in the semi-arid Bahía de La Paz, Gulf of California. *Continental Shelf Research.*, 27(19): 2513–2522.
- Silverberg, N., F. Aguirre-Bahena & A. Mucci. 2014. Time-series measurements of settling particulate matter in Alfonso Basin, La Paz Bay, southwestern Gulf of California. *Continental Shelf Research.*, 84: 169-187.
- Smayda, T. 1980. Phytoplankton species succession. *In: Morris, I., (eds.). The physiological ecology of phytoplankton. Studies in ecology 7. Oxford Blackwell Scientific Publishing.* 493-570 p.
- Smayda, T., & C. Reynolds. 2001. Community assembly in marine phytoplankton: application of recent models to harmful dinoflagellate blooms. *Journal of plankton research.*, 23(5): 447-461.

- Smetacek, V., A. Klaas, C. Menden-Deuer & Rynearson, T. 2002. Mesoscale distribution of dominant diatom species relative to the hydrographical field along the Antarctic Polar Front. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography.*, 49(18): 3835–3848.
- Smoak, J., W. Moore, R. Thunell & T. Shaw. 1999. Comparison of ^{234}Th , ^{228}Th , and ^{210}Pb fluxes with fluxes of major sediment components in the Guaymas Basin, Gulf of California. *Marine Chemistry.*, 65: 177-194.
- Stonik, I. V., T. Orlova, L. Propp, N. Demchenko & A. Skriptsova. 2012. An autumn bloom of diatoms of the genus *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo, 1900 in Amursky Bay, the Sea of Japan. *Russian Journal of Marine Biology.*, 38(3): 211–217.
- Strickland, J. D., & T. R. Parsons. 1972. A practical handbook for the sea water analysis. *Fish. Res. Bd. Canada, Bull.*, 167. (2): 311 p.
- Su, J., T. Li & R. Zhang. 2014. The Initiation and Developing Mechanisms of Central Pacific El Niños. *Journal of Climate.*, 27(12): 4473-4485.
- Thunell, R. 1998. Seasonal and annual variability in particle fluxes in the Gulf of California; a response to climate forcing. *Deep-sea research.*, 45: 2059-2083.
- Thunell, R., C. Pride, E. Tappa & F. 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, C. Sancetta & D. Murray. 1996. Plankton response to physical forcing in the Gulf California. *Journal of Plankton Research.*, 18(11): 2017-2026.
- Thunell, R., C. Benitez-Nelson, R. Varela, Y. Astor & F. Müller-Karger. 2007. Particulate Organic Carbon Fluxes Along Upwelling-Dominated Continental Margins: Rates and Mechanisms. *Global Biogeochem. Cycles.*, 21: 1-12.
- Turner, J. 2002. Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. *Aquatic Microbial Ecology.*, 27: 57-102.
- Vallina, S., M. Follows, S. Dutkiewicz, J. Montoya, P. Cermeno & M. Loreau. 2014. Global relationship between phytoplankton diversity and productivity in the ocean. *Nature Communications.*, 5: 4299.
- Varela, M., R. Prego & Y. Pazos. 2004. Vertical biogenic particle flux in a western Galician Ria (NW Iberian Peninsula). *Marine Ecology Progress series.*, 269: 17-32.
- Venrick, E., F. Reid & C. 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 eco fisiológica del fitoplancton ante la variabilidad ambiental en una bahía subtropical de Baja California Sur, México. Tesis doctoral. Instituto Politécnico Nacional; centro interdisciplinario de ciencias marinas (CICIMAR). México. 138 p.

