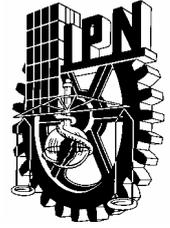




INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL



**CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS**

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

***RESPUESTA ECOFISIOLOGICA DEL FITOPLANCTON ANTE LA VARIABILIDAD  
AMBIENTAL EN UNA LAGUNA COSTERA SUB-TROPICAL DE BAJA CALIFORNIA  
SUR, MÉXICO***

TESIS QUE COMO REQUISITO PARCIAL PARA OBTENER EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

Presenta:

**M en C. Gerardo Verdugo Díaz.**

La Paz, B.C.S. diciembre del 2003.



**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL  
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION**

**CARTA CESIÓN DE DERECHOS**

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 15 del mes Diciembre del año 2003, el (la) que suscribe GERARDO VERDUGO DIAZ alumno(a) del Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS con número de registro A990040 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo al dirección de: DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE y cede los derechos del trabajo titulado: "RESPUESTA ECOFISIOLÓGICA DEL FITOPLANCTON ANTE LA VARIABILIDAD AMBIENTAL EN UNA LAGUNA COSTERA SUB-TROPICAL DE BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO" al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: gverdugo@ipn.mx

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

  
**GERARDO VERDUGO DÍAZ**

*nombre y firma*



CGPI-14

**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL**  
**COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION**

*ACTA DE REVISION DE TESIS*

En la Ciudad de La Paz, B.C.S. siendo las 09:00 horas del día 7 del mes de Diciembre del 2003 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

**"RESPUESTA ECOFISIOLÓGICA DEL FITOPLANCTON ANTE LA VARIABILIDAD AMBIENTAL EN UNA BAHÍA SUBTROPICAL DE BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO"**

Presentada por el alumno:

**VERDUGO**                      **DÍAZ**                      **GERARDO**  
Apellido paterno                      materno                      nombre(s)

Con registro: 

A	9	9	0	0	4	0
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

**DOCTOR EN CIENCIAS MARINAS**

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

**LA COMISION REVISORA**

Director de tesis  
PRIMER VOCAL

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE

PRÉSIDENTE

DR. ANGE RAFAEL JIMÉNEZ ILLESCAS

SECRETARIO

DRA. LAURA SÁNCHEZ VELASCO

SEGUNDO VOCAL

DR. JOSÉ EDUARDO VÁZQUEZ HOLGUÍN

TERCER VOCAL

DR. GILBERTO GAXIOLA CASTRO

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. FRANCISCO ARREGUÍN SÁNCHEZ



**I. P. N.**  
**CICIMAR**  
**DIRECCION**

## RESUMEN

En la presente investigación se presentan los resultados de la interacción entre las variables fisicoquímicas registradas en la zona eufótica de la Bahía de La Paz, B.C.S. y la respuesta ecofisiológica de la comunidad fitoplanctónica durante el ciclo anual junio del 2000 a junio del 2001.

Con relación a las variables fisicoquímicas se pudo determinar que esta zona se caracteriza por presentar un periodo cálido durante junio a septiembre en el cual las temperaturas superficiales son generalmente superiores a los 25°C; se presenta una capa de mezcla reducida, así como una termoclina poco profunda (<20 m). De igual manera los nutrientes presentan concentraciones menores al igual que la fluorescencia. Bajo estas condiciones la mayor parte de la columna de agua se encuentra estratificada.

El otro período identificado en la zona fue el frío que comprende los meses de noviembre a febrero sus condiciones características son contrastantes con el anteriormente mencionado, sus temperaturas son menores a los 25°C, la termoclina es profunda (60-70 m) así como la capa de mezcla. Durante este periodo las concentraciones de nutrientes y los valores de fluorescencia se incrementan notoriamente.

En cuanto a la comunidad fitoplanctónica se observó una clara dominancia de la fracción nanofitoplanctónica sobre la microfitoplanctónica, esto para todo el año y en toda la zona eufótica. La fracción de mayor tamaño estuvo representada principalmente por las diatomeas y en segundo termino por los dinoflagelados. Mediante el análisis de la estructura de la comunidad de esta última fracción de encontró que existen especies características del período cálido (*Protoperidinium sp* y *Nitzschia delicatissima*) y del período frío (*Chaetoceros compressus* y *Coscinodiscus perforatus*) así como especies comunes en ambos períodos (*Thalassionema frauenfeldii*).

La respuesta fisiológica de del fitoplancton fue determinada por medio de la de los parámetros fotosintéticos ( $\alpha^B$  y  $P_m^B$ ) mediante la generación de curvas de fotosíntesis contra irradiancia (P-E). Para este fin se diseñó un incubador tipo Morel. Los resultados obtenidos muestran una respuesta fisiológica diferencial de  $P_m^B$  a través del tiempo de esta forma se propone un valor de 1.20 mg C mg  $Cl_a^{-1}$  h<sup>-1</sup>, como representativo de la zona eufótica durante el período cálido mientras que para el período frío se propone un valor de 11.45 mg C mg  $Cl_a^{-1}$  h<sup>-1</sup>.

El parámetro alfa presentó de igual forma la variabilidad temporal y se propone un valor promedio de 0.007 el cual representa al periodo cálido. Para la temporada fría se observó diferencia significativa entre el nivel superficial al ser contrastado con los niveles de 10 y 1% de luz. Por esta razón proponemos un valor promedio de 0.04 mg C mg  $Cl_a^{-1}$  h<sup>-1</sup>  $\mu$  mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> que representa al nivel superficial y uno de 0.08 mg C mg  $Cl_a^{-1}$  h<sup>-1</sup>  $\mu$  mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> como representativo del los niveles de 10 y 1% de la irradiancia.

## ABSTRACT.

The interaction between the physicochemical parameters and the physiological phytoplankton response were studied in the euphotic zone of "Bahia de La Paz, B.C.S., Mexico" during a annual cycle from June 2000 to June 2001.

The physicochemical characteristics showed a warm season since June to September in which the surface temperatures are generally higher to 25°C; a layer of reduced mixture is presented, as well as a shallow thermocline (<20 m). In a same way the nutrients and fluorescence of chlorophyll presented smaller concentrations. Under these conditions most of the water column is stratified.

Since November to February was identified a cold period in the study area. The characteristic have evident contrast with the previously mentioned, their temperatures were minus to 25°C, the thermocline was deep (60-70 m) as well as the mixed layer. During this period the nutrient concentrations and the fluorescence values increased notably.

During entire study the nannophytoplankton was the dominant fraction over the microphytoplankton in the euphotic zone. The diatomeas represented the fraction of major size and dinoflagelates the second. The structure community analysis showed that the species of the warm period were: *Protooperidinium* sp and *Nitzschia delicatissima* and the cold period: *Chaetoceros compressus* and *Coscinodiscus perforatus*, as well as *Thalassionema frauenfeldii* was the common species in both periods.

The phytoplankton physiological response was studied through curves photosynthesis versus irradiance (P-E) using an incubador type Morel. The results shows a differential physiologic response of  $P_m^B$  through the time. During the warm season a value of 1.20 mg C mg Cla-1 h-1 is representative of the euphotic zone while 11.45 mg C mg Cla-1 h-1 is the value representative of cold season.

The alpha parameter presented the same temporary variation and an average value of 0.007 represents the warm season. For the cold season significant difference was observed between light levels (100, 10 and 1% of incident light). For this reason we propose an average value of 0.04 mg C mg Cla-1 h-1  $\mu$  mol m-2 s-1 to represent the surface level and 0.08 mg C mg Cla-1 h-1  $\mu$  mol m-2 s-1 for the levels of 10 and 1%.

## **AGRADECIMIENTOS**

Mediante la realización de esta investigación tuve la oportunidad de conocer a un gran número de personas que de una u otra manera colaboraron en el desarrollo de la misma y así poder llegar a concluir lo planeado, agradezco sinceramente su colaboración y apoyo.

Al Dr. Rafael Cervantes Duarte director de esta tesis, por su apoyo incondicional así como por brindarme la oportunidad de integrarme a su equipo de trabajo.

Al Dr. Gilberto Gaxiola Castro por la confianza al apoyarme para iniciar esta línea de investigación en nuestra Institución. De igual manera por sus acertadas críticas y comentarios que me llevaron siempre a la superación.

Al Dr. José Eduardo Valdéz Holguin por la dedicación y entusiasmo demostrado durante el desarrollo de esta investigación, así como por las acertadas sugerencias realizadas.

A los Drs. Laura Sánchez Velazco, Angel Rafael Jiménez Illescas y David Alfaro Siqueiros, miembros de mi comité doctoral por sus comentarios y sugerencias.

Al Dr. Helmut Maske por el apoyo recibido y por darme la oportunidad de participar en diversos cruceros oceanográficos.

A los compañeros del departamento de Plancton y Ecología Marina en especial a los MC. Aída Martínez López, Ismael Gárate Lizárraga y Nancy Romero Ibarra.

A la MC. Sonia Futema Jimenez por su apoyo y paciencia durante todo el desarrollo de esta tesis.

A los compañeros que siempre me apoyaron en las campañas de muestreo, en especial a los C. Alfredo Miramontes Hernández, Enrique Calvillo Meza y Juan

A las integrantes del Centro de Computo de CICIMAR en especial a la C. Susana Cárdenas Chávez y a la Lic. Malva Laura Miguel Manzanos por las asesorías en el manejo de programas de computo.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas por las facilidades y el apoyo otorgado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo otorgado mediante la beca No 95939 para estudios de doctorado.

## CONTENIDO

Capítulo	Tema	Página
	<b>INTRODUCCIÓN GENERAL</b>	1
	Introducción	1
	La comunidad fitoplanctónica y su hábitat	3
	Área de estudio	5
	Hipótesis	10
	Objetivo general	11
	Objetivos específicos	11
	Antecedentes	12
<b>1</b>	<b>PARÁMETROS FÍSICOQUÍMICOS Y BIOLÓGICOS : SU VARIABILIDAD EN ESPACIO Y TIEMPO</b>	15
1.1	Introducción	15
1.2	Material y métodos.	17
1.2.1	Determinación de nitratos	21
1.2.2	Determinación nitritos	21
1.2.3	Determinación de los pigmentos fotosintéticos	22
1.3	<b>RESULTADOS</b>	22
1.4	<b>DISCUSIONES</b>	44
1.5	<b>CONCLUSIONES</b>	49
<b>2</b>	<b>ABUNDANCIA CELULAR Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD MICROFITOPLANCTÓNICA EN LA ZONA EUFÓTICA DE LA BAHÍA DE LA PAZ, B. C. S, A TRAVÉS DE UN CICLO ANUAL.</b>	50
2.1	<b>INTRODUCCIÓN</b>	50
2.2	<b>MATERIAL Y MÉTODOS</b>	56
2.2.1	Muestras para fitoplancton	56
2.2.2	Determinación de la estructura de la comunidad microfitoplanctónica	56
2.3	<b>RESULTADOS</b>	58
2.4	<b>DISCUSIONES</b>	77
2.5	<b>CONCLUSIONES</b>	83
<b>3.</b>	<b>VARIABILIDAD DE LOS PARÁMETROS FOTOSINTÉTICOS EN LA ZONA EUFÓTICA DE LA BAHÍA DE LA PAZ, B. C. S, DURANTE EL CICLO ANUAL JUNIO DEL 2000 A JUNIO DEL 2001.</b>	85
3.1	<b>INTRODUCCIÓN</b>	85
3.2	<b>MATERIAL Y MÉTODOS</b>	89
3.3	<b>RESULTADOS</b>	96
3.4	<b>DISCUSIONES</b>	104
<b>5</b>	<b>CONCLUSIONES</b>	112
<b>6</b>	<b>LITERATURA CITADA</b>	113

## LISTA DE FIGURAS.

Figura		Página
1	Área de estudio y posición de estaciones.	6
2	Temperatura promedio superficial ( $\pm$ desviación estándar) en la Bahía de La Paz de junio del 2000 a junio del 2001.	23
<b>CAPITULO 1</b>		
3	Salinidad promedio superficial ( $\pm$ desviación estándar) en la Bahía de La Paz de junio del 200 a junio del 2001.	24
4	Fluorescencia activa promedio superficial ( $\pm$ desviación estándar) en la Bahía de La Paz de junio del 200 a junio del 2001.	25
5	Parámetro de estratificación de Simpson de junio del 2000 a junio del 2001.	26
6	Perfiles promedio ( $\pm$ desviación estándar) de temperatura y densidad (a), fluorescencia y atenuación de haz (b) para junio del 2000.	27
7	Perfiles promedio ( $\pm$ desviación estándar) de temperatura y densidad (a), fluorescencia y atenuación de haz (b) para agosto del 2000.	28
8	Perfiles promedio ( $\pm$ desviación estándar) de temperatura y densidad (a), fluorescencia y atenuación de haz (b) para septiembre del 2000.	29
9	Perfiles promedio ( $\pm$ desviación estándar) de temperatura y densidad (a), fluorescencia y atenuación de haz (b) para octubre del 2000.	30
10	Perfiles promedio ( $\pm$ desviación estándar) de temperatura y densidad (a), fluorescencia (b) para noviembre del 2000.	31
11	Perfiles promedio ( $\pm$ desviación estándar) de temperatura y densidad (a), fluorescencia (b) para enero del 2001.	32
12	Perfil promedio ( $\pm$ desviación estándar) de temperatura para febrero del 2001.	33
13	Perfiles promedio ( $\pm$ desviación estándar) de temperatura y densidad (a), fluorescencia (b) para marzo del 2001.	34
14	Perfiles promedio ( $\pm$ desviación estándar) de temperatura y densidad (a), fluorescencia (b) para abril del 2001.	35
15	Perfiles promedio ( $\pm$ desviación estándar) de temperatura y densidad (a) para mayo del 2001.	36
16	Perfiles promedio ( $\pm$ desviación estándar) de temperatura y densidad (a), fluorescencia (b) para junio del 2001.	37
17	Distribución vertical de la temperatura a través del ciclo anual para la estación 1(a), estación 2 (b) y estación 3 (c).	39
18	Distribución vertical de la densidad a través del ciclo anual para la estación 1 (a), estación 2 (b) y estación 3 (c).	40
19	Distribución vertical de los nitritos a través del ciclo anual para la estación 1 (a), estación 2 (b) y estación 3 (c).	41
20	Distribución vertical de los nitratos a través del ciclo anual para la estación 1 (a), estación 2 (b) y estación 3 (c).	42

## CAPITULO 2

21	Distribución vertical de la fluorescencia a través del ciclo anual para la estación 1 (a), estación 2 (b) y estación 3 (c).	43
22	Representación porcentual de los principales grupos fitoplanctónicos en la zona eufótica y a tres niveles de irradiancia en la Bahía de La Paz, de junio del 2000 a junio del 2001.	59
23	Ciclo anual de la abundancia microfitoplanctónica para tres niveles de irradiancia dentro de la zona eufótica de la Bahía de La Paz, de junio del 2000 a junio del 2001.	60
24	Ciclo anual de la abundancia nanofitoplanctónica para tres niveles de irradiancia dentro de la zona eufótica de la Bahía de La Paz, de junio del 2000 a junio del 2001.	60
25	Ciclo anual de la abundancia fitoplanctónica total para tres niveles de irradiancia dentro de la zona eufótica de la Bahía de La Paz, de junio del 2000 a junio del 2001.	61
26	Diversidad, redundancia y riqueza específica para el ciclo anual en el nivel superficial de la Bahía de La Paz, de junio del 2000 a junio del 2001.	62
27	Valores de diversidad, redundancia y riqueza específica para el ciclo anual en el nivel de 10% de E <sub>0</sub> de la Bahía de La Paz, de junio del 2000 a junio del 2001.	63
28	Valores de diversidad, redundancia y riqueza específica para el ciclo anual en el nivel de 1% de E <sub>0</sub> de la Bahía de La Paz, de junio del 2000 a junio del 2001.	64
29	Valores de diversidad, redundancia y riqueza específica en la Bahía de La Paz para junio del (a), agosto (b), septiembre (c) y octubre del 2000 (d).	65
30	Valores de diversidad, redundancia y riqueza específica en la Bahía de La Paz para noviembre del 2000 (a), enero (b), febrero (c) y marzo del 2001 (d).	66
31	Valores de diversidad, redundancia y riqueza específica en la Bahía de La Paz para mayo (a) y junio del 2001 (b).	67
32	Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante junio del 2000	68
33	Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante agosto del 2000.	68
34	Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica. Valores de diversidad, redundancia y riqueza específica en la Bahía de La Paz para mayo (a) y junio del 2001 (b). durante septiembre del 2000.	69
35	Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante octubre del 2000.	70
36	Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante noviembre del 2000.	71

