



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**PERSISTENCIA DEL MÁXIMO DE CLOROFILA
SUBÓXICO EN EL PACÍFICO NORTE COMO
INDICADOR DE ESTABILIDAD DE LA ZONA DE
MÍNIMO DE OXÍGENO**

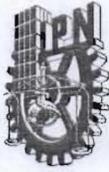
TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS**

PRESENTA

AMARU MÁRQUEZ ARTAVIA

LA PAZ, B.C.S., DICIEMBRE DE 2019



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 20 del mes de Noviembre del 2019 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:

"PERSISTENCIA DEL MÁXIMO DE CLOROFILA SUBÓXICO EN EL PACÍFICO NORTE
COMO INDICADOR DE ESTABILIDAD DE LA ZONA DE MÍNIMO DE OXÍGENO"

Presentada por el alumno:

MÁRQUEZ
Apellido paterno

ARTAVIA
materno

AMARU
nombre(s)

Con registro:

A	1	6	1	0	1	9
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

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

Directores de Tesis

DRA. LAURA SÁNCHEZ VELASCO
Directora de Tesis

Dr. EDUARDO MARTÍN SANTAMARÍA DEL ÁNGEL
Director de Tesis

DR. JAIME GÓMEZ GUTIÉRREZ

DR. SERGIO FRANCISCO MARTÍNEZ DÍAZ

DR. EMILIO JOSÉ BEIER

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. SERGIO HERNÁNDEZ TRUJILLO



I.P.N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



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

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 03 del mes de Diciembre del año 2019

El (la) que suscribe M en C. AMARU MÁRQUEZ ARTAVIA Alumno (a) del Programa
DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

con número de registro A161019 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

manifiesta que es autor(a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DRA. LAURA SÁNCHEZ VELASCO Y DR. EDUARDO MARTÍN SANTAMARÍA DEL ÁNGEL

y cede los derechos del trabajo titulado:

"PERSISTENCIA DEL MÁXIMO DE CLOROFILA SUBÓXICO EN EL PACÍFICO NORTE

COMO INDICADOR DE ESTABILIDAD DE LA ZONA DE MÍNIMO DE OXÍGENO"

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: tupac.marquez@gmail.com - lsvelasc@gmail.com -

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

M en C. AMARU MÁRQUEZ ARTAVIA

Nombre y firma del alumno

DEDICATORIA

*“Yo me pondré a vivir en cada rosa
Y en cada lirio que tus ojos miren
Y en todo trino yo cantaré tu nombre
Para que no me olvides ...”*

Oscar Castro

Para los que estuvieron, pero ya se han ido, y para los que aún me acompañan en *los caminos de la vida*.

Dedico este trabajo a Waldo Márquez Correa por inculcarme disciplina y haberme dado la educación durante mis primeros años. También dedico este trabajo a Ligia Artavia por haber complementado mi educación, y haber enriquecido mi vida al darme un ejemplo de una vida en rectitud y llena de los valores humanos más altos.

Una dedicación especial a mi compañera de vida, Isabel Valles, por acompañarme y apoyarme durante estos años. La dedicatoria debo extenderla a las personas que no me dejaron rendirme aún en las situaciones más ríspidas del doctorado. Han sido un apoyo invaluable y han dejado marcada mi vida: David Alfaro Siqueiros y Rosabel Camacho.

Aunque la lista merece ser más extensa, mis últimas palabras de agradecimiento y dedicación de mi trabajo deben ser para mi tutora: Laura Sánchez Velasco. Apoyó mi desarrollo académico y me impulsó a continuar; me enseñó lo valioso de la constancia y el orden en el trabajo de un investigador.

Como dijo alguien en el algún momento y lugar determinados: *espero que este mundo no sea ni tan ancho ni tan ajeno, como para que no volvamos a encontrarnos.*

“Es preciso soñar, pero con la condición de creer en nuestros sueños. De examinar con atención la vida real, de confrontar nuestra observación con nuestros sueños, y de realizar escrupulosamente nuestra fantasía”

V.I.U.L.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al CONACyT por su financiamiento para realizar las campañas oceanográficas que sustentan el capítulo 1 de este trabajo, además de financiar mis estudios doctorales bajo el número de becario 29364. Quiero agradecer a los miembros de la comisión revisora: Dra. Laura Sánchez Velasco, Dr. Eduardo Santamaría-Del-Ángel, Dr. Jaime Gómez, Dr. Sergio Martínez Díaz y el Dr. Emilio Beier, por su consideración y paciencia acerca del desarrollo del trabajo y las revisiones a este documento. El Dr. Emilio Beier, le agradezco el tiempo que ha dedicado a leer y corregir el capítulo 2, y por haberme dado una visión más clara de la oceanografía del Pacífico Este. Extiendo mi más sincera gratitud a la Dra. Laura Sánchez, por mantener una disponibilidad constante para discutir los resultados de esta tesis.

Debo mi gratitud a las instituciones que han apoyado mi participación en estancias y cursos en el extranjero y que han enriquecido el desarrollo de este trabajo: *Institut de Recherche pour le Développement (IRD)*, *Laboratoire d'Etudes en Géophysique et Océanographie Spatiales (LEGOS)*, *Ocean Carbon and Biogeochemistry Program (OCB)* y *Global Ocean Oxygen Network (GO2NE)*

Se agradece al proyecto Argo y a los investigadores principales, quienes han hecho posible tener acceso público a los datos adquiridos por perfiladores autónomos. De la misma manera se extiende un agradecimiento al *Ocean Biology Processing Group*, que administra y provee acceso público a los datos de sensores a bordo de satélite y sus productos derivados. También se agradece al *National Oceanographic Data Center*, al *Metoffice UK* y a *Remote Sensing Systems* por hacer disponibles los datos del *World Ocean Atlas*, el conjunto de datos EN4.1 y los productos de viento CCMP versión 2.0

Este trabajo fue mejorado gracias a las aportaciones del el Dr. Eric. D Barton y el Dr. Aurelién Paulmier. Las aportaciones del Dr. Paulmier han sido especialmente valiosas debido a que hemos mantenido una discusión constante sobre las ZMO, permitiéndome mejorar mi entendimiento de los procesos biogeoquímicos. Agradezco a la Dra. Xiomara Márquez por sus aportaciones al capítulo 2 y su constante crítica a

mis manuscritos, su apoyo a lo largo de mi carrera ha sido una piedra angular para entender la física del océano. Igual de provechosas han sido las múltiples discusiones sobre temas oceanográficos que he mantenido con el M.C. Juan Pablo Salazar, quien también contribuyó en el análisis del capítulo 2 y en criticar mis manuscritos, por lo que le debo gratitud.

El intercambio de correspondencia con investigadores de otras instituciones, ha sido otro factor importante en mi formación profesional, y en el desarrollo de esta tesis. En particular, agradezco las críticas recibidas del profesor John Cullen, que permitieron aclarar los conceptos del capítulo 1. Los comentarios hechos por el Dr. William Kessler acerca de los análisis de la clorofila en el espacio de densidad, han sido invaluable y nos dieron un punto clave para discutir los resultados obtenidos. Además, estoy muy agradecido con el Dr. Alexander Mignot quien me facilitó las rutinas en R, para obtener la irradiancia teórica usando los modelos SOLPOS y SPECTRL. Por consecuencia es necesario agradecer al *National Renewable Energy Laboratory* por hacer públicas las rutinas en C de los modelos SPECTRL y SOLPOS.

Este trabajo hubiera sido imposible de realizar sin tener acceso a la gran cantidad de software libre disponible para estudios geofísicos. En especial se agradece a los creadores y administradores de los proyectos: *Generic Mapping Tools*, *NetCDF Command Operators (NCO)*, *Climate Data Operators*, *Ferret* y a las comunidades de Python y R que hicieron mi vida (académica) más sencilla.

Un agradecimiento especial al Dr. David Alfaro Siqueiros por su paciencia para enseñar los conceptos de la filosofía de la investigación científica, y por siempre estar disponible para hacer una crítica constructiva del planteamiento de este trabajo. Su conocimiento, entusiasmo y accesibilidad, me han permitido tener una formación científica mucho más amplia ¡Las horas que discutimos han valido la pena! Agradezco infinitamente la paciencia de la M.C. Isabel Valles Vega a lo largo de estos años de doctorado. Siempre ha sido mi colaboradora más cercana. Su colaboración con la edición de las imágenes presentadas en este trabajo y su juicio científico a mis escritos, han sido invaluable.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE FIGURAS	9
ÍNDICE DE TABLAS.....	10
GLOSARIO DE TÉRMINOS	11
RESUMEN	13
ABSTRACT.....	14
1. INTRODUCCIÓN GENERAL	15
2. ANTECEDENTES	18
2.1. GENERALIDADES	18
2.1.1. Postulados de la estructura típica de aguas estables.....	19
2.1.2. Zonas de Mínimo de Oxígeno.....	20
2.2.3. <i>Prochlorococcus</i>	24
2.2.4. Ondas de Rossby	26
2.2.5. Cronología del estudio del máximo subóxico de clorofila-a	31
2.2. JUSTIFICACIÓN Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	36
2.3. HIPÓTESIS.....	37
2.4. OBJETIVOS.....	38
2.4.1. Objetivo general.....	38
2.4.2. Objetivos específicos.....	38
2.5. ÁREA DE ESTUDIO	39
3. CAPÍTULO 1: PERSISTENCIA DEL MÁXIMO SUBÓXICO DE CLOROFILA EN EL PACÍFICO MEXICANO	42
3.1. INTRODUCCIÓN	42
3.2. OBJETIVO	43
3.3. MATERIAL Y MÉTODO	43
3.3.1. Pre-procesado de la señal de clorofila-a y clasificación de perfiles.....	45
3.3.2. Condiciones físicas y químicas en el máximo subóxico	47
3.3.3. Análisis espacial de datos.....	48

3.4. RESULTADOS	50
3.4.1. Características del máximo subóxico de clorofila-a.....	50
3.4.2. Patrones espaciales y temporales.....	52
3.5. DISCUSIÓN.....	55
3.6. CONCLUSIONES	62
4. CAPÍTULO 2: PERSPECTIVA REGIONAL DE LA PERSISTENCIA DEL MÁXIMO SUBÓXICO EN EL PACÍFICO NORTE Y EL EFECTO DE LAS ONDAS LARGAS DE ROSSBY.	63
4.1. INTRODUCCIÓN.....	63
4.2. OBJETIVO	66
4.3. MATERIAL Y MÉTODO.....	66
4.3.1. Datos del flotador ARGO	66
4.3.2. Modelo de ondas largas de Rossby	67
4.4. RESULTADOS	68
4.5. DISCUSIÓN.....	74
4.6. CONCLUSIONES	77
5. DISCUSIÓN GENERAL	77

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ejemplos de dos perfiles de fluorescencia de clorofila-a (línea verde) comunes en el océano global y su relación con la estructura de densidad (línea azul).	15
Figura 2. Esquema de los escenarios generales de la TSWS de Cullen (2015).	17
Figura 3. Comparación de perfiles verticales de oxígeno de alta resolución en el Pacífico Norte.	22
Figura 4. Distribución global del valor mínimo de oxígeno y la profundidad a la que se encuentra el mínimo, basado en la media anual del World Ocean Atlas 2018.	24
Figura 5. Representación esquemática de los cambios de abundancia de diferentes ecotipos de <i>Prochlorococcus</i> en la columna de agua.	26
Figura 6. Diagrama esquemático del proceso físico que describe la propagación de ondas de Rossby.	27
Figura 7. Ejemplo de diagrama de Hövmoller (longitud vs. tiempo) realizado con datos de anomalías del nivel medio del mar estimadas por satélite.	29
Figura 8. Ejemplo de datos filtrados de alturas del nivel del mar luego de remover la señal de gran escala (efecto estérico).	29
Figura 9. Diagrama esquemático del efecto de ondas de Rossby sobre la distribución vertical de propiedades y en las poblaciones de fitoplancton de acuerdo al esquema de la TSWS.	30
Figura 10. Secciones verticales de clorofila-a del Atlas EASTROPAC (Love 1971).	32
Figura 11. Perfiles oceanográficos redibujados de Anderson (1982). Se resalta la relación entre el máximo subóxico de fluorescencia de clorofila-a y la distribución vertical de propiedades físicas y químicas en el Pacífico Central Mexicano (ver coordenadas).	33
Figura 12. Diagrama esquemático de los escenarios favorables y desfavorables para la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a.	35
Figura 13. Ubicación espacial de las zonas con mediciones de clorofila-a y oxígeno disuelto utilizadas en este trabajo.	39
Figura 14. Esquema de la circulación general y diagramas TS de la zona de estudio por trimestre.	44
Figura 15. Ejemplos de cuatro perfiles de fluorescencia de clorofila-a y oxígeno disuelto obtenidos en el área de estudio.	46
Figura 16. Histogramas bi-variados mostrando las condiciones físicas y biogeoquímicas del máximo subóxico de clorofila-a.	51
Figura 17. Diagrama de dispersión de ΔZ y la clorofila integrada.	52
Figura 18. Variación trimestral del límite superior de la Zona de Mínimo de Oxígeno ($Z_{\text{mínZMO}}$) y de la profundidad donde la irradiancia alcanza 1% de su valor en superficie ($Z_{1\%}$).	54
Figura 19. Variabilidad trimestral del máximo subóxico de clorofila-a y las variables asociadas. (a-d) Muestra los cambios en la distancia (ΔZ) entre la profundidad donde se	

alcanza 1% de la irradiancia en superficie y la profundidad del límite superior de la zona de mínimo de oxígeno.	56
Figura 20. Variabilidad de la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a, la profundidad del límite superior del mínimo de oxígeno y de las condiciones de iluminación.....	60
Figura 21. Diagramas TS de los datos obtenidos por el flotador 3901531, comparado con el flotador WMO5904948, muestreando al oeste del POTN.	69
Figura 22. Contraste estacional de las anomalías al nivel medio del mar y evolución temporal de la distribución de clorofila-a en el Pacífico norte	70
Figura 23. Comparación de la evolución temporal de las anomalías de la termoclina observada, su ciclo anual y las estimaciones obtenidas por el modelo de ondas largas de Rossby	71
Figura 24. Variación temporal de la clorofila en el espacio de densidad y su integral en dos capas asociadas a los máximos de clorofila-a	73
Figura 25. Propiedades ópticas de los máximos de clorofila que fueron persistentes en la serie de tiempo obtenida por el flotador WMO3901531	74
Figura 26. Climatología estacional de ΔZ indicando las condiciones favorables y desfavorables para la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a en el océano global.....	80

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Número de perfiles correspondientes a cada una de las clases definidas en este trabajo.....	49
Tabla 2. Variación trimestral de la profundidad a la cual la irradiancia PAR alcanza 1% de su valor en superficie (Z1%) y el límite superior de la Zona de Mínimo de Oxígeno (ZmínZMO) en el área de estudio.....	52
Tabla 3. Variación trimestral de la concentración de nitratos. Concentraciones estimadas usando el algoritmo CANYON.....	61

GLOSARIO DE TÉRMINOS

Argo (Programa): Se refiere a un programa internacional que pretende tener un sistema de observación global del océano utilizando perfiladores autónomos. Actualmente hay más de 3000 flotadores registrados en el programa Argo, adquiriendo perfiles verticales de propiedades físicas, químicas y biológicas.

Autoecología: rama de la ecología que estudia la relación entre “especies”⁸ individuales y su entorno.

Baroclinicidad: Condición del océano en el que las isopícnas (líneas de igual densidad) están inclinadas respecto a las isobaras (líneas de igual presión)

Cianobacteria: Bacteria capaz de realizar fotosíntesis

Citometría de flujo: método por el cual se pueden caracterizar y contar distintos tipos de células. En un citómetro se hace pasar un fluido a través de un capilar. En el fluido se deposita una muestra con células que pasan de forma individual por el capilar. Luego se emite luz con un láser con longitud de onda conocida. La luz dispersada es utilizada para caracterizar el tamaño, y la luz emitida como fluorescencia, es detectada y caracterizada en diferentes bandas espectrales. En aplicaciones médicas o para conteos de bacterias no-fotosintéticas, se utiliza un fluorocromo para marcar las células. En el caso del fitoplancton la citometría aprovecha la autofluorescencia, para caracterizar sus propiedades ópticas que son indicadores de su composición pigmentaria.

Clado: grupo en un cladograma que incluye a un ancestro y todos sus descendientes.

Cladograma: diagrama que representa la relación evolutiva entre diferentes “especies”¹, que están agrupadas por la presencia de caracteres que se consideran derivados.

Control bottom-up: En ecología este tipo de control, se refiere a que la dirección que domina la transferencia de energía va de niveles inferiores de las redes tróficas, hacia niveles superiores. Por ejemplo, cuando los productores primarios controlan a los productores secundarios y luego a los terciarios. En el caso de este trabajo se utiliza para designar el control de las poblaciones de fitoplancton debido a cambios en la concentración de luz y nutrientes. En este esquema se excluye los efectos del pastoreo que es un control tipo *top-down*.

¹ La palabra especie se utiliza entre comillas debido a la dificultad y falta de consenso para establecer una definición aplicable a todos los organismos. Discusiones al respecto se pueden encontrar en la literatura.

Dosel: se refiere al hábitat ocupado por la vegetación de mayor altura en bosques terrestres.

Ecotipo: Una variante dentro de una “especie” adaptada a un conjunto de condiciones ambientales o ecológicas.

Efecto estérico (nivel del mar): Hace referencia a los procesos de cambios en el nivel del mar asociadas a cambios en la densidad, que produce contracción o expansión de la superficie del océano. En general afectan una cuenca completa y no se propagan longitudinalmente. Pueden ser parte del ciclo estacional debido a los cambios en la radiación a lo largo del año, pero también pueden resultar del efecto de fenómenos como El Niño.

Fotoaclimatación: proceso por el cual las células del fitoplancton ajustan su contenido de clorofila-a dependiendo de las condiciones de iluminación.

Frecuencia: cantidad de oscilaciones de una onda por unidad de tiempo. Definido como el inverso del periodo.

Jets (zonales): flujos de corriente relativamente intensos y estrechos. En el caso de los jet zonales la dirección de la corriente es este-oeste o en sentido inverso, pero no tienen una componente norte-sur, o es relativamente débil.

Linaje: Una línea de descendencia evolutiva que conecta a los organismos a través de relaciones ancestro/descendiente. Puede ser visto como un subconjunto o una rama en un cladograma.

Nitraclina: La nitraclina define la profundidad a la que los nitratos dejan de estar agotados. Usualmente se define basado en un umbral, pero también se puede considerar a la nitraclina como la profundidad a la que se encuentra el máximo gradiente vertical en la concentración de nitratos

Número de onda: se refiere a la cantidad de oscilaciones que tiene una onda por unidad de distancia. Es el inverso de la longitud de onda.

Óptimo: En fitoplancton se refiere a las condiciones con las que se alcanza la máxima tasa de crecimiento de una población.

Resumen

Los máximos sub-superficiales de clorofila ocurren en la nitraclina en un esquema clásico conocido como la estructura típica de aguas estables (TSWS por sus siglas en inglés). En las zonas de mínimo de oxígeno ocurre un máximo de clorofila-a asociado al límite superior de las aguas subóxicas, cerca de la base de la zona eufótica, producido por proliferaciones de *Prochlorococcus*. Este es el máximo subóxico de clorofila-a. En este trabajo se analizaron >1000 perfiles de fluorescencia de clorofila-a en la ZMO del Pacífico frente a México y en el océano abierto (> 1000 km de la costa más cercana) con el objetivo de calcular y asociar la frecuencia de ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a, con los procesos oceanográficos de baja frecuencia (escala estacional) que afectan la profundidad de la zona de mínimo de oxígeno y las condiciones de iluminación en el Pacífico tropical nororiental. Además de inferir la extensión global de las áreas con condiciones favorables para la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a. Los resultados indican que el máximo subóxico de clorofila-a tiene una asociación lineal significativa con el límite superior de las aguas subóxicas, que se encuentra por debajo de la nitraclina. Es decir, que el máximo subóxico de clorofila-a no está limitado por la concentración de nitratos. Además, ocurre casi siempre en la isopícnica de 26 kg m^{-3} , de manera que los procesos que modifican la distribución vertical de densidad (ondas de Rossby y giros de mesoescala), solo desplazan en profundidad el máximo subóxico de clorofila-a, sin tener cambios de intensidad. Así, el máximo subóxico de clorofila-a constituye un caso especial que se distingue del esquema clásico de la TSWS, debido a su relación con las condiciones de las ZMO, donde el principal mecanismo que regula su ocurrencia es la profundidad de penetración de la luz. En el Pacífico nororiental el máximo la ZMO permanece iluminada todo el año en regiones extendidas del Pacífico tropical nororiental, permitiendo la persistencia del rasgo en la escala estacional (> 60% de ocurrencia en todos los trimestres). Estas condiciones no se cumplen para otras ZMO como en el Mar de Arabia, la Bahía de Bengala y el Pacífico tropical suroriental, lo que podría explicar el carácter esporádico del máximo subóxico de clorofila-a en estas regiones.

Palabras clave: clorofila-a, distribución vertical, análisis espacial

Abstract

Sub-surface chlorophyll maxima are commonly associated with the nitracline, where optimal nutrient conditions and light allow the maximum growth of phytoplankton populations. This situation is known as the Typical Stable Water Structure (TSWS), and it is a conceptual framework to understand sub-surface chlorophyll formation and maintenance. The Oxygen Minimum Zones (OMZ) shelter a chlorophyll-maximum produced by *Prochlorococcus* thriving in the upper limit of suboxic waters. This maximum in suboxic water is called the suboxic-Chlorophyll-maximum (suboxic-CM). Here it was used more than 1000 profiles of chlorophyll-a fluorescence gathered in the eastern tropical north Pacific (ETNP), with the aim to compute the frequency of occurrence of the suboxic-CM and to associate with the variability in the oceanographic process modifying the oxygen and nitrate concentrations and the light available for phytoplankton growth in seasonal scales. The results indicate a positive linear association between the suboxic-CM and the upper limit of suboxic waters and not significant relationship with the nitracline depth. The suboxic-CM occurred near the base of the euphotic zone and below the nitracline in depth strata with high concentration of nitrates. It was also associated with the 26 kg m^{-3} isopycnal, leading to vertical displacements by eddies and Rossby waves that modified the vertical distribution of density and nutrients. Given the lack of association between the suboxic-CM and the nitracline and considering that the suboxic-CM occurred in water with high nitrate concentrations, it can be stated that the suboxic-CM in the ETNP departed from the TSWS. In addition, suboxic-CM was a persistent feature characteristic of the oligo-mesotrophic waters of the ETNP. Thus, in the OMZs, the upper phytoplankton communities that behave as stated by TSWS, can regulate the light reaching the suboxic-CM. It is concluded that the suboxic-CM is a distinctive case of TSWS, and it arises from phytoplankton adaptations to the ZMO conditions: low-light, low oxygen, a reduced environment (in the chemical sense) and it is affected for the upper phytoplankton communities found in more oxygenated waters.

Keywords: chlorophyll-a, vertical distribution, spatial analysis.

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

La clorofila-a (Cl-a) es un pigmento fotosintético ubicuo en plantas, algas y bacterias autótrofas y su concentración en el océano no es homogénea a lo largo de la columna de agua (Falkowski & Raven, 2007). Los perfiles verticales de concentración de cl-a pueden ser obtenidos de muestras discretas analizadas en el laboratorio o perfiles continuos *in-situ* usando fluorímetros. Los perfiles verticales de clorofila-a presentan una gran diversidad de formas (Figura 1); pero los más comunes son los que presentan un máximo sub-superficial (Lavigne *et al.*, 2015; Mignot *et al.*, 2011; Uitz *et al.*, 2006). Estos máximos sub-superficiales de clorofila-a tienen un impacto en el ecosistema pelágico, y resultan de una variedad de procesos autoecológicos como el crecimiento local del fitoplancton, fotoaclimatación, capacidad natatoria, control de flotabilidad y el pastoreo (Cullen, 2015).

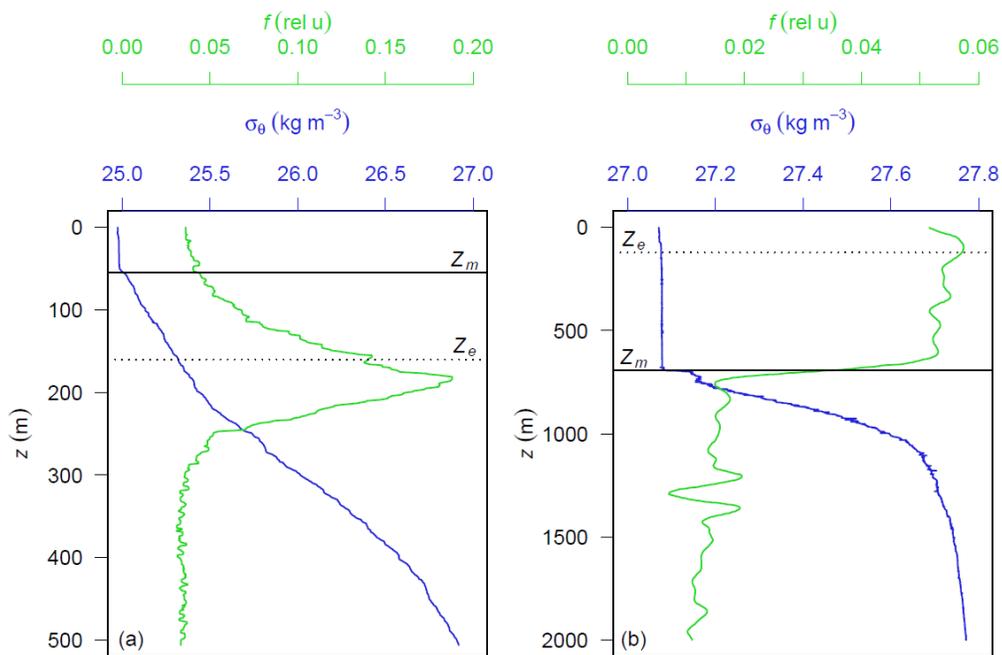


Figura 1. Ejemplos de dos perfiles de fluorescencia de clorofila-a (línea verde) comunes en el océano global y su relación con la estructura de densidad (línea azul). También se muestra la profundidad de la capa mezclada (Z_m , línea sólida) y la profundidad de la zona eufótica (Z_{eu} , línea punteada). (a) perfil con un máximo sub-superficial de clorofila que ocurre en aguas estratificadas y estables. (b) un caso donde la fluorescencia de clorofila-a es homogénea desde la superficie hasta 500 m. Este tipo de perfiles ocurre cuando la capa mezclada es mucho más profunda que la zona eufótica. También pueden ocurrir otras formas en los perfiles, pero no son ejemplificadas aquí. Tomada de Mignot *et al.* (2011).

Esta variedad de procesos que modifican los perfiles de clorofila-a fue sintetizada por (Cullen, 2015), definiéndola como la Estructura Típica de Aguas Estables² (TSWS, por sus siglas en inglés) que es común en regiones tropicales (Herbland & Voituriez, 1979). La TSWS comprende una serie de postulados (ver sección 2.1) que, en conjunto constituyen un marco de referencia para explicar la ocurrencia y evolución de máximos sub-superficiales de clorofila-a. La TSWS establece que los máximos de cl-a ocurren en la nitraclina donde la iluminación y la concentración de nutrientes son óptimos para el crecimiento del fitoplancton (Herbland & Voituriez, 1979).