- Verdugo-Díaz, G., R. Cervantes Duarte & M. Albañez-Lucero. 2006. Variación estacional de la productividad primaria estimada por fluorescencia natural en el Bajo Espíritu Santo, B.C.S., México. *Naturaleza y desarrollo.*, 4 (2): 35-40.
- Verdugo-Díaz, G., A. Martínez-López & C. Haspielk. 2014. Producción primaria y eficiencia fotosintética en Cuenca Alfonso, Bahía de La Paz, Golfo de California, México.
- Verity, P., P. Wassmann, M. Frischer, M. Howard-Jones & A. Allen. 2002. Grazing of phytoplankton by microzooplankton in the Barents Sea during early summer. *Journal of Marine Systems.*, 38: 109–123.
- Villalejo-Fuerte, M., M. Muñetón-Gómez, I. Gárate-Lizárraga & F. García-Domínguez 2005. Gut content, phytoplankton abundance and reproductive season in the black oyster (*Hytissa hyotis*, Linné, 1758) At Isla Espíritu Santo, Gulf of California. *Journal Shellfish Research.*, 24 (1): 185-190.
- Villegas-Aguilera, M. 2009. Fitoplancton silíceo de la zona eufótica, como señal de la productividad primaria en Cuenca Alfonso, Golfo de California. Tesis de maestría, Instituto Politécnico Nacional; centro interdisciplinario de ciencias marinas. México. 112p.
- Zamudio, L., H.E. Hurlburt, E.J. Metzger & O.M. Smedstad. 2002. On the evolution of coastally trapped waves generated by hurricane Juliette along the Mexican West Coast. *Geophysical Research Letters.*, 29: 2141 – 2144.
- Zúñiga, D., F. Alfonso-Pérez, C. Castro, B. Arbones & F. Figueiras. 2011. Seasonal contribution of living phytoplankton carbon to vertical fluxes in a coastal upwelling system (Ría de Vigo, NW Spain). *Continental Shelf Research.*, 31: 414-424.

ANEXOS

Anexo 1. Listado taxonómico de las especies presentes dentro de la zona eufótica (100-0.1% Eo), para los periodos hidrográficos representativos desde el 2009 al 2012, en Cuenca Alfonso. M) Mezcla, G) Remolino ciclónico y E) Estratificado.

Especies	2009			2010			2011			2012			
	M	G	E	M	G	E	M	G	E	M	G	E	M
Coscinodiscineae													
Thalassiosiraceae													
<i>Cyclotella</i> sp.	X						X						
<i>Detonula pumila</i> Gran 1900		X		X				X				X	X
<i>Thalassiosira oestrupii</i> Hasle 1972											X		
<i>Lauderia annulata</i> Cleve 1873				X								X	
<i>Lauderia borealis</i> Gran 1900						X							
<i>Lauderia</i> spp. Cleve 1873								X					
<i>Lauderia/detonula</i>					X			X					
<i>Planktoniella sol</i> Schütt 1892		X	X		X	X	X			X	X	X	X
<i>Skeletonema</i> spp. Greville 1865		X			X	X	X			X	X	X	X
<i>Thalassiosira eccentrica</i> Cleve 1904				X		X	X			X			
<i>Thalassiosira</i> sp. 1		X											
<i>Thalassiosira</i> sp. 2		X											
<i>Thalassiosira</i> sp. 3		X											
<i>Thalassiosira</i> sp. 4		X											
<i>Thalassiosira</i> sp. 5				X									
<i>Thalassiosira</i> spp.	X	X	X	X	X	X	X			X	X	X	X
Melosiraceae													
<i>Stephanopyxis palmeriana</i> Grunow 1884					X		X			X	X	X	
<i>Melosira granulata</i> Pritchard 1861							X						
<i>Melosira</i> spp. Agardh 1824					X								
Leptocylindraceae													
<i>Corethron c.f hystrix</i>		X											
<i>Corethron</i> spp. Castracane 1886						X	X			X	X		
<i>Leptocylindrus danicus</i> Cleve 1889			X	X	X	X	X			X	X		
<i>Leptocylindrus mediterraneus</i> Hasle 1975	X			X			X			X	X	X	X
<i>Leptocylindrus</i> spp. Cleve, 1889		X		X							X		
Coscinodiscaceae													
<i>Coscinodiscus granii</i> Gough 1905											X		
<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i> Ehrenberg 1840	X	X											
<i>Coscinodiscus perforatus</i> Ehrenberg 1844	X										X	X	
<i>Coscinodiscus radiatus</i> Ehrenberg 1840				X		X	X			X	X		
<i>Coscinodiscus</i> sp.1	X												

<i>Rhizosolenia fragilissima</i> Bergon 1903				X					X	X		
<i>Rhizosolenia hebetata</i> Bailey 1856	X				X	X	X			X		
<i>Rhizosolenia hebetata f. semispina</i> Gran 1908					X							
<i>Rhizosolenia hyalina</i> Ostenfeld 1901					X	X	X				X	
<i>Rhizosolenia imbricata</i> Brightwell 1858	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X
<i>Rhizosolenia imbricata/hebetata</i>					X							
<i>Rhizosolenia pungens</i> Cleve-Euler 1937	X			X	X	X	X		X	X	X	X
<i>Rhizosolenia pungens/crassispina</i>					X							
<i>Rhizosolenia setigera</i> Brightwell 1858	X	X	X	X			X		X	X	X	X
<i>Rhizosolenia sima</i> Castracane 1886							X					
<i>Rhizosolenia styliformis</i> Brightwell 1858					X	X	X		X	X		
<i>Rhizosolenia</i> spp.	X			X	X	X	X		X	X	X	

