

INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



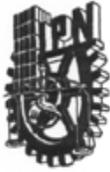
ESTRUCTURA TRÓFICA PLANCTÓNICA (≤ 200
 μm) EN LA ZONA DE SURGENCIAS FRENTE A
BAHÍA MAGDALENA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRIA EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS

PRESENTA
CITLALLI SÁNCHEZ ROBLES

LA PAZ, B. C. S., JUNIO DEL 2011



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 26 del mes de Mayo del 2011 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:

**"ESTRUCTURA TRÓFICA PLANCTÓNICA ($\leq 200 \mu\text{m}$) EN LA ZONA DE SURGENCIAS
FRENTA A BAHÍA MAGDALENA"**

Presentada por el alumno:

SÁNCHEZ
Apellido paterno

ROBLES
materno

CITLALLI
nombre(s)

Con registro:

A	0	9	0	1	5	3
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

Director(a) de Tesis


DRA. AÍDA MARTÍNEZ LÓPEZ


DR. JAIME GÓMEZ GUTIÉRREZ


MC. JOSÉ RICARDO PALOMARES GARCÍA


DRA. BÁRBARA GONZÁLEZ ACOSTA


DR. GILBERTO GAXIOLA CASTRO

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES


DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



**IPN
CICIMAR
DIRECCION**



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 01 del mes Junio del año 2011
el (la) que suscribe BIOL. CITLALLI SÁNCHEZ ROBLES alumno(a) del
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS
con número de registro A090153 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:

DRA. AÍDA MARTÍNEZ LÓPEZ

y cede los derechos del trabajo titulado:

"ESTRUCTURA TRÓFICA PLANCTÓNICA ($\leq 200 \mu\text{m}$) EN LA ZONA DE SURGENCIAS
FRENTE A BAHÍA MAGDALENA"

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: citlalli_sanchez@hotmail.com - amartin@ipn.mx

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

BIOL. CITLALLI SANCHEZ ROBLES

nombre y firma

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Aída Martínez López, que sin su dirección, apoyo y tolerancia simplemente no habría podido realizar mi tesis. Muchas gracias por haberme permitido tener esta experiencia, que me hizo crecer profesionalmente y madurar como persona.

Dra. Barbara Gonzales Acosta por su ayuda en laboratorio y por sus comentarios que contribuyeron al enriquecimiento de este trabajo.

A los miembros de la Comisión revisora, Dr. José Ricardo Palomares García, Dr. Jaime Gómez Gutiérrez y al Dr. Gilberto Gaxiola Castro, por sus comentarios y sugerencias que permitieron el enriquecimiento de este trabajo.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas CICIMAR-IPN y al Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional CIIDIR-IPN unidad Sinaloa, por facilitarme la disposición de materiales y equipo.

Al Instituto Politécnico Nacional IPN, por el apoyo de beca PIFI, mediante el proyecto SIP “Desnitrificación y fijación biológica de nitrógeno atmosférico en la región sur del Golfo California” (clave: 20101059) para la realización de este trabajo.

A Dr. Rafael Cervantes Duarte y su grupo de trabajo por el apoyo brindado mediante el proyecto SIP: “Estimación de producción primaria de fitoplancton de Bahía Magdalena B. C. S, México (clave: 20080413)”.

Asimismo gracias por el apoyo de COFA para la difusión de este trabajo en eventos regionales y nacionales.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACYT, por otórgame el apoyo de Beca para realizar mis estudios de maestría, así como por el apoyo recibido a través del proyecto: “Implementación de un observatorio oceanográfico en el Pacífico mexicano nor-oriental para estudiar la respuesta

del ecosistema pelágico a la variabilidad de largo período y al cambio climático”. Bajo la dirección del Dr. Gilberto Gaxiola (CICSE).

A Diana, Yuri y a Yenny por su ayuda brindada en el análisis químico de muestras en el laboratorio de medio ambiente del CIIDIR-IPN Sinaloa

A M. C. Germán A. Ayala por su ayuda brindada en el procesamiento de muestras biológicas

Dr. Gerardo Verdugo Díaz por su ayuda y apoyo desinteresado brindado en el análisis de datos.

A mis hermanos adoptivos, Diana, Magda, Irela y Christian por su ayuda, apoyo y consejos.

ÍNDICE GENERAL	Página
Relación de tablas.....	VI
Relación de figuras.....	VII
I INTRODUCCIÓN.....	1
I.1 Tramas tróficas en áreas de surgencias.....	3
II OBJETIVOS	7
II.1 Objetivo general.	7
II.1.1 Objetivos específicos.....	7
III AREA DE ESTUDIO	8
III.1 Hidrodinámica de la zona	8
III.2 Sitio de estudio	8
IV MATERIALES Y MÉTODOS	10
IV.1 Trabajo de campo.....	10
IV.2 Trabajo de laboratorio.....	12
IV.2.1 Nutrientes	12
IV.2.2 Clorofila a	12
IV.2.3 Cuantificación del Picoplancton autótrofo (PA).....	13
IV.2.4 Cuantificación de las bacterias heterótrofas (BH) y partículas similares a virus (PSV) 14	14
IV.2.5 Cuantificaciones de nanoplancton autótrofo (NA) y nanoplancton heterótrofo (NH) 14	14
IV.2.6 Cuantificación del microplancton	16
IV.2.7 Estimación de la biomasa	16
IV.3 Análisis de datos.	20
IV.3.1 Pirámides tróficas.	21
IV.3.2 Análisis estadístico.	21
V RESULTADOS	23
V.1 Variables ambientales	23
V.1.1 Zona eufótica.....	23
V.1.2 Temperatura y salinidad superficial	23
V.1.3 Índice de surgencias.....	24
V.1.4 Tipos de agua.....	25
V.2 Nutrientes	26
V.2.1 Nitrógeno disuelto.....	27
V.2.2 Fósforo disuelto	29

V.2.3	Ácido silícico (SiO ₂)	30
V.2.4	Clorofila a (C _{la}).....	31
V.3	Abundancias de grupos planctónicos	32
V.3.1	Picoplancton autótrofo (PA)	32
V.3.2	Bacterias heterótrofas (BH)	33
V.3.3	Partículas similares a virus (PSV).....	34
V.3.4	Nanoplancton	34
V.3.5	Microfitoplancton (MF).....	35
V.3.6	Microzooplancton (MZ).....	37
V.4	Biomasa mensual	38
V.4.1	Biomasa por especie de microfitoplancton.....	39
V.5	Pirámides tróficas	41
V.6	Análisis estadísticos	42
V.6.1	Análisis Multivariado de escalamiento no-paramétrico multidimensional (ENMM) 42	
V.6.2	Procedimiento de análisis de multi-respuesta (PPRM)	47
VI	DISCUSIÓN.....	48
VI.1	Variabilidad temporal y espacial	49
VI.1.1	Componentes microbianos	49
VI.1.2	Microplancton	56
VI.2	Análisis multivariado	61
VI.3	Relaciones tróficas	64
VI.4	Pirámides tróficas	70
VI.4.1	Biomasa autótrofa	72
VI.4.2	Biomasa heterótrofa	73
VI.5	Variabilidad interanual	75
VII	CONCLUSIONES	81
VIII	BIBLIOGRAFÍA	83
IX	ANEXOS.....	110
IX.1	anexos 1.....	112

Relación de tablas

Página

Tabla 1 Volumen y reactivo utilizado en la fijación de muestras recolectadas para el análisis de los grupos planctónicos estudiados.	11
Tabla 2 Valores máximos mínimos y promedio de la concentración de nutrientes disueltos, así como de clorofila a, durante septiembre del 2008-octubre del 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena.....	27
Tabla 3Valores máximos mínimos y promedio de la abundancia de los componentes de la trama trófica planctónica, profundidad óptica (Eo) a la cual fueron encontrados, y valores integrados hasta 69 m de septiembre 2008 - octubre del 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena.....	32
Tabla 4 Valor de los cocientes mensuales entre la biomasa integrada del total de los autótrofos y la biomasa heterótrofa de cada grupo.	41
Tabla 5 Resultados del análisis multivariado Escalamiento no-paramétrico multidimensional (ENMM) de biomasa y abundancia de los componentes biológicos microbianos y del microplancton que muestra el coeficiente de determinación (r^2) y la correlación de Pearson-Kandell (r) para ordenación entre de las distancias y distancia original del espacio multidimensional. (Las marcas en negritas indican el valor con mayor correlación).....	44
Tabla 6 Análisis de procedimiento de multi-respuesta (PPRM) para comparación de la abundancia y biomasa de los componentes microbianos y del microplancton en relación a las variables ambientales en función del coeficiente de determinación calculado en el análisis de ENMM, donde se marcan las que mostraron significancia (negrita).....	47
Tabla 7 Abundancias del picoplancton autótrofo (PA) y piceucariotes (cél ml ⁻¹) mínimas, máximas y promedio en sistemas costeros, zonas oceánicas y áreas de surgencias. (-) no especificado.....	50
Tabla 8 Abundancias del PSV mínimas, máximas y promedio (PSV ml ⁻¹) en sistemas costeros, zonas oceánicas y áreas de surgencias.	51
Tabla 9 Abundancias del bacterioplancton heterótrofo (BH) (cél ml ⁻¹) mínimas, máximas y promedio en sistemas costeros, zonas oceánicas y áreas de surgencias. (-)no especificado	53
Tabla 10 Abundancias del nanoplancton autótrofo (NA) (cél ml ⁻¹) mínimas, máximas y promedio en sistemas costeros, zonas oceánicas y áreas de surgencias. (-) no especificado.	54
Tabla 11 Abundancias del nanoplancton heterótrofo (NH) (cél ml ⁻¹) mínimas, máximas y promedio en sistemas costeros, zonas oceánicas y áreas de surgencias. (-) no especificado.	55
Tabla 12 Razón mensual de la biomasa autótrofa/ biomasa heterótrofa (el sombreado indica los casos de pirámide invertida).....	72

Relación de figuras

Página

Figura 1 Tipos de pirámides tróficas en: a) océano abierto y b) zonas costeras modificado de Gasol <i>et al</i> (1997).	4
Figura 2 Ubicación del área de estudio y estación oceanográfica donde se realizó la serie de tiempo en un ciclo anual. El símbolo () representa el sitio de colecta de muestras, donde se encuentra anclada la boya de registro continuo.	10
Figura 3 Profundidad de la zona eufótica (azul), definida como la profundidad en donde se encontró el 1% de irradiancia superficial durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena.	23
Figura 4 Variabilidad mensual de la temperatura y salinidad en superficie, durante septiembre 2008-octubre 2009, en el área de surgencias de Bahía Magdalena.	24
Figura 5 Serie de tiempo de los valores mensuales del índice de surgencias para las coordenadas 24°N 113 °W correspondientes a la zona aledaña al Complejo lagunar Bahía Magdalena-Almejas, durante septiembre 2008-octubre 2009. datos obtenidos de la página de la NOAA.	25
Figura 6 Diagrama TS con los tipos de agua identificados en la zona de surgencias de Bahía Magdalena de acuerdo con la propuesta de Durazo <i>et al.</i> , 2002: ATs: agua Tropical Superficial, ASs: agua Subtropical Superficial, AS: agua Subártica, AT: agua transicional y AEs: agua Ecuatorial Superficial.	26
Figura 7 Variación espacio-temporal de las concentraciones de los componentes del NID. a) NH_4^+ y del b) $\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$ (la isolinea blanca marca la nitraclina), así como la variación de los c) valores integrados del total del NID ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$). Durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.	28
Figura 8 Variación espacio-temporal de las concentraciones de los componentes del NOD: a) $\text{NOD} + \text{CO} (\text{HN}_2)_2$, b) $\text{CO} (\text{HN}_2)_2$ de la zona eufótica y c) variación de los valores integrados de otros componentes del NOD y de la $\text{CO} (\text{HN}_2)_2$. Durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.	29
Figura 9 Variación espacio temporal de la concentración de: a) PO_4 (fosfoclina o isolinea de 0.6 μM resaltada en color blanco); b) POD y c) contribución en valores integrados de cada uno de los componentes (PID y POD). Durante el periodo septiembre 2008-octubre 2009 en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.	30
Figura 10 Variación espacio-temporal de: a) la concentración del ácido silícico (silicaclina o isolinea de 10 μM resaltada en color blanco), y b) valores integrados. Durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.	31
Figura 11 Variación espacio- temporal de la concentración de a) clorofila a (C _{la}), así como sus b) valores integrados y la contribución de los organismos autótrofos (valores integrados) a la abundancia total integrada, durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.	31

Figura 12 Variación espacio-temporal de: a) las abundancias del picoplancton autótrofo y b) sus valores integrados a 86 m, durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.	33
Figura 13 Variación espacio-temporal de las a) bacterias heterótrofas (BH), así como sus b) valores integrados a 86 m, durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.....	33
Figura 14 a) Variación espacio-temporal de: a) las PSV así y b) sus valores integrados a 68 m, durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.	34
Figura 15 Variación espacio-temporal de las abundancias del: a) nanoplancton heterótrofo; b) nanoplancton autótrofo, y c) valores integrados de ambos componentes, durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.	35
Figura 16 Variación espacio-temporal de las a) abundancias del microfitoplancton, así como sus b) valores integrados totales del MF como el del grupo de las c) diatomeas y dinoflagelados. Durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros. DN=dinoflagelados.	36
Figura 17 Variación espacio-temporal de: a) la abundancia del microzooplancton, b) valores integrados, del microzooplancton (MZ) y c) ciliados, tintínidos y <i>Myrionecta rubra</i> (ciliado autótrofo), durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. CA= ciliado autótrofo. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.	37
Figura 18 Variación mensual de la biomasa por unidad de área (mg C m^{-2}) de los componentes planctónicos (en barras): MZ:= microzooplancton, NH= nanoplancton heterótrofo, PH= picoplancton heterótrofo, PSV= Partículas similares a virus, PA= picoplancton autótrofo, NA= nanoplancton autótrofo y MF: microfitoplancton, durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Note los cambios de escala.	39
Figura 19 Variación temporal de la biomasa por area (mg C m^{-2}) de las especies dominantes del microfitoplancton, así como de la sumatoria de la biomasa de otros microautótrofos con abundancia < de 1000 cél l^{-1} , durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena.....	40
Figura 20 Representación de la variabilidad mensual de la distribución de biomasa de los componentes planctónicos, que conforma la pirámide trófica de la zona de surgencias de Bahía Magdalena, durante septiembre de 2008-ocubre de 2009. La biomasa de los heterótrofos (barras sin rellenar) es un valor relativo con respecto a la biomasa de los autótrofos (barra negra de tamaño constante). BH= Bacterias heterótrofas, NH= nanoplancton heterótrofo, MZ=microzooplancton	42
Figura 21 Diagrama de ordenación del análisis escalamiento no-paramétrico multidimensional (ENMM) para la abundancia de los componentes de microbianos y microplanctónicos (puntos azules) y las variables ambientales (vectores). Los triángulos verdes representan el periodo de surgencias intensas ($>70 \text{ m}^{-3} \text{ s}^{-1}$ por 100 m de línea de costa) y los triángulos rojos representan el periodo de surgencias débiles ($<70 \text{ m}^{-3} \text{ s}^{-1}$ por 100 m de línea de costa). PSV= Partículas similares a virus, MZ= Microzooplancton, NH=	

Nanoplancton heterótrofo, NA= Nanoplancton autótrofo BH= Bacterias heterótrofas, DN=Dinoflagelados, Silíceos= diatomeas+silicoflagelados, PO₄= Ortofosfato, SiO₂= ácido silícico, NOD= Nitrógeno orgánico disuelto, Nitracli.= nitracina, Temp.=Temperatura, Silica.=silicacina, Fosfo.= fosfoquina, Surg.= surgencias..... 45

Figura 22 Diagrama de ordenación del análisis escalamiento no-paramétrico multidimensional (ENMM) para la biomasa de los componentes de microbianos y microplanctónicos (puntos azules) y las variables ambientales (vectores). Los triángulos verdes representan el periodo de surgencias intensas (>70 m⁻³ s⁻¹ por 100 m de línea de costa) y los triángulos rojos representan el periodo de surgencias débiles (<70 m⁻³ s⁻¹ por 100 m de línea de costa). PSV= partículas similares a virus, MZ= microzooplancton, NH= nanoplancton heterótrofo, NA= nanoplancton autótrofo BH= bacterias heterótrofas, DN=dinoflagelados, Silíceos= diatomeas+silicoflagelados, NO₃= nitratos, NO₂= nitritos, PO₄= ortofosfato, NOD= nitrógeno orgánico disuelto, SiO₂= ácido silícico, Nitracli.= nitracina, Temp.=temperatura, Silica.=silicacina, Fosfo= fosfoquina, Surg.= surgencias..... 46

Figura 23 Cocientes del a) nanoplancton heterótrofo (NH) y b) microzooplancton (MZ) sobre otros componentes planctónicos. BH= Bacterias heterótrofas, NH= Nanoplancton heterótrofo, PSV= Partículas similares a virus, PA: Picoplancton autótrofo y MF=Microfitoplancton. Durante septiembre 2008-octubre 2009 en la zona de surgencias de Bahía Magdalena 66

Figura 24 Razones de los componentes de las PSV con los microorganismos (PA= Picoplancton autótrofo, BH= Bacterias heterótrofas, NH= Nanoplancton heterótrofo, PSV= Partículas similares a virus y MF=Microfitoplancton). Durante septiembre 2008-octubre 2009 en la zona de surgencias de Bahía Magdalena..... 68

Figura 25 Diagrama conceptual de la dinámica de los componentes biológicos (imágenes), nutrientes, y estacionalidad de los eventos de surgencias (línea rosa) en la zona de surgencias de Bahía Magdalena en el periodo septiembre de 2008 –octubre de 2009..... 70

Figura 26 Índice MEI de enero 2008 a mayo del 2010. (<http://www.cdc.noaa.gov/people/klaus.wolter/MEI/>)..... 75

GLOSARIO

Autótrofo: hace referencia a los organismos que fijan Carbono a partir de componentes inorgánicos, utilizando como fuente de energía para realizar este proceso a la luz solar y son la base de la trama trófica.

Bacteriófagos: son virus que infectan y se replican solamente en células procarióticas, pueden contener ADN o ARN como material genético. Estas entidades biológicas tienen una significativa influencia en los medio ambientes acuáticos, donde la lisis y la infección como mecanismo de influencia genética, son importantes factores de la mortalidad y de la diversidad de las poblaciones bacterianas.

Biovolumen: es la determinación del volumen celular que se hace aproximando las formas y tamaños de las especies a una forma geométrica equivalente.

Biomasa: hace referencia al contenido de materia orgánica de los organismos, el cual puede ser expresado como el peso celular, contenido del plasma celular ó en unidades de carbono.

Cianófagos: son virus que infectan a cianobacterias, se encuentran ligados a su hospedero, presentes en todos medio ambientes marinos y son considerados un factor determinante en la dinámica poblacional de las cianobacterias.

Eutrófico: se designa así a los cuerpos de agua con altos suministros de nutrientes inorgánicos, principalmente de fósforo y nitrógeno de origen alóctono a la zona eufótica, lo que permite el incremento de la tasa de síntesis de carbono orgánico en el ecosistema.

Femtoplanton: hace referencia a las entidades biológicas que se encuentran dentro del intervalo de 0.02 a 0.2 μm de longitud. Consideradas dentro de este intervalo a las partículas virales de vida libre en los medio ambientes marinos.

Heterótrofo: organismos que obtienen su alimento a partir de la ingestión de partículas, compuestas principalmente de carbono orgánico

Microplancton: son organismos que miden de 20 a 200 μm de longitud y derivan a merced de las corrientes. Entre estos se incluye al microfitoplancton y microzooplancton.

Nanoplancton: hace referencia a los organismos que miden entre 2 y 20 μm de longitud. Entre estos se pueden encontrar a los nanoflagelados autótrofos y heterótrofos, nanodiatomeas y nanodinoflagelados

Oligotrófico: hace referencia a los sistemas con bajo suministro de nutrientes inorgánicos alóctonos a la zona eufótica, principalmente fósforo y nitrógeno, lo que genera una dependencia de nutrientes reciclados dentro de la zona eufótica, y por tanto se caracterizan por presentar bajos niveles de biomasa algal y producción primaria, además del predominio de picoplancton.

Picoplancton: son organismos que miden entre 0.2 y 2 μm de longitud. Dentro de esta talla se encuentran generalmente las cianobacterias, bacterias y algunos pocos eucariontes.

Surgencias: proceso físico generado por el estrés del viento sobre la superficie del océano, que en conjunto con el efecto de rotación de la tierra, causa que agua de la superficie se desplace hacia fuera de la costa y sea remplazada por agua de fondo. el agua subsuperficial puede provenir de profundidades entre 50 a 100 metros o más y se caracteriza por ser más fría que el agua superficial original y típicamente contiene altas concentraciones de nutrientes, principalmente fósforo, nitrógeno y sílice, así como bajo contenido de O_2 y alto de CO_2 .

Zona eufótica: es la porción de la columna del agua donde penetra la irradiancia (E_0) fotosintéticamente disponible y se considera que comprende desde la superficie hasta donde llega el 1% de E_0 .

RESUMEN

Estudios recientes han mostrado evidencia que contradice el esquema de pirámide trófica clásica (mayor biomasa autótrofa, sobre la biomasa heterótrofa), como representativo de áreas de surgencias, y plantean la posibilidad de una alternancia entre pirámide trófica clásica y pirámide trófica invertida (mayor biomasa de los componentes heterótrofos sobre la biomasa autótrofa), a causa de la variabilidad estacional de surgencias. La hipótesis de la que partió este trabajo fue que en el periodo de mayor intensidad de surgencias estaría estructurada una distribución de biomasa en forma de pirámide clásica, y en el periodo de menor intensidad de surgencias una distribución en forma de pirámide invertida. Se realizaron visitas mensuales de septiembre 2008 a octubre de 2009 a la zona de surgencias frente a Bahía Magdalena. En cada ocasión se efectuaron lances de CTD, y se recolectaron muestras de agua a cinco profundidades ópticas (100, 33, 10, 3.3 y 1%) para estimar la concentración de los nutrientes orgánicos e inorgánicos, clorofila *a*, abundancia y biomasa del femtoplancton (partículas virales), así como de los componentes autótrofos y heterótrofos del picoplancton, nanoplancton y microplancton. Se utilizó el análisis multivariado escalamiento no-métrico multidimensional (ENMM) para identificar las variables ambientales que influenciaron en mayor proporción en la distribución vertical y mensual de la abundancia y biomasa de los componentes planctónicos. Por medio de un diagrama TS se identificó la presencia de agua, Transicional, Subtropical Superficial y Ecuatorial. Se encontró que los componentes del picoplancton forman parte sustancial de la trama trófica planctónica en la zona de surgencias de Bahía Magdalena, ya que fueron los más abundantes durante todo el ciclo de estudio. La estructura de la comunidad respondió principalmente a la estacionalidad de surgencias. Durante el periodo de máxima intensidad de surgencias (marzo- junio 2009) se registraron las máximas concentraciones de nutrientes inorgánicos (fosfato y nitrato), clorofila *a*, abundancia y biomasa del nanoplancton autótrofo y heterótrofo, y máxima biomasa del microfitoplancton (70% de la biomasa total autótrofa), sugiriendo el predominio de la producción nueva. Durante el periodo de relajación de surgencias ocurrieron máximas concentraciones de nutrientes orgánicos, abundancias y biomasa de los componentes heterótrofos de la talla del picoplancton. La biomasa de los distintos componentes heterótrofos (individuales) nunca supero la biomasa total autótrofa (pirámide clásica) durante los catorce meses de estudio. Sin embargo, la biomasa heterótrofa integrada (todos los componentes) fue mayor que la biomasa autótrofa, sugiriendo el predominio de producción reciclada, principalmente durante el periodo de menor intensidad de surgencias, por lo que se cumple la hipótesis planteada. Los cocientes de biomasa entre componentes tróficos indican que el pastoreo y la lisis viral son dos procesos que significativamente afectan la variabilidad de la abundancia y biomasa de los organismos planctónicos ($\leq 200 \mu\text{m}$) y el flujo de carbono y energía entre los diferentes niveles tróficos en el área de surgencias frente a Bahía Magdalena.

ABSTRACT

A classic trophic pyramid with biomass of autotrophs bigger than biomass of heterotrophs is recognized in upwelling systems, contrary to what was reported in oligotrophic systems where heterotrophic biomass exceeds autotrophic biomass and their components structure an inverted pyramid. However, recent studies give contradictory evidence about a classic trophic pyramid as representative for upwelling systems. The hypothesis proposed in this work, was in period of maximum intensity of upwelling to find the structure trophic pyramid in classic shape and in the period weak intensity of upwelling events, the structure of the trophic pyramid in the inverted form. For this purpose we made monthly samplings during the period September 2008 to October 2009. On each survey, hydrographic data and water samples were collected from 5 levels of irradiance (100, 33, 10, 3.3 and 1%). For each sampling collection we estimated the concentration of nutrients (ammonia, nitrates, nitrites, phosphates, silicic acid and organic nutrients [N and P]) and chlorophyll *a*, there was also estimated abundances and biomasses of planktonic organisms different sizes fractions such as: femtoplankton (virio plankton) picoplankton (bacterioplankton and picophytoplankton) nanoplankton and microplankton.. T-S diagram show for the study period the presence of the transitional water, Equatorial subsurface water and Subtropical surface water. The microbial groups comprise substantial part of the food web in the upwelling system of Magdalena Bay. The picoplankton compounds was most abundant during the period study. The almost studied organisms are responding to environmental factors caused by the upwelling seasonality events. The maximum concentrations of inorganic nutrients and chlorophyll, as well maximum increases of abundance and biomasses of the autotrophic and heterotrophic nanoplankton, as well maximum microphytoplankton biomass (70% of the autotrophic biomass) indicating greater proportion of new production, were registered during the period of maximum intensity of upwelling events. Otherwise, higher organic nutrients concentration and larger abundances and biomasses of small planktonic size fraction (< 20 μm) were detected in the relaxation period of the upwelling events. The structure of the trophic pyramid, denote the autotrophic biomass was more than heterotrophic biomass, reason because a classic pyramid to find all study period. Nevertheless, the all heterotrophic biomass to exceed the autotrophic biomass in some months during the period of below intensity of upwelling events, indicating a greater proportion of recycled production. The relations between planktonic compounds, indicate that the grazing and viral lysis, affect the variability of the trophic compounds analyzed, what can consistently modify the carbon flows in the food web.

I INTRODUCCIÓN

El funcionamiento ecológico de cualquier ecosistema marino está basado en una serie de interacciones, tanto positivas como negativas, entre los diversos componentes bióticos y abióticos. Estas se llevan a cabo a diferentes escalas temporales (hora del día, estaciones, décadas, etc.) y velocidades (minutos, horas, etc.) e influyen en el hecho que un sistema presente determinadas características. Estas interacciones, en última instancia, conforman lo que se denomina como tramas tróficas (Barner & Mann, 1980). Las tramas tróficas influyen en el transporte y secuestro del carbono en los océanos, de tal forma que la energía suministrada por los productores primarios es transferida hasta niveles tróficos superiores de dos maneras: 1) a través de una cadena trófica herbívora sustentada por tallas grandes ($>20 \mu\text{m}$) de fitoplancton y 2) en una trama trófica microbiana, conformadas por tallas pequeñas ($<20 \mu\text{m}$), donde el carbono es transferido vía materia orgánica disuelta a bacterias y protozoarios y solo una pequeña parte del carbono producido fotosintéticamente llega a los niveles tróficos superiores. En este caso, la producción bacteriana es clave en el proceso del flujo del carbono vía materia orgánica disuelta (Ducklow, 2000).

En los últimos 25 años el conocimiento sobre la estructura de la trama trófica en el océano ha cambiado radicalmente (Barber, 2007). Los grandes paradigmas en este tema, sostenían que la cadena trófica herbívora era exclusiva de áreas altamente productivas (eutróficas) del océano (Pomeroy, 1974), donde el pastoreo juega un rol importante, debido a que se produce rápidamente hundimiento de pelotillas fecales (Michaels & Silver, 1988). En contraste, la dominancia de fotoautótrofos de talla pequeña (pico-nanoplancton) se consideraba como exclusiva de zonas oligotróficas, donde la producción favorecía e incrementa el reciclamiento de carbono en la columna del agua, a través del pastoreo para incorporar el carbono fijado por los productores primarios dentro de los niveles tróficos superiores (Azam *et al.*, 1983). Sin embargo, evidencia generada en años recientes, indica que la trama trófica microbiana también está presente como un elemento fundamental en regiones eutróficas (Barber & Hiscock, 2006), reconociéndose que la biomasa absoluta y

productividad del picoplancton autótrofo (PA) se ven favorecidas junto con las diatomeas, durante condiciones favorables de crecimiento (Barber & Hiscock, 2006).

El PA que está compuesto principalmente por tres grupos de autótrofos: *Phlorococcus*, *Synechococcus* y picoeucariontes, contribuye sustancialmente a la biomasa fotosintética total (entre el 30 al 50%) y a la producción de carbono exportado (Li *et al.*, 1983; Campbell *et al.*, 1994), siendo relevantes no solo en ambientes oceánicos abiertos, sino también en ambientes costeros eutrofizados donde las cianobacterias cocoides, llegan a aportar la mayor parte de la producción primaria neta (Murrell & Lores, 2004; Murrell & Caffrey, 2005). Por otro lado, el componente bacteriano heterótrofo es de suma importancia para la función de los ecosistemas, ya que en promedio sustenta cerca del 50% del flujo de la producción primaria, vía carbono orgánico disuelto (Ducklow, 2000; Nagata, 2000). Este flujo es transferido a través del pastoreo del microzooplancton y del mesozooplancton (Richardson & Jackson, 2007).

Una manera de comprender cómo funcionan las interacciones entre los niveles tróficos es a través del estudio de la biomasa en términos de carbono de los organismos planctónicos, debido a que el carbono es el principal componente de organismos heterótrofos y autótrofos, siendo utilizado ampliamente para hacer comparaciones específicas de biomasa y bioenergéticas (Menden & Lesard, 2000). Más que la abundancia, la biomasa representa la medición de cambios en los organismos provocados por la variabilidad de las condiciones en su medio ambiente, por lo que la documentación de la biomasa y de la diversidad biológica de los microorganismos en los sistemas acuáticos son de gran importancia cuando se evalúa el hábitat, enriquecimiento, dispersión y flujo de energía a través de la trama trófica (Menden & Lesard, 2000). En términos simples, la biomasa algal y el número de células son medidos para la conversión de carbono inorgánico a orgánico como depósito de alimento para otros niveles tróficos (Vollenweider, 1969). Asimismo, las estimaciones de carbono s

on generalmente usadas para cuantificar el metabolismo de la comunidad y la transferencia de energía en estudios funcionales de los sistemas acuáticos. Por consiguiente, la observación directa mediante microscopía es necesaria para la

documentación de la composición de especies y biomasa, ya que solo las medidas morfológicas pueden dar respuesta de la producción y acumulación de biomasa en respuesta a las variaciones ambientales sobre los organismos (Reynolds & Descy, 1996).

I.1 TRAMAS TRÓFICAS EN ÁREAS DE SURGENCIAS

En décadas pasadas, nuestro conocimiento de cómo se estructuraban las tramas tróficas en sistemas de surgencias, incluidas las zonas de surgencias de borde oriental (EBUEs, por sus siglas en inglés) de los océanos (Sistemas de la Corriente de California, Surgencias de Benguela y de la Corriente de Humboldt), estaba delimitado por los primeros estudios, en donde se afirmaba la existencia de pocos niveles tróficos compuestos por fitoplancton (fundamentalmente diatomeas > 20 μm), zooplancton de talla grande, peces pequeños y gran eficiencia en la transferencia de energía entre niveles como respuesta al enriquecimiento por nutrientes, debido al afloramiento vertical del agua profunda (Painting *et al.*, 1993). Esta concepción era producto del limitado conocimiento sobre la abundancia y la función de otros componentes microbianos en la transformación y transferencia de elementos biogénicos dentro de la columna del agua y/o al de conocimiento de diversos procesos que controlan la abundancia bacteriana en sistemas de surgencias, por ejemplo la lisis viral o la magnitud y variabilidad de la actividad de los protistas (Walsh *et al.*, 1981). No obstante, de manera paralela algunos estudios pioneros realizados en diferentes zonas de surgencias habían venido cuestionado específicamente la asociación entre la producción bacteriana y algal a través de la materia orgánica disuelta (Troncoso *et al.*, 2003; Cuevas *et al.*, 2004). Por lo que estudios recientes en áreas de surgencias, plantean que los cambios entre condiciones de enriquecimiento-agotamiento de nutrientes en estas regiones (ver referencias en Teira *et al.*, 2003) explicarían una alternancia en el tipo de trama trófica como respuesta a esta variabilidad ambiental. Esta situación conceptualmente consideraba cambios en la estructura de biomasa (pirámide trófica) de los componentes planctónicos, entre condiciones enriquecidas con una pirámide clásica,

y una pirámide invertida (Fig. 1) durante condiciones de concentraciones bajas de nutrientes (Gasol *et al.*, 1997):

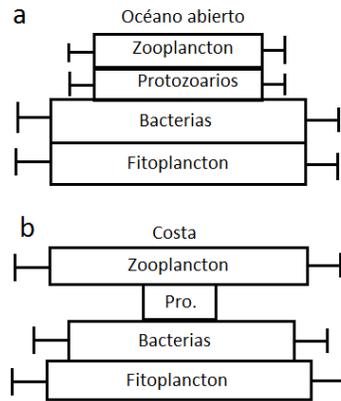


Figura 1 Tipos de pirámides tróficas en: a) océano abierto y b) zonas costeras modificado de Gasol *et al.* (1997).

Estudios realizados dentro de las zonas EBUEs, señalan que durante eventos de surgencias se encuentran valores máximos de biomasa de fitoplancton y producción nueva (Teira *et al.*, 2003; Vargas *et al.*, 2007), debido a la contribución relativamente mayor de células grandes (>20 μm), como diatomeas, a la biomasa de fitoplancton, promovida por el incremento en el suministro de nitrato (Reul *et al.*, 2005; Baltar *et al.*, 2009; Chávez & Messie, 2009; Varela *et al.*, 2010). En cambio durante el periodo de relajación de surgencias, con la disminución de la contribución de nitrato y la acumulación de la MOD, ocurre un aumento en la abundancia del nanoplancton y de las bacterias heterótrofas. Asimismo, se ha reportado la formación de un gradiente costa-océano donde las diatomeas son el grupo dominante del microfitoplancton, encontrándose principalmente en regiones cercanas a la costa y áreas de surgencias, en tanto que en regiones alejadas las diatomeas disminuyen e incrementan las tallas <5 μm , como el nanofitoplancton (Wetz & Wheeler, 2004; Sherr *et al.*, 2005). Sin embargo, en la Corriente de Humbolt, se ha documentado que gran parte del carbono fijado fotosintéticamente, es canalizado a través de la trama trófica microbiana, donde el pastoreo por parte de los micro-heterótrofos sobre el componente microbiano, juega un papel importante entre la alta productividad de los autótrofos y otros niveles tróficos, así como en la exportación de carbono orgánico

(Vargas & González, 2004; Anabalón *et al.*, 2007). De igual manera se ha puesto de manifiesto que, las abundancias del componente nanoplanctónico tanto autótrofo (nanodiatomeas) como heterótrofo son muy similares a lo largo del año, notándose el incremento de la abundancia de este componente de manera paralela a las tallas grandes del microfitoplancton (diatomeas) durante periodos de alta intensidad de surgencias (Cuevas *et al.*, 2004; Böttjer & Morales, 2007).

Particularmente los estudios realizados en el Sistema de la Corriente de California, señalan un aumento en la contribución del componente microbiano autótrofos (0.2 a 2 μm) a la biomasa y productividad de la comunidad fitoplanctónica concomitante con el incremento en la cantidad de nutrientes a la zona eufótica durante eventos de surgencias, (Díaz & Maske, 2000; Linacre *et al.*, 2010), cuya biomasa puede llegar a representar entre el 56 y el 71% de la biomasa autótrofa total (Marañón *et al.*, 2001). Soportando la evidencia que en las regiones de surgencias las tallas pequeñas de fitoplancton también contribuyen significativamente a la producción primaria en sistemas enriquecidos (Cuevas *et al.*, 2004; Worden *et al.*, 2004; Vargas *et al.*, 2007), donde la abundancia de la comunidad del microzooplancton participa como un importante mediador entre el fitoplancton pequeño y el macrozooplancton.