La profundidad de la nitraclina está asociada al flujo vertical de nutrientes. Debido a la relación entre la concentración de nutrientes y la densidad. Los procesos que inclinan las isopícnas están asociados a cambios en el flujo de nutrientes debido a la baroclinicidad (*sensu* Yentsch, 1980; Cullen, 2015). De acuerdo con Cullen (2015), el esquema de la TSWS incluye: (i) aguas eutróficas y mesotróficas, donde los máximos de clorofila-a coinciden con máximos de biomasa fitoplanctónica, (ii) y el extremo oligotrófico donde los máximos de clorofila-a son el resultado de la fotoaclimatación, por lo que no coincide con máximos de biomasa fitoplanctónica (Figura 2).

Los postulados de la TSWS pueden usarse para analizar la formación de máximos sub-superficiales de clorofila en las Zonas de Mínimo de Oxígeno (ZMO). La ZMO se define como todas las regiones del planeta en donde la concentración mínima de oxígeno sea menor a los 20 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ o subóxicas independientemente de la profundidad (Paulmier & Ruiz-Pino, 2009). Las aguas subóxicas de las ZMO se encuentran relativamente cerca de la superficie (60-120 m de profundidad) en regiones tropicales (Gilly et al., 2013; Wright et al., 2012). Bajo estas condiciones, aparece un máximo de clorofila-a cerca de la base de la zona eufótica, que es fotosintéticamente activo y, por lo tanto, constituye una fuente de material orgánico y oxígeno disuelto

² En este caso la estabilidad se puede asociar con gradientes intensos de densidad que constituyen una estrato que disminuye o detiene el intercambio vertical de propiedades, en ausencia de eventos de mezcla intensos o de perturbaciones externas como la advección vertical y la subducción.

dentro de las ZMO (Goericke *et al.*, 2000; Ulloa *et al.*, 2012; Garcia-Robledo *et al.*, 2017).

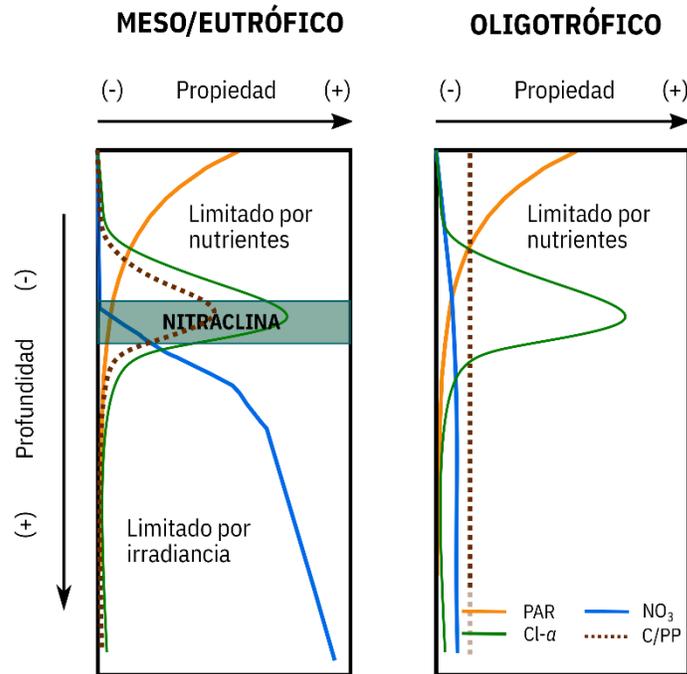


Figura 2. Esquema de los escenarios generales de la TSWS de Cullen (2015). (a) escenario donde los máximos de clorofila ocurren en la nitraclina donde existe un balance óptimo entre la concentración de nitratos (NO_3^-) y la irradiancia (PAR; Radiación fotosintéticamente activa por sus siglas en inglés). Debido a que en la nitraclina ocurren las máximas tasas de crecimiento de fitoplancton, el máximo de clorofila-a (Cl-a) coinciden con máximos de producción primaria (PP) y carbono (C), es decir de biomasa fitoplanctónica. (b) escenario de condiciones oligotróficas, donde la concentración de nutrientes no puede sostener un máximo de biomasa(C/PP). La acumulación de clorofila con la profundidad es el resultado de un proceso de aclimatación a baja irradiancia cerca de la base de la zona eufótica. Esquema adaptado con base en los trabajos de Cullen (2015) y Tett *et al.* (2002).

Este rasgo es llamado el máximo subóxico de clorofila-a. Este es causado por un aumento en la concentración celular de cianobacterias del género *Prochlorococcus*, de *linajes* reportados exclusivamente en aguas subóxicas del Pacífico tropical oriental (Goericke *et al.*, 2000; Lavin *et al.*, 2010; Biller *et al.*, 2014). Esto indica adaptaciones para proliferar bajo las condiciones de las ZMO, siendo la baja concentración de oxígeno un factor fundamental para su formación (Goericke *et al.*, 2000). Sin embargo, actualmente se desconocen cuáles son las adaptaciones que permitan explicar la

relación entre los máximos de clorofila y las condiciones de suboxia (Bertagnolli & Stewart, 2018), siendo un tema de investigación activo.

Las células de *Prochlorococcus* de las ZMO corresponden a linajes adaptados a bajas condiciones de iluminación (Goericke *et al.*, 2000; Lavin *et al.*, 2010). Específicamente, Goericke *et al.* (2000), señalaron que la irradiancia en el espectro PAR fue menor al 2% de la irradiancia en superficie, aunque presentó diferencias entre el Mar de Arabia y el Pacífico frente a México. Ellos señalaron que la irradiancia en el mar de Arabia fue considerablemente baja ($\ll 1\%$ de irradiancia en superficie) y *Prochlorococcus* podría mantenerse por con una estrategia mixotrófica, mientras que en el Pacífico frente a México la irradiancia osciló entre 0.2-2% (1 a $20 \mu\text{molQ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) que es suficiente para permitir el crecimiento de *Prochlorococcus* bajo condiciones de laboratorio (Moore & Chisholm, 1999).

La ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a depende de las bajas concentraciones de oxígeno y luz que son característicos de las ZMO y, por lo tanto, los procesos hidrodinámicos que modifiquen las condiciones de la capa subóxica, como la ventilación o los desplazamientos verticales de los máximos (cambios en la intensidad de la luz), podrían influenciar la frecuencia de ocurrencia del rasgo a diferentes escalas temporales. Esto no ha sido evaluado en trabajos previos (Lewitus & Broenkow, 1985; Goericke *et al.*, 2000; Cepeda-Morales *et al.*, 2009), y aquí se analiza la dinámica espacio-temporal de la frecuencia de ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a.

2. ANTECEDENTES

2.1. GENERALIDADES

El estudio de los máximos de clorofila implica el estudio del crecimiento del fitoplancton en el océano y requiere de la integración de diferentes ramas del conocimiento (Yentsch, 1980). En el presente trabajo es necesario indicar las generalidades de los procesos o rasgos que definen el marco de referencia de los capítulos 1 y 2. Estos cuatro temas son: la estructura típica de aguas estables (TSWS), la ZMO, *Prochlorococcus* y las ondas de planetarias u ondas

de Rossby. A continuación, se presentan estas generalidades divididas por subtema además de una cronología del estudio del máximo subóxico de clorofila-a.

2.1.1. Postulados de la estructura típica de aguas estables

La TSWS constituye un marco de referencia teórico para explicar la formación de máximos sub-superficiales de clorofila en aguas estables y consiste de 10 postulados que implican un control de abajo hacia arriba (*bottom-up* en Inglés) (Cullen, 2015). En esta sección solo se consideran cinco postulados que ayudan a explicar la dinámica de los máximos sub-superficiales de clorofila-a en el Pacífico norte o sus implicaciones en el ecosistema pelágico, de acuerdo a las mediciones disponibles. Los cinco postulados considerados se transcriben de Cullen (2015):

- **Postulado 1:** La cantidad de irradiancia en la nutriclina está asociada con el flujo vertical de nutrientes de forma positiva, aunque no lineal. La profundidad de la nitraclina está inversamente asociada con el flujo vertical de nutrientes, aunque la asociación entre la irradiancia y el flujo vertical de nutrientes es más fuerte.
- **Postulado 2:** La tasa de producción nueva en el máximo de biomasa está estrechamente asociada con el flujo vertical de nutrientes, por ende con la irradiancia en la nutriclina [y de forma inversa con la profundidad de la nitraclina]³.
- **Postulado 3:** El máximo de biomasa coincide o está muy cerca de la posición de la nutriclina. En términos generales, la tasa de crecimiento de fitoplancton que puede mantenerse a esas profundidades depende de la irradiancia en la nutriclina [y puede estimarse de la profundidad de la nitraclina].
- **Postulado 4:** El máximo de biomasa de fitoplancton está relacionado positivamente con la irradiancia en la nutriclina y con la tasa de producción nueva. Como consecuencia tiene una relación inversa con la posición de la

³ Nota agregada por A. Márquez considerando el postulado 1

nutriclina. Además, la profundidad de la nutriclina es predictor de la composición de la comunidad del fitoplancton y de los flujos de exportación de carbono.

- **Postulado 6:** En ambientes oligotróficos no se forma un máximo de biomasa de fitoplancton y la comunidad de fitoplancton persiste por debajo de la nutriclina o el punto de compensación, debido a sus adaptaciones para la adquisición de nutrientes. El máximo sub-superficial de clorofila que se forma en estos ambientes depende de procesos de foto-aclimatación.

Estos cinco postulados muestran que la posición de la nutriclina es un indicador muy relevante para comprender la dinámica del ecosistema pelágico y la formación de máximos sub-superficiales de clorofila de acuerdo a la TSWS.

2.1.2. Zonas de Mínimo de Oxígeno

La concentración de oxígeno disuelto en el océano no disminuye linealmente con la profundidad. Wyrski (1962) propuso que el océano se divide cualitativamente en tres capas en función de la distribución vertical del oxígeno disuelto: (i) la capa superficial donde la concentración de oxígeno disuelto es elevada por la interacción con la atmósfera, (ii) una capa profunda con concentraciones relativamente altas por la presencia de masas de agua oxigenadas, y una tercera capa (iii) en niveles intermedios, con los valores mínimos de oxígeno disuelto, debida a la escasa circulación. La formación de las capas intermedias de mínimo de oxígeno no es exclusiva de algunas regiones, sino que se encuentran en todos los océanos del planeta variando en intensidad de región a región (Wyrski, 1962).

Estas capas intermedias de mínimo de oxígeno se han estudiado desde finales de la década de 1930'S (Svedrup, 1938 y sus referencias), pero las más intensas o con menor contenido de oxígeno llamaron la atención de la comunidad científica, debido a la ocurrencia de un segundo máximo de nitritos, que indica procesos de desnitrificación (Brandhorst, 1959). Cline & Richards (1972) acuñaron el término de Zonas de Mínimo de Oxígeno (ZMO). Los autores definieron las ZMO al intervalo de profundidad en el que las concentraciones de oxígeno disuelto (determinadas por el método Winkler), fueran menores a $\sim 6 \mu\text{mol kg}^{-1}$.

En estas ZMO, las bajas concentraciones de oxígeno disuelto no pueden ser explicadas únicamente por las corrientes oceánicas como fue propuesto por Wyrski (1962) y es necesario considerar los procesos de respiración que afectan la disponibilidad de oxígeno ampliamente discutido en Fiedler & Talley (2006). Paulmier & Ruiz-Pino (2009) caracterizaron las ZMO y las diferenciaron de regiones donde el mínimo de oxígeno es el resultado de una escasa circulación como lo planteó Wyrski (1962).

A los perfiles donde los mínimos de oxígeno son producidos por los efectos de circulación se les puede considerar como perfiles clásicos (*sensu* Paulmier & Ruiz-Pino, 2009), debido a que son comunes en todos los océanos. En el estudio de Paulmier & Ruiz-Pino (2009), se demostró que, en los perfiles clásicos, el mínimo de oxígeno es hasta 50 veces más alto respecto a los valores mínimos de las ZMO (Figura 3). Además de esa diferencia en los valores mínimos, en las ZMO la capa con los valores mínimo se extiende en capas relativamente amplias entre 160-420 m de espesor (ver Paulmier & Ruiz-Pino, 2009 y Figura 3).

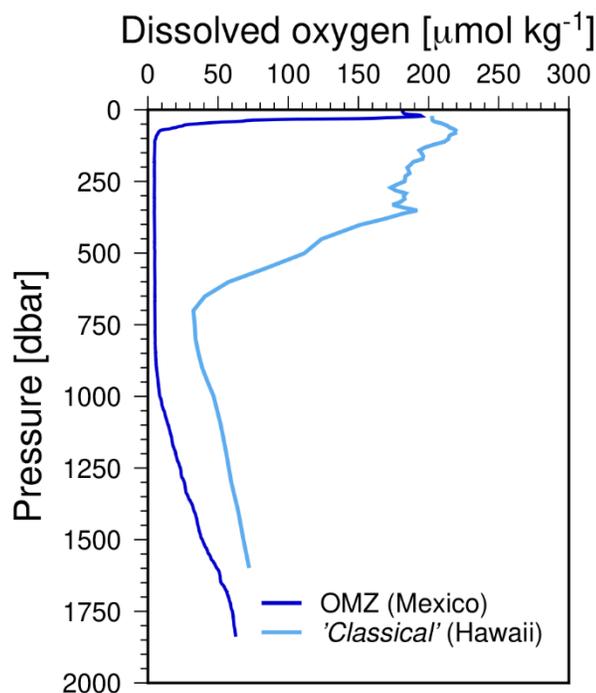


Figura 3. Comparación de perfiles verticales de oxígeno de alta resolución en el Pacífico Norte. Se muestra la distribución vertical de oxígeno en una estación de muestreo en la ZMO en el Pacífico mexicano. De forma contrastante, se muestra un perfil obtenido por un flotador Argo en las cercanías de Hawaii, que se considera como un perfil de concentración de oxígeno clásico (*sensu* Paulmier & Ruiz-Pino, 2009).

En la actualidad no existe consenso para diferenciar las zonas con menor contenido de oxígeno. Una serie de términos y umbrales se han utilizado históricamente dependiendo del interés de las investigaciones (Paulmier & Ruiz-Pino, 2009). Por ejemplo, se han usado umbrales cerca de los límites de detección como los 4.5, 6 y 8 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ (Cline & Richards, 1972; Kamykowski & Zentara, 1990; Codispoti, 2007). No obstante, se considera que el umbral menos estricto de 20 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ es más confiable considerando la incertidumbre de la mayoría de métodos de determinación de oxígeno disuelto (Paulmier & Ruiz-Pino, 2009).

Se reconoce que sólo en algunas regiones del planeta, la concentración de oxígeno disuelto alcanza niveles lo suficientemente bajos (Figura 4) para producir un cambio en las formas de respiración celular, pasando de metabolismo aerobio a

distintos modos de respiración anaerobia (Wright *et al.*, 2012). Empíricamente se ha definido que esa transición, en los modos de respiración, ocurre por debajo de los 20 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ (A. Paulmier com. pers)⁴.

Las ZMO existen en el Pacífico Oriental (de Chile a Alaska), en las costas de África Oriental (Namibia y Mauritania) y en la porción norte del Índico (Mar de Arabia y Bahía de Bengala). Además, pueden ocurrir ZMO de carácter local (conocidas como cuencas anóxicas), como en el Mar Negro, cuenca Cariaco, Venezuela (Wright *et al.*, 2012) y el Golfo Dulce, Costa Rica (Ferdelman *et al.*, 2006; Stief *et al.*, 2017). La concentración de oxígeno en las ZMO es variable: en las costas africanas son hipóxicas (60-120 $\mu\text{mol kg}^{-1}$), mientras que el Pacífico oriental y el norte del Índico, las concentraciones de oxígeno son menores a los 20 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ o subóxicas (Figura 4; Stramma *et al.*, 2008). De hecho, mediciones recientes han permitido denominar a estas regiones como Zona Marinas Anóxicas debido a que la concentración de oxígeno se encuentra en el rango nanomolar y debajo del límite de detección de los métodos más sensibles (Revsbech *et al.*, 2009, 2011; Ulloa *et al.*, 2012; Tiano *et al.*, 2014).

⁴ El umbral de 20 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ es la concentración más alta a la que puede ocurrir la desnitrificación u oxidación anaerobia del amonio (ANAMOX) de acuerdo con mediciones *in situ* (Smethie, 1987; Kalvelage *et al.*, 2011; Wright *et al.*, 2012). Sin embargo, no es una condición estricta y en algunas localidades se ha detectado procesos de desnitrificación, aun cuando la concentración de oxígeno es superior al umbral de 20 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ (ver tabla 2 de Kalvelage *et al.*, 2011).

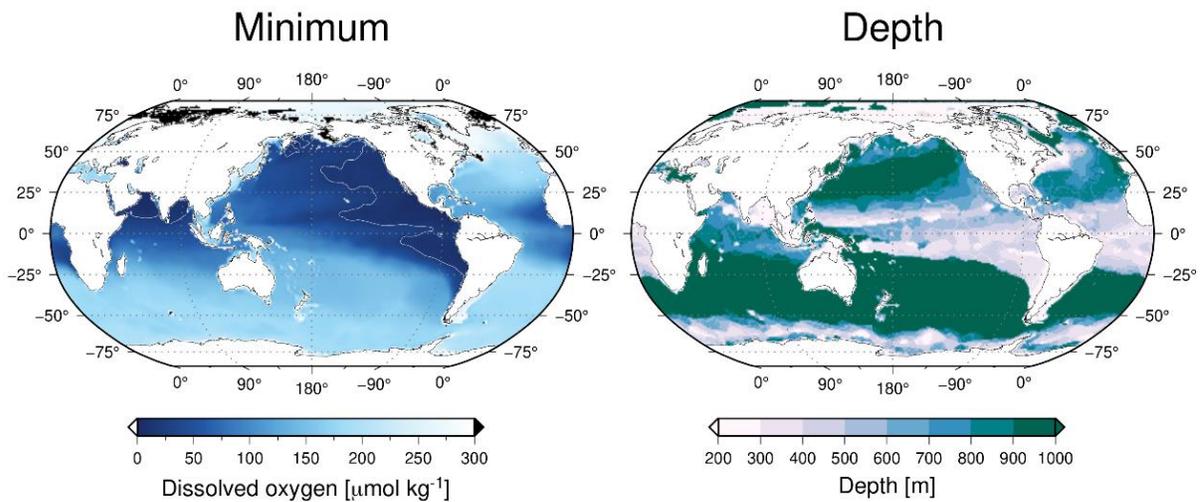


Figura 4. Distribución global del valor mínimo de oxígeno y la profundidad a la que se encuentra el mínimo, basado en la media anual del *World Ocean Atlas* 2018. A la izquierda se delimita con un contorno las zonas con valores por debajo de los 20 $\mu\text{mol kg}^{-1}$. Las zonas con valores $< 20 \mu\text{mol kg}^{-1}$ se restringen al Pacífico este y la parte norte del Índico.

2.2.3. *Prochlorococcus*

Prochlorococcus es una *cianobacteria* que se considera como el organismo fotosintético más abundante del planeta, con una población anual estimada de 2.9×10^7 células (Flombaum *et al.*, 2013)⁵. Fue descrita por primera vez por Chisholm *et al.* (1988), utilizando *citometría de flujo*, en donde es identificada por su pequeño tamaño ($< 1\mu\text{m}$), la emisión de fluorescencia roja ($\sim 690 \text{ nm}$) y la ausencia de fluorescencia naranja ($\sim 572 \text{ nm}$). Considerando la elevada abundancia, y que es un organismo relativamente simple que se puede utilizar como modelo biológico (similar a *Escheria coli*; Coleman & Chisholm, 2007), y se han en el desarrollado una gran cantidad de trabajos y revisiones bibliográficas sobre su distribución global, adaptaciones a ambientes oligotróficos, las características de sus genomas y su impacto en los ecosistemas (Partensky *et al.*, 1999; Coleman & Chisholm, 2007; Partensky & Garczarek, 2010; Biller *et al.*, 2014).

⁵ Como punto de comparación, puede considerarse que la masa global de *Prochlorococcus* es el doble de la todos los seres humanos (Chisholm, 2017).

A pesar de que su genoma se ha simplificado y es el más pequeño de todos los organismos fotosintéticos, *Prochlorococcus* se ha adaptado a una gran variedad de condiciones, ocupando amplias regiones del océano (40°N– 40°S), desde la superficie hasta la base de la zona eufótica (Partensky *et al.*, 1999; Biller *et al.*, 2014). Esto ha dado origen a la identificación de variantes ecológicas (ecotipos), clados o linajes⁶, cada uno con un reservorio de genes diferente (Biller *et al.*, 2014). Se ha cuantificado que el genoma de un solo ecotipo de *Prochlorococcus* tiene 1700 genes, pero considerando todas las variantes dentro del género, el número de total de genes (pangenoma) estimado es de 80,000 (cuatro veces el tamaño del genoma humano), de los que sólo 1000 (1.25%) se encuentran compartidos en todos los linajes (Chisholm, 2017). Es decir, que los diferentes ecotipos de *Prochlorococcus* emergen como resultado de presiones de selección impuestas por las condiciones de sus hábitats (Chisholm, 2017).

De esta manera se ha encontrado que la diversidad genética de *Prochlorococcus* está asociada con variaciones en la distribución vertical y horizontal de propiedades del océano, como la temperatura, luz (Figura 5), concentraciones de nitritos, fósforo y hierro (Biller *et al.*, 2014; Farrant *et al.*, 2016). En este contexto, resaltan los hallazgos de Lavin *et al.* (2010) que describieron por primera vez la ocurrencia de linajes de *Prochlorococcus* asociados a las aguas subóxicas de las ZMO, donde son el tipo dominante de este género. Es decir, *Prochlorococcus* es un género de cianobacterias ampliamente distribuido, pero con ecotipos genéticamente diferenciados que tiene adaptaciones particulares a las condiciones de sus hábitats. Por lo tanto, se deduce que las bajas concentraciones de oxígeno establecen una fuerte presión de selección adaptativa que dan origen a los linajes de *Prochlorococcus* en las ZMO.

⁶ Se pueden encontrar los tres términos en la literatura. Los más problemáticos podrían ser clados o linajes, debido a que *Prochlorococcus* no es en un grupo monofilético. Sin embargo, los linajes de *Prochlorococcus*, están adaptadas a un conjunto de condiciones ambientales particulares y geográficamente limitadas, por lo que el término ecotipo es útil y práctico.

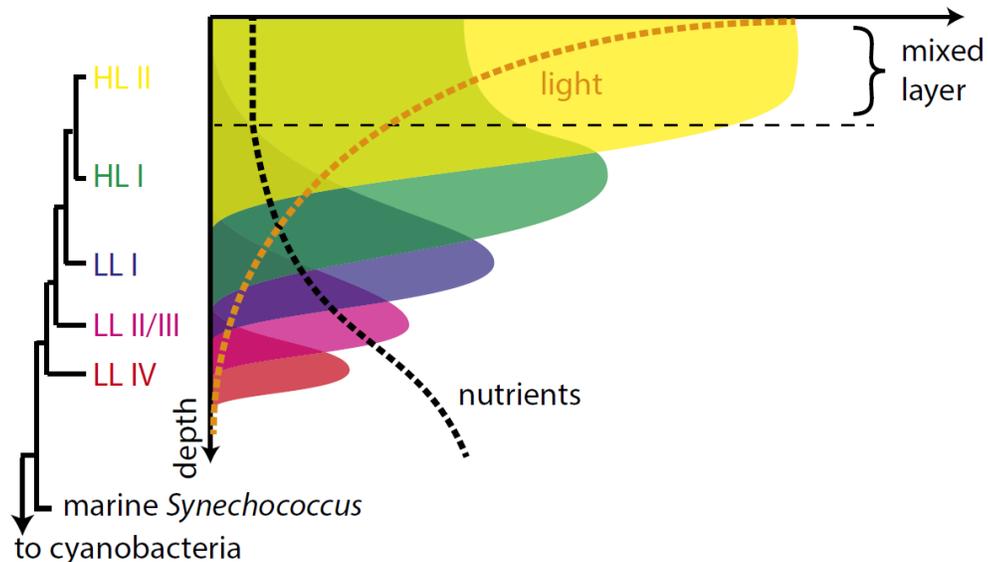


Figura 5. Representación esquemática de los cambios de abundancia de diferentes ecotipos de *Prochlorococcus* en la columna de agua. Los cambios en la distribución vertical están dominados por los cambios en las condiciones de iluminación, definiendo dos grupos: *Prochlorococcus* adaptadas a altas condiciones de iluminación (HL por sus siglas en inglés) y adaptadas a bajas condiciones de iluminación (LL por sus siglas en inglés). Dentro de estos dos grandes grupos, existe una serie de subdivisiones que representan variantes genéticas. Cada variante genética está representada por un color en las etiquetas del cladograma (izquierda) o en las curvas de abundancia (derecha). Tomado de Braakman *et al.* (2017).

2.2.4. Ondas de Rossby

En esta sección se exponen algunos elementos acerca de las características de las ondas de Rossby o planetarias, que teóricamente se fundamentan en el conjunto de ecuaciones de Laplace. La solución a estas ecuaciones resulta en la representación matemática y caracterización física de varios tipos de onda que se distinguen entre sí por su velocidad de fase o velocidad de propagación y la relación de dispersión, que relaciona el periodo (i.e. frecuencia) con la longitud de onda (i.e. el número de onda).

De la solución de las ecuaciones de Laplace se pueden obtener ondas de gravedad, ondas de Kelvin y ondas de Rossby. Estas últimas están ligadas a fenómenos importantes en geofísica y astrofísica (Márquez-Artavia *et al.*, 2017) y han sido asociadas con la variabilidad de los océanos a gran escala llegando a representar hasta el 50% de la variancia total en datos globales del nivel del mar (Polito & Sato, 2015). Además, están relacionadas a cambios en el contenido de calor, la generación de jets zonales y el desplazamiento vertical de las isopícnas (Gill, 1982; Polito & Sato,

2003; Qiu *et al.*, 2013). Es decir, que las ondas de Rossby tienen una influencia importante en la hidrodinámica del océano.

En la Tierra las ondas de Rossby se producen por la variación latitudinal de la fuerza de Coriolis $2\vec{\Omega} \times \vec{v}$ y la conservación de la vorticidad potencial ζ (Lighthill, 2001). La vorticidad potencial es la suma de la vorticidad propia del fluido $\hat{\omega}$ y la vorticidad producida por la rotación de la Tierra f , de la siguiente manera:

$$\zeta = \hat{\omega} + f. \quad \text{Ec. 1}$$

El término f es conocido como parámetro de Coriolis, que se incrementa con la latitud θ y en el hemisferio norte $f = 2\Omega_0 \sin \theta$. Si una perturbación desplaza el fluido hacia el norte la vorticidad $\hat{\omega}$ debe decrecer para conservar ζ constante (Figura 6).