37	Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante enero del 2001.	72
38	Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante febrero del 2001.	72
39	Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante marzo del 2001.	73
40	Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante abril del 2001.	74
41	Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante mayo del 2001.	75
42	Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante junio del 2001.	76
43	Sucesión de las principales especies microfitoplanctónicas a través del ciclo anual de la Bahía de La Paz.	77
<b>CAPITULO 3</b>		
44	Curva típica de fotosíntesis irradiancia.	88
45	Esquema del incubador mediante el cual se generaron las curvas P-E.	91
46	Transmitancia de la solución de sulfato cúprico 0.1N.	93
47	Transmitancia del material plástico de las botellas utilizadas en la incubación.	93
48	Curvas de atenuación de la luz para el incubador utilizado al 100 (a), al 10% (b) y al 1% de E <sub>0</sub> .	95
49	Ciclo anual de concentración de clorofilas registradas a tres niveles de luz dentro de zona eufótica de la Bahía de La Paz.	97
50	Variabilidad temporal del parámetro P <sup>B</sup> m.	99
51	Variabilidad temporal del coeficiente máximo de utilización de la luz.	100
52	Variabilidad temporal del parámetro de saturación de luz.	102
53	Curvas fotosíntesis-Irradiancia generadas para el periodo cálido. a) junio del 2000, 100% E <sub>0</sub> , b) junio del 2000 10% E <sub>0</sub> , c) junio del 2000 1% E <sub>0</sub> . d) septiembre del 2000 100% E <sub>0</sub> , e) septiembre del 2000 10% E <sub>0</sub> , f) septiembre del 2000 1%, g) mayo del 2001 100%, E <sub>0</sub> , h) mayo del 2001, 10% de E <sub>0</sub> , i) mayo del 2001 1% E.	103
54	Curvas fotosíntesis-Irradiancia generadas para el periodo frío. a) noviembre del 2000, 100% E <sub>0</sub> , b) noviembre del 2000 10% E <sub>0</sub> , c) noviembre del 2000 1% E <sub>0</sub> . d) febrero del 2001 100% E <sub>0</sub> , e) febrero del 2001 10% E <sub>0</sub> , f) febrero del 2001 1%.1% E.	103

### Lista de tablas.

Tabla		Página
I	Cronograma de los muestreos realizados, señalando la profundidad (m) para cada nivel de luz considerado.	19
II	Índice de valor biológico de Sanders, expresado de manera porcentual para cada uno de los meses considerados.	76
III	Irradiancias medidas en cada una de las botellas a incubar en los distintos incubadores ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).	95
IV	Concentraciones de clorofila ( $\text{mg m}^{-3}$ ) registradas a tres niveles de luz, dentro de la zona eufótica.	97
V	Valores obtenidos de fotosíntesis máxima para los diferentes meses considerados ( $\text{mg C mg Cl}^{-1} \text{h}^{-1}$ ).	99
VI	Valores obtenidos del coeficiente máximo de utilización de la luz para los diferentes meses considerados ( $\text{mg C mg Cl}^{-1} \text{h}^{-1} \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).	100
VII	Valores obtenidos del Parámetro de saturación de la luz para los diferentes meses considerados ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).	102
VIII	Resumen de los parámetros fotosintéticos ( $\alpha^B (\text{mg C (mg Cl}^{-1} \text{h}^{-1} (\mu\text{M cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1})$ ) reportados para el Golfo de California. Los valores señalados con asterisco son razones de asimilación.	110

## INTRODUCCIÓN GENERAL

### Introducción.

La investigación oceanográfica es en la actualidad un tema de gran interés en el desarrollo económico ya que se relaciona directamente con las pesquerías, recursos bióticos y abióticos, transportación y reciclamiento de materiales antropogénicos, etc. Pero cobra aún mayor importancia en el control de la vida presente y futura de la tierra dada su influencia directa sobre el calentamiento global del planeta, en el control de los ciclos biogeoquímicos y necesariamente sobre los procesos como el efecto invernadero y el flujo de energía en el medio (Pelegri *et al.*, 2001). Dentro de este mismo orden de ideas es de suma importancia generar el conocimiento de la composición del material orgánico e inorgánico particulado que se encuentra en este medio, ya que dependiendo del tipo y cantidad de material en suspensión dependerá en gran parte la capacidad y grado de influencia del océano sobre las condiciones anteriormente mencionadas. Es importante también considerar que una fracción del material orgánico particulado que se encuentra en la zona eufótica es exportado por hundimiento hacia zonas profundas y que eventualmente es remineralizado aportando nutrientes inorgánicos al fondo marino, los cuales mediante procesos de mezcla o surgencias pueden regresar a la zona eufótica y favorecer los procesos de productividad primaria en la zona (Williams y Follows, 2003),

Dentro de la parte biótica, es particularmente importante realizar estudios sobre la estructura de la comunidad fitoplanctónica, ya que a pesar de ser ampliamente conocido que los principales taxa de los productores planctónicos en el océano son las diatomeas, dinoflagelados, cocolitofóridos, silicoflagelados y algas azul verdes; su

variabilidad espacio temporal como respuesta a los cambios fisicoquímicos condiciona de manera diferencial la capacidad productiva del océano, así como su influencia en los cambios ambientales a diferentes escalas de tiempo (Valiela, 1995). Es importante considerar que además de las fracciones micro y nanofitoplanctónicas, en el medio oceánico se presentan productores primarios de menor talla (pico y ultrafitoplancton) y que aunque su presencia puede pasar por desapercibida en los análisis cualitativos y cuantitativos, su capacidad productiva e incluso su biomasa puede superar a la de las fracciones de mayor tamaño, sobre todo bajo condiciones de oligotrofia (Jacquet *et al.*, 2002) dada su mayor capacidad para la asimilación de nutrientes que le confiere su mayor relación área-volumen (Nona *et al.*, 2000).

La contribución de estos organismos como factores que influyen sobre el cambio climático global se puede dar por diferentes vías como son:

- a) La utilización del dióxido de carbono en el océano por la fotosíntesis que puede afectar la variabilidad global y disponibilidad de este compuesto.
- b) Contribución al calentamiento global de las capas oceánicas superficiales provocada por la absorción y esparcimiento de la energía radiante incidente, ya que la luz es absorbida o esparcida de manera diferencial por los diferentes tipos de partículas en suspensión, así como por las características físicas del medio oceánico.

En resumen la influencia del océano y del fitoplancton en los cambios ambientales y en el calentamiento global de la tierra tiene que ver directamente con sus propiedades ópticas, de hecho el efecto del tamaño de las partículas sobre el esparcimiento de la luz tiene una interesante conexión con las propiedades ópticas de

las nubes y con el fitoplancton. De esta forma, cualquier factor que altere la densidad óptica de las nubes, modifica también la cantidad de radiación solar que reflejan hacia el exterior lo que se denomina albedo y que influye sobre el calentamiento global (Mann y Lazier, 1996; Jeffrey y Vesk, 1997).

Además de esta importante contribución de los grupos fitoplanctónicos no se puede pasar por desapercibido la capacidad de estos organismos de sintetizar compuestos orgánicos a partir de compuestos inorgánicos lo cual es conocido como productividad primaria y que es actualmente un tema de gran interés y del cual se han venido derivando diversas líneas de investigación, ya que es el inicio de la cadena trófica marina (Mann y Lazier, 1996; Jeffrey y Mantoura, 1997).

### **La comunidad fitoplanctónica y su hábitat.**

La variabilidad temporal en la estructura y función de la comunidad fitoplanctónica es un aspecto de fundamental importancia para el metabolismo en los sistemas acuáticos. Los cambios en esta estructura son de igual manera una respuesta a la variabilidad ambiental temporal que en estos ambientes se presenta (Calijuri *et al.*, 2002) .

El fitoplancton debe satisfacer sus requerimientos nutritivos para crecer dentro de las aguas iluminadas, es por eso la importancia de desarrollar estrategias o adaptaciones morfológicas o fisiológicas que se lo permitan. De igual manera al permanecer en esta zona se encuentra sometido a presiones ambientales que este medio conlleva por lo cual han desarrollado diferentes estrategias de vida que les permita un óptimo desarrollo y crecimiento bajo las condiciones ambientales en las

cuales habitan. Estas estrategias de vida se catalogan dentro de las especies conocidas como de selección "C", "R" y "S", las cuales no son mutuamente excluyentes.

Los estrategias "C" son los competidores pequeños, con una alta relación área/volumen, así como alta actividad metabólica, los cuales son susceptibles a ser consumidos por pastoreo. Los organismos aquí agrupados prefieren ambientes saturados de luz y nutrientes. Los estrategias "R" agrupa a las especies tolerantes a la disturbancia, son especies con tallas de intermedias a grandes, con una alta actividad metabólica así como relación área/volumen también alta y de crecimiento rápido. Son células adaptadas a amplios gradientes de luz. Por último, los estrategias "S" son los llamados tolerantes al estrés, presentan una talla mayor y una baja relación área volumen. Estas especies se caracterizan también por su actividad metabólica y tasa de crecimiento bajos. Se caracterizan por ser resistentes al hundimiento y pastoreo (Reynolds, 1988; Calijuri *et al.*, 2002).

Dada la complejidad de la interacción entre los factores fisicoquímicos y la comunidad fitoplanctónica es complicado entender la variabilidad en los procesos fisiológicos, más aún cuando no se cuenta con información generada bajo las diferentes condiciones ambientales que se presentan en el área de estudio; es por eso que mediante la presente investigación se pretende generar el conocimiento del marco ambiental en el cual se desarrollan las comunidades fitoplanctónicas a través de un ciclo anual, para evaluar la respuesta ecológica (diversidad, dominancia, valor biológico, asociaciones y sucesión) de estas comunidades, tanto de manera espacial (dentro de la zona eufótica) como temporal (diferentes temporadas del año). Aunada a esta variabilidad se discutirá la respuesta fisiológica del fitoplancton (representada por los

parámetros fotosintéticos alfa y fotosíntesis máxima) bajo las diferentes condiciones fisicoquímicas (luz, nutrientes, temperatura) en las cuales se presenta la comunidad.

### **Área de estudio.**

La Bahía de La Paz está ubicada sobre la margen suroriental de la Península de Baja California entre los 24° 10' y los 24° 47' N, y los 110° 20' y 110° 44' W (Figura 1), con un área aproximada de 2635 Km<sup>2</sup> (Cruz-Orozco *et al.*, 1989). Tiene forma semielíptica con su eje mayor orientado en dirección NNW-SSE. La bahía se comunica con el Golfo de California por medio de dos bocas, una al noreste (Boca grande) y otra al este (Boca chica o Canal de San Lorenzo). El límite sureste de la boca grande se encuentra en los islotes. El límite al noroeste es Punta de Mechudo, donde hidrodinámicamente se marca la diferencia con el Canal de San José que es un sistema hidrodinámico distinto. La boca chica o Canal de San Lorenzo se encuentra entre la punta sur de la Isla Espíritu Santo y El Pulguero (Álvarez-Arellano *et al.*, 1997; Jiménez-Illescas *et al.*, 1997).

Esta bahía es una depresión marina somera, que aumenta progresivamente de profundidad de sur a norte, con una pendiente aproximadamente del 1%, hasta alcanzar la isobata de los 400 metros en su límite norte, en donde se localiza la "Cuenca Alfonso" (Anónimo, 1982; Murillo-Jiménez, 1987). La parte sur o somera se considera producto de la sedimentación del material transportado por los arroyos que drenan esa porción y distribuido por las corrientes costeras que se desplazan de norte a sur. Con respecto a los sedimentos presentes en esta zona se aprecian dos tamaños de material: la arena que ocupa la parte sur de la bahía, sus márgenes y el Canal de San Lorenzo en

donde se presentan las mayores velocidades de las corrientes (Obeso-Nieblas, 1986). Este tipo de sedimento también se encuentra entre la punta Cabeza de Mechudo y sur de Punta Coyote. El segundo componente de los sedimentos marinos es el limo que se distribuye hacia la parte norte de la zona arenosa en una zona de mayor profundidad en la cual el oleaje y las corrientes no son capaces de removerlo (Cruz-Orozco *et al.*, 1996)

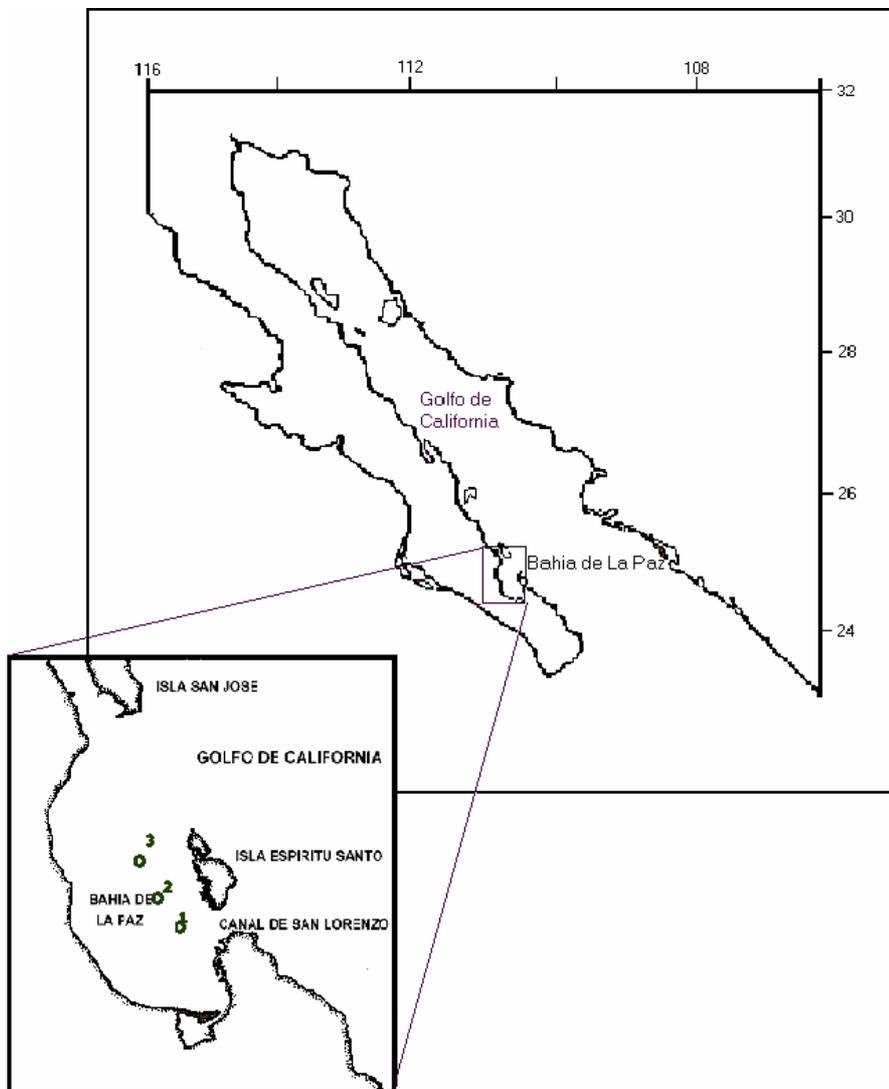


Figura 1.- Área de estudio y posición de estaciones.

El clima que se presenta en esta área es de tipo seco y cálido (Anónimo 1985), tipificado como seco desértico en el cual esta inmerso el Golfo de California (Marrero, 1978). El aporte de agua dulce a esta bahía está dado por los arroyos, lo cual se restringe a las temporadas de lluvia, siendo esto poco frecuente. En época de ciclones se presentan fuertes avenidas fluviales, sin embargo, sus volúmenes con respecto al de la bahía se pueden considerar como despreciables (Jiménez-Illescas *et al.*, 1997). Considerando que en esta zona se tiene una precipitación media anual de 180 mm, la cual es superada notoriamente por una evaporación media anual de 300 mm, podemos inferir que se presenta una condición antiestuarina (Jiménez-Illescas, 1983).

El patrón de vientos de la Bahía de La Paz, al igual que en otras zonas costeras es muy variable, siendo los sistemas de brisas los dominantes, existiendo cambios diurnos del viento incluso de mayor importancia que los cambios anuales (Roden, 1964). Durante el período frío, comprendido de noviembre a mayo, la zona se encuentra influenciada por los vientos dominantes del oeste, originados de la celda anticiclónica del Pacífico. Del lado oriental de la Península se tienen los vientos fríos y las vaguadas que influyen en el viento superficial (Pérez, 1988), razón por la cual la dirección principal del viento es Noroeste y Norte. Durante este período existe la más alta frecuencia de calmas principalmente durante la noche y la madrugada. Por el lado contrario, las mayores velocidades del viento se registran durante los medio días con velocidades en ocasiones mayores a los  $3 \text{ m s}^{-1}$  (Robles-Gil, 1998). Durante el invierno también soplan las llamadas "Collas" con dirección dominante del noroeste e intensidades medias de  $4 \text{ m s}^{-1}$  pero que incluso alcanzan los  $10 \text{ m s}^{-1}$ . Hacia la primavera se presenta la época de transición y aunque aún dominan los vientos

originados por el anticiclón del Pacífico (Pérez, 1988) se observa que los vientos superficiales presentan una componente sur.

En verano, los vientos dominantes provienen del sur y soplan por la tarde y noche con velocidades medias de 2 a 3 m s<sup>-1</sup>. Otoño vuelve a ser temporada de transición por lo que la dirección del viento se va tornando predominantemente Norte y Noroeste (Robles-Gil, 1988). La estacionalidad de los vientos en esta zona es de gran importancia, dado que influye sobre la circulación superficial de la bahía, pudiendo provocar procesos de surgencia favorecidos por el efecto de isla que se ha reportado para la zona (Jiménez-Illescas *et al.*, 1994)

Para la Bahía de La Paz, Villaseñor-Casales (1979) y Murillo-Jiménez (1987) reportan un valor promedio de 24.7°C, con valores mínimos de 20 y 29.5°C. Por su parte De Silva y Palomares-García (2002), reporta que se presentan valores promedios de 19.37 a 29.5°C con un valor mínimo puntual de 18.70°C y un máximo de 30.50°C, durante febrero y agosto, respectivamente, enfatizando que no existen diferencias significativas espaciales en los valores de este parámetro, por lo cual se considera como una zona homogénea horizontalmente durante cada uno de los meses del año. Esto coincide con la homogeneidad de la densidad reportada por Jiménez-Illescas *et al.* (1994). Sin embargo, se considera que los principales cambios en esta variable se dan en el tiempo, ya que existen diferencias significativas en las condiciones térmicas de la zona al contrastar un mes contra otro. Mediante la generación de perfiles verticales de temperatura para la zona de la boca principal y del Canal de San Lorenzo, se observó que también existen cambios importantes en la temperatura a través del tiempo. De esta forma la bahía presenta condiciones que evidencian condiciones de surgencia y

mezcla en la columna de agua durante los primeros meses del año (febrero y marzo), las cuales sufren una modificación gradual con el tiempo hasta lograr una estratificación bien definida durante agosto.