En cuanto a la zona de estudio, el área de surgencias frente a Bahía Magdalena, está sujeta a una alta variabilidad durante todo el año, dada por diferentes mecanismos principalmente por la ocurrencia de surgencias costeras. Para esta zona no existen antecedentes sobre las tallas pequeñas del fitoplancton (<2 μm). Sin embargo, se conoce que durante primavera-verano, cuando se intensifican los vientos del noroeste, las surgencias constituyen el mecanismo principal de enriquecimiento de la zona eufótica y promueve el crecimiento de microfitoplancton con predominio de diatomeas sobre el del nanoplancton (Martínez-López, 1993). Estas condiciones también han sido caracterizadas por altos valores de productividad primaria (0.31 $\text{gCm}^{-2} \text{d}^{-1}$) y concentraciones de clorofila *a* (4.5 mg Cl a m^{-3}) en la superficie (Longhurst *et al.*, 1967; Walsh *et al.*, 1977; Gaxiola *et al.*, 1987; Zuria-Jordan *et al.*, 1995; Martínez-López & Verdugo-Díaz, 2000). Además de las surgencias, algunos otros mecanismos pueden favorecer los incrementos de

producción del fitoplancton en la zona ya que esta se caracteriza por presentar intensas corrientes, procesos de mezcla, causados por las corrientes de marea, donde estos procesos influyen de manera importante en los aspectos físicos y biológicos del ecosistema pelágico en la región, permitiendo el transporte esporádico de fitoplancton y zooplancton (Martínez-López, 1993; Zaytsev *et al.*, 2003, 2007; Robinson *et al.*, 2007). Asimismo, la ocurrencia de frentes termohalinos han sido ampliamente documentados y asociados a incrementos de la productividad primaria en otras regiones del mundo (Alldredge & Hamner, 1980; Sims & Quayle, 1998; Brodeur *et al.*, 2000, Vlietstra *et al.*, 2005). Mientras que en otoño-invierno, con el cambio del patrón de circulación atmosférica y de corrientes, se establecen los vientos provenientes del sureste, disminuye las surgencias y el área se ve influenciada por agua de origen tropical y subtropical (Longurst *et al.*, 1967). Estas condiciones favorecen la presencia de dinoflagelados (Estrada & Blasco, 1979; Martínez-López & Verdugo-Díaz, 2000), así como la dominancia de tallas menores a 20 μm sobre el microfitoplancton, lo que repercute en una reducción de la clorofila a hasta en 50% (Gaxiola *et al.*, 1987; Martínez-López & Verdugo-Díaz, 2000; Martínez-López *et al.*, 2010). Asimismo bajo las condiciones oligotróficas prevalecientes en esta temporada se incrementa la materia orgánica detrítica (Martínez-López *et al.*, 1995), lo que sugiere un porcentaje importante de producción regenerada, posiblemente mediada por una mayor participación de los componentes de la trama trófica microbiana.

En este sentido el patrón de variación anual de los cocientes entre la biomasa heterótrofa y la autótrofa puede ser un valioso indicador del la ruta predominante de carbono de un ecosistema, ante los cambios en las concentraciones de nutrientes en la columna de agua. En esta tesis se plantea la hipótesis que durante el periodo con mayor intensidad de surgencias en la zona, donde existe un enriquecimiento de nutrientes a la zona eufótica (periodo eutrófico) que establece una trama trófica dominada por la biomasa autótrofa (principalmente especies de fitoplancton $>20 \mu\text{m}$) definiendo una estructura de biomasa planctónica en pirámide clásica. En tanto que en el periodo de menor intensidad de surgencias, cuando no existe un enriquecimiento por nutrientes suministrado por estos eventos, podría estarse

presentando una forma de pirámide invertida sustentada por una trama trófica microbiana y mayores biomásas de organismos heterótrofos. Por estas razones este trabajo está enfocado a entender la participación de los componentes autótrofos (picoplancton, nanofitoplancton y microfitoplancton) y su contraparte heterótrofa (bacterias, virus, nanozooplancton y microzooplancton) en la estructuración de la trama trófica planctónica (componentes entre 0.02 y 200 μm) como respuesta a la variabilidad ambiental.

II OBJETIVOS

II.1 OBJETIVO GENERAL.

Establecer la estructura de la pirámide trófica planctónica ($\leq 200 \mu\text{m}$) en una zona de surgencias costeras, así como las variables ambientales que regulan su variabilidad temporal.

II.1.1 Objetivos específicos.

- 1.- Estimar mensualmente la concentración de nutrientes orgánicos e inorgánicos en la zona eufótica.
- 2.- Estimar mensualmente la abundancia y distribución de los componentes autótrofos y heterótrofos en la zona eufótica.
- 3.- Estimar mensualmente la biomasa heterótrofa y autótrofa y definir la estructura de la pirámide trófica.

III AREA DE ESTUDIO

III.1 HIDRODINÁMICA DE LA ZONA

El borde oeste de la península de Baja California forma parte del sistema de la Corriente de California, una de las zonas más productivas en el mundo (Ronden, 1971), debido a la ocurrencia de eventos de surgencias costeras, promovidos por los vientos provenientes del noroeste principalmente. Estos eventos tienen efectos importantes sobre todos los parámetros físicos del agua, incluyendo la estructura termohalina y la circulación tridimensional promoviendo condiciones favorables para el desarrollo del ecosistema. (Zaytsev *et al.*, 2003). Esta región se encuentra situada en una zona delimitada al este de la zona oceánica transicional en la zona Norte del Pacífico, donde confluyen distintas masa de agua como: masa de Agua Subártica, llevada por la Corriente de California (CC) que es fuerte entre los meses de marzo a junio, Agua tropical Superficial (ATs) y Agua Subtropical Superficial, que provienen del sureste y oeste de la península (Lynn & Simpson, 1987; Hickey, 1998). Debido a la confluencia de estas masas de agua se ha documentado la formación de frentes termo-halino, en la zona adyacente a Bahía Magdalena (Martínez-López, 1993; Bakun, 1996; Zaytsev *et al.*, 2007). Asimismo a un nivel subsuperficial fluye la Contracorriente de California (CCC), que transporta masa de Agua Ecuatorial Subsoperfial (AESs) (Durazo & Baumgartner, 2002) y a una profundidad mayor de 500 m se presenta otra masa de agua conocida como Agua Intermedia del Pacífico (AIP), que se hunde en el Pacífico Norte (Talley, 1993). La influencia de estas masas de agua se considera que varían desde escalas temporales hasta decadales (Durazo & Baumgartner, 2002), donde su intercambio entre la zona costera y el océano abierto, es crucial para la determinación de condiciones biológicas y la evolución del ecosistema costero (ver referencias en Durazo *et al.*, 2010).

III.2 SITIO DE ESTUDIO

El área de surgencias estudiada situada al suroeste de la península de Baja California México, se caracteriza por una alta complejidad oceanográfica que complica una clasificación clara de la misma (Tibby, 1941; Ronden, 1971). Parte de

esta complejidad se debe a que se encuentra localizada en la zona aledaña al sistema lagunar de Bahía Magdalena-Almejas, cuya extensión es de 1390 km². Se encuentra influenciada por intensas corrientes y procesos de mezcla, causados por las corrientes de marea, y por eventos de surgencias costeras permanentes, no solo debido a la presencia de la Corriente de California y a los vientos del noroeste, sino también a las fuerza de los vientos locales ligado a la topografía propia de la zona, presentando altas fluctuaciones diarias de estos eventos que solo en raras ocasiones exceden los 120 m⁻³ s⁻¹/100 m de línea de costa permitiendo el suministro de nutrientes a esta zona (Zaytsev *et al.*, 2003). El subsecuente incremento de biomasa fitoplanctónica y zooplanctónica es comúnmente observado en estas áreas (ver referencias en Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2007), lo que les da la característica de ser altamente productivas.

Aparentemente en el área de estudio existe una alta interacción con Bahía Magdalena a través de su boca debido a las intensas corrientes de marea que modifican la circulación de la misma y del complejo lagunar de Bahía Magdalena-Almejas (Zaytsev *et al.*, 2003, 2007; Robinson *et al.*, 2007; Gómez-Gutiérrez *et al.*, 2007). Estos flujos en la boca de Bahía Magdalena, permiten la importación de altas concentraciones de nutrientes ligados a surgencias (Acosta-Ruíz & Lara-Lara, 1978; Guerrero-Godinéz *et al.*, 1988). Sin embargo, hasta la fecha ha quedando pendiente de documentar el balance importación exportación de componentes fitoplanctónicos y microbianos.

IV MATERIALES Y MÉTODOS

IV.1 TRABAJO DE CAMPO

El sitio de estudio ($24^{\circ} 31' 13.766''\text{N}$ y $112^{\circ} 06' 7.816''\text{W}$) se ubica en la zona aledaña al sistema lagunar de Bahía Magdalena (BAMA) (Fig. 2), particularmente al noroeste de la Boca de Bahía Magdalena con una profundidad de 90 m. Donde se encuentra anclada una boya oceanográfica de registro continuo de presión parcial de bióxido de carbono (pCO_2), salinidad y temperatura, del Programa Mexicano del Carbono.

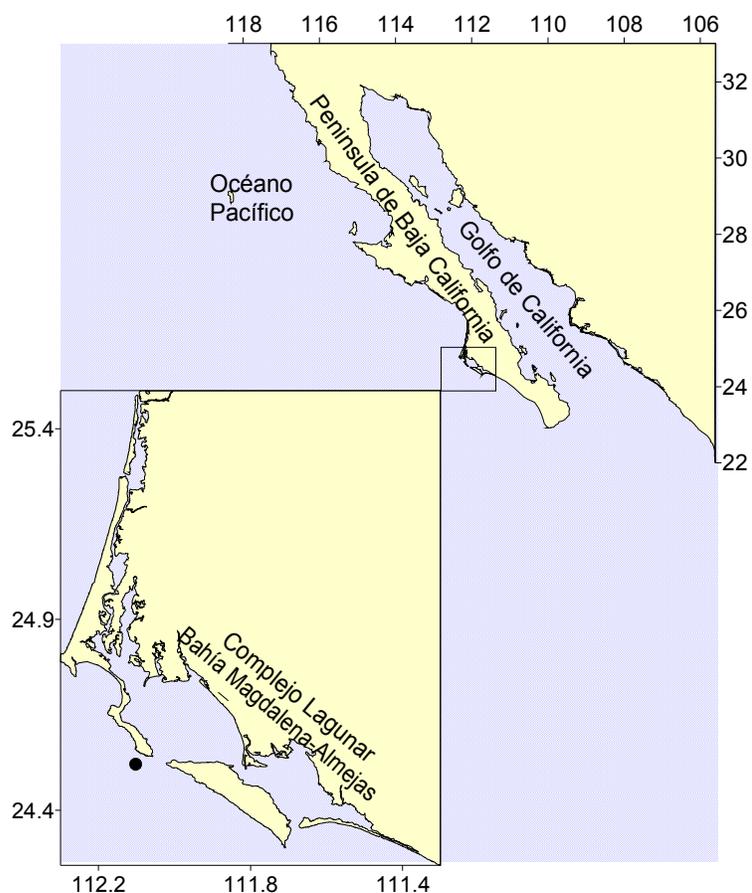


Figura 2 Ubicación del área de estudio y estación oceanográfica donde se realizó la serie de tiempo en un ciclo anual. El símbolo (●) representa el sitio de colecta de muestras, donde se encuentra anclada la boya de registro continuo.

El periodo de estudio comprendió un ciclo anual entre septiembre de 2008 y octubre de 2009. En este periodo se realizaron muestreos mensuales, efectuándose en cada ocasión un lance de CTD (Seabird SB09) a 86 m para obtener datos de

conductividad, temperatura y profundidad, así como una hidrocala. Previamente a realizar la hidrocala se tomó la lectura del disco de Secchi para calcular las profundidades ópticas (100%, 33%, 10%, 3.3% y 1.0%) a las cuales se colectaron las muestras de agua, mediante una botella Niskin de 5 litros.

Las diferentes profundidades ópticas se calcularon a según la expresión de Lambert-Beer:

$$E_z = E_o \cdot e^{-k_d z} \quad (2) \quad \text{de donde} \quad z = \frac{\left[\ln \left(\frac{E_o}{E_z} \right) \right]}{K_d} \quad (3)$$

Donde: E_o representa el total de la irradiación superficial y por lo tanto tiene un valor igual a 100. E_z representa la irradiancia a las profundidades ópticas de 100, 33, 10, 3.3 y 1.0%. y K_d es el coeficiente de atenuación de la luz difusa (K_d)

Las muestras de agua recolectadas en cada muestreo fueron utilizadas para la determinación de clorofila *a* (Cla), la concentración de nutrientes inorgánicos como: amonio (NH_4^+), nitritos (NO_2^-), nitratos (NO_3^-), fósforo reactivo (PO_4^{3-}) y ácido silícico (SiO_2), así como para la determinación de nutrientes orgánicos disueltos como: urea ($\text{CO}(\text{NH}_2)_2$), nitrógeno (NOD) y fósforo (POD). Adicionalmente, en frascos se tomaron muestras para la cuantificación de los componentes: partículas similares a virus (PSV), pico, nano y del microplancton (Tabla 1).

Tabla 1 Volumen y reactivo utilizado en la fijación de muestras recolectadas para el análisis de los grupos planctónicos estudiados.

Grupo	Cantidad de muestra (ml)	Fijador
Microplancton	100	Lugol y formol
Picoplancton autótrofo (PA) y nanoplancton autótrofo (NA) y heterótrofo (NH)	250	Gluteraldehído
Bacterias heterótrofas (BH) y PSV	100	Formol

Todas fijadas al 1% como concentración final.

Todas las muestras fueron trasladadas al laboratorio de fitoplancton en CICIMAR- IPN, en frío y protegidas de la luz.

IV.2 TRABAJO DE LABORATORIO

IV.2.1 Nutrientes

En el laboratorio se procedió a la filtración por gravedad a través de filtros de fibra de vidrio Whatman (GF/F 0.7 μm) precombustionados (550°C por 20 minutos) e inmediatamente se procedió a separar dos submuestras; una para la determinación del amonio (Solórzano, 1969) y otra para la determinación de Urea (Mulvena & Savidge, 1992). Posteriormente se aplicó vacío para terminar la filtración y el filtro fue utilizado para la determinación de clorofila *a* (Cla) siguiendo el método de Strickland & Parsons (1972). Las filtraciones se realizaron en un ambiente reducido de luz para prevenir la degradación de la clorofila en el filtro. En tanto que el resto de la muestra filtrada se almacena en congelador a una temperatura de -20°C, hasta la determinación del resto de los nutrientes. Los nitratos se analizaron según lo recomendado en el método de Murphy & Riley (1962) modificado por Grasso & Kremling (1964) y Armstrong *et al.* (1976). Los nitritos se determinaron con el método de Shinn (1941) aplicado a agua marina por Bendschneider & Robinson (1952); el fósforo reactivo según lo descrito por Murphy & Riley (1962) y el ácido silícico se determinó de acuerdo al método modificado por Riley (1963). En cuanto a los valores de la concentración de nitrógeno y fósforo total disueltos, fueron determinados mediante el método propuesto por Valderrama (1981). Las formas orgánicas del nitrógeno (NOD) se obtuvieron por la diferencia entre las concentraciones totales y las formas inorgánicas. Todas las lecturas de los nutrientes y de la clorofila fueron realizadas en un espectrofotómetro marca Perkin Elmer lambda 25.

IV.2.2 Clorofila *a*

La concentración de la clorofila *a* se obtuvo utilizando las ecuaciones propuestas por Jeffrey & Humphrey (1975):

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

Para calcular la concentración:

$$\text{mg Cla m}^{-3} = (\text{Cla} \cdot v)/(V \cdot l).$$

Dónde:

[Cla] = Concentración de clorofila a

v = Volumen de acetona en ml (10 ml).

V = Volumen de la muestra filtrada en litros

l = longitud del paso de luz de la celda

IV.2.3 Cuantificación del Picoplancton autótrofo (PA)

Se filtraron entre 25 y 60 ml de cada muestra en filtros de policarbonato de 0.2 μm de luz de malla. Al terminar cada filtración la torre de filtración se enjuagó con 500 μL de agua destilada estéril para recuperar los organismos que pudieran haberse adherido a las paredes de la torre de filtración, se aplicó presión de vacío hasta que el filtro quedara lo más seco posible, no se utilizó fluorocromo para la tinción. Las filtraciones se realizaron en un ambiente reducido de luz. Posteriormente se procedió al montaje del filtro, donde se colocó una gota de aceite de inmersión de baja fluorescencia en un portaobjetos, se colocó el filtro y se aseguró de que este quedara totalmente cubierto por el aceite, se colocó un cubreobjetos y se le aplicó una ligera presión con unas pinzas para eliminar todas las burbujas del filtro. Se procedió inmediatamente a su conteo o en caso de no poderse llevar a cabo su análisis las laminillas se colocaron en una caja de preparaciones y se conservaron a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta su conteo. Los conteos fueron realizados a través de la técnica directa de epifluorescencia, bajo un microscopio de epifluorescencia (Olympus BX60) a una amplificación de 1000X, bajo emisión de longitudes de onda entre azul y violeta (λ : 420-440nm) (MacIsaac & Stockner, 1993), donde las células se distinguieron por autofluorescencia color naranja, debido a la clorofila a (Hobbie *et al.*, 1977). Estas células se contaron en campos aleatorios hasta reunir por lo menos 200 células por filtro, contándose a todos los organismos dentro de la retícula (1.0 cm^2), colocada en el ocular del microscopio. En el caso de aquellas células que quedaran en las orillas, se consideraron en la cuenta a los que estuvieran dentro de la retícula en un 50%.

IV.2.4 Cuantificación de las bacterias heterótrofas (BH) y partículas similares a virus (PSV)

Se filtraron entre 5 y 6 ml por muestra. La filtración se realizó a través de filtros ANODISC de óxido de aluminio de 0.02 μm y se utilizó un filtro de soporte de fibra de vidrio de 0.45 μm , los cuales se humedecieron con $\sim 200 \mu\text{l}$ de TE (Tris-HCl 10 mM, EDTA 1 mM pH 8) y se procedió a la filtración de la muestra, una vez que los filtros se secaron se pusieron sobre portaobjetos y se agregó a cada filtro 70 μl de SYBR Gold (concentración final 2.5X) como fluorocromo y se dejaron en contacto con el colorante durante 15 minutos, posteriormente los filtros se colocaron en el soporte del filtro y se realizaron dos lavados con $\sim 500 \mu\text{l}$ de TE, según la metodología descrita por Noble & Fuhrman (1998), Chen & Wang (2007) y Chen *et al.* (2001) con algunas adecuaciones realizadas en el laboratorio de microbiología de CICIMAR, tales como tiempo de exposición al colorante y manejo de los filtros. Finalmente se esperó un lapso de tiempo hasta que los filtros quedaran totalmente secos, y se procedió al montaje de la misma manera que para PA y se cuantificó inmediatamente o en su defecto se conservaron las laminillas en una caja de preparaciones y se almacenaron a -20°C . Su conteo se realizó bajo una emisión de luz azul (λ : 420-440 nm), donde se distinguieron entre el total de bacterias procariotas y partículas similares a virus (PSV) por su tamaño, ya que ambos presentan una fluorescencia color verde manzana, Se contaron por lo menos 300 células de cada grupo por filtro. Para el cálculo del componente bacterioplanctónico heterótrofo (BH) se realizó la sustracción de la densidad de PA a la densidad de picoplancton total teñido con SYBR Gold.

IV.2.5 Cuantificaciones de nanoplancton autótrofo (NA) y nanoplancton heterótrofo (NH)

En el caso del nanoplancton, se filtraron entre 40 y 100 ml de cada muestra, a través de un filtro de policarbonato de 0.8 μm de luz de malla, se utilizó un filtro base de fibra de vidrio Whatman de 0.45 μm de tamaño de poro, antes de la filtración el filtro se humedeció con $\sim 500 \mu\text{L}$ de la solución de Tris-HCl 0.1 M, se aplicó presión de vacío para quitar el exceso del líquido y se comenzó a filtrar la muestra, después de la filtración se colocaron 500 μl primulina, fluorocromo utilizado para la tinción y se

dejo reposar por 15 minutos, se filtró y se colocaron otros 500 µl de primulina dejándose reposar por 10 minutos. Pasado ese tiempo, se filtraron y se realizaron dos lavados con ~500 µl de la solución de Tris-HCl 0.1 M para recuperar todos los organismos adheridos a las paredes de la torre de filtración, se filtró la solución hasta que el filtro quedara lo más seco posible. Posteriormente se realizó el montaje del filtro de la misma manera que para los otros grupos. Se procedió inmediatamente al conteo o en su defecto las laminillas fueron almacenadas en una caja de preparaciones y conservadas a -20 °C hasta su conteo. Los conteos se realizaron bajo emisión de un filtro multibanda de λ : 360 – 730 nm para el recuento total de organismos entre la tallas de 2 a 20 µm ya que tanto autótrofos como heterótrofos presentaron una fluorescencia color verde pálido (Sher & Sherr, 2005) bajo este filtro. Se contaron por lo menos 100 individuos por filtro. Para distinguir a los autótrofos se cambio el espectro de banda a emisión roja (λ : 600 a 700) donde los autótrofos (NA) tuvieron una fluorescencia roja brillante por la presencia de clorofila *a* y los heterótrofos (NH) una fluorescencia mas tuene debido al fluorocromo.

La estimación de la abundancia de NH, se realizó de la siguiente manera: $NH = NT - NA$ (Células ml⁻¹) - NA (células ml⁻¹).

Para calcular la abundancia de los organismos en la muestra de cada grupo, se realizaron los siguientes cálculos, expresadas en:

Células ml⁻¹ = $N \times F \times D / V$ En donde:

N = Número de células promedio por retícula.

F = Área de filtración (πr^2) / Área de la retícula (para el nanoplancton y el picoplancton autótrofo: 201.06/0.01= 20106 y para bacterias heterótrofas: 298.64/0.01= 29864)

D = Inverso de la dilución

IV.2.6 Cuantificación del microplancton

La cuantificación de este componente se realizó a través de la técnica de Utermöhl (Hasle, 1978), utilizando una cubeta de sedimentación de 25 ml de capacidad. Cada muestra se dejó sedimentando por 24 horas, los conteos se realizaron bajo microscopio óptico invertido (Olympus CK41), a través de un barrido de todo el fondo de la cubeta de sedimentación, identificando y contando cada uno de los organismos entre las tallas 20 y 200 μm que estuvieran presentes, incluyendo a los grupos del microzooplancton como ciliados desnudos y tintínidos. En el caso de los ciliados desnudos se cuantificó por separado, al ciliado autótrofo *Miryonecta rubra*. Los cálculos de abundancia se expresaron en número de células l^{-1} .

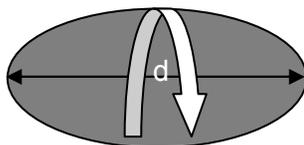
IV.2.7 Estimación de la biomasa

Picoplancton

Para este componente se utilizaron factores directos de contenido de carbono por célula, multiplicando éste por la abundancia en cada componente. Cianobacterias: 0.25 pg C cél^{-1} (Li *et al.*, 1992), bacterias: 0.02 pg C cél^{-1} (Kirchman *et al.*, 1993) y virus: 0.08 fg C cél^{-1} (Bratbak *et al.*, 1992), dichos factores consideran a las células en forma de esfera.

Nanoplancton

El biovolumen de nanoplancton tanto autótrofo como heterótrofo fue calculado como el producto de la abundancia y el volumen de las células, estimado por sus dimensiones (largo y ancho) y aproximado a un cuerpo geométrico esferoidal ($V = \frac{\pi}{6} (d^2) \cdot (h)$):

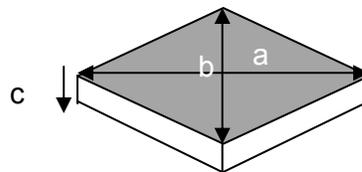


Se midieron 40 células de cada muestra, tanto del componente autótrofo como del componente heterótrofo, de las 40 células medidas de cada filtro se realizó un promedio del biovolumen calculado. La biomasa en términos de carbono se estimó

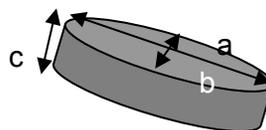
asumiendo un contenido de carbono de $0.22 \text{ pg C } \mu\text{m}^3$ (Brosheim *et al.*, 1987) tanto para heterótrofos como para autótrofos.

Microplancton

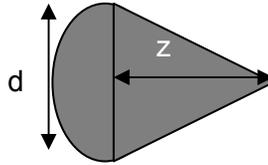
Se midieron las especies numéricamente dominantes ($>1000 \text{ cél L}^{-1}$) en cada estrato y mes. Cada una de estas especies seleccionadas se relacionó con diferentes cuerpos geométricos de acuerdo con Vadrucci *et al.* (2007). A partir de esta asociación con una figura geométrica, se realizaron las mediciones correspondientes al cuerpo geométrico seleccionado. Entre estas se encuentran por ejemplo, las especies del género *Pseudo-nitzschia* que se equipararon a un prisma sobre base paralelogramo y se calculó su biovolumen de acuerdo con las siguiente ecuación: ($v = \frac{1}{2} \cdot a \cdot b \cdot c$), para este caso se realizaron tres mediciones, donde se incluyó, ancho (b) y profundidad de cada célula (c), para lograr estas mediciones, cada organismo fue posicionado en vista valvar y conectiva:



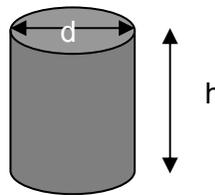
Las especies de *Chaetoceros lorenzianus*, *Chaetoceros curvisetus*, *Chaetoceros decipiens*, *Chaetoceros brevis*, *Chaetoceros compressus*, *Chaetoceros wighamii*, *Eucampia cornuta* y *Eucampia zodiacus*, se asemejaron a un prisma sobre base elíptica, para este cuerpo geométrico se realizó medición del ancho (a) y largo (b) de cada célula en vista conectiva, la tercera medición fue tomada como la mitad de la medición del ancho, debido a que es casi imposible colocar a las células en posición valvar como en el caso anterior, no obstante se lograron obtener algunas medidas en unas pocas de aquellas células que se encontraban en posición valvar. Su biovolumen fue calculado de acuerdo a la siguiente ecuación ($v = \frac{\pi}{4} \cdot a \cdot b \cdot c$).



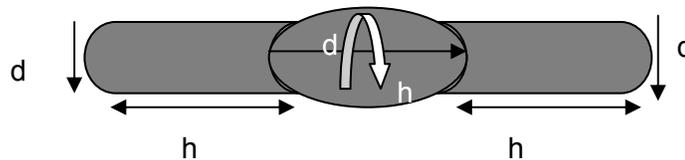
Para *Prorocentrum gracile* y *Asterionellopsis glacialis*, se igualaron a un cono+ media esfera, donde se realizaron las mediciones del largo (z) y ancho (d) de las células, realizadas en vista valvar, y se calculó su biovolumen de acuerdo a la siguiente ecuación: ($v = \pi/12 d^2 \cdot (z + d)$):



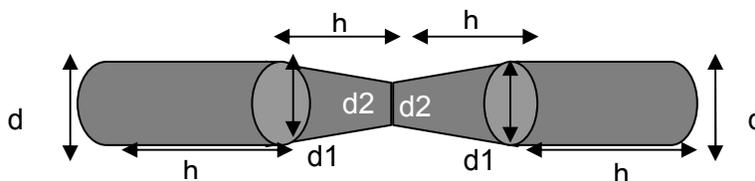
Rizosolenia chunii, *Skeletonema constatum*, *Guinardia delicatula*, *Guinardia striata*, *Guinardia flaccida*, *Thalassiosira subtilis* y *Corethron hystrix* se asemejaron a un cilindro, para esta forma geométrica únicamente se midió el largo (h) y ancho de las células (d), vistas en posición valvar o conectiva, y su biovolumen fue calculado de acuerdo a la siguiente ecuación ($v = \pi/4 \cdot d^2 \cdot h$):



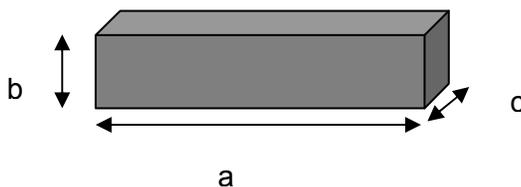
Para dos especies particulares se optó por utilizar una combinación de cuerpos geométricos: *Cyilindrotheca closterium*, se asemejó con una combinación de una esferoide + dos cilindros donde las mediciones de las células se realizaron en visión valvar o conectiva de cada célula, y su biovolumen fue calculado de acuerdo a la siguiente ecuación: $v = \left(\frac{\pi}{6} \cdot d^2 \cdot h\right) + \left(\frac{\pi}{2} \cdot d_{1/2}^2 \cdot h_{1/2}\right)$:



Para *Ceratium fusus* a dos cilindros + dos conos truncados, donde se realizaron las mediciones de las células en vista valvar o conectiva, y su biovolumen fue calculado mediante la siguiente ecuación: $v = \left(\frac{\pi}{4} \cdot d^2 \cdot h\right) + \left(\frac{\pi}{4} \cdot d^2 \cdot h\right) + \left(\frac{\pi}{12} \cdot (d_1^2 + d_1 d_2 + d_2^2) + (d_1^2 + d_1 d_2 + d_2^2)\right)$:



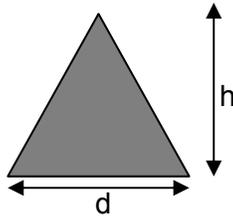
Por último *Thalassionema frauenfeldii*, se asemejó a un paralelepípedo, donde las mediciones de las células se realizaron tanto en posición valvar y conectiva para medición de su ancho (c), fondo (b) y largo (a). El biovolumen fue calculado mediante la siguiente ecuación: $(V=\pi/12 \cdot h \cdot (d1^2+d1 \cdot d2+d2^2))$; $v = \pi/12$



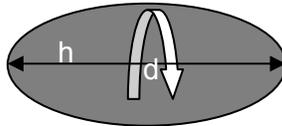
Se midieron 30 individuos de cada especie como base, o en su defecto se midieron por lo menos 5 individuos de las especies que fueran dominantes y que estuvieran presentes en cada muestra, en el caso particular de *Ceratium fusus* se midieron las 30 células de una muestra proveniente de un florecimiento de marea roja en julio del 2009 del puerto de López Mateos, en este caso la combinación de cuerpos geométricos seleccionado fue propuesto al no encontrar una alternativa en la literatura.

Se utilizó el biovolumen obtenido, para la conversión de biomasa a carbono, multiplicando por diferentes factores de conversión, los cuales fueron cuidadosamente seleccionados a través de una exhaustiva revisión bibliográfica. Para el grupo de diatomeas se aplicó una corrección debido al efecto del fijador (1.3* volumen) (Montagnes *et al.*, 1994) y para obtener la biomasa a carbono por célula se utilizó la siguiente relación: $\text{pg C cél} = 0.288 \times \text{volumen}^{0.811}$ propuesta por Menden & Lesard, 2000. Para los dinoflagelados se utilizó una relación de $\text{pg C cél} = 0.760 \times \text{volumen}^{0.819}$ (Menden & Lesard, 2000).

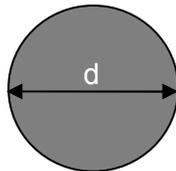
Para el microzooplancton, se midieron tanto tintínidos como ciliados desnudos, asemejándolos con 3 diferentes cuerpos geométricos para los cuales solo se realizaron dos mediciones, largo (h) y ancho de las células (d), y su biovolumen fue calculado de acuerdo a las siguientes ecuaciones, como $(V=\pi/12 \cdot d^2 \cdot h)$:



Esferoide ($V= \pi/6 \cdot d^2 \cdot h$):



y esfera ($V=\pi/6 \cdot d^3$):



Se aplicó un factor de conversión a carbono para tintínidos de $444.5+0.053VL$ (volumen de la lorica) propuesto por Verity & langdon (1984) y de $0.19 \text{ pg C } \mu\text{m}^3$ (Putt & Stoecker, 1989) para ciliados desnudos.

IV.3 ANÁLISIS DE DATOS.

Se obtuvo la serie de datos por hora del índice de surgencias de las coordenadas $24^\circ\text{N } 113^\circ\text{W}$ (Bakun & Nelson, 1977) para el periodo de estudio, realizando el promedio mensual de los datos obtenidos de la pagina web <http://www.pfeg.noaa.gov/products/PFEL/modeled/indices/upwelling/>. Estos datos fueron utilizados para la construcción de graficas de la variabilidad del diaria y mensuales del índice de surgencias.

Se utilizaron los paquetes de computo Excel 2007, para capturar todos los datos obtenidos tanto en el campo como de laboratorio, dichos datos fueron utilizados para realizar el diagrama TS, asimismo a través de este programa se realizó la estimación de los valores integrados hasta 69 m de las variables biológicas y químicas. Para realizar la interpolación de las distribuciones espacio-temporales de las variables ambientales y biológicas, se utilizó el paquete de computo Surfer 8, y

por último se utilizó el programa Sigma-Plot 8 para la realización de graficas de los valores integrados mensuales de las variables biológicas y químicas, así como de las variables ambientales.

IV.3.1 Pirámides tróficas.

Una vez estimada la biomasa (carbono por célula) de cada grupo taxonómico, esta se multiplicó por su abundancia en cada profundidad. En el caso de las abundancias de los componentes del picoplancton y del nanoplancton, fueron transformadas a células por litro para homogenizar todas las unidades, al igual que los pg de carbono por célula por las abundancias, posteriormente al obtener los pg C l⁻¹, se procedió a convertir estas primero a mg C l⁻¹ y después a mg C m⁻³ para estimar el valor integrado hasta 69 m de la biomasa de cada uno de los grupos taxonómicos tróficos, obteniéndose como resultado final mg C m⁻² de cada mes. En el caso de las especies menos abundantes (<1000 cél l⁻¹) de los grupos del microfitoplancton, (dinoflagelados, diatomeas y silicoflagelado), se obtuvo su biovolumen de la literatura y se clasificaron en la sección de “otros microautótrofos”, sus valores fueron sumados junto con la biomasa de las especies medidas para poder obtener el total de la biomasa de este grupo. Para conocer la contribución de cada una de las especies medidas, así como la del grupo de “otros microautótrofos” se determinó también el valor integrado de cada una hasta 69 m. Y por último se realizó una normalización de cada biomasa integrada de los componentes heterótrofos relativa a la biomasa total integrada de los autótrofos, y así tomar como base de la pirámide la biomasa autótrofa total , utilizando este valor como una referencia.

IV.3.2 Análisis estadístico.

Debido a que se utilizaron múltiples variables de distintos grupos taxonómicos, así como variables ambientales físicas, químicas y biológicas, al menos alguna de estas pudiera no cumplir con los criterios de homostaticidad de los datos por lo cual se optó por utilizar un método multivariado denominado escalamiento no-métrico multidimensional (ENMM), utilizando la técnica de Bray- Curtis (Sorensen) para medir la distancia entre especies a lo largo de los gradientes de las variables ambientales

usando el programa de computo PC-ORD (ver. 4.27). Esta técnica fue usada para definir el modo de variabilidad multidimensional e identificar las variables ambientales con mayor influencia en la distribución espacio-temporal de la abundancia y biomasa de las tallas del pico-, nano- y microplancton durante septiembre 2008-octubre 2009. Para esto se utilizaron tres matrices, 2 matrices de grupos funcionales; una de abundancia y otra de biomasa, que incluyeron 14 meses x 8 grupos funcionales de las 5 profundidades ópticas de muestreo. A ambas matrices biológicas, se les realizó transformación de datos con una relativización general: $(X_{ij}/(\sum X_j^*p) \times 1/p)$ donde X_{ij} = al valor en el renglón i y la columna j y $p = 1$. La matriz de variables ambientales incluyó a 15 variables como columnas x 14 meses como filas en las 5 profundidades ópticas. 12 de estas variables fueron cuantitativas (nutrientes como: NH_4 , NO_2+NO_3 , PO_4 , SiO_2 , NOD, POD y urea, temperatura, surgencias, nitraclina, fosfoclina, silicaclina) y 3 fueron variables categóricas: surgencias intensas ($>70 \text{ m}^{-3} \text{ s}^{-1}$ por 100 m de línea de costa) y surgencias débiles ($<70 \text{ m}^{-3} \text{ s}^{-1}$ por 100 m de línea de costa), periodo frío ($<20 \text{ }^\circ\text{C}$) y cálido ($>20^\circ\text{C}$) y profundidad de muestreo (cinco profundidades ópticas). Estas variables categóricas también fueron utilizadas como hipótesis propuestas mediante la exploración de los datos en la serie de tiempo. Para resolver estas hipótesis se utilizó el procedimiento de permutación de multi-respuesta (PPMR) para probar que si existe un efecto significativo de los periodos de surgencias fuertes y débiles, periodo cálido y frío y probar si existen diferencias entre las 5 profundidades ópticas sobre la biomasa y abundancia de los grupos funcionales tróficos. El análisis indicador de especie (ISA) fue usado para describir que grupos biológicos tuvieron una significancia estadística en cada una de las hipótesis que fueron significativas, utilizando la prueba de significancia con la técnica de aleatorización de Monte Carlo (Dufrene & Legendre, 1997; McCune *et al.*, 2002).