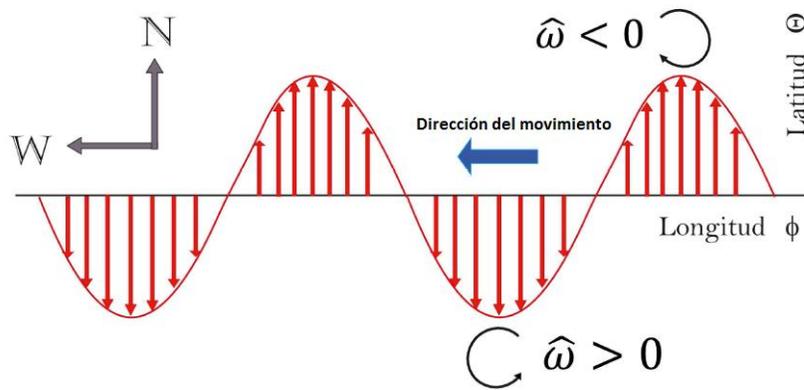


Figura 6. Diagrama esquemático del proceso físico que describe la propagación de ondas de Rossby. Se muestra una parcela de agua vista desde arriba, la cual es perturbado por algún mecanismo externo, como podría ser el rotacional del esfuerzo del viento. Los movimientos hacia el norte o el sur, implican cambios en la vorticidad planetaria que se balancean con la vorticidad del fluido (ver el texto). La flecha azul indica la dirección de propagación de la onda

Si el fluido es desplazado hacia el sur (con $f < 0$) entonces $\hat{\omega}$ debe aumentar. De esta forma se produce una onda que se propaga hacia el oeste (Vallis, 2017), a una velocidad que puede definirse por:

$$C_r = \frac{-\beta c^2}{f^2} \quad \text{Ec. 2}$$

Donde β es la derivada meridional del parámetro de Coriolis, y c es la velocidad de ondas internas de gravedad⁷. De forma resumida, la ecuación 2 permite tener estimados teóricos de la velocidad de propagación de las ondas de Rossby, que dependen del parámetro de Coriolis (f), por lo tanto, de la latitud (θ)

Estos estimados teóricos son utilizados para modelar el efecto de las ondas de Rossby sobre la posición de la termoclina y como referencia para compararlos con estimaciones empíricas (Chelton & Schlax, 1996). Aunque los estimados teóricos derivados de la teoría lineal de ondas de Rossby sobrestiman las velocidades observadas (Chelton & Schlax, 1996; Killworth *et al.*, 1997), continúan siendo una referencia teórica para comparar con las observaciones.

Las ondas de Rossby están asociadas a perturbaciones del orden de centímetros de la altura del nivel medio del mar, y para tener estimados más precisos de sus propiedades (frecuencia, número de onda y velocidad de fase) es necesario aplicar filtros a los datos (Killworth *et al.*, 2004). El objetivo de los filtros es remover la señal de gran escala asociada al calentamiento y enfriamiento del océano (efecto estérico) que afectan a toda una cuenca oceánica al mismo tiempo (Chelton *com. pers.*). Luego de aplicar los filtros se analizan los residuos en diagramas de longitud-tiempo (diagramas de Hövmoller) donde las ondas de Rossby corresponden a estructuras inclinadas (Figuras 7 y 8)⁸.

⁷ En los modelos que predicen el efecto de las ondas de Rossby sobre la termoclina, se considera a la velocidad de ondas internas de gravedad como un parámetro (un valor fijo en una ecuación), que se selecciona con base en evidencia teórica presentada en otros trabajos (Kessler, 2006).

⁸ Las características de los filtros son sumamente importantes para separar las señales de diferentes fenómenos. En el filtro utilizado para obtener las figuras 7 y 8 se ha removido la señal de gran escala que no se propaga a lo largo de una cuenca. Como consecuencia, los residuos presentados en la figura 8, están afectados por ondas de Rossby de distinto periodo, giros de mesoescala y los errores asociados a la medición (Polito & Liu, 2003). Eso puede estar relacionado con variación observada a lo largo de las líneas inclinadas o dicho de otra forma a sus cambios de amplitud en el tiempo.

Hövmoller en 13.12 °N

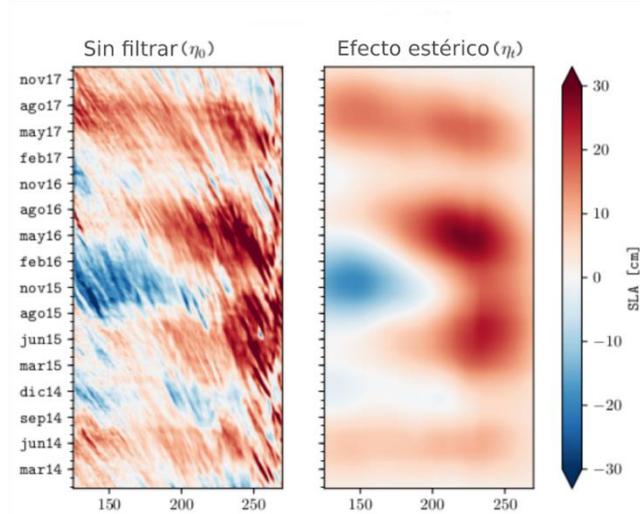


Figura 7. Ejemplo de diagrama de Hövmoller (longitud vs. tiempo) realizado con datos de anomalías del nivel medio del mar estimadas por satélite. En las abscisas, la longitud tiene unidades arbitrarias que representan un índice de posición, aunque en esta grafica el oeste está a la izquierda (hacia el valor 150 en las abscisas) y el este a la derecha (hacia 250). La latitud seleccionada para este ejemplo fue 13.2°N. En el panel de la izquierda se presentan los datos sin filtrar y a la derecha la señal obtenida al aplicar un filtro de repuesta finita (FIR) que captura la variación de gran escala (Polito & Liu, 2003). Al restar la señal capturada por el filtro a la señal original se obtiene los residuos presentados en la figura 8 Note que estructuras inclinadas son conspicuas aún en los datos sin filtrar.

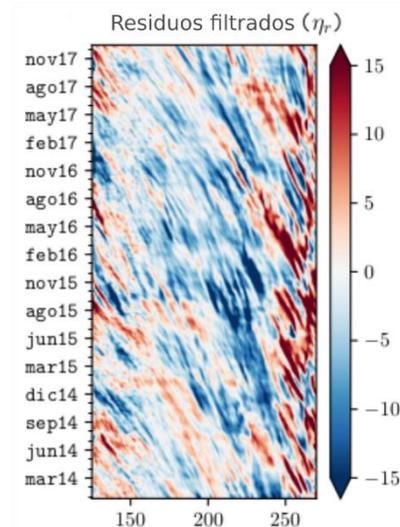


Figura 8. Ejemplo de datos filtrados de alturas del nivel del mar luego de remover la señal de gran escala (*efecto estérico*). Sobre estos datos se estima la velocidad de fase como la pendiente de las estructuras inclinadas. El periodo (T) se puede estimar, de forma gruesa, al considerar la separación en el tiempo de distintas estructuras de un mismo signo. La longitud de onda (λ) se puede estimar de la relación de la velocidad de fase y el periodo: $C_r = \lambda/T$ (ver Polito *et al.*, 2003).

Aunque existen ondas de Rossby de distintos periodos (24,12,6 y 3 meses), en el Pacífico Nororiental las ondas de Rossby de periodo anual tiene un máximo de amplitud cerca de las costas de Centroamérica, que está asociado con máximas oscilaciones de la termoclina a 13°N (Capotondi *et al.*, 2003; Polito & Liu, 2003; Polito & Sato, 2015). En este sentido, las ondas de Rossby controlan la posición de la piconclina/termoclina en el Pacífico nororiental, afectando la distribución vertical de densidad y la circulación (Kessler 1990, 2006). Además, debido a su efecto sobre las isopicnas, se espera que modifiquen el flujo vertical de nutrientes y modulen la intensidad de los máximos de clorofila-a (Uz *et al.*, 2001; Killworth *et al.*, 2004, Figura 9).

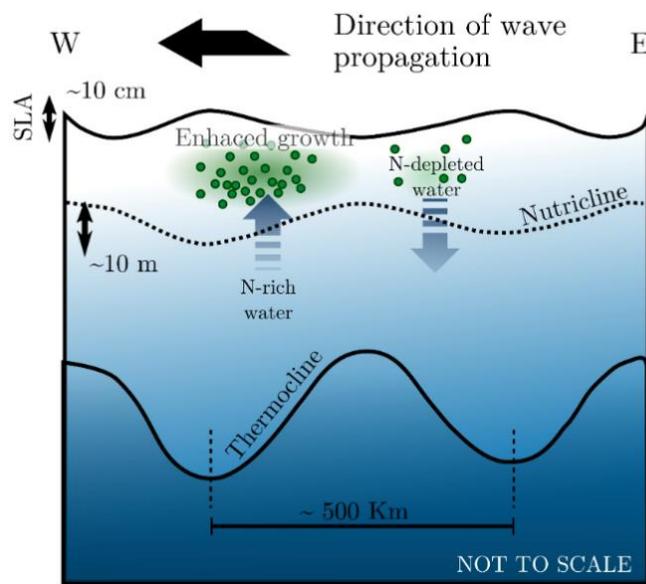


Figura 9. Diagrama esquemático del efecto de ondas de Rossby sobre la distribución vertical de propiedades y en las poblaciones de fitoplancton de acuerdo al esquema de la TSWS. Las ondas de Rossby causan anomalías del nivel del mar (SLA) del orden de centímetros, pero se asocian a movimientos verticales de la termoclina de decenas a cientos de metros (Gill, 1982). En la figura se indica la longitud de onda aproximada. Debido a que las ondas de Rossby modifican la estructura de densidad y la posición de la nutriclina, entonces modifican el flujo vertical de nutrientes (i.e. nitratos). Considerando la TSWS, cuando las ondas de Rossby llevan la nutriclina hacia la superficie, incrementa el flujo de nutriente hacia la zona eufótica, y por consecuencia incrementan la producción nueva, la biomasa y la concentración de clorofila-a (ver sección 2.1.1). El caso contrario sucede cuando las ondas de Rossby mueven la nutriclina hacia niveles más profundos. Redibujado de Killworth *et al.* (2004).

2.2.5. Cronología del estudio del máximo subóxico de clorofila-a

En esta sección se revisan los trabajos previos que han tratado con la ocurrencia de máximos de fluorescencia de clorofila-a asociados a las ZMO ($DO < 20 \mu\text{mol kg}^{-1}$), su composición pigmentaria y su identificación taxonómica por métodos bioquímicos (basado en pigmentos), citometría de flujo y análisis de marcadores moleculares. Esta sección se basa en la información considerada en el trabajo de Goericke *et al.* (2000). Los autores hacen una revisión, que se retoma en esta sección y que se ha complementado con información más reciente, obtenida durante las últimas dos décadas.

Las primeras observaciones de rasgos inusuales en la distribución de pigmentos en las ZMO, fueron obtenidas a finales de la década de los 60's durante el programa EASTROPAC. En la figura 10 se presentan dos transectos oceanográficos realizados desde las costas de Acapulco hacia el océano abierto, y donde se puede observar la ocurrencia de al menos dos máximos de clorofila-a. Además, de la presencia de estos máximos, Goericke *et al.* (2000), señalan que otro rasgo inusual es la acumulación de "feopigmentos" en la base de la oxiclina, que podrían ser indicadores de altas concentraciones de monovinil clorofila-b o pigmentos espectralmente *similares*.

Secciones de clorofila-a *in-situ* EASTROPAC ATLAS

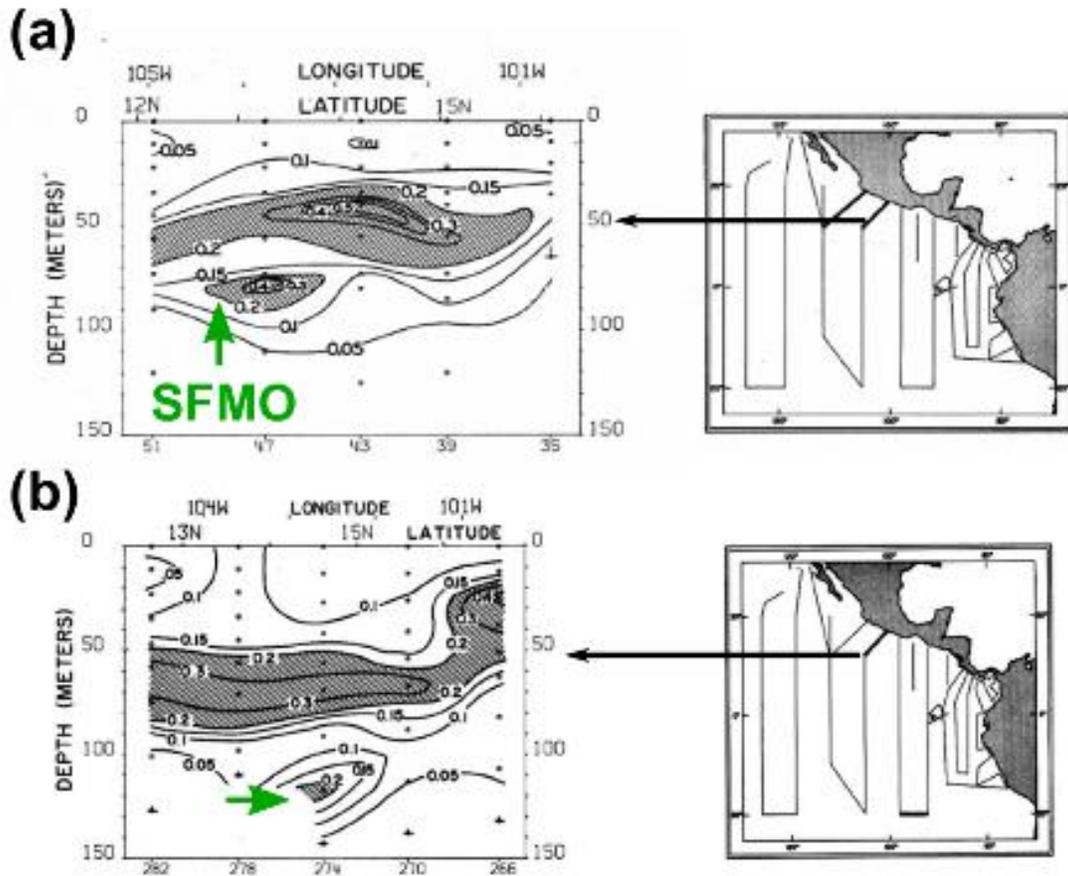


Figura 10. Secciones verticales de clorofila-a del Atlas EASTROPAC (Love, 1971). Se muestran las secciones correspondientes a dos transectos realizados frente a las costas de Acapulco (línea negra desde los mapas a la derecha). En (a) el transecto se realizó del 19-21 febrero de 1967 y (b) del 13-15 marzo de 1967. En las secciones verticales de clorofila-a, se marcan con líneas verdes la ocurrencia de un segundo máximo de clorofila-a. Estos máximos son considerados como máximos subóxicos de clorofila-a (SFMO). La clorofila está expresada en mg m^{-3} y los puntos corresponden a las estaciones y profundidades muestreadas. Datos disponibles en: <https://swfsc.noaa.gov/eastropac-atlas/>.

Posterior a estas observaciones del proyecto EASTROPAC Anderson (1982), demostró que el máximo de fluorescencia de clorofila está asociado con el punto de inflexión en la distribución de nitritos, indicando una asociación con procesos de nitrificación (Figura 11). De esta manera, Anderson (1982) postuló como hipótesis que el máximo de fluorescencia podría ser producido por las cianobacterias, por su capacidad de realizar nitrificación. Sin embargo, la baja iluminación (0.1% de la irradiancia en superficie) en la que se encontró el máximo de fluorescencia, llevaron a Anderson (1982) a considerar esta hipótesis como una explicación poco satisfactoria, y a la proposición de hipótesis alternativas para explicar el máximo de fluorescencia de clorofila-a, ninguna de las cuales consideró como satisfactorias.

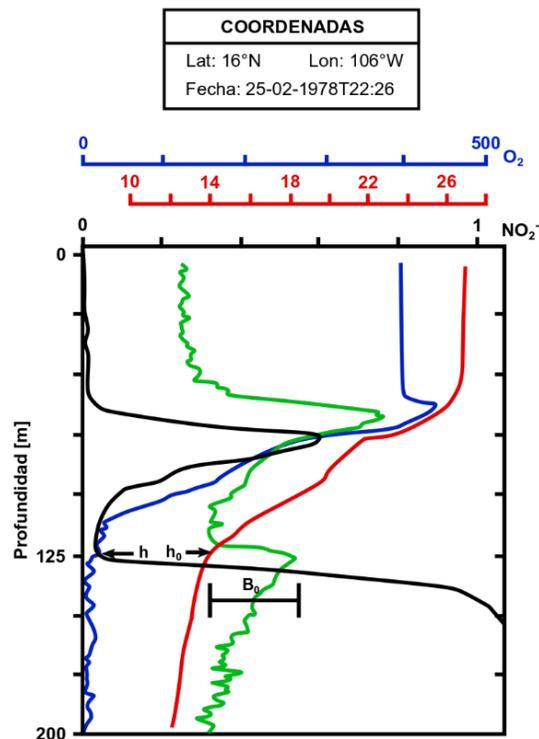


Figura 11. Perfiles oceanográficos redibujados de Anderson (1982). Se resalta la relación entre el máximo subóxico de fluorescencia de clorofila-a y la distribución vertical de propiedades físicas y químicas en el Pacífico Central Mexicano (ver coordenadas). Se muestra la distribución de nitritos, oxígeno disuelto, temperatura y fluorescencia de clorofila-a. Las flechas señalando h y h_0 corresponden a puntos de inflexión en los nitritos y la temperatura. B_0 corresponde a la prominencia de la señal relativa de fluorescencia, luego de remover la señal de fondo (“background”), considerada como el valor de fluorescencia a 200 m. Las concentraciones de nitritos y oxígeno disuelto están expresadas en mg atm m^{-3} .

Como parte del programa de investigación VERTEX (No. 3), Lewitus & Broenkow (1985) reportaron las variaciones espaciales en la distribución de propiedades físicas (incluyendo transmisión de la luz) y de pigmentos fotosintéticos en el Pacífico frente a México durante octubre y noviembre. En sus resultados encontraron tres máximos prominentes en la señal de fluorescencia de clorofila-a. El primero asociado a la base de la nutriclina, como es común en el océano global. El segundo asociado al mínimo de oxígeno y de nitritos, a una profundidad promedio de 116 m, geográficamente limitado por el paralelo 19°N. El tercer máximo lo encontraron a una profundidad entre 200-400 m profundidad, asociado al mínimo de oxígeno y el máximo en la concentración de nitritos. Debido a la asociación con la distribución vertical de nutrientes, Lewitus & Broenkow (1985) consideraron que la señal de clorofila-a es afectada por la presencia de organismos que puede o no ser fotosintéticos, y plantearon como hipótesis que podrían ser causado entre otras cosas, por cianobacterias. Sin embargo, dejaron planteada la pregunta de qué clase de organismos podrían estar asociados a los máximos de fluorescencia.

Goericke *et al.* (2000) hicieron la identificación de los pigmentos fotosintéticos asociados al máximo subóxico de clorofila-a, luego de notar que era un rasgo distintivo en las ZMO del Mar de Arabia y el Pacífico frente a México. Además, de los pigmentos fotosintéticos, Goericke *et al.* (2000) identificaron las células del pico-fitoplancton utilizando citometría de flujo.

En sus resultados mostraron una dominancia de la divinil clorofila-a y b, coincidiendo con la profundidad del máximo subóxico de clorofila-a. De hecho, la composición pigmentaria coincidió con la que había sido previamente descrita para *Prochlorococcus*. De esta forma Goericke *et al.* (2000), utilizaron la citometría de flujo para corroborar los resultados obtenidos al analizar los pigmentos. En conclusión, estos autores demostraron por primera vez, que el máximo subóxico de clorofila-a en las ZMO, era causado por proliferaciones casi mono-algales de *Prochlorococcus* adaptados a bajas condiciones de iluminación.

La identificación del máximo subóxico había sido resuelta, y pocos trabajos se dedicaron a estudiar este rasgo en las ZMO. Cepeda-Morales *et al.* (2009) investigaron

los efectos de las variaciones espaciales del límite superior del mínimo oxígeno y de la profundidad de la zona eufótica (en este caso definida como el 0.1% de irradiancia en superficie). Para identificar las variaciones de estas dos profundidades, los autores plantearon la relación entre el máximo subóxico de clorofila a y una variable llamada ΔZ que representa la distancia entre el límite superior de las aguas subóxicas, y el 0.1% de irradiancia en superficie. De acuerdo con Cepeda-Morales *et al.* (2009) existen dos escenarios: uno favorable para la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a (ΔZ positivo) y otro desfavorable (ΔZ negativo), tal y como se muestra en la figura 12.

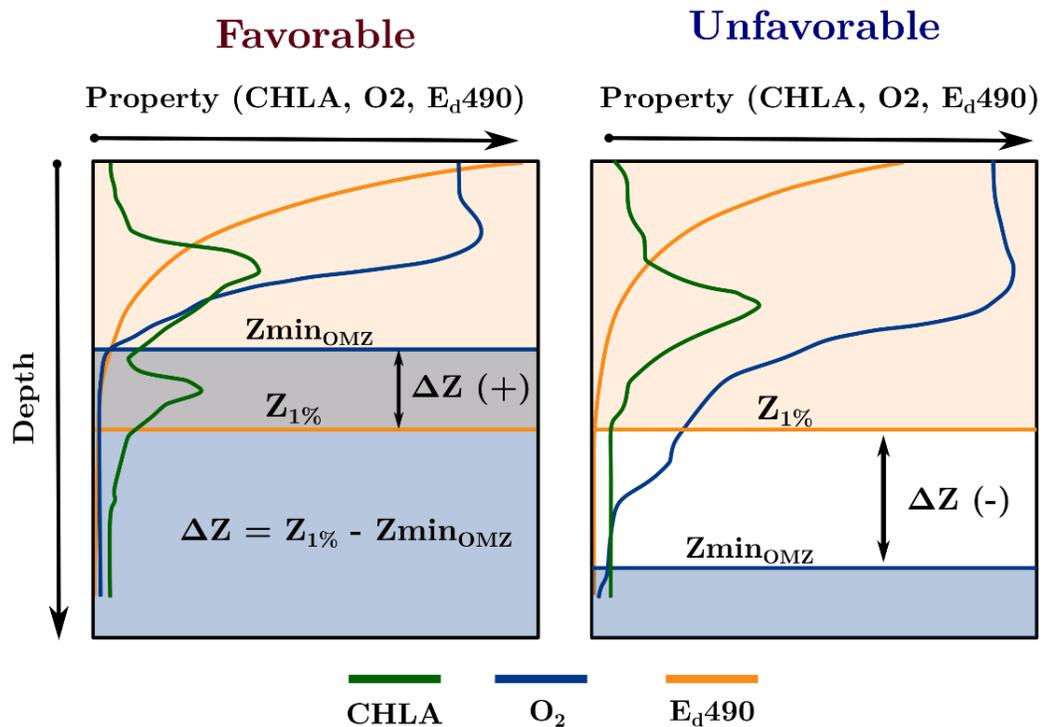


Figura 12. Diagrama esquemático de los escenarios favorables y desfavorables para la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a. Las propiedades hidrográficas aumentan su valor (unidades arbitrarias) de izquierda a derecha, mientras que la profundidad aumenta de arriba hacia abajo. A la izquierda el escenario favorable ocurre cuando la zona eufótica (sombreado amarillo) se traslapa con el límite superior de la ZMO (sombreado azul), lo que se relaciona con un ΔZ positivo y condiciones de iluminación. El escenario de la derecha representa las condiciones desfavorables debido a que el límite superior de la ZMO es más profundo que la zona eufótica. Es decir, no está iluminado y ΔZ es negativo. Redibujado de (Cepeda-Morales *et al.*, 2009)

Además, (Cepeda-Morales *et al.*, 2009), observaron que el límite superior de la ZMO era más variable que la profundidad de la zona eufótica. Sin embargo, esta inferencia estuvo limitada al análisis de un solo crucero oceanográfico realizado en junio 2006.

Lavin *et al.* (2010) demostraron que las células de *Prochlorococcus* asociadas al máximo subóxico de clorofila-a pertenecen a un linaje genético distinto de los que habían sido descritos para cianobacterias este género en otras regiones del océano. En el mar de Arabia, el máximo subóxico de clorofila-a es un rasgo esporádico y su posición vertical es afectada por la propagación de ondas de Rossby (Ravichandran *et al.*, 2012). Garcia-Robledo *et al.* (2017) encontraron que el máximo subóxico de clorofila-a, producido por *Prochlorococcus* es fotosintéticamente activo, produciendo oxígeno que es inmediatamente consumido por organismos de metabolismo aerobio como las bacterias nitrificantes del género *Nitrobacter*. Es decir, que es detectable un aumento en la concentración de oxígeno producido por el máximo subóxico de clorofila-a que conlleva la formación de un ciclo crítico del oxígeno en las ZMO del Pacífico Norte y Sur.

2.2. JUSTIFICACIÓN Y PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Los trabajos previos han demostrado que existe una asociación entre la ocurrencia de un máximo de clorofila-a subóxico (fluorescencia de clorofila-a), el mínimo de oxígeno ($< 20 \mu\text{mol kg}^{-1}$) y la distribución vertical de nutrientes (Anderson, 1982; Lewitus & Broenkow, 1985; Goericke *et al.*, 2000). Este máximo subóxico de clorofila-a es un rasgo característico de las ZMO más intensas del planeta, y en el Pacífico Mexicano se ha reportado en casi todas las épocas del año en diferentes trabajos de forma separada, pero no se ha analizado de forma puntual su frecuencia de ocurrencia a lo largo del año.

El máximo subóxico de clorofila-a es producido por el crecimiento *in-situ* de células de *Prochlorococcus* adaptadas a las bajas condiciones de iluminación del límite superior de la ZMO. La función de *Prochlorococcus* en el ecosistema es proveer oxígeno y material orgánico que puede ser aprovechada por otros procariontes y eucariontes. Sin embargo, aún se desconocen la causa de su asociación con las bajas

concentraciones de oxígeno y los mecanismos que modulan su ocurrencia y posición vertical en el Pacífico mexicano.

En el presente trabajo se estudiará el efecto de las variaciones espaciales y temporales de la profundidad de la zona eufótica (1% de irradiancia en superficie), el mínimo de oxígeno y la distribución de nitratos sobre la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a en el Pacífico Norte. Investigar las variaciones espaciales y temporales de la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a y su relación con las condiciones oceanográficas de la ZMO, permitió obtener evidencia de los mecanismos más relevantes que controlan la formación y mantenimiento de este rasgo. Además, permite plantear escenarios hipotéticos sobre su distribución espacio-temporal en el noroeste de México y a nivel global.

El capítulo 1 evalúa la ocurrencia del máximo subóxico en el Pacífico frente a México principalmente como resultado en la variación de la distribución vertical de oxígeno y penetración de la luz. El capítulo 2 extiende el análisis a otras regiones del Pacífico norte, usando los datos de sensores autónomos y se evaluará el efecto de las ondas largas de Rossby. En la discusión general se plantean hipótesis acerca de la relevancia de la distribución de nutrientes y el posible efecto de las interacciones entre grupos bacterianos en la ocurrencia regional y global. Esto para contrastar la hipótesis y cumplir con los objetivos que se detallan en las siguientes secciones.