Aunado a los cambios en los parámetros fisicoquímicos provocados por las condiciones particulares de esta zona, se presentan los efectos provocados por la influencia del Golfo de California, con el cual se mantiene una estrecha relación e intercambio ocasionado por la circulación y transporte superficial del agua que se presenta en esta zona, el cual está regido directamente por los patrones de vientos dominantes que se presentan a través del año. De esta forma, durante los meses de noviembre a abril en los cuales el Golfo de California se ve sometido a los vientos dominantes del noroeste (Roden y Groves, 1959; Badán-Dangon *et al.*, 1985) existe un flujo superficial con dirección suroeste, incursionando en el Golfo de California agua de la Corriente de California (Molina-Cruz, 1986). Por otra parte, durante los meses restantes del año correspondientes al verano y otoño, se presenta un flujo con dirección noroeste (Roden, 1964), el cual es el producto de la acción de los vientos dominantes del suroeste (Roden y Groves, 1959; Badán-Dangon *et al.*, 1985), estos procesos aportan agua cálida del Pacífico Tropical Oriental (Molina-Cruz, 1986).

Esta influencia del Golfo de California sobre la bahía es particularmente importante y evidente en la zona profunda, en donde la variabilidad de la parte sur del golfo determina en gran parte la variabilidad de mesoescala de la Bahía de La Paz (Jiménez-Illescas *et al.*, 1994).

Jiménez-Illescas *et al.* (1997) mediante la simulación del patrón de corrientes por un modelo numérico para corrientes impulsadas por viento del noroeste, muestra una

corriente costera que gira en sentido ciclónico, terminando en una corriente que impulsa agua hacia fuera de la bahía por el Canal de San Lorenzo, lo que resulta en el mecanismo más importante de renovación neta de aguas superficiales de la bahía. Otro mecanismo local importante es la fertilización de la bahía causada por el giro ciclónico semipermanente de invierno, impulsado por vientos del noroeste, ya que un giro de este tipo causa divergencia superficial y surgencia.

Este patrón se vería modificado de manera inversa al cambiar el patrón de vientos, al ser estos predominantemente del sur, se tendría un giro anticiclónico entre la parte de Isla Espíritu Santo y San Juan de la costa.

## **Hipótesis**

La Bahía de La Paz, presenta una marcada variabilidad ambiental, misma que ha sido caracterizada por la formación de un período frío durante otoño invierno y uno cálido en primavera verano. En el primer caso se presenta una capa de mezcla profunda influenciada por los vientos dominantes del norte. Esta situación puede favorecer el transporte de aguas eutróficas desde la zona profunda hacia las capas superficiales, creando propiciando condiciones favorables para la proliferación de especies microfitoplanctónicas y consecuentemente aumentar la productividad primaria de la zona. De manera contraria durante el período cálido, la formación de una termoclina superficial limita la profundidad de la capa de mezcla y con ello el posible aporte de elementos nutritivos hacia las capas superficiales. Bajo estas condiciones de oligotrofia se esperaría la aparición de grupos como los dinoflagelados y otras especies tropicales. así mismo, esperaríamos una disminución en la productividad primaria.

Mediante la presente investigación esperamos proponer los valores promedio de los parámetros fotosintéticos que representen la respuesta fisiológica de la comunidad fitoplanctónica ante esta variabilidad ambiental, así como generar la información para discutir interrogantes como: *a)* ¿Cual es el efecto de la disponibilidad de nutrientes en la zona eufótica sobre el proceso fotosintético? *b)* ¿ Como influye la sucesión de las comunidades fitoplanctónicas en el proceso productivo? *c)* ¿Cómo es la variación de la productividad a través del tiempo y bajo condiciones de estratificación u homogeneidad en la columna de agua? *d)* ¿Los cambios estacionales que presenta esta área son lo suficientemente fuertes para modificar de manera estacional los parámetros fotosintéticos? *e)* ¿Se pueden proponer parámetros fotosintéticos representativos para esta zona en un período anual?

### **Objetivo general**

Determinar el efecto de las variables fisicoquímicas (Luz, temperatura y nutrientes) sobre la productividad primaria mediante la determinación de los parámetros fotosintéticos  $P_m^B$  y alfa.

### **Objetivos específicos.**

- \* Describir los cambios en la estructura de la comunidad microfitoplanctónica como respuesta a la variabilidad ambiental.
- \* Determinar la influencia de la temperatura, luz y nutrientes sobre los parámetros fotosintéticos  $P_m^B$  y alfa.
- \* Caracterizar la respuesta fisiológica de la comunidad fitoplanctónica mediante los parámetros fotosintéticos.
- \* Proponer valores promedio de estos parámetros que represente las diferentes condiciones ambientales durante un ciclo anual en la Bahía de La Paz.

## **Antecedentes**

Las condiciones oceanográficas en la Bahía de La Paz han sido caracterizadas como estratificación durante el verano y mezcla durante los meses fríos (Jiménez-Illescas *et al.*, 1994). Estos cambios estacionales se manifiestan en las variaciones de la temperatura superficial con valores promedio de 24.7°C (Villaseñor-Casales, 1979) y hasta 30.5°C durante el verano, para disminuir a 18.7°C durante la temporada fría (De Silva-Dávila y Palomares-García, 2002).

Estas variaciones ambientales de temperatura observadas en la bahía juegan un papel importante en la sucesión de especies fitoplanctónicas y en el patrón de abundancia celular (Signoret y Santoyo, 1980). Las diatomeas dominan bajo condiciones eutróficas típicas del período de invierno, mientras que los dinoflagelados incrementan su diversidad y abundancia hacia los meses con una columna de agua estratificada y temperaturas mayores (García-Pamanes, 1981).

Dentro de esta bahía, la Ensenada de La Paz ha sido considerada como una de las superficiales productivas de la costa occidental del Golfo de California ya que registra valores de 14 a 45 mg C m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup> (Gilmartin y Revelante, 1978). Estos valores a pesar de

ser altos para zonas similares, son inferiores a los reportados para zonas de manglar, en las cuales la disponibilidad de nutrientes no es un factor limitante para la productividad primaria. Reportes de este tipo sugieren valores máximos hasta de  $78 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ . (Bustillos-Guzmán y Olivares-González, 1986).

Lavaniegos y López-Cortés, 1997 registraron la presencia de una marcada termoclina entre los 20 y 30 metros durante el verano, misma que puede limitar el aporte de nutrientes provenientes de aguas más profundas provocando condiciones de oligotrofia así como los valores mínimos de productividad primaria ( $2.77 \text{ mg C m}^{-3}$ ). Al cambiar las condiciones ambientales y homogeneizarse la columna de agua durante el invierno, se favorece el aporte de nutrientes y el incremento en la productividad primaria, la cual presenta valores hasta de  $16.02 \text{ mg C m}^{-3}$  (Reyes-Salinas, 1999). La biomasa fitoplanctónica expresada como clorofila presenta también sus máximos ( $1.5\text{-}3.0 \mu\text{g l}^{-1}$ ) durante esta temporada, siendo el principal aportador el nanofitoplancton (Lavaniegos y López-Cortés, 1997).

Martínez-López *et al.* (2001) en un estudio de la primavera de 1993 a la primavera de 1995, analizaron datos diarios de la intensidad y dirección del viento, temperatura hasta 25 m, profundidad del disco de Secchi y concentración de clorofila en superficie, 10 y 25m en un transecto Norte sur compuesto por cinco estaciones de muestreo en la parte oriental de la Bahía de La Paz. Estos autores reportan vientos dominantes de octubre a marzo con una componente Norte, mientras que de abril a septiembre la principal componente de los vientos fue sur. Las temperaturas de julio a octubre presentaron los valores máximos (28 a 32 °C) y de enero a marzo registraron las menores temperaturas con un rango de variación entre los 20 y 22 °C. Durante el

período de julio a diciembre, estos autores registraron los valores mayores en la profundidad de desaparición del Disco de Secchi (24 m), mientras que de enero a junio se dieron las menores transparencias con valores mínimos de 6 m. Estos autores encontraron también que la clorofila se correlacionó de manera inversa con la temperatura y la transparencia del agua y que los valores integrados menores se presentan durante los meses cálidos ( $10 \text{ mg m}^{-2}$ ) y los mayores se asocian con la mezcla de la temporada fría ( $142.8 \text{ mg m}^{-2}$ ).

Monreal-Gómez *et al.* (2001) estudiaron las masas de agua y circulación en la Bahía de La Paz y Golfo de California durante junio de 1998. Estos autores reportan el intercambio existente de la capa de mezcla de la bahía y del golfo principalmente por la boca grande localizada en la parte Noreste de la bahía. Reportan de igual manera una incursión de agua ecuatorial superficial (ESW) hacia la bahía en donde se incrementa la salinidad por encima de las 35.0 lo que le confiere característica de agua del Golfo (GCW). Registraron un giro ciclónico que domina la circulación de la bahía. Con relación a las concentraciones de clorofila, estos autores reportan mayores concentraciones y también mayor variabilidad vertical dentro de la bahía que fuera de ella.

Aunque existen algunos estudios sobre la comunidad fitoplanctónica y productividad primaria para la Bahía de La Paz, estos son en su mayoría observaciones puntuales y no sistemáticas. Esto limita en gran parte tener un mayor entendimiento de los procesos productivos en la zona, así como de su variabilidad como respuesta a cambios en los parámetros fisicoquímicos. Más aún, los trabajos sobre la determinación de parámetros fotosintéticos ( $\alpha^B$  y  $P_m^B$ ) son nulos en la zona, por lo cual es necesario

implementar una investigación que nos ayude a comprender como puede variar este importante proceso bajo diferentes condiciones.

## **1.0.- Parámetros fisicoquímicos y biológicos: su variabilidad en espacio y tiempo**

### **1.1.- INTRODUCCION**

El estudio de la variabilidad climática e hidrografía en una bahía requiere por si sola la implementación de una metodología de campo específica en la cual sean considerados instrumentos como son el radar, equipo de posicionamiento y sonar, además de instrumentos de medición para variables como la salinidad, y temperatura contra la profundidad. Es de igual manera importante contar con una estación metereológica que proporcione información de la intensidad y dirección del viento, humedad relativa y temperatura del aire. Estudios de este tipo se han realizado sistemáticamente en la Bahía de La Paz (Obeso-Nieblas y Jiménez-Illescas., 1989; Obeso-Nieblas y Jiménez-Illescas, 1992 y Jiménez-Illescas *et al.*, 1994) A pesar de que estas investigaciones han proporcionado un amplio conocimiento de las condiciones

físicas de la zona, es de suma importancia realizar mediciones *in situ* al realizar un estudio como el aquí abordado, si bien los datos no pretenden realizar una caracterización de la zona son de gran utilidad en discusión de los resultados biológicos obtenidos. Bajo esta premisa abordamos la variabilidad de la zona durante el período de estudio presentado en esta investigación. Dentro de estas variables, la cantidad y calidad óptima de luz que recibe la comunidad fitoplanctónica es de suma importancia para su funcionamiento fisiológico. Las variaciones en estas características de la irradiancia, pueden ser originadas por factores naturales cíclicos como la estación del año o la hora del día así como por la cantidad de seston en la columna de agua. La temperatura también juega un papel importante en la dinámica de la estructura y fisiología de la comunidad microalgal, sobre todo en zonas en las cuales los cambios fisicoquímicos en la columna de agua son evidentes.

Dentro de los requerimientos nutritivos de la comunidad fitoplanctónica los llamados elementos mayores tienen una gran importancia para su crecimiento, son el carbono (C), Nitrógeno (N) y fósforo (P), los cuales pueden presentarse en varias combinaciones con el hidrógeno (H) y oxígeno (O). El mayor aporte de estos elementos en la zona eufótica proviene de dos fuentes: **1)** la regeneración local de formas simples de elementos combinados ( $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{HPO}_4^{3-}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ) como resultado de la actividad metabólica de metazoarios y por degradación microbiana; y **2)** la importación de elementos desde el fondo oceánico, o en algunas zonas el aporte de ríos o estuarios. El azufre y el sílice, pueden ser considerados en esta lista ya que en algunas microalgas como las diatomeas el sílice es un componente esencial. Estos elementos son los

llamados nutrientes mayores ya que son requeridos para el crecimiento de los microorganismos en cantidades relativamente grandes (Falkowski y Raven, 1997).

Al ser las microalgas un grupo altamente heterogéneo, sus requerimientos nutritivos son diferentes y esto puede tener una importante influencia sobre la distribución y sucesión de las especies fitoplanctónicas en el medio marino. La abundancia relativa de nutrientes en aguas costeras estimula la proliferación de aquellas especies del fitoplancton, las cuales tienen altos requerimientos de estos elementos. Esto puede explicar al menos en parte la restricción de ciertas especies en áreas costeras. Existe razón para creer que el tamaño de las células puede estar relacionado a sus requerimientos nutritivos. De esta forma las especies adaptadas a bajas concentraciones de nutrientes son por lo general más pequeñas que aquellas que requieren altas concentraciones de nutrientes. Su relación relativamente mayor entre superficie y volumen favorece una mayor eficiencia en la asimilación. A medida que la concentración de nutrientes decrece, las células de menor tamaño suelen ser las de mayores abundancia. La deficiencia de nutrientes, en especial del nitrato es quizás el principal factor limitante de la producción marina (Berman-Frank *et al.*, 2001; Riley Chester, 1989).

La influencia de las condiciones fisicoquímicas sobre el crecimiento fitoplanctónico y la productividad primaria ha sido objeto de diversos estudios, sobre todo en lo referente a la disponibilidad de nutrientes así como a la cantidad y calidad de luz. Es por esto que en el presente capítulo se discuten los cambios espaciotemporales de estas variables para posteriormente relacionarlos con los cambios en la estructura y abundancia de la comunidad fitoplanctónica. De igual manera el conocimiento del marco

ambiental en el cual se desarrollan estas comunidades es indispensable para la interpretación de la variabilidad de los parámetros fotosintéticos ( $\alpha$  y  $P_m^B$ ) que se presentan en el tercer capítulo de esta investigación.

## 1.2.- MATERIAL Y METODOS.

Se realizaron muestreos mensuales durante un ciclo anual (junio del 2000 a junio del 2001) en la Bahía de La Paz, en la cual se ha seleccionado un transecto con dirección Norte-Sur en la parte central de la misma, conformado por tres estaciones de muestreo ubicadas en las siguientes coordenadas:

**Estación 1.-** 24° 21.284 N; 110° 26.294 W

**Estación 2.-** 24° 25.011N; 110° 27.629 W

**Estación 3.-** 24° 29.12N; 110° 28.33 W

Los diferentes muestreos se identificaron mediante las siglas BP (Bahía de la Paz) seguidas de la fecha en forma numérica indicando mes y año de la colecta (Tabla I).

En cada estación se consideraron 6 profundidades de muestreo, mismas que están determinadas por los porcentajes de penetración de la luz (100, 55, 33, 10, 3 y 1%) calculados mediante el coeficiente de atenuación de la luz ( $K_d$ ), a partir de la profundidad de desaparición del disco de Secchi (Brown *et al.*, 1989), mediante la siguiente ecuación:

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

Donde:

$K_d$ = Coeficiente de atenuación de la luz.

$PS$ = Profundidad de desaparición del Disco de Secchi.

$$z = \frac{\ln \% E_o}{Kd}$$

Donde:

Z=Profundidad

Ln%*E<sub>o</sub>*= Logaritmo natural del porcentaje de luz en cuestión.

Tabla I.- Cronograma de los muestreos realizados, señalando la profundidad (m) para cada nivel de luz considerado.

Muestreo	Fecha	Prof. 1	Prof. 2	Prof. 3	Prof. 4	Prof. 5	Prof. 6
BP0600(E1)	26/06/00	0	3	5	10	15	20
BP0600(E2)	26/06/00	0	3	5	10	15	20
BP0800(E1)	10/08/00	0	6	10	22	33	43
BP0800(E2)	10/08/00	0	6	12	24	37	49
BP0800(E3)	10/08/00	0	8	15	30	46	60
BP0900(E1)	7/09/00	0	6	11	23	35	43
BP0900(E2)	7/09/00	0	6	11	23	35	43
BP0900(E3)	7/09/00	0	7	14	29	44	58
BP1000(E1)	16/10/00	0	6	12	24	37	49
BP1000(E2)	16/10/00	0	7	13	27	42	55
BP1000(E3)	16/10/00	0	7	13	27	41	55
BP1100(E1)	26/11/00	0	5	10	20	31	40
BP1100(E2)	26/11/00	0	5	10	20	30	40
BP1100(E3)	26/11/00	0	5	10	20	30	40

BP0101(E1)	26/01/01	0	6	12	24	37	49
BP0101(E2)	26/01/01	0	6	11	23	35	43
BP0101(E3)	26/01/01	0	5	10	20	31	40
BP0201(E1)	14/02/01	0	5	9	19	28	37
BP0201(E2)	14/02/01	0	5	10	30	30	40
BP0201(E3)	14/02/01	0	5	10	20	30	40
BP0301(E1)	22/03/01	0	4	8	17	26	36
BP0301(E2)	22/03/01	0	4	8	17	26	36
BP0301(E3)	22/03/01	0	4	8	17	26	36
BP0401(E1)	20/04/01	0	10	15	20	30	40
BP0501(E1)	21/05/01	0	5	10	20	30	40
BP0501(E2)	21/05/01	0	4	7	14	22	29
BP0501(E3)	21/05/01	0	4	7	14	22	29
BP0601(E1)	22/06/01	0	4	7	14	22	29
BP0601(E2)	22/06/01	0	4	7	14	22	29
BP0601(E3)	22/06/01	0	4	7	14	22	29

Nota.-Las profundidades (m) del 1 al 6 corresponden al 100, 55, 33, 10, 3 y 1% de la irradiancia superficial, respectivamente.