Biddulphiineae

Hemiaulaceae

<i>Cerataulina bergonii</i> Schütt 1896					X							
<i>Cerataulina pelagica</i> Hendey 1937	X				X		X	X		X	X	X
<i>Cerataulina</i> spp. Peragallo 1896	X						X			X		
<i>Climacodium frauenfeldianum</i> Grunow 1868				X	X	X			X	X		X
<i>Climacodium</i> spp. Grunow 1868												X
<i>Eucampia cornuta</i> Van Heurck 1883					X	X		X	X	X		X
<i>Eucampia zodiacus</i> Ehrenberg 1839					X	X		X	X	X		
<i>Eucampia</i> spp. Ehrenberg 1839	X				X	X						
<i>Hemiaulus hauckii</i> Van Heurck 1882					X		X	X		X	X	
<i>Hemiaulus membranaceus</i> Cleve				X	X		X	X		X	X	
<i>Hemiaulus sinensis</i> Greville 1865					X			X	X	X	X	
<i>Hemiaulus</i> spp. Heiberg 1863	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	

Chaetocerotaceae

<i>Bacteriastrum delicatulum</i> Cleve 1897	X						X					
<i>Bacteriastrum elegans</i> J.Pavillard					X					X	X	X
<i>Bacteriastrum elongatum</i> Cleve 1897					X	X	X			X		
<i>Bacteriastrum furcatum</i> Shadbolt 1854				X	X	X	X	X		X	X	X
<i>Bacteriastrum hyalinum</i> Lauder 1864					X	X	X	X		X	X	
<i>Bacteriastrum</i> spp.					X					X	X	X
<i>Chaetocero affinis</i> Lauder 1864	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X
<i>Chaetoceros atlanticus</i> Hustedt 1930							X			X		X
<i>Chaetoceros boreale</i> Bailey 1854							X					
<i>Chaetoceros brevis</i> Schütt 1895	X						X			X		
<i>Chaetoceros compressus</i> Lauder 1864	X			X	X	X	X			X		
<i>Chaetoceros concavicornis</i> Mangin 1917										X		
<i>Chaetoceros concavicornis-peruvianus</i>					X	X				X	X	
<i>Chaetoceros constrictus</i> Gran 1897					X							X
<i>Chaetoceros contortus</i> Schütt 1895										X		
<i>Chaetoceros convolutus</i> Castracane 1886												X

Thalassionemataceae

<i>Lioloma delicatulum</i> Hasle 1996										X	
<i>Lioloma elongatum</i> Hasle 1997					X						
<i>Lioloma pacificum</i> (Cupp) Hasle 1996	X	X		X	X		X		X	X	X
<i>Lioloma</i> spp. Hasle 1997				X			X			X	X
<i>Thalassionema bacillare</i> Kolbe 1955						X					
<i>Thalassionema frauenfeldii</i> Tempère & Peragallo 1910	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X
<i>Thalassionema nitzschioides</i> Mereschkowsky 1902	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X
<i>Thalassionema nitzschioides</i> var. <i>parva</i> Moreno-Ruiz 1995		X	X				X		X	X	
<i>Thalassionema synedriforme</i> (Greville) Hasle							X				
<i>Thalassionema</i> spp. Mereschkowsky 1902				X	X				X	X	
<i>Thalassiothrix longissima</i> Cleve & Grunow 1880				X	X	X					
<i>Thalassiothrix</i> spp. Cleve & Grunow 1880				X	X	X	X			X	X
<i>Thalassiothrix antarctic</i> Karsten 1905				X							

Bacillariinea

Achnantheaceae

<i>Achnanthes c.f javanica</i> Grunow					X						
---------------------------------------	--	--	--	--	---	--	--	--	--	--	--