2.3. HIPÓTESIS

El máximo subóxico de clorofila-a, persistirá donde los procesos oceanográficos mantengan iluminado el núcleo de las zonas de mínimo de oxígeno, en el Pacífico Norte y en la escala estacional. Los procesos físicos que produzcan ventilación de la ZMO (cambios en la distribución de masas de agua) inhibirá su ocurrencia, mientras que los procesos físicos que modifiquen la posición de las isopícnas (giros de meso-escala y ondas largas de Rossby), tendrán un impacto en su intensidad, como resultado de variaciones en la distribución vertical de nutrientes y de luz, de acuerdo con la TSWS.

2.4. OBJETIVOS

2.4.1. Objetivo general

Calcular la frecuencia de ocurrencia del máximo subóxico de fluorescencia de clorofila-a para asociarlo con los procesos oceanográficos de baja frecuencia (escala estacional) que afectan la posición de la zona de mínimo de oxígeno y las condiciones de iluminación en el Pacífico tropical nororiental. Adicionalmente, determinar si las condiciones oceanográficas del Pacífico nororiental pueden encontrarse en otras regiones del océano global.

2.4.2. Objetivos específicos

1. Determinar si el máximo subóxico de clorofila-a es persistente en tiempo y cobertura dentro de la ZMO del Pacífico mexicano.
2. Evaluar la persistencia del máximo subóxico de clorofila-a en otras regiones del Pacífico norte.
3. Demostrar el efecto producido por ondas largas de Rossby de periodo anual sobre la distribución vertical de clorofila-a.
4. Identificar las regiones de los océanos con condiciones favorables para el desarrollo y mantenimiento del máximo subóxico de clorofila-a.
5. Deducir las implicaciones de las variaciones espaciales y temporales del máximo subóxico de clorofila-a en los ecosistemas de las zonas de mínimo de oxígeno.

2.5. ÁREA DE ESTUDIO

En este trabajo se estudia la distribución vertical de fluorescencia de clorofila-a y oxígeno en algunas localidades del Pacífico Norte (Figura 13), que permiten tener una idea generalizada de la distribución de propiedades en la cuenca. Una revisión extensiva sobre los forzamientos atmosféricos, hidrografía, circulación y producción primaria se puede encontrar en las compilaciones bibliográficas (Amador *et al.*, 2006; Fiedler & Talley, 2006; Kessler, 2006; Pennington *et al.*, 2006).

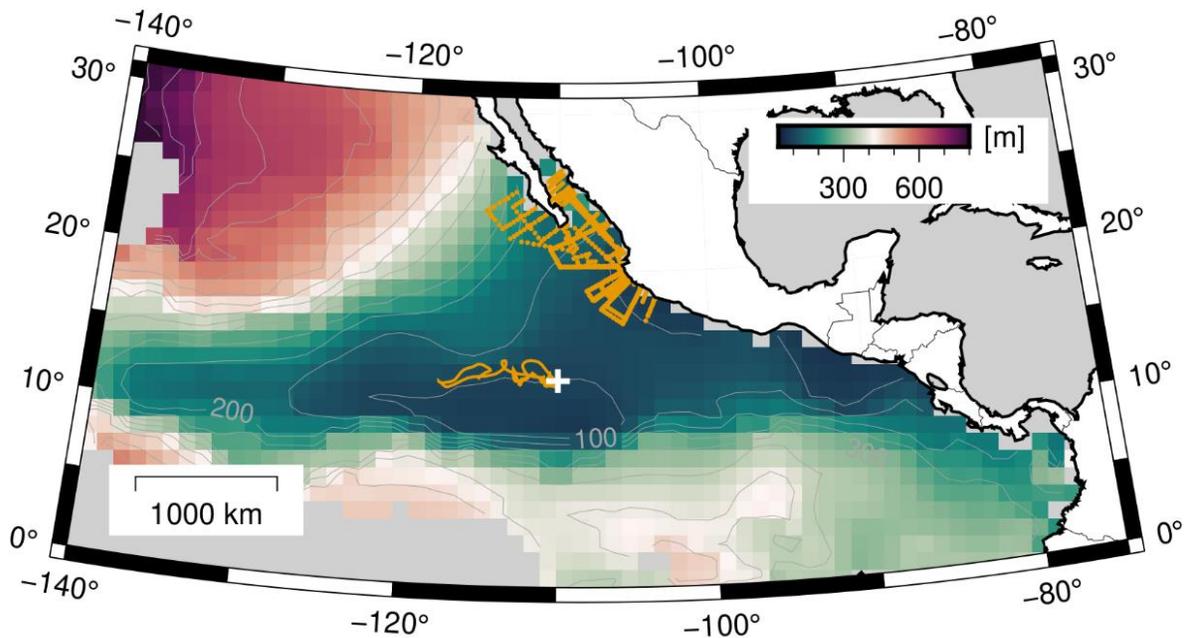


Figura 13. Ubicación espacial de las zonas con mediciones de clorofila-a y oxígeno disuelto utilizadas en este trabajo. En colores y con contornos se muestra la profundidad del límite superior de la Zona de Mínimo de Oxígeno (ver escala inserta). Las localidades muestreadas se indican con puntos anaranjados. En el Pacífico frente a México, consistió de 1161 perfiles oceanográficos obtenidos mediante lances de CTD, mientras que, en el océano abierto al oeste de 110°W, las mediciones se realizaron con un perfilador biogeoquímico del programa Argo (<http://www.argo.ucsd.edu/>), lanzado cerca del atolón de Clipperton (posición de lanzamiento indicada con una cruz).

El área de estudio se encuentra dentro de la región tropical donde la cantidad radiación solar tiene sus máximos globales, el ciclo anual presenta bajas amplitudes y los ciclos diarios de luz exceden al ciclo estacional (Amador *et al.*, 2006). No obstante, en escala regional la radiación entrante de onda corta no tiene una distribución homogénea y tiene sus máximos cerca de las costas del sur de México hasta la parte

norte de Costa Rica (Figura 1 de Amador *et al.*, 2006). Este patrón en la radiación solar tiene implicaciones en la distribución de temperatura superficial del mar, siendo un factor importante en la formación de la piscina de aguas cálidas del Pacífico Este (TSM > 28.5°C; Wang & Enfield, 2001)

Los vientos en el Pacífico tropical son predominantemente zonales al oeste de 140°W, mientras que, al este la componente meridional se vuelve más importante (Amador *et al.*, 2006). Además, cerca de la costa centroamericana y del sur de México, el viento es dominado por el efecto de los chorros de viento (Tehuano) que soplan a través de los pasos de las cadenas montañosas cuya influencia alcanza hasta 500 km hacia afuera de la costa. De esta forma, el viento tiene una influencia fundamental para explicar las variaciones de la termoclina, los gradientes de presión y las corrientes oceánicas (Amador *et al.*, 2006; Kessler, 2006).

La picnoclina en el Pacífico tropical es sumamente intensa y somera (<80 m), afectada principalmente por las variaciones de temperatura y es reforzada por los cambios verticales en la salinidad (Fiedler & Talley, 2006). En la escala estacional la picnoclina/termoclina tiene movimientos verticales que resultan de la propagación de ondas planetarias producidas por el rotacional del esfuerzo del viento, y por lo tanto la fase y la amplitud de las oscilaciones de la picnoclina/termoclina varían geográficamente (Kessler, 1990; Kessler, 2006); ver sección 2.2.4.

El Pacífico tropical nororiental está localizado en una región donde la corriente del giro subtropical del Pacífico norte se desvía hacia al oeste. Además, se encuentra inmerso en el sistema de corrientes ecuatoriales y la presencia de las corrientes costeras tiene una influencia notable en la circulación local (Godínez *et al.*, 2010; Kessler, 2006; Wyrki, 1965). Además, de estas generalidades de la circulación, el Pacífico nororiental es afectado por la contracorriente ecuatorial del norte, la subcorriente ecuatorial y la presencia de chorros zonales alternados hacia el este y el oeste (Margolskee *et al.*, 2019).

Estos sistemas de corriente zonal tienen un impacto sobre la distribución del oxígeno en la superficie y en el interior del océano, debido a que son fuentes de aguas oxigenadas que ingresan al Pacífico nororiental (Margolskee *et al.*, 2019; Stramma *et*

al., 2010). La subcorriente ecuatorial transporta aguas con alto contenido de oxígeno que explican la región donde las ZMO del Pacífico Norte y Sur tienden a dividirse. En la sub-superficie (200-400) y al norte del ecuador, los chorros de corriente zonal ventilan la ZMO y están relacionados con la ocurrencia de máximos secundarios en la concentración de oxígeno (Stramma *et al.*, 2010; Margolskee *et al.*, 2019).

Finalmente, el Pacífico tropical nororiental se caracteriza por mantener la ZMO más extensa del planeta (Paulmier & Ruiz-Pino, 2009) con concentraciones de oxígeno por debajo de los límites de detección en profundidades menores a los 100 m (Figura 13; Tiano *et al.*, 2014). Al igual que otras ZMO, su extensión y cambios temporales, son sensibles a cambios en la estructura de la comunidad microbiana, estequiometría de la materia orgánica y la profundidad a la que ocurre la re-mineralización de la materia orgánica.

3. CAPÍTULO 1: PERSISTENCIA DEL MÁXIMO SUBÓXICO DE CLOROFILA EN EL PACÍFICO MEXICANO

3.1. INTRODUCCIÓN

En la ZMO del Pacífico tropical frente a México el máximo subóxico de clorofila-a ha sido observado a profundidades entre 85–115 m, donde la irradiancia (PAR) varía de 2–5 $\mu\text{mol Q m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (García-Robledo *et al.*, 2017). Esta irradiancia fue suficiente para permitir el crecimiento de cepas de *Prochlorococcus* adaptadas a bajas condiciones de iluminación en experimentos de laboratorio (Moore & Chisholm, 1999). Por lo tanto, la luz tiene una función reguladora. Cepeda-Morales *et al.* (2009), consideraron la distancia entre la zona eufótica y el límite superior del núcleo de la ZMO, para identificar las regiones con condiciones favorables para el desarrollo del máximo subóxico de clorofila-a. Ellos utilizaron datos únicamente obtenidos durante un crucero realizado en junio de 2006 encontrando que ΔZ fue afectado principalmente por las variaciones del límite superior de la ZMO. Por otro lado, la profundidad de la zona eufótica fue espacialmente homogénea durante ese crucero.

El estudio de Cepeda-Morales *et al.* (2009) consideró las variaciones espaciales en un solo crucero, pero no era posible evaluar los cambios temporales de ΔZ y sus variables asociadas. El presente trabajo evalúa como los cambios en la profundidad de la zona eufótica y del límite superior de la ZMO influyen la distribución del máximo subóxico en el Pacífico central frente a México que forma parte de la ZMO del Pacífico Norte. La región del Pacífico Tropical frente al Centro de México (PTCM) es considerada una zona de transición, debido a la convergencia de diferentes masas de agua, extendiéndose desde la costa hasta 110°W y entre 17-23°N.

En el PTCM la distribución del oxígeno disuelto está asociada a la circulación y los cambios en distribución de masas de agua. Cepeda-Morales *et al.* (2013) mostró que la profundidad del límite superior de la ZMO, presenta cambios considerables al norte de 20°N debido a la influencia del Agua de la Corriente de California que tiene un contenido de oxígeno disuelto relativamente alto. Además, al sur de 20°N la variación del límite superior de la ZMO es menos pronunciado debido a que la Corriente de California tiene menor influencia y al mismo tiempo, la Corriente Costera Mexicana transporta aguas con bajo contenido de oxígeno desde el sur.

Considerando que la presencia del máximo subóxico de clorofila-a ha sido reportado donde el límite superior de la ZMO alcanza la zona eufótica, se considera como hipótesis que será persistente donde las estas condiciones se mantengan a lo largo de un ciclo estacional en el Pacífico Mexicano.

3.2. OBJETIVO

Determinar si el máximo subóxico de clorofila-a es persistente dentro de la Zona de Mínimo de Oxígeno del Pacífico mexicano y las condiciones que lo promueven.

3.3. MATERIAL Y MÉTODO

En este estudio se utilizaron datos oceanográficos registrados durante 13 cruceros oceanográficos (2003-2016; ver Figura 13), incluyendo un total de 1161 perfiles de temperatura, salinidad, clorofila-a y oxígeno disuelto, medidos con un CTD *Seabird 911 plus* con una unidad en cubierta y con frecuencia de muestreo de 24 Hz. La concentración de oxígeno disuelto en todos los cruceros se determinó a través del sensor polarigráfico SBE-43 que tiene una exactitud inicial del 2% de saturación.

Los datos del CTD fueron procesados de acuerdo con las recomendaciones del fabricante y todos los perfiles considerados fueron obtenidos con una resolución vertical de 1 m, tuvieron una profundidad > 100 m y < 45% de datos no válidos (NaNs) en la señal de clorofila-a. La temperatura *in-situ*, salinidad práctica y las coordenadas geográficas fueron utilizadas para calcular las propiedades termodinámicas de acuerdo con la ecuación de estado TEOS-10. De esta forma la temperatura conservativa y la salinidad absoluta fueron utilizadas en diagramas TS, donde se identificaron las masas de agua de acuerdo a la clasificación de Portela *et al.* (2016) y presentadas en la Figura 14.

El límite superior de la ZMO fue definido por la posición de la oxipleta de los 20 $\mu\text{mol kg}^{-1}$, que es un umbral confiable considerando la incertidumbre y límites de detección de los métodos de determinación oxígeno en el agua de mar (Paulmier & Ruíz-Pino, 2009).

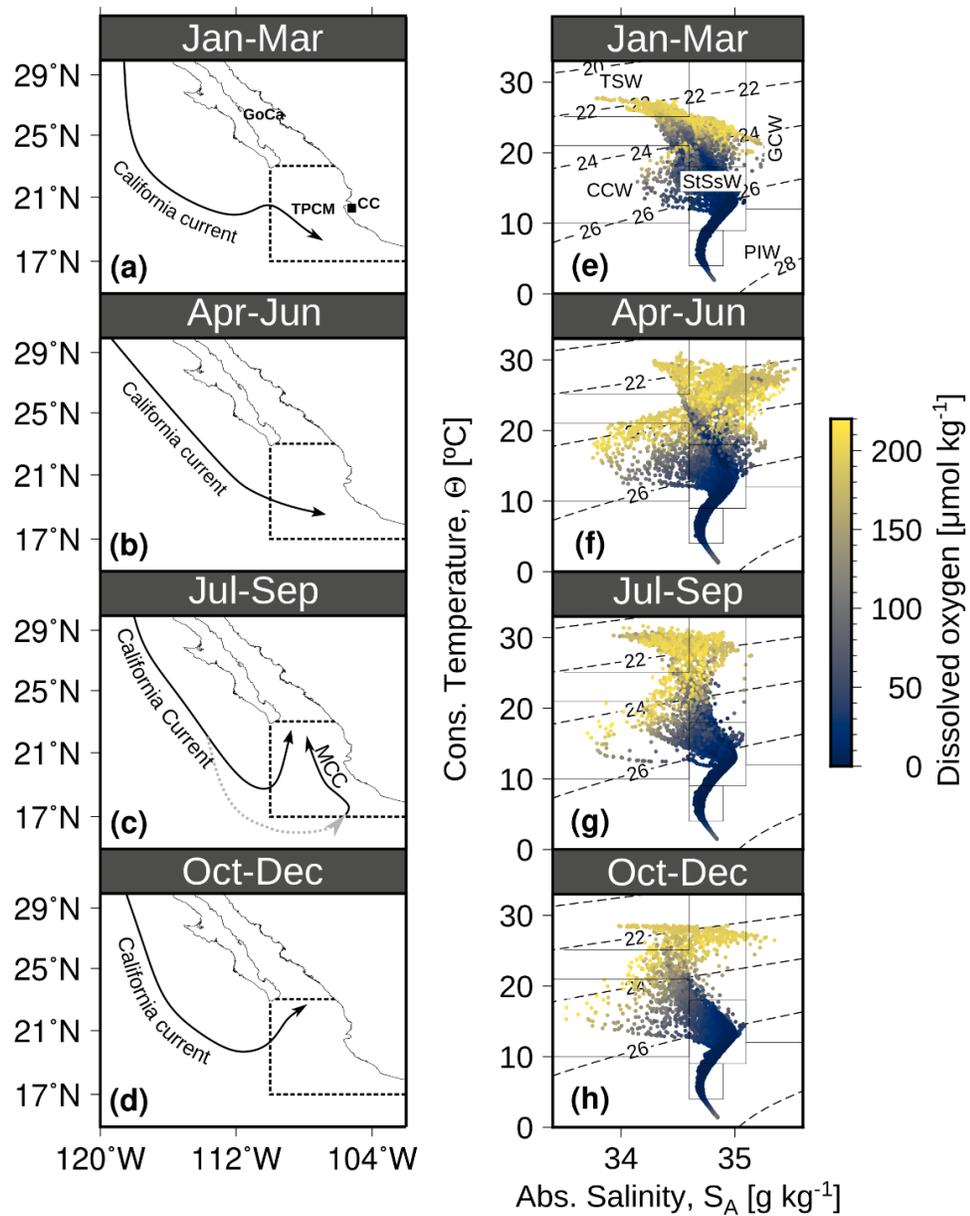


Figura 14. Esquema de la circulación general y diagramas TS de la zona de estudio por trimestre. A la izquierda (a-d) se delimita el Pacífico Tropical frente al Centro de México (TPCM) con la línea punteada. También se indica el Golfo de California (GoCa) y Cabo Corrientes (CC). Las flechas representan la dirección y extensión de las principales corrientes superficiales que afectan la región, como la Corriente Costera Mexicana (MCC). Las extensión de las corrientes se obtuvo de (Kurczyn *et al.*, 2012). (e-h) temperatura absoluta y salinidad conservativa que define las masas de agua de acuerdo con Portela *et al.* (2016). Se indica el Agua Tropical Superficial (TSW⁹), agua Sub-tropical Sub-superficial (StSsW), agua de la

⁹ Las abreviaturas de las masas de agua mantienen sus siglas en inglés.

Corriente de California (CCW), Agua del Golfo de California (GCW) y el agua intermedia del Pacífico (PIW).

3.3.1. Pre-procesado de la señal de clorofila-a y clasificación de perfiles

El ruido electrónico en la señal de los fluorímetros fue removido siguiendo un enfoque similar al descrito por Schmechtig *et al.* (2014). Específicamente, a lo largo de un perfil se obtienen los residuos (RES) entre un valor central (V3) y la media de cinco puntos adyacentes (V1, V2, V4, V5), como se indica en la ecuación 3. El proceso es reiterativo y de los residuos obtenidos se calculan el percentil 10 y 90. Todos los valores con residuos mayores a dos veces el percentil 90, o menores que dos veces el percentil 10, son considerados como datos erróneos y son removidos.

$$RES = V3 - \text{median}(V1, V2, V3, V4, V5) \quad \text{Ec. 3}$$

Posteriormente, los datos son suavizados con un filtro de Butterworth, siguiendo las recomendaciones de Roberts & Roberts (1978), usando un polinomio de primer grado y una frecuencia de corte de 0.1 Hz. Como un último paso la señal es normalizada cómo lo indican Sauzede *et al.* (2015) y de acuerdo con la ecuación 4. Después de este proceso la fluorescencia de clorofila-a solo puede tener valores entre 0-1 y permite la comparación de la forma de perfiles obtenidos por diferentes instrumentos calibrados o sin calibrar (Sauzede *et al.*, 2015).

$$Fluo_{norm}(z) = \frac{fluo(z) - \min(fluo)}{\max(fluo) - \min(fluo)} \quad \text{Ec. 4.}$$

$Fluo_{norm}$ es la fluorescencia de clorofila-a normalizada a una profundidad dada (z), $fluo$ es el valor de fluorescencia de clorofila-a registrado por el instrumento y usando la calibración del fabricante, \min y $\max(fluo)$ son el valor mínimo y máximo de fluorescencia de clorofila-a dentro de un perfil particular.

Finalmente, los perfiles pre-procesados fueron clasificados en dos categorías mutuamente excluyentes: (i) perfiles con el máximo subóxico (SFMO) cuando al menos un máximo de clorofila ocurrió dentro de aguas subóxicas ($< 20 \mu\text{mol kg}^{-1}$) y (ii) otros

máximos (OTROS-CM) que incluyen perfiles sin el máximo de clorofila-a en aguas subóxicas (Figura 15).

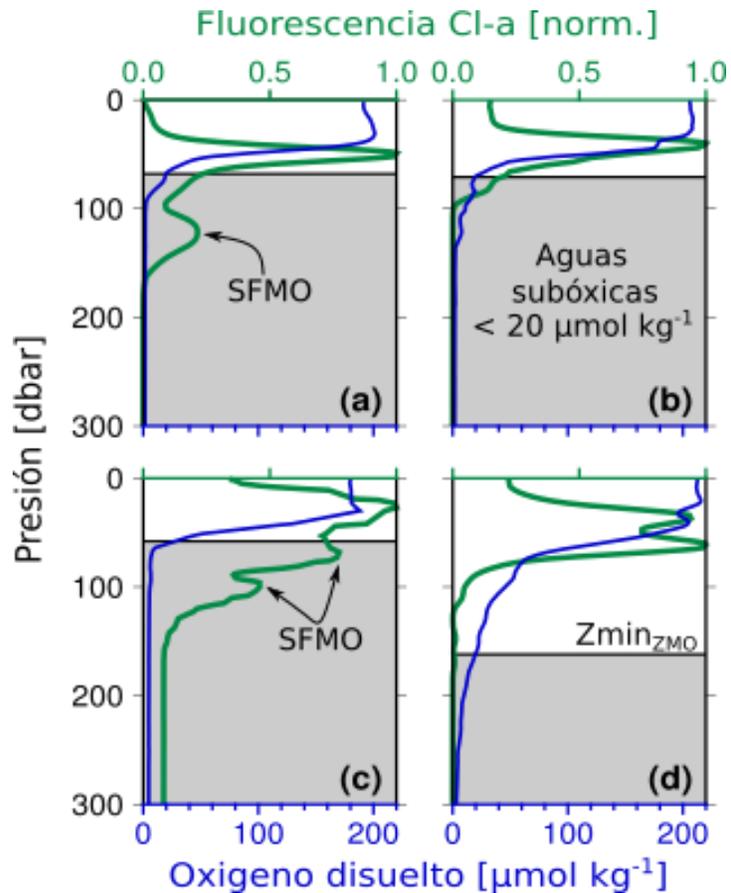


Figura 15. Ejemplos de cuatro perfiles de fluorescencia de clorofila-a y oxígeno disuelto obtenidos en el área de estudio. En los perfiles de fluorescencia de clorofila-a (línea verde) se indica cuales se consideran como máximos subóxicos. La distribución vertical del oxígeno disuelto (línea azul) se utilizó para definir la porción de la columna con aguas subóxicas ($< 20 \mu\text{mol kg}^{-1}$), representadas por el sombreado gris. El límite superior de las aguas subóxicas o de la Zona de Mínimo de Oxígeno está representada por la línea negra horizontal.

La clasificación se basa en la ocurrencia de máximos de clorofila-a y su relación con la distribución de oxígeno disuelto, pero es necesaria una definición de lo que se considera como un máximo de clorofila. Todos los puntos que sean representen un máximo local respecto a sus vecinos y con un valor > 0.1 unidades normalizadas de clorofila, fueron consideradas como máximos a través de una inspección visual de cada perfil (Figura 15).

3.3.2. Condiciones físicas y químicas en el máximo subóxico

Para describir las condiciones ambientales en las cuales ocurre el máximo subóxico de clorofila-a se registró la temperatura, salinidad concentración de oxígeno disuelto y la profundidad de cada máximo subóxico de clorofila-a. Además, a través de datos de satélite se estimó la profundidad a la cual la irradiancia alcanza el 1% de su valor en superficie. La asociación entre la profundidad del máximo subóxico y la profundidad del límite superior de la ZMO ($20 \mu\text{mol kg}^{-1}$) fue evaluada usando el coeficiente de correlación de Pearson.

La estimación de las condiciones de iluminación (profundidad del 1% de irradiancia en superficie) a través de mediciones satelitales, fue utilizada debido a la ausencia de mediciones *in-situ*. Para esto se utilizaron pases satelitales en nivel L1 obtenidos por sensor MODIS en *Aqua*, descargados del sitio web del grupo de procesamiento de oceanografía biológica de la NASA y a través del buscador L1/L2. Los datos fueron procesados en SeaDAS versión 7.5.3, usando las opciones por defecto (incluyendo correcciones atmosféricas).

La resolución espacial de los datos fue de 1x1 Km. Posteriormente los datos fueron agrupados temporalmente durante la duración de cada crucero (7-16 días). La profundidad del 1% de irradiancia se obtuvo siguiendo el enfoque de Lee *et al.* (2007), que utiliza un algoritmo semi-analítico. Los resultados de este algoritmo se consideran aplicables a aguas caso I y ópticamente complejas (para una descripción detallada ver Lee *et al.*, 2007).

Debe considerarse que el algoritmo de Lee *et al.* (2007) determina la profundidad a la cual la irradiancia (PAR) en superficie alcanza un 1% de su valor, lo que en sentido estricto no es un símil de la profundidad de la zona eufótica (para una discusión del término ver Banse, 2004; Cullen, 2015). Sin embargo, en este trabajo el 1% de irradiancia ($Z_{1\%}$) se consideró como un proxy de la máxima profundidad a la cual podría haber suficiente luz para producir fotosíntesis. En este sentido se calculó la distancia entre $Z_{1\%}$ y el límite superior de la ZMO ($Z_{\text{mínZMO}}$) como fue definido en Cepeda-Morales *et al.* (2009) y se especifica en la ecuación 5.

$$\Delta Z = Z_{1\%} - Z_{min_{OMZ}} \quad \text{Ec. 5.}$$

Definido de esta forma, los valores negativos de ΔZ ocurren cuando el límite superior de la zona de mínimo de oxígeno se aleja de la capa iluminada, es decir no habría condiciones favorables para la fotosíntesis. Por otro lado, los valores positivos indicarán que el límite superior del mínimo de oxígeno se encuentra iluminado y podría estimular la actividad fotosintética.

En este sentido, se graficó en un diagrama de dispersión la clorofila integrada del máximo subóxico versus ΔZ , Con la finalidad de establecer un valor umbral al cual se promueve la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a. La clorofila-a integrada se estimó en el rango de profundidad entre el límite superior del mínimo de oxígeno y 300 m. En este paso se consideró la señal de clorofila-a obtenida por los fluorímetros usando la calibración de fábrica.

3.3.3. Análisis espacial de datos

Dado que la ZMO presenta mayores variaciones estacionales al norte de 21°N y se considera relativamente estable al sur de esa latitud (Cepeda-Morales *et al.*, 2013), se dividió el área de estudio en dos regiones: (i) norte y (ii) sur de 21°N. En cada región los perfiles de clorofila-a fueron clasificados en categorías mutuamente excluyentes: perfiles con el máximo subóxico (SFMO) o sin él (OTROS-CM). En este sentido la presencia o ausencia del máximo subóxico puede ser considerado como un experimento Bernoulli, en el cual existen solo dos posibles estados: estar presente (1) o ausente (0). Además, permite estimar la frecuencia relativa o porcentaje de ocurrencia del máximo subóxico por unidad de área.