Por último y para explorar las relaciones tróficas o de control entre los componentes biológicos analizados, se determinaron cocientes, tales como virus: microorganismos (Wommack & Colwell, 2000), nanozooplancton: picoplancton (Sanders *et al.*, 1992) y microzooplancton: microorganismos.

V RESULTADOS

V.1 VARIABLES AMBIENTALES

V.1.1 Zona eufótica

La máxima profundidad (92m) de la zona eufótica se encontró en enero 2009 y la menor (12m) en el mes de junio del 2009 (Fig. 3).

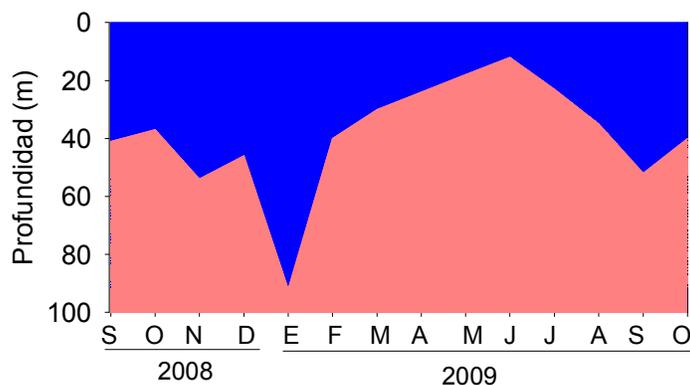


Figura 3 Profundidad de la zona eufótica (azul), definida como la profundidad en donde se encontró el 1% de irradiancia superficial durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena.

V.1.2 Temperatura y salinidad superficial

La temperatura superficial varió entre 17 a 27 °C, las temperaturas más bajas se registraron durante los meses de febrero a junio del 2009, en tanto que los valores más altos se observaron de septiembre a noviembre del 2008 y entre julio a octubre del 2009, observándose diferencias interanuales en el último periodo con valores superiores en 2009. Durante el periodo estudiado fue notable que los valores de salinidad y la temperatura variaron de manera similar, registrándose los valores más bajos durante el periodo de mayor intensidad de surgencias (Fig. 4).

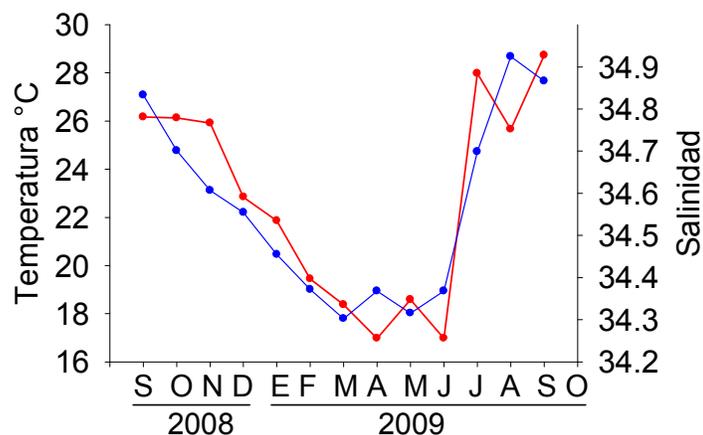


Figura 4 Variabilidad mensual de la temperatura y salinidad en superficie, durante septiembre 2008- octubre 2009, en el área de surgencias de Bahía Magdalena.

V.1.3 Índice de surgencias

La figura 5 muestra el índice mensual de surgencias propuesto por Bakun & Nelson (1977) para las coordenadas 24°N 113 °W, de los datos obtenidos de la NOAA (<http://www.pfeg.noaa.gov/products/PFEL/modeled/indices/upwelling/>), que comprende el periodo de estudio (Fig. 5). La variabilidad temporal de este índice exhibió la mayor intensidad de surgencias entre febrero y junio del 2009 alcanzando valores máximos de hasta $113.5 \text{ m}^{-3} \text{ s}^{-1}/100 \text{ m}$ de línea de costa y los periodos de menor intensidad de surgencias de $24.79 \text{ m}^{-3} \text{ s}^{-1}/100 \text{ m}$ de línea de costa entre septiembre 2008- enero 2009 y de julio a octubre del 2009. Sin embargo, se alcanza a notar una diferencia marcada entre los meses de octubre y septiembre del 2008 y 2009, ya que en octubre el 2009 se presentaron los valores menores de todo el periodo de estudio, siendo hasta 3 veces menor que en el 2008 (Fig. 5).

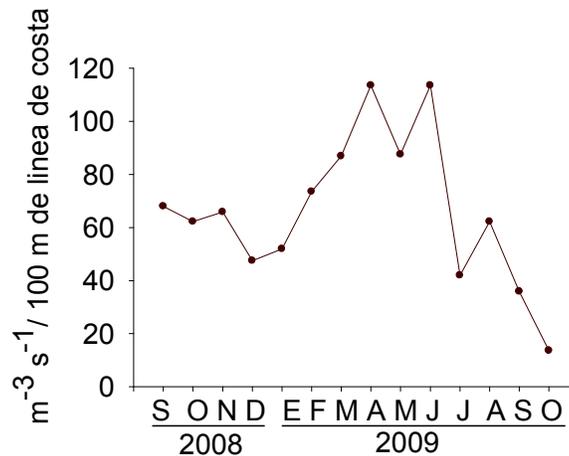


Figura 5 Serie de tiempo de los valores mensuales del índice de surgencias para las coordenadas 24°N 113 °W correspondientes a la zona aledaña al Complejo lagunar Bahía Magdalena-Almejas, durante septiembre 2008-octubre 2009. datos obtenidos de la página de la NOAA

V.1.4 Tipos de agua

Utilizando los datos de CTD de temperatura y salinidad se identificó en un diagrama TS, la presencia de diferentes tipos de agua en meses representativos de la estacionalidad del periodo de estudio. De acuerdo a la clasificación propuesta por Durazo *et al.*, (2002) se identificó agua Subtropical Superficial (ASs: temperatura de 19 a 28 °C y de salinidad de 34.4 a 35), Ecuatorial Subsuperficial (AEs: temperatura de 8 a 15°C y salinidad de 34.2 a 35), y principalmente agua Transicional (AT) que se encuentra conformada por masa de agua Subártica (As) y masa de agua-Subtropical-superficial (ASs), lo que sugiere la influencia de la Corriente de California (Fig. 6). También es posible notar diferencias significativas entre septiembre del 2008 y septiembre del 2009, ya que se puede apreciar que en septiembre del 2009 se registró la presencia del mismo tipo (ASs) de agua pero con valores de temperatura y salinidad mayores, así como una menor contribución de agua tipo AT (Fig. 6).

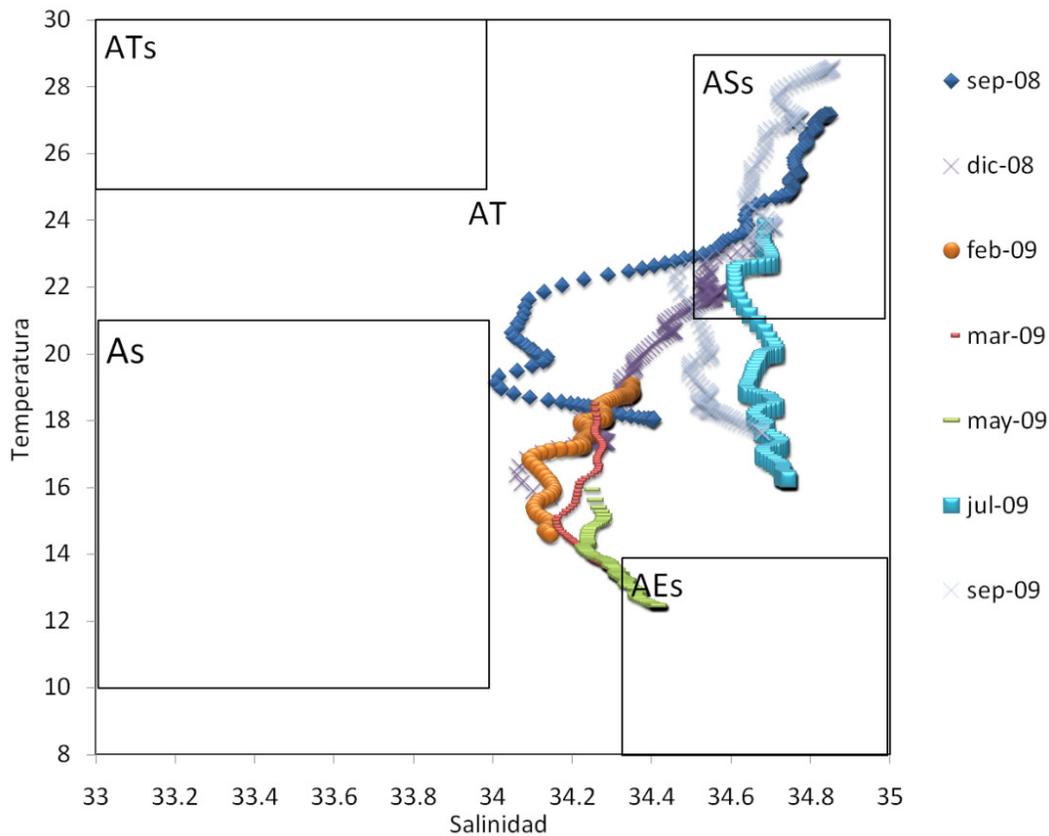


Figura 6 Diagrama TS con los tipos de agua identificados en la zona de surgencias de Bahía Magdalena de acuerdo con la propuesta de Durazo et al., 2002: ATs: agua Tropical Superficial, ASs: agua Subtropical Superficial, AS: agua Subártica, AT: agua transicional y AEs: agua Ecuatorial Superficial.

V.2 NUTRIENTES

En cuanto a los nutrientes disueltos, estos registraron un amplio rango de valores (Tabla 2). Las formas inorgánicas del fósforo y nitrógeno, presentaron sus máximas concentraciones durante el periodo de mayor intensidad de surgencias, contrario a los orgánicos que presentaron sus máximas concentraciones en el periodo de mínima intensidad de surgencias. En tanto que el SiO_2 presentó sus máximas concentraciones durante los últimos meses del periodo de estudio.

Tabla 2 Valores máximos mínimos y promedio de la concentración de nutrientes disueltos, así como de clorofila a, durante septiembre del 2008-octubre del 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena.

Nutriente	Concentración (μM para nutrientes y mg m^{-3} para Cla)					Concentración ($\mu\text{M m}^{-2}$ para nutrientes y mg m^{-2} para Cla)		
	Mínimo	E_0	Máximo	E_0	Promedio	Mínimo	Máximo	Promedio
Amonio (NH_4^+)	ND	3.3	7.71	33	1.62	3.4×10^3	2.4×10^5	1.0×10^5
Nitrito (NO_2^-)	0.02	100	0.82	1	0.24	3.5×10^4	12×10^6	2.8×10^5
Nitrato (NO_3^-)	0.19	33	25.66	100	4.64	3.7×10^3	4.0×10^4	1.6×10^4
$\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$	0.16	33	25.99	100	4.81	3.1×10^5	1.7×10^6	1.0×10^6
Ortofosfato (PO_4^{3-})	0.10	1	2.15	1	0.88	2.2×10^4	1.3×10^5	5.9×10^4
Acido silícico (SiO_2)	1.96	33	67.84	33	14.29	2.2×10^4	1.3×10^5	5.9×10^4
Otros NOD	2.09	100	52.63	33	17.67	5.4×10^5	9.7×10^6	3.7×10^6
Urea	0.10	10	7.73	1	2.92	2.1×10^4	2.4×10^5	1.4×10^5
POD	ND	1	1.25	10	0.21	5.0×10^3	2.9×10^4	1.5×10^4
Clorofila a	0.01	10	5.31	100	1.18	8.57	268	82

E_0 =Profundidad óptica, NOD= nitrógeno orgánico disuelto, POD: Fósforo Orgánico disuelto. ND= no detectable

V.2.1 Nitrógeno disuelto

El rango de valores de la sumatoria de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$, osciló entre 0.16 y 25.99 μM y el del NH_4^+ entre no detectable (0.001 μM) y 7.71 μM (Tabla 2). En la figura 8 se puede apreciar la distribución espacio-temporal de los componentes nitrogenados inorgánicos disueltos (NH_4^+ y $\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$), notándose que el amonio tuvo sus máximas concentraciones (7.71 μM) entre octubre y noviembre del 2008, durante el periodo de menor intensidad de surgencias entre septiembre 2008- febrero 2009 (Fig. 7a). En tanto que las mayores concentraciones de $\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$ (25.99 μM) se registraron entre marzo y mayo, durante el periodo de mayor intensidad de surgencias (Fig. 7b). Sin embargo, en este periodo se observó un aumento de este componente en las mayores profundidades de la zona eufótica a partir de julio y

hasta el último mes de muestreo, así mismo la isolínea de 4 μM de concentración de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$, que fue seleccionada como indicadora de la profundidad de la nitraclina. Ésta se encontró más profunda durante los periodos de menor intensidad de surgencias, contrario a lo observado en el periodo de máxima intensidad de surgencias cuando se localizó más superficial o incluso no se observó, como en el caso del mes de abril del 2009, cuando las concentraciones de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ fueron mayores a 4 μM dentro de la zona eufótica (Fig. 7b). Esta variabilidad se ve reflejada en sus valores integrados que oscilaron entre 3.1×10^5 y $1.7 \times 10^6 \mu\text{M m}^{-2}$ (Fig. 7c).

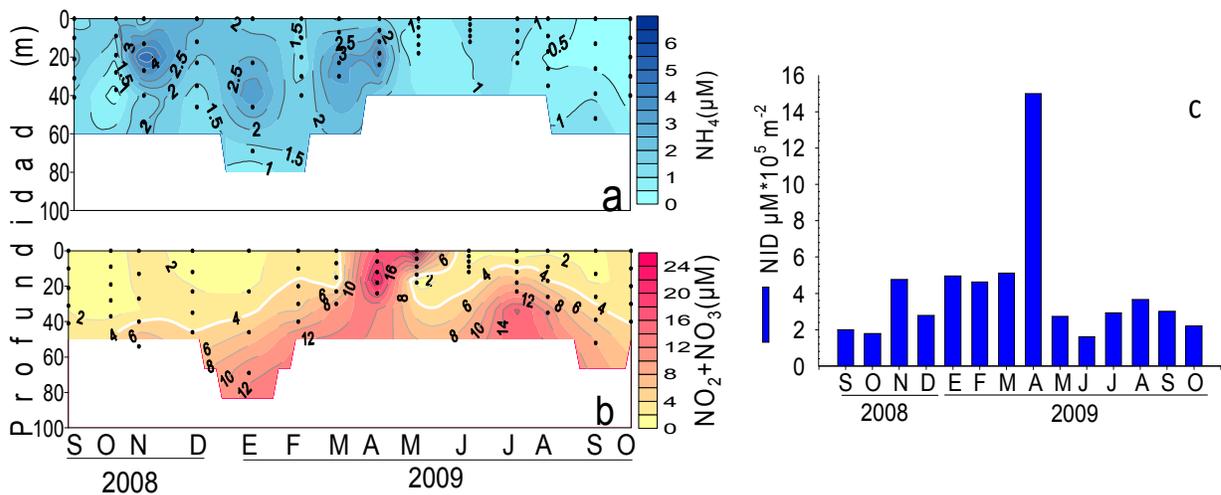


Figura 7 Variación espacio-temporal de las concentraciones de los componentes del NID. a) NH_4^+ y del b) $\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$ (la isolínea blanca marca la nitraclina), así como la variación de los c) valores integrados del total del NID ($\text{NH}_4^+ + \text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$). Durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.

En el caso de las formas nitrogenadas orgánicas disueltas que no incluyen a la urea (otros NOD), sus valores oscilaron entre 2.09 y 52.63 μM , mientras que la concentración de la urea fluctuó entre 0.10 y 7.63 μM . Estas variables mostraron diferencias en su variabilidad temporal, ya que el NOD presentó una mayor proporción de la concentración en el periodo de menor intensidad de surgencias, a partir de julio 2009 y hasta el fin del periodo del muestreo, a diferencia del nitrógeno inorgánico (Fig. 8a). En tanto que la urea presentó concentraciones constantemente altas a partir de diciembre 2008 y hasta abril del 2009, reflejándose esta variabilidad temporal en sus valores integrados del NOD (5.4×10^5 y $3.7 \times 10^6 \mu\text{M m}^{-2}$) y urea (2.1×10^4 y $1.4 \times 10^5 \mu\text{M m}^{-2}$) (Fig. 8b, c).

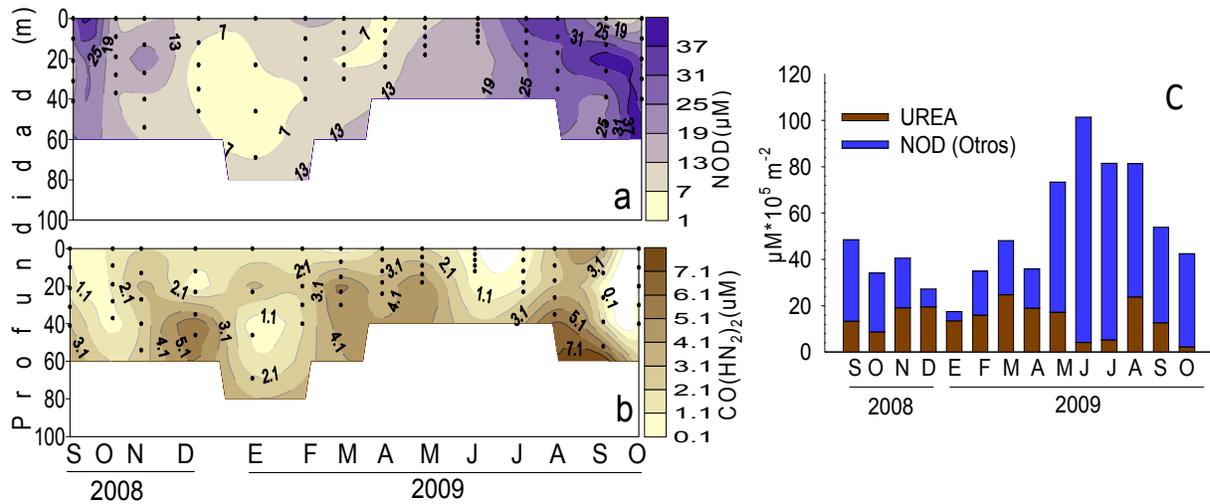


Figura 8 Variación espacio-temporal de las concentraciones de los componentes del NOD: a) NOD+ CO (HN₂)₂, b) CO (HN₂)₂ de la zona eufótica y c) variación de los valores integrados de otros componentes del NOD y de la CO (HN₂). Durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.

V.2.2 Fósforo disuelto

El rango de valores de la concentración del PID osciló entre 0.10 y 2.15 μM , y del POD entre ND y 1.25 μM (Tabla 2). Donde las máximas concentraciones del POD se mostraron durante los meses de septiembre 2008 a febrero del 2009, y las mayores concentraciones del PID en el resto del periodo de estudio, siendo sus máximos durante la época de mayor intensidad de surgencias, relacionando esto a la isolinia utilizada de 0.6 μM de concentración, ya que durante este periodo la concentración del PID en la zona eufótica fue superior a ese valor, por lo que no se observa esta isolinia. Asimismo esta isolinia de concentración es más profunda cuando se registraron las concentraciones menores del PID. También es posible notar, en cuanto al PID (Fig. 9 a, b), una diferencia entre septiembre y octubre de ambos años estudiados, ya que en el 2008 se presentaron concentraciones bajas de este componente, contrario al 2009 cuando se detectaron concentraciones más altas de este nutriente. El POD también presentó diferencias interanuales, pero de manera contraria, ya que en el 2009 se detectaron concentraciones significativamente menores que en el 2008. Esta tendencia se detecta tanto en su distribución vertical como en sus valores integrados, que oscilaron entre 2.2×10^4 y $1.3 \times 10^5 \mu\text{M m}^{-2}$ para el PID y entre 5.1×10^3 y $2.9 \times 10^4 \mu\text{M m}^{-2}$ para el POD (Fig. 9c).

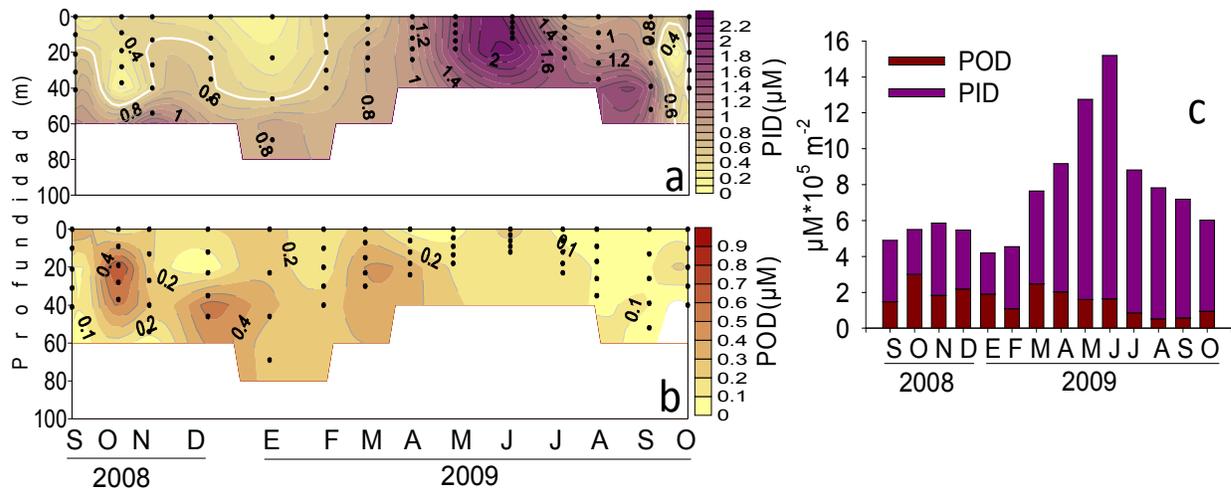


Figura 9 Variación espacio temporal de la concentración de: a) PO₄ (fosfoclina o isoclinea de 0.6 μM resaltada en color blanco); b) POD y c) contribución en valores integrados de cada uno de los componentes (PID y POD). Durante el periodo septiembre 2008-octubre 2009 en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.

V.2.3 Ácido silícico (SiO₂)

El rango de valores del SiO₂ fluctuó entre 1.96 y 67.84 μM (Tabla 2). En la figura 11 se muestra la distribución espacio-temporal, así como valores integrados de este nutriente, donde se denotan las mayores concentraciones a partir de mayo y hasta octubre del 2009, cuando se registraron los valores máximos (67.84 μM), a diferencia de septiembre y octubre de 2008, que fue cuando se presentaron las concentraciones menores de hasta 1.96 μM, exhibiendo una variabilidad interanual en estos meses (Fig. 10b). Cabe destacar que en los periodos comprendidos entre septiembre y diciembre de 2008, se observaron incrementos más puntuales en la zona eufótica, así como la formación de una isoclinea de concentración (10 μM). Asimismo entre abril- junio de 2009, periodo en el que se registro su máxima concentración de 67.84 μM, también se observaron incrementos puntuales en la zona eufótica y no se observó la formación de la isoclinea, contrario a lo que se registro de julio a octubre del 2009, ya que en estos meses se presentaron altas concentraciones de manera homogénea en la zona eufótica, y una isoclinea menos profunda (Fig. 10a). Su variabilidad temporal se denota de manera clara en sus valores integrados los cuales oscilaron entre 2.2×10^4 y 1.3×10^5 μM m⁻² (Fig. 10b).

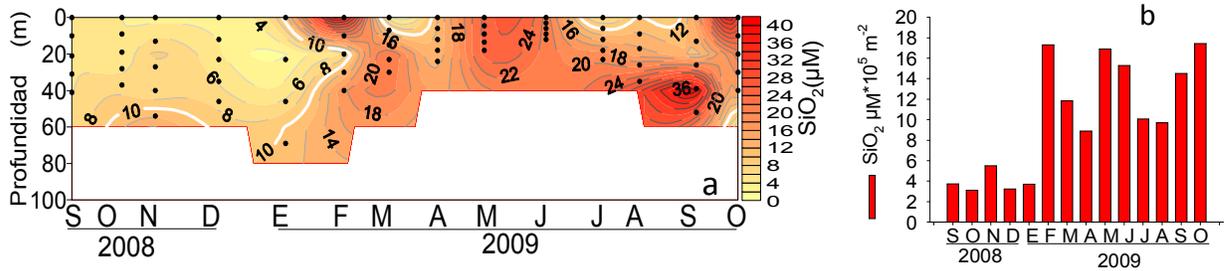


Figura 10 Variación espacio-temporal de: a) la concentración del ácido silícico (silicaclina o isolinea de 10 µM resaltada en color blanco), y b) valores integrados. Durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.

V.2.4 Clorofila a (Cia)

El rango de valores de la clorofila a osciló entre ND y 5.31 mg m⁻³ (Tabla 2). La variabilidad espacio-temporal de la concentración de este pigmento presentó los mayores valores a partir de marzo y hasta agosto del 2009 en los niveles superficiales de la columna de agua (Fig.11a). El valor máximo de 5.31 mg m⁻³, fue coincidente con la época de mayor intensidad de surgencias en el mes de mayo 2009. Por otro lado los valores integrados de la abundancia de los organismos fotosintéticos cuantificados, contrastados con la concentración integrada de clorofila (Fig. 11b), denotan una coincidencia entre las mayores concentraciones de este pigmento con una mayor contribución de los grupos del picofitoplancton y nanofitoplancton a la abundancia total, a excepción de marzo cuando el microfitoplancton domino en abundancia (Fig. 11b).

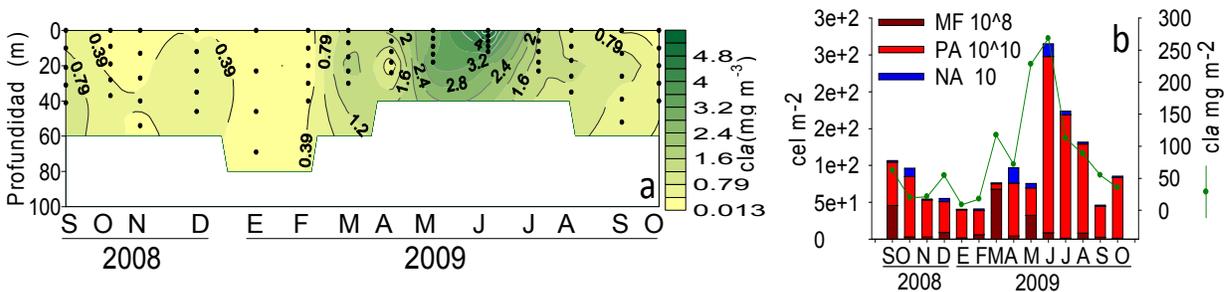


Figura 11 Variación espacio-temporal de la concentración de a) clorofila a (Cia), así como sus b) valores integrados y la contribución de los organismos autótrofos (valores integrados) a la abundancia total integrada, durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.

V.3 ABUNDANCIAS DE GRUPOS PLANCTÓNICOS

Tabla 3 Valores máximos mínimos y promedio de la abundancia de los componentes de la trama trófica planctónica, profundidad óptica (E_0) a la cual fueron encontrados, y valores integrados hasta 69 m de septiembre 2008 - octubre del 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena.

Grupo	Abundancias					Abundancias		
	(No. microorganismos mL ⁻¹)					(No. microorganismos m ⁻²)		
	Mínimo	E_0	Máximo	E_0	Promedio	Mínimo	Máximo	Promedio
PA	653	3	2×10^5	100	1.1×10^4	7.0×10^{10}	2.40×10^{11}	7.64×10^{12}
BH	2.4×10^4	33	4.3×10^5	3	1.3×10^5	5.03×10^{12}	1.68×10^{13}	9.5×10^{12}
PSV	5.2×10^4	100	2.7×10^6	10	2.7×10^5	8.0×10^{12}	6.0×10^{13}	1.9×10^{13}
NA	12	100	5.4×10^3	100	684	0.9×10^{10}	20.9×10^{10}	5.9×10^{10}
NH	196	1	7.9×10^3	33	1.8×10^3	5.8×10^{10}	46.1×10^{10}	12.6×10^{10}
	(No. Microorganismos L ⁻¹)					(No. Microorganismos m ⁻²)		
MF cél L ⁻¹	650	1	1.8×10^5	33	1.9×10^4	0.3×10^8	68.9×10^8	14.16×10^8
MZ indiv. L ⁻¹	0	1	3.3×10^3	100	641	0.02×10^8	0.9×10^8	0.41×10^8

E_0 = profundidad óptica; PA= picoplancton autótrofo,; BH= bacterias Heterótrofas, PSV= partículas similares a virus, NA= nanoplancton autótrofo, NH= nanoplancton heterótrofo, MF= microfitoplancton, MZ= microzooplancton

V.3.1 Picoplancton autótrofo (PA)

El rango de valores osciló entre 653 y 2.5×10^5 cél mL⁻¹ (Tabla 3). La variabilidad espacio-temporal del picoplancton denotó que sus mayores incrementos ocurrieron en dos periodos; el primero a partir de septiembre 2008 y hasta enero 2009 y el segundo entre junio-octubre de 2009, ocurriendo las máximas abundancias durante este último (Fig. 12). Las menores abundancias en tanto fueron encontradas entre los meses de febrero a abril del 2009, observando que las mayores abundancias en relación a la distribución espacial, se distribuyeron en la parte superficial del agua, donde se registraron las temperaturas más cálidas (Fig. 12a). Sus incrementos se reflejan también en sus valores integrados (Fig. 12b). Su variabilidad no mostro una relación significativa con surgencias débiles o intensas ($p > 0.05$).

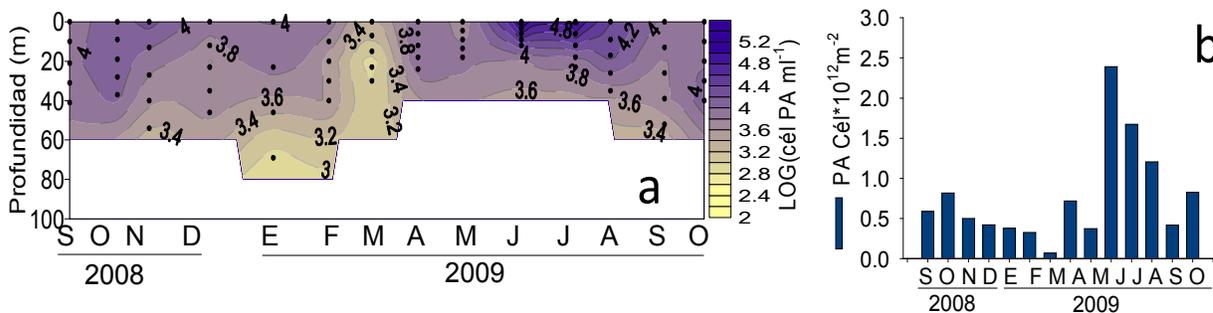


Figura 12 Variación espacio-temporal de: a) las abundancias del picoplancton autótrofo y b) sus valores integrados a 86 m, durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.

V.3.2 Bacterias heterótrofas (BH)

El rango de valores osciló entre 2.4×10^4 y 4.3×10^5 cél ml⁻¹ (Tabla 3). El componente bacteriano presentó sus mayores abundancias, entre septiembre de 2008 y mayo de 2009 en la base de la zona eufótica, además de un par de núcleos de alta abundancia en superficie, observándose el valor máximo de abundancia en el mes de enero de 2009 (Fig. 13a). Posteriormente este componente fue persistentemente más abundante a lo largo de la columna de agua entre los meses de junio a octubre del 2009 (Fig.13b), definiendo los máximos valores integrados (1.7×10^{13} cél m⁻²) en los meses de julio y agosto periodo de menor intensidad de surgencias. Sin embargo, no se obtuvo una relación significativa con este periodo ($p > 0.05$). No obstante sus mayores incrementos coinciden con los máximos valores de NOD.

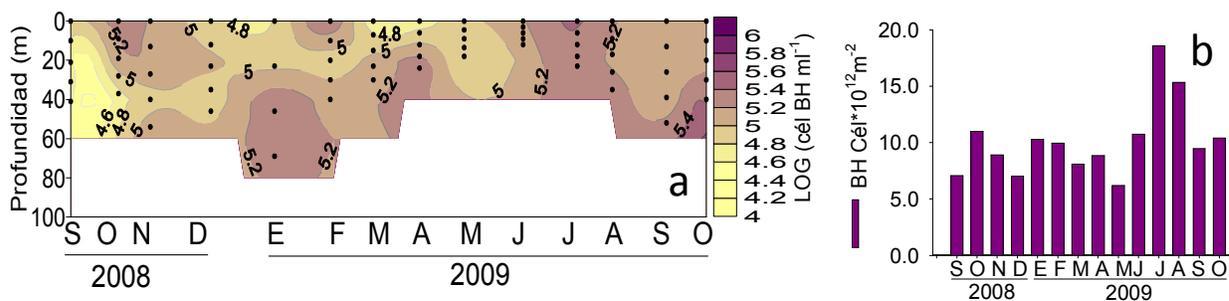


Figura 13 Variación espacio-temporal de las a) bacterias heterótrofas (BH), así como sus b) valores integrados a 86 m, durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.

V.3.3 Partículas similares a virus (PSV)

El rango de valores de las PSV osciló entre 5.2×10^4 y 2.7×10^6 PSV ml^{-1} (Tabla 3). En cuanto las partículas similares a virus (PSV) presentó sus mayores abundancias (2.7×10^6 PSV ml^{-1}) entre los meses de julio a octubre del 2009 después del periodo de mayor intensidad de surgencias mostrando una alta significancia con el periodo de surgencias débiles ($p=0.0020$, $p<0.05$), cuando se presentaron incrementos en la abundancia del componente bacteriano, así como del picoplancton autótrofo (PA) y altas concentraciones de nutrientes orgánicos sobre todo del nitrógeno, sus máximas abundancias se encontraron a nivel subsuperficial del agua (Fig. 14 a). Su variabilidad temporal se denota en sus valores integrados, los cuales oscilaron entre 8.0×10^{12} y 1.9×10^{13} PSV m^{-2} (Fig. 14 b).

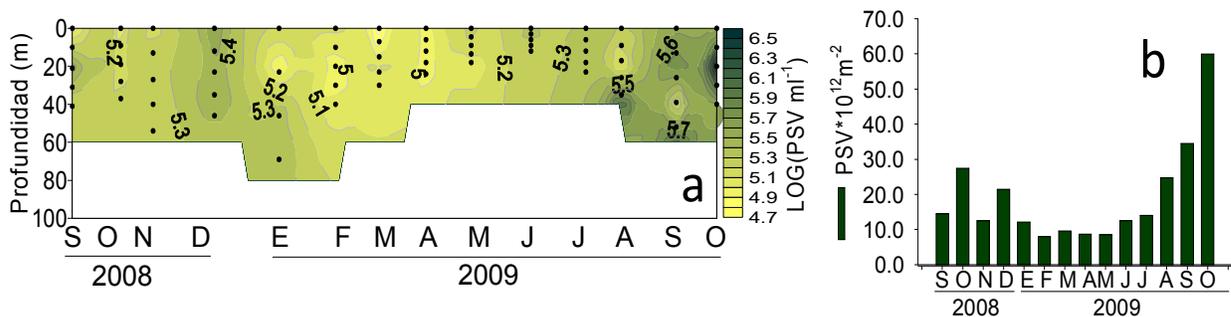


Figura 14 a) Variación espacio-temporal de: a) las PSV así y b) sus valores integrados a 68 m, durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.