Naviculaceae

<i>Haslea wawriake</i> Simonsen 1974	X	X		X							
<i>Haslea</i> spp. Simonsen 1974				X		X	X	X		X	X
<i>Meuniera membranacea</i> Hasle & Syvertsen 1996		X	X	X	X	X	X		X	X	
<i>Pleurosigma/Girosigma</i>		X	X	X	X	X	X		X	X	X

Bacillariaceae

<i>Cylindrotheca closterium</i> Reimann &.Lewin 1964	X										
<i>Fragilariopsis doliolus</i> Medlin &.Sims 1993	X	X		X	X	X	X		X		X
<i>Nitzschia bicapitata</i> Cleve 1901						X					
<i>Nitzschia bifurcata/frustulum</i>				X	X		X	X		X	X
<i>Nitzschia interruptestriata</i> Simonsen 1974				X					X	X	X
<i>Nitzschia longissima</i> Ralfs 1861	X			X	X		X		X	X	X
<i>Nitzschia</i> spp. Hassall 1845	X	X		X	X	X	X		X		
<i>Pseudo-nitzschia</i> spp.	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X

Stauroneidaceae

<i>Stauroneis membranacea</i> Hustedt 1959							X				
<i>Stauroneis</i> spp. Ehrenberg 1843							X				

Anexo 2. Listado taxonómico de las especies presentes en la trampa de sedimentos para los periodos hidrográficos representativos desde el 2008 al 2012, en Cuenca Alfonso. M) Mezcla, G) Remolino ciclónico y E) Estratificado.

Especies	2008			2009			2010			2011			2012		
	M	G	S	M	G	S	M	G	S	M	G	S	M	G	S
Coscinodiscineae															
Thalassiosiraceae															
<i>Cyclotella caspia</i> Grunow 1878	X	X		X	X	X	X	X		X	X	X	X		
<i>Cyclotella litoralis</i> Lange & Syvertsen 1989	X	X	X	X	X		X	X				X	X		
<i>Cyclotella striata</i> (Kützing) Grunow 1880	X		X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	
<i>Detonula pumila</i> (Castracane) Gran 1900			X	X	X	X									
<i>Skeletonema</i> sp. Greville 1865	X	X	X	X	X			X		X		X	X	X	X
<i>Thalassiosira aestivalis</i> Gran & Angst 1931															
<i>Thalassiosira anguste-lineata</i> (Schmidt) Fryxell & Hasle 1977	X			X	X			X		X				X	X
<i>Thalassiosira decipiens</i> (Grunow) Jørgensen 1905		X		X											
<i>Thalassiosira exigua</i> Hasle & Fryxell 1977						X									
<i>Thalassiosira endoseriata</i> Hasle & Fryxell 1977		X	X	X	X			X					X	X	X
<i>Thalassiosira eccentrica</i> (Ehrenberg) Cleve 1904	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X
<i>Thalassiosira ferelineata</i> Hasle & Fryxell 1977						X						X			
<i>Thalassiosira kushirensis</i>														X	
<i>Thalassiosira leptopus</i> (Grunow ex Van Heurck) Hasle & Fryxell 1977	X				X										
<i>Thalassiosira lineata</i> Jousé 1968	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X
<i>Thalassiosira mendiolana</i> Hasle & Heimdal 1970					X										
<i>Thalassiosira minima</i> Gaarder 1951	X	X	X	X	X	X	X					X	X	X	X
<i>Thalassiosira minuscula</i> Krasske 1941		X													
<i>Thalassiosira muriformis</i>	X	X		X	X					X			X	X	X
<i>Thalassiosira oestrupii</i> (Ostenfeld) Hasle 1972	X	X	X	X	X	X	X			X	X	X	X	X	X
<i>Thalassiosira oestrupii</i> var. <i>venrickiae</i> Fryxell & Hasle 1980	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X	X	X	X
<i>Thalassiosira pacifica</i> Gran & Angst 1931	X														
<i>Thalassiosira poro-irregulata</i> Hasle & Heimdal 1970	X	X	X	X	X	X	X	X		X	X	X			
<i>Thalassiosira tealata</i> Takano 1980					X										
<i>Thalassiosira tenera</i> Proschkina-Lavrenko 1961				X	X	X								X	
<i>Thalassiosira tumida</i> (Janisch) Hasle 1971					X										
<i>Thalassiosira wongii</i>	X			X			X								
<i>Thalassiosira</i> sp. 1				X			X					X			
<i>Thalassiosira</i> sp. 2	X									X					
<i>Thalassiosira</i> sp. 3		X								X					
<i>Thalassiosira</i> sp. 4					X										
<i>Thalassiosira</i> sp. 5		X			X										
<i>Thalassiosira</i> sp. 6				X								X			
<i>Thalassiosira</i> sp. 7		X		X											
Melosiraceae															
<i>Stephanopyxis palmeriana</i> (Greville) Grunow 1884	X	X		X				X				X	X		
Leptocylindraceae															
<i>Leptocylindrus mediterraneus</i> (Peragallo) Hasle 1975															
<i>Corethron</i> sp. Castracane 1886		X						X		X	X				
Coscinodiscaceae															
<i>Coscinodiscus radiatus</i> Ehrenberg 1840	X	X		X	X	X	X	X		X			X	X	
<i>Coscinodiscus centralis</i> Ehrenberg 1844				X							X				
<i>Coscinodiscus granii</i> Gough 1905				X		X				X		X			
<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i> (Ehrenberg) Ehrenberg 1840		X			X										
<i>Coscinodiscus perforatus</i> Ehrenberg 1844	X	X		X		X								X	
<i>Coscinodiscus</i> sp.1		X		X										X	