Por último, también es posible construir una tabla de contingencia de 2 x 2 considerando la presencia del máximo subóxico como éxito y su ausencia como fracaso. Para analizar las diferencias en las proporciones de éxito entre las regiones al norte y sur de 21°N, se utilizó una prueba de Barnard considerando los datos presentados en la Tabla 4 y usando el paquete Barnard en R 3.4.3 (Barnard, 1947, 1945; R Core Team, 2017). La prueba de Barnard es robusta para analizar tablas de contingencia.

Para analizar la variabilidad espaciales y temporales de la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a, los datos fueron agregados para considerar la heterogeneidad en la distribución de los perfiles oceanográficos. Los perfiles fueron agrupados en una rejilla regular de 1°x1°. Esta resolución permitió tener el mayor número de celdas con más de 3 perfiles dentro de cada una. Además, por los datos fueron agrupados por trimestre (Ene-Mar, Abr-Jun, Jul-Sep, Oct-Dic). En cada celda de la rejilla regular y para cada trimestre la ocurrencia del máximo subóxico fue calculada de la siguiente manera:

$$SFMO_{occ} = N_{SFMO}/N_{TOTAL} \quad \text{Ec. 6.}$$

donde N_{SFMO} representa el número de perfiles que tuvieron al menos un máximo de clorofila-a en aguas subóxicas (referido como SFMO), y N_{TOTAL} es el número total de perfiles en cada celda. Solo las celdas con al menos tres perfiles fueron consideradas para calcular la ocurrencia del SFMO. Además, la mediana de $Z_{1\%}$, $Z_{mínZMO}$ y la clorofila-a integrada, fue calculada para cada celda.

Tabla 4. Número de perfiles correspondientes a cada una de las clases definidas en este trabajo. Las dos clases son los perfiles con al menos un máximo en aguas subóxicas (SFMO) y perfiles sin máximos en aguas subóxicas (OTROS). Se muestra la clasificación considerando toda el área de estudio y segregada al norte y sur de 21°N.

CATEGORÍA	Norte y Sur	Norte	Sur
SFMO	497 (42.8)	49 (10.1)	448 (66.2)
OTROS	664 (57.2)	435 (89.9)	229 (33.8)

Para identificar los mecanismos que controlan la ocurrencia del máximo subóxico, se evaluó su variabilidad temporal, junto con la de $Z_{1\%}$, $Z_{mínZMO}$ y el ciclo solar. El ciclo solar fue determinado a través del modelo SOLPOS, que estima la irradiancia que alcanza una superficie en una localidad en el planeta en un momento

asumiendo condiciones de cielo despejado (Mignot *et al.*, 2018). Finalmente la concentración de nitratos fue estimada a través de relaciones empíricas con la temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, fecha y localidad, usando el algoritmo de redes neuronales CANYON (Sauzède *et al.*, 2017).

3.4. RESULTADOS

Todos los perfiles fueron clasificados como se indica en la Figura 15. Ejemplos de cuatro perfiles de fluorescencia de clorofila-a y oxígeno disuelto obtenidos en el área de estudio. En los perfiles de fluorescencia de clorofila-a (línea verde) se indica cuales se consideran como máximos subóxicos. La distribución vertical del oxígeno disuelto (línea azul) se utilizó para definir la porción de la columna con aguas subóxicas ($< 20 \mu\text{mol kg}^{-1}$), representadas por el sombreado gris. El límite superior de las aguas subóxicas o de la Zona de Mínimo de Oxígeno está representada por la línea negra horizontal. El 42.8% de los 1161 perfiles analizados fueron clasificados como SFMO y el 57.2% como OTROS-CM (Tabla 4). Esto indica que los perfiles SFMO no son dominantes pero su representación no es nada despreciable. Los perfiles SFMO presentaron un patrón espacial: al norte de 21°N dominaron los perfiles clasificados como OTROS-CM, mientras que al sur los perfiles SFMO fueron la clase que prevaleció (Tabla 4). Las diferencias en la proporción de perfiles SFMO entre regiones fue estadísticamente significativa (*Barnard test score* = 19.0, *valor-p* < 0.05).

3.4.1. Características del máximo subóxico de clorofila-a

El máximo subóxico de clorofila-a, en promedio, presentó una clorofila integrada de $19.63 \pm 9.36 \text{ mg m}^{-2}$ (Figura 16a; media \pm desviación típica) y se encontró a una profundidad de $107 \pm 21 \text{ m}$ (Figura 16c). El máximo subóxico estuvo asociado a un intervalo de anomalía de densidad potencial entre $25.1\text{-}26.4 \text{ kg m}^{-3}$ ($\sigma_{\theta} = 25.94 \pm 0.16 \text{ kg m}^{-3}$; Figura 16a), que corresponde con una salinidad de $34.93 \pm 0.03 \text{ g kg}^{-1}$ y temperatura de $14.3 \pm 0.7 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (Figura 16b). El máximo subóxico de clorofila-a en el contexto biogeoquímico, estuvo asociado al límite superior de la ZMO que se encontró a una profundidad de $74.78 \pm 17.76 \text{ m}$. Por otro lado, el 1% de irradiancia fue de $74.14 \pm 20.03 \text{ m}$ (Figura 16c y d), y variando entre un mínimo de 7.31 hasta los 150.31 m al considerar todos los perfiles analizados (Tabla 5).

La profundidad del máximo subóxico de clorofila-a estuvo correlacionada de forma significativa con la profundidad de la ZMO ($r = 0.74$, $n=497$, $p < 0.05$; Figura 16c). Además, la concentración de oxígeno disuelto a la que se encontró el máximo subóxico de clorofila-a, presentó una moda estadística por debajo de los $10 \mu\text{mol kg}^{-1}$, que es la mitad de la concentración utilizada para definir el límite superior de la ZMO. Adicionalmente, se encontró que el máximo subóxico de cl-a estuvo $36.6 \pm 14.3 \text{ m}$ por debajo del límite superior de la ZMO.

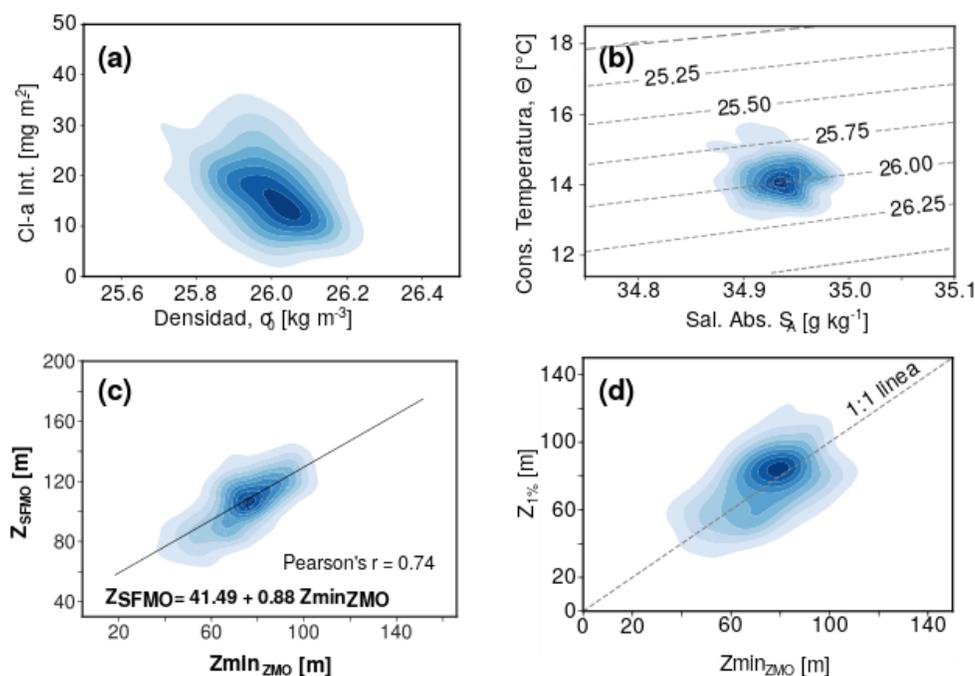


Figura 16. Histogramas bi-variados mostrando las condiciones físicas y biogeoquímicas del máximo subóxico de clorofila-a. El sombreado azul representa el estimado de densidad kernel. Entre más oscuro el color, mayor fue la cantidad de datos en relación a las características consideradas. (a) clorofila-a integrada en el intervalo de profundidad entre el límite superior del mínimo de oxígeno y 300 m, vs la anomalía de densidad del agua de mar. (b) Propiedades físicas en las que se encontró el máximo subóxico de clorofila-a. (c) relación entre la profundidad del máximo subóxico de clorofila-a y la profundidad del límite superior del mínimo de oxígeno. Además, se indica la recta de mejor ajuste, su ecuación y el coeficiente de correlación de Pearson. (d) la frecuencia de densidad considerando la profundidad a la cual la irradiancia alcanza un 1% de su valor en superficie (estimado por sensores satelitales) y la profundidad del límite superior del mínimo de oxígeno. Se representa la línea de identidad.

Tabla 5. Variación trimestral de la profundidad a la cual la irradiancia PAR alcanza 1% de su valor en superficie ($Z_{1\%}$) y el límite superior de la Zona de Mínimo de Oxígeno ($Z_{mínZMO}$) en el área de estudio.

Trimestre	$Z_{1\%}$ [m]			$Z_{mínZMO}$ [m]		
	Media (\pm SD)	Min	Max	Media (\pm SD)	Min	Max
Ene-Mar	63.73 \pm 19.31	15.53	103.01	100.02 \pm 32.81	40.23	167.91
Abr-Jun	78.55 \pm 21.71	7.31	150.31	120.83 \pm 70.74	49.72	334.44
Jul-Sep	83.26 \pm 13.87	33.61	113.41	110.11 \pm 54.38	64.35	115.00
Oct-Dic	65.65 \pm 13.18	34.66	92.11	108.46 \pm 37.61	44.17	121.00

Al comparar la clorofila-a integrada con la distribución de oxígeno disuelto y luz usando el ΔZ se encontró que la clorofila integrada aumentó a partir de que $Z_{1\%}$ estuvo a una distancia de 25 m por encima del $Z_{mínZMO}$. Una distancia mayor a 25 m entre $Z_{1\%}$ y $Z_{mínZMO}$ estuvo asociada con una disminución en la clorofila integrada. Esta relación no fue lineal y presentó una gran dispersión estadística que no fue homogénea (Figura 17).

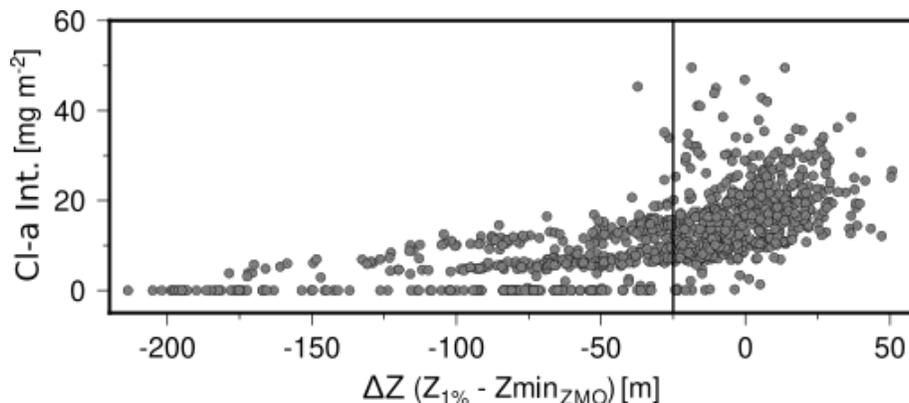


Figura 17. Diagrama de dispersión de ΔZ y la clorofila integrada. Note que la mayoría de observaciones con clorofila integrada mayor a 10 mg m^{-2} , se encuentran a partir de un valor de $\Delta Z > -25 \text{ m}$ (línea vertical). Valores negativos indican condiciones desfavorables y los positivos favorables, para la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a

3.4.2. Patrones espaciales y temporales

Primero se evaluarán los cambios en los factores que podrían controlar la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a. Estos factores son la profundidad del

límite superior de la Zona de Mínimo de Oxígeno ($Z_{\text{mínZMO}}$), la profundidad a la cual la irradiación alcanza el 1% de su valor en superficie y la diferencia entre estas dos profundidades, aquí abreviada como Δz .

$Z_{\text{mínZMO}}$ presentó variaciones entre estaciones del año, pero mostró un patrón espacial consistente (Figura 18 a-d). $Z_{\text{mínZMO}}$ generalmente fue más profunda (>100 m) al norte de Cabo Corrientes, incluyendo la región del Golfo de California y las zonas adyacentes a la península de Baja California. Al sur de Cabo Corrientes o 21°N , $Z_{\text{mínOMZ}}$ fue más somera (<100 m), y tuvo una tendencia a disminuir en profundidad desde el océano hacia la costa.

El límite entre las regiones donde $Z_{\text{mínZMO}}$ fue somero o profundo, se extiende hacia el norte durante abr-jun alcanzando $\sim 24^{\circ}\text{N}$ dentro del Golfo de California. Por otro lado, este límite se desplazó hacia el sur de oct-dic manteniéndose cerca de los 19°N frente a Cabo Corrientes. Un patrón similar se observó en $Z_{1\%}$, que fue más somera cerca de la costa, profundizándose hacia el océano abierto, con cambios estacionales considerables dentro del Golfo de California (Figura 18 e-h).

La variabilidad espacial y temporal de ΔZ (ecuación 5) está relacionada con los cambios observados en $Z_{\text{mínZMO}}$ and $Z_{1\%}$. La Figura 19 muestra que el límite superior de la zona de mínimo de oxígeno y la zona eufótica se mantuvieron cerca o se traslaparon, principalmente al sur de 21°N . Aunque esta condición también se observó más al norte durante abril-junio, en algunas celdas aisladas, cerca de los 22°N en la entrada del Golfo de California (Figura 19).

Estos patrones espaciales, y en especial el de Δz , están asociados con la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a. Así, las mayores ocurrencias coincidieron con la zona de menor distancia entre $Z_{\text{mínZMO}}$ y $Z_{1\%}$ (< 25 m de separación), como se muestra en la figura 19 (e-h). En este sentido, la región al norte de 21°N , donde la distancia fue mayor, estuvo asociada con una baja ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a ($9.5 \pm 17.4\%$). Al sur, donde dominan las condiciones favorables (iluminación de la ZMO) se encontró una ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a más altas ($67.1 \pm 33.78\%$).

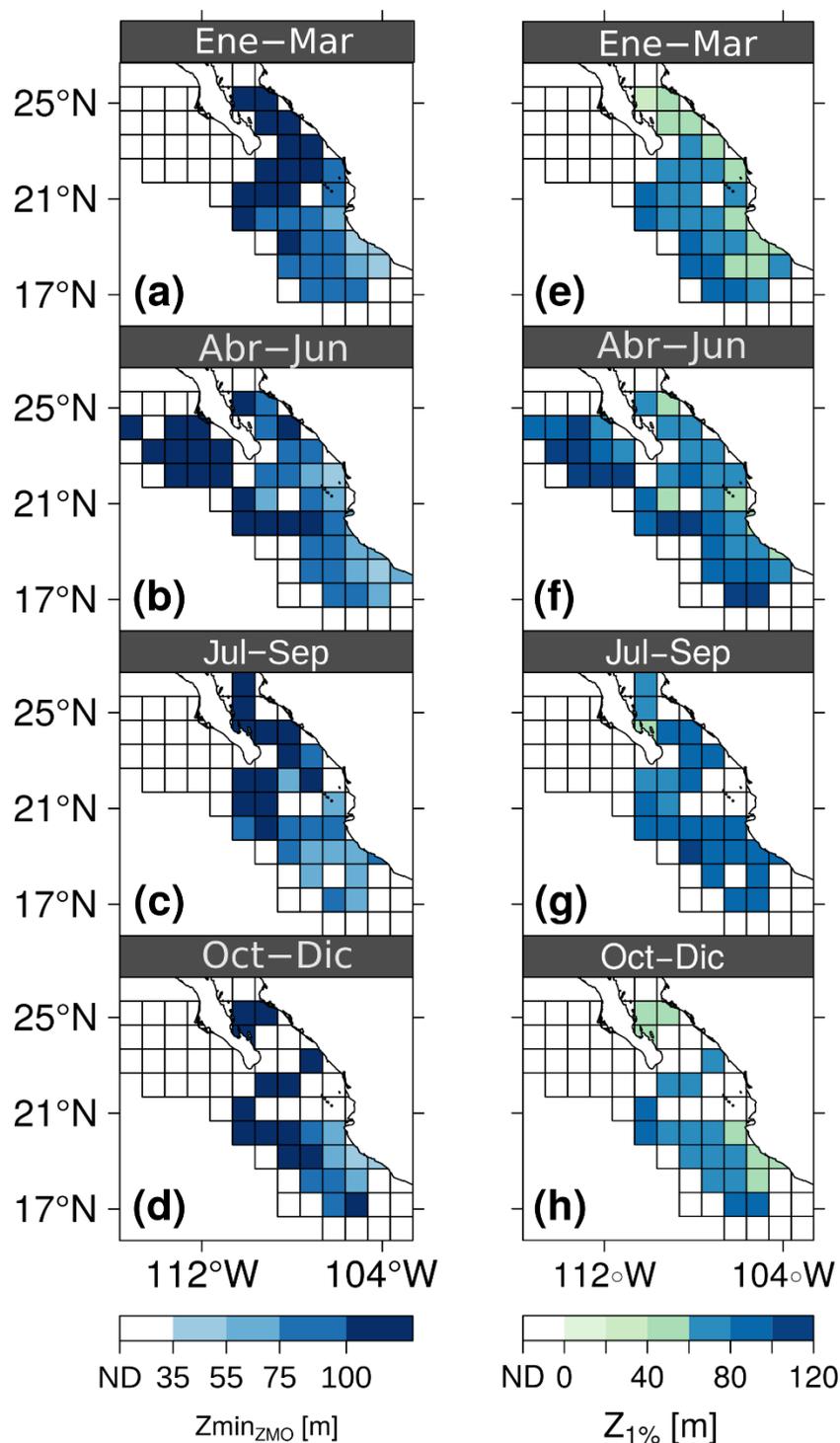


Figura 18. Variación trimestral del límite superior de la Zona de Mínimo de Oxígeno ($Z_{\min_{ZMO}}$) y de la profundidad donde la irradiancia alcanza 1% de su valor en superficie ($Z_{1\%}$). Las celdas en blanco (ND) representan celdas con menos de 3 perfiles o sin datos.

Este patrón se mantuvo en todas las estaciones del año, aunque también se observó heterogeneidad dentro de cada una de las regiones consideradas (norte y sur

de 21°N; Figura 19 e-h). El patrón general observado en la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a, también se observó en la clorofila integrada (Figura 19 i-l). Para tener una mejor apreciación de las variaciones temporales por región, se graficaron diagramas de cajas y bigotes que muestran la mediana de la ocurrencia al sur de 21°N, fue mayor al 50% en todos los trimestres (Figura 20a). A pesar de esto hubo algunas variaciones estacionales, con las mayores ocurrencias entre enero a septiembre, y una disminución notable en octubre a diciembre, en la región al sur de 21°N (Figura 18 y 11a). Un patrón similar fue observado en la clorofila integrada (Figura 19 i-l).

Dos puntos más deben ser considerados para finalizar esta sección. El primero es que es notable la variabilidad de la ocurrencia del máximo subóxico dentro de cada trimestre (Figura 20), como un resultado de la heterogeneidad espacial (diferencias entre celdas en Figura 19 e-l). El segundo punto es la variación en la concentración de nitratos, estimada por CANYON (Tabla 6). Los valores de la mediana de la concentración de nitratos oscilaron entre 33.98 durante enero-marzo, a 30.10 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ durante octubre-diciembre. Los valores mínimos permanecieron por encima de los 25 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ en todos los trimestres (Tabla 6).

3.5. DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo muestran que el máximo subóxico de clorofila-a persiste en una región específica de la Zona de Mínimo de Oxígeno del PTCM, específicamente al sur de 21°N. En esta sección se discuten algunos mecanismos que podrían controlar la persistencia en esa región geográfica, incluyendo los cambios en la distribución de masas de agua, la profundidad del mínimo de oxígeno, limitación por nutrientes y cambios en la penetración de la luz ($Z_{1\%}$).

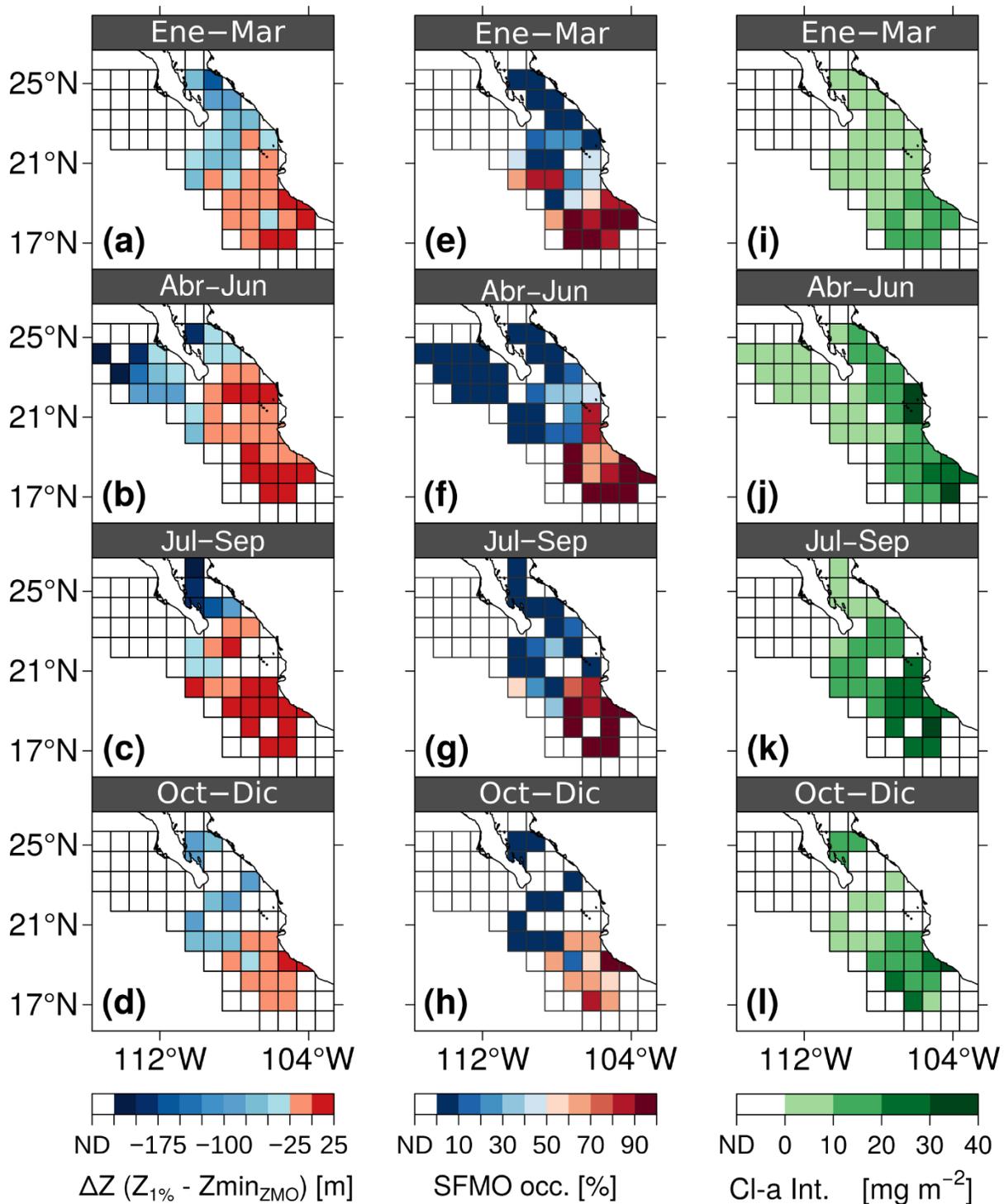


Figura 19. Variabilidad trimestral del máximo subóxico de clorofila-a y las variables asociadas. (a-d) Muestra los cambios en la distancia (ΔZ) entre la profundidad donde se alcanza 1% de la irradiancia en superficie y la profundidad del límite superior de la zona de mínimo de oxígeno. (e-h) Ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a y la clorofila integrada (i-l). Las celdas en blanco (ND) representan celdas con menos de tres perfiles o sin datos.

El máximo subóxico de clorofila-a ocurrió bajo condiciones oceanográficas específicas, asociado con la isopícnica de 26 kg m^{-3} (Figura 16b), que corresponde con el agua Sub-superficial Sub-tropical (StSsW por sus siglas en inglés; Figura 14). Esta masa de agua presenta su mayor proporción en los niveles de profundidad entre 75-400 m en el Pacífico tropical frente a México (Portela *et al.*, 2016). Cambios estacionales en la circulación horizontal, afectan principalmente la distribución de aguas menos densas como el agua de la Corriente de California, el agua del Golfo de California o el agua Tropical Superficial, que se ubican en niveles superiores de la columna de agua y sobre la masa de agua StSsW.

Además de los cambios en la circulación horizontal, otros procesos podrían modificar la distribución de masas de agua en la columna. Por ejemplo, la surgencia costera puede transportar aguas de la masa StSsW hacia la superficie. Sin embargo, la surgencia costera forzada por la acción del viento, solo podría actuar en un área $< 50 \text{ km}$ desde la costa, de acuerdo con la estimación del radio de deformación de Rossby local. De los perfiles analizados solo un pequeño porcentaje se encuentra a distancia $< 50 \text{ km}$ desde la costa. Por estas razones no se considera a la surgencia costera sea un factor relevante para explicar la ocurrencia y las variaciones temporales del máximo subóxico de clorofila-a. Procesos de meso-escala o sub-mesoescala, como los remolinos, frentes y filamentos, también pueden influenciar la distribución de propiedades, introduciendo variaciones locales. Estos procesos podrían estar relacionados con la heterogeneidad espacial reportada en la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a, pero su análisis está fuera del alcance del presente trabajo y debe ser explorados en el futuro.

Basados en lo anterior, es posible considerar a la StSsW como una masa de agua estable, con un bajo contenido de oxígeno en donde ocurre de manera persistente el máximo subóxico de clorofila-a. Por esto se considera que las bajas concentraciones de oxígeno son un factor promotor del máximo subóxico de clorofila-a, que es apoyado por la asociación estadística entre $Z_{\text{mínZMO}}$ y la profundidad de este máximo de clorofila-a (Figura 16c). Además, el máximo subóxico se encontró, en términos generales, en concentraciones menores a los $10 \mu\text{mol kg}^{-1}$.