Se tomaron en cada uno de los niveles muestras de agua para determinar la composición específica, la abundancia fitoplanctónica, pigmentos fotosintéticos y nutrientes inorgánicos (NO<sub>3</sub> y NO<sub>2</sub>). En cada estación de muestreo se realizaron perfiles verticales de salinidad, temperatura, fluorescencia activa y transmitancia con la finalidad de determinar las condiciones hidrográficas (CTD Sea Bird-25).

Para la determinación de la temperatura y salinidad se utilizó un CTD Sea Bird-25, con el cual se realizaron perfiles que al menos cubrieran la zona eufótica en la columna de agua. De manera simultánea se realizaron mediciones de fluorescencia activa y transmitancia con sensores acoplados al CTD antes mencionado.

Con los datos obtenidos de temperatura, salinidad y densidad en los primeros 50 m de profundidad se calculó el índice de estratificación propuesto por Simpson y Hunter

(1974). El resultado de este cálculo se define como la cantidad de energía mecánica requerida para producir mezcla vertical. Este índice toma valores de cero cuando la columna de agua se encuentra totalmente mezclada, incrementando sus valores conforme se incrementa la estratificación. La ecuación utilizada para realizar estos cálculos es la siguiente:

$$\phi = \frac{1}{h} \int_{-h}^0 (\bar{p} - p)gz * dz$$

p= Densidad del agua de mar

g= Aceleración debida a la gravedad (9.81 m s<sup>-2</sup>).

h= Profundidad (en este caso es de 0 a 50 m).

z= coordenada vertical (ascendente y positiva).

$$\bar{p} = \frac{1}{h} \int_{-h}^0 p * dz$$

De cada una de las profundidades consideradas se tomaron muestras para determinar las variables que a continuación se detallan:

### 1.2.1.- Determinación de nitratos.-

El análisis se realizó según lo propuesto por Morris y Riley (1963), lo cual se basa en la reducción de los nitritos a nitratos mediante el paso de la muestra a través de una columna de cadmio-cobre. Una vez realizado este paso, por medio de sulfanilamida el ion nitrito es diazotizado, y mediante su acoplamiento con N-1 naftileendiamina, forma un compuesto coloreado, cuya extinción a la luz es medida por medio de un espectrofotómetro a una longitud de onda de 543 nm en una cubeta de 1 cm(Parson *et al.*, 1984).

Las concentraciones fueron calculadas mediante la ecuación:

$$\mu M = (A * F) - 0.95C$$

$$F = \frac{20}{E_s}$$

Donde:

A= Extinción de la muestra – extinción del blanco.

Es= Extinción del estándar-extinción del blanco.

C= Concentración de nitritos.

### 1.2.2.- Determinación de nitritos.-

Para cuantificar estos iones se utilizó la técnica anteriormente descrita, solo que se omitirá el paso de la muestra por la columna de cadmio-cobre. La extinción a la luz es medida por técnicas espectrofotométricas a una longitud de onda de 543 nm, en cubeta de 10 cm (Parsons *et al.*, 1984)

En este caso las concentraciones fueron realizados mediante la ecuación:

$$\mu M = (A * F)$$

$$F = \frac{2.0}{E_s}$$

Donde:

A= Extinción de la muestra –extinción del blanco.

Es= Extinción promedio de tres estándares – extinción del blanco.

### 1.2.3.- Determinación de pigmentos fotosintéticos.-

Para realizar la extracción de estos pigmentos, se filtró con presión positiva a  $1/3$  de atmósfera un volumen de 1 a 2 de agua de mar de cada nivel considerado utilizando filtros de fibra de vidrio GF/F Whatman de 25mm de diámetro. Los filtros fueron inmediatamente congelados a  $-50^{\circ}\text{C}$ , hasta su análisis en el laboratorio. La extracción se realizó durante 24 horas en acetona al 90%, bajo condiciones de semiobscuridad. Las muestras se procesaron mediante la técnica de espectrofotometría de Parsons *et al.*, (1984).

Para realizar los cálculos de concentración de clorofila *a*, se utilizó la ecuación:

$$mgClam^{-3} = \frac{C*v}{V*1}$$

$$C = (11.85 * E_{664}) - (1.54 * E_{647}) - (0.08 * E_{630})$$

Donde:

E=Absorbancia a diferentes longitudes de onda – absorbancia a 750 nm.

v= Volumen de acetona utilizado.

V= Volumen en litros de agua de mar filtrada.

### 1.3.- RESULTADOS.

Con la finalidad de ubicar el período frío y cálido dentro del ciclo anual considerado, se realizó la curva de temperatura con los valores promedio ( $\pm$  desviación estándar) del nivel superficial de las tres estaciones de muestreo. De esta forma se evidenció un período cálido que comprende los meses de junio, agosto y septiembre en los que se presentan temperaturas superiores a los 28°C y un período frío, comprendido de enero a abril con temperaturas menores a los 25°C. Entre cada cambio de período se sitúa el tiempo de transición, que corresponde en el primer caso a octubre y en el segundo caso a abril. De manera general las fluctuaciones de esta variable se dieron entre un valor mínimo de 19.2°C registrado durante febrero y un máximo de 29.8°C durante septiembre (Figura 2). Para efectos de este trabajo y debido a la caracterización realizada básicamente con la temperatura, abordaremos los temas siguientes de esta investigación refiriéndonos a los meses de junio, agosto, septiembre como período cálido, mientras que enero, febrero, marzo y abril serán referidos como período frío. Mayo por su parte es considerado como el período de transición frío-cálido, mientras que octubre corresponde al período de transición cálido-frío.

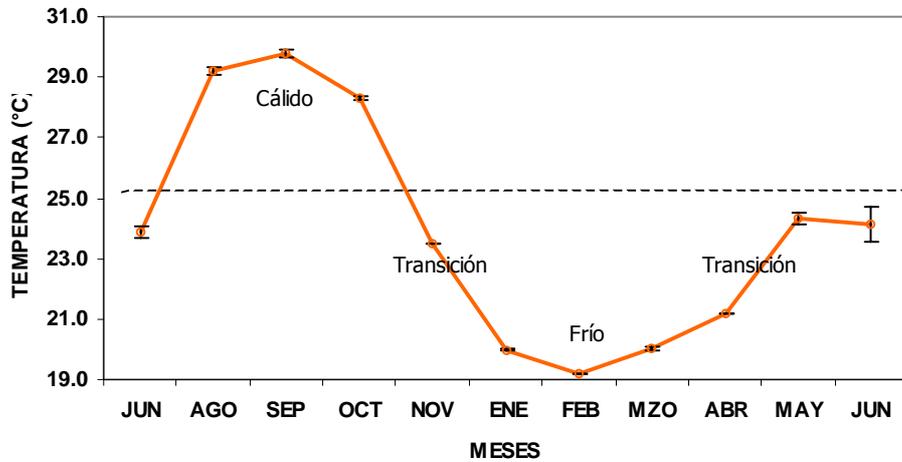


Figura 2. Temperatura promedio superficial ( $\pm$  desviación estándar) en la Bahía de La Paz de junio del 2000 a junio del 2001

En la distribución superficial de la salinidad, no se observó un patrón consistente a través del año. Sin embargo, la variabilidad mensual fue más evidente durante los meses del período cálido. Durante el período frío, enero presentó el valor máximo superficial (35.4 ups), mientras que de febrero a abril los valores fueron de 35.3 ups. A través del ciclo anual el valor mínimo se presentó durante mayo del 2001, mientras que el máximo fue registrado en junio del mismo año. Los valores observados fueron de 35.0 y 35.5 ups respectivamente (Figura 3).

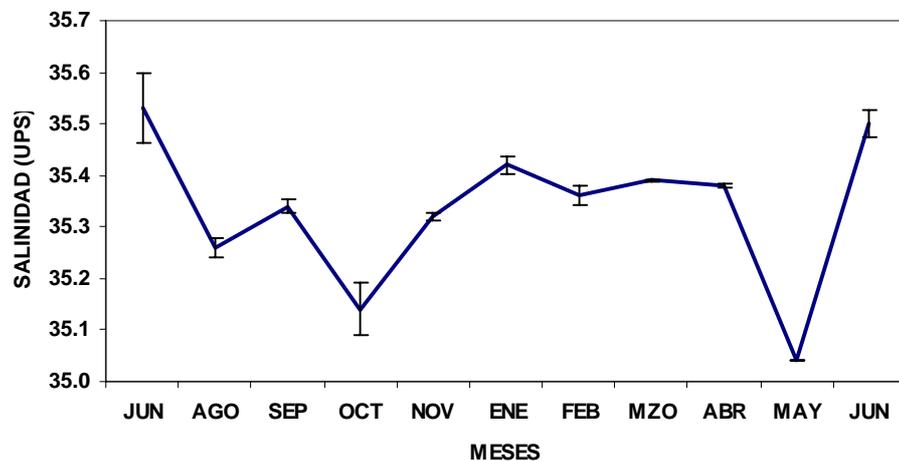


Figura 3.- Salinidad promedio superficial ( $\pm$  desviación estándar) en la Bahía de La Paz de junio del 200 a junio del 2001.

La fluorescencia activa presentó una relación con el período frío y cálido. En el primer caso se registraron los valores mayores (0.305 a 0.474 UR). Durante el período cálido (excepto junio del 2000) se observó una clara disminución de la fluorescencia, su variación se dio entre 0.11 y 0.15 UR. Durante el período de transición cálido-frío del 2000, la fluorescencia presentó su valor máximo a través de todo el ciclo anual. Durante este mes el valor registrado fue de 0.851 UR (Figura 4).

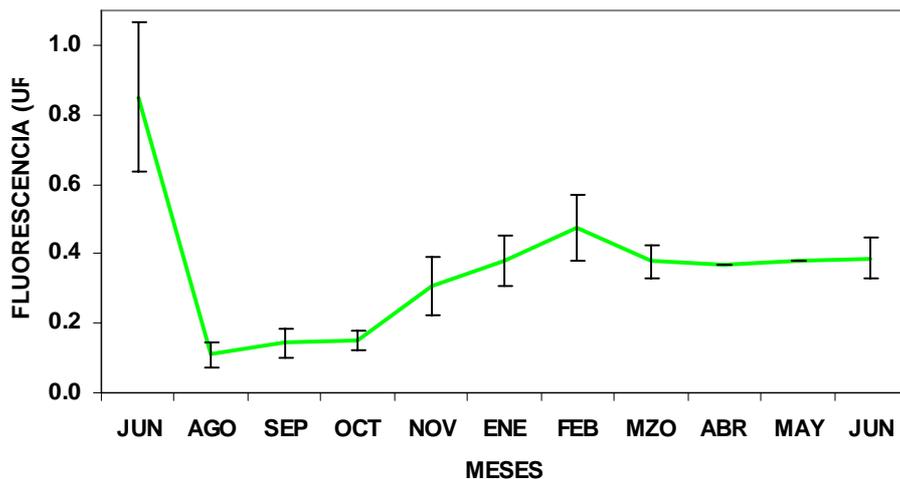


Figura 4.- Fluorescencia activa promedio superficial ( $\pm$  desviación estándar) en la Bahía de La Paz de junio del 200 a junio del 2001.

Además de la caracterización en un periodo cálido y uno frío realizada con base en los resultados de temperatura superficial, es importante conocer el grado o nivel de estratificación en la columna de agua. Para este fin se calculó el parámetro de estratificación de Simpson ( $\phi$ ). En la presente investigación este parámetro fue calculado de 0 a 50 m de profundidad para así poder incluir todos los muestreos realizados y además que sean comparables entre sí.

De esta forma los meses de junio a septiembre del 2000 presentaron valores superiores a los 200. En octubre que es considerado como periodo de transición se observó una clara disminución (165.8). Durante noviembre, enero y febrero en los cuales la columna de agua estuvo completamente mezclada (0 a 50 m) el parámetro  $\phi$  presentó valores de cero. Durante marzo, abril y mayo se dio un notable incremento, registrándose valores entre los 150 y 160. De esta forma a partir de mayo puede considerarse como del periodo cálido. Durante junio del 2001 se vuelve a superar los 200 (Figura 5).

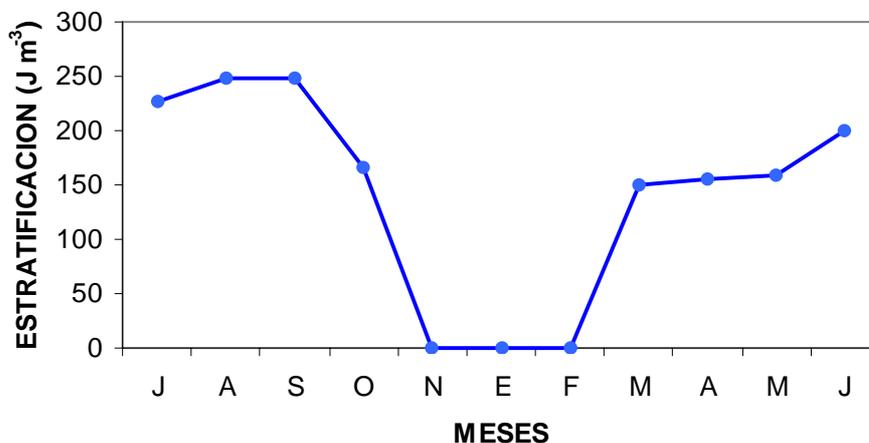


Figura 5.- Parámetro de estratificación de Simpson de junio del 2000 a junio del 2001

De igual manera que las variables fisicoquímicas presentan variaciones a través del tiempo en la capa superficial, estas variables presentan una componente en la vertical que le infiere características propias a la columna de agua y por ende a la zona eufótica que es la parte medular del presente estudio.

Para la caracterización de la variabilidad ambiental de la zona eufótica, presentamos los gráficos mensuales en los cuales enfatizamos principalmente en los tres niveles de irradiancia en que se realizaron las curvas P-E. Las líneas punteadas corresponden al nivel de 10% y 1% de la luz incidente.

Durante junio del 2000 se presentó una reducida capa de mezcla de aproximadamente 5 metros, a partir de esta profundidad se presentó una fuerte termoclina y picnoclina ocasionando la estratificación de la columna de agua. De esta forma la mayor parte de la zona eufótica se localizó sobre la termoclina. La formación de esta termoclina, provocó que se presentara una zona de acumulación de partículas lo cual se ve reflejado en un máximo en la atenuación del haz. Esta misma barrera de densidad pudo ocasionar una acumulación de partículas fotosintéticas y por ende en los valores de fluorescencia la cual se observa aproximadamente a los 10 m de profundidad y coincidentemente con el 10% de la irradiancia superficial (Figura 6).