V.3.4 Nanoplancton

El rango de abundancias del NH osciló entre 196 y 7.9×10^3 cél ml^{-1} y la del NA entre 12 y 5.4×10^3 cél ml^{-1} (Tabla 3). La abundancia del componente NH presentó una baja variabilidad en todo el periodo de estudio. Sin embargo, en el mes de abril del 2009 se observó un incremento considerable, constituyendo el valor máximo de la serie de observaciones. A diferencia del Nanoplancton heterótrofo, el autótrofo si presentó una alta variabilidad, ya que sus abundancias fueron significativamente más altas entre abril y junio del 2009, coincidiendo su valor máximo (5.4×10^3 cél ml^{-1}) con el del NH en el mes de abril del 2009 (Fig. 15), Ambos incrementos corresponden

con el periodo de máxima intensidad de surgencias (Fig.15) y por tanto tienen una alta significancia en relación al periodo de surgencias intensas (NA: $p=0.0060$ y NH: $p=0.0010$ $p<0.05$). Asimismo, el NA presentó una alta significancia con el periodo frío ($p= 0.0040$, $p<0.05$). En cuanto a la distribución vertical, ninguno de los dos componentes del nanoplancton presentó grandes variaciones (Fig. 15a, b). La variación temporal descrita se refleja en sus valores integrados los cuales oscilaron entre 0.9×10^{10} y 20.9×10^{10} cél m^{-2} para el NA y entre 5.8×10^{10} y 46.1×10^{10} cél m^{-2} para NH (Fig. 15c).

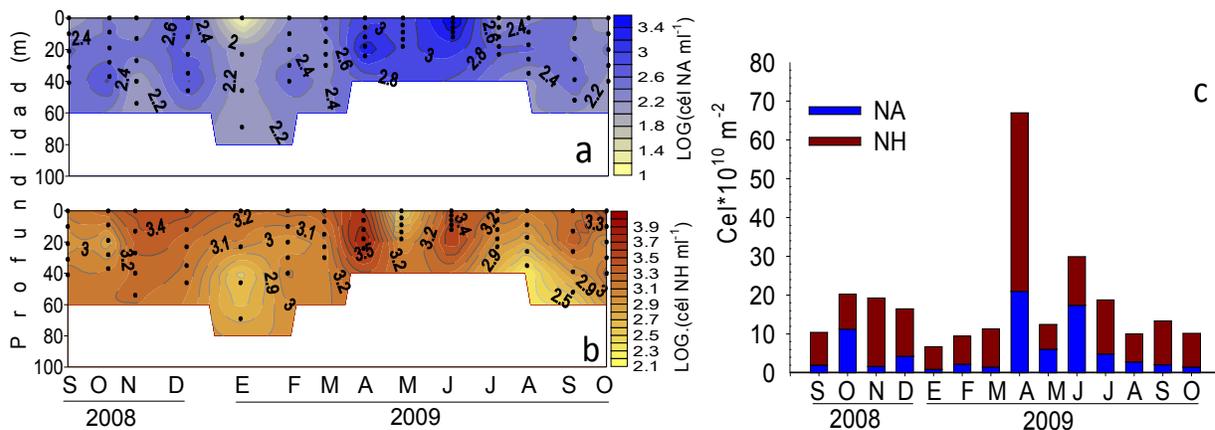


Figura 15 Variación espacio-temporal de las abundancias del: a) nanoplancton heterótrofo; b) nanoplancton autótrofo, y c) valores integrados de ambos componentes, durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.

V.3.5 Microfitoplancton (MF)

Su rango osciló entre 650 y 1.8×10^5 cél l^{-1} . La variabilidad de las abundancias de los componentes del microfitoplancton, durante el periodo de estudio, exhibe una alta variabilidad con incrementos importantes en septiembre del 2008, marzo y mayo de 2009, lo que ve reflejado en sus valores puntuales como en sus valores integrados que oscilaron entre 0.3×10^8 y 68.9×10^8 cél m^{-2} (Fig. 16 a y b). El primer incremento esta dado por las altas abundancias de los grupos de diatomeas y dinoflagelados, y los dos últimos fueron debido a las altas abundancias de diatomeas, durante el periodo de máxima intensidad de surgencias, que se refleja también en una comunidad compuesta de especies propias de las regiones de surgencias. En marzo se observaron las abundancias mayores en la parte superficial

del agua, contrario a septiembre 2008 y mayo 2009 en donde se presentaron los mayores incrementos a nivel subsuperficial (Fig. 16a). Las abundancias menores de octubre 2008 a febrero del 2009 fueron mayormente formadas por especies del grupo de diatomeas. En julio del 2009 se encontró una dominancia del grupo de los dinoflagelados en coincidencia con temperaturas cálidas, y una dominancia del grupo de diatomeas entre agosto y septiembre 2009. Mientras que en octubre de 2009 se registraron tanto abundancia de especies del grupo de diatomeas como del grupo de dinoflagelados (Fig. 16c). Adicionalmente, también se alcanzó a notar variabilidad en la escala interanual, debido a la disminución de alrededor de 4 veces el valor integrado en septiembre del 2009 comparado con el mismo mes de 2008. Así mismo se denotó una diferencia en la riqueza de la comunidad, ya que en octubre 2008 se estableció una asociación de especies del grupo de diatomeas diferentes que estuvieron ausente en el 2009, por ejemplo *Chaetoceros wighamii*, *Chaetoceros debilis* y *Chaetoceros lacinosus*. Probablemente debido a su variabilidad, el MF no presentó una relación significativa con el periodo de surgencias intensas o débiles ($p > 0.05$).

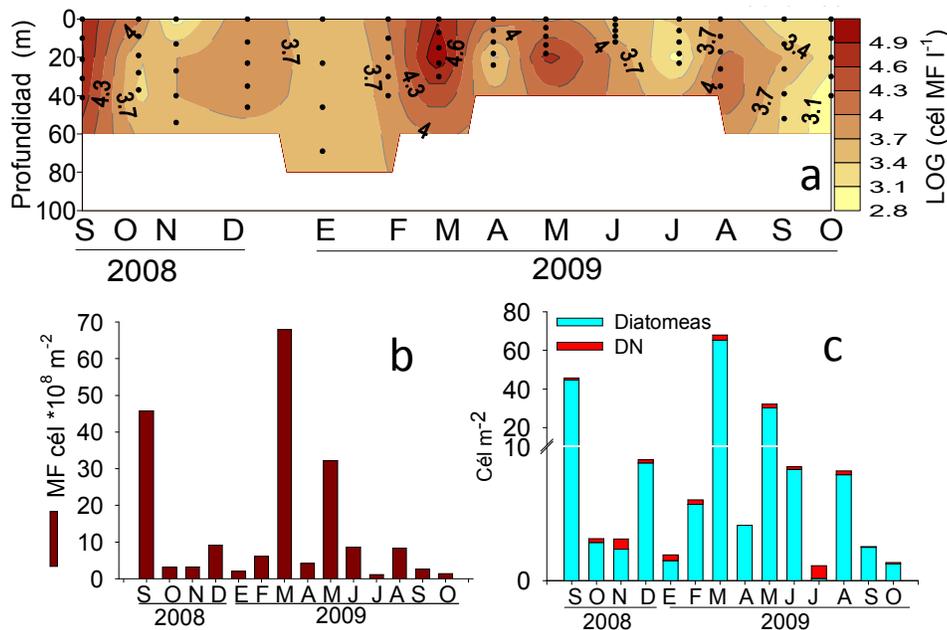


Figura 16 Variación espacio-temporal de las a) abundancias del microfitoplancton, así como sus b) valores integrados totales del MF como el del grupo de las c) diatomeas y dinoflagelados. Durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros. DN=dinoflagelados.

V.3.6 Microzooplancton (MZ)

Por el contrario el microzooplancton presentó grandes abundancias de septiembre de 2008 a febrero de 2009, donde se observó una disminución conforme el tiempo, a excepción de algunos repuntes, como en diciembre del 2009 cuando presentó su máximo, y sus menores abundancias hacia los últimos meses del periodo de muestreo, lo que definió una baja significancia con el periodo de surgencias intensas o débiles ($p > 0.5$). En cuanto a su distribución vertical exhibió una disminución en su abundancia hacia las profundidades mayores de la zona eufótica (Fig. 17a). Se denota su variabilidad estacional en sus valores integrados que oscilaron entre 0.2×10^8 - 0.9×10^8 indv·m⁻² (Fig. 17b). Su composición exhibió la dominancia de los ciliados desnudos sobre los tintínidos en la mayor parte del ciclo de estudio, a excepción del mes de agosto de 2009. No obstante en los meses de julio, septiembre y octubre del 2009 la presencia del ciliado autótrofo *Myrionecta rubra* fue relevante, ya que sus abundancias oscilaron entre 3.0×10^6 y 1.5×10^7 indv m⁻² alcanzando su valor máximo en el mes de julio del 2009 (Fig. 17c).

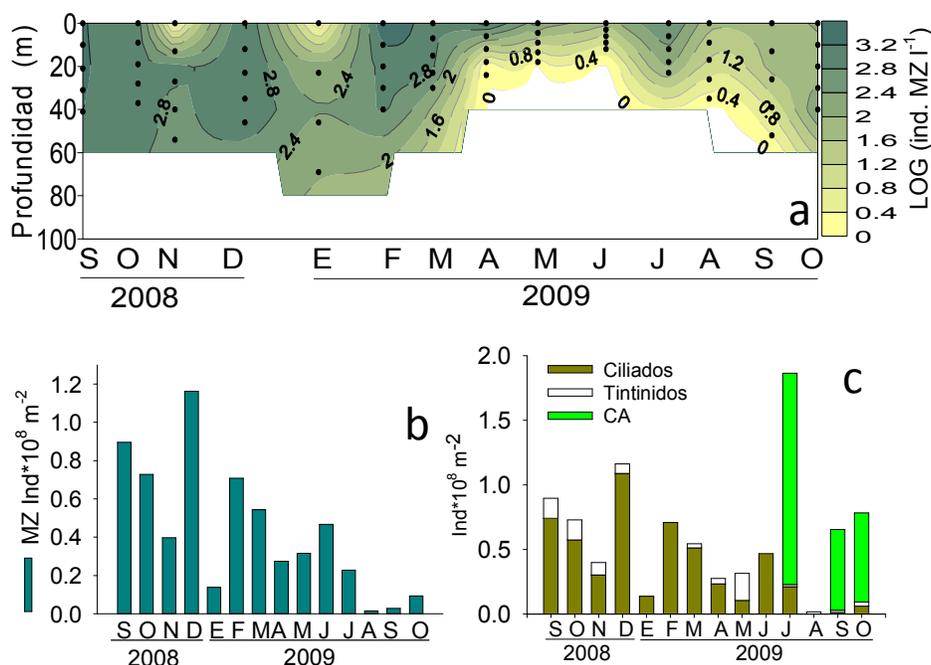


Figura 17 Variación espacio-temporal de: a) la abundancia del microzooplancton, b) valores integrados, del microzooplancton (MZ) y c) ciliados, tintínidos y *Myrionecta rubra* (ciliado autótrofo), durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. CA= ciliado autótrofo. Las profundidades ópticas están indicadas con los puntos negros.

V.4 BIOMASA MENSUAL

En relación a la biomasa de cada uno de los componentes tróficos analizados, se encontró que los componentes heterótrofos principalmente picoplancton y nanoplancton presentaron los valores más altos en los meses de menor intensidad de surgencias, principalmente en los meses de noviembre 2008, enero, abril y julio y del 2009, superando incluso la biomasa de los autótrofos (Fig. 18). De todos los componentes heterótrofos analizados, solo el NH presentó significancia ($p < 0.05$, $p = 0.0010$) con surgencias intensas y las PSV ($p < 0.05$, $p = 0.0030$) con surgencias débiles. En el caso de la biomasa de los componentes autótrofos, los mayores valores correspondieron principalmente al microfitoplancton, y solamente en cuatro meses (octubre 2008, abril, junio y julio del 2009) a las tallas del picoplancton y del nanoplancton. Encontrándose que solo el NA presentó una alta significancia con el periodo de surgencias intensas ($p < 0.05$, $p = 0.014$) (Figura 18).

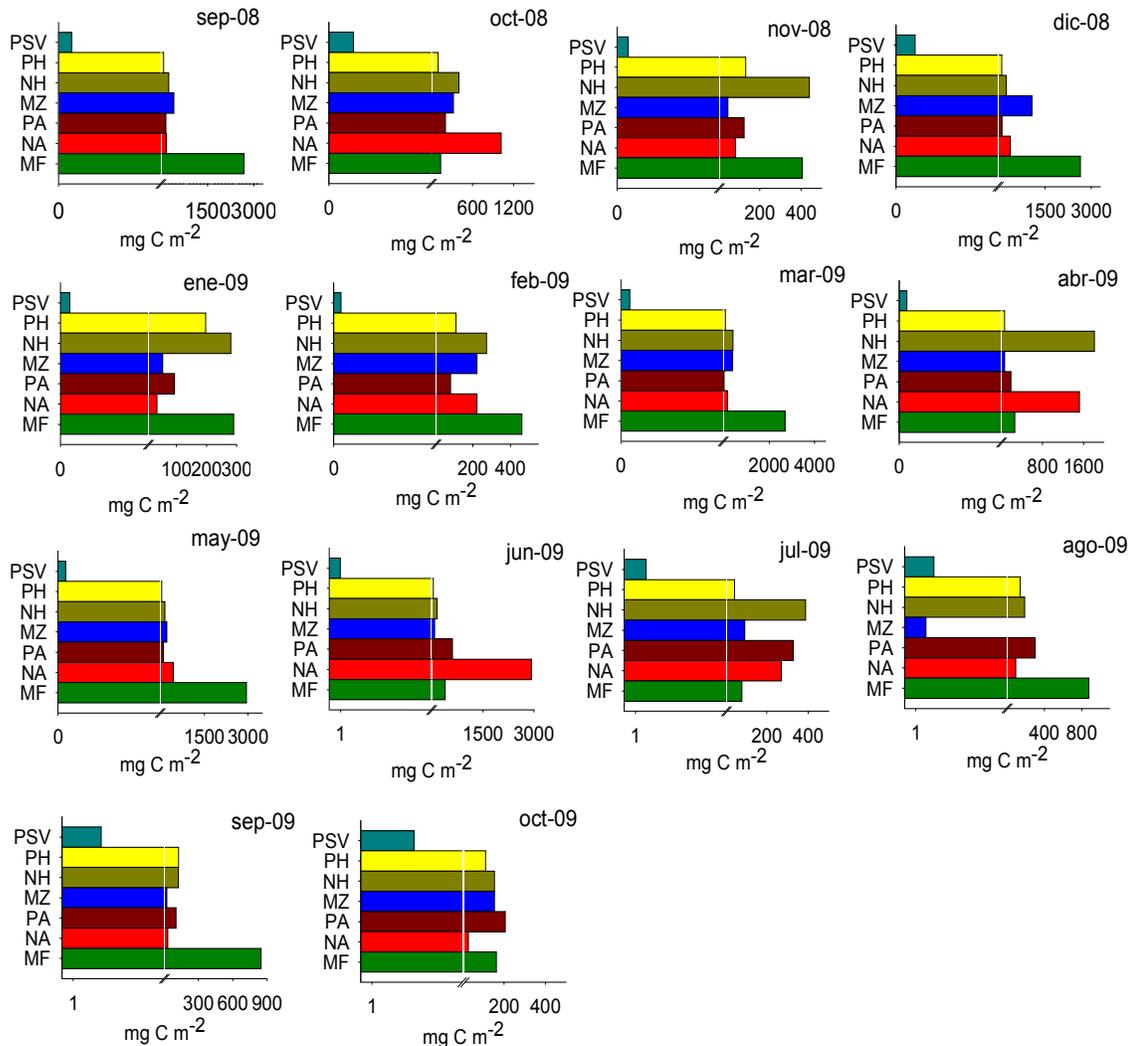


Figura 18 Variación mensual de la biomasa por unidad de área (mg C m^{-2}) de los componentes planctónicos (en barras): MZ:= microzooplancton, NH= nanoplancton heterótrofo, PH= picoplancton heterótrofo, PSV= Partículas similares a virus, PA= picoplancton autótrofo, NA= nanoplancton autótrofo y MF: microfitoplancton, durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena. Note los cambios de escala.

V.4.1 Biomasa por especie de microfitoplancton

En el caso del microfitoplancton se observó que la biomasa en el mes de septiembre del 2008 estuvo constituida por la combinación de abundancias de los grupos de dinoflagelados y diatomeas, y durante el periodo de mayor intensidad de surgencias entre febrero y junio del 2009, y sobre todo en el mes de marzo, cuando se observa un mayor biomasa de especies de diatomeas, con el predominio de géneros que forman largas cadenas de células, como lo es el género *Chaetoceros*. Así como

también el incremento de las biomases de especies propias de áreas de surgencias, que conforman la mayor parte de la biomasa de este grupo. En el periodo posterior a estos eventos, entre julio y octubre del 2009, se observó en julio una mayor biomasa de especies de dinoflagelados y poca de especies del grupo de diatomeas. Sin embargo, en los meses de agosto y septiembre se encontró una mayor biomasa de diatomeas sobre dinoflagelados, debido a una mayor riqueza de especies, siendo dominantes especies del género *Chaetoceros*, no obstante el apartado de “otros microautotrofos”, presenta una alta biomasa, debido a la presencia de especies de un alto biovolumen como las del género *Rhizosolenia* aunque los meses de octubre 2008 y abril de 2009, no se observó ninguna especie de este género (Fig. 19). No obstante, las menores biomases del apartado de “otros microautotrofos” se registraron en los meses de menor intensidad de surgencias a excepción de junio del 2009.

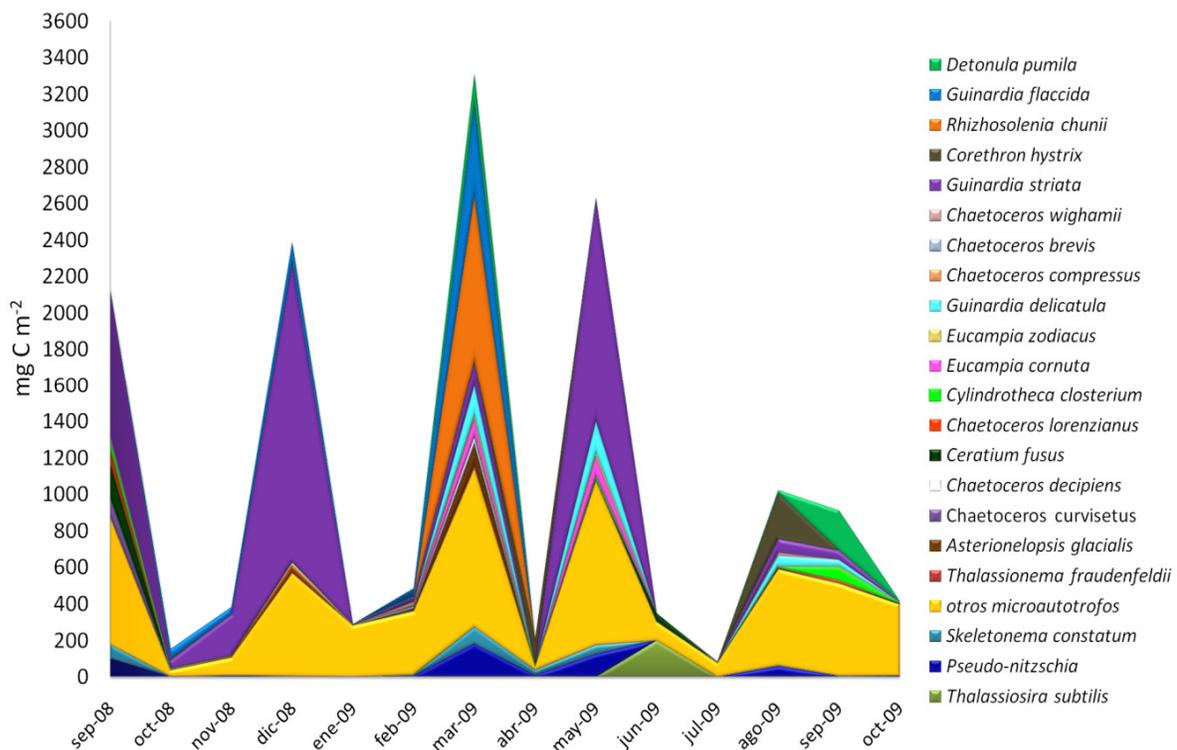


Figura 19 Variación temporal de la biomasa por área (mg C m^{-2}) de las especies dominantes del microfitoplancton, así como de la sumatoria de la biomasa de otros microautotrofos con abundancia $< 1000 \text{ células l}^{-1}$, durante septiembre 2008-octubre 2009, en la zona de surgencias de Bahía Magdalena.

V.5 PIRÁMIDES TRÓFICAS

En cuanto a la estructuras de las pirámides de biomasa se encontró un tipo de pirámide clásica en los 14 meses que se analizaron, siendo los meses de noviembre, 2008 y abril del 2009, cuando la biomasa heterótrofa es casi igual a la constante de los autótrofos (0.930) por el alto valor de la biomasa del NH que definieron un valor referidos a la biomasa total de los componentes autótrofo (Fig. 20), uno de la temporada de menor intensidad de surgencias y otros meses dentro del periodo de máxima intensidad de surgencias.

Tabla 4 Valor de los cocientes mensuales entre la biomasa integrada del total de los autótrofos y la biomasa heterótrofa de cada grupo.

Mes	Autótrofo/BH	Autótrofo/NH	Autótrofo/MZ
Sep-08	0.043	0.082	0.137
Oct-08	0.129	0.293	0.235
Nov-08	0.275	0.719	0.076
Dic-08	0.042	0.075	0.345
Ene-09	0.471	0.669	0.130
Feb-09	0.251	0.358	0.290
Mar-09	0.056	0.139	0.130
Abr-09	0.083	0.929	0.029
May-09	0.034	0.041	0.059
Jun-09	0.055	0.035	0.018
Jul-09	0.200	0.571	0.138
Ago-09	0.222	0.150	0.001
Sep-09	0.127	0.127	0.024
Oct-09	0.482	0.387	0.385

BH=Bacterias heterótrofas, NH= nanoplancton heterótrofo y MZ= Microzooplancton

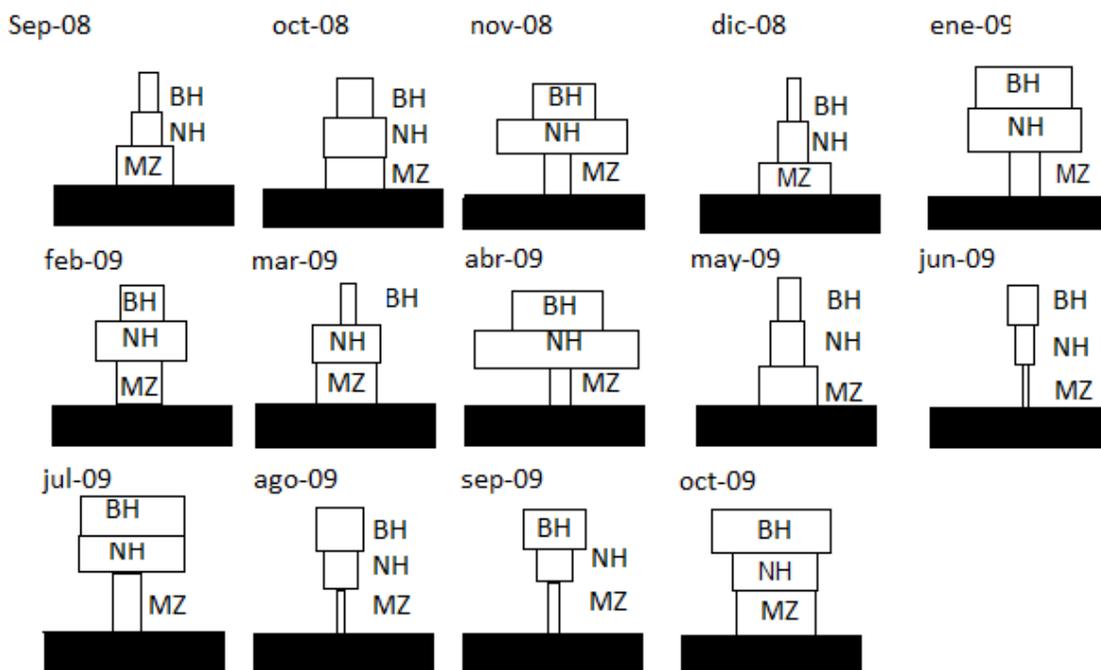


Figura 20 Representación de la variabilidad mensual de la distribución de biomasa de los componentes planctónicos, que conforma la pirámide trófica de la zona de surgencias de Bahía Magdalena, durante septiembre de 2008-ocubre de 2009. La biomasa de los heterótrofos (barras sin rellenar) es un valor relativo con respecto a la biomasa de los autótrofos (barra negra de tamaño constante). BH= Bacterias heterótrofas, NH= nanoplancton heterótrofo, MZ=microzooplancton

V.6 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

V.6.1 Análisis Multivariado de escalamiento no-paramétrico multidimensional (ENMM)

El resultado del análisis ENMM, coeficiente de determinación (r^2) y la correlación Pearson-Kendall (r) de la asociación entre la ordenación de las distancias y la distancia original en el espacio n-dimensional de la variabilidad de abundancia y biomasa de los componentes del femto, pico, nano y microplancton con relación a las variables ambientales es mostrada en la tabla 6. El análisis ENMM de la matriz de abundancia presentó una correlación de $r^2=0.314$ en el eje 1 y de $r^2= 0.289$ para el eje 2, que ambos ejes explican el 60.1% de la variabilidad total (Tabla 6). La matriz de biomasa tuvo un valor de $r^2= 0.430$ para el eje 1 y $r^2= 0.385$ para el eje 2 explicando el 81.5% de la variabilidad de la biomasa de los componentes y variables

ambientales analizados (Tabla 6). La intensidad de las surgencias fue la variable que consistentemente tuvo la mayor asociación para los cambios estacionales en la estructura de la comunidad, biomasa y abundancia de los componentes microbianos y del microplancton (Fig. 21 y 22). No se detectaron cambios significativos de la estructura de la comunidad en función de la profundidad de muestreo. La distribución de la biomasa y abundancia de los componentes autótrofos y del microzooplancton se encontraron positivamente correlacionados con el vector de intensidad de las surgencias y negativamente correlacionados a la temperatura con el eje de mayor r^2 . De esta forma, en la plataforma continental de Bahía Magdalena la estructura de la comunidad en términos de biomasa y abundancia varía principalmente de manera estacional, más que en función de su distribución vertical. Los grupos del microplancton, nanoplancton y PA tuvieron una mayor respuesta a los cambios de magnitud de las variables ambientales. La ubicación cercana al punto de origen de la ordenación en ambas versiones del ENMM de las PSV y BH indica que ambos componentes están débilmente asociadas a los cambios ambientales analizados. Sin embargo, en términos de abundancia estos dos últimos componentes covariaron negativamente en respuesta a la intensidad de surgencias y positivamente a la temperatura (Fig. 22). Los grupos biológicos no tuvieron una clara separación de función de la variable categórica de surgencias intensas y débiles. Sin embargo, existen diferencias en los componentes autótrofos del pico y nanoplancton, así como del nanoplancton heterótrofo durante las surgencias intensas. Lo que sugiere que estos grupos de organismos encuentran condiciones favorables para su crecimiento poblacional durante esta época del año.

Tabla 5 Resultados del análisis multivariado Escalamiento no-paramétrico multidimensional (ENMM) de biomasa y abundancia de los componentes biológicos microbianos y del microplankton que muestra el coeficiente de determinación (r^2) y la correlación de Pearson-Kandell (r) para ordenación entre de las distancias y distancia original del espacio multidimensional. (Las marcas en negritas indican el valor con mayor correlación).

Variables biológicas				
	Biomasa r^2 (Eje 1)	Biomasa r^2 (Eje 2)	Abundancia r^2 (Eje 1)	Abundancia r^2 (Eje 2)
PA	0.221	-0.377	-0.342	0.102
NA	0.139	-0.778	-0.381	0.231
NH	0.81	-0.476	-0.152	0.167
BH	0.188	-0.034	0.117	-0.301
PSV	-0.109	0.233	0.642	-0.245
Silíceos	-0.839	-0.156	-0.034	0.638
Dinoflagelados	-0.354	-0.116	-0.524	0.470
MZ	-0.447	-0.301	0.230	0.568
Variables ambientales				
	Biomasa r^2 (Eje 1)	Biomasa r^2 (Eje 2)	Abundancia r^2 (Eje 1)	Abundancia r^2 (Eje 2)
Amonio (NH ₄)	-0.073	-0.130	-0.109	0.240
Ortofosfato (PO ₄)	0.115	-0.191	-0.190	-0.024
Acido silícico (SiO ₂)	0.128	0.054	0.039	-0.110
Nitrato+Nitrito (NO ₂ +NO ₃)	0.102	0.049	0.042	0.062
Urea	-0.316	0.119	-0.042	0.104
Fósforo orgánico disuelto (POD)	-0.114	-0.212	-0.117	0.231
Otros NOD	0.170	0.206	0.285	-0.250
Temperatura	0.122	0.359	0.285	-0.286
Surgencias	-0.165	-0.471	-0.296	0.553
Nitraclina	-0.195	0.151	0.280	0.040
Silicaclina	0.166	0.186	0.266	-0.303
Fosfoclina	0.240	0.171	0.211	-0.231

PA=Picoplancton autótrofo, NA=Nanoplancton autótrofo, NH= nanoplancton heterótrofo, PSV= Partículas similares a virus, MZ= Microzooplancton, NOD= Nitrógeno orgánico disuelto.

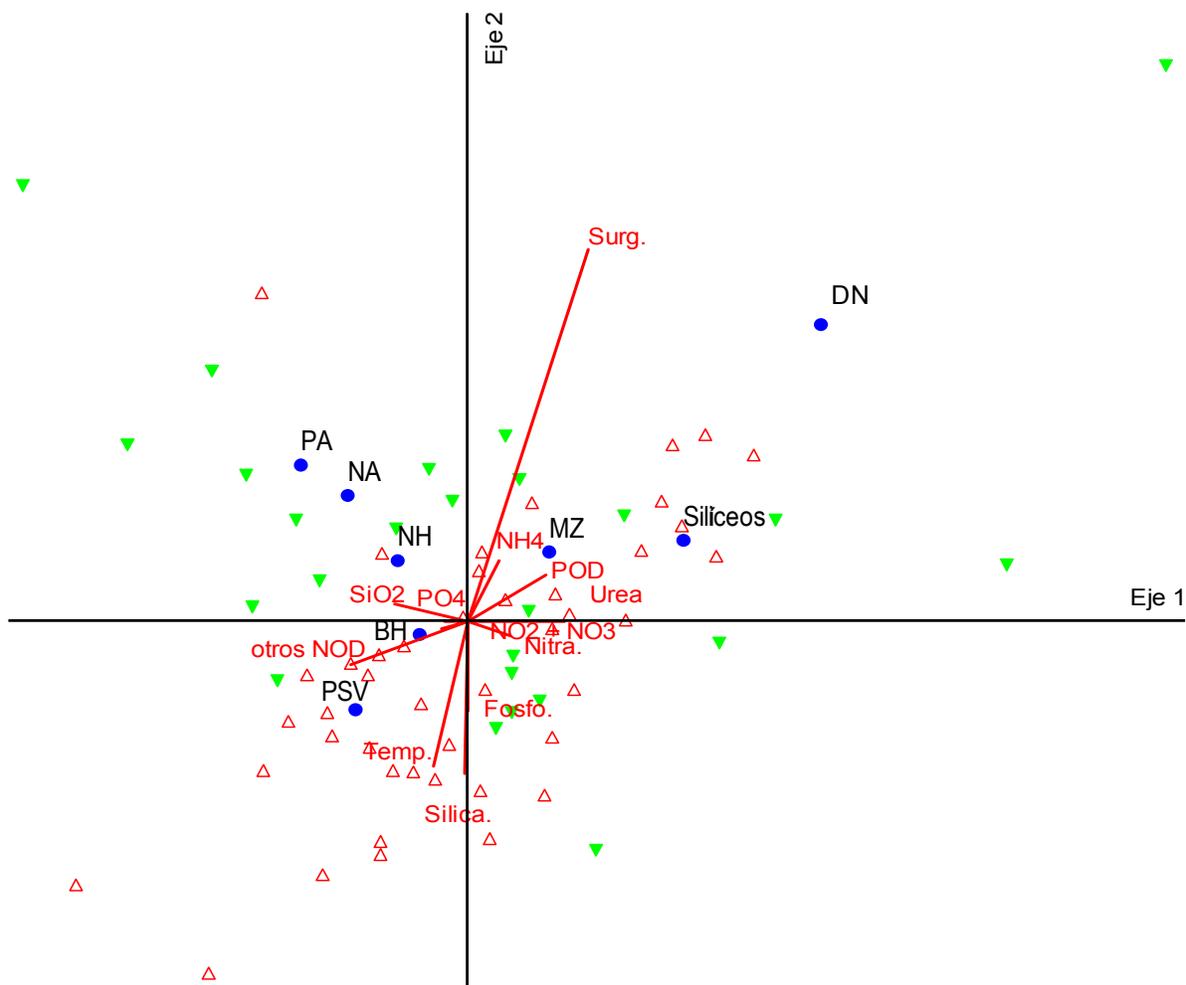


Figura 21 Diagrama de ordenación del análisis escalamiento no-paramétrico multidimensional (ENMM) para la abundancia de los componentes de microbianos y microplanctónicos (puntos azules) y las variables ambientales (vectores). Los triángulos verdes representan el periodo de surgencias intensas ($>70 \text{ m}^{-3} \text{ s}^{-1}$ por 100 m de línea de costa) y los triángulos rojos representan el periodo de surgencias débiles ($<70 \text{ m}^{-3} \text{ s}^{-1}$ por 100 m de línea de costa). PSV= Partículas similares a virus, MZ= Microzooplancton, NH= Nanoplancton heterótrofo, NA= Nanoplancton autótrofo, BH= Bacterias heterótrofas, DN= Dinoflagelados, Siliceos= diatomeas+silicoflagelados, PO_4 = Ortofosfato, SiO_2 = ácido silícico, NOD= Nitrógeno orgánico disuelto, Nitracli.= nitraclina, Temp.= Temperatura, Silica.=silicaclina, Fosfo.= fosfoclina, Surg.= surgencias.