Las condiciones de suboxia podrían estar relacionadas con un ambiente en el que ocurre un intenso reciclado de nutrientes, como se ha reportado en la nutriclina de otras ZMO, y que de hecho intensifican la nutriclina (Lam *et al.*, 2009; Paulmier *et al.*, 2011; Kalvelage *et al.*, 2013). Es decir, que el máximo subóxico de cl-a podría formar parte de una comunidad bacteriana con asociaciones estrechas entre los diferentes taxa de procariontes que la conforman, y en donde las bajas concentraciones de oxígeno tienen un papel central en la regulación de la presencia o ausencia de los organismos. El papel clave del oxígeno en la ocurrencia del máximo subóxico, fue previamente reportada como un factor que podría regular el pastoreo, al limitar la distribución de organismos con metabolismo aerobio (Goericke *et al.*, 2000).

La distribución de la luz es relevante en el ecosistema asociado al límite superior de la zona de mínimo de oxígeno, porque puede regular el crecimiento de los organismos fotosintéticos asociados al máximo subóxico de clorofila-a. Esto se puede argumentar considerando que la clorofila integrada se incrementa donde el límite superior de la ZMO intersecta a $Z_{1\%}$ (valores positivos de delta-z; ver Figura 20), o al menos permanece a una distancia < 25 m. Esta distancia < 25 m puede ser considerada como el umbral por encima del cual se favorece la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a (Figura 17). Sin embargo, debe considerarse que este es un proxy de iluminación de la Zona de Mínimo de Oxígeno, y está basado en estimar la profundidad a la cual la luz (PAR) se extingue a un 1% de su valor en superficie.

En este sentido se debe considerar que el máximo subóxico de clorofila se ha reportado a profundidades donde la irradiancia PAR oscila entre 0.2-2% de su valor en superficie (Goericke *et al.*, 2000). Por lo tanto, $Z_{1\%}$ podría subestimar la profundidad de la capa donde puede ocurrir la fotosíntesis. Aún por debajo del 1% de irradiancia en superficie, se puede esperar el crecimiento de linajes de *Prochlorococcus* adaptados a bajas condiciones de iluminación.

Debido a la falta de datos de irradiancia *in-situ*, es necesario tratar con esas limitaciones y en este caso las condiciones de iluminación de la ZMO son evaluadas considerando la distribución espacio-temporal de ΔZ y sus variables asociadas. De forma puntual, se puede observar que en el área de estudio la zona de mínimo de oxígeno permanece iluminada todo el año, pero solo al sur de 21°N , que de hecho es

el área con mayor frecuencia de ocurrencia del máximo subóxico en todos los trimestres (Figura 20).

La persistencia del máximo subóxico de clorofila-a puede ser modificada por diferentes mecanismos como la distribución de masas de agua, y cambios en la profundidad de penetración de la luz. Los cambios en la distribución de masas de agua puede afectar la profundidad de $Z_{mínZMO}$ (Cepeda-Morales *et al.*, 2009). Pero, los resultados del presente trabajo muestran una composición casi permanente de la masa de agua sub-superficial y una $Z_{mínZMO}$ con cambios no significativos, tal y como se observa en la Figura 20b y se corrobora con una prueba de Welch's al 95% de confianza ($F=1.70$; $\text{valor-p}=0.16$). Así, $Z_{mínZMO}$ presenta menores variaciones que $Z_{1\%}$, que siguió el ciclo solar teórico (Figura 20c).

La poca variabilidad observada en $Z_{mínZMO}$ en la escala estacional, ha sido previamente reportada (Paulmier & Ruiz-Pino, 2009; Cepeda-Morales *et al.*, 2013) y resalta la estabilidad de esta capa en el Pacífico frente a México al sur de 21°N . Al norte de esta latitud (21°N), $Z_{mínZMO}$ presentó variaciones que fueron estadísticamente significativas ($F=5.70$, $\text{valor-p}=0.03$, $\alpha=0.05$), y que coinciden con resultados previos (Cepeda-Morales *et al.*, 2013).

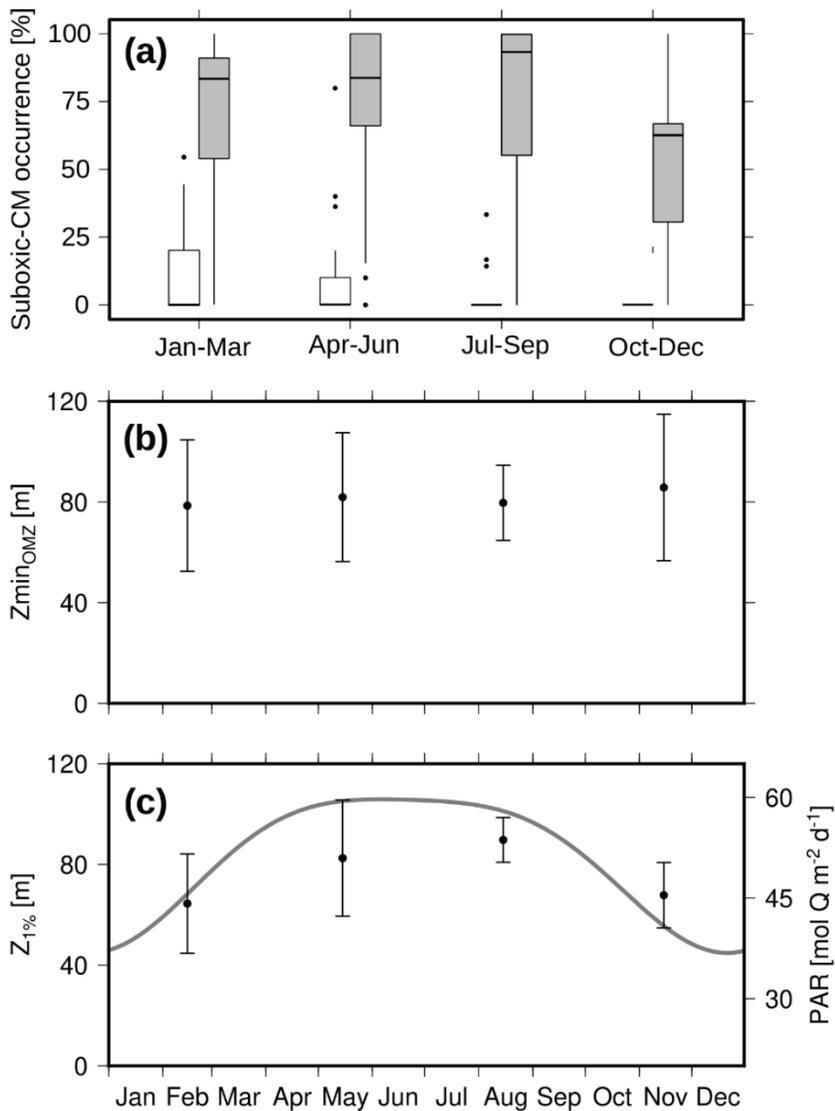


Figura 20. Variabilidad de la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a, la profundidad del límite superior del mínimo de oxígeno y de las condiciones de iluminación. (a) Diagramas de cajas y bigotes con los datos segregados en las dos regiones separadas por el paralelo 21°N. Los límites superior e inferior que definen las cajas, corresponden al primer y tercer cuartil, la línea horizontal dentro de las cajas representa la mediana y los bigotes se extiende hasta el valor máximo o mínimo, excluyendo los valores atípicos. Los valores atípicos se representan con puntos y son todos los valores excediendo 1.5 veces el rango intercuartílico.

Otro factor interesante de considerar es la disponibilidad de nitratos, que en general se considera un factor limitante en el crecimiento de fitoplancton. Sin embargo, no se espera que tenga un efecto marcado en la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a por las siguientes razones:

(i) el máximo subóxico de clorofila-a es producido por proliferaciones de *Prochlorococcus* (Goericke *et al.*, 2000; Lavin *et al.*, 2010; Garcia-Robledo *et al.*, 2017). Estas cianobacterias están adaptadas a las condiciones de ambientes oligotróficos, tienen bajos requerimientos de nitrógeno y pueden asimilar diferentes formas de nitrógeno además de los nitratos, tales como nitritos, amonio y urea (Biller *et al.*, 2014; Astorga-Eló *et al.*, 2015; Aldunate *et al.*, 2019).

(ii). La concentración de nitratos asociada al máximo subóxico de clorofila-a presenta cambios estacionales (Tabla 3), pero fue superior a los 25 $\mu\text{mol kg}^{-1}$ todo el año. Este valor es casi el doble de los $\sim 16 \mu\text{mol kg}^{-1}$ que se han utilizado para definir la nitraclina en estudios previos (Chavez *et al.*, 1996 y sus referencias).

Tabla 6. Variación trimestral de la concentración de nitratos. Concentraciones estimadas usando el algoritmo CANYON. Se muestra el mínimo, máximo, la mediana y la desviación típica (SD). Las concentraciones de nitratos están expresadas en $\mu\text{mol kg}^{-1}$.

	EFM	AMJ	JAS	OND
Mín.	28.55	27.20	26.94	28.82
Máx.	35.13	33.25	31.09	31.67
Mediana.	33.98	32.13	30.95	30.10
SD	0.65	0.89	0.83	0.67

Se espera que el máximo subóxico de clorofila-a este relacionado con *Prochlorococcus*, que puede utilizar diferentes formas de nitrógeno, tiene bajos requerimientos de este elemento y está localizado a una profundidad donde abundan los nitratos (Ulloa *et al.*, 2012; Astorga-Eló *et al.*, 2015). Por lo que no se espera efecto limitante por parte de las concentraciones de nitratos.

En lugar de la limitación por nitratos, el máximo subóxico de clorofila-a parece estar limitado por la luz, porque se encuentra en la base de la zona eufótica (cerca del 1% de irradiancia en superficie), y por lo tanto es susceptible a los procesos

que regulan la disponibilidad de luz. Algunos procesos como las ondas largas de Rossby causan un desplazamiento vertical de las isopícnas y puede cambiar la posición vertical del máximo subóxico de clorofila-a; alejándolo o acercándolo a la zona iluminada. Por otro lado, la ocurrencia misma de otros máximos de clorofila por encima del máximo subóxico podrían tener un efecto en la penetración de la luz. Por ejemplo, en el giro tropical del Pacífico norte, se ha demostrado que una intensificación del máximo de clorofila, produce un aumento en el coeficiente de atenuación difusa, generando un efecto de sombra sobre las cianobacterias distribuidos en niveles inferiores en la columna de agua (Letelier *et al.*, 2004).

Lo anterior se puede resumir de la siguiente manera: la distribución de la luz es el principal mecanismo controlando la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a, mientras que los cambios en la concentración de nutrientes (además de los nitratos), tienen un efecto secundario. Sin embargo, datos de la distribución de macro y micronutrientes, junto con mediciones de irradiancia son requeridos para comprender cabalmente la evolución estacional del máximo subóxico de clorofila-a y del ecosistema pelágico de la Zona de Mínimo de Oxígeno.

Se establece como un paradigma conceptual que la variabilidad del máximo subóxico de clorofila-a está mediada por los cambios en la distribución vertical de la irradiancia que sigue el ciclo solar a escala estacional. El efecto de otros procesos como las surgencias locales y los cambios en la concentración de nutrientes tienen un efecto limitado.

3.6. CONCLUSIONES

La mediana de la frecuencia de ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a fue mayor al 60 % en todos los trimestres al sur de 21°N, donde el límite superior de la Zona de Mínimo de Oxígeno fue somero, y permaneció cerca o intersectó la zona eufótica (1% de irradiancia en superficie) durante todo el año. Estos resultados apoyan la hipótesis de que el máximo subóxico de clorofila-a es una característica persistente en el Pacífico Tropical frente al Centro de México, porque las condiciones que lo promueven permanecen en la escala estacional. La persistencia del máximo subóxico de clorofila-a es un indicador de estabilidad del ecosistema.

4. CAPÍTULO 2: PERSPECTIVA REGIONAL DE LA PERSISTENCIA DEL MÁXIMO SUBÓXICO EN EL PACÍFICO NORTE Y EL EFECTO DE LAS ONDAS LARGAS DE ROSSBY.

4.1. INTRODUCCIÓN

Las zonas de mínimo de oxígeno más intensas y someras del planeta se encuentran en los océanos tropicales abarcando la parte norte del Índico en el Mar de Arabia y la Bahía de Bengala, mientras que en el Pacífico Tropical Oriental se encuentran tanto en el hemisferio Norte (México y Centroamérica), como en el hemisferio sur (costa de Chile y Perú). En estas regiones el oxígeno alcanza concentraciones por debajo del rango nanomolar (Revsbech *et al.*, 2009; Tiano *et al.*, 2014) por lo que son consideradas como Zonas Marinas Anóxicas (Ulloa *et al.*, 2012).

Además de las concentraciones de oxígeno extremadamente bajas, estas zonas comparten otros rasgos de relevancia para la biogeoquímica global, como la ocurrencia de un segundo máximo en la concentración de nitritos que coincide con una disminución local en los nitratos debido al proceso de desnitrificación. Además, existe un aumento en la concentración de células bacterianas y por último debemos resaltar la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a (Ulloa *et al.*, 2012; Whitmire *et al.*, 2009).

En el Pacífico frente a México el máximo subóxico es persistente y algunos mecanismos que regulan su ocurrencia fueron mencionados previamente (ver capítulo 1). Sin embargo, dada la naturaleza heterogénea de los datos, resulta difícil evaluar con detalle las variaciones temporales. En este capítulo se extiende el análisis del capítulo 1, considerando datos de flotadores Argo obtenidos fuera del Pacífico mexicano, para analizar los procesos que controlan los máximos de clorofila-a de acuerdo a la TSWS establecida por Cullen (2015).

Las nuevas observaciones confirman la persistencia del máximo subóxico de clorofila-a y resaltan el efecto que produce la propagación de ondas planetarias sobre la distribución vertical de clorofila-a, de acuerdo con la TSWS. Además, estos resultados, ayudan a esclarecer los mecanismos que controlan la producción primaria en el Pacífico norte y hacen evidente las diferencias en la respuesta del fitoplancton

asociado al máximo subóxico de clorofila-a respecto a la respuesta de los máximos de niveles superiores y en condiciones de mayor oxigenación.

Las ondas largas de Rossby ocurren debido a la rotación de la tierra y su esfericidad. Se caracterizan por tener longitudes de onda >100 km y velocidades de fase de 1 m/s hacia el oeste (Chelton & Schlax, 1996). Típicamente producen anomalías de ~10 cm en la superficie del mar y son reconocidas como estructuras inclinadas en diagramas longitud-tiempo (Uz *et al.*, 2001). Estas anomalías de la superficie del mar están relacionadas con cambios de la posición de la piconclina, que pueden ser de decenas de metros o incluso alcanzar el orden de los 100 m (Gill, 1982b; Chelton & Schlax, 1996). Por lo tanto, las ondas largas de Rossby modifican la estructura de densidad en la columna de agua mientras se propagan, y causan cambios en la distribución vertical de otras propiedades como los nutrientes, oxígeno disuelto y clorofila-a.

El efecto de las ondas largas de Rossby sobre la clorofila puede estar relacionada con diferentes mecanismos que incluyen efectos puramente físicos y procesos físicos que afectan a los procesos biológicos (Killworth *et al.*, 2004). Los procesos físicos son los desplazamientos mecánicos producidos por advección vertical u horizontal, mientras que los procesos biológicos están relacionados con la respuesta del fitoplancton a los cambios en el flujo vertical de nutrientes y disponibilidad de la luz. Uz *et al.* (2001) propusieron que las ondas largas de Rossby son un mecanismo de transporte de nutrientes hacia la zona eufótica promoviendo el incremento en la concentración de clorofila-a.

El transporte vertical de nutrientes debido a la acción de ondas de Rossby involucra movimientos de la isopícnas en profundidad que pueden evaluarse usando perfiles verticales, pero las series de tiempo deben ser lo suficientemente largas como para resolver el efecto de las ondas de Rossby en una localidad. Esta clase de mediciones ya se ha logrado utilizando sensores en plataformas autónomas, como se muestra en el trabajo de Ravichandran *et al.* (2012), quienes estudiaron la distribución vertical de clorofila-a en el mar de Arabia. Los autores mostraron un movimiento vertical de la termoclina que alcanzó los 60 m durante el verano y el otoño generando

un aumento en la concentración de clorofila. Mientras que en invierno y primavera la termoclina estuvo alrededor de ~100 m y la clorofila estuvo menos concentrada. De acuerdo con Ravichandran *et al.* (2012) las variaciones en la profundidad de la termoclina y en la concentración de clorofila, estuvieron asociadas a la propagación de ondas largas de Rossby detectadas por altimetría satelital.

En el Pacífico Oriental Tropical del hemisferio norte (POTN), los pasos en las cadenas montañosas permiten la ocurrencia de chorros de viento que permanente afectan la costas de Panamá, Costa Rica en el Golfo de Papagayo, y el sur de México en el istmo de Tehuantepec (Chelton *et al.*, 2004; Amador *et al.*, 2006). Los vientos producen mezcla vertical y generan remolinos de mesoescala que se propagan hacia el océano (Willett *et al.*, 2006). Esto demuestra que el viento es un forzamiento muy importante para la dinámica del POTN, tanto en el océano abierto como en la costa. El esfuerzo del rotor del viento es el principal forzamiento generador de ondas largas de Rossby, que a su vez afectan la posición de la termoclina en la escala estacional (Capotondi *et al.*, 2003; Kessler, 2006).

A pesar de la revisión exhaustiva que se ha hecho de la oceanografía del Pacífico Tropical Oriental y la caracterización de las ondas largas de Rossby (Kessler, 2006), la interacción entre estas ondas y la distribución vertical de clorofila no ha sido investigada hasta ahora (Pennington *et al.*, 2006). Esto es particularmente relevante porque el POTN se caracteriza por ser la ZMO más extensa del planeta con su núcleo subpoxico muy cerca de la superficie, permitiendo la exista iluminación que favorece la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a.

No obstante, en aguas oligotróficas tropicales los máximos de clorofila-a pueden resultar por procesos de fotoaclimatación. Es necesario discriminar si, los máximos corresponden con máximos de biomasa o si solo son resultado de un proceso de fotoaclimatación. Esto se basa en la función que tiene la luz sobre la de los máximos sub-superficiales de clorofila-a. Por ejemplo, en la TSWS, la irradiancia que alcanza la nitraclina es el mejor indicador de flujo vertical de nutrientes (sección 2.1.1). Además, debido a que la irradiancia cambia estacionalmente a lo largo del año, es posible que exista un incremento en la concentración de clorofila-a cuando la irradiancia es más

baja en un ciclo anual, como una adaptación a los cambios en la intensidad de la luz o por fotoaclimatación. Por último, es posible que los cambios en la distribución de la luz debido al ciclo solar, sean los responsables de los movimientos en verticales de los máximos de clorofila-a. Es decir, que la posición vertical de los máximos de clorofila-a siguen la posición de isolumas determinadas como ha sido demostrado en trabajos previos (Letelier *et al.* 2004, Mignot *et al.* 2014). En esta sección, se evaluará la distribución vertical de clorofila-a usando una combinación de datos obtenidos por un flotador Argo, mediciones satelitales y modelación de ondas largas de Rossby.

4.2. OBJETIVO

Evaluar la persistencia del máximo subóxico de clorofila-a en otras regiones del Pacífico norte y demostrar el efecto producido por ondas largas de Rossby sobre la distribución vertical de clorofila-a.

4.3. MATERIAL Y MÉTODO

4.3.1. Datos del flotador ARGO

Perfiles de temperatura (ITS-90) y salinidad práctica fueron usados para calcular las propiedades del agua de mar de acuerdo con la ecuación de estado TEOS-10 (Mcdougall & Barker, 2017). Por consistencia con trabajo previos (Kessler 2006), se utilizó la profundidad de la isoterma de 20°C (Z20) como un indicador de la piconclina, que fue comparada con el valor teórico obtenidas por un modelo que predice los cambios en la posición de la termoclina debido a la propagación de las ondas largas de Rossby (RW-Kessler model). Además, a las observaciones de Z20 obtenidas por el flotador, se les ajustó el armónico anual siguiendo el método de Ripa (2002). La distribución vertical de nitratos se obtuvo a partir de relaciones empíricas y utilizando el algoritmo CANYON (Sauzède *et al.*, 2017). De los perfiles de nitratos obtenidos por CANYON, se localizó la profundidad de la nitraclina (profundidad del máximo gradiente vertical), que fue correlacionada con Z20 usando el coeficiente de correlación de Pearson.

El coeficiente óptico de retrodispersión (b_{bp}) por partículas medido a 124° y 700 nm, y la fluorescencia de clorofila-a, fueron obtenidos por las mediciones del instrumento ECO WetLabs FLBB. Estas mediciones fueron sometidos al

procesamiento del *Argo Data Management Team* (Schmechtig *et al.*, 2014, 2018). El protocolo de control de calidad es específico para cada variable (b_{bp} y Cl-a). Las mediciones del sensor de retrodispersión son convertidas de conteos digitales a la función de volumen de retrodispersión total (β) usando los coeficientes de calibración del fabricante. b_{bp} es obtenido de la relación $b_{bp} = 2\pi\chi(\beta - \beta_{sw})$. Donde χ , es un factor de conversión (1.14) y β_{sw} es la función del volumen de retrodispersión del agua de mar que depende de la temperatura y la salinidad. Para la concentración de clorofila-a este procedimiento es un control de calidad, que incluye la eliminación de picos debido al ruido electrónico, la corrección por inhibición no fotoquímica y el factor de corrección global para obtener la concentración de clorofila-a menos sesgada al utilizar fluorímetros WET-LABS (Roesler *et al.*, 2017).

Finalmente, los perfiles del coeficiente óptico de retrodispersión de partículas y clorofila-a fueron suavizados utilizando dos filtros de mediana consecutivos de cinco y siete puntos (Briggs *et al.*, 2011; Rembauville *et al.*, 2017). La distribución de la concentración de clorofila-a fue verticalmente integrada en dos capas: (i) de la superficie a la isopicna 25.5 kg m^{-3} , y (ii) en una segunda capa entre las isopicanas de 25.5 y 26.5 kg m^{-3} . Estas dos capas incluyen los dos máximos de clorofila principales, uno de los cuales es el máximo subóxico de clorofila-a.

4.3.2. Modelo de ondas largas de Rossby

El modelo que predice los cambios en la posición de la termoclina fue desarrollado por Kessler (1990, 2006). La solución del modelo tiene dos términos que consideran el efecto del viento (h_W) asociado al rotor del esfuerzo (τ) y, (ii) las perturbaciones que se propagan desde la costa (h_B) que son producidas por las oscilaciones de la termoclina en la región costera (h_E). El término h_B es importante cerca de la costa porque decae rápidamente hacia el océano abierto. Así, la solución del modelo desarrollado por Kessler se muestra a continuación:

$$h_W(x,t) = \frac{-1}{c_r} \int_{x_E}^x e^{\frac{-R}{c_r}(x-x')} \text{Curl} \left[\tau(x', t - \frac{x-x'}{c_r}) / f \rho \right] dx'$$

$$h_B(x,t) = e^{\frac{-R}{c_r}(x-x_E)} h_E \left(t - \frac{x-x_E}{c_r} \right)$$

donde c_r es la velocidad de fase de las ondas largas de Rossby ($-\beta c^2 / f^2$), R es la escala de atenuación temporal, f es el parámetro de Coriolis y ρ es la densidad promedio del océano (1027 kg/m^3). El límite inferior de la integral, x_E , es la longitud en el límite este (costa), todos parámetros tuvieron los mismos valores usados en la solución de Kessler (2006). El modelo reproduce las anomalías observadas de la termoclina en un ciclo anual en el POTN (Kessler, 2006).

4.4. RESULTADOS

Las propiedades del agua de mar estimadas de la ecuación de estado TEOS-10 (temperatura Conservativa, Θ y Salinidad Absoluta, S_A) permitieron identificar las principales masas de agua muestreadas por el flotador: el Agua Tropical Superficial (TSW por sus siglas en inglés), el Agua Sub-tropical Sub-superficial (StSsW) y el Agua Intermedia del Pacífico (PIW, Figura 21a). En estos diagramas Θ - S_A existen dos regiones con mayor variación de salinidad. La primera corresponde con el Agua Tropical Superficial ($\Theta > 25^\circ\text{C}$; $S_A < 34.6 \text{ g kg}^{-1}$), y la segunda coincide con un mínimo salino entre las isopicnas de 24 - 25 kg m^{-3} formando una rama conspicua en el espacio Θ - S_A (Figure 21a). Esta rama de baja salinidad se encontró entre el agua Tropical Superficial y el Agua Sub-superficial Sub-tropical y además se caracterizó por tener altas concentraciones de oxígeno disuelto si se compara con las aguas con salinidad $> 34.5 \text{ g kg}^{-1}$ (Figura 21b). Para buscar el origen de la señal de salinidad observada por el flotador WMO3901531, se comparó el diagrama Θ - S_A con el obtenido de los datos del flotador WMO5904948 (Figura 21b), muestreando al oeste de 120°W . Las diferencias serán discutidas en la siguiente sección.

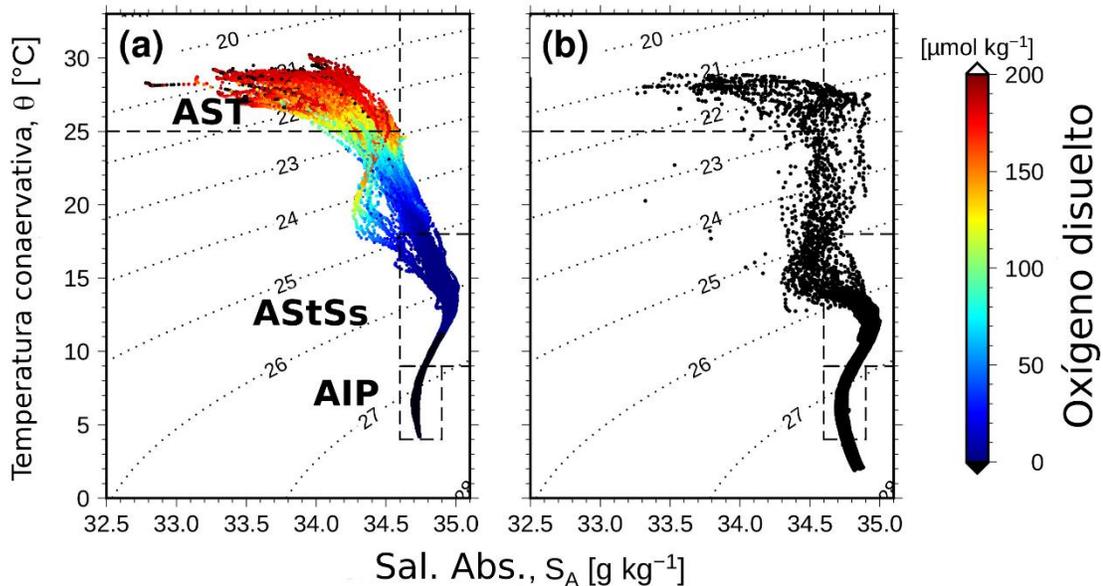


Figura 21. Diagramas TS de los datos obtenidos por el flotador 3901531, comparado con el flotador WMO5904948, muestreando al oeste del POTN. Los colores representan la concentración de oxígeno disuelto asociado a cada medición. Las mediciones sin oxígeno disuelto o con datos no válidos se representan en negro. Los contornos representan líneas de igual densidad.