Stellarimaceae												
<i>Stellarima stellaris</i> (Roper) Hasle & Sims 1986				X	X	X						
Hemidiscaceae												
<i>Actinocyclus octonarius</i> Ehrenberg 1837					X	X	X		X			X
<i>Actinocyclus sagittulus</i> Villareal 1983					X							
<i>Actinocyclus</i> Ehrenberg, 1837							X					
<i>Actinocyclus subtilis</i> (Gregory) Ralfs 1861		X			X				X	X		X
<i>Azpeitia africana</i> (Janisch ex Schmidt) Fryxell & Watkins						X			X			X
<i>Azpeitia neocrenulata</i> (VanLandingham) Fryxell & Watkins						X	X					
<i>Azpeitia nodulifera</i> (Schmidt) Fryxell & Sims 1986					X	X			X		X	X
<i>Azpeitia</i> sp.1									X			
<i>Hemidiscus cuneiformis</i> Wallich 1860						X			X		X	X
<i>Roperia tessellata</i> (Roper) Grunow ex Pelletan 1889	X	X			X	X	X	X	X		X	X
Asterolampraceae												
<i>Asteromphalus flabellatus</i> (Brébisson) Greville 1859					X	X			X		X	X
<i>Asteromphalus heptactis</i> (Brébisson) Ralfs 1861	X	X	X		X	X			X		X	X
<i>Asteromphalus</i> sp. Ehrenberg 1844					X				X			
<i>Asteromphalus stellatus</i> (Greville) Ralfs									X			
<i>Asteromphalus vanheurckii</i> A.Mann		X										
<i>Asteromphalus</i> sp.1		X										
<i>Spatangidium arachne</i> Brébisson 1857	X	X			X	X	X	X	X		X	X
Heliopeltaceae												
<i>Actinoptychus aster</i> Brun												X
<i>Actinoptychus senarius</i> (Ehrenberg) Ehrenberg 1843	X	X			X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Actinoptychus vulgaris</i> Schumann 1867	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Aulacodiscus beeveriae</i> Johnson 1861												
<i>Aulacodiscus margaritaceus</i> Schmidt 1876								X				
Rhizosoleniineae												
Rhizosoleniaceae												
<i>Proboscia alata</i> (Brightwell) Sundström 1986	X	X			X	X			X		X	X
<i>Proboscia indica</i> (Peragallo) Hernández-Becerril 1995	X				X	X	X	X		X		
<i>Rhizosolenia acuminata</i> (Peragallo) Gran 1905					X							
<i>Rhizosolenia bergonii</i> Peragallo 1892	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Rhizosolenia calcar-avis</i> f. <i>gracilis</i> Schröder	X	X	X		X				X			
<i>Rhizosolenia clevei</i> Ostenfeld 1902			X		X							
<i>Rhizosolenia clevei</i> var. <i>communis</i> Sundström 1984										X		
<i>Rhizosolenia crassispina</i> Schröder	X		X		X	X					X	X
<i>Rhizosolenia cylindrus</i> Cleve 1897												
<i>Rhizosolenia decipiens</i> Sundström 1986						X						
<i>Rhizosolenia fallax</i> Sundström 1986	X	X	X		X	X			X			
<i>Rhizosolenia formosa</i> Peragallo 1888										X		
<i>Rhizosolenia hebetata</i> Bailey 1856	X	X	X		X	X			X	X		
<i>Rhizosolenia hebetata</i> f. <i>semispina</i> (Hensen) Gran 1908					X	X						X
<i>Rhizosolenia hyalina</i> Ostenfeld 1901					X							
<i>Rhizosolenia imbricata</i> Brightwell 1858	X	X	X		X	X	X	X		X	X	X
<i>Rhizosolenia pungens</i> Cleve-Euler 1937	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Rhizosolenia setigera</i> Brightwell 1858	X	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Rhizosolenia striata</i> Greville 1864								X			X	
<i>Rhizosolenia styliformis</i> Brightwell 1858	X	X				X	X	X	X		X	
<i>Rhizosolenia temperei</i> Peragallo 1888					X	X	X					
<i>Rhizosolenia</i> sp. Brightwell 1858	X	X	X		X	X	X	X	X	X		X
Biddulphiineae												
Hemiaulaceae												
<i>Eucampia</i> sp. Ehrenberg 1839												X
<i>Eucampia zodiacus</i> Ehrenberg 1839		X	X		X	X			X			
<i>Hemiaulus hauckii</i> Grunow ex Van Heurck 1882					X				X		X	X
<i>Hemiaulus membranaceus</i> Cleve												