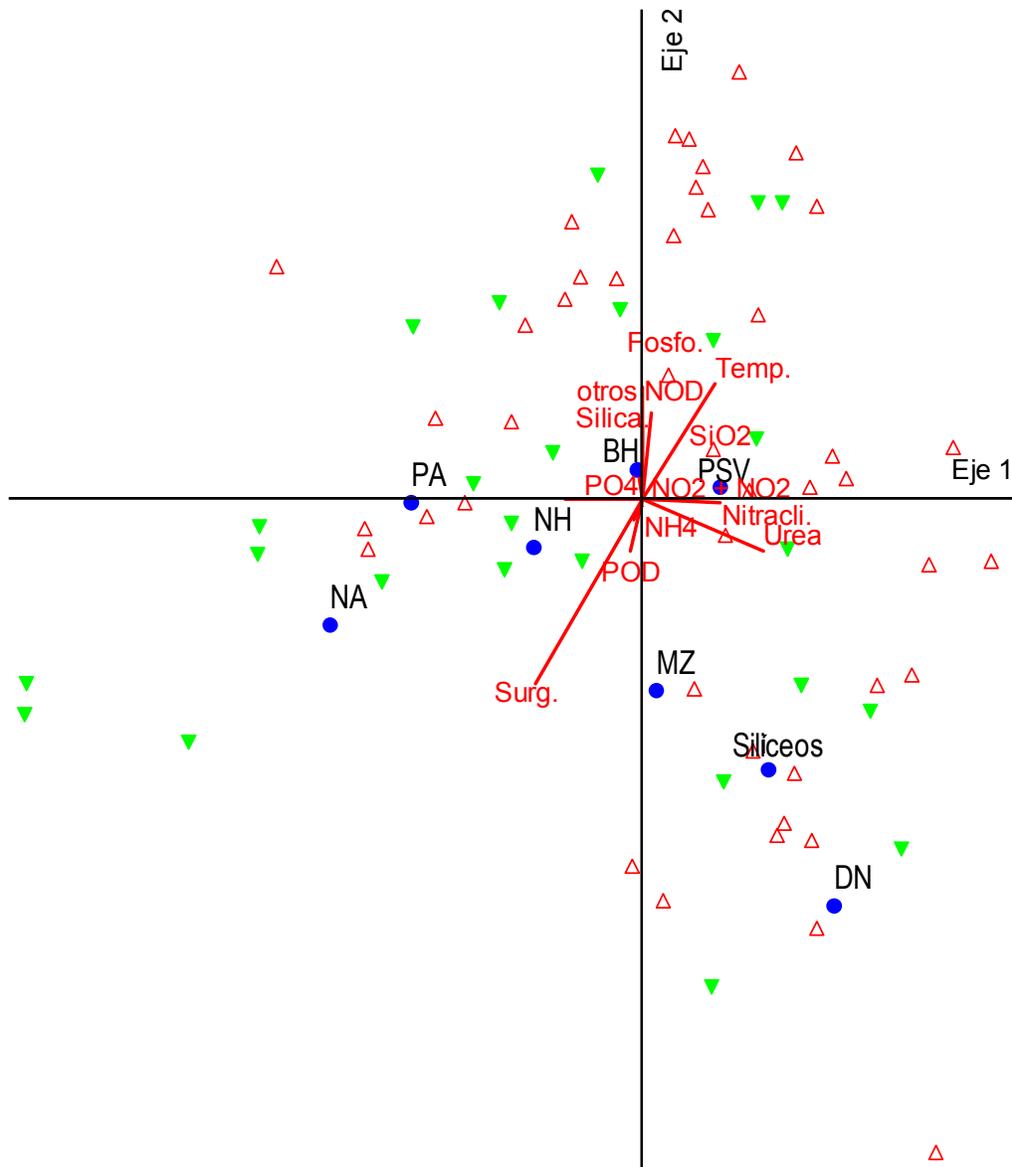


Figura 22 Diagrama de ordenación del análisis escalamiento no-paramétrico multidimensional (ENMM) para la biomasa de los componentes de microbianos y microplañctónicos (puntos azules) y las variables ambientales (vectores). Los triángulos verdes representan el periodo de surgenas intensas (>70 m⁻³ s⁻¹ por 100 m de línea de costa) y los triángulos rojos representan el periodo de surgenas débiles (<70 m⁻³ s⁻¹ por 100 m de línea de costa). PSV= partículas similares a virus, MZ= microzooplancton, NH= nanoplancton heterótrofo, NA= nanoplancton autótrofo BH= bacterias heterótrofas, DN=dinoflagelados, Silíceos= diatomeas+silicoflagelados, NO₃= nitratos, NO₂= nitritos, PO₄= ortofosfato, NOD= nitrógeno orgánico disuelto, SiO₂= acido silícico, Nitracli.= nitraclina, Temp.=temperatura, Silica.=silicaclina, Fosfo= fosfoclina, Surg.= surgenas.

V.6.2 Procedimiento de análisis de multi-respuesta (PPRM)

De las variables categóricas exploradas, la intensidad de las surgencias costeras y la temperatura fueron las que tuvieron mayor influencia en los cambios de la estructura de la comunidad microbiana y microplanctónica en la zona de surgencias frente a Bahía Magdalena. Estas diferencias fueron significativas en términos de abundancia (surgencias $p = 0.001490$ y temperatura = 0.022323) y de biomasa (surgencias $p=0.04456$, temperatura $p=0.0391367$) (Tabla 4). No se encontraron diferencias significativas en la estructura de la comunidad, en términos de abundancia ($p=0.95165$) y biomasa ($p=0.777$) con la variable categórica de profundidades ópticas. Esto indica que los cambios en la estructura de la comunidad de los componentes biológicos, tanto en términos de biomasa como de abundancia, no responden a gradientes verticales en la zona eufótica sino a cambios estacionales que se muestran reflejados en la sucesión de la estructura de la comunidad en respuesta a periodos de surgencias intensas y débiles y a los cambios ambientales causados por estos eventos de surgencias de distinta intensidad, como incremento de la concentración de nutrientes inorgánicos, reflejados en mezcla y afloramiento de las nutriclinas.

Tabla 6 Análisis de procedimiento de multi-respuesta (PPRM) para comparación de la abundancia y biomasa de los componentes microbianos y del microplancton en relación a las variables ambientales en función del coeficiente de determinación calculado en el análisis de ENMM, donde se marcan las que mostraron significancia (negrita).

Hipótesis	T estadística	A	Valor de p
<i>Coefficiente de determinación (abundancia)</i>			
Temperatura frías (< 20°C) vs temperaturas cálidas (>20°C)	-4.983	0.022	0.022
Surgencias intensas (>70 m ⁻³ s ⁻¹ por 100 m de línea de costa) vs surgencias débiles (<70 m ⁻³ s ⁻¹ por 100 m de línea de costa)	-4.57	0.020	0.001
Diferencia entre las 5 profundidades ópticas	1.474	-0.013	0.952
Temperatura frías (< 20°C) vs temperaturas cálidas (>20°C)	-2.162	0.011	0.039
Surgencias intensas (>70 m ⁻³ s ⁻¹ por 100 m de línea de costa) vs surgencias débiles (<70 m ⁻³ s ⁻¹ por 100 m de línea de costa)	-2.049	0.010	0.044
Diferencia entre las 5 Profundidades ópticas	0.796	-0.008	0.778

VIDISCUSSION

La distribución de tallas y biomasa de la comunidad del picoplancton, nanoplancton y microplancton es el principal factor biológico que determina el funcionamiento de la trama trófica pelágica y consecuentemente afecta la tasa de carbono que es exportado de la capa superficial al fondo del océano (Freón *et al.*, 2009), por lo que juegan un papel importante en la dinámica y productividad de los ecosistemas marinos (Freón *et al.*, 2009). Parte de los cambios estacionales en los componentes tróficos planctónicos pueden estar ligados a la dinámica física de cada ecosistema como fue el caso de lo observado en este estudio en la zona de surgencias costeras frente a Bahía Magdalena.

La zona de surgencias aledaña a Bahía Magdalena se encuentra influenciada por el sistema de la Corriente de California, considerada como uno de los sistemas más productivos del mundo (Ronden, 1971), debido a la ocurrencia de surgencias inducidas por los vientos. El efecto de las surgencias influye en la temperatura, en la salinidad, concentración de nutrientes, en el O₂ disuelto, en la estructura de la termoclina y en la circulación, lo que forma condiciones favorables para la respuesta biológica del ecosistema (Bakun & Nelson, 1977). La ocurrencia de eventos de surgencias, provocados principalmente por los vientos del noroeste (Durazo *et al.*, 2002), es el mecanismo principal de aporte de nutrientes a la zona eufótica, el cual ocurre de manera episódica (4-5 días), donde se ha reportado que el aporte de nutrientes promedio de estos eventos van en concentraciones de 1.0 µM para el fosfato, 10.0 µM de nitrato y 0.3 µM de nitrito (Guzman del Proo *et al.*, 2000). Estos valores son muy similares a los promedios registrados en este estudio (PO₄=1.17 µM, NO₂=0.30 µM y NO₃=7.18 µM), durante la época de mayor intensidad de surgencias excepto en la concentración promedio del NO₃ la cual fue hasta por 3 µM menor que la concentración reportada con anterioridad. No obstante, las concentraciones registradas en este estudio fueron superiores a los máximos reportado por Cervantes-Duarte *et al* (2010) (nitrito =0.10µM, nitrato= 5.4µM y fosfato= 1.1µM), durante la época de surgencias, a excepción del PO₄ cuya concentración fue de similar magnitud.

En cuanto a la respuesta biológica en las zonas de surgencias, en la última década se ha generado información y principios ecológicos más realistas sobre la estructura y dinámica de las tramas tróficas en estas áreas y sobre las interacciones de sus componentes planctónicos para reconocer que las fracciones planctónicas de talla pequeña tienen una función clave en la dinámica trófica de las zonas de surgencias (Freón *et al.*, 2009). Y los resultados de este estudio coinciden con la relevancia de estos componentes planctónicos en el sostenimiento del ecosistema.

VI.1 VARIABILIDAD TEMPORAL Y ESPACIAL

La variabilidad temporal de las abundancias de los diferentes componentes de la trama trófica planctónica analizados, mostró que los más pequeños, los que conforman parte del picoplancton fueron los componentes más abundantes durante todo el periodo de muestreo, seguidos por el nanoplancton y el microplancton asimismo se observaron diferencias en tiempo y espacio en la dominancia de los organismos autótrofos y heterótrofos de cada talla, lo que se discutirá más adelante.

VI.1.1 Componentes microbianos

En general las abundancias de estos organismos registradas en este estudio son comparables con lo reportado en zonas con influencia oceánica dentro del Pacífico.

En cuanto las abundancias del PA registradas en este estudio fueron semejantes con lo reportado en estudios realizados en el Pacífico Norte, Pacífico Sur y del Golfo de California (Díaz & Maske, 2000; Sherr *et al.*, 2005; Grob *et al.*, 2007; Hakspiel, 2009) y hasta dos órdenes de magnitud superior que lo reportado en el Atlántico Norte (Harrison *et al.*, 2001; Yao & Hong., 2008) (Tabla7).

Tabla 7 Abundancias del picoplancton autótrofo (PA) y piceucariotes (cél ml⁻¹) mínimas, máximas y promedio en sistemas costeros, zonas oceánicas y áreas de surgencias. (-) no especificado

Promedio	Mínimo	Máximo	Lugar	Referencia
-	2.5X10 ⁴	3 X10 ⁴	Mar Alborcan, Mediterráneo	Reul <i>et al.</i> , 2005
-	0.1x10 ³	58x10 ³	Pacífico Oeste	Zahao <i>et al.</i> , 2010
-	5 X 10 ⁴	5.8X10 ⁵	Sistema de surgencias de Oregón	Sherr <i>et al.</i> , 2005
-	1.90X0 ⁵	3X10 ⁵	Pacífico Sur entre Isla Marquesas y Chile	Grob <i>et al.</i> , 2007
-	1.7X10 ⁴	2.7X10 ⁵	Norte del Golfo de California	Díaz & Maske, 2000
-	1.8X10 ³	2.7X10 ⁵	Estuario de Changjinag	Pan <i>et. al.</i> , 2007
1.1X10 ⁵	1.5X10 ⁴	6.2X10 ⁵	Golfo de California-Estero El Tortugón, Sinaloa	Hakspiel 2009
-	3.8X10 ⁴	1.8X10 ⁵	Golfo de California-Boca Macapule, Sinaloa	Hakspiel 2009
-	-	40x10 ³	Atlántico Ártico (superficial, oceánica)	Harrison <i>et al.</i> , 2001
-	-	15.6x10 ³	Boreal Polar (Atlántico Norte 80m)	Harrison <i>et al.</i> , 2001
-	-	2.40x10 ⁵	Golfo Stream (Atlántico Norte 20 m)	Harrison <i>et al.</i> , 2001
-	-	62x10 ³	Atlántico Norte Drift (30m)	Harrison <i>et al.</i> , 2001
-	-	1.98x10 ⁵	Giro Subtropical Este (Atlántico Norte 40m)	Harrison <i>et al.</i> , 2001
-	-	1.54x10 ⁵	Giro Subtropical Oeste (Atlántico Norte <40m)	Harrison <i>et al.</i> , 2001
-	-	80x10 ³	Plataforma del Atlántico Noroeste (Atlántico Norte superficial)	Harrison <i>et al.</i> , 2001
5x10 ⁵	1.7x10 ³	5.8 x10 ⁴	Área Subártica	Yao & Hong, 2008
-	-	-	Núcleo de surgencias de España	Varela <i>et al.</i> , 2010
-	1.1x10 ⁴	5x10 ⁵	Zona de surgencias de Canarias África	Baltar <i>et al.,</i> , 2009
6.2x10 ⁴	-	-	Zona de surgencias del Mediterráneo	Reul <i>et al.</i> , 2005
-	1.51x10 ³	1.24x10 ⁶	Zona de surgencias de Perú	Pereira <i>et al.</i> , 2008
-	1x10 ³	2.5x10 ⁵	Zona de surgencias frente a Bahía Magdalena	Este trabajo (2011)

La distribución vertical del PA en la zona eufótica del área de estudio, presenta sus máximos incrementos durante todo el periodo de muestreo a nivel superficial. Sin embargo sus valores integrados, no muestran una relación directa con la variación de la temperatura superficial. No obstante la máxima abundancia de este componente (junio del 2009) coincide con trabajos realizados en zonas de surgencias del SCC (Sistema de la Corriente de California) y con lo observado en otras áreas de surgencias (Echeverría *et a.l.*, 2009). Cuyo máximo ha sido relacionado con la profundidad de la zona eufótica, ya que su expansión parece favorecer al incremento del PA en estratos profundos (ver referencias en Miyazono *et al.*, 1992), lo que explica que sus mayores abundancias se encontraran en el periodo de menor actividad de surgencias, cuando la zona eufótica fue más profunda. Las cianobacterias es el componente más importante del PA en esta región del Pacífico

(Díaz & Maske, 2000; Linacre *et al.*, 2010), lo que podría explicar su variabilidad, ya que algunos de sus géneros como *Synechococcus* contienen un pigmento accesorio (ficoeritrina) que les permite captar a las longitudes de onda entre azul y violeta de la luz de la radiación fotosintéticamente activa (PAR), que pueden llegar hasta la base de la zona eufótica (ver referencias en Díaz & Maske, 2000).

Las PSV presentaron abundancias comparables con las reportadas para otras zonas dentro del Pacífico Oriental (Culley & Welschmeyer, 2002) pero son menores en relación a las reportadas para zonas eutrofizadas (Hakspiel-Segura, 2009), como la laguna Macapule Sinaloa, así como lo reportado para otras áreas de surgencias de la Corriente de Humboldt (Poorvin *et al.*, 2004; Kuznar *et al.*, 2009; Eissler *et al.*, 2010). Pero las máximas abundancias registradas en este estudio son menores que lo reportado en el Golfo de México, hasta por dos órdenes de magnitud (Boehme *et al.*, 1993) (Tabla 8).

Tabla 8 Abundancias del PSV mínimas, máximas y promedio (PSV ml⁻¹) en sistemas costeros, zonas oceánicas y áreas de surgencias.

Promedio	Mínimo	Máximo	lugar	Referencia
0				
-	1.5X10 ⁶	1.5X10 ⁷	Pacífico Oriental (oceánica)	Culley & Welschmeyer, 2002
-	1.4X10 ⁴	4.7X10 ⁴	Golfo de México (oceánica >100m)	Boehme <i>et al.</i> , 1993
-	3.8X10 ⁵	8.5X10 ⁵	Superficial (costa-océano)	Boehmen <i>et al.</i> , 1993
7.3X10 ⁷	2.0X10 ⁷	1.5X10 ⁸	Golfo de California-Estero El Tortugón, Sinaloa	Hakspiel.Segura, 2009
6.8X10 ⁷	3.1X10 ⁷	1.6X10 ⁸	Golfo de California-Boca Macapule, Sinaloa	Hakspiel.Segura, 2009
-	2.0 x 10 ⁷	6.0 x 10 ⁷	Sistema de surgencias Perú	Poorvin <i>et al.</i> , 2004
-	0.04x10 ⁷	13.9x10 ⁷	Sistema de surgencias de Concepción	Eissler <i>et al.</i> , 2010
-	0.1x10 ⁷	7.0x10 ⁷	Sistema de surgencias de Chile central	Kuznar, <i>et al.</i> , 2009
-	6.7510 ⁵	1.6810 ⁷	Estuario Yangtze	Jiao <i>et al.</i> , 2006
2.9x10 ⁵	5.2 x 10 ⁴	2.7x10 ⁶	Zona de surgencias frente a Bahía Magdalena	Este trabajo (2011)

En algunos estudios se ha mencionado que la variación estacional de la abundancia de las PSV presenta los valores menores a finales de invierno y los mayores entre primavera y otoño llegando a alcanzar densidades considerables de hasta 10⁶ PSV ml⁻¹ (Mann, 2003). Esta variación estacional es similar a la observada

en otras zonas costeras del mundo, por ejemplo en Bahía Chesapeake y al norte del Mar Adriático (ver referencias en Wommack & Colwell, 2000). Sin embargo, los resultados de este estudio muestran un desfase respecto a la estacionalidad encontrada en esos estudios, ya que el máximo de abundancia en la zona de estudio se dio entre verano y otoño (julio y octubre del 2009) y las mínimas abundancias se encontraron durante finales de invierno-primavera (febrero a junio del 2009). No obstante las abundancias máximas de las PSV en este estudio, pero siendo los máximos hasta un orden de magnitud menor, coincide con lo registrado en otras áreas de surgencias en donde las abundancias mayores han sido reportadas durante el periodo de mayor actividad de surgencias (Pereira, 2009; Elissler *et al.*, 2010), con máximos incrementos en la etapa posterior a estos eventos (Kuznar *et al.*, 2009).

La distribución vertical de las PSV exhibe máximos subsuperficiales y una rápida disminución (de 2 a 10 veces menores) en sus abundancias por debajo de la zona eufótica tanto en el océano abierto como la zona costera (Wommack *et al.*, 1992; Cochlan *et al.*, 1993; Weinbauer *et al.*, 1995), con máximos subsuperficiales usualmente a los 15 m, 50 m y de 75 m a 150 m (ver referencias en Wommack & Cowell, 2000). Esto es consistente con lo observado en la zona aledaña a BAMA, ya que sus máximos se presentaron a nivel subsuperficial. Esta distribución ha sido atribuida a la radiación UV, la cual puede tener efectos negativos sobre el componente viral, tales como cambios en las interacciones entre virus-hospedero en aguas superficiales (Jacquet & Bratbak, 2003). Otra causa que podría explicar esta distribución es la oxiclina, ya que en algunos trabajos han reportado sus máximas abundancias por debajo de esta capa (Elissler *et al.*, 2010). Sin embargo, en este estudio no se realizaron mediciones de esta variable, por lo que no podemos discutir su relación con la misma.

En tanto que la abundancia del componente bacteriano (BH) en la zona aledaña a BAMA, sus máximos incrementos son comparables con lo observado en zonas de Surgencias de la Corriente de Humbolt y con las encontradas en el Pacífico Oriental, pero son menores que lo reportado para zonas eutrofizadas y para el Atlántico Norte (Harrison *et al.*, 2001; Culley & Welschemeyer 2002; Hakspiel-

Segura, 2009; Kuznar, 2009). Sin embargo, son mayores que lo registrado en zonas del Golfo de México (Boehme *et al.*, 1993) (Tabla 9).

Tabla 9 Abundancias del bacterioplancton heterótrofo (BH) (cél ml⁻¹) mínimas, máximas y promedio en sistemas costeros, zonas oceánicas y áreas de surgencias. (-)no especificado

Promedio	Mínimo	Máximo	lugar	Referencia
1.0X10 ⁶	4.1X10 ⁴	2.5X10 ⁶	Estuario de Changjiang (China)	Pan <i>et al.</i> , 2007
2.6X10 ⁴	5.0X10 ³	5.5X10 ⁴	Golfo de México (zona oceánica de 120 a 2500m)	Boehmen <i>et al.</i> , 1993
-	-	2.0X10 ⁶	Pacífico Sur	Grob <i>et al.</i> , 2007
2.5 x10 ⁵	-	-	Golfo de México (superficial oceánica)	Boehmen <i>et al.</i> , 1993
5.7x10 ⁵	-	-	Golfo de México (superficial costa--océano)	Boehme <i>et al.</i> , 1993
-	8.0x10 ⁴	9.0x10 ⁵	Pacífico Oriental (zona oceánica)	Culley & Welschemeyer, 2002
8.8X10 ⁶	3.9x10 ⁶	1.6x10 ⁷	Golfo de California-Estero El Tortugón, Sinaloa	Hakspiel, 2009
8.2x10 ⁶	3.8x10 ⁶	1.5x10 ⁷	Golfo de California-Boca Macapule, Sinaloa	Hakspiel, 2009
-	-	3.2x10 ⁶	Atlántico Ártico (Superficial oceánica)	Harrison <i>et al.</i> , 2001
-	-	2.2x10 ⁶	Boreal Polar (Atlántico Norte 80m)	Harrison <i>et al.</i> , 200
-	-	3.2x10 ⁶	Golfo Stream (Atlántico Norte)	Harrison <i>et al.</i> , 200
-	-	2.9x10 ⁶	Atlántico Norte Drift	Harrison <i>et al.</i> , 200
-	-	1.2x10 ⁶	Giro Subtropical Este (Atlántico Norte)	Harrison <i>et al.</i> , 200
-	-	-		Harrison <i>et al.</i> , 200
-	-	1.4x10 ⁶	Giro Subtropical Oeste (Atlántico Norte)	Harrison <i>et al.</i> , 200
-	-	2.2x10 ⁶	Plataforma del Atlántico Noroeste (Atlántico Norte superficial)	Harrison <i>et al.</i> , 200
-	1x10 ⁵	2.5x10 ⁵	Zona de surgencias de Chile	Kuznar, 2009
-	0.5x10 ⁶	5.6x10 ⁶	Área de surgencias de Concepción, Chile	Eissler <i>et al.</i> , 2010
1.4x10 ⁵	4.0x10 ⁴	2.5x10 ⁵	Zona de surgencias frente a Bahía Magdalena	Este trabajo (2011)

En general las abundancias mayores de las bacterias heterótrofas y de las PSV en la zona de estudio ocurrieron durante el periodo cálido. Debido a que se ha descrito que las PSV covarían consistentemente con el componente bacteriano lo que ha sugerido una relación muy cercana entre estos dos componentes (Bratbak *et al.*, 1994; Mann, 2003). Las altas concentraciones encontradas de nutrientes orgánicos principalmente el NOD en este mismo periodo apoyan esta relación, ya que el incremento en la temperatura y sustratos orgánicos son factores estimulantes para el desarrollo de la comunidad bacteriana en ambientes oligotróficos o cuando ocurre un decremento en la concentración de los nutrientes inorgánicos y se acumula la materia orgánica disuelta (MOD) (Pomeroy, 2001; Wetz & Wheeler, 2004).

Las altas abundancias superficiales de los componentes de BH y PSV, puede estar relacionada a la posible existencia en la zona de estudio, de “la materia orgánica disuelta coloreada” (CDOM por sus siglas en ingles). La CDOM es liberada principalmente por el microfitoplancton y puede ayudar a proteger a las bacterias heterótrofas de los efectos adversos de la radiación UV. Su existencia en la zona de surgencias de Bahía Magdalena requiere de investigación en el futuro (Ver referencias en Romera-Castillo *et al.*, 2010).

Las abundancias del NA en la zona aledaña a BAMA presento valores superiores que lo reportado para zonas de la Corriente de Humbolt de la región de Chile, Pacífico Noreste y para lo registrado en el Atlántico Norte (Davis *et al.*, 1985; Doherty, 1995; Cuevas *et al.*, 2004), pero menores que lo reportado en el Estuario de Changjiang, Boca Macapule, Sinaloa y Mar de Arabia (Garrison *et al.*, 1998; Hakspiel, 2009), sin embargo las abundancias de este componente son similares que las encontradas en las regiones de Estero El Tortugón, Sinaloa (Hakspiel, 2009) y Corriente de Humboldt (Bötjer & Morales, 2007).

Tabla 10 Abundancias del nanoplancton autótrofo (NA) (cél ml⁻¹) mínimas, máximas y promedio en sistemas costeros, zonas oceánicas y áreas de surgencias. (-) no especificado.

Promedio	Mínimo	Máximo	lugar	Referencia
-	0.02x10 ³	12x10 ³	Mar de Arabia	Garrison <i>et al.</i> , 1998
-	0	23x10 ³	Concepción, Chile	Bötjer & Morales, 2007
2.5x10 ³	-	4.0x10 ³	Noreste Pacífico Subártico	Doherty, 1995
9.5x10 ³	1.1x10 ¹	2.1x10 ⁵	Estuario de Changjiang (China)	Pan <i>et al.</i> , 2007
-	7.1x10 ²	3.2x10 ³	Transecto costa-océano (Atlántico Norte)	Davis <i>et al.</i> , 985
-	1.5x10 ³	1.3x10 ⁵	Bahía de Guanabara, Brasil	Santos <i>et al.</i> , 2007
-	3.8x10 ²	32.1x10 ²	Corriente de Humboldt (Surgencias)	Cuevas <i>et al.</i> , 2004
-	0	22.6x10 ²	Corriente de Humboldt (no-Surgencias)	Cuevas <i>et al.</i> , 2004
-	0.08x10 ³	0.6x10 ³	Área de surgencias de Concepción	Eissler <i>et al.</i> , 2010
9.8x10 ³	4.2x10 ³	2.98x10 ⁴	Golfo de California-Estero El Tortugón, Sinaloa	Hakspiel, 2009
1.06x10 ³	3.64x10 ²	4.2x10 ³	Golfo de California-Boca Macapule, Sinaloa	Hakspiel, 2009
7x10 ²	1.2x10 ¹	5.48x10 ³	Zona de surgencias de Bahía Magdalena	Este trabajo (2011)

Las abundancias del nanoplancton heterótrofo (NH) en la zona de surgencias de Bahía Magdalena, son menores que lo reportado en la región de surgencias de Chile y que lo reportado en el Estero Delaware (Coffin & Sharp, 1987; Anabalón *et*

al., 2007). Sin embargo, son mayores que lo reportado en Bahía Concepción, Mar de Arabia, Perú, Norte de Chile, Corriente de Humboldt, así como en el Estero El Tortugón y Boca Macapule, Sinaloa (Sorokin & Kogelschatz, 1979; McManus & Paterson, 1988; Cuevas & Morales, 2006; Bötjer & Morales, 2007; Hakspiel, 2009) hasta por un orden de magnitud en algunos casos (Tabla 11).

Tabla 11 Abundancias del nanoplancton heterótrofo (NH) (cél ml⁻¹) mínimas, máximas y promedio en sistemas costeros, zonas oceánicas y áreas de surgencias. (-) no especificado.

Promedio	Mínimo	Máximo	lugar	Referencia
-	4.0 x10 ²	9.0 x10 ³	Estuario Delaware (USA)	Coffin & Sharp, 1987
-	0.2 x10 ³	2x10 ³	Bahía Concepción (surgencias)	McManus & Paterson, 1988
-	0.2 x10 ³	4x10 ³	Bahía Concepción (no-surgencias)	McManus & Paterson, 1988
-	0.01x10 ³	0.9x10 ³	Zona de surgencias de Perú	Sorokin & Kogelschatz, 1978
-	0.02x10 ³	2x10 ³	Mar de arabia	Garrison <i>et al.</i> , 1998
-	0.01x10 ³	1x10 ³	Perú	Sorokin & Kogelschatz, 1979
-	3.4x10 ⁴	2.1x10 ⁵	Bahía de Guanabara, Brasil	Santos <i>et al.</i> , 2007
--	0.03x10 ³	2x10 ³	Norte de Chile	Cuevas & Morales, 2006
-	0x10 ³	2x10 ³	Concepción	Bötjer & Morales, 2007
-	255	15x10 ³	Región central de Chile (surgencias)	Anabalón <i>et al.</i> , 2007
-	474	3.5x10 ³	(no-surgencias)	Anabalón <i>et al.</i> , 2007
-	0.06x10 ³	5.9x10 ³	Corriente de Humboldt (Surgencias)	Cuevas <i>et al.</i> , 2004
-	0	2.25x10 ³	Corriente de Humboldt (no-Surgencias)	Cuevas <i>et al.</i> , 2004
1.77x10 ³	3.4x10 ²	6.7x10 ³	Golfo de California-Estero El Tortugón, Sinaloa	Hakspiel, 2009
1.06x10 ³	3.64x10 ²	4.2x10 ³	Golfo de California-Boca Macapule, Sinaloa	Hakspiel, 2009
-	0.016x10 ³	0.4x10 ³	Área de surgencias de Concepción	Eissler <i>et al.</i> , 2010
1.8x10 ³	2x10 ²	8x10 ³	Zona de surgencias de Bahía Magdalena	Este trabajo (2011)

Los nanoflagelados heterótrofos son dominantes en la fracción del nanoplancton, y presentan su máxima abundancia durante el periodo de surgencias intensas en la Corriente de Humboldt (Anabalón *et al.*, 2007). Sin embargo, en otros sistemas, no se reportan diferencias en sus abundancias durante condiciones surgencias y de no surgencias, (Cuevas *et al.*, 2004; Bötjer & Morales., 2007), lo que coincide con lo encontrado en el zona de estudio, ya que este componente no exhibió una alta variabilidad en el transcurso del muestreo, presentando solo un

incremento considerable en Abril de 2009 (periodo de mayor intensidad de surgencias). Pero es el componente más importante de esta fracción del plancton al igual que lo señalado en la Corriente de Humboldt,

VI.1.2 Microplancton

Los máximos incrementos del microfitoplancton ocurrieron durante la época de mayor intensidad de surgencias (principalmente el grupo de diatomeas centrales). Estos incrementos coincidieron con las máximas concentraciones de nutrientes inorgánicos nitrogenados (nitritos y nitratos). La alta variabilidad observada en este componente durante la época de mayor intensidad de surgencias, denota el carácter episódico de los eventos de surgencias y la consecuente respuesta de las diatomeas al alcanzar sus abundancias máximas cuando se está llevando a cabo un evento de surgencias, indicando que el microfitoplancton está fuertemente acoplada a las fluctuaciones físicas y químicas ocasionadas por la variabilidad de estos eventos (Kuznar *et al.*, 2009). En la zona aledaña a BAMA, no se encontró una clara relación entre los componentes microplanctónicos y estas condiciones probablemente como resultado de la diferencia en la resolución temporal entre la ocurrencia episódica y duración de los eventos de surgencias y la recolecta de muestras, limitada a solo una visita mensual. Por ejemplo en el mes de marzo que se obtuvo el mayor incremento del microfitoplancton, compuesto principalmente del género *Chaetoceros*, el muestreo ocurrió durante los días en que se presentó la máxima intensidad de un evento de surgencias. Sin embargo en el mes de abril del 2009, no se alcanzo a notar su efecto sobre el microfitoplancton debido a que el muestreo se realizó en la fase inicial de un evento de surgencias, lo que se reflejó en las concentraciones máximas de NO_3 y PO_4 . En el mes de mayo, se registró un incremento considerable de especies del MF con requerimientos menores de nutrientes, que las especies del género *Chaetoceros*, durante la fase final de un evento de surgencias (Anexos 1).

La asociación directa de los eventos de surgencias sobre la comunidad del MF ha sido mostrada en diversos estudios, donde la disponibilidad de formas nitrogenadas oxidadas y las altas concentraciones de sílice promueven las proliferaciones de especies de fitoplancton principalmente de diatomeas centrales y algunas penales de

los géneros *Chaetoceros*, *Skeletonema*, *Stephanopyxis*, *Rhizosolenia*, *Pseudo-nitzschia*, *Guinardia*, *Thalassiosira*, *Asterionellopsis glacialis*, *Leptocylindrus danicus* y *Eucampia* (Malone, 1980; Cochlan *et al.*, 2008). Este escenario coincide con la estructura de especies dominantes en este estudio. Estas especies, sin embargo, solo presentaron una relación directa con la concentración de formas nitrogenadas oxidadas y no con el SiO₂, lo que puede ser respuesta de esto, es lo que ha sido señalado en otros estudios, que es que el desbalance en la proporción N: P: Si, puede desfavorecer el incremento en la abundancia o biomasa del microfitoplancton (Fu, *et al.*, 2009), lo que es coincidente con este estudio ya que se encontró un desbalance en las proporciones entre N:Si (N:Si >1) y de N:P (N:P <16), registrando los valores menores de julio a octubre del 2009. Asimismo el incremento del flujo vertical de grandes tallas del microfitoplancton, principalmente del grupo de diatomeas, hacia el sedimento se traduce en grandes pérdidas de este componente en la columna del agua. Por lo que estos dos factores pudieron influir en la relación directa del aumento del microfitoplancton con el incremento en la concentración del sílice (González *et al.*, 2007).

Las especies típicas de áreas de surgencias están aparentemente bien adaptadas a condiciones de turbulencia y alta energía, (ver referencias en Kuznar *et al.*, 2009) y se encuentran respondiendo de diferente manera ante estos regímenes (ver referencias en Anabalón *et al.*, 2007), donde especies del género *Chaetoceros*, son las primeras en reaccionar ante episodios de surgencias intensas, seguidos en la etapa posterior de estos eventos el incremento en las abundancias de especies que forman cadenas largas de células como *Pseudo-nitzschia spp*, *Detonula pumila* y *Cerataulina pelágica*. Esta estrategia y con la generación de esporas y propágulos (Lassiter *et al.*, 2006; Härnström *et al.*, 2007) les permite su persistencia en la zona eufótica durante un ciclo anual. La formación de esporas principalmente en las especies de los géneros *Chaetoceros* y *Skeletonema*, les permiten su resiembra episódica en la zona eufótica, una vez que se rompe la termoclina y se mezcla la columna de agua. Siendo de suma importancia, ya que la composición de la comunidad se ve influenciada por el tipo de inoculo (especies), el tiempo de inicio de

la proliferación y la proporción de las especies que lo componen entre cada evento de surgencias (Härnström *et al.*, 2007) como fue observado en este estudio.

En la zona de surgencias frente a BAMA existen pocos antecedentes sobre la composición de especies del microfitoplancton, sin embargo, se ha registrado que su composición y distribución son similares a las encontradas en otras áreas de surgencias (ver referencias en Martínez-López & Verdugo Díaz, 2000), donde el fitoplancton silíceo representado principalmente por los géneros: *Chaetoceros*, *Rhizosolenia* y *Coscinodiscus*, seguidos por *Proboscia*, *Thalassiosira*, *Pseudo-nitzschia*, *Lioloma*, y *Thalassionema* constituye el mayor componente del microfitoplancton (Estrada & Blasco; 1985), lo que fue similar a la estructura comunitaria encontrada en este estudio. Sin embargo, el valor máximo (7×10^2 y 49.5×10^6 cél l⁻¹) estimado en este estudio fue un orden de magnitud menor que lo reportado en otros estudios de la zona en regiones cercanas a la costa, tanto en la época de máxima intensidad de surgencias como en la época de menor intensidad de surgencias (Estrada & Blasco, 1979; Martínez-López, 1993a y 1993b; Hernández-Becerril, 2007; Martínez-López *et al.*, 2010). Por otro lado, algunas especies de diatomeas de tallas pequeña como *Cylindrotheca closterium* y *Skeletonema costatum* fueron persistentes a lo largo del periodo de estudio, posiblemente debido a que estas especies pueden aprovechar tanto formas regeneradas de nitrógeno (amonio y urea) como formas nitrogenadas oxidadas (Anabalón *et al.*, 2007), lo cual les permite explotar un rango amplio de condiciones nutricionales que explican su presencia en la zona.

Durante la temporada cálida cuando los eventos de surgencias disminuyen, se han registrado las menores abundancias (800 cél l⁻¹) en época de la contracorriente (Martínez-López, 1993a y 1993b) así como una reducción de la concentración de clorofila *a* hasta de un 50% (Martínez-López & Verdugo-Díaz, 2000), lo que es coincidente con este estudio ya que durante este periodo se registro un reducción mayor al 80% de su concentración. La dominancia de tallas ≥ 20 μm es otro de los rasgos de la comunidad fitoplanctónica reportados para esta temporada (Martínez-López, 1993a). Sin embargo, en este estudio el NA siempre superó la abundancia del MF hasta con tres órdenes de magnitud. Por otro lado durante esta temporada se ha

encontrado un componente importante de cocolitoforidos, seguidos de los dinoflagelados y diatomeas (Martínez- López *et al.*, 2010), lo que no fue observado en este estudio, pero si fue posible notar que el grupo de dinoflagelados presentó abundancias altas sobre el grupo de diatomeas, probablemente porque este grupo prevalece durante condiciones cálidas y condiciones estratificadas con bajas concentraciones de nutrientes (Silva, 2009). Las especies más representativas de este grupo, reportadas para la zona de estudio han sido: *Ceratium macroceros*, *C. candelabrum*, *C. tripos* y *C. fusus*. Donde *C. fusus* fue dominante en junio de 2009 en este estudio. Esta especie de amplia distribución en la región del Pacífico se le ha considerado como común de la temporada de verano (Cortés & Nuñez, 2000), por lo que su dominancia en junio podría estar relacionada con el transporte de inóculo de esta población desde la zona costera al norte de Bahía Magdalena, donde se registro una proliferación de esta especie (Martínez-López, *Com. Pres.*). Posteriormente en septiembre y octubre de 2009 fue notable la ocurrencia de asociaciones simbióticas entre diatomeas con otros organismos planctónicos como cianobacterias con una diatomea del género *Hemiaulus* y *Cocinodiscus cf walensii* con un ciliado, las cuales ha sido asociadas previamente en la región a condiciones anómalamente cálidas (Martínez-López & Verdugo Díaz, 2000).