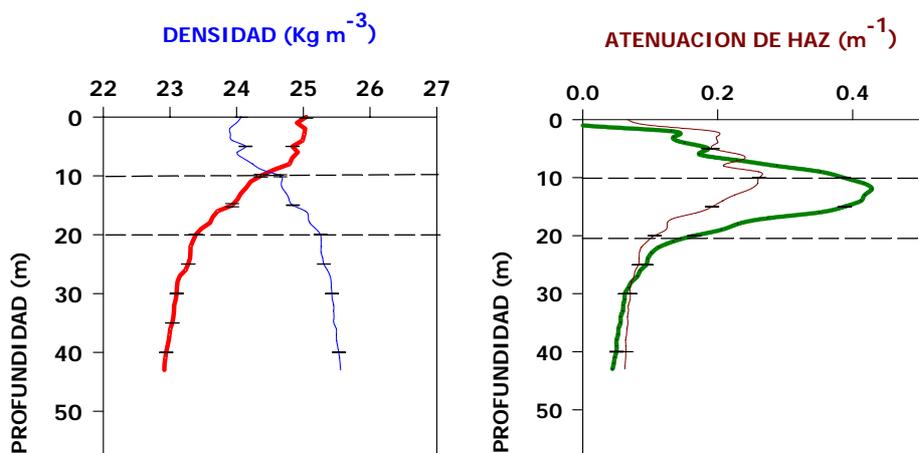


Figura 6.- Perfiles promedio ( $\pm$  desviación estándar) de temperatura y densidad (a), fluorescencia y atenuación de haz (b) para junio del 2000

Durante agosto la temperatura se incrementó y se observó cierta estratificación en los primeros metros de la columna de agua. Sin embargo la termoclina fue más profunda, presentándose aproximadamente a los 20 m de profundidad, observamos en este mismo punto la formación de una piconclina: Aunque las profundidades a las que se dieron estos cambios son mayores que las observadas en el mes anterior, el nivel de luz presente es el mismo (10%) al tener en este mes una zona eufótica mas profunda. Bajo la formación de esta barrera física, podemos observar también aunque con menor evidencia una acumulación de partículas y un pico de máxima fluorescencia (Figura 7)

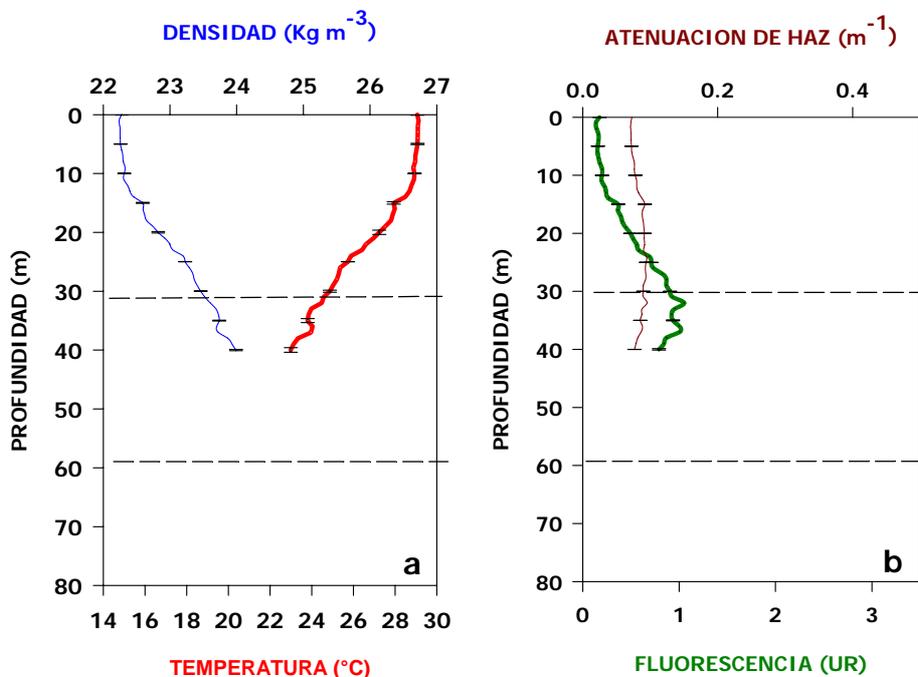


Figura 7.- Perfiles promedio ( $\pm$  desviación estándar) de temperatura y densidad (a), fluorescencia y atenuación de haz (b) para agosto del 2000

Septiembre presentó un patrón similar al mes anterior, en el cual se presenta la una capa superficial ahora más homogénea con una fuerte termoclina y piconclina a partir de los 20 m. La estratificación es más evidente y la zona eufótica aun se vuelve mas profunda, razón por la cual el nivel de 10% de luz se localiza a una mayor profundidad que a la que se dieron los cambios bruscos de temperatura y densidad. Para este caso el 1% de luz o límite de la zona eufótica alcanzó los 60 m. Debido a la fuerte termoclina que se presentó la acumulación de partículas se da justo sobre este límite, quizás gran parte de ellas sean de origen fotosintético dado que el pico de fluorescencia se localizó a la misma profundidad (Figura 8)

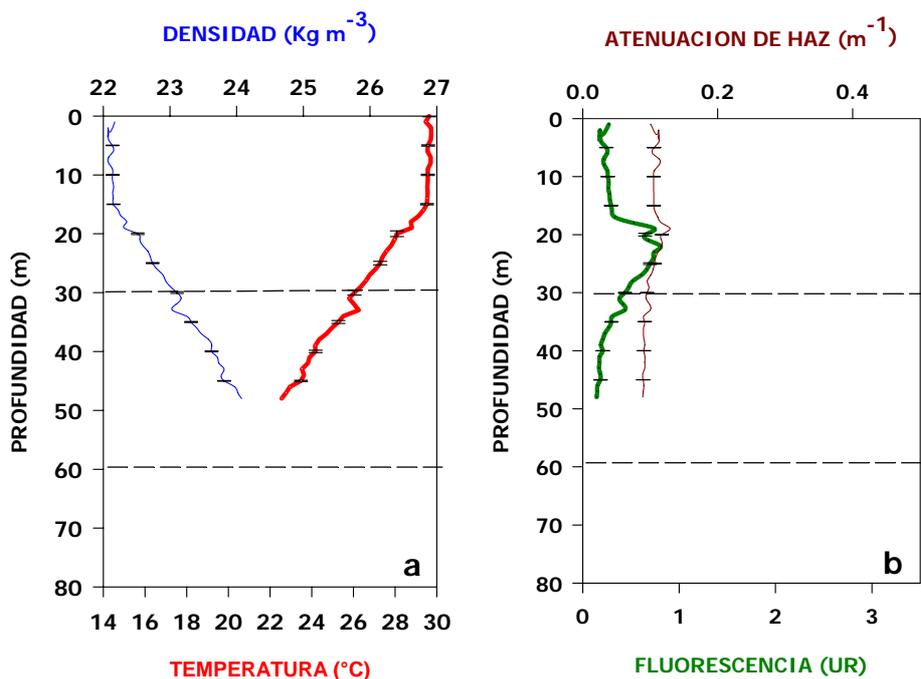


Figura 8.- Perfiles promedio ( $\pm$  desviación estándar) de temperatura y densidad (a), fluorescencia y atenuación de haz (b) para septiembre del 2000

A pesar de que octubre se considera como parte del período cálido, fue posible observar cierto enfriamiento del agua. Las temperaturas han disminuido aproximadamente 2°C, lo cual tiene un efecto colateral en el aumento de la densidad. Aún se presenta una estratificación a partir de los 20 m así como una zona eufótica profunda (aproximadamente 60m). Como respuesta a estos cambios ambientales, el máximo de atenuación de la luz ya no es evidente y el pico subsuperficial de fluorescencia empieza a ser menos pronunciado. De cualquier manera, tanto el nivel del 10% y obviamente el del 1% de la irradiancia se localizaron fuera de la capa de mezcla superficial (Figura 9).

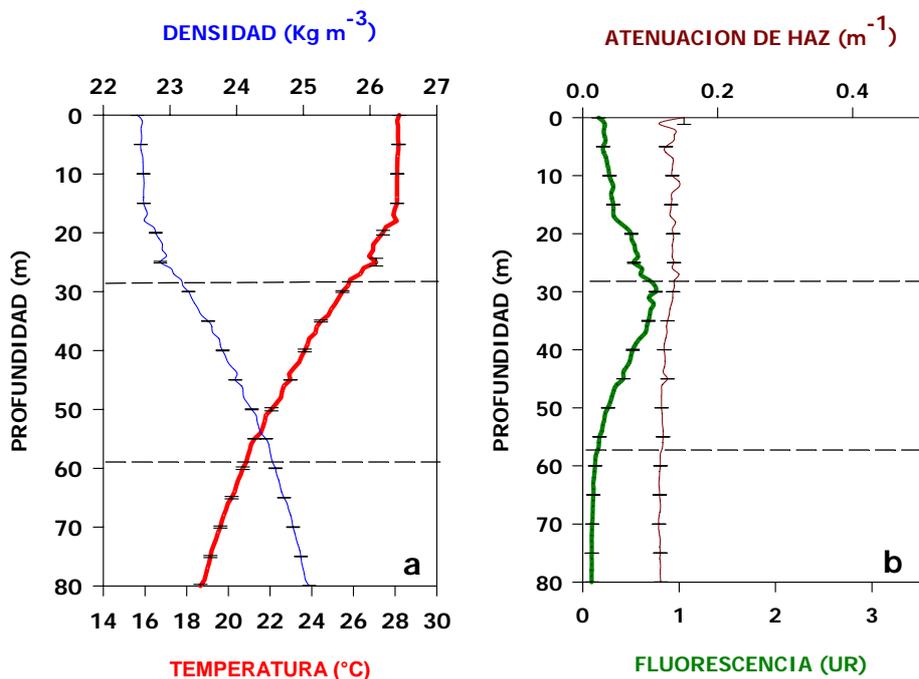


Figura 9.- Perfiles promedio ( $\pm$  desviación estándar) de temperatura y densidad (a), fluorescencia y atenuación de haz (b) para octubre del 2000

Con noviembre se inicia el periodo frío, la temperatura registró una disminución considerable, y los vientos dominantes del norte que caracterizan a este período pueden mezclar fácilmente una columna de agua mayor, esto ocasiona un hundimiento de la termoclina y por consecuencia una capa de mezcla profunda (60 m). Aunado a estas nuevas condiciones físicas la disminución en la irradiancia incidente sobre la superficie provoca una zona eufótica de menor magnitud, alcanzando solamente los 40 metros de profundidad. De manera contraria a lo observado durante el período cálido, ahora la zona eufótica se encuentra en su totalidad bajo condiciones de homogeneidad o mezcla. Estas condiciones provocan también una homogeneidad en el perfil de fluorescencia (Figura 10)

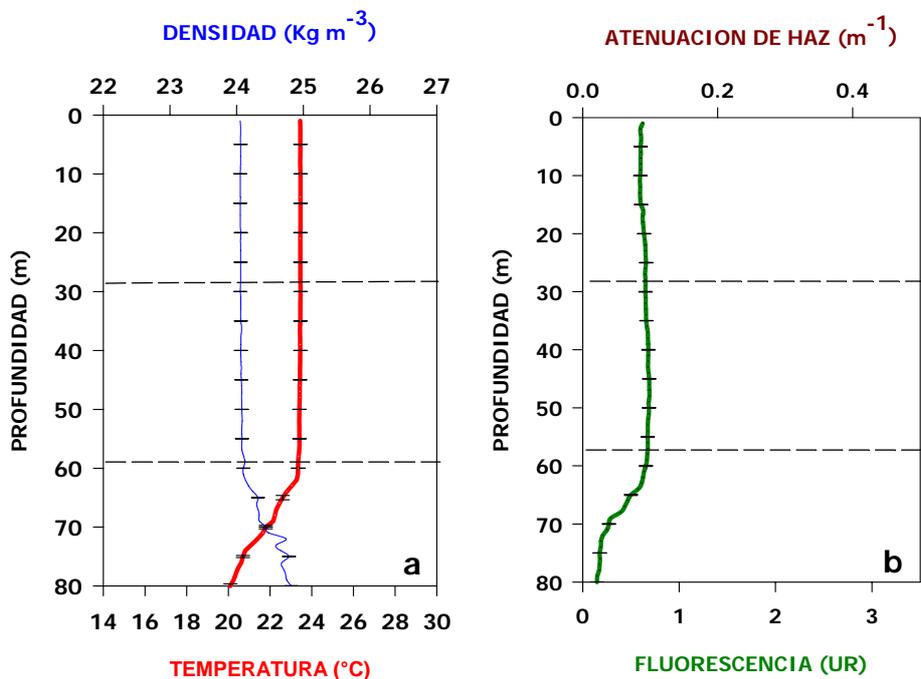


Figura 10.- Perfiles promedio ( $\pm$  desviación estándar) de temperatura y densidad (a), fluorescencia (b) para noviembre del 2000

Durante enero el período frío es evidente, la temperatura tomó valores inferiores a los 20°C, la termoclina presenta un hundimiento, y la capa superficial de mezcla alcanzó los 70 m de profundidad. Las condiciones de luz mantienen una zona eufótica similar en magnitud a la observada durante el mes anterior lo que provoca estar bajo condiciones de mezcla. Con la instalación de condiciones propicias para la resuspensión de partículas se presentan valores mayores en la atenuación de haz, aunque muy homogéneos. La fluorescencia por su parte muestra también un notable incremento en sus valores, sin evidenciar por medio de la fluorescencia una zona puntual que pueda inferir un pico de máxima productividad (Figura 11)

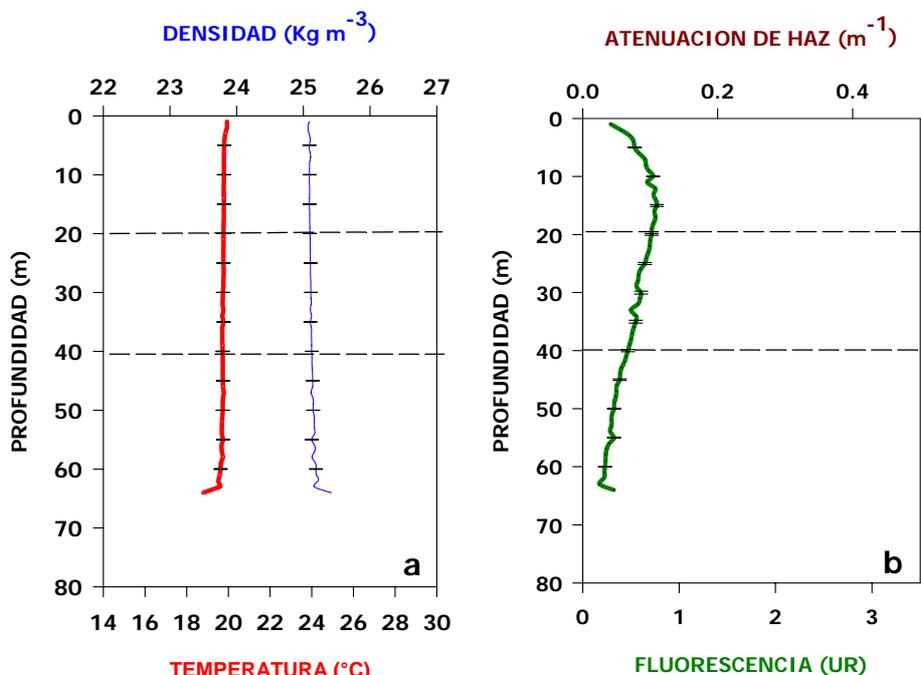


Figura 11.- Perfiles promedio ( $\pm$  desviación estándar) de temperatura y densidad (a), fluorescencia (b) para enero del 2001

En febrero se presentó de igual manera una capa de mezcla de una profundidad aproximada a los 60 m, por lo cual la zona eufótica (20 m) se localizó sobre la termoclina. Es importante señalar que durante este mes solo se realizó el perfil de temperatura (Figura 12).

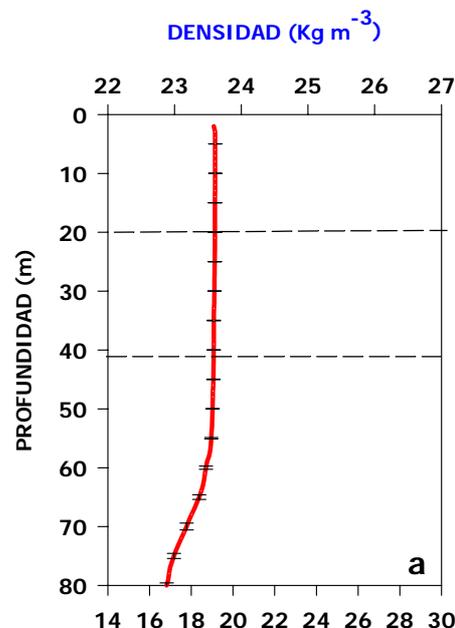


Figura 12.- Perfil promedio ( $\pm$  desviación estándar) de temperatura para febrero del 2001

En marzo, las condiciones cambiantes del medio entre un período frío y uno cálido son ya evidentes. La temperatura sigue incrementándose y la termoclina y la capa de mezcla son cada vez menos profundas. Por consiguiente el límite inferior de la zona eufótica se encuentra nuevamente bajo condiciones de estratificación. Aún se mantienen una gran cantidad de partículas en la columna de agua lo que provoca altos valores en la atenuación de haz y el perfil de fluorescencia vuelve a evidenciar un pico máximo subsuperficial (Figura 13).

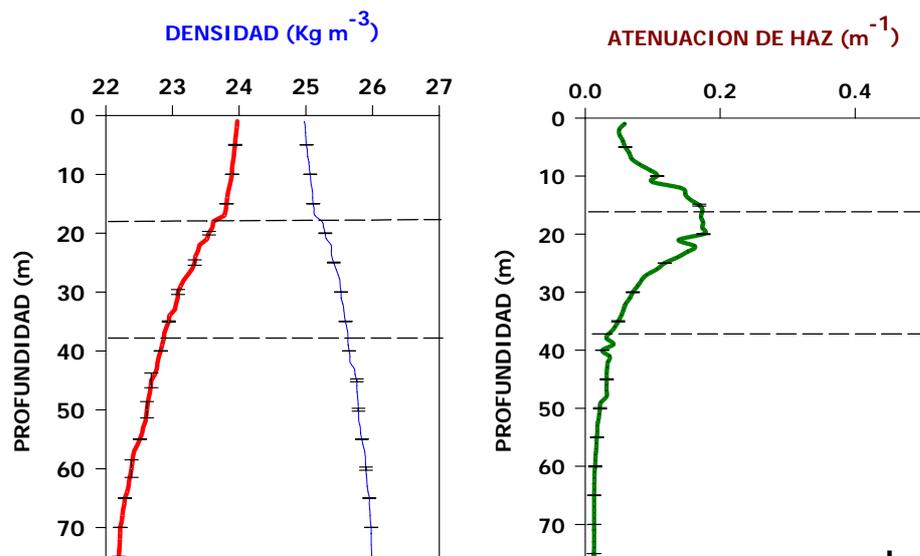


Figura 13.- Perfiles promedio ( $\pm$  desviación estándar) de temperatura y densidad (a), fluorescencia (b) para marzo del 2001

En abril se observó estratificación, con una limitada capa de mezcla (20 m) y una fuerte termoclina y piconclina. El nivel de 10% de la irradiancia, se localizó coincidiendo con la termoclina. La fluorescencia tiene un evidente máximo subsuperficial el cual coincide con la formación de la termoclina (Figura 14).