El flotador Argo estuvo muestreando en condiciones oceanográficas contrastantes, como se observa en las Anomalías del Nivel Mar (SLA por sus siglas en inglés; Figura 22). Durante mayo del 2017, el flotador estuvo muestreando en una gran región (8-15°N and 80-130°W), con valores positivos de SLA, que cambiaron de signo después de seis meses (Figura 22 a y b). Esta evolución de las SLA coincidió con los cambios en la profundidad de los máximos de clorofila-a, que fueron más profundos durante el periodo de anomalías positivas y más someros cuando tuvieron signo negativo, tal y como se espera que ocurra por el efecto de la propagación de ondas largas de Rossby (ver Figura 9). El movimiento vertical de los dos máximos ocurrió de forma simultánea en un intervalo de profundidad de ~40 m y un periodo casi anual (Figura 22c). Considerando este periodo, y que las ondas largas de Rossby explican gran parte de las variaciones temporales de la termoclina en estas escalas,

se compararon las anomalías observadas de la termoclina (Z20), su ciclo anual y el resultado del modelo de ondas de Rossby y se muestran en la Figura 23.

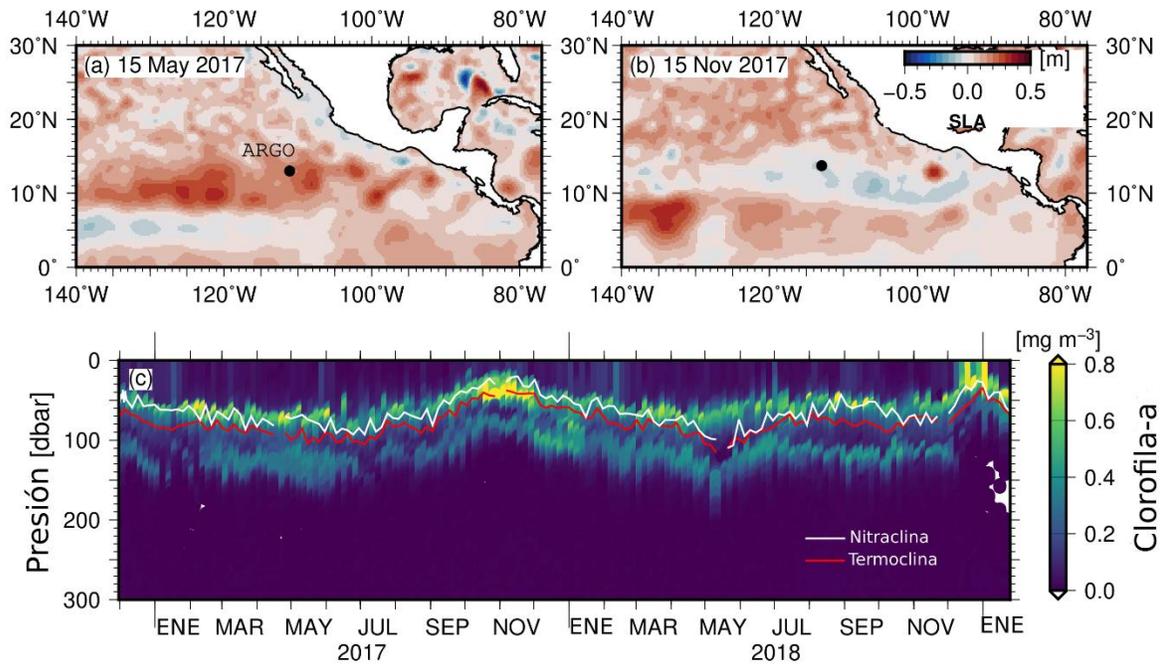


Figura 22. Contraste estacional de las anomalías al nivel medio del mar y evolución temporal de la distribución de clorofila-a en el Pacífico norte. En a y b se representa la posición del flotador Argo con un círculo negro. (c) Evolución temporal de la distribución de la clorofila-a sobre las isobaras. Se muestra la posición de la termoclina (Z20) y la nitraclina basada en los datos obtenidos a través del algoritmo CANYON.

El ciclo anual de las anomalías de la termoclina explicó el 58% de la varianza total de Z20 y tiene una gran coincidencia con el ciclo anual de la termoclina estimado del modelo de ondas largas de Rossby (Figura 23). Sin embargo, las anomalías observadas presentaron algunas diferencias considerables respecto al ciclo anual y al modelo de ondas largas de Rossby. Estas diferencias pueden estar asociadas a la ocurrencia de otros procesos que modulan el efecto causado por la propagación de las ondas como los remolinos de mesoescala, eventos interanuales (ENOS), o las mismas ondas de Rossby de otros periodos (ver Polito & Liu, 2003), podrían ser algunos de los procesos afectando la profundidad de Z20.

Efectos de LRWs sobre la termoclina

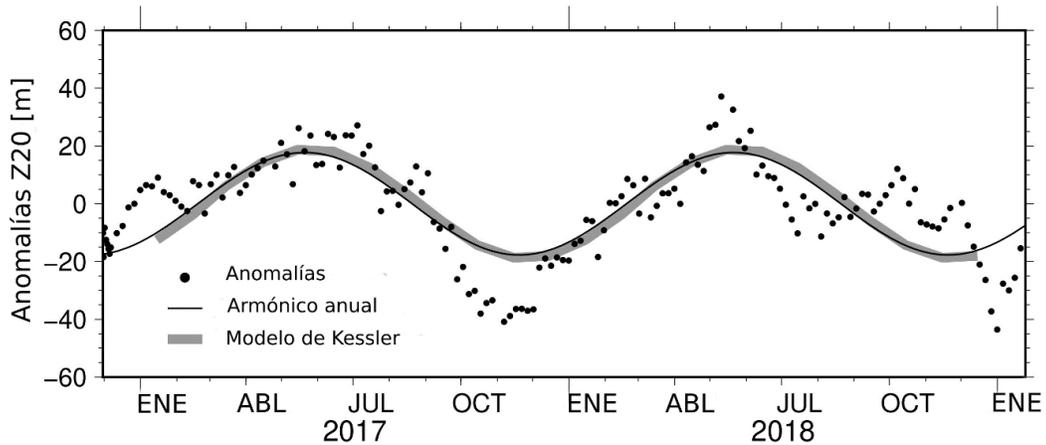


Figura 23. Comparación de la evolución temporal de las anomalías de la termoclina observada, su ciclo anual y las estimaciones obtenidas por el modelo de ondas largas de Rossby. Valores negativos implican un movimiento de la termoclina hacia la superficie, mientras que los valores positivos están relacionadas a su profundización.

Hasta este punto se ha considerado el efecto de las ondas largas de Rossby sobre la termoclina. Ahora se debe considerar su efecto sobre propiedades biogeoquímicas, y en particular la posición de la nitraclina y su efecto sobre los máximos de clorofila-a, debido a que la nitraclina es un proxy del flujo vertical de nutrientes que contra la intensidad de los máximos de clorofila de acuerdo con la TSWS (sección 2.1.1).

La nitraclina siguió el mismo patrón que Z20 estando significativamente correlacionadas ($r=0.89$; p -valor < 0.05). Por lo tanto, se asume que los procesos que afectan Z20 también controlan la posición de la nitraclina. Así las ondas de Rossby, controlan la distribución de propiedades físicas como la temperatura y la densidad, pero también tiene un efecto sobre la distribución de los nutrientes y estará asociada con cambios en la concentración de clorofila-a.

Debido a que los cambios en la profundidad de distribución del fitoplancton pueden ser causados por una respuesta biológica, y no solo por el desplazamiento mecánico de la isopícnas, entonces es necesario discriminar la contribución de ambos mecanismos. Una forma de hacerlo, es graficar la concentración de clorofila-a en el espacio de densidad, debido a que los efectos de circulación son removidos. En este

caso si los movimientos son exclusivamente mecánicos, los máximos de clorofila estarán ubicados en el plano horizontal en el espacio de densidad, dicho de otra forma, siguiendo la posición de las isopicnas.

En la figura 24a se presenta la clorofila-a en el espacio de densidad y es evidente que los dos máximos más prominentes y persistentes tienen una respuesta diferente a los cambios en sus condiciones físicas y químicas. El máximo subóxico de clorofila-a está estrechamente asociado a la isopicna de 26 kg m^{-3} . Sin embargo, el otro máximo, localizado en aguas menos densas, tienen un movimiento en el espacio de densidad en un intervalo mucho más amplio que el observado para el máximo subóxico de clorofila-a. Durante mayo, este máximo estuvo centrado en la isopicna de 23 kg m^{-3} a 70 m y con un grosor de 20 m (Figura 24a). Luego se desplazó hacia la isopicna de 25 kg m^{-3} durante noviembre de 2018, cuando fue más intenso, de mayor grosor y somero (Figura 22 y 24a).

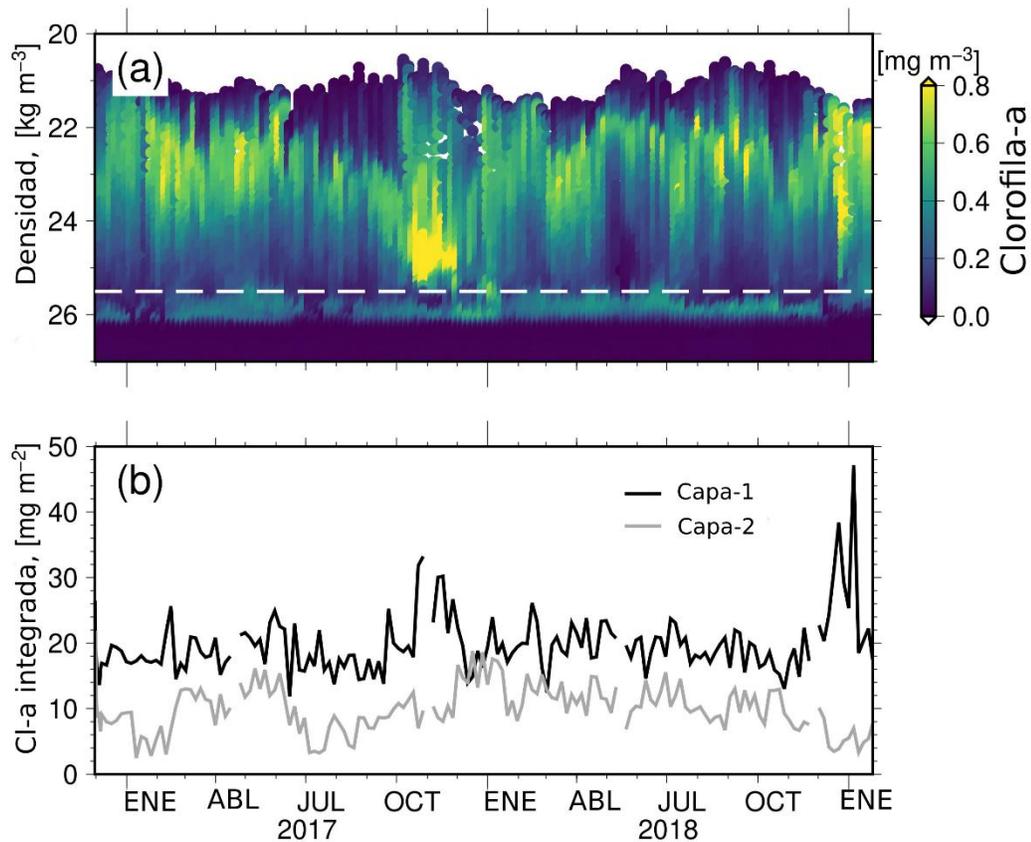


Figura 244. Variación temporal de la clorofila en el espacio de densidad y su integral en dos capas asociadas a los máximos de clorofila-a. En (a) se indica la posición de la isopícnica de 25.75 kg m^{-3} que separa las dos capas (línea blanca segmentada).

Las variaciones en intensidad y espesor de los máximos de clorofila-a son más notables al considerar la integral de la concentración de clorofila-a en las dos capas previamente definidas (ver sección 4.2.3). Estos resultados se presentan en la figura 24b. La clorofila integrada del máximo asociado a la capa-1 (distribuidas en aguas menos densas) no parece seguir un ciclo anual (Figura 24b). Además, la clorofila-a integrada en la capa-1 estuvo significativamente correlacionada con Z20 ($r=-0.3$, $n=161$, valor- $p < 0.05$). Esta correlación no fue observada entre la clorofila-a integrada en la capa-2 que estuvo en aguas más densas y asociada al máximo subóxico y Z20.

Por último, se debe mencionar que los máximos de clorofila, coincidieron con máximos de biomasa o carbono con base en las mediciones del b_{bp} . Este último es un

proxy de la concentración de carbono y su valor en los máximos co-osciló con la concentración de clorofila-a (Figura 25).

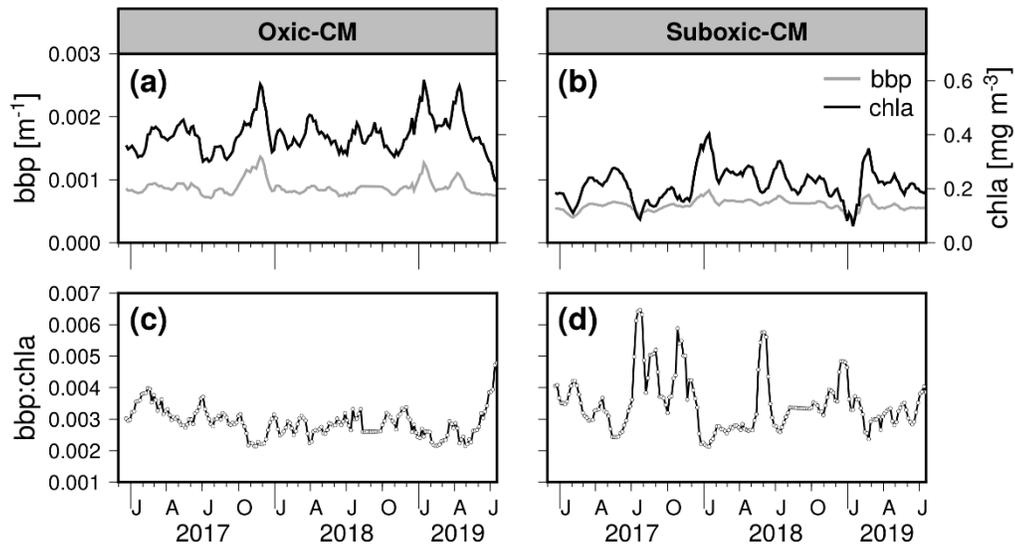


Figura 25. Propiedades ópticas de los máximos de clorofila que fueron persistentes en la serie de tiempo obtenida por el flotador WMO3901531. En (a y b) se presenta las variaciones temporales en la concentración de clorofila-a y el coeficiente óptico de retrodispersión por partículas (b_{bp} ; proxy de la biomasa de fitoplancton). En los paneles c y d se presenta la variación temporal del cociente $bbp:chla$.

4.5. DISCUSIÓN

El presente análisis fue obtenido a partir de las mediciones de un flotador biogeoquímico del programa Argo. Esta clase de instrumentos está contribuyendo a la a entender la física del océano global, de manera sin precedentes. Al mismo tiempo la incorporación de sensores biogeoquímicos está mejorando la visión de los ecosistemas oceánicos y en especial del fitoplancton (Ravichandran *et al.*, 2008; Mignot *et al.*, 2018). El flotador utilizado en este trabajó muestreó bajo condiciones oceanográficas similares, si se considera que la composición de masas de agua fue relativamente constante (Figura 21), coincidiendo con las propiedades reportadas en trabajos previos dentro del POTN. Por ejemplo, la ocurrencia de la masa de agua tropical superficial que se origina por un exceso de evaporación sobre la precipitación,

y que da origen a un mínimo salino superficial (Fiedler & Talley, 2006). Por estas razones, se considera que el flotador muestreó dentro de los límites del POTN donde las concentraciones de oxígeno disuelto cerca de la superficie es sumamente baja (Fiedler & Talley, 2006; Garcia-Robledo *et al.*, 2017), permitiendo la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a.

El análisis se enfocó en el efecto de las ondas largas de Rossby y sus efectos en la distribución vertical de la concentración de clorofila-a. Esta última presentó una marcada variación en la profundidad de los dos máximos de clorofila-a más prominentes, que se mantuvieron a lo largo de la serie de tiempo. Los movimientos verticales de los máximos de clorofila-a siguieron la variabilidad de la termoclina/nitraclina (Figura 22c), y sus cambios verticales coincidieron con los esperados de acuerdo con el modelo de ondas de Rossby (Kessler, 1990, 2006). Esto apoya la hipótesis de que las ondas largas de Rossby tienen un efecto en la distribución de densidad y nutrientes en un ciclo anual dentro del POTN. Por lo tanto, las ondas largas de Rossby son un mecanismo para regular la intensidad y profundidad de los máximos de clorofila-a.

Sin embargo, se encontraron periodos con diferencias marcadas respecto al ciclo anual de la termoclina/nitraclina, con duraciones aproximadas de cuatro meses. Esto sugiere que procesos de frecuencias más altas contribuyen de forma significativa a la posición de la termoclina/nitraclina y por consecuencia impactarán la concentración de clorofila-a. Por ejemplo, las anomalías negativas durante octubre a noviembre de 2017, excedieron por un factor de 2 al ciclo anual de la termoclina/nitraclina (Figura 23).

Una consecuencia lógica de las consideraciones previamente mencionadas es que se espera que las anomalías observadas de la termoclina, sean el resultado de la acción conjunta de varios procesos, como aquellos causados por la propagación de ondas largas de Rossby, más los efectos de remolinos de meso-escala y fenómenos interanuales (ENSO). La co-ocurrencia de ondas largas de Rossby y remolinos de meso-escala, modifican la distribución de nutrientes e influyen en la concentración y distribución vertical de la concentración de clorofila-a (Uz *et al.*, 2001; McGillicuddy,

2016). Es decir, la meso-escala y fenómenos de mayor frecuencia a la anual modulan el efecto causada por las ondas largas de Rossby.

Es claro que un efecto de desplazamiento vertical como resultado de la propagación de las ondas, solo puede explicar los movimientos del máximo subóxico de clorofila-a que está asociado a la isopicna de 26 kg m^{-3} . No obstante, el máximo de clorofila-a de aguas menos densas y más someras, osciló en el espacio de densidad. Por lo tanto, sus cambios en intensidad y posición vertical pueden resultar como una respuesta biológica de la comunidad del fitoplancton a los cambios en la concentración de nitratos y disponibilidad de luz.

Los máximos de clorofila-a coincidieron con máximos de biomasa (Figura 25), como se espera dentro del modelo conceptual de la TSWS. Además, el b_{bp} (proxy del carbono orgánico particulado o de la biomasa), co-osciló con la clorofila-a a lo largo de la serie de tiempo (Figura 25a-b) mostrando que existe un incremento en el crecimiento del fitoplancton como consecuencia de la inyección de nutrientes hacia la zona eufótica. Esto es válido para el máximo en condiciones de mayor oxigenación, porque la clorofila-a del máximo subóxico no tuvo relación con la profundidad de la nitraclina, y por lo tanto su intensidad no es controlada por cambios en la concentración de nitratos.

Bajas concentraciones de oxígeno, dos máximos de clorofila y su intensificación debido a la propagación de ondas largas de Rossby ha sido previamente reportado en el mar de Arabia (Ravichandran *et al.*, 2008). Sin embargo, esta es la primera vez que se obtienen series de tiempo lo suficientemente largas de concentración de clorofila-a, como para resolver el impacto de procesos de escala anual dentro del POTN, y con una alta resolución vertical. En este estudio se observaron diferencias entre las dos cuencas oceanográficas: En el mar de Arabia (i) el máximo subóxico de clorofila-a no fue persistente y (ii) las masas de agua cambiaron en la escala anual (Ravichandran *et al.*, 2008). Los cambios en las masas de agua estuvieron relacionados con eventos de ventilación de la Zona de Mínimo de Oxígeno en el mar de Arabia. Por el contrario, los resultados de este trabajo en el POTN muestran la persistencia del máximo

subóxico y una composición de masas de agua casi constante, sin eventos de ventilación de magnitud considerable.

4.6. CONCLUSIONES

Los resultados de este trabajo apoyan la idea de que el máximo subóxico de clorofila-a es persistente en regiones extendidas del POTN y que las ondas largas de Rossby tienen una influencia notable en las variaciones en profundidad de la termoclina/nitraclina. Sin embargo, otros procesos como los remolinos de meso-escala y los eventos interanuales también pueden influir. Los dos máximos persistentes y prominentes tuvieron una respuesta diferente al movimiento de las isopicnas o al cambio en la concentración de nutrientes. El máximo observado en aguas menos densas parece intensificarse por la somerización de la nitraclina. De manera contrastante, el máximo subóxico de clorofila-a encontrado en aguas más densas presentó movimientos exclusivamente mecánicos. Por lo tanto, se considera que los dos máximos difieren en la composición taxonómica y su demanda de luz y nutrientes.

5. DISCUSIÓN GENERAL

Considerando que el POTN es una región oligo-mesotrófica se puede iniciar probando el postulado 6 de la TSWS donde los máximos de clorofila no coinciden con máximos de biomasa de fitoplancton (Figura 2). Bajo este escenario las variaciones en la intensidad de los máximos de clorofila resultarían de cambios en las concentraciones intracelulares del pigmento, en respuesta a cambios en la intensidad de la luz a lo largo del año. No obstante, los máximos observados por el flotador Argo coincidieron con máximos de biomasa y las variaciones temporales de clorofila están asociadas con variaciones del contenido de carbono. Aunque esto solo se probó con los datos del flotador Argo, se espera que el mismo escenario ocurra en el Pacífico frente a México al sur de 21°N, debido a que las condiciones son similares con base en la distribución de masas de agua, la profundidad de penetración de la luz y la posición del límite superior de la ZMO.

Como una consecuencia a la violación del postulado 6, ahora se puede probar el escenario de la TSWS, en el que los máximos de clorofila son máximos de biomasa

y están asociados a la posición de la nitraclina (Figura 2). Este caso solo se cumple para el máximo de clorofila que ocurre en niveles superiores de la columna de agua (50-80 m), mientras que el máximo subóxico (> 100 m) no presentó cambios en su intensidad debido a los flujos verticales de nutrientes (deducidos de la posición de la nitraclina de acuerdo con los postulados de la TSWS). De hecho, la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a y los cambios en su contenido de clorofila, no estuvieron relacionados con cambios en la concentración de nitratos o la posición de la nitraclina. En su lugar, el máximo subóxico de clorofila-a estuvo asociado significativamente con la posición del límite superior de la zona del mínimo de oxígeno.

Aquí se debe considerar que los ecotipos de *Prochlorococcus* asociado al máximo subóxico de clorofila-a que se encuentra en las ZMO, son genéticamente distintos de otros que se encuentran en la base de la zona eufótica como los ecotipos del Atlántico norte (linaje LLV representado por la cepa CCMP2773 o MIT9313). Además, condiciones similares se han reportado en otras regiones como el giro subtropical del Pacífico Norte, con la diferencia de que el oxígeno disuelto no alcanza concentraciones de oxígeno disuelto tan bajas como en las ZMO (Figura 3), y que el máximo subóxico de clorofila-a no se desarrolla en esas regiones (Goericke *et al.*, 2000). Esto justifica la afirmación, de que la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a difiere del esquema de la TSWS, y es el resultado de las adaptaciones del fitoplancton a las condiciones de la ZMO. Por lo tanto, los mecanismos que modulan su ocurrencia e intensidad, dependen de los procesos asociados a la ZMO como: eventos de ventilación, procesos biogeoquímicos o la limitación de la luz.

En este trabajo se estudiaron los efectos de la profundidad de penetración de la luz y la posición del límite superior de la ZMO, llevando a postular como paradigma conceptual, que la ocurrencia del máximo subóxico es controlada por la irradiancia que alcanza el límite superior de la ZMO. La iluminación de la ZMO es considerada la condición favorable, mientras que la falta de luz es desfavorable para la formación del máximo subóxico de clorofila-a (Figura 12).

Para el Pacífico central frente a México se demostró que las condiciones favorables, para el máximo subóxico de clorofila-a, son persistentes durante todo el año

(Figura 19), y como consecuencia también el máximo subóxico de clorofila-a, apoyando la hipótesis de que “el máximo subóxico de clorofila-a persistirá donde los procesos oceanográficos mantengan iluminado el núcleo de las zonas de mínimo de oxígeno” (sección 2.3).

El máximo subóxico estuvo presente a lo largo de los dos años de mediciones realizadas con un flotador Argo, en el océano abierto a más de 1000 km de la costa más cercana. Por lo tanto, se piensa que la persistencia de las condiciones favorables para el máximo subóxico de clorofila-a y su, es una característica extendida del Pacífico tropical nororiental. Por otro lado, en las ZMO del Mar de Arabia y el Pacífico Sur, el máximo subóxico de clorofila-a es esporádico o incluso es considerado como una característica oceanográfica rara (Whitmire *et al.*, 2009; Ravichandran *et al.*, 2012; Wojtasiewicz *et al.*, 2018). De acuerdo con la hipótesis de este trabajo, estas bajas ocurrencias estarían relacionados con la falta de persistencia de las condiciones de iluminación de la ZMO, consideradas como el escenario favorable para la formación del máximo el subóxico de clorofila-a. Es decir, que en las ZMO del mar de Arabia y el Pacífico Sur se espera que las condiciones favorables solo ocurran de forma esporádica.

Lo anterior se puede someter a prueba si se extiende el cálculo ΔZ en todo el océano, usando los datos históricos del *World Ocean Atlas 2018* y las climatologías de $Z_{1\%}$ estimadas de datos satelitales. Aún con sus limitaciones, ΔZ brinda una primera aproximación de las condiciones de iluminación de las ZMO. En la figura 26 se presenta el cálculo global, a partir de un conjunto independiente de datos en relación a los utilizados en los capítulos 1 y 2. Con base en la figura 26 se confirma que el Pacífico Nororiental tiene el área más extendida con condiciones favorables para la ocurrencia del máximo subóxico, siendo persistente durante todo el año, lo que soporta la hipótesis planteada en este trabajo.

En el Pacífico Sur, ΔZ es menor al umbral de 25 m y solo se observaron condiciones favorables para la formación del máximo subóxico de clorofila-a restringidas a la costa. Por otra parte, en el Mar de Arabia las condiciones favorables estuvieron presentes de diciembre-febrero, y restringidas al sureste de la cuenca

(Figura 26). Un patrón similar se observó en la Bahía de Bengala, donde las condiciones fueron desfavorables casi todo el año y valores de $\Delta Z > -25$ m, solo fueron evidentes de diciembre a febrero (Figura 26).

Resumiendo, los resultados apoyan la hipótesis de que el máximo subóxico de clorofila-a depende de que haya suficiente luz en el núcleo de las ZMO, y podría pensarse que las diferencias en la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a, está relacionada con cambios en la penetración de la luz. Por ejemplo, el Mar de Arabia y el Pacífico Sur se caracterizan por tener eventos de surgencias intensas y altos valores de clorofila-a en superficie, que podrían atenuar la luz que alcanza al máximo subóxico de clorofila-a. Por el contrario, la ZMO del Pacífico norte se caracteriza por estar en aguas con una estratificación intensa y una baja concentración de clorofila superficial, siendo un ecosistema oligo-mesotrófico, en donde la luz penetra a mayor profundidad y alcance las aguas subóxicas, favoreciendo la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a durante todo el año.