La separación temporal entre las mayores abundancias del MF y las tallas del pico y nanoplancton es debido posiblemente a sus diferencias fisiológicas, ya que estas últimas predominan durante condiciones oligotróficas por su alta relación área-volumen, que se traduce en una mayor cantidad de receptores y transportadores trans-membranales por unidad de volumen, así como un ahorro energético en el ingreso de sustancias al interior de la célula (Raven, 1998; Veldhuis *et al.*, 2005). Las ventajas fisiológicas de las células grandes del microfitoplancton en la captación de nutrientes, se ven limitadas a la presencia de concentraciones altas de nutrientes oxidados, lo que les da una desventaja competitiva durante condiciones limitantes de nutrientes (ver referencias en Echeverría *et al.*, 2009). Una causa posible de la separación temporal entre las abundancias del MF y PA, son los requerimientos de micronutrientes, como el Hierro (Fe), ya que ha sido señalado que el PA tiene menores requerimientos de este micronutriente y tiene preferencia por formas

reducidas como NH_4 . Por lo que en condiciones bajas de Fe se favorece el incremento de especies autótrofas pequeñas, mientras que el MF tiene altos requerimientos tanto de este micronutriente como de $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ (Price *et al.*, 1991; Landry *et al.*, 1997) y solo se ve favorecido ante incrementos considerables de estos. Asimismo, diversos géneros de cianobacterias y algunos picoeucariotes (Partensky *et al.*, 1999) del PA, cuentan con la presencia de genes y actividad enzimática, relacionados con la utilización de urea como fuente de nitrógeno y carbono a partir de su hidrólisis a NH_4^+ y CO_2 (ver referencias en Solomon *et al.*, 2010). También es conocido que poblaciones diazotróficas del PA, que cuentan con la capacidad de fijar nitrógeno atmosférico (N_2) (Huang & Chow, 1991; Reddy *et al.*, 1993; Huang *et al.*, 1999; Zehr *et al.*, 2001) les permite subsistir, durante condiciones bajas de fuentes de nitrógeno inorgánico u orgánico. Por lo que estas capacidades les permiten predominar sobre el nano y microfitoplancton durante condiciones oligotróficas.

Los máximos incrementos del NA y de las diatomeas durante el periodo de alta intensidad de surgencias coincide con lo reportado en otras zonas de surgencias dentro del SCC (Bötjer & Morales, 2007), por lo que ambos componentes pueden verse beneficiados ante la ocurrencia de estos eventos. En cuanto al ciliado autótrofo (*Myrionecta rubra*) cuantificado en este estudio, sus proliferaciones han sido registradas en condiciones altas de amonio (Daneri *et al.*, 1992). En algunas lagunas costeras al sur del Pacífico mexicano la regeneración de amonio se encuentra ligada a la mineralización de nutrientes en el agua (Mee, 1978; Soto-Castor *et al.*, 2002), estimulando el crecimiento de esta especie, lo que explicaría su presencia y máxima abundancia cuando se registraron concentraciones altas de nutrientes orgánicos y altas abundancias de BH (periodo posterior al de máxima intensidad de surgencias).

Este MZ incluye protozoarios como ciliados y dinoflagelados heterótrofos constituyendo la mayor parte de este grupo, pero también incluye a rotíferos, meroplanctónicos, larvas y juveniles de copépodos, (ver referencias en Setälä, 2004), cuya abundancia y diversidad varía temporal y espacialmente. La estructura de la comunidad y la abundancia de microprotozoarios son principalmente regulados por la luz y temperatura (Fenchel, 1980). En este estudio solo se cuantificaron los ciliados desnudos y tintínidos del microzooplancton, encontrándose mayormente conformado

por los primeros, y por tintínidos en los meses de mayor intensidad de surgencias. En condiciones de temperatura alta su desarrollo se favorece (Verity, 1985), lo que se relaciona con este estudio debido a que sus máximas densidades (10^3 indiv. l^{-1}) se registraron durante el periodo cálido (septiembre a diciembre del 2009). Las abundancias estimadas estuvieron dentro del rango, conocido para aguas costeras templadas (<100 y 10^5 indiv. l^{-1}) (Andersen & Sorensen, 1986). En otras áreas la distribución de ciliados se ha relacionado con la profundidad de la picnoclina y con los máximos subsuperficiales de biomasa del MF y PA (Sander, 1987). En este estudio, sin embargo esta relación no fue evidente.

La abundancia de los ciliados también puede estar regulada por la presión de pastoreo por parte del mesozooplancton (Stoecker *et al.*, 1987, 1989). Los microprotozoarios unicelulares, generalmente tienen altas tasas metabólicas en comparación con los organismos pluricelulares, y forman parte del flujo de energía y materia hacia niveles tróficos superiores, ya que son consumidos activamente por el mesozooplancton, y al ser unicelulares sus tasas de regeneración son muy rápidas lo que compensa la pérdida causada por el pastoreo (Setälä, 2004).

VI.2 ANÁLISIS MULTIVARIADO

El análisis de escalamiento no-métrico multidimensional (ENMM) realizado con los datos de abundancia fue el que permitió identificar de forma más clara la variabilidad de los componentes biológicos. Sin embargo, no todos los organismos presentaron relaciones significativas según el análisis ISA, solamente lo fueron las PSV, NA, NH y MZ. Las surgencias fue la variable ambiental que presentó la mayor correlación positiva con los componentes PA y NA, siendo las diferentes condiciones ambientales que conllevan las surgencias, las que afectan mayormente la respuesta en la abundancia (menos evidente en términos de biomasa) de cada uno de los componentes tróficos analizados. En coincidencia con lo observado en áreas de surgencias de Chile sobre la comunidad del fitoplancton donde los cambios temporales en la estructura de esta comunidad se han encontrado ligados a la persistencia de los eventos de surgencias (Avaria *et al.*, 1989; Herrera & Escribano, 2006; Anabalón *et al.*, 2007). Asimismo, en la corriente de Humboldt se han

registrado que las oscilaciones del nano y microplancton, tienen una alta flexibilidad y resistencia a las diferentes condiciones medio ambientales de las zonas de surgencias. Quizás debido a que estos componentes biológicos han desarrollado estrategias que les permiten adaptarse a las diferentes condiciones en estas regiones (Margalef, 1979). Para la zona surgencias de Bahía Magdalena los componentes microplanctónicos, PA, NA y NH, respondieron a una combinación de factores durante la temporada de mayor de intensidad de surgencias. No obstante, los grupos de BH y PSV, tuvieron una distribución en el espacio de ordenación multidimensional cercana al punto de origen, por lo que las variables ambientales medidas no parecen ejercer una influencia significativa en la variabilidad de estos organismos, dado a que sus requerimientos no son tan específicos como con los otros componentes planctónicos. Asimismo los componentes del picoplancton autótrofo, se encuentran persistentemente durante todo el periodo de estudio, seguidos en abundancia por el nanoplancton (autótrofo y heterótrofo), y el microfitoplancton, mostrando que estos últimos responden más consistentemente y en mayor magnitud a cambios en las condiciones ambientales. Detectado esto en la distribución dentro del mapa de ordenación multidimensional, ya que los componentes estudiados se encuentran agrupados principalmente por talla.

A pesar de que algunos grupos si presentaron tendencias en su incremento con la profundidad, por ejemplo las PSV, el análisis ENMM demostró que la variabilidad de la abundancia, biomasa y estructura de la comunidad de los organismos estudiados en la zona eufótica no varía significativamente ($p > 0.05$) en un gradiente vertical. Esto aparentemente contradice la idea general de la influencia de los cambios en la columna del agua sobre los grupos funcionales del fitoplancton, coincidente con lo reportado en otras zonas de surgencias (Anabalón *et al.*, 2007). Sin embargo, en este estudio la falta de significancia estadística en la distribución vertical de estos organismos (PA, BH, PSV y MF) en la columna del agua se debió a que sus diferencias fueron de una magnitud pequeña entre las diferentes profundidades de la zona eufótica.

En este estudio las concentraciones de sílice y el nitrato no mostraron una relación con la variabilidad de los componentes biológicos, coincidente con lo

reportado en otras zonas de surgencias (Anabalón *et al.*, 2007), lo que han relacionado a que no solo las surgencias que permiten el enriquecimiento de nutrientes a la zona eufótica, estimulan el desarrollo de diatomeas y nanoflagelados, si no que existen otros factores que participan. De igual manera no se encontró una alta correlación del PO_4 con los componentes del nano-picofitoplancton, por lo que aparentemente la composición de la comunidad no está regulada fundamentalmente por la variabilidad del fosfato. Lo que puede ser respuesta de estas débiles correlaciones, es la naturaleza episódica de los eventos de surgencias y la resolución temporal de los muestreos, además de la respuesta fisiológica de los organismos planctónicos como por ejemplo el periodo de aclimatación que requiere el fitoplancton para responder al incremento de nutrientes. Toda esta desincronización resulta en una visión discreta de lo que ocurre en esta zona y podría explicar que no se aprecie de manera clara el efecto directo de la alta concentración de nutrientes, sobre el aumento en la abundancia y biomasa de los componentes fitoplanctónicos.

Diversos autores han señalado, que la profundidad de la nitraclina representa el equilibrio entre la captación o utilización del nitrato y el suministro vertical de nutrientes (Lewis *et al.*, 1986; Fennel & Boss, 2003). Su variabilidad juega un papel importante en la regulación de la productividad primaria, soportando sustancialmente el desarrollo de fitoplancton (Pennington *et al.*, 2006). Sin embargo, en este estudio no se observaron altas correlaciones de las variables biológicas con la variación en la profundidad de las nutriclinas consideradas. No obstante, las tasas de desarrollo y pastoreo entre los componentes planctónicos promueven el hundimiento de partículas (McCarthy, 1981) hacia el océano profundo, y por tanto se refleja en una menor presencia de organismos, sobre todo de la talla del microfitoplancton (Brink *et al.*, 1981; Barber & Smith, 1981) en la zona eufótica siendo entonces afectadas la talla y composición del fitoplancton. Lo que podría explicar de manera más clara la variabilidad de los organismos en este estudio. Por tanto las relaciones biológicas posiblemente son la mejor explicación de la variabilidad de los componentes biológicos estudiados.

VI.3 RELACIONES TRÓFICAS

Parte de la variabilidad no explicada con las variables abióticas, podría estar relacionada con las interacciones tróficas entre los componentes planctónicos, las cuales no fueron cuantificadas directamente, infiriendo su interacción a través de los cocientes calculados entre los diversos componentes heterótrofos y autótrofos, lo que se discute ampliamente en esta sección.

Uno de los consumidores importante del picofitoplancton y del bacterioplancton son los flagelados heterótrofos, ya que regulan sus poblaciones, siendo un componente trófico muy diverso, comparado con otros grupos microplanctónicos (McManus & Peterson, 1988). Estos componentes a su vez, son consumidos de manera importante por grandes protistas (Turner & Granéli, 1992; Edwards *et al.*, 1999), por lo que forman parte integral de la trama trófica pelágica en los sistemas marinos (Azam *et al.*, 1983). Los microheterótrofos son efectivos consumidores de presas que van desde bacterias a organismos microplanctónicos (microfitoplancton), donde en algunos trabajos se ha estimado que el consumo sobre el fitoplancton es aproximadamente de 2/3 partes de la producción primaria con moderada variaciones en un amplio espectro de hábitats donde habitan (Calbet & Landry, 2004). Pueden acumular en promedio el 60% de la producción primaria diaria, cuyo valor varía dinámicamente con la estacionalidad y el estado de proliferación del fitoplancton (Shinada *et al.*, 2003; Böttjer & Morales, 2005; McManus *et al.*, 2007), lo que reduce sustancialmente el flujo vertical de carbono biogénico (Landry *et al.*, 1998; Buesseler, 1998). En tanto que la dieta de los nano heterótrofos está usualmente restringida a bacterias, y pueden llegar a consumir hasta el 100% de la producción bacteriana diaria durante la etapa de relajación de eventos de surgencias (Cuevas *et al.*, 2004; Vargas *et al.*, 2007).

Asimismo, se ha encontrado que el pastoreo realizado por el NH, oscila entre 3-80 células de bacterioplancton $\text{NH}^{-1} \text{h}^{-1}$ y de 0.1 a 4 cianobacterias $\text{NH}^{-1} \text{h}^{-1}$ y consumen entre 1.9 y 3.3 PSV $\text{NH}^{-1} \text{h}^{-1}$, registrando en promedio un control del 59% sobre estos organismos en áreas de surgencias (Suttle & Chen, 1992; González & Suttle, 1993; Cuevas & Morales, 2006; Vargas & Gonzales, 2004; Böttjer *et al.*,

2007). Esto coincide con los altos valores encontrados de los cocientes entre estos organismos (NH:BH, NH:PA y NH:PSV), durante la época de mayor intensidad de surgencias (Fig. 23). Lo que sugirió que los organismos picoplanctónicos están fuertemente regulados por el NH. A su vez la densidad del nanoplancton heterótrofo y autótrofo depende de los grupos de depredadores presentes como ciliados, (Weisse, 1991), rotíferos (Dolan & Gallegos, 1991) y dinoflagelados heterótrofos (Stoecker & Capuzzo 1990; Dolan, 1991; Kuparinen & Bjornsen, 1992; Kivi *et al.*, 1996, Merrel & Stoecker, 1998). El valor de los cocientes registrados en este estudio entre el MZ y el nanoplancton (MZ/N) tanto autótrofo como heterótrofo durante el periodo anterior al de mayor intensidad de surgencias, así como el MZ sobre las BH y sobre el MF durante el periodo posterior al de mayor intensidad de surgencias, sugiere que los ciliados ejercen una fuerte presión sobre estos componentes durante estas épocas. De acuerdo con estos resultados las relaciones tróficas pudieron haber influido considerablemente sobre la variabilidad de estos organismos planctónicos en el área de surgencias de BAMA (Fig.23). Esto es coincidente con los reportes del consumo tanto del NH y como el MZ, ya que han documentado que promueven una reducción de la producción primaria de hasta un 50%, así como una remoción de hasta el 71% del desarrollo diario del picoplancton (Verity 1986; McManus & Peterson, 1988), ayudando así al reciclamiento de la materia orgánica y nutrientes (Azam *et al.*, 1983; Sherr & Sherr, 2000), manteniendo un fuerte acoplamiento en la transferencia de energía entre la producción y consumo en la zona eufótica (Azam *et al.*, 1991; Verity *et al.*, 1992; Sherr & Sherr, 1992; Neuer & Cowles, 1994; Landry *et al.*, 1995; Calbet & Landry, 2004).

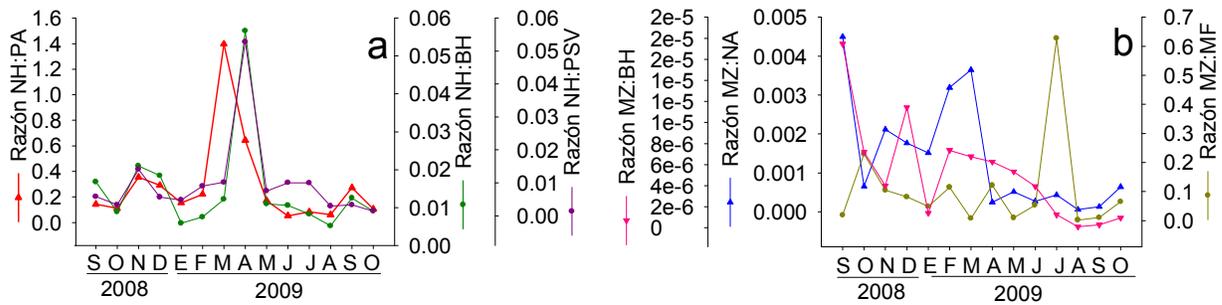


Figura 23. Cocientes del a) nanoplancton heterótrofo (NH) y b) microzooplancton (MZ) sobre otros componentes planctónicos. BH= Bacterias heterótrofas, NH= Nanoplancton heterótrofo, PSV= Partículas similares a virus, PA: Picoplancton autótrofo y MF=Microfitoplancton. Durante septiembre 2008-octubre 2009 en la zona de surgencias de Bahía Magdalena

La presión de pastoreo ejercida por los copépodos sobre el microzooplancton se encuentra bien establecida (Kleppel *et al.*, 1991; Fessenden & Cowles, 1994; Gifford, 1993; Atkinson, 1996, entre otros). La posibilidad de que el MZ pudiera estar siendo consumido activamente podría explicar parte de su variabilidad a lo largo del periodo de estudio, pero la abundancia de sus presas, es posiblemente la causa más importante debido a la variabilidad de este componente durante el estudio, que parece responder de manera importante a las altas abundancias de sus presas.

Otra relación biológica que puede regular fuertemente a los componentes planctónicos, es la actividad lítica llevada a cabo por los virus (incluidos los profagos), los cuales pueden ser también lisogénicos. Se ha reportado que estos provocan más del 30% de la mortalidad del bacterioplancton (Fuhrman & Noble, 1995) o ejercer presión como cianófagos, sobre las cianobacterias cocoides (Wilhelm & Suttle, 1999; Bratback & Haldal, 2000; Fischer & Veltimirov, 2000; Mann, 2003; Elissler *et al.*, 2010). Por lo que la infección viral puede tener un gran efecto, sobre la estructura de la comunidad microbiana, y a su vez juegan un papel importante en el ciclo microbiano (Wommack & Colwell, 2000). La variación de abundancia de las PSV en este estudio sugiere que el virioplancton se encuentra controlando fuertemente a BH y PA, ya que cuando aumentan estos componentes las abundancias de las PSV incrementaron considerablemente. Explicando los altos valores de sus cocientes (PSV: BH y PSV: PA) registrado en este estudio, aunque con diferente temporalidad, ya que el mayor control sobre el PA fue durante el

periodo de máxima intensidad de surgencias y sobre las BH en el periodo posterior a estos eventos, de acuerdo con los valores de sus cocientes.

Los cocientes de las PSV/BH, en zonas de surgencias, oscilan entre 0 y 46 (Jiang & Paul, 1994; Wommack & Colwell, 2000; Eissler *et al.*, 2010), en tanto que los valores calculados en este estudio (0.8-8) se encontraron en el límite inferior de este rango (Fig. 24). No obstante los máximos valores se detectaron durante la época de otoño (septiembre y octubre 2009), en coincidencia con lo reportado en otras zonas de surgencias. El lado positivo de esta interacción radica en que las poblaciones de BH que actúan como hospederas, producen una gran número de virus durante acumulación de MOD, lo cual favorece la disponibilidad de nutrientes para los componentes autótrofos en el ecosistema pelágico (Wommack & Colwell, 2000).

A su vez se ha considerado que las PSV ejercen un papel ecológico importante en la regulación de la abundancia del NA y MF (Brussaard, 2004), ya que diversos estudios han revelado que el componente viral actúan como patógeno de estos grupos. Estudios recientes, han detectado que infectan a diversas especies principalmente de diatomeas y dinoflagelados, regulando fuertemente los géneros que llegan a formar proliferaciones como *Chaetoceros*, así como *Rhizosolenia*, incluso se ha registrado que sus abundancias en células del MF, se encuentran entre 10^4 y 10^5 PSV cél⁻¹ registradas en especies de diatomeas como *Chaetoceros tenuissimus*, en rafidofitas como *Heterosigma akashiwo*, clorofitas y primnesiofitas, entre otros grupos, causando entre 2-10% de la mortalidad fitoplanctónica (Bratback & Heldal, 2000; Fischer & Veltimirov, 2000; Nagasaki, 2008; Shirai *et al.*, 2008). En zonas de surgencias se ha observado hasta 10 veces más virus dentro de células del MF que las observadas en células procariotas, en etapas de relajación de eventos de surgencias (Kuznar *et al.*, 2009). Esto coincide con lo registrado en este estudio, debido a que los valores más altos de sus cocientes (PSV:MF) se detectaron durante el periodo posterior al de máxima intensidad de surgencias (Fig. 24).

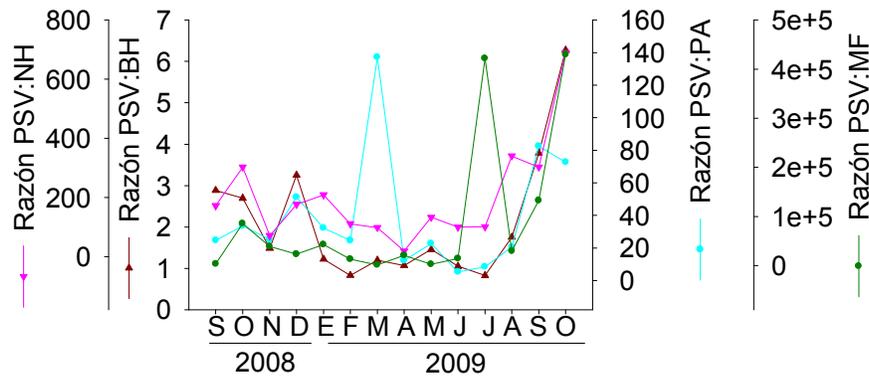


Figura 24 Razones de los componentes de las PSV con los microorganismos (PA= Picoplancton autótrofo, BH= Bacterias heterótrofas, NH= Nanoplancton heterótrofo, PSV= Partículas similares a virus y MF=Microfitoplancton). Durante septiembre 2008-octubre 2009 en la zona de surgencias de Bahía Magdalena.

Otro componente que afecta fuertemente las poblaciones principalmente del microfitoplancton, es el meso y macrozooplanton ya que son consumidores importantes de partículas vivas y no vivas, lo que puede ocasionar una baja en la productividad primaria (Wakeham & Lee 1993; Calbet & Landry, 1999; Carlotti *et al.*, 2000). Por ejemplo, en zonas de surgencias del Perú se ha estimado una variabilidad en la producción primaria entre el 5 y 80% debido al consumo por estos organismos (Walsh, 1976,; Dagg *et al.*, 1980; Boyd & Smith 1983), así como un 44% (Cox *et al.*, 1983) para las costas de Baja California y un 20% para las costas de Bélgica (Joiris *et al.*, 1982). Mientras que en el Mar de los Sargazos durante los meses de marzo-abril, se estima una reducción del 85%, y en agosto de solo el 25% (Roman *et al.*, 1993). Esta fuerte interacción, depredador-presa afecta el destino final del carbono y la transferencia de energía en los ecosistemas (Dagg, 1995) y es necesario estimarla para la zona de surgencias costeras de Bahía Magdalena en estudios futuros.

Algunas estrategias particulares de los distintos grupos del fitoplancton, aunque no han sido ponderadas en este estudio, también deben de ser visualizadas, debido a que pueden ser causas importantes de la variabilidad de los componentes plantónicos analizados. Por ejemplo dentro del MF, el género *Pseudo-nitzschia* aparentemente estuvo poco afectado por el MZ, ya que se presentó casi durante todo el ciclo de muestreo. La mayoría de las especies de este género cuentan con diferentes estrategias de defensa como la de formar agregados llamados “bolas de

agujas” (Buck & Chavez, 1994), así como la producción de ácido domoico, cuyo efecto incluso puede reducir la fecundidad de los copépodos, sus posibles depredadores (Ivanora *et al.*, 2003), lo que podría explicar que se mantuvieran presentes.

Otra interacción trófica que debe ser discutida es la fagotrofia obligada de algunas especies que forman parte del fitoplancton como la mixotrofia (heterotrofia + autotrofia). La mixotrofia ha sido documentada en diversos grupos del fitoplancton como los nanoflagelados, crisófitas y primnesiofitas (Jones, 1994; Jones, 2000), principalmente en 3 géneros de este último grupo: *Chrysochromulina*, *Prymnesium* y *Coccolithus* (Green, 1991). Esta estrategia trófica les permite subsistir en condiciones deficientes de nutrientes ingiriendo partículas inertes, o consumiendo bacterias heterótrofas, que además les facilita eliminar a su mejor competidor, el microfitoplancton (Thingstad *et al.*, 1996). Esta ingestión también puede representar una transferencia importante de carbono a otros niveles tróficos (Caron, 2000).

Las posibles interacciones tróficas entre los componentes planctónicos estudiados (pico, nano y microplancton), es resumido en la figura 26. donde es notable que los mayores incrementos de los componentes autótrofos se presentan en el periodo de mayor intensidad de surgencias, cuando se incrementan las concentraciones de los nutrientes inorgánicos principalmente fósforo y nitrógeno, y los mayores incrementos de los componentes heterótrofos, (a excepción del microzooplancton en el periodo de mínima actividad de surgencias) principalmente de bacterias y PSV especialmente en el periodo posterior a los máximos eventos de surgencias, durante altas concentraciones de nutrientes orgánicos. En tanto que los cocientes calculados sugieren que los componentes autótrofos, y algunos heterótrofos se encuentran fuertemente regulados por los protistas heterótrofos y por la lisis viral (Fig. 25).

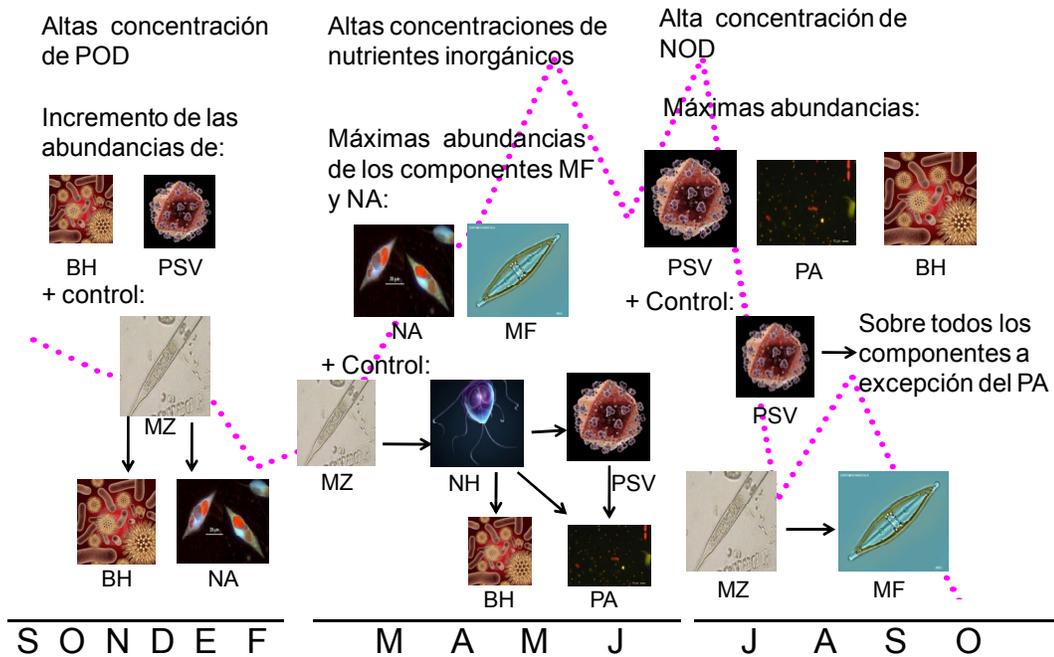


Figura 25 Diagrama conceptual de la dinámica de los componentes biológicos (imágenes), nutrientes, y estacionalidad de los eventos de surgencias (línea rosa) en la zona de surgencias de Bahía Magdalena en el periodo septiembre de 2008 –octubre de 2009.

VI.4 PIRÁMIDES TRÓFICAS

La percepción inicial de la estructura de las pirámides tróficas en áreas de surgencias era representada por una gran biomasa de componentes autótrofos, fundamentalmente diatomeas y pocos niveles tróficos. Se proponía que en este tipo de pirámide la energía suministrada por los productores primarios era directamente transferida hacia los niveles tróficos superiores, con el consecuente rápido hundimiento de partículas hacia el océano profundo (Gasol *et al.*, 1997). Sin embargo, estudios recientes han demostrado que aun en estas zonas, los componentes tróficos microbianos, como el pico y nanoplancton autótrofo forman parte importante de la biomasa autótrofa, y los componentes protistas heterótrofos actúan como sus principales consumidores, así como del picoplancton heterótrofo (BH). Esto puede dar como resultado una menor tasa de hundimiento de partículas orgánicas hacia el océano profundo y en algunas ocasiones una mayor biomasa heterótrofa sobre la biomasa autótrofa. Por lo que la estructura de la talla de plancton

depende de una variedad de factores, los cuales pueden ser regulados por la hidrodinámica propia del sistema (Riegman *et al.*, 1993). Asimismo, la relación funcional entre la estructura de talla del plancton y el peso del carbono biogénico, se encuentra ligado al análisis concurrente de la talla del plancton y de la producción neta de la comunidad, siendo una información valiosa que asocia la organización trófica de las comunidades del plancton microbiano con el reciclaje potencial del carbono biogénico en la zona eufótica o el exportado hacia el océano profundo debido al control de arriba hacia abajo (top-down) provocado por el consumo de organismos.

Se identificó que la estructura de la pirámide de biomasa de los componentes planctónicos considerados en este estudio, conservó la distribución de una pirámide clásica durante los catorce meses de la serie de tiempo, dada por la mayor biomasa autótrofa sobre la biomasa de cada uno de los componentes heterótrofos (BH, NH y MZ). Sin embargo, al considerar la suma total de los heterótrofos relativa a la suma total de los componentes autótrofos, se definió una pirámide trófica en forma de pirámide invertida en 5 meses (con una ciclicidad aproximadamente trimestral) del periodo de estudio, definido esto por un valor > 1 en la relación biomasa autótrofa/biomasa heterótrofa (Tabla 12). Estos valores se sustentaron principalmente en las biomásas del bacterioplancton y del nanoplancton heterótrofo primordialmente durante el periodo estacional de surgencias débiles, lo que puede indicar una mayor producción de materia orgánica disuelta y particulada en la zona de estudio durante estos meses y por tanto una mayor participación de los componentes heterótrofos.

Tabla 12 Razón mensual de la biomasa autótrofa/ biomasa heterótrofa (el sombreado indica los casos de pirámide invertida)

Meses	Biomasa autótrofa/ biomasa heterótrofa
Sep-08	0.2856
Oct-08	0.69215
Nov-08	1.0875
Dic-08	0.4673
Ene-09	1.290114
Feb-09	0.9090
Mar-09	0.3261
Abr-09	1.0485
May-09	0.13722
Jun-09	0.10335
Jul-09	1.2589
Ago-09	0.3949
Sep-09	0.3480
Oct-09	1.3113

VI.4.1 Biomasa autótrofa

Los eventos de surgencias pueden provocar un incremento en la capa de mezcla (Rodier *et al.*, 2000; Le Borgne *et al.*, 2002) y un aumento del 34% en la producción nueva, en la zona eufótica, así como un aporte del 80% en biomasa del microfitoplancton y del 20% por el nanoplancton, durante la época de altas concentraciones de nutrientes inorgánicos (Chávez & Toggweiler, 1995; Cermeño *et al.*, 2006; Shinada *et al.*, 2005). Esto es coincidente con este estudio, ya que el incremento máximo en la biomasa del microfitoplancton (2098 mg C m⁻²) representando 70% de la biomasa total autótrofa, coincidente con las concentraciones máximas de nutrientes inorgánicos principalmente de nitrógeno y fósforo (NO₃= 25.66 µM y PO₄=2.15 µM), durante el periodo de mayor intensidad de surgencias lo que sugiere un predominio de la producción nueva. Este porcentaje esta dado principalmente por especies de diatomeas de rápido crecimiento pertenecientes al género *Chaetoceros*. Sin embargo, esta biomasa se encontró por debajo de los valores reportados en otras zonas de surgencias (200 a 18000 mg C m⁻²) (Anabalón *et al.*, 2007).

El rango de los valores de biomasa (35.39-2928 mg C m⁻²) del NA fue superior a lo reportado en otras zonas de surgencias con un intervalo entre 0.014-1900 mg C

m⁻² (Botjer & Morales, 2007; Eissler *et al.*, 2010) Los máximos de biomasa de este estudio se encontraron asociados a eventos de surgencias. Sin embargo, esta respuesta temporal no siempre es observada en otras áreas de surgencias (Eissler *et al.*, 2010). En cuanto a su distribución vertical han registrado sus mayores biomásas en la superficie y hasta 150 m de profundidad (Lugioyo *et al.*, 2007), lo que podría explicar que no se encontraran diferencias notables de la distribución vertical del NA en la zona de estudio.

En cuanto a la biomasa del PA en el zona de estudio fluctuó entre 17.5 y 597.5 mg C m⁻², siendo máxima durante el periodo de relajación de surgencias representando cerca de la mitad de los valores máximos reportados en otras zonas de surgencias dentro del SCC (100-1000 mg C m⁻²) (Sherr & Sher, 2002).

La diferencia en la contribución a la biomasa autótrofa, de cada uno de estos componentes, se encuentra ligada principalmente a la capacidad de las diferentes tallas planctónicas de captar nutrientes (Fu *et al.*, 2009). No obstante, diversos estudios han mostrado que el picofitoplancton responde positivamente en el rango de desarrollo y biomasa en condiciones optimas al igual que el MF, pero su biomasa incrementa a menudo menos que las grandes células del fitoplancton (Irigoién *et al.*, 2005; Barber & Hiscock, 2006), debido a que el PA puede estar fuertemente regulado por el pastoreo. Por el contrario durante el verano la biomasa del fitoplancton se encuentra constituida principalmente por grandes biomásas del pico- y nanofitoplancton (Niemi, 1975, Huttunen & Kuparinen, 1986), lo que coincide con este estudio, pero solo con la biomasa del PA, debido a que las máximas biomásas de este grupo se presentaron durante la temporada cálida del año (periodo de relajación de surgencias), y la máxima biomasa del NA que se registro en el mismo periodo que la del MF.)

VI.4.2 Biomasa heterótrofa

La biomasa del bacterioplancton no mostró una alta variabilidad estacional, como los componentes autótrofos, oscilando entre 123 a 371.5 mg C m⁻². No obstante, en estudios realizados en zonas de surgencias si muestran una alta variabilidad (50- 1611 mg C m⁻²), registrando sus máximos incrementos durante y

posterior a las proliferaciones de las diatomeas cuando existe una gran acumulación de MOD derivada de sus exudados y que son utilizadas para el mantenimiento de estas poblaciones (Fuhrman *et al.*, 1989; Carlotti *et al.*, 2000). El incremento de biomasa del bacterioplancton y de las PSV (rango 0.70-4.73 mg C m⁻²) covariaron conjuntamente. Encontrando sus máximos valores en los meses de julio y agosto del 2009, sugiriendo una participación importante en la remineralización de materia orgánica y por tanto en los ciclos biogeoquímicos (Nagata, 2000; Wommack & Colwell 2000; Wilhelm *et al.*, 2002; Cuevas *et al.*, 2004; Vargas, *et al.*, 2007; Eissler *et al.*, 2010).

El cociente BH/A generalmente se encuentra entre el 43-64% durante condiciones de surgencias y entre 16-44% en la etapa de relajación de surgencias (Garrison *et al.*, 2000), lo que es coincidente con este estudio ya que este cociente se encontró cercano al 50%. Esto sugiere que el incremento en la biomasa de las BH es consecuencia de la gran acumulación de biomasa de fitoplancton como ha sido observado en otras zonas similares (Ducklow & Carlson, 1992; Ducklow, 2000; Teira *et al.*, 2003), llegando a representar una gran proporción de la biomasa microbiana (Eissler *et al.*, 2010).

Las biomasa estimada para el NH osciló entre 124-1817 mg C m⁻², dentro del rango registrado en otras áreas de surgencias (0.4 a 4800 mg C m⁻²) (Bötjer & Morales, 2007, Eissler *et al.*, 2010; Cuevas *et al.*, 2004, Vargas *et al.*, 2007; Anabalón *et al.*, 2007). Su valor máximo en abril del 2009, fue coincidente con lo registrado por Vargas, *et al.* (2007). La biomasa del microzooplancton osciló entre 1.89 y 1077 mg C m⁻², presentando sus máximos en el periodo anterior al de mayor intensidad de surgencias y los mínimos durante el periodo posterior a estos eventos. Por otro lado la biomasa de este componente registrado en otras zonas de surgencias, puede llegar a representar más del 55% de la biomasa total heterótrofa durante episodios de surgencias intensas (Bode & Varela, 1994), valor cercano a lo encontrado en este estudio, ya que llegó a representar aproximadamente el 60% de la biomasa total heterótrofa, pero durante la temporada de mínima actividad de surgencias.