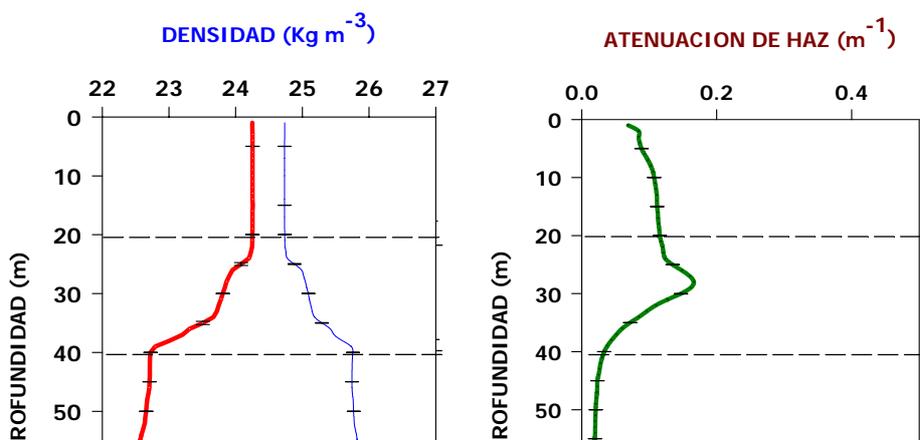


Figura 14.- Perfiles promedio ( $\pm$  desviación estándar) de temperatura y densidad (a), fluorescencia (b) para abril del 2001

Las condiciones de temperatura y salinidad registradas durante mayo, son ya las características de un período cálido con una capa de mezcla muy pequeña, así como una termoclina superficial muy evidente. De igual manera se presenta una reducción de la profundidad de la zona eufótica, por lo cual esta se encuentra bajo condiciones de estratificación (Figura 15).

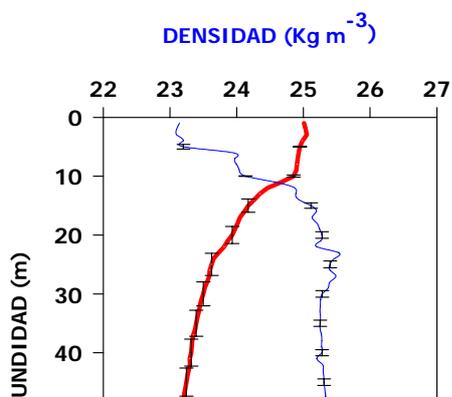


Figura 15.- Perfiles promedio ( $\pm$  desviación estándar) de temperatura y densidad (a) para mayo del 2001

Durante junio del 2001, se cierra el ciclo anual con condiciones por demás similares a las registradas durante junio del 2000. La capa de mezcla se ha reducido al mínimo y la mayor parte de la columna de agua iluminada se encuentra en la zona estratificada. La fluorescencia presenta durante este mes la mayor evidencia de un pico subsuperficial que coincide con la formación de la termoclina (Figura 16).

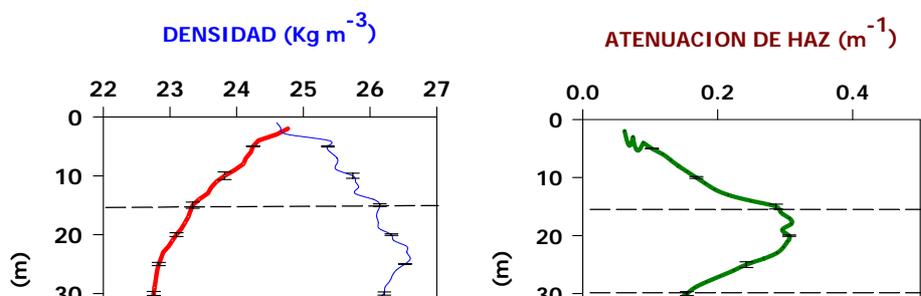


Figura 16.- Perfiles promedio ( $\pm$  desviación estándar) de temperatura y densidad (a), fluorescencia (b) para junio del 2001

La representación de la temperatura en la columna de agua a través del ciclo anual presenta una visión gráfica y sintetizada de los procesos de estratificación u homogenización que caracterizan a la bahía. Los gráficos construidos para evidenciar esta variabilidad fueron realizados considerando como eje "Y" la profundidad y como eje "X" los meses de muestreo expresados en días julianos a partir de enero del 2000. Para ubicar la posición exacta de cada mes, así como la profundidad a que fueron tomadas las muestras se presentan las series de puntos verticales. De esta forma, la primera serie corresponde a junio del 2000 y la última a junio del 2001.

Es evidente el período cálido en el cual se registraron temperaturas superiores a los 28°C, que marca el inicio de la termoclina aproximadamente a los 20 m de profundidad. Con el descenso de la temperatura y el inicio en el cambio del patrón de

vientos dominantes, se observa a partir de octubre el hundimiento paulatino de la termoclina, así como la homogeneización de la columna de agua. Cuando el período de transición da paso a la temporada fría, las isotermas se presentan de manera vertical, evidenciando una capa de mezcla profunda. A finales de este período se presenta el otro tiempo de transición, caracterizado por el afloramiento de la termoclina y un incipiente inicio de la estratificación en donde las isotermas presentan el inicio de una distribución horizontal, para posteriormente evidenciar una columna de agua estratificada durante el mes de mayo y junio del 2001 (Figura 16). Realizando una comparación latitudinal de la distribución de la temperatura en la bahía (Figura 16a estación sureña, Figura 16c estación norteña) y a pesar de que existen algunas ligeras diferencias en las magnitudes de esta variable, el patrón general es el mismo para las tres estaciones de muestreo consideradas (Figura 17 a, b, c).

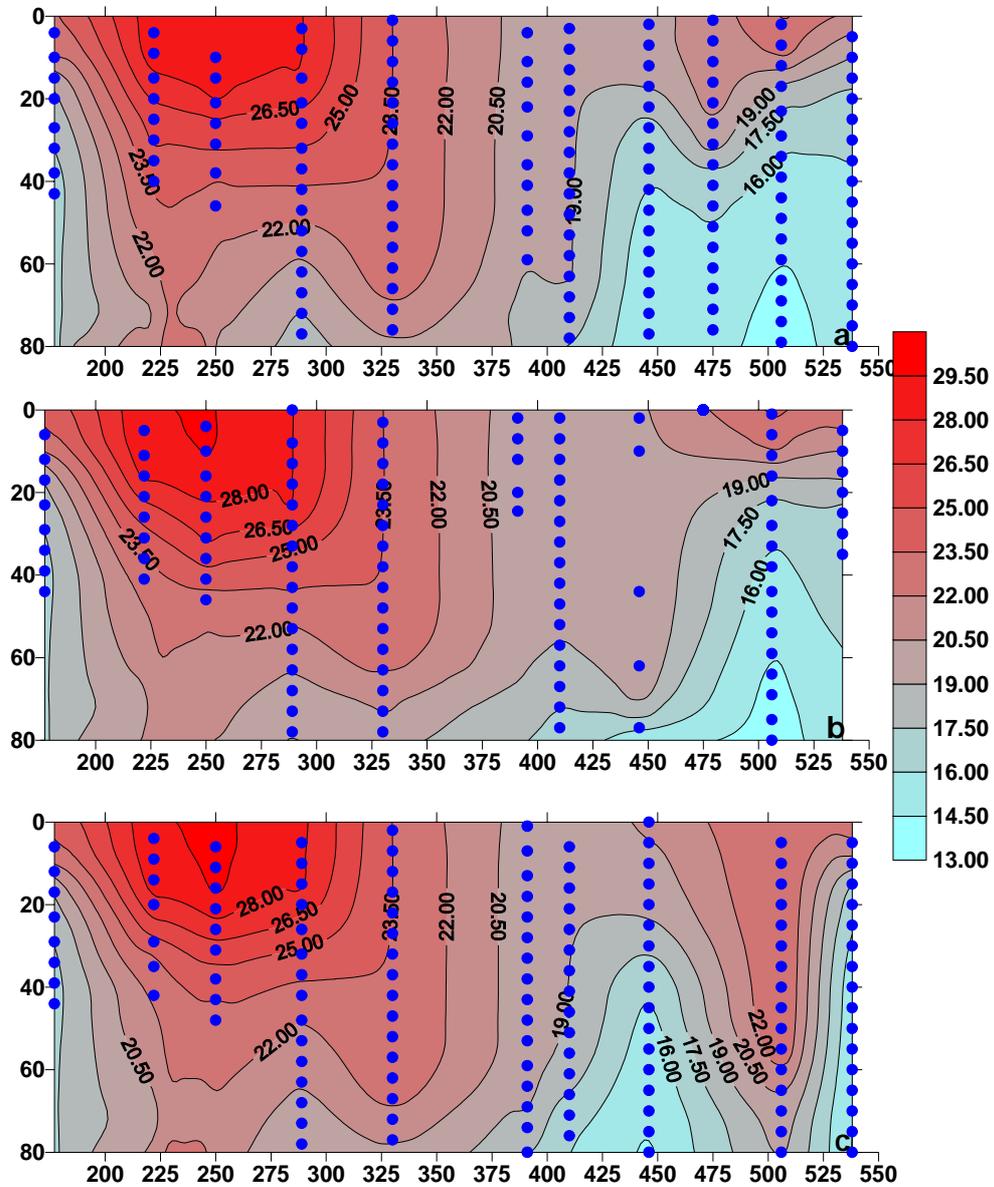


Figura 17.- Distribución vertical de la temperatura a través del ciclo anual para la estación 1(a), estación 2 (b) y estación 3 (c).

Se presenta la distribución de las isopícnas como una manera apoyar la evidencia para localizar el período de estratificación u homogeneidad en la columna de agua. Se observó durante el período cálido un incremento gradual en los valores de densidad

conforme se incrementa la profundidad. Este patrón es consistente en los primeros 40 m de profundidad. Por lo que respecta al periodo frío, este presentó una distribución homogénea de las isopicnas en la vertical, confirmando una capa de mezcla de aproximadamente 60 m de profundidad. (Figura 18)

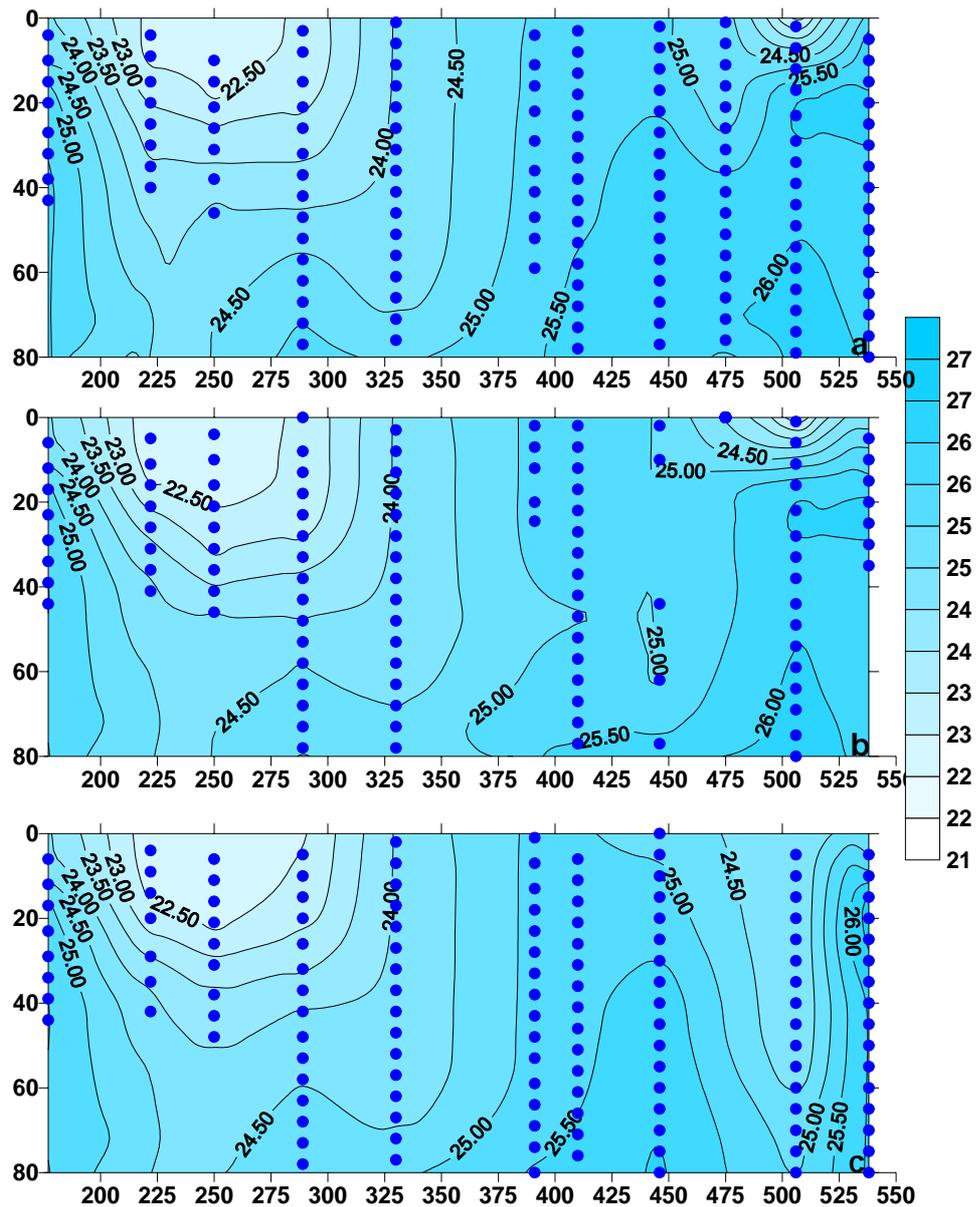


Figura 18.- Distribución vertical de la densidad a través del ciclo anual para la estación 1 (a), estación 2 (b) y estación 3 (c).

La distribución de los nitritos en la zona eufótica presentó valores inferiores a 0.2  $\mu\text{M}$  durante el período comprendido entre junio a octubre del 2000. Al inicio de la homogeneidad en la columna de agua (noviembre) sus valores inician un incremento gradual al paso del tiempo, alcanzando sus máximos durante marzo (1.2  $\mu\text{M}$ ). Posteriormente se inicia un decremento durante abril mayo y junio y se observó una distribución estratificada de este nutriente (Figura 19).

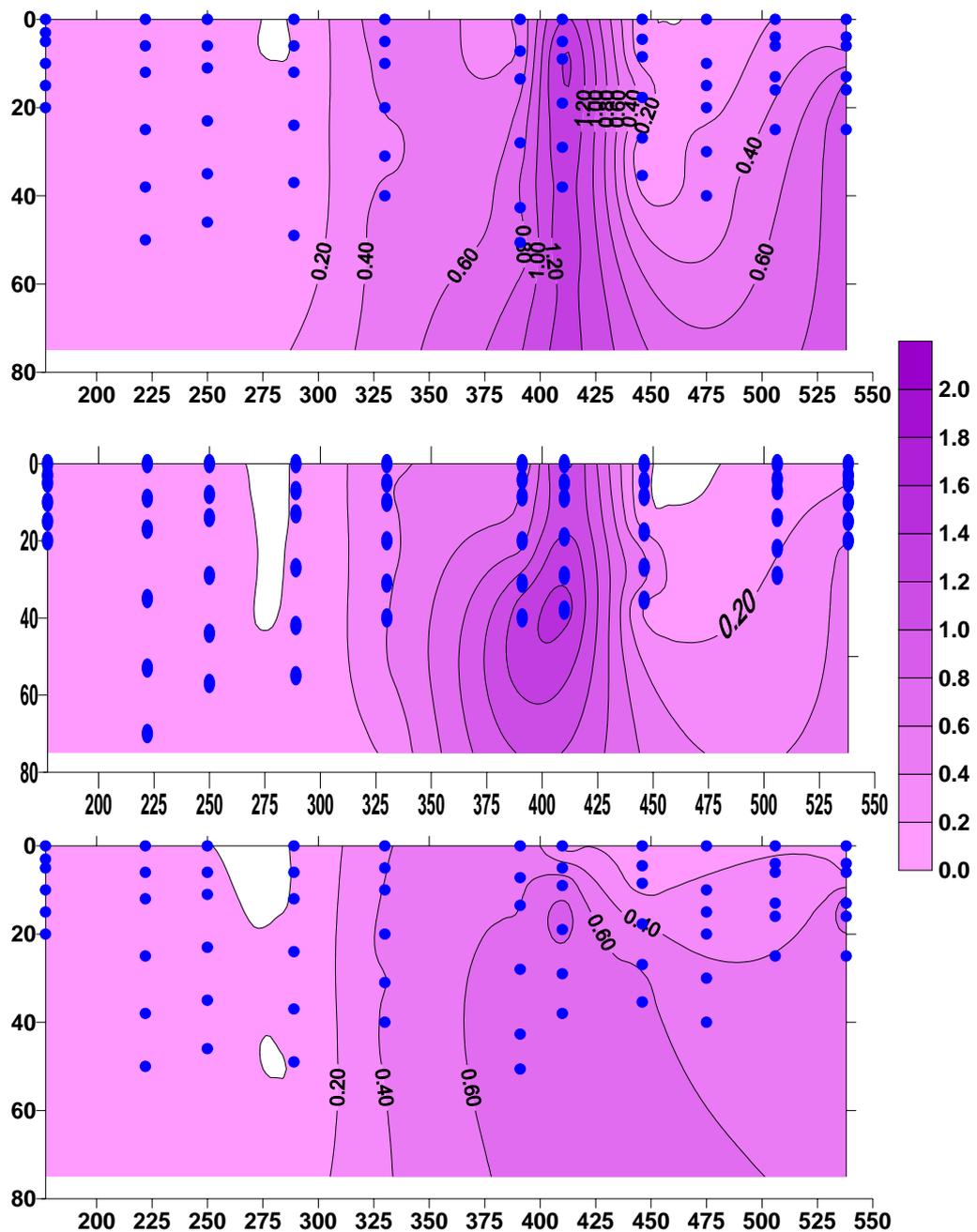


Figura 19.- Distribución vertical de los nitritos a través del ciclo anual para la estación 1 (a), estación 2 (b) y estación 3 (c).