Es decir, que la dinámica de las comunidades de fitoplancton que habitan en las ZMO es compleja e involucra la interacción entre máximos de clorofila-a que se encuentran a diferentes profundidades. Los máximos de niveles superiores controlan la cantidad de luz que alcanza al máximo subóxico, en un símil de bosques de ecosistemas terrestres, donde los árboles del dose! modifican la cantidad de luz que alcanza el suelo, y que está disponible para la vegetación de menor altura.

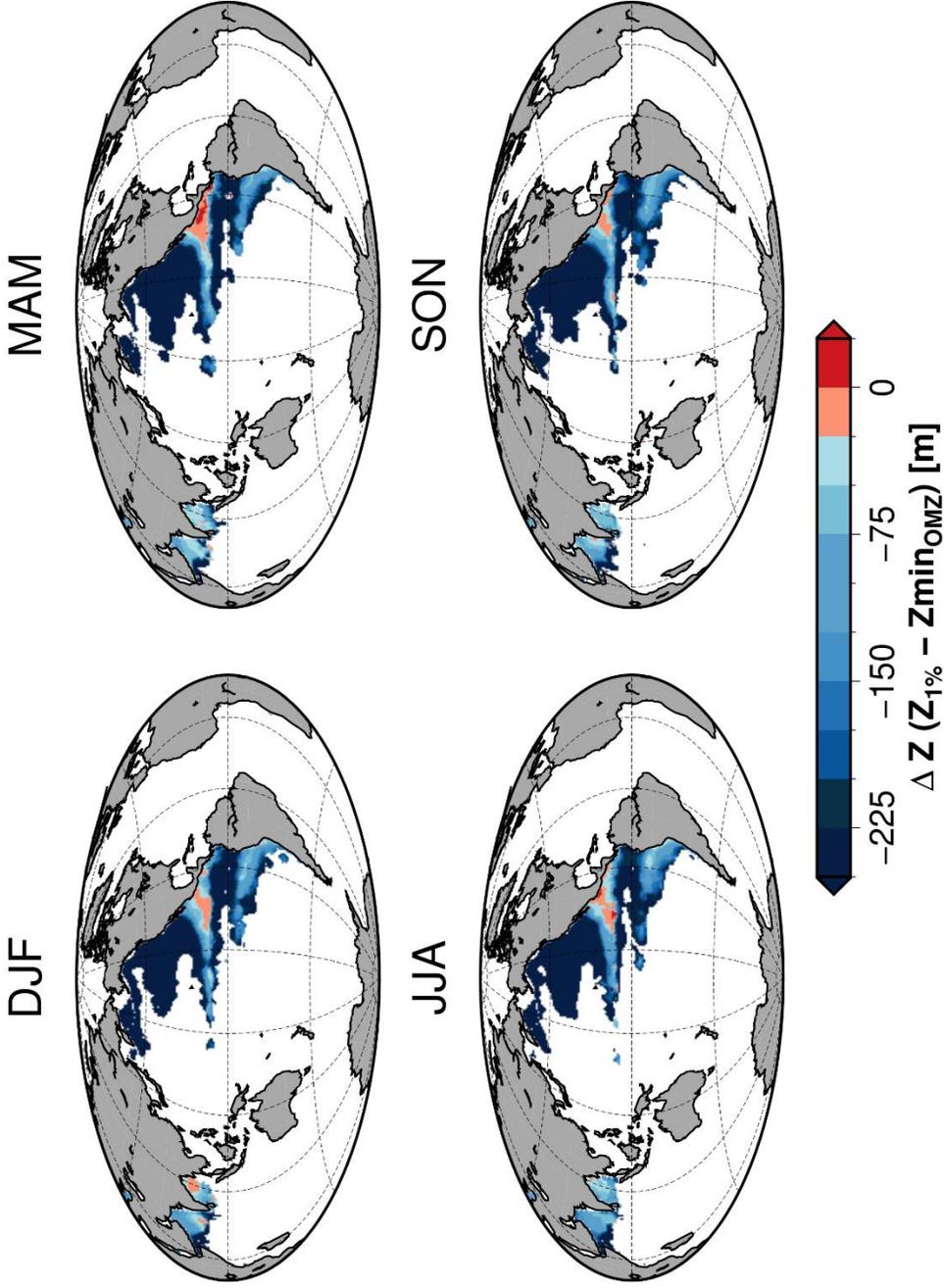


Figura 26 Climatología estacional de ΔZ indicando las condiciones favorables y desfavorables para la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a en el océano global. Los escenarios favorables son aquellos en donde el $\Delta Z > -25$ m (representados en rojo). Las condiciones desfavorables están representadas en azul.

6. CONCLUSIÓN GENERAL

El máximo subóxico de clorofila-a es un rasgo persistente del Pacífico Tropical nororiental debido a que las condiciones de iluminación son suficientes para mantener el crecimiento de poblaciones de *Prochlorococcus* que ocurren a estas profundidades. Esta persistencia puede ser considerada como un indicador de estabilidad del ecosistema asociado a las aguas subóxicas del Pacífico norte. Por otro lado, la persistencia del rasgo no es compartida entre las diferentes ZMO, indicando que existen diferencias en las en los procesos físicos y biogeoquímicos. La persistencia del máximo subóxico de clorofila-a, derivada de la proliferación de organismos fotosintéticos, implica que existe una fuente constante de oxígeno y materia orgánica que puede ser consumida por organismos de metabolismo aerobio. Así, la ocurrencia del máximo subóxico de clorofila-a podría ser una de las fuentes de material orgánico que, al ser oxidado en los procesos de respiración, podría contribuir a mantener las bajas concentraciones de oxígeno disuelto características de las ZMO.

REFERENCIAS

- Aldunate, M., C. Henríquez-Castillo, Q. Ji, J. Leuders-Dumont, M.R. Mulholland, B.B. Ward, P. von Dassow & O. Ulloa. 2019. Nitrogen assimilation in picocyanobacteria inhabiting the oxygen-deficient waters of the eastern tropical North and South Pacific. *Limnol. Oceanogr.* 1–17.
- Amador, J.A., E.J. Alfaro, O.G. Lizano & V.O. Magana. 2006. Atmospheric forcing of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.* 69: 101–142.
- Amador, J.A., E.J. Alfaro, O.G. Lizano & V.O. Magaña. 2006. Atmospheric forcing of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.* 69: 101–142.
- Anderson, J.J. 1982. The nitrite-oxygen interface at the top of the oxygen minimum zone in the eastern tropical North Pacific. *Deep Sea Res. Part A, Oceanogr. Res. Pap.* 29: 1193–1201.
- Astorga-Eló, M., S. Ramírez-Falndes, E.F. DeLong & O. Ulloa. 2015. Genomic potential for nitrogen assimilation in uncultivated members of *Prochlorococcus* from an anoxic marine zone. *ISME J.* 9: 1264–1267.
- Banse, K. 2004. Should We Continue To Use the 1% Light Depth Convention for Estimating the Compensation Depth of Phytoplankton for Another 70 Years? *Limnol. Oceanogr. Bull.* 13: 49–52.
- Barnard, G.A. 1945. A new test for 2 × 2 tables. *Nature* 156: 177.
- Barnard, G.A. 1947. Significance Tests for 2x2 Tables. *Biometrika* 34: 123–138.
- Bertagnolli, A.D. & F.J. Stewart. 2018. Microbial niches in marine oxygen minimum zones. *Nat. Rev. Microbiol.* 16: 723–729.
- Biller, S.J., P.M. Berube, D. Lindell & S.W. Chisholm. 2014. *Prochlorococcus*: the structure and function of collective diversity. *Nat. Rev. Microbiol.* 13: 13–27.
- Braakman, R., M.J. Follows & S.W. Chisholm. 2017. Metabolic evolution and the self-organization of ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 114: E3091–E3100.
- Brandhorst, W. 1959. Nitrification and denitrification in the eastern tropical north

- pacific. ICES J. Mar. Sci. 25: 3–20.
- Briggs, N., M.J. Perry, I. Cetinić, C. Lee, E. D'Asaro, A.M. Gray & E. Rehm. 2011. High-resolution observations of aggregate flux during a sub-polar North Atlantic spring bloom. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 58: 1031–1039.
- Capotondi, A., M.A. Alexander & C. Deser. 2003. Why are there Rossby wave maxima in the Pacific at 10 degrees S and 13 degrees N? *J. Phys. Oceanogr.* 33: 1549–1563.
- Cepeda-Morales, J., E. Beier, G. Gaxiola-Castro, M.F. Lavín & V.M. Godínez. 2009. Effect of the oxygen minimum zone on the second chlorophyll maximum in the Eastern Tropical Pacific off Mexico. *Ciencias Mar.* 35: 389–403.
- Cepeda-Morales, J., G. Gaxiola-Castro, E. Beier & V.M. Godínez. 2013. The mechanisms involved in defining the northern boundary of the shallow oxygen minimum zone in the eastern tropical Pacific Ocean off Mexico. *Deep Sea Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 76: 1–12.
- Chavez, F.P., S.K. Service & S.E. Buttrely. 1996. Temperature-nitrate relationships in the central and eastern tropical Pacific. *J. Geophysical Res.* 101: 20553–20563.
- Chelton, D.B. & M.G. Schlax. 1996. Global observations of oceanic Rossby waves. *Science (80-.).* 272: 234–238.
- Chelton, D.B., M.G. Schlax, M.H. Freilich & R.F. Milliff. 2004. Satellite Measurements Reveal Persistent Small-Scale Features in Ocean Winds. *Science (80-.).* 303: 978–983.
- Chisholm, S.W. 2017. *Prochlorococcus*. *Curr. Biol.* 27: R447–R448.
- Chisholm, S.W., R.J. Olson, E.R. Zettler, R. Goericke, J.B. Waterbury & N.A. Welschmeyer. 1988. A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature* 334: 340–343.
- Cline, J.D. & F.A. Richards. 1972. Oxygen deficient conditions and nitrate reduction in the Eastern Tropical North Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 17: 885–900.

- Codispoti, L.A. 2007. An oceanic fixed nitrogen sink exceeding 400 Tg N a⁻¹ vs the concept of homeostasis in the fixed-nitrogen inventory. *Biogeosciences* 4: 233–253.
- Coleman, M.L. & S.W. Chisholm. 2007. Code and context: *Prochlorococcus* as a model for cross-scale biology. *Trends Microbiol.* 15: 398–407.
- Cullen, J.J. 2015. Subsurface chlorophyll maximum layers: enduring enigma or mystery solved? *Ann. Rev. Mar. Sci.* 7: 207–39.
- Falkowski, P.G. & J.A. Raven. 2007. *Aquatic Photosynthesis*. Princeton University Press, New Jersey.
- Farrant, G.K., H. Doré, F.M. Cornejo-Castillo, F. Partensky, M. Ratin, M. Ostrowski, F.D. Pitt, P. Wincker, D.J. Scanlan, D. Iudicone, S.G. Acinas & L. Garczarek. 2016. Delineating ecologically significant taxonomic units from global patterns of marine picocyanobacteria. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 113: E3365–E3374.
- Ferdelman, T.G., B. Thamdrup, D.E. Canfield, R.N. Glud, J. Kuever, R. Lillebæk, N.B. Ramsing & C. Wawer. 2006. Biogeochemical controls on the oxygen, nitrogen and sulfur distributions in the water column of Golfo Dulce: an anoxic basin on the Pacific coast of Costa Rica revisited. *Biogeochemical controls on the oxygen, nitrogen and sulfur distributions in the wa.* *Rev. Biol. Trop.* 54: 171–191.
- Fiedler, P.C. & L.D. Talley. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.* 69: 143–180.
- Flombaum, P., J.L. Gallegos, R.A. Gordillo, J. Rincón, L.L. Zabala, N. Jiao, D.M. Karl, W.K.W. Li, M.W. Lomas, D. Veneziano, C.S. Vera, J.A. Vrugt & A.C. Martiny. 2013. Present and future global distributions of the marine Cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 110: 9824–9829.
- Garcia-Robledo, E., C.C. Padilla, M. Aldunate, F.J. Stewart, O. Ulloa, A. Paulmier, G. Gregori & N.P. Revsbech. 2017. Cryptic oxygen cycling in anoxic marine zones. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 114: 8319–8324.

- Gill, A.E. 1982a. Atmosphere-Ocean Dynamics., International Geophysics Series. Academic Press.
- Gilly, W.F., J.M. Beman, S.Y. Litvin & B. Robison. 2013. Oceanographic and biological effects of shoaling of the Oxygen Minimum Zone. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 5: 393–420.
- Godínez, V.M., E. Beier, M.F. Lavín & J.A. Kurczyn. 2010. Circulation at the entrance of the Gulf of California from satellite altimeter and hydrographic observations. *J. Geophys. Res.* 115: C04007.
- Goericke, R., R.J. Olson & A. Shalapyonok. 2000. A novel niche for *Prochlorococcus* sp. in the low-light suboxic environments in the Arabian Sea and the Eastern Tropical North Pacific. *Deep. Res. I* 47: 1183–1205.
- Herbland, A. & B. Voituriez. 1979. Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic Ocean. *J. Mar. Res.* 37: 87–101.
- Kalvelage, T., M.M. Jensen, S. Contreras, N.P. Revsbech, P. Lam, M. Günter, J. LaRoche, G. Lavik & M.M.M. Kuypers. 2011. Oxygen sensitivity of anammox and coupled N-cycle processes in Oxygen Minimum Zones. *PLoS One* 6: e29299.
- Kalvelage, T., G. Lavik, P. Lam, S. Contreras, L. Arteaga, C.R. Löscher, A. Oschlies, A. Paulmier, L. Stramma & M.M.M. Kuypers. 2013. Nitrogen cycling driven by organic matter export in the South Pacific oxygen minimum zone. *Nat. Geosci.* 6: 228–234.
- Kamykowski, D. & S. Zentara. 1990. Hypoxia in the world ocean as recorded in the historical data set. *Deep. Res.* 37: 1861–1874.
- Kessler, W.S. 1990. Observations of Long Rossby Waves in the Northern Tropical Pacific. *J. Geophys. Res.* 95: 5183–5217.
- Kessler, W.S. 2006. The circulation of the Eastern Tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.* 69: 181–217.
- Killworth, P.D., D.B. Chelton & R.A. de Szoeke. 1997. The Speed of Observed and

- Theoretical Long Extratropical Planetary Waves. *J. Phys. Oceanogr.* 27: 1946–1966.
- Killworth, P.D., P. Cipollini, B.M. Uz & J.R. Blundell. 2004. Physical and biological mechanisms for planetary waves observed in satellite-derived chlorophyll. *J. Geophys. Res. C Ocean.* 109: 1–18.
- Kurczyn, J.A., E. Beier, M.F. Lavín & A. Chaigneau. 2012. Mesoscale eddies in the northeastern Pacific tropical-subtropical transition zone: Statistical characterization from satellite altimetry. *J. Geophys. Res. Ocean.* 117: C10021.
- Lam, P., G. Lavik, M.M. Jensen, J. van de Vossenbergh, M. Schmid, D. Woebken, D. Gutiérrez, R. Amann, M.S.M. Jetten & M.M.M. Kuypers. 2009. Revising the nitrogen cycle in the Peruvian oxygen minimum zone. *PNAS* 106: 4752–4757.
- Lavigne, H., F. D’Ortenzio, M. Ribera D’Alcalà, H. Claustre, R. Sauzède & M. Gacic. 2015. On the vertical distribution of the chlorophyll a concentration in the Mediterranean Sea: A basin-scale and seasonal approach. *Biogeosciences* 12: 5021–5039.
- Lavin, P., B. González, J.F. Santibáñez, D.J. Scanlan & O. Ulloa. 2010. Novel lineages of *Prochlorococcus* thrive within the oxygen minimum zone of the eastern tropical South Pacific. *Environ. Microbiol. Rep.* 2: 728–738.
- Lee, Z.P., A. Weidemann, J. Kindle, R. Arnone, K.L. Carder & C. Davis. 2007. Euphotic zone depth: Its derivation and implication to ocean-color remote sensing. *J. Geophys. Res. Ocean.* 112: 1–11.
- Letelier, R.M., D.M. Karl, M.R. Abbott & R.R. Bidigare. 2004. Light driven seasonal patterns of chlorophyll and nitrate in the lower euphotic zone of the North Pacific Subtropical Gyre. *Limnol. Oceanogr.* 49: 508–519.
- Lewitus, A.J. & W.W. Broenkow. 1985. Intermediate depth pigment maxima in oxygen minimum zones. *Deep Sea Res. Part A, Oceanogr. Res. Pap.* 32: 1101–1115.
- Lighthill, J. 2001. *Waves in fluids*. Cambridge University Press (CUP).

- Love, C.M. 1971. Biological and nutrient chemistry data from principal participating ships, first survey cruise, February-March 1967 [WWW Document]. EASTROPAC Atlas, vol. 2. Circ. No.330. URL <https://swfsc.noaa.gov/eastropac-atlas/>
- Margolskee, A., H. Frenzel, S. Emerson & C. Deutsch. 2019. Ventilation Pathways for the North Pacific Oxygen Deficient Zone. *Global Biogeochem. Cycles* 33: 875–890.
- Márquez-Artavia, X., C.A. Jones & S.M. Tobias. 2017. Rotating magnetic shallow water waves and instabilities in a sphere. *Geophys. Astrophys. Fluid Dyn.* 111: 282–322.
- Mcdougall, T.J. & P.M. Barker. 2017. Getting started with TEOS-10 and the Gibbs Seawater (GSW) Oceanographic Toolbox.
- McGillicuddy, D.J. 2016. Mechanisms of Physical-Biological-Biogeochemical Interaction at the Oceanic Mesoscale, *Annual Review of Marine Science*.
- Mignot, A., H. Claustre, F. D’Ortenzio, X. Xing, A. Poteau & J. Ras. 2011. From the shape of the vertical profile of in vivo fluorescence to Chlorophyll-a concentration. *Biogeosciences* 8: 2391–2406.
- Mignot, A., H. Claustre, J. Uitz, A. Poteau, F.D. Ortenzio & X. Xing. 2014. Understanding the seasonal dynamics and the deep chlorophyll maximum in oligotrophic. *AGU. Glob. Biogeochem. cycles* 28: 856–876.
- Mignot, A., R. Ferrari & H. Claustre. 2018. Floats with bio-optical sensors reveal what processes trigger the North Atlantic bloom. *Nat. Commun.* 9: 1–9.
- Moore, L.R. & S.W. Chisholm. 1999. Photophysiology of the marine cyanobacterium *Prochlorococcus*: Ecotypic differences among cultured isolates. *Limnol. Oceanogr.* 44: 628–638.
- Partensky, F. & L. Garczarek. 2010. *Prochlorococcus* : Advantages and Limits of Minimalism . *Ann. Rev. Mar. Sci.* 2: 305–331.

- Partensky, F., W.R. Hess & D. Vaulot. 1999. Prochlorococcus, a marine photosynthetic prokaryote of global significance. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 63: 106–127.
- Paulmier, A. & D. Ruiz-Pino. 2009. Oxygen minimum zones (OMZs) in the modern ocean. *Prog. Oceanogr.* 80: 113–128.
- Paulmier, A., D. Ruiz-Pino & V. Garçon. 2011. CO₂ maximum in the oxygen minimum zone (OMZ). *Biogeosciences* 8: 239–252.
- Pennington, J.T., K.L. Mahoney, V.S. Kuwahara, D.D. Kolber, R. Calienes & F.P. Chavez. 2006. Primary production in the Eastern Tropical Pacific: A review. *Progr. Ocean.* 69: 285–317.
- Polito, P.S. & W.T. Liu. 2003. Global characterization of Rossby waves at several spectral bands. *J. Geophys. Res.* 108: 3018.
- Polito, P.S. & O.T. Sato. 2003. Patterns of sea surface height and heat storage associated to intraseasonal Rossby waves in the tropics. *J. Geophys. Res.* 108: 3373.
- Polito, P.S. & O.T. Sato. 2015. Do eddies ride on Rossby waves. *J. Geophys. Res. Ocean.* 120: 5417–5435.
- Portela, E., E. Beier, E.D. Barton, R. Castro, V.M. Godínez, E. Palacios-Hernández, P.C. Fiedler, L. Sánchez-Velasco & A. Trasviña. 2016. Water masses and circulation in the tropical Pacific off central Mexico and surrounding areas. *J. Phys. Oceanogr.* 46: 3069–3081.
- Qiu, B., S. Chen & H. Sasaki. 2013. Generation of the North Equatorial Undercurrent Jets by Triad Baroclinic Rossby Wave Interactions. *J. Phys. Oceanogr.* 43: 2682–2698.
- Ravichandran, M., M.S. Girishkumar & S. Riser. 2012. Observed variability of chlorophyll-a using Argo profiling floats in the southeastern Arabian Sea. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 65: 15–25.

- Rembauville, M., N. Briggs, M. Ardyna, J. Uitz, P. Catala, C. Penkerch, A. Poteau, H. Claustre & S. Blain. 2017. Plankton Assemblage Estimated with BGC-Argo Floats in the Southern Ocean: Implications for Seasonal Successions and Particle Export. *J. Geophys. Res. Ocean.* 122: 8278–8292.
- Revsbech, N.P., L.H. Larsen, J. Gundersen, T. Dalsgaard, O. Ulloa & B. Thamdrup. 2009. Determination of ultra-low oxygen concentrations in oxygen minimum zones by the STOX sensor. *Limnol. Oceanogr. Methods* 7: 371–381.
- Revsbech, N.P., B. Thamdrup, T. Dalsgaard & D.E. Canfield. 2011. Construction of STOX oxygen sensors and their application for determination of O₂ concentrations in oxygen minimum zones. *Methods Enzymol.* 486: 325–341.
- Ripa, P. 2002. Least squares data fitting. *Ciencias Mar.* 28: 79–105.
- Roberts, J. & T.D. Roberts. 1978. Use of the Butterworth Low-Pass Filter for Oceanographic Data. *J. Geophys. Res. Ocean.* 83: 5510–5514.
- Roesler, C., J. Uitz, H. Claustre, E. Boss, X. Xing, E. Organelli, N. Briggs, A. Bricaud, C. Schmechtig, A. Poteau, F. D’Ortenzio, J. Ras, S. Drapeau, N. Haëntjens & M. Barbieux. 2017. Recommendations for obtaining unbiased chlorophyll estimates from in situ chlorophyll fluorometers: A global analysis of WET Labs ECO sensors. *Limnol. Oceanogr. Methods* 15: 572–585.
- Sauzède, R., H.C. Bittig, H. Claustre, O.P. De Fommervault, J. Gattuso & L. Legendre. 2017. Estimates of Water-Column Nutrient Concentrations and Carbonate System Parameters in the Global Ocean : A Novel Approach Based on Neural Networks. *Front. Mar. Sci.* 4: 1–17.
- Sauzede, R., H. Claustre, C. Jamet, J. Uitz, J. Ras, A. Mignot & F. D’Ortenzio. 2015. Retrieving the vertical distribution of chlorophyll a concentration and phytoplankton community composition from in situ fluorescence profiles: A method based on a neural network with potential for global-scale applications. *J. Geophys. Res. Ocean.* 120: 451–470.
- Schmechtig, C., H. Claustre, A. Poteau & F. D’Ortenzio. 2014. Bio-Argo quality

- control manual for the Chlorophyll-A concentration, Ifremer.
- Schmechtig, C., A. Poteau, H. Claustre, F. D'Ortenzio, G. Dall'Olmo & E.S. Boss. 2018. Processing BGC-Argo particle backscattering at the DAC level.
- Smethie, W.M.J. 1987. Nutrient regeneration and denitrification in low oxygen fjords. *Deep. Res.* 34: 983–1006.
- Steele, J.H. 1964. A study of the production in the Gulf of Mexico. *J. Mar. Res.* 22: 211–222.
- Stief, P., A.S.B. Lundgaard, Á. Morales-Ramírez, B. Thamdrup & R.N. Glud. 2017. Fixed-Nitrogen Loss Associated with Sinking Zooplankton Carcasses in a Coastal Oxygen Minimum Zone. *Front. Mar. Sci.* 4: 1–13.
- Stramma, L., G.C. Johnson, E. Firing & S. Schmidtko. 2010. Eastern Pacific oxygen minimum zones: Supply paths and multidecadal changes. *J. Geophys. Res. Ocean.* 115: 1–12.
- Stramma, L., G.C. Johnson, J. Sprintall & V. Mohrholz. 2008. Expanding Oxygen-Minimum Zones in the Tropical Oceans. *Science* (80-.). 320: 655–658.
- R CoreTeam. 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing.
- Tiano, L., E. Garcia-Robledo, T. Dalsgaard, A.H. Devol, B.B. Ward, O. Ulloa, D.E. Canfield & N. Peter Revsbech. 2014. Oxygen distribution and aerobic respiration in the north and south eastern tropical Pacific oxygen minimum zones. *Deep. Res. Part I Oceanogr. Res. Pap.* 94: 173–183.
- Uitz, J., H. Claustre, A. Morel & S.B. Hooker. 2006. Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment based on surface chlorophyll. *J. Geophys. Res. Ocean.* 111.
- Ulloa, O., D.E. Canfield, E.F. DeLong, R.M. Letelier & F.J. Stewart. 2012. Microbial oceanography of anoxic oxygen minimum zones. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 109: 15996–6003.
- Uz, B.M., J.A. Yoder & V. Osychny. 2001. Pumping of nutrients to ocean surface

- waters by the action of propagating planetary waves. *Nature* 409: 597–600.
- Vallis, G.K. 2017. *Atmospheric and Oceanic Fluid Dynamics. Fundamentals of large scale circulation*. Cambridge University Press (CUP), Cambridge, United Kingdom.
- Wang, C. & D.B. Enfield. 2001. The Tropical Western Hemisphere Warm Pool. *Geophys. Res. Lett.* 28: 1635–1638.
- Whitmire, A.L., R.M. Letelier, V. Villagrán & O. Ulloa. 2009. Autonomous observations of in vivo fluorescence and particle backscattering in an oceanic oxygen minimum zone. *Opt. Express* 17: 21992–22004.
- Willett, C.S., R.R. Leben & M.F. Lavín. 2006. Eddies and tropical instability waves in the Eastern Tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.* 69: 218–238.
- Wojtasiewicz, B., T.W. Trull, T.V.S. Udaya Bhaskar, M. Gauns, S. Prakash, M. Ravichandran, D.M. Shenoy, D. Slawinski & N.J. Hardman-Mountford. 2018. Autonomous profiling float observations reveal the dynamics of deep biomass distributions in the denitrifying oxygen minimum zone of the Arabian Sea. *J. Mar. Syst.* 103103.
- Wright, J.J., K.M. Konwar & S.J. Hallam. 2012. Microbial ecology of expanding oxygen minimum zones. *Nat. Rev. Microbiol.* 10: 381–394.
- Wyrtki, K. 1962. The oxygen minima in relation to ocean circulation. *Deep Sea Res. Oceanogr. Abstr.* 9: 11–23.
- Wyrtki, K. 1965. Surface currents of the Eastern Tropical Pacific. *Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. Bull.*, 9, 271-304.
- Yentsch, C.S. 1980. Phytoplankton growth in the Sea - A coalescence of Disciplines, p. 17–31. *En* P.G. Falkowski (ed.). *Primary Productivity in the Sea*. Plenum, New York.