<i>Lioloma pacificum</i> (Cupp) Hasle 1996	X	X		X	X		X			X					
<i>Lioloma</i> sp. Hasle 1997							X								
<i>Thalassionema bacillare</i> (Heiden) Kolbe 1955		X			X	X	X	X							
<i>Thalassionema frauenfeldii</i> (Grunow) Tempère & Peragallo 1910		X		X				X				X			
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow) Mereschkowsky 1902	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Thalassionema nitzschioides</i> var. <i>parvum</i> Moreno-Ruiz 1995	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Thalassionema pseudonitzschioides</i> (Schuette & Schrader) Hasle	X	X		X			X				X	X			
<i>Thalassionema</i> sp. Grunow ex Mereschkowsky 1902				X								X			
<i>Thalassionema synedriforme</i> (Greville) Hasle		X													
<i>Thalassiothrix lanceolata</i> Hustedt 1958				X										X	
<i>Thalassiothrix longissima</i> Cleve & Grunow 1880	X	X		X	X									X	
<i>Thalassiothrix</i> sp. Cleve & Grunow 1880	X	X	X	X	X							X	X	X	
Bacillariinea															
Achnantheaceae															
<i>Achnanthes c.f javanica</i> Grunow				X							X				
Naviculaceae															
<i>Pleurosigma angulatum</i> (Queckett) Smith 1852				X	X			X							X
<i>Pleurosigma nicobaricum</i> Grunow 1880	X	X	X	X	X			X			X	X			
<i>Pleurosigma</i> sp. Smith 1852					X										
Bacillariaceae															
<i>Nitzschia angularis</i> Smith 1853		X			X								X		
<i>Nitzschia bicapitata</i> Cleve 1901	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
<i>Nitzschia bifurcata/frustulum</i>						X							X	X	X
<i>Nitzschia interruptestriata</i> Simonsen 1974	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X			X	
<i>Nitzschia levidensis</i> (Smith) Grunow 1881														X	
<i>Nitzschia longissima</i> (Brébisson) Ralfs 1861					X										
<i>Nitzschia socialis</i> Gregory 1857			X	X			X	X							
<i>Nitzschia</i> sp. Hassall 1845		X		X									X		
<i>Nitzschia</i> sp.1													X		
<i>Nitzschia</i> sp.2	X														
<i>Fragilariopsis doliolus</i> (Wallich) Medlin & Sims 1993	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Tryblionella marginulata</i> (Grunow) Mann 1990				X									X		
<i>Pseudo-nitzschia</i> spp. (<3µm)	X	X		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
<i>Pseudo-nitzschia c.f pacifica</i> Cupp 1943				X	X									X	
<i>Pseudo-nitzschia pungiformis</i> (Hasle) Hasle 1993															X
<i>Pseudo-nitzschia</i> spp. (>3µm)	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Total de taxones	59	71	46	102	96	51	59	60	27	33	56	70	56	36	