La distribución de los nitratos en la zona eufótica se presentó de manera estratificada durante todo el año, los valores menores ( $< 2.5 \mu\text{M}$ ) se asociaron a la capa superficial principalmente durante el periodo cálido (julio a septiembre del 2000). Los valores máximos se presentaron a las profundidades mayores de la zona eufótica. Se observó un aporte de nitratos hacia las capas superficiales provenientes de la zona profunda principalmente durante octubre y del 2000 y marzo del 2001. (Figura 20).

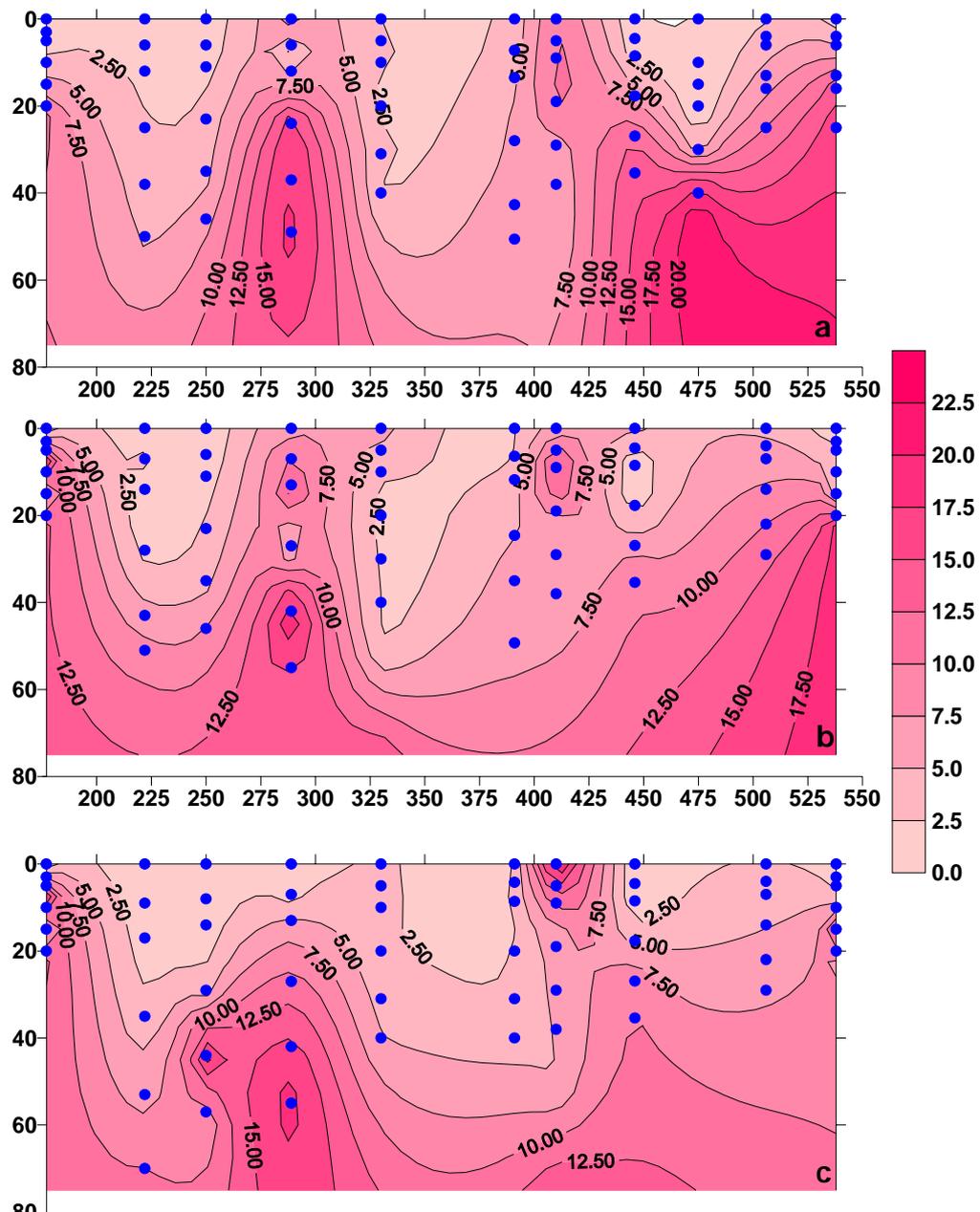


Figura 20.- Distribución vertical de los nitratos a través del ciclo anual para la estación 1 (a), estación 2 (b) y estación 3 (c).

La distribución de la fluorescencia presentó sus máximos subsuperficiales durante el período cálido. Mientras que durante el período frío su distribución fue más homogénea en la zona eufótica, por consiguiente no se observa un fuerte gradiente en sus valores (Figura 21).

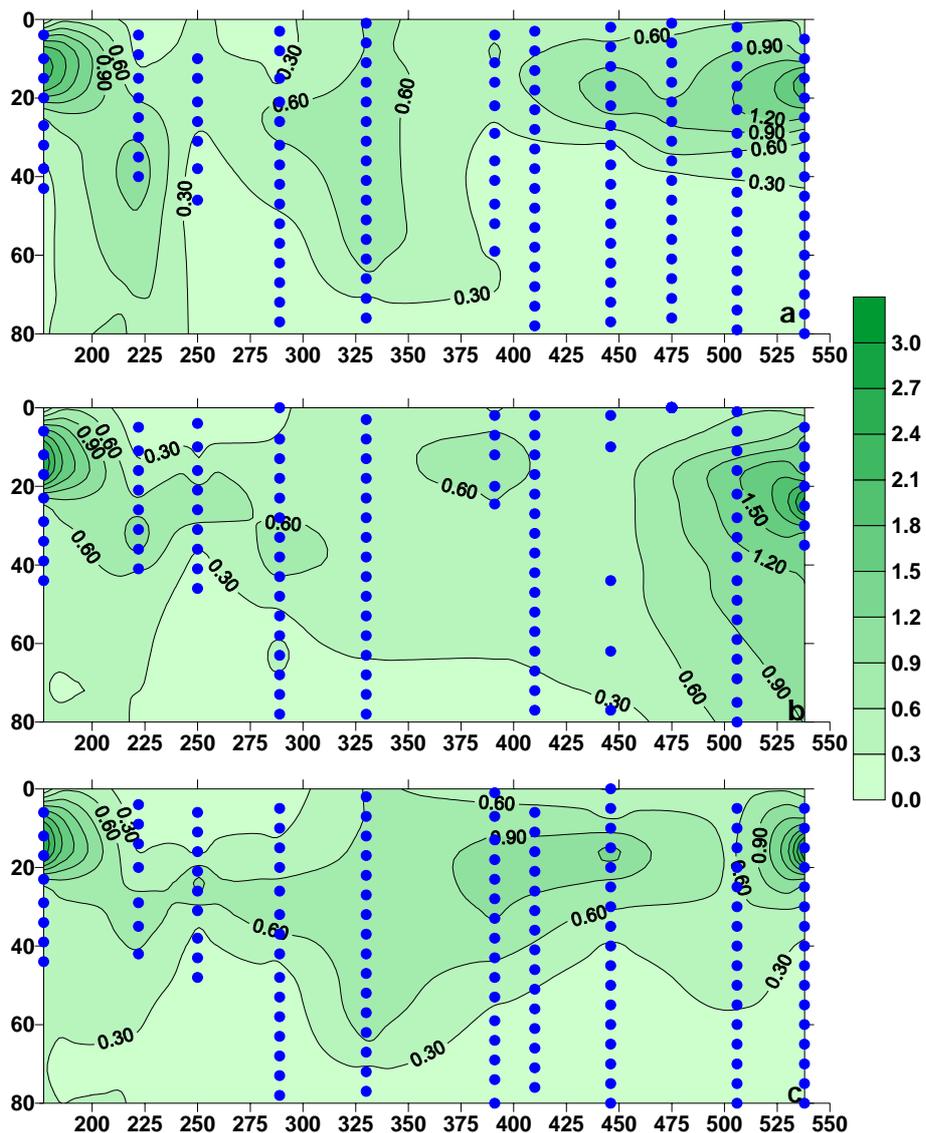


Figura 21.- Distribución vertical de la fluorescencia a través del ciclo anual para la estación 1 (a), estación 2 (b) y estación 3 (c).

#### 1.4.- DISCUSIONES.

Debido a la poca variabilidad entre las tres estaciones de muestreo se presentaron los gráficos correspondientes al valor promedio superficial de las mismas, señalando su desviación estándar. En cuanto a la variabilidad dentro de la zona eufótica se presenta la misma situación. El comportamiento homogéneo en la distribución de las diferentes variables en la Bahía de La Paz ha sido reportado con anterioridad (Jiménez-Illescas, *et al.*, 1997). Se da mayor énfasis a la distribución vertical de las distintas variables y parámetros dentro de la zona eufótica, dado que es la parte de la columna de agua en la cual se da la mayor parte de la fijación de carbono por parte de la comunidad fitoplanctónica. Los límites de la zona eufótica están comprendidos de la superficie marina, hasta la profundidad a la cual se encuentra el 1% de la irradiancia superficial (Behrenfed y Falkoski, 1977). En el mencionado límite inferior de esta zona, teóricamente la producción primaria se iguala a la respiración (Falkowski, 1997).

El patrón superficial de la temperatura a través del ciclo anual evidenció la presencia de un período cálido y otro frío, con su etapa de transición. El primero de ellos mantuvo sus características de agosto a octubre; mientras que el segundo período inicio en enero y se sostuvo hasta abril. Este patrón ha sido reconocido de manera general para las aguas costeras de zonas subtropicales y de manera particular para esta

misma área de estudio (De Silva-Dávila y Palomares-García, 2002). Mas allá de ser dos períodos con características térmicas diferenciales, se presentan de manera conjunta otra serie de características que influyen directamente en las condiciones fisicoquímicas de la zona y en la estructura y respuesta fisiológica de la comunidad fitoplanctónica presente (Cortés-Lara *et al.*, 1999). Durante el período cálido, la zona se encuentra bajo la influencia de los vientos dominantes del sureste que presentan velocidades promedio de 2 a 3 m s<sup>-1</sup> (Pérez 1988; Martínez-López *et al.*, 2001) por lo cual su influencia sobre la columna de agua es muy superficial lo que permite una fuerte estratificación, una termoclina superficial, así como una reducida capa de mezcla (Martínez-López *et al.*, 2001). Por el lado contrario al establecerse el período frío, los vientos dominantes son del norte y su magnitud (hasta 10 m s<sup>-1</sup>) es mayor a la que se presenta durante el verano (Pérez, 1988 y Martínez-López, *et al.*, 2001). Estas condiciones provocan una mezcla a mayor profundidad, así como el hundimiento de la termoclina. Aunado a la diferencia en la irradiancia incidente sobre la superficie marina entre un período y otro (Bernal *et al.*, 2001), la posible resuspensión de material particulado en la columna de agua afecta la profundidad de la zona eufótica, lo cual se traduce en una mayor o menor profundidad a la cual las microalgas pueden realizar el proceso fotosintético, ya que las condiciones medioambientales como la turbidez y la profundidad de la capa de mezcla (Kirk, 1994) juegan un papel fundamental en los productores primarios pelágicos, al regular la cantidad de radiación disponible para el funcionamiento óptimo del aparato fotosintético (Diehl *et al.*, 2002). La extensión vertical de la capa de mezcla superficial de los sistemas acuáticos dentro de las condiciones ambientales que influyen en la distribución y abundancia de la comunidad fitoplanctónica, ya que estos

microorganismos son movidos pasivamente dentro de esta capa superficial. La abundancia del fitoplancton en la columna de agua disminuye al incrementarse la profundidad de la capa de mezcla, ya que la luz disminuye exponencialmente con relación a la profundidad en la columna de agua, de esta forma la radiación fotosintéticamente activa también decrece al aumentar la profundidad. Como una consecuencia a lo anterior es de esperarse que la productividad primaria y la biomasa fitoplanctónica disminuyan también al incrementarse la profundidad de la capa de mezcla (Huisman y Weissing, 1995), ya que en las capas de mezcla profunda la intensidad luminosa puede ser un factor limitante para soportar una comunidad fitoplanctónica (Smetacek y Passow, 1990). Sin embargo no es posible generalizar estos conceptos y recientemente se ha discutido al respecto dado que existen evidencias que puede presentarse una disminución de la biomasa y productividad primaria fitoplanctónica en capas de mezcla de poca profundidad derivadas de la pérdida o disminución de las concentraciones fitoplanctónicas por sedimentación (Diehl, 2002; Diehl *et al.*, 2002)

Para la presente investigación la variación en la profundidad de compensación mostró cierta relación con la temperatura, siendo durante el período cálido cuando se presentaron los valores mayores lo cual coincide con lo reportado para la misma zona por Martínez-López *et al.* (2001), mientras que los valores menores registrados en el período frío pueden estar asociados con la mayor turbidez en la columna de agua ocasionada por la también mayor cantidad de partículas suspendidas capaces de absorber la radiación solar. Al respecto Wetzel (1983) y Kirk (1994) mencionan que la capa de mezcla y la turbidez pueden variar de manera significativa estacionalmente

desde pocos metros hasta decenas, lo cual afecta directamente la tasa de crecimiento y otros aspectos del ciclo de vida principalmente de los productores primarios (Yentsch, 1963, 1965) siendo en algunos casos factor limitante en diferentes procesos de la comunidad fitoplanctónica (Reynolds, 1987).

Con relación al ciclo anual de fluorescencia superficial, encontramos cierta afinidad de sus máximos con el período frío, en el cual el aporte de nitratos por transporte de aguas de mayor profundidad puede verse favorecido al existir una capa de mezcla profunda (Martínez-López *et al.*, 2001), y permitir la proliferación de especies principalmente del grupo de las diatomeas que son las características de los períodos fríos y de condiciones eutróficas (Valiela, 1995; Thunell *et al.*, 1996) y que pueden ser las responsables del incremento en los valores de fluorescencia que es una medida indirecta pero eficaz de evaluar la producción primaria vía modelos bioópticos (Falkowski, *et al.*, 1986 y Zbigniew y Falkowski, 1993).

En cuanto al valor máximo de fluorescencia superficial registrado contrariamente durante junio del 2000, debemos considerar que a pesar de que durante el período cálido se presentó incursión de agua oligotrófica de la corriente superficial ecuatorial en la parte sur del Golfo de California (Monreal-Gómez *et al.*, 2001)), esta puede favorecer la proliferación de los grupos más pequeños del fitoplancton, además de que durante esta temporada se ha reportado la presencia de surgencias costeras locales en la zona adyacente a la Bahía de La Paz (Molina-Cruz, 1986; Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991).

Dentro de la estructura vertical que se observó en la columna de agua, es notoria la influencia de la formación de la termoclina como una barrera física que limita en cierta medida el hundimiento de partículas tanto detríticas como fotosintéticas, lo cual

durante el período cálido ocasiona un pico subsuperficial de máxima fluorescencia, a pesar de que algunas especies flageladas presentan cierta capacidad de locomoción y hábitos de migración vertical que les permitan encontrar las condiciones optimas de nutrientes (Valiela, 1995). Esta observación concuerda con lo reportado por Gaxiola-Castro *et al.*, (1995) que reportan tanto para la parte central como sur del Golfo de California una alta correlación entre el máximo subsuperficial de clorofila con una alta estratificación en la columna de agua.

Por el lado contrario cuando las condiciones de estratificación desaparecen y se presenta el período de homogeneidad en la columna de agua, las condiciones presentes provocan una distribución constante en la fluorescencia en toda la capa de mezcla. Condiciones similares para la concentración de clorofilas fueron reportadas por Canino-Herrera *et al.* (1990), que asocian una distribución homogénea de esta variable en Bahía de Los Angeles como respuesta a la mezcla presente en la columna de agua.

Retomando la propuesta de Martínez-López *et al.* (2001), coincidimos en que la mezcla en la columna de agua es una fuente que puede aportar nutrientes hacia las capas superficiales, cuando su magnitud es la suficiente para removerlos de las capas mas profundas. Además durante la temporada de estratificación la termoclina menos profunda puede ser una barrera física importante que límite el aporte de nutrientes hacia la zona superficial. Sin embargo no podemos aseverar que esto sea un factor exclusivo y limitante para el crecimiento fitoplanctónico, ya que si bien por esta fuente no se tiene acceso a los minerales nutritivos existen fuentes alternas como la nitrificación bacteriana y la misma excreción fitoplanctónica capaces de en un momento dado sostener una alta productividad (Cohen y Gordon, 1978), ya que la tasa de

crecimiento de una población depende además de la disponibilidad de nutrientes de las condiciones de luz existentes en la zona (Diehl *et al.*, 2002).

Recapitulando lo anteriormente discutido consideramos que es de suma importancia tener el conocimiento de la profundidad de la zona eufótica y su relación con la capa de mezcla ya que la respuesta fisiológica de las microalgas debe ser totalmente diferente cuando la zona eufótica se encuentra dividida por la termoclina y sin aporte de elementos nutritivos provenientes del fondo marino, que cuando esta zona eufótica se encuentra en una columna totalmente mezclada en la cual los nutrientes inorgánicos y la luz no son factores limitantes.

#### **1.5.- CONCLUSIONES.**

La Bahía de La Paz presenta una alta variabilidad en las características fisicoquímicas del agua. De esta manera se presentan dos periodos típicos a través del año: uno cálido comprendido entre los meses de junio a septiembre. Durante este periodo generalmente se registraron las menores concentraciones de nutrientes inorgánicos. La columna de agua se presentó estratificada, con valores del índice de estratificación de Simpson superiores a los  $200 \text{ J m}^{-3}$ . La capa de mezcla es reducida y la termoclina poco profunda ( $< 20 \text{ m}$ ). Durante este periodo los valores de fluorescencia son generalmente menores, aunque existen pulsos máximos como el observado durante junio del 2000. Con relación a los valores de fluorescencia en la columna de agua, esta presentó sus valores máximos en niveles subsuperficiales.