En el norte de Cuba se ha reportado que el nanoplancton heterótrofo constituye el 44.5% de la biomasa heterótrofa, el microzooplancton el 33.2%, mientras que las bacterias contribuyen con el 22.3% (Lugioyo *et al.*, 1999), siendo la mayor proporción por parte de la biomasa la del NH en este ecosistema tropical. En este estudio la mayor contribución a la biomasa heterótrofa también fue dada por la biomasa del NH.

VI.5 VARIABILIDAD INTERANUAL

La variabilidad interanual del índice MEI, (<http://www.cdc.noaa.gov/people/klaus.Wolter/MEI/>) muestra valores positivos a partir de abril del 2009 extendiéndose hasta abril del 2010, indicando la ocurrencia del fenómeno de El Niño en la zona ecuatorial (región 3.4) (Fig.26).

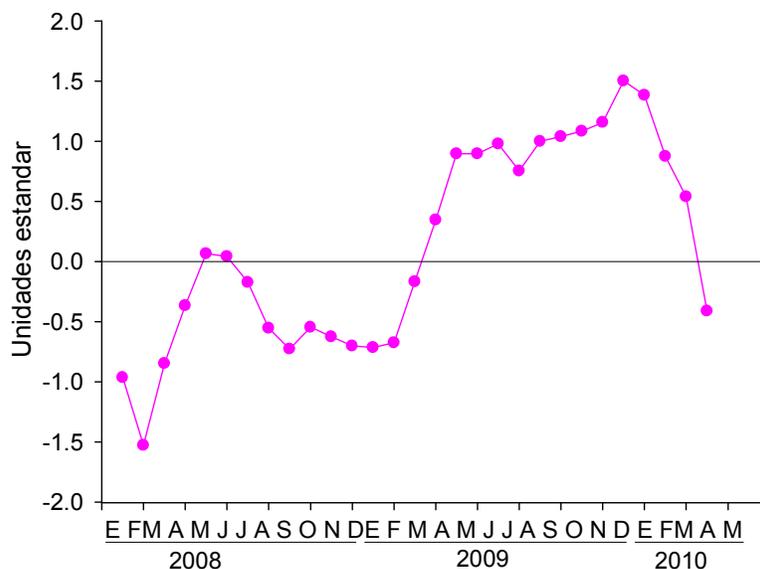


Figura 26 Índice MEI de enero 2008 a mayo del 2010. (<http://www.cdc.noaa.gov/people/klaus.wolter/MEI/>).

Lo que indica que este estudio se inició durante condiciones previas al evento de El Niño 2009-2010. Sin embargo, muy probablemente a partir agosto del 2009 la zona de estudio estuvo bajo la influencia de este evento, considerando que los efectos sobre Baja California pueden sentirse de 2 a 3 meses después de que inicia en la zona ecuatorial (Martínez-López, 1993a). Lo que se reflejo claramente en las

altas temperaturas superficiales observadas durante septiembre y octubre del 2009, siendo de hasta 3 grados superior que lo registrado en septiembre y octubre del 2008.

La influencia de eventos de El Niño, ha sido documentada en diversos trabajos, los cuales han reportado que estos eventos pueden provocar cambios tanto físicos como biológicos. Por ejemplo el aumento en la temperatura superficial, debilitamiento o desaparición de frentes costeros (Blanco, *et al*, 2002), así como incremento en la profundidad de la nutriclina lo que puede limitar el suministro de nutrientes a la zona eufótica (Carr *et al.*, 2002; Mann & Lazier, 2006). Efectos similares han sido reportados para la región de Bahía Magdalena (Lluch-Belda *et al.*, 2000). Otros estudios han documentado respuestas distintas para algunas subregiones del sistema de la Corriente de California durante la última década (Venrick *et al.*, 2003, Goericke *et al.*, 2004; Durazo, 2009), lo que ilustra la complejidad del fenómeno.

Particularmente para la zona adyacente a Bahía Magdalena, se ha registrado aumento en la temperatura superficial del mar de hasta 4.4 °C (Niño 1997-1998), acompañado de condiciones de surgencias débiles y calentamientos más intensos durante este evento (Sánchez–Montante *et al*, 2007). Además se ha detectado una disminución en la producción biológica (Lavaniegos *et al.* 2002, Hernández de la Torre *et al.*, 2004), así como una avance hacia el norte de las masas de agua sub–Tropical Superficial y la masa de Agua Superficial Tropical (AST), identificadas por Durazo & Baumgartner (2002). A diferencia de condiciones normales, cuando han registrado una mayor intensidad de los eventos de surgencias, menores temperatura y la formación de frentes costeros bien desarrollados (Marín *et al.*, 2001; Carr *et al*, 2002).

En cuanto a los efectos biológicos se ha encontrado que la relajación de los eventos de surgencias promueve el decremento de la disponibilidad de nutrientes a la zona eufótica, generando un incremento en la producción regenerada, como por ejemplo durante el evento de El Niño de 1997 a 1998, considerado uno de los eventos más fuertes (McPhaden, 1999). Asimismo se ha registrado que la presencia

de este fenómeno provoca decremento de la biomasa de fitoplancton a lo largo de la costa, por ejemplo en Chile y Perú (Cowles *et al.*, 1977; Barber & Chavez, 1983; Guillén *et al.*, 1985; Avaria & Muñoz, 1987) y al oeste de la costa de Baja California (Torres-Moye & Álvarez-Borrego, 1985; Martínez-López, 1993a), resultando en la disminución de la productividad primaria hasta por tres órdenes de magnitud, así como en grandes fluctuaciones de la productividad en el ecosistema (Barber & Chávez, 1983, 1986; Martínez-López 1993; Zuria-jordan1995; Hernández-Becerril, 2007), lo que puede reducir el flujo del carbono biogénico, como ha sido reportado en zonas de surgencias de la corriente de Humboldt (Chávez, 1996). Para la Corriente de California durante El Niño de 1997, se ha reportado reducción del flujo del carbono biogénico debido a la dominancia de grupos de la talla nanoplancton como cocolitoforidos y a su consumo por el zooplancton (Silverberg *et al.*, 2004; Martínez-López *et al.*, 2010). Así como efectos sobre la producción secundaria (Lynn *et al.*, 1998), donde las respuestas han sido atribuidas a la baja presión de pastoreo y a la alta incidencia de especies tropicales y subtropicales (Valdéz-Holguín & Lara-Lara, 1987; Álvarez Borrego & Lara-Lara, 1991).

Los meses (septiembre y octubre) en los cuales se puede sustentar la comparación interanual de este estudio, presentaron diferencias notables, como por ejemplo en septiembre y octubre del 2009 cuando se registraron valores inferiores del índice de surgencias ($14-36 \text{ m}^{-3} \text{ s}^{-1} / 100 \text{ m}$ de línea de costa) a los detectados en el 2008 ($62-68 \text{ m}^{-3} \text{ s}^{-1} / 100 \text{ m}$ de línea de costa), así como un incremento en la temperatura superficial de hasta 3 grados en los meses de septiembre y octubre 2009 que en septiembre y octubre 2008, además de diferencias en las concentraciones de nutrientes como NO_3 las cuales fueron mayores en septiembre y octubre del 2009 que lo registrado en el 2008 posiblemente debido al bajo consumo de estos nutrientes por el fitoplancton. Asimismo, se encontraron mayores concentraciones de amonio durante el 2008, que en septiembre y octubre del 2009, dado que el amonio es producto de las excreciones del zooplancton, esto indica la presencia y mayor consumo por parte del zooplancton durante septiembre y octubre del 2009.

En cuanto a los efectos sobre la comunidad del fitoplancton, algunos trabajos realizados en la zona sur de la península de Baja California han encontrado que durante condiciones cálidas y oligotróficas provocados por el efecto de El Niño (1997-1998), ocurre disminución en la abundancia del microfitoplancton ($<10^3$ cél l⁻¹) (Hernández-becerril *et al.*, 2007). Al igual que lo registrado en este estudio, ya que se encontró una reducción de la abundancia del microfitoplancton de hasta 2 órdenes de magnitud durante septiembre y octubre del 2009. Adicionalmente, algunos trabajos realizados en la zona de estudio, han encontrado una dominancia mayor de especies nanoplanctónicas como coccolitoforidos, nanodiatomeas y probablemente picoplanctónicas como el PA, en comparación a las condiciones normales. Asimismo, se ha notado favorecido el incremento de las abundancias de microdiatomeas como *Pseudo-nitzschia*, así como de otras diatomeas (Hernández-becerril *et al.*, 2007; Martínez-López *et al.*, 2010). En trabajos del Atlántico han registrado una alta variabilidad en la estructura tanto del pico como del microfitoplancton (Campbel *et al.*, 1997), lo que coincide con este estudio ya que se encontraron diferencias en abundancias y biomasa de especies del MF, así como proliferaciones de nanodiatomeas (*Chaetoceros*, *Leptocylindrus minimus* y *Skeletonema*) y nanodinoflagelados (*Prorocentrum minimum*) y máximas abundancias de las tallas del picoplancton en septiembre y octubre del 2009.

Por el contrario, durante condiciones de La Niña, se ha registrado que se intensifican los eventos de surgencias (McClatchie *et al.*, 2008; Durazo, 2009). Esto promueve el incremento en la producción primaria. Por ejemplo Linacre *et al.* (2010), reportan aumento en la concentración de clorofila *a* hasta 25 µg Cl_a l⁻¹ la cual es una concentración extremadamente alta, en comparación con la registrada en este estudio cuyo máximo fue de 5.31 mg m⁻³. No obstante en coincidencia con estos autores las abundancias de los componentes del pico y nanofitoplancton muestran una mayor contribución a la concentración de clorofila, a excepción del periodo de mayor intensidad de surgencias que fue dada por el microfitoplancton. Por lo que de manera particular los componentes del nano y picofitoplancton forman parte importante del fitoplancton en las zonas de surgencias del SCC.

Aunque en este estudio se presentaron ciertas diferencias interanuales, no podemos especificar de manera clara la magnitud del afecto del fenómeno de El Niño, en la zona de surgencias frente a BAMA, ya que la serie de tiempo solo incluyó dos meses de años diferentes. No obstante, la presencia temprana, en mayo del 2009, de agua ecuatorial, y la presencia de las especies de silicoflagelados como *Dictyocha messanensis* forma espinosa y *Dictyocha fibula* var *robusta*, indicadores de este tipo de agua (Murray, 1982; Pérez-Cruz & Molina-Cruz, 1988) apoya la influencia de condiciones anómalas en la zona costera de BM durante este año.

Por otro lado se discute que los procesos de microescala como las corrientes de mareas de flujo y reflujos puede ser un mecanismo que puede promover el transporte e intercambio de nutrientes entre el interior del complejo lagunar y la plataforma continental (Zeytzev *et al.*, 2003, 2007; Martínez-Gómez *et al.*, 2007; Guerrero-Codínez *et al.*, 1988). Sin embargo, estos mecanismos aun no se han sido estudiados para conocer si pueden influir de manera considerable en el incremento del microfitoplancton. La posible influencia del complejo lagunar de Bahía Magdalena en las observaciones de este estudio fue una interrogante planteada desde el inicio del mismo. Su influencia fue analizada a través de la composición del microfitoplancton. Los resultados obtenidos indicaron que la influencia del complejo lagunar a la zona de estudio fue mínima, ya que la participación de especies consideradas propias de ambientes costeros como *Paralia sulcata* no fue importante, debido a que su presencia se registró solo en el último mes de muestreo. Esto sugiere que el sitio de estudio refleja preferentemente la dinámica oceanográfica de la plataforma y área oceánica adyacente.

La trama trófica planctónica de la zona aledaña a BAMA, parece responder estrechamente a la estacionalidad de surgencias, ya que influyen en la concentración y en los diferentes tipos de nutrientes y bajas temperaturas que caracterizan a estos periodos. No obstante los resultados obtenidos no mostraron de manera clara el efecto directo de los eventos de surgencias en la variabilidad de los componentes planctónicos estudiados, posiblemente a causa de la resolución del muestreo, siendo notorio en la variabilidad presentada del componente del microfitoplancton a los cuales se les ha considerado que responden de manera importante ante los

incrementos de nutrientes inorgánicos provocados por estos eventos y sin embargo presentó solo incrementos aislados en los distintos meses de estudio. Los componentes del picoplancton tanto autótrofo como heterótrofo fueron los más abundantes durante todo el ciclo de muestreo, seguidos por el nanoplancton y el microplancton, por lo que se encuentran formando parte sustancial de la trama trófica planctónica en la zona, demostrando sin duda una relevante participación de los componentes microbianos dentro la trama trófica pelágica en la zona de surgencias de Bahía Magdalena, ya que estos componentes no solo forman parte importante de la trama trófica, sino que se encuentran desempeñando un rol fundamental en el flujo de carbono en los niveles tróficos dentro del ecosistema pelágico de la zona a través de complejas relaciones tróficas.

VII CONCLUSIONES

- ⊙ La zona de estudio presentó una marcada estacionalidad, caracterizada por el contraste en la intensidad de surgencias, temperatura del agua, concentraciones y tipo de nutrientes, concentración de clorofila a y profundidad de la zona eufótica y nutriclinas
- ⊙ Los componentes microbianos (0.02- 2 μm) fueron los más abundantes durante todo el ciclo de muestreo formando parte sustancial de la trama trófica planctónica en la zona de surgencias de Bahía Magdalena seguidos por el nanoplancton (2 -20 μm) y el microplancton (20-200 μm).
- ⊙ La variabilidad impuesta por la intensidad de las surgencias intensas y débiles influyo en la mayoría de los componentes planctónicos, principalmente en términos de abundancia y en menor magnitud en la biomasa.
- ⊙ La biomasa del microplancton representó el 70% (2098 mg C m⁻²) de la biomasa autótrofa durante la temporada de surgencias intensas, sugiriendo un predominio de producción primaria nueva durante este periodo como respuesta al incremento de nutrientes inorgánicos, principalmente nitrato y fosfato.
- ⊙ Las mayores abundancias y biomasa (~ 50% de la biomasa total) de los componentes microbianos (picofitoplancton, bacterias heterótrofas y partículas similares a virus) se observaron en el periodo posterior al de máxima intensidad de surgencias (julio a octubre, 2009), asociadas con fuentes orgánicas de nutrientes (NOD y POD).
- ⊙ El microzooplancton presentó una variabilidad temporal de su abundancia no relacionada con la estacionalidad de la zona. Particularmente los tintínidos,

en términos de biomasa presentaron incrementos considerables en distintos meses del periodo de estudio.

- ⊙ La estructura mensual de la trama trófica planctónica se presentó en forma de pirámide clásica en los 14 meses de estudio, ya que la biomasa de los componentes heterótrofos, considerados de manera individual, no fue mayor que la biomasa total autótrofa.
- ⊙ La hipótesis planteada en este trabajo se cumple, debido a que la biomasa total heterótrofa, llegó a superar a la biomasa total autótrofa en 4 meses durante el periodo de menor intensidad de surgencias, principalmente por la gran biomasa de los componentes de nanoplancton y picoplancton, indicando una alternancia en el tipo de pirámide trófica y el predominio de producción reciclada.
- ⊙ Los valores de los cocientes entre componentes tróficos, sugieren que el pastoreo y la lisis viral, afectan significativamente la variabilidad de los organismos planctónicos ($\leq 200 \mu\text{m}$) y consecuentemente el flujo de carbono y energía entre los diferentes niveles tróficos en el área de surgencias frente a Bahía Magdalena.
- ⊙ La variabilidad interanual detectada en la serie de tiempo aparentemente fue debida a la influencia del evento de El Niño 2009-2010 que provocó un incremento de hasta 3 °C en la temperatura superficial, reducción en la intensidad de eventos de surgencias, así como una disminución en la abundancia y biomasa de los componentes microplanctónicos favoreciendo el predominio de diatomeas y dinoflagelados nanoplanctónicos.

VIII BIBLIOGRAFÍA

- Acosta-Ruíz, M. & J. Lara-Lara. 1978. Resultados físico-químicos de un estudio de variación diurna en el área central de Bahía Magdalena, B.C.S. *Cienc. Mar.*, 5: 37–46
- Allredge, A.L. & W.M. Hamner .1980. Recurring aggregation of zooplankton by a tidal current. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 10:31–37.
- Álvarez-Borrego, S. & J.R. Lara-Lara. 1991. The physical environment and primary Productivity of the Gulf of California. In: Simoneit, B.R.T. and Drophin, JP. (eds.). The Gulf and Peninsular Province of the Californias. *Am. Assoc. Petr. Geol. Memoir.*, 47: 555- 567.
- Anabalón, V., C.E. Morales, R. Escribano & M.A. Varas. 2007. The contribution of nano- and micro-planktonic assemblages in the surface layer (0–30 m) under different hydrographic conditions in the upwelling area off Concepción, central Chile. *Prog. Oceanogr*, 75:396–414
- Andersen, P. & H.M. Sorensen. 1986: Population dynamics and trophic coupling in pelagic microorganisms in eutrophic coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 33: 99-109.
- Atkinson, A. 1996. Subantarctic copepods in an oceanic, low chlorophyll environment: ciliate predation, food selectivity and impact on prey population. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 130: 85–96.
- Avaria, S. & P. Muñoz. 1987. Effects of the 1982- 1983 El Niño on the marine phytoplankton off northern Chile. *J. Geophys. Res.*, 92: 14-382.
- Avaria, S., S. Palma H. Sievers & N. Silva. 1989. Revisión sobre aspectos oceanográficos físicos, químicos y planctológicos de la Bahía de Valparaíso y áreas adyacentes. *Biol. Pesq. (Chile)*, 18: 67–96.
- Azam, F.T., T. Fenchel, J.G. Field, J.S.G., Meyer-Rield & F. Thingsthad. 1983. The ecological role of water-column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 10: 257-263p.

- Azam, F., A. Lodhi & M. Ashraf. 1991. Interaction of ¹⁵N- labelled ammonium nitrogen with native soil nitrogen during incubation and growth of maize (*Zea mays* L.). *Soil Biology and Biochemistry*, 23:473-477.
- Armstrong, D.A., M.J. Stephenson & A.W. Knight. 1976. Acute toxicity of nitrite to larvae of the giant Malasian prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Aquaculture*, 9: 39-46.
- Baltar, F., J. Arístegui, M.F. Montero, M. Espino J.M. Gasol & G.J. Herndl. 2009. Mesoscale variability modulates seasonal changes in the trophic structure of nano- and picoplankton communities across the NW Africa-Canary Islands transition zone. *Prog. Oceanogr.*, 83: 180–188.
- Bakun, A. 1996. Patterns in the ocean: ocean progress and marine population dynamics. California Sea Grant, San Diego, CA, in cooperation with Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, BCS, Mexico
- Barner, R.S. & H. Mann. 1980. Fundamental of aquatic ecosystems. Blackwell. *Oxford*. 229p.
- Bendschneider, K. & R. J. Robinson. 1952. A new spectrophotometric method for the determination of nitrite in sea-water. *J. Mar. Res.*, 11: 87-96 pp.
- Bakun, A. & C.S. Nelson. 1977. Climatology of upwelling related processes off Baja California. *CALCOFI Rep.*, 19:107-127.
- Barber, R.T. & W.O. Smith, Jr. 1981. The role of circulation, sinking and vertical migration in physical sorting of phytoplankton in the upwelling center at 15S, in *Coastal Upwelling*, F. A. Richards, ed., American Geophysical Union, Washington D.C., 366-371.
- Barber, R.T. & F.P Chavez. 1983. Biological consequences of El Niño. *Science*, 222 (4629): 1203–1210.
- Barber, R.T. & F.P. Chavez. 1986. Ocean variability in relation to living resources during the 1982–83 El Niño. *Nature*, 319: 279–285.

- Barber, R.T. & M.R. Hiscock. 2006. A rising tide lifts all phytoplankton: Growth response of other phytoplankton taxa in diatom-dominated blooms. *Global Biogeochem. Cycles*, 20: 1-12.
- Barber, R.T. 2007. Picoplankton Do Some Heavy Lifting. *Science*, 315: 777
- Bratbak, G, M. Heldal, T.F. Thingstad, B. Riemann & O.H. Haslund. 1992. Incorporation of viruses into the budget of microbial C-transfer. A first approach. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 83:273–280.
- Brink, K.H., B.H. Jones, J.C. van Leer, C.N. Mooers, D.W. Stuart. M.R. Stevenson, R.C. Dugdale & G.W. Heburn. 1981. Physical and biological structure and variability in an upwelling center off Peru near 15S during March. 1977, in *Coastal Upwelling*, F. A. Richards, ed., American Geophysical Union, Washington, D.C., 473-495.
- Brosheim, K.Y. & Bratback. 1987. Cell volume to carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. Enriched from seawater. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 36: 171-175.
- Böttjer, D. & C.E. Morales. 2007. Nanoplanktonic assemblages in the upwelling area off Concepción (36 °S), central Chile: abundance, biomass, and grazing potential during the annual cycle. *Prog. Oceanogr.*, 75: 415–434.
- Boehme, M. E. Frischer, S. C. Jiang, C. A. Kellogg, S. Pichard, J. B. Rose, C. Steinway & J. H. Paul. 1993. Bacterioplankton, and phytoplankton in the southeastern Gulf of Mexico: distribution and contribution to oceanic DNA pools. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, (97): 1-20,
- Blanco, J.L., M. E. Carr, A.C. Thomas & P.T. Strub. 2002. Hydrographic conditions off northern Chile during the 1996–1998 La Niña and El Niño. *J. Geophysical Res.*, 107 p.
- Bratback, G. & M. Heldal. 2000. Viruses rule the waves: The smallest and most abundant members of marine ecosystems. *Microbiology Today*, 27: 171–73.
- Bratbak, G., E. Thingstad & M. Heldal. 1994. Viruses and the microbial loop. *Microb. Ecol.*, 28: 209-221.

- Brodeur, R.D., W.T. Wilson & L. Cianelli. 2000. Spatial and temporal variability in feeding and condition of age-0 walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) in frontal regions of the Bering Sea. *ICES J. Mar. Sci.*, 57:256–264.
- Bode, A. & M. Varela. 1994. Planktonic carbon and nitrogen budgets for the N–NW Spanish shelf: the role of pelagic nutrient regeneration during upwelling events. *Sci. Mar.*, 58, 221–231.
- Böttjer, D. & C.E. Morales., 2005. Microzooplankton grazing in a coastal embayment off Concepción, Chile, (36°S) during non-upwelling conditions. *J. Plankton Res.*, 27 (4): 383–391.
- Buck, K.R. & F.P. Chavez. 1994. Diatom aggregates from the open ocean. *J. Plankton Res.*, 16:1449-1447
- Buesseler, K.O. 1998. The de-coupling of production and particulate export in the surface ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 12(2): 297-310.
- Brussaard, C.P.D. 2004. Viral Control of Phytoplankton Populations-a Review. *J. Eukaryot. Microbiol.*, 51(2): 125-138. Boyd, C. M & S. L. Smith. 1983. Plankton, upwelling and coastally trapped waves off Peru. *Deep-Sea Res.*, 30: 723–742.
- Boyd, C., & L. Smith. 1983. Plankton, upwelling, and coastal trapped waves off Peru. *Deep-Sea Res.*, 30: 723–742.
- Campbell, L., H.A. Nolla & D. Vaultot., 1994. The importance of *Prochlorococcus* to community structure in the central North Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 39 (4): 954–961.
- Campbell, L., H. Liu, H. A. Nolla & D. Vaultot. 1997. Annual variability of phytoplankton and bacteria in the subtropical North Pacific Ocean at Station ALOHA during the 1991-1994 ENSO event. *Deep-Sea Res.*, (44) 2: 167-192.
- Calbet, A & M.R. Landry. 1999. Mesozooplankton influences on the microbial food web: direct and indirect trophic interactions in the oligotrophic open ocean. *Limnol Oceanogr.*, 44:1370–1380

- Calbet, A.C. & M.R. Landry. 2004. Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems. *Limnol. Oceanogr.*, 49 (1): 51–57.
- Carlotti, F. F. Giske & F. Werner. 2000. Modeling zooplankton dynamics. En: Harris RP, Wiebe P, Lenz J, Skjoldal HR, Huntley M (eds.), *ICES zooplankton methodology manual*. Academic. Press., 571–667 Pp.
- Caron, D.A., E.L. Lim, R. W. Sanders, M.R. Dennett & Ulrike-G. Berninger. 2000. Responses of bacterioplankton and phytoplankton to organic carbon and inorganic nutrient additions in contrasting oceanic ecosystems. *Aquat. Microb. Ecol.*, 22: 175–184.
- Carr, M.-E., P.T. Strub, A.C. Thomas, & J.L. Blanco. 2002. Evolution of 1996–1999 La Niña and El Niño conditions off the western coast of South America: a remote sensing perspective. *J. Geophysical Res.*, 107 (C12): 3236.
- Cervantes-Duarte, R., S. López-López, E. González-Rodríguez & S. Futema-Jiménez. 2010. Ciclo estacional de nutrientes, temperatura, salinidad y clorofila a en BAHÍA Magdalena, BCS, México (2006-2007). *CICIMAR Océánides* 25(2): 111-120
- Chen, F., L. J. B. Binder, Y. Liu & R. Hodson. 2001. Application of digital image analysis and flow cytometry to enumerate marine viruses stained with SYBR Gold. *Applied and Environmental Microbiology*. 67 (2): 539-545.
- Chen, F. & K. Wang. 2007. *Protocols for Counting Viruses and Bacteria using SYBR Gold Stain*. 2007. Center of Marine Biotechnology. www.umbi.umd.edu/~comb/faculty/chen/SYBR_Gold_protocol.PDF
- Chavez, F.P. & J.R. Toggweiler. 1995. Upwelling in the ocean: modern processes and ancient records. In: Summerhayes, C.P., Emeis, K.C., Angel, M.V., Smith, R.L., Zeitschel, B. (Eds.), *Physical Estimates of Global New Production: the Upwelling Contribution*. Wiley, Chichester, 313–320 pp.
- Chávez, F.P. 1996. Forcing and biological impact of onset of the 1992 El Niño in central California. *Geophys. Res. Lett.*, 23: 265-268
- Chávez, F. P. & M. Messié. 2009. A comparison of Eastern Boundary Upwelling Ecosystems. *Prog. Oceanogr.*, 83: 80–96.

- Cermeño, P., E. Marañón, V. Perez, P. Serret, E. Fernández & C.G. Castro. 2006. Phytoplankton size structure and primary production in a highly dynamic coastal ecosystem (Ría de Vigo, NW - Spain): seasonal and short time scale variability. *Estuar., Coastal Shelf Sci.*, 67: 251–266.
- Cochlan, W.P., J. Herndon & R.M. Kudela. 2008. Inorganic and organic nitrogen uptake by the toxigenic diatom *Pseudo-nitzschia australis* (Bacillariophyceae). *Harmful Algae*, 493(8): 111-118.
- Coffin, R.B. & J.H. Sharp. 1987. Microbial trophodynamics in the Delaware Estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 41: 253-266
- Cortés, R. & A. Núñez. 2000. Distribución y abundancia anual de *Ceratium dens* (Peridiniales: Ceratiaceae) en el Golfo de California, México. *Rev. Biol. Trop.*, 48: 305-311
- Cox, J.L, S. Willason & L. Harding. 1983. Consequences of distributional heterogeneity of *Calanus pacificus* grazing. *Bull. Mar. Sci.*, 33: 213–226.
- Cowles, T.J., R.T. Barber & O. Guillén. 1977. Biological consequences of the 1975 El Niño. *Science*, 195: 285-287
- Culley, & Weslchmeyer. 2002. The abundance, distribution, and correlation of viruses, phytoplankton, and prokaryotes along a Pacific Ocean transect. *Limnol. Oceanogr.*, 47: 1508–1513
- Cochlan, W. P., J. Wilkner, G. F. Steward, D. C. Smith & F. Azam. 1993. Spatial distribution of viruses, bacteria and Chl a in neritic, oceanic and estuarine environments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 92: 77–87.
- Cuevas, L. Antonio, D. Giovanni, B. Jacob & P. Montero. 2004. Microbial abundance and activity in the seasonal upwelling area off Concepción (36°S), central Chile: a comparison of upwelling and non-upwelling conditions. *Deep-Sea Res.*, II (51): 2427–2440.
- Cuevas, L.A. & C.E. Morales. 2006. Nano-heterotroph grazing on bacteria and cyanobacteria in oxic and suboxic waters in coastal upwelling areas off northern Chile. *J. Plankton Res.*, 28 (4): 385–397.

- Davis, P.G, D.A. Caron, P.W. Johnson & J. McN. Sieburth. 1985. Phototrophic and apochlorotic components of picoplankton and nanoplankton in the North Atlantic: geographic, vertical, seasonal and diel distributions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 21: 15-26.
- Dagg, M, T. Cowles, T. Whitley, S. Smith, S. Howe & D. Judkins. 1980. Grazing and excretion by zooplankton in the Peru upwelling system during April 1977. *Deep-Sea Res.*, 27: 43–59.
- Dagg, M.J. 1995. Copepod grazing and the fate of phytoplankton in the northern Gulf of Mexico. *Cont. Shelf Res.*, 15: 1303–1317.
- Daneri, G, D.W. Crawford. & D. A. Purdie. 1992. Algal blooms in coastal waters: a comparison between two adaptable members of the phytoplankton, *Phaeocystis* sp. and *Mesodinium rubrum*. *Sci. Total Environ.*, (Suppl):879–890
- Díaz, C. & H. Maske. 2000. Abundancia de cianobacterias cocales, parámetros hidrográficos y la posible subestimación de la clorofila a in situ en el norte del golfo de California y la corriente de California, México. *Cien. Mar.*, 441-461
- Dolan, J. R. 1991. Microphagous ciliates in mesohaline Chesapeake Bay waters: estimates of growth rates and consumption by copepods. *Mar. Biol.*, 111: 303-309.
- Dolan, JR & C.L. Gallegos. 1991. Trophic coupling of rotifers, microflagellates, and bacteria during fall months in the Rhode River Estuary. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 77:147-156
- Doherty, S. P. 1995. *The abundance and distribution of heterotrophic and autotrophic nanoflagellates in the Subarctic Pacific*. Thesis of Master. The university of British Columbia.
- Ducklow, H.W. & C.A. Carlson. 1992. Oceanic bacterial production. *Adv. Microb. Ecol.*, 12: 113-181
- Ducklow, H. 2000. Bacterial production and biomass in the oceans. In: Kirchman, D.L. (Ed.), *Microbial Ecology of the Oceans*. Wiley-Liss, New York, 85–120 pp.
- Dufrene, M, & P. Legendre. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.*, 67:345–366

Durazo, R. & T.R. Baumgartner. 2002. Evolution of oceanographic conditions off Baja California: 1997–1999. *Prog. Oceanogr.*, 54: 7–31

Durazo, R. 2009. Climate and upper ocean variability off Baja California, Mexico: 1997–2008. *Progr. Oceanogr.*, 83: 361–368.

Durazo, R., A.M. Ramírez & L. Miranda. 2010. Climatología hidrográfica de la Corriente de California frente a Baja California. *Dinámica del Ecosistema Pelágico frente a Baja California, 1997–2007*. Published by Instituto Nacional de Ecología (INE)/ Centro de Investigación Científica y de Educación Superior (CICESE), México, 20 pp.

Estrada, M. & D. Blasco. 1979. Two phases of the phytoplankton community in the Baja California upwelling. *Limnol. Oceanogr.*, 24 1065-1080.

Estrada, M. & D. Blasco. 1985. Phytoplankton assemblage in coastal upwelling areas. Int. symp. Upw. Upw. W. afr. *Inst. Inv. Pesq. Barcelona*, (1): 379-402.

Edwards, E.S., P.H. Burkill & C. L. Stelfox. 1999. Zooplankton herbivory in the Arabian Sea during and after the SW Monsoon, 1994. *Deep-Sea Res. Pt. II*, (46): 843–863.

Eissler, J., L. Letelier, A. C. Cuevas, E. Morales & R. Escibano 2010. The microbial community in the coastal upwelling system off Concepción, Chile, 36°S, 2002-2003 period. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 45(1): 1-18

Echeverría, F., L. zabala, A. Corzo, G. Navarro, L. Prieto & D. Macías. 2009. Spatial distribution of autotrophic picoplankton in relation to physical forcings: the Gulf of Cádiz, Strait of Gibraltar and Alborán Sea case study. *J. Plankton Res.*, 1339–1351pp.

Fischer, U.R. & B. Velimirov. 2000. Comparative study of the abundance of various bacterial morphotypes in an eutrophic freshwater environment determined by AODC and TEM. *J Microbiol. Methods*, 39:213–224

Fu, M., Z. Wang, Y. Li, R. Li, P. Sun, X. Wei, L. Xuezheng & J. Guo. 2009. Phytoplankton biomass sizestructure and itsregulation in the Southern Yellow Sea (China):Seasonal variability. *Continental Shelf Research*, (29): 2178–2194.

- Fuhrman, J.A., Sleeter, T.D., Carlson, C.A. & Proctor, L.M. 1989. Dominance of bacterial biomass in the Sargasso Sea and its ecological implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 57: 207-217
- Fuhrman, J.A. & R.T. Noble. 1995. Viruses and protists cause similar bacterial mortality in coastal seawater. *Limnol. Oceanogr.*, 40(7):1236-1242
- Fenchel, T. 1980. Suspension feeding in ciliated protozoa: feeding rates and their ecological significance. *Microb. Ecol.*, 6: 13-25.
- Fennel, K., & E. Boss. 2003. Subsurface maxima of phytoplankton and chlorophyll: Steady-state solutions from a simple model. *Limnol. Oceanogr.*, 48: 1521–1534.
- Freón. 2009. Eastern Boundary Upwelling Ecosystems: Integrative and comparative approaches. *Prog. Oceanogr.*, 83: 1–14.
- Fessenden, T. & T.J. Cowles. 1994. Copepod predation on phagotrophic ciliates in Oregon coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 107: 103–111.
- Gaxiola, G., S. Nagera & S. Álvarez. 1987. Fitoplancton de invierno del oceano Pacifico Mexicano. *Cienc. Mar.*, 13(4): 129-135.
- Grassoff, K, M. Enhardt & K. Kremling. 1964. *Methods of seawater analysis*. Verlag Chemie GmbH. Segunda edición.
- Gasol, J.M, P.A. Del Giorgio & C.M. Duarte. 1997. Biomass distribution in marine planktonic communities. The Americann Society of Limnology and Oceanography, *Inc. Limnol. Oceanogr.*, 42(6): 1353-1363.
- Garrison, D.L., M. M. Gowing & M.P. Hughes. 1998. Nano- and microplankton in the northern Arabian Sea during the Southwest Monsoon. August–September 1995. A US-JGOFS study. *Deep-Sea Res. Pt. II.*, (45): 2269–2299.
- Green, J.C. 1991. Phagotrophy in prymnesiophyte flagellates, 401-414. En: Patterson, D. J. y J. Larsen (eds.). *The biology of free-living heterotrophic flagellates*. Clarendon Press, Oxford.

- Grob, C., O. Ulloa, H. Claustre, Y. Huot, G. Alarcón & D. Marie, 2007. Contribution of picoplankton to the total particulate organic carbon (POC) concentration in the eastern South Pacific. *Biogeo. Sciences Discuss.*, 4: 1461–1497
- Gifford, D.J. 1993. Protozoa in the diets *Neocalanus* spp. In the oceanic subarctic Pacific Ocean. *Prog. Oceanogr.*, 32: 223–237.
- González, J.M., & C. A. Suttle. 1993. Grazing by marine nanoflagellates on viruses and virus-sized particles: Ingestion and digestion. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 94: 1-10.
- González, H.E., Menschel, E., Aparicio, C. & C. Barría. 2007. Spatial and temporal variability of microplankton and detritus, and their export to the shelf sediments in the upwelling area off Concepción, Chile (36°S), during 2002–2005. *Prog. Oceanogr.*, 75 :435–451.
- Goericke, R, E. Venrick, A. Mantyla, R. Hooff, B.E Lavaniegos, S.J. Bograd, F.B Schwing, WT Peterson, A. Huyer, RL Smith, P.A. Wheeler, G. Gaxiola-Castro, Hyrenbach KD, Sydeman WJ & J. Gómez-Valdes 2004. *The state of the California Current, 2003–2004: A rare “normal” year. CalCOFI Rep.* 45: 27–60.
- Gómez-Gutiérrez, J., S. Martínez-Gómez & C.J. Robinson. 2007. Influence of thermo-haline fronts forced by tides on near-surface zooplankton aggregation and community structure in Bahía Magdalena, Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 346:109-125
- Guerrero-Codinéz, R.R. Cervantes-Duarte & A.R. Jiménez-Illescas. 1988. Nutrient variations during a tidal cycle at the mouth of a coastal lagoon in the northwest of Mexico. *Indian J. Mar. Sci.*, 17:235–237
- Guillén, O., N. Lostaunau & M. Jacinto. 1985. Características del fenómeno El Niño 1982-83. In: W. Arntz, A. Landa, and J. Tarazona (eds). *El Niño, su impacto en la zona marina*. Boletín del Instituto del Mar, Perú. Vol. Extraordinario. 11-22pp.
- Garrison, D. L., M.M. Gowing & M.P. Huges. .2000 Microbial food web structure in the Arabian Sea: A US JGOFS study. *Deep-Sea Res. II*, (47): 1387–1422.
- Guzman del Proo, S., F. Salinas-Gonzalez, O. Zaytsev, J. Belmar & J. Carrillo. 2000: Potential dispersion of reproductive products and larval stages of abalone (*halotis*

spp.) as a function of the hydrodynamics of Bahia Tortugas. *J. Shelf fish. Res.*, 19(2): 869–881.

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

Herrera, L. & R. Escribano. 2006. Factors structuring the phytoplankton community in the upwelling site off El Loa River in northern Chile. *J. Mar. Syst.*, 61, 13–38.

Harrison, J. C, E.S. Bardes, Y. Ohya & D.J. Lew. 2001. A role for the Pkc1p/Mpk1p kinase cascade in the morphogenesis checkpoint. *Nat. Cél. Biol.*, 3: 417–420

Härnström, K., A. Godhe, V. Saravanan, I. Karunasagar & A.S. Rehnstamholm. 2007. Tropical phytoplankton community development in mesocosms inoculated with different life stages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 346:75–88

Hakspiel-Segura, C. 2009. *Variación estacional de la trama trófica microbiana en la laguna de macapule, Sinaloa*. Tesis de maestría. CICIMAR-IPN, La Paz, B.C.S., México, 189 p.

Hernández-Becerril, D.U., E. Bravo-Sierra & J. A. Aké-Castillo. 2007. Phytoplankton on the western coasts of Baja California in two different seasons in 1998. *Cienc. Mar.*, 71(4).

Hernández, de la Torre B, G. Gaxiola–Castro & S Najera–Martínez. 2004. Efectos del ENSO en la producción primaria frente a Baja California. *Cienc. Mar.*, 30:427–441

Hickey B. M. 1998. Coastal oceanography of western North America from the tip of Baja California to Vancouver Island. En: Robinson AR, Brink KH (Eds.). *Coastal Segment, The Sea*. Wiley, New York. (11): 345–391.

Hobbie, J.E., R.J. Daley & S. Jasper. 1977. Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Applied and Environmental Microbiology*. 33: 1225-1228.

Huttunen, M. & J. Kuparinen. 1986: Species succession and productivity of ultraphytoplankton in the pelagic off Tvärminne, SW coast of Finland. *Ophelia, Suppl.* 4: 73-83.

Huang, T.C. & W.M. Chow. 1991. Setting of the circadian N₂-fixing rhythm of the prokaryotic *Synechococcus* sp. RF-1 while its nif gene is repressed. *Plant Physiology*, 96: 324-326.

Huang, T.-C., R.F. Lin, M.K. Chu & H.M. Chen. 1999. Organization and expression of nitrogen fixation genes in the aerobic nitrogen-fixing unicellular cyanobacterium *Synechococcus* sp. strain RF-1. *Microbiology*, 145: 743-753.

Jiao, N.Z., Y. Zhang & Y. Chen. 2006. Time series observation based infrared epifluorescence microscopic (TIREM) approach for accurate enumeration of bacteriochlorophyll-containing microbes in marine environments. *Journal of Microbiological Methods*, 65 (3): 442–452.

Jiang, S.C. & J.H. Paul. 1994. Seasonal and diel abundance of viruses and occurrence of lysogeny/bacteriocinogeny in the marine environment. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 163-172.

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

Jacquet, S. & G. Bratbak. 2003. Effects of ultraviolet radiation on marine virus-phytoplankton interactions. *FEMS Microb. Ecol.*, 1511:1-1.

Jones, R.I. 1994. Mixotrophy in planktonic protists as a spectrum of nutritional strategies. *Marine Microb. Food Webs*, 8: 87-95.

Jones, R.I. 2000. Mixotrophy in planktonic protists: an overview. *Freshwater Biol.*, 45: 219-226.

Joiris, C, G. Billen, C. Lancelot, M.H. Daro, J.P. Mommaerts, A Bertels, M Bossicart, J Nijs & J. H. Hecq. 1982. A budget of carbon cycling in the Belgian coast zone: relative roles of zooplankton, bacterioplankton and benthos in the utilization of primary production. *Neth. J. Sea Res.*, 16: 260–275.

Kleppel, G.S., D.V. Holliday & R.E. Pieper. 1991. Trophic interactions between copepods and microplankton: a question about the role of diatoms. *Limnol. Oceanogr.*, 36: 172–178.

- Kivi, K., H. Kuosa & S. Tanskanen. 1996: An experimental study on the role of crustacean and microprotozoan grazers in the planktonic food web. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 136: 59-68.
- Kirchman D.L., R.G. Keil, M. Simon & N.A. Welschmeyer. 1993. Biomass and production of heterotrophic bacterioplankton in the oceanic subarctic Pacific. *Deep-Sea Res I.*, 40: 967–988.
- Kuznar, Juan C. Espinoza, S. Avaria, M. Valenzuela, C. Pavez & M. Egaña. 2009. Efectos microbiológicos producidos por un evento de surgencia costera en Chile central. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 44(1): 189-196.
- Kuparinen, J. & P.K. Bjornsen. 1992. Bottom-up and top-down controls of the microbial food web in the Southern Ocean: Experiments with manipulated microcosms. *Polar. Biol.*, 12: 189-195.
- Ianora, A., S.A. Poulet, & A. Miralto. 2003. The effects of diatoms on copepod reproduction: A review. *Phycologia*, 42:351–363
- Irigoiien, X., K.J. Flynn, & R.P. Harris. 2005. Phytoplankton blooms: a 'loophole' in microzooplankton grazing impact? *J. Plankton Res.*, 27: 313–321.
- Landry, M.R., J. Constantioun & J. Kirshtein. 1995. Microzooplankton grazing in the central equatorial Pacific during February and August, 1992. *Deep-Sea Res.*, Part 2 42:657-671.
- Landry, M.R., R.T. Barber, R.R. Bidigare, F. Chai, K.H. Coale, H.G. Dam, M.R. Lewis, S.T. Lindley, J.J. McCarthy, M.R. Roman, D.K. Stoecker, P.G. Verity & J.R. White. 1997. Iron and grazing constraints on primary production in the central equatorial Pacific: An EqPac synthesis. *Limnol. Oceanogr.*, 42:405-418.
- Landry, M.R., S.L. Brown, L. Campbell, J. Constantinou & H. Liu. 1998. Spatial patterns in phytoplankton growth and microzooplankton grazing in the Arabian Sea during monsoon forcing. *Deep-Sea Res.*, II (45): 2353–2368.
- Lassiter, A. M., P. Frances, R. C. Wilkerson, E. Victoria & H. Dugdale. 2006. Phytoplankton assemblages in the CoOP-WEST coastal upwelling area. *Deep-Sea Res. II*, 53: 3063-3077.

Lavaniegos, B.E, L.C. Jiménez-Pérez & G. Gaxiola-Castro. 2002. Plankton response to El Niño 1997–1998 and La Niña 1999 in the southern region of the California Current. *Prog. Oceanogr.*, 54: 33–58.

Lewis, M.R., W.G Harrison, N.S. Oakey, D. Herbert & T. Platt. 1986. Vertical nitrate fluxes in the oligotrophic ocean. *Science*, 234: 870–873.

Li, W.K.W., P.M Dickie, B.D. Irwin & A.M. Wood. 1992. Biomass of bacteria, cyanobacteria, prochlorophytes and photosynthetic eukaryotes in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Res.*, 39: 501–519.

Lluch–Belda, D., Hernández–Rivas M.E., Saldierna–Martínez R.J. & Guerrero–Caballero R. 2000. Variabilidad de la temperatura superficial del mar en Bahía Magdalena. *Oceánides*, 15:1–23

Linacre, L., M.R. Landry, J. Rubén, J.R., J.Lara-Lara, J.M. Hernández-Ayón & C. Bazán-Guzma. 2010. Picoplankton dynamics during contrasting seasonal oceanographic conditions at a coastal upwelling station off Northern Baja California, México. *J. Plankton Res.*, 31: 1-19.

Longhurst, A. R, C.J. Lorenzen & W.H. Thomas. 1967. The role of pelagic crabs in the grazing of phytoplankton off Baja California. *Ecology*, 48 (2): 190-200.

Lugioyo, M., S. Loza & M.V. Orozco. 1999. Distribución espacial del plancton (<200 µm) en las aguas oceánicas al norte de Cuba. *Rev. Biol. Trop.*, 47: 65-70.

Lugioyo, G.M., S. Loza & P. C. Abreu. 2007. Biomass distribution of heterotrophic and autotrophic microorganisms of the photic layer in Cuban southern oceanic waters. *Rev. Biol. Trop.*, Vol. 55 (2): 449-457

Li, W., D.V. Subba-Rap, W.G. Harrison, J.C. Smith, J.J. Cullen, B. Irwin & Y. Platt. 1983. Atotrophic pioplankton in the tropical ocean. *Science*, 219:292-295.

Lynn, R.J. & J.J. Simpson. 1987. The California current system: the seasonal variability of its physical characteristics. *J. Geophys. Res.*, 92: 12947–12966.

Lynn, R.J., T. Baumgartner, J. García, C.A. Collins, T.L. Hayward, K.D. Hyrenbach, A.W. Mantyla, T. Murpheree, A. Shankle, F.B. Schwing, K.M. Sakuma & M.J. Tegner.

1998. The state of the California Current, 1997-1998: transition to El Niño conditions. *Cal. Coop. Ocean. Fish. Inv. Rep.*, 39: 25-49.

Le Borgne, R., R.T. Barber, T. Delcroix, H.Y. Inoue, D.J. Mackey, & M. Rodier. 2002. Pacific warm pool and divergence: temporal and zonal variations on the equator and their effects on the biological pump. *Deep-Sea Re.*, II (49): 2471–2512.

Marín, V.H., R. Escribano, L.E. Delgado, G. Olivares, & P. Hidalgo. 2001. Nearshore circulation in a coastal upwelling site off the northern Humboldt Current System. *Continental Shelf Research*, 21, 1317–1329.

Margalef, R. 1979. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta* ,. 493-509p.

Malone, T.C. 1980. Size-fractionated primary productivity of marine phytoplankton. In: Falkowski PG (ed) Primary productivity. in the sea. *Plenum Press*, New York, 301–319 p.

Mann, N.H. 2003. Phages of the marine cyanobacterial picophytoplankton. *FEMS Microbiol. Rev.*, 27: 17-34.

Mann, K.H & J.R.N. Lazier. 2006. *Dynamics of Marine Ecosystems*. Biological-Physical Interactions in the Ocean. 3rd ed. Blackwell Publishing Ltd., 496 pp.

Marañón, E., P.M. Holligan., R. Barciela, N. González, B. Mauriño, M.J. Paso & M. Varela. 2001. Patterns of phytoplankton size structure and productivity in contrasting open-ocean environments. *Mar. Ecol. Ser.*, (216): 43-56.

Martínez-López, A. 1993a. *Efectos del evento El Niño 1982-83 en la estructura del fitoplancton en la costa occidental de Baja California Sur*. Tesis de Maestría, CICIMAR-IPN, La Paz, México. 83 p.

Martínez-López, A. 1993b. Distribución espacial del fitoplancton asociada con frentes en la costa occidental de Baja California Sur. *Océánides*, Inv. Marinas CICIMAR, 8(2):71-86.

Martínez-López, A., R. Saldierna, A. Leyva, F. De Lanchica & A. Hinojosa. 1995. Distribucion latitudinal de la actividad reproductiva de la sardina. *Sardinops caeruleus*

y de la anchoveta, *Engraulis mordax*, en la costa occidental de la Baja California Sur, México. *Primer seminario internacional de planctología* 95. La Habana Cuba.

Martínez-López, A & G. Verdugo-Díaz. 2000. Composición y dinámica del fitoplancton en El CAB de Bahía Magdalena, B.C.S. En: Lluch-Belda D, Elorduy-Garay J, Lluch-Cota SE, Ponce-Díaz G (eds.), *BAC Centros de Actividad Biológica del Pacífico Mexicano*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, SC, La Paz, Baja California Sur. Pp. 125– 142.

Martínez-López, A., N. Silverberg, G. Gaxiola-Castro, G. Verdugo-Díaz & S. Najera-Martínez. 2010. Fitoplancton silíceo en Cuenca San Lázaro durante las condiciones La Niña 1996 y El Niño 1997-1998. *Dinámica del Ecosistema Pelágico frente a Baja California, 1997-2007*, 277-290pp.

Martínez-Gómez, S., J. Gómez-Gutiérrez & C.J. Robinson. 2007. Transporte de agregaciones de zooplancton a través de la boca de Bahía Magdalena asociado a corrientes y frentes de marea. *Estudios ecológicos en Bahía Magdalena*. 189-204p

McCune, B., J. Grace & D. Urban. 2002. Analysis of ecological communities. *MjM software designs*. Gleneden Beach, OR

McCarthy, J.J. 1981. *Uptake of major nutrients by estuarine plants, in Estuaries and Nutrients*, B. J. Neilson and L. E. Cronin, cds., Humana Press, Clifton, New Jersey, 139-163.

McClatchie, S., Goericke, R. & Koslow. 2008. The state of the California Current, 2007–2008: La Niña conditions and their effects on the ecosystem. *The state of the California Current CalCOFI Rep.*, 49: 39–76.

McManus, G.B. & W.T Peterson. 1988. Bacterioplankton production in the nearshore zone during upwelling off central Chile. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 43: 11–17.

McManus, G.B., B.A. Costas, H.G. Dam, R. M. Lopes. A. Gaeta, S. M. Susini & C. H. Rosetta. 2007. Microzooplankton grazing of phytoplankton in a tropical upwelling region. *Hydrobiology*, 575, 69–81.

Maclsaac, E.A. & J.G. Stockner. 1993. Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence, 187-197. En: Kemp, P., B. Sherr, E. Sherr & J. Cole (eds.)

Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology. Lewis Publishers, Boca Raton, 777 p.

McPhaden, M.J. 1999. Genesis and evolution of the 1997–98 El Niño. *Science*. 283: 950–954.

Mee, L. 1978. Coastal lagoons. In: Riley J, Chester R (eds). *Chemical oceanography*. Academic Press, New York, 441–490 p

Menden, S & E.J. Lessard. 2000. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnol. Oceanogr.*, 45(3):569–579.

Merrel, J.R. & D.K. Stoecker. 1998. Differential grazing on protozoan microplankton by developmental stages of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* Poppe. *J. Plankton. Res.*, 20: 289-304.

Michaels, A.F. & Silver, M.W. 1988. Primary production, sinking flux and the microbial food web. *Deep-Sea Res.* 35, 473–490.

Miyazono, A., T. Odate & Y. Maita. 1992. Seasonal fluctuations of cell density of cyanobacteria and other picophytoplankton in Iwanai Bay, Hokkaido, Japan. *J. Oceanogr.*, 48: 257-266.

Montagnes, D.J.S., J.A. Berges P.J. Harrison & F.J.R. Taylor. 1994. Estimating carbon, nitrogen, protein, and chlorophyll a from volume in marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 39(5): 1044-1 060

Murrell, M.C. & E.M. Lores. 2004. Phytoplankton and zooplankton seasonal dynamics in a subtropical estuary: importance of cyanobacteria. *J. Plankton Res.*, 26:371–382

Murrell, M.C. & J.M. Caffrey. 2005. High cyanobacterial abundance in three northeastern gulf of Mexico estuaries. *Gulf Caribb. Res.*, 17: 95-106.

Mulvena, P.F. & G. Savidge. 1992. A modified manual method for the determination of urea in seawater using diacetylmonoxime reagent. University of Belfast, marine biology station. *Estuarine, coastal and shelf science.*, (34): 429-438.

Murphy, J. & J.P. Riley. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphates in natural waters. *Anal. Chim. Acta.* 27: 31-36 pp.

- Murray, D.W. 1982. *Paleo-Oceanography of the Gulf of California Based on Silicoflagellates from Marine Varved Sediments*. Thesis Master Science. State University. Oregon. 126 p.
- Nagasaki,. 2008. Dinoflagellate diatoms and their viruses. *J. Microbiol.*, 235-243 p.
- Nagata, T. 2000. Production mechanisms of dissolved organic matter. In: Kirchman DL (ed). *Microbial ecology of the oceans*. Wiley-Liss, New York, 121–152 p.
- Neuer, S. & T.J. Cowles. 1994. Protist herbivory in the Oregon upwelling system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 113, 147–162.
- Niemi, Å. 1975: Ecology of phytoplankton in the Tvärminne area, SW coast of Finland. II. *Hydrobiologia*, 86: 33-39.
- Noble, R.T. & J.A. Fuhrman. 1998. Use of SYBR Green I for rapid epifluorescence counts of marine viruses and bacteria. *Aquat. Microb. Ecol.*, 14: 113-118.
- Painting, S.J., M.I. Lucas, W.T. Peterson, P.C. Brown, L. Hutchings, & B.A. Mitchell-Innes. 1993. Dynamics of bacterioplankton communities during the development of an upwelling plume in the southern Benguela. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 35: 35–53.
- Pan, L.A., J. Zhang & L.H. Zhang. 2007. Picophytoplankton, nanophytoplankton, heterotrophic bacteria and viruses in the Changjiang Estuary and adjacent coastal waters. *J. Plankton Res.*, (29): 187-197.
- Partensky, F., W.R. Hess & D. Vaulot. 1999. Prochlorococcus, a marine photosynthetic prokaryote of global significance. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 63: 102-127.
- Pennington, J.T., L.K. Mahoney, V.S. Kuwahara, D.D. Kolber, R. Calienes & F.P.Chávez. 2006. Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Progr. Oceanogr.*, 69: 285–317.
- Pérez-Cruz, L. & A. Molina-Cruz. 1988. El Niño 1983. Efecto sobre la distribución de los silicoflagelados del Golfo de California. *Cienc. Mar.*, 14(3): 9-38.

- Pereira, G.C.; A Granato; A.R. Figueiredo & N.F.F. Ebecken. 2008. Virioplankton Abundance In Trophic Gradients of an upwelling field. *Brazilian Journal of Microbiology*, 40: 857-865
- Price, N.M., L.F. Andersen & F.M.M. Morel. 1991. Iron and nitrogen nutrition of equatorial Pacific plankton. *Deep-Sea Res.*, 38: 1361-1378.
- Pereira, G.C., A. Granato, A.R. Figueiredo & N.F.F. Ebecken. 2009. Virioplankton abundance in trophic gradients of an upwelling field. *Brazilian Journal of Microbiology*, 40: 857-865.
- Pomeroy, L.R. 1974. The ocean's food web, a changing paradigm. *Oceanography* , 24:499–504.
- Pomeroy, L.R. 2001. Caught in the food web: Complexity made simple? *Sci. Mar.*, 65:31–40.
- Poorvin, L., J.M. Rinta-Kanto, D.A. Hutchins & S.W. Wilhelm. 2004. Viral release of Fe and its bioavailability to marine plankton. *Limnol. Oceanogr.*, 49, 1734– 1741.
- Putt, M. & D.K. Stoecker. 1989. An experimentally determined carbon: volume ratio for marine “oligotrichous” ciliates from estuarine and coastal waters. *Limnol. Oceanogr*, 34(6): 1097-1103.
- Raven, J.A. 1998. The twelfth tansley lecture. Small is beautiful: The picophytoplankton. *Funct. Ecology.*, 12: 503-513.
- Reul, A.V. Rodríguez, F. Jiménez-Gómez, J.M. Blanco, B. Bautista, T. Sarhan, F. Guerrero, J. Ruíz, & J. García-Lafuente. 2005. Variability in the spatial-temporal distribution and size structure of phytoplankton across an upwelling area in the NW-Alboran Sea, (W-Mediterranean). *Continental Shelf Research*, (25): 589–608.
- Reddy, K.J., J.B., Haskell, D.M. Sherman & L.A. Sherman. 1993. Unicellular, aerobic nitrogen-fixing cyanobacteria of the genus *Cyanothece*. *J. Bacteriol.*, 175(5): 1284-1292.
- Reynolds, & J.P. Descy. 1996. The production, biomass and structure of phytoplankton in large rivers. *Arch. Hydrobiol. Large Rivers*, 10: 161–187.

Richardson, T.L. & G.A. Jackson. 2007. Net primary productivity is defined as the total newly synthesized organic carbon minus the organic carbon used by the producing plant for their own respiration. *Science*, 315- 838 pp.

Riley, . 1963. *Anal. Chim. Acta.* 9:575 p. Strickland J. D. H., y Parson T.R., 1972. A practical handbook of seawater analysis. Canadá: *Fisheries Research Board of Canada Bulletin*, (167). 311 pp.

Riegman, R., B.R. Kuipers, A.A.M. Noordeloos & H.J. Witte. 1993. Size differential control of phytoplankton and the structure of plankton communities. *Neth. J. Sea Res.*, 31: 255--265.

Robinson, C.J., J. Gómez-Gutiérrez & S. Gómez-Aguirre. 2007. Efecto de la dinámica de las corrientes de marea en los organismos pelágicos en la boca de Bahía Magdalena. *Estudios ecológicos en Bahía Magdalena.*, (3):45-60.

Rodier, M., G. Eldin & R. Le Borgne 2000. The western boundary of the equatorial Pacific upwelling: some consequences of climatic variability on hydrological and planktonic properties. *J. Oceanogr.*, 56: 463–471.

Roman, M.R, Dam H.D., Gauzens A. L. & Napp J.M. 1993. Zooplankton biomass and grazing at the JGOFS Sargasso Sea time series station. *Deep-Sea Res.*, 40: 883–901.

Romera-Castillo C., H. Sarment, X.A. Álvarez-Salgado, J.M. Gasol & C. Marraseá. 2010 Production of chromophoric dissolved organic matter by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*,55(1): 446–454

Ronden, G.I. 1971. Aspects of the transition zone in the northeastern Pacific. *J. Geophys. Res.*, 76: 3462 –3475.

Sánchez-Montante, Orzo, O. Zaitsev & M. Saldivar-Reyes. 2007. Condiciones hidrofísicas en el sistema lagunar Bahía Magdalena-Almejas. *Estudios ecológicos en Bahía Magdalena*, 1:1-28.

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

- Sanders, R.W., D.A. Caron & U.G. Berninger. 1992. Relationship between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters: an inter-ecosystem comparison. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 86: 1–14.
- Santos, V.S., D.R. Villac & R.P. Tenenbaum. 2007. Auto- and heterotrophic nanoplankton and filamentous bacteria of Guanabara bay (rj, Brazil): estimates of cell/filament numbers versus carbon content. *Brazilian Journal of Oceanography*, 55(2):133-143.
- Setälä, O. 2004. Studies on planktonic brackish water microprotozoans with special emphasis on the role of ciliates as grazers. *Walter and Andrée de Nottbeck Foundation Scientific Reports* no. 25
- Shinada, A, S. Ban & T. Ikeda. 2003. Seasonal changes in nano/micro-zooplankton herbivory and heterotrophic nano-flagellates bacterivory off cape Esan, southwestern Hokkaido, Japan. *J. Oceanogr.*, 59: 609–618.
- Shirai, Y., Y. Tomaru, Y. Takao, H. Suzuki, T. Nagumo & K. Nagasaki. 2008. Isolation and characterization of a singlestranded RNA virus infecting the marine planktonic diatom *Chaetoceros tenuissimus* Meunier. *Appl. Environ. Microbiol.*, 74(13): 4022-4027
- Sims, V.W & V.A. Quayle. 1998. Selective foraging behavior of basking sharks on zooplankton in a small-scale front. *Nature*, 393:460–464
- Sorokin, Y & J.E. Kogelschatz. 1979. Analysis of heterotrophic microplankton in an upwelling area. *Hydrobiologia*, 66: 195- 208.
- Sherr, E.F. & B.F. Sherr. 1992. Bacterivory and herbivory: Key roles of phagotrophic protists in pelagic food webs. *Microbial Ecology*, (28): 223-235.
- Sherr, E.B. & B.F. Sherr. 2000. Microbial activity in aquatic systems from cell to biosphere. *Microbial Biosystems: New Frontiers*, p. 17-24. *Proceedings of the 8th International Symposium of Microbial Ecology*, Halifax, NS August 1998.
- Sherr, E.B. & B.F. Sherr. 2002. Significant of predation by protists in aquatic microbial food webs. *Antonie Van Leeuwenhoek International Journal of General and Molecular Microbiology*, 81:293-308.

- Sherr, E.B., B.F. Sherr & P.A. Wheeler. 2005. Distribution of coccoid cyanobacteria and small eukaryotic phytoplankton in the upwelling ecosystem off the Oregon coast during 2001 and 2002. *Deep-Sea Res. II* (52): 317–330
- Silva, A., S. Palma, P.B. Oliveira & M.T. Moita. 2009. Composition and interannual variability of phytoplankton in a coastal upwelling region (Lisbon Bay, Portugal). *J. Sea Res.*, 62: 238–249.
- Silverberg, N.A. Martínez-López, S. Aguíñiga, J.D. Carriquiri, N. Romero & E. Shumilin, S. Cota. 2004. Contrasts in sedimentation flux below the southern California current in late 1996 and during the El Niño event of 1997-1998. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 59: 575–587.
- Shinada, A., S. Ban, Y. Yamada & T. Ikeda. 2005. Seasonal Variations of Plankton Food Web Structure in the Coastal Water off Usujiri Southwestern Hokkaido, Japan. *J. Oceanogr.*, 61: 645- 654,
- Shinn, N.B. 1941. A colorimetric method for the determination of Nitrite. *Ind. Eng. Chem. Anal. Ed.* 13: 33-35 pp.
- Strickland, J.D. & T.R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bulletin of Fishing Research Bd. Can.* 167 pp.
- Solórzano, L. 1969. Determination of ammonia in natural water by the phenol-hypochlorite method. *Limnol. Oceanogr.*, 14: 799-801pp.
- Sorokin, Y.I. & S.V. Lyursarev. 1978. A comparative evaluation of two methods for determining the biomass of planktonic microflagellates. *Oceanol. Acad. Sci. U.S.S.R.*, 18: 232-236.
- Soto-Castor, R.C. Bulit A. Esquivel-Herrera & A. Pérez-Rojas. 2002 Bacterial abundance and hydrological variation in a tropical lagoon during the rainy season. *Oceánides*, 17(1): 13–29
- Stoecker, D.K., A.E. Michaels & L.H. Davis. 1987: Large proportion of marine planktonic ciliates found to contain functional chloroplasts. *Nature*, 326: 790-792.

- Solomon, C., J.L. Collier, G.M. Berg & P.M. Glibert. 2010. Role of urea in microbial metabolism in aquatic systems: a biochemical and molecular review. *Aquat. Microb. Ecol.*, 59: 67–88
- Stoecker, D.K. & J.M. Capuzzo. 1990: Predation on protozoa: its importance to zooplankton. *J. Plankton Res.* 12: 891-908. Talley LD., 1993. Distribution and formation of the North Pacific Intermediate Water. *J. Phys. Oceanogr.*, 23: 517–537.
- Suttle, C.A. & F. Chen. 1992. Mechanisms and rates of decay of marine viruses in seawater. *Appl. Environ. Microbiol.*, 58: 3721-3729.
- Talley, L.D. 1993. Distribution and formation of North Pacific intermediate water. *J. Phys. Oceanogr.*, 23: 517–537.
- Thingstad, T.F., H. Havskum, K. Garde & B. Riemann. 1996. On the strategy of eating your competitor': a mathematical analysis of algae mixotrophy. *Ecology*, 77: 2108-2118
- Teira, E., Abalde J., Álvarez-Ossorio M. T., A. Bode., C. Cariño, A. Cid, E. Fernández N. González, J. Lorenzo, J. Valencia & M. Varela. 2003. Plankton carbon budget in a coastal wind driven upwelling station off A Coruña (NW Iberian Peninsula). *Mar. Ecol. Prog.*, (265): 31–43.
- Tibby, R.B. 1941. The water masses off the west coast of North America. *J. Mar Res.*, 4(2): 113- 201.
- Troncoso, V.A., G. Daneri, L.A. Cuevas, B. Jacob & P. Montero. 2003. Bacterial carbon flow in the Humboldt Current System off Chile. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 250: 1–12
- Torres-Moye, G. & S. Álvarez-Borrego. 1985. Efectos de El Niño en los nutrientes y el fitoplancton de verano de 1983, en aguas costeras de Baja California occidental. *Cien. Mar.*, 11 (3): 107-113.
- Turner, J.T. & E. Granéli. 1992. Zooplankton feeding ecology: grazing during enclosure studies of phytoplankton blooms from the west coast of Sweden. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 157: 19–31.

- Vargas, C.A., R.A. Martínez, L.A. Cuevas, A.M. Pavez, H.E. González, R. Escribano & G. Daneri. 2007. The relative importance of microbial and classical food webs in a highly productive coastal upwelling area. *Limnol. Oceanogr.*, 52(4): 1495–1510.
- Vadrucci, M.R, M. Cabrini & A. Basset. 2007. Biovolume determination of phytoplankton guilds in transitional water ecosystems of Mediterranean Ecoregion. Dipartimento di Scienze e Tecnologie Biologiche e Ambientali, DiSTeBA, Università del Salento. *Transit. Waters Bull.*, (2): 83-102.
- Valdéz-Holguín, J.E. & R. Lara-Lara, 1987. Productividad primaria en el Golfo de California: efectos del evento El Niño 1982-1983. *Cien. Mar.*, 3: 34-50.
- Valderrama, J.C. 1981. The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorus in natural waters. *Marine chemistry*, 10: 109p.
- Vargas, C.A. & H. González. 2004. Plankton Community Structure and Carbon Cycling in a Coastal Upwelling System (I): Contribution of Bacteria, Ciliated Microprotozoans and Dinoflagellates to the diet of Copepods and Appendicularians. *Aquat. Microb. Ecol.*, 34: 151–164.
- Varela, M., Ma T. Álvarez-Ossorio, A. Bode, R. Prego, P. Bernárdez & C. García-Soto, 2010. The effects of a winter upwelling on biogeochemical and planktonic components in an area close to the Galician Upwelling Core: The Sound of Corcubión (NW Spain). *J. Sea Res.*,
- Venrick, E., S. Bograd, D. Checkley, S. Cummings, R. Durazo, G. Gaxiola-Castro, J. Hunter, A. Huyer, K.D. Hyrenbach, B.E. Lavaniegos, A. Mantyla, F.B. Schwing, R.L. Smith, W.J. Sydeman & Wheeler, P.A. 2003. The state of the California Current, 2002–2003: Tropical and subarctic influences vie for dominance. *The state of the California Current CalCOFI Rep.*, 44: 28–60.
- Verity, P.G. & C.Y. Robertson. 1992. Relationships between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton. American Society of Limnology and Oceanography, Inc. *Limnol. Oceanogr.*, 37(7): 1434-1446.
- Verity, P.G. 1985. Grazing, respiration, excretion, and growth rates of tintinnids. *Limnol. Oceanogr.*, 30: 1268-1282.

- Verity, P.G. 1986. Grazing of phototrophic nanoplankton by microzooplankton in Narragansett Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 29: 105-115.
- Vlietstra, L.S., Coyle K.O., Kachel N.B. & G.L. Hunt. 2005. Tidal front affects the size of prey used by a top marine predator, the short-tailed shearwater (*Puffinus tenuirostris*). *Fish Oceanogr.*, 14:196–211.
- Veldhuis, M.J.W., K.R. Timmermans, P. Croot, & B. Van der Wagt. 2005. Picophytoplankton; a comparative study of their biochemical composition and photosynthetic properties. *J. Sea Res.*, 53: 7-24
- Verity, P.G., & C. Langdon. 1984. Relationships between lorica volume, carbon, nitrogen, and ATP content of tintinnids in Narragansett Bay. *J. Plankton Res.*, 66: 859–868.
- Vollenweider, R.A. 1969. *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments*. Int. Biol. Program Handbook 12. Oxford Blackwell Scientific Publications: 213 pp
- Walsh, J.J. 1976. Herbivores as a factor in patterns of nutrient utilization in the sea. *Limnol. Oceanogr.* 21: 1–13.
- Walsh, J.J., T.E. Whitley, J.C. Kelly, S.A. Huntsman & R.D. Pillsbury. 1977. Further transition states of Baja California upwelling ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 22(2): 264–280.
- Walsh, J.J. 1981. A carbon budget for overfishing off Peru. *Nature* 290, 300–304.
- Wakeham, S.G. & S. Lee. 1993. Production, transport, and alteration of particulate organic matter in the marine water column. En: Engel MH, Macko SA. (eds.), *Organic Geochemistry*. Plenum Press, N.Y, 145–169pp..
- Weinbauer, M.G., Fuks, D., Puskaric, S. & Peduzzi, P., 1995. Diel, seasonal, and depth-related variability of viruses and dissolved DNA in the Northern Adriatic Sea. *Microbial Ecology*, 30: 25–41.

- Wetz, M.S. & P.A. Wheeler. 2004. Response of bacteria to simulated upwelling phytoplankton blooms. College of Oceanic and Atmospheric Sciences, Oregon State University, Corvallis. Oregon. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, (272): 49–57.
- Wilhelm, S.W., S.M. Brigden, & C.A. Suttle. 2002. A dilution technique for the direct measurement of viral production: A comparison in stratified and tidally mixed coastal waters. *Microb. Ecol.*, 43: 168–173.
- Wihelm, S.W & C.A. Suttle. 1999. Viruses and nutrient cycles in the sea. *Bioscience*, 49:781-788.
- Weisse, T. 1991. The microbial loop and its sensitivity to eutrophication and contaminant enrichment: a cross-system overview. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 76: 327-337.
- Wommack, K.E., Hill, R.T., Kessel, M., Russek-Cohen & E., Colwell, R. R. 1992. Distribuhon of viruses in the Chesapeake Bay. *Appl. Environ. Microbiol.*, 58: 2965-2970.
- Wommack, J. & R. Colwell. 2000. Virioplankton: viruses in aquatic ecosystems. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.*, 64 (1): 69-114.
- Worden, A.Z., Nolan, J.K. & Palenik, B, 2004. Assessing the dynamics and ecology of marine picophytoplankton: the importance of the eukaryotic component. *Limnol. Oceanogr.*, 49, 168–179.
- Yao, Zhang, Nianzhi Jiao & Ning Hong, 2008. Comparative study of picoplankton biomass and community structure in different provinces from subarctic to subtropical oceans. *Deep-Sea Res. II* 55: 1605– 1614.
- Zuria-Jordan, I.L., S. Álvarez-Borrego, E. Santamaría-del-Ángel & F.E. Muller-Karger. 1995. Estimación de biomasa fitoplanctónica, derivada de datos de satélite, frente a Baja California Sur. *Cien. Mar.*, 21(3):2
- Zahao, Sanjun, W.E.I. Jianwei, Y.U.E. Haidong, & X.I.A.O Tian. 2010. Picophytoplankton abundance and community structure in the Philippine Sea, western Pacific. *Chin. J. Oceanol. Limnol.*, 28 (1): 88-95.

Zaytsev, O., R. Cervantes-Duarte, O. Montante & A. Gallegos-Garcia. 2003. Coastal upwelling activity on the Pacific shelf of the Baja California Peninsula. *J. Oceanogr.*, 59: 489 – 502.

Zaytsev, O, O. Sánchez-Montante & C. Robinson. 2007. Características del ambiente hidrofísico de la plataforma continental y zona oceánica adyacente al sistema lagunar Bahía Magdalena-Almejas. *Estudios ecológicos en Bahía Magdalena*. CICIMAR-IPN, La Paz, Baja California Sur, México, p 29-43.

Zehr, J.P., J.B. Waterbury, P.J. Turner, J.P. Montoya, E. Omoregie, G.F. Steward, A. Hansen & D.M. Karl. 2001. Unicellular cyanobacteria fix N₂ in the subtropical North Pacific Ocean. *Nature*, 412: 635-638.

IXANEXOS

IX.1 ANEXOS 1

Variación diaria del índice de surgencias para la zona de estudio. Los círculos señalan los días en que se realizaron los muestreos. Los rojos cuando va iniciando el evento y los azules ya pasando el evento de mayor intensidad de surgencias en cada mes.