## **2.0.- ABUNDANCIA CELULAR Y ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD MICROFITOPLANCTÓNICA EN LA ZONA EUFÓTICA DE LA BAHÍA DE LA PAZ A TRAVÉS DE UN CICLO ANUAL.**

### **2.1.- INTRODUCCION**

El fitoplancton es un grupo de organismos de suma importancia porque integran la base de la cadena trófica en los ecosistemas acuáticos (Contreras-Espinosa, 1993). Dado que el 72% de la tierra está cubierta por el océano, el fitoplancton es el grupo más importante de los productores primarios sobre el planeta (Dawes, 1986); esto a pesar de que en el ambiente terrestre la biomasa de los bosques, praderas y cultivos es evidentemente superior a la del fitoplancton (Dess Abbayes *et al.*, 1989).

Los principales taxa de los productores planctónicos en el océano son las diatomeas, dinoflagelados, cocolitofóridos, silicoflagelados, algas azul verdes y otras bacterias. La productividad del océano se afecta también por los grupos fitoplanctónicos

dominantes, ya que existe una diferencia marcada en las abundancias de los diferentes grupos según las condiciones prevalecientes del medio (Valiela, 1995).

Para la realización de cualquier estudio de productividad primaria en el medio marino, es de primordial importancia el conocimiento de la estructura de la comunidad fitoplanctónica, ya que generar este tipo de información va más lejos que la simple presencia de determinadas especies o de los cambios observados en las abundancias de una fracción de tamaño u otra. Un cambio en la estructura de la comunidad puede implicar desde diferenciación por tallas de las especies presentes, morfología, estructura interna o externa o composición pigmentaria también diferencial. Estas pequeñas o grandes variaciones cobran mayor importancia al ser factores influyentes en las propiedades ópticas del medio marino (Stramsky y Kiefer, 2001) y por consiguiente reguladores naturales de las condiciones de este ecosistema. De igual manera para poder entender la estructura de una comunidad, debemos considerar las condiciones ambientales en las cuales se desarrolla ya que el crecimiento de la comunidad fitoplanctónica requiere de manera general de una cantidad suficiente de nutrientes y luz, de igual forma se precisa que la termoclina se encuentre situada por encima de la profundidad de compensación y que exista un flujo de nutrientes hacia la base de la misma. En algunos casos el impacto de un factor es dependiente de otro factor, por ejemplo: el efecto de los nutrientes sobre la abundancia de la comunidad fitoplanctónica en ecosistemas costeros es dependiente de otros factores que afectan las ganancias o pérdidas de biomasa, entre estos podemos citar la disponibilidad de luz en el medio (Philps *et al.*, 2002).

La variabilidad temporal en la estructura y función de una comunidad fitoplanctónica es de fundamental importancia en el metabolismo de los sistemas acuáticos. El medio marino está sujeto a una alta variabilidad temporal con cambios importantes en la abundancia relativa y composición de especies de la comunidad microalgal como respuesta de la interacción entre las variables físicas, químicas y biológicas (Calijuri, *et al.*, 2002). El estudio de estas variaciones naturales es una meta que se ha planteado en la oceanografía biológica, sobre todo en los últimos años en los cuales se ha observado que los cambios en la composición específica del fitoplancton juega un papel importante en la variabilidad de las propiedades ópticas del medio marino (Morel, 1997) y por ende en la capacidad productiva del sistema.

La comunidad fitoplanctónica presenta cambios continuos a través del tiempo tanto en su diversidad como dominancia. Estos cambios progresivos en la composición específica están dados por respuestas diferenciales de organismos a los cambios en el ambiente que habitan. Dentro de estos son de gran importancia los factores físicos como luz, temperatura y turbidez, los químicos como nutrientes inorgánicos y vitaminas, así como los de carácter biológico como competencia y pastoreo. Dada la complejidad de las interacciones entre las especies y su medio aún no es clara la importancia relativa de factores biológicos intrínsecos (biológicos) o extrínsecos (físicoquímicos) en la determinación de la respuesta global de una comunidad ante esta variabilidad (Margalef, 1978).

Sobre la distribución del fitoplancton en los océanos, Neill (1994) menciona la alta heterogeneidad que presenta en su composición y abundancia tanto en el plano

vertical como horizontal, lo cual está fuertemente influenciado en muchas ocasiones por su incapacidad de locomoción efectiva en contra de la dinámica del medio oceánico, aunque existen grupos de especies que pueden moverse verticalmente en la columna da agua para obtener los niveles óptimos de luz y nutrientes (Lindholm, 1992), de esta forma la interacción del crecimiento de la comunidad fitoplanctónica con los procesos físicos de mesoescala producen la típica distribución a manera de parches que presentan estos organismos. Esta forma de distribución por su gran tamaño (incluso de kilómetros) confiere la posibilidad de realizar estudios vía sensores remotos (Harris, 1986).

Los cambios en la estructura de la comunidad fitoplanctónica son una característica importante de la dinámica de los ecosistemas marinos, es por eso que la oceanografía biológica y la ecología actualmente tienen como uno de sus objetivos describir y en algunos casos predecir estos cambios (Ciotti, *et al.*, 2002) ya que a su vez juegan un importante papel como factor modificante de las propiedades de las aguas superficiales (Kahuro y Mitchell, 1998; Stramski y Kiefer, 2001) y como suplemento alimenticio para heterótrofos además de intervenir en el ciclo de los elementos y calidad del agua (Cloern, 1996).

La composición taxonómica de las comunidades fitoplanctónicas, su abundancia y la dominancia relativa de las diferentes especies y grupos algales presentan un cambio continuo a través del tiempo, el cual es llamado sucesión, que es una de las principales características del fitoplancton marino. Este es un fenómeno que influye sobre la dinámica de otras comunidades ubicadas en niveles tróficos superiores. Las microalgas al tener requerimientos particulares en sus diferentes clases, responden igualmente de

manera diferente a las condiciones cambiantes del medio, así, se pueden relacionar a las diatomeas como el grupo dominante en aguas frías y eutróficas, mientras que los cocolitofóridos proliferan preferentemente cuando las aguas son cálidas y oligotróficas. El grupo unión de estos dos extremos son los dinoflagelados que están considerados como organismos de condiciones intermedias (Smayda, 1980).

En este mismo sentido, Valiela (1995) menciona que la comunidad fitoplanctónica es altamente sensible a los cambios medioambientales y como respuesta a estos presenta variabilidad en su estructura así como diferentes estados de sucesión a través del tiempo.

El primer estado de sucesión se presenta cuando existen condiciones eutróficas producto del aporte de nutrientes por efecto de surgencias. Se caracteriza por una alta capacidad fotosintética por célula, y un crecimiento activo con elevadas concentraciones celulares y de pigmentos fotosintéticos, condiciones en que las diatomeas son el grupo dominante.

En el estado intermedio de sucesión los nutrientes se encuentran en menor cantidad, provocando la disminución hasta en dos órdenes de magnitud en la abundancia de algunas especies, pero favoreciendo el incremento de la diversidad específica; las diatomeas son también las dominantes principalmente aquellas especies grandes y que forman cadenas como *Chaetoceros*. En el estado tardío de sucesión la concentración de nutrientes en la zona eufótica ha disminuido drásticamente. El posible aporte de estos nutrientes provenientes de las capas inferiores se ve fuertemente limitado por el proceso de estratificación que se presenta en el medio. Durante esta etapa existe una gran abundancia de formas flageladas, las cuales se han adaptado a

estas condiciones ambientales. Las diatomeas que fueron dominantes en las etapas anteriores tienden muchas veces a formar esporas de resistencia para soportar estas condiciones adversas. Es claro que para que se presente un fenómeno de sucesión fitoplanctónica en una área cualquiera, esta debe estar sometida a condiciones ambientales cambiantes a través del año, para que de esta forma la comunidad pueda responder a esta variabilidad con los diferentes estados de sucesión. Esto es algo común en zonas templadas en las cuales los cambios ambientales están íntimamente relacionados a las estaciones del año (Smayda, 1980).

Los factores que regulan la sucesión de especies pueden ser agrupados en tres categorías principales que son: factores alogénicos, autogénicos y secuenciales. En el primer caso se consideran aquellos factores ambientales como nutrientes, calidad del agua, salinidad, temperatura, luz, turbulencia y sustancias antropogénicas. En el caso de los factores autogénicos se incluye el ciclo de vida y predación que en cierta manera pueden ser regulados por el fitoplancton o por organismos de otros niveles tróficos. Por último, la introducción y translocación de poblaciones a causa de disturbios hidrográficos y sus respectivas modificaciones ambientales representan el principal factor secuencial (Smayda, 1980).

Es común que en zonas con estas características los patrones de dominancia de una especie sea recurrente a través de los años, siempre y cuando las condiciones ambientales sean las típicas para el ciclo anual de la zona y no se hayan visto afectadas por fenómenos extraordinarios como calentamiento o enfriamiento del sistema que vendría a modificar el patrón de dominancia y sucesión esperado (Bougis, 1974). Por el contrario en zonas donde las condiciones ambientales prevalecientes son similares a lo

largo de todo el año, el fenómeno de sucesión no es tan evidente o en muchos casos es nulo. En diversas ocasiones pueden presentarse también cambios en la composición específica los cuales no son la respuesta biológica ante cambios ambientales, y son más bien cambios en el elenco sistemático ocasionados por un cambio en la masa de agua tipo, fenómeno que es conocido como secuencia. En un caso extremo puede presentarse un completo desplazamiento de la masa de agua original con el consecuente cambio de los taxa dominantes, aunque lo más común es la mezcla de dos aguas tipo con sus respectivas comunidades fitoplanctónicas intermedias.

La correlación existente entre las variables fisicoquímicas y la estructura de una comunidad fitoplanctónica han sido mecanismos utilizados con el propósito de explicar la agrupación en parches que se ha observado en los fitoplanctontes (Mann y Lazier, 1996), de igual forma la inestabilidad en la columna de agua (Levin y Segel, 1976), la diversidad de depredadores herbívoros como el zooplancton (Steele y Henderson, 1992) pueden ser factores condicionantes en la distribución y abundancia fitoplanctónica. En el medio natural comúnmente estos fenómenos se presentan de manera conjunta y son probablemente los responsables de la progresión específica estacional (Smayda, 1980).

## **2.2.- MATERIAL Y METODOS.**

**2.2.1.- Muestras para fitoplancton.-** Las muestras consideradas provienen de la estación número 3 (Figura 1). El análisis cuantitativo y cualitativo se realizó siguiendo la metodología propuesta por Utermöhl (Hasle, 1978), utilizando una muestra colectada para cada nivel considerado, la cual fue fijada en solución de lugol al 2%. Para realizar el análisis se utilizó un microscopio invertido con óptica planocromática. Se utilizó

principalmente un objetivo de 40x. Se cuantificaron por separado las fracciones nano y microfitoplanctónica. La determinación taxonómica de los microfitoplanctones se llevó a cabo utilizando claves y trabajos diversos como son los de Hustedt (1930, 1959), Cupp (1943), Licéa Durán (1974) y Sundström (1986), para diatomeas; Schiller (1933), Taylor (1976), Pesantes (1978) y Balech (1988) para dinoflagelados; Murray y Schrader (1983) y Schrader *et al.* (1986), para silicoflagelados.

### 2.2.2.- Determinación de la estructura de la comunidad microfitoplanctónica

Para conocer la diversidad específica de la comunidad se aplicó el índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ) (Pielou, 1969). Esta función combina las dos componentes principales de la diversidad: el número de especies y la igualdad o desigualdad de la distribución de los individuos entre las diferentes especies (Lloyd y Ghelardi, 1964).

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \cdot \log_2 p_i$$

Donde:

$p_i$  = proporción del número total de organismos que están presentes de la especie  $i$ .  
 $S$ , representa la riqueza específica o el número de especies en la muestra.

Como complemento al índice citado, es importante generar el conocimiento de la forma en que se distribuyen las abundancias de las especies dentro de una comunidad ya que de esta manera ponderamos cual de los componentes de la diversidad (riqueza específica u homogeneidad en la distribución de las especies) tiene mayor influencia sobre la variabilidad de sus valores. Los cálculos respectivos fueron realizados mediante

el índice de redundancia el cual toma valores tendentes a 1 cuando la distribución de las especies en la comunidad es homogénea y tiende a cero cuando existe dominancia en la comunidad (McIntire y Overton, 1971).

$$REDI = \frac{H' - H_{\max}}{H' - H_{\max} - H' - H_{\min}}$$

Los índices anteriormente mencionados dan información de la diversidad o dominancia según sea el caso por cada estación de muestreo. Una manera de conjugar la dominancia y la persistencia de una especie a través del tiempo o de un número ( $n$ ) de estaciones lo podemos realizar mediante el Índice de Valor Biológico (IVB) que jerarquiza las especies numéricamente dominantes; ya que combina frecuencia de ocurrencia y abundancia de las especies (Dobs, 1981). Cuando una especie es la dominante a través de todas las estaciones muestreadas en un determinado mes, su IVB expresado en porcentaje será de 100%. Este parámetro fue calculado ya que es de gran utilidad para evidenciar el proceso de sucesión de la comunidad a través del tiempo.

Para conocer el grado de asociación entre los niveles de la zona eufótica con base en la composición específica y abundancia celular se aplicó un índice de similitud multiestado como lo es el de Morisita (Wolda 1981; en Ludwig y Reynolds, 1988). El nivel de corte utilizado en el presente estudio fue al 80% para todos los meses considerados

## **2.3.- RESULTADOS.**

### **2.3.1.- Abundancia fitoplantónica total y fraccionada.**

Con relación al elenco sistemático determinado a través del año en la zona eufótica, tenemos que se identificaron un total de 63 taxa de los cuales 47 (74.6 %) corresponden a las diatomeas, 11 (17.4 %) a los dinoflagelados, 3 (4.7 %) a los silicoflagelados y 1 (1.58 %) a cianofitas y cocolitoforidos. Realizando un análisis de la distribución porcentual de los principales grupos fitoplanctónicos en tres niveles de la zona eufótica (100, 10 y 1%), observamos que las diatomeas registraron su mayor representación en el nivel superficial, mientras que los dinoflagelados estuvieron mayormente representados en el nivel de 10% de la irradiancia superficial y los silicoflagelados presentaron su mayor importancia porcentual hacia él límite de la zona eufótica (Figura 22).

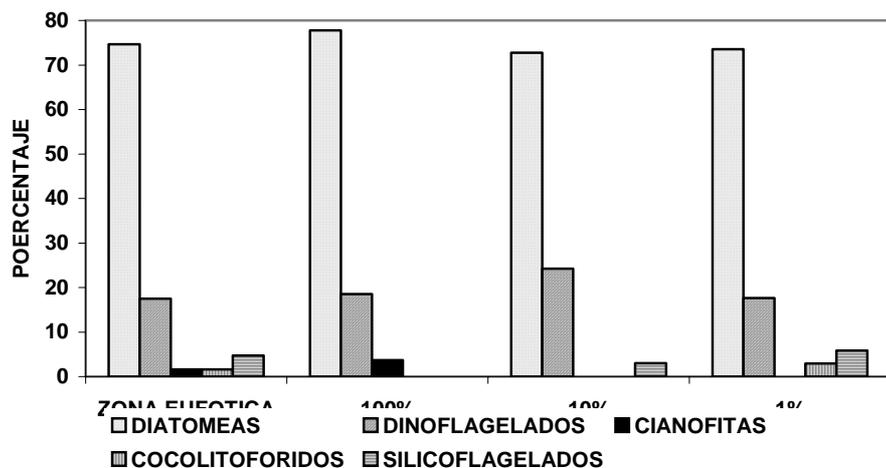


Figura 22.- Representación porcentual de los principales grupos fitoplanctónicos en la zona eufótica y a tres niveles de irradiancia en la Bahía de La Paz, de junio del 2000 a junio del 2001.

La fracción de mayor tamaño o microfitoplancton registrada en el nivel superficial no presentó una marcada preferencia por el período cálido o frío, su comportamiento fue más bien homogéneo a través del año con valores que oscilaron entre las 500 y 2,600 cel/l; con la excepción del mes de mayo en que presentó la máxima abundancia que fue de 9,300 cel/l debido a la proliferación de *Nitzschia delicatissima*. Para el nivel de 10% de la irradiancia superficial se observa un comportamiento similar, la proliferación de *N. delicatissima* también ocasionó la abundancia mayor que fue en total de 6,300 cel/l. En este nivel además se presentó una alta abundancia durante junio (6200 cel/l) ocasionada por la proliferación de esta misma especie y de *Messodinium rubrum*. Por lo que respecta a las abundancias microfitoplanctónicas en el límite de la zona eufótica, pudimos observar una curva similar a la del nivel anterior, sin embargo, es notoria la proliferación de mayor magnitud registrada para esta fracción que se dio durante junio del 2000, la cual alcanzó las 14,000 cel/l y que estuvo conformada de manera mayoritaria por *Thalassiosira sp* (5200 cel/l) y por *Thalassionema frauenfeldii* con 3,400 cel/l. (Figura 23).



Figura 23.- Ciclo anual de la abundancia microfitoplanctónica para tres niveles de irradiancia dentro de la zona eufótica de la Bahía de La Paz, de junio del 2000 a junio del 2001.

La fracción fitoplanctónica de menor tamaño fue invariablemente la dominante a través del ciclo anual y de las diferentes profundidades consideradas. Su rango de variación fue amplio con valores que van desde las 10,000 hasta las 575,000 cel/l. (Figura 24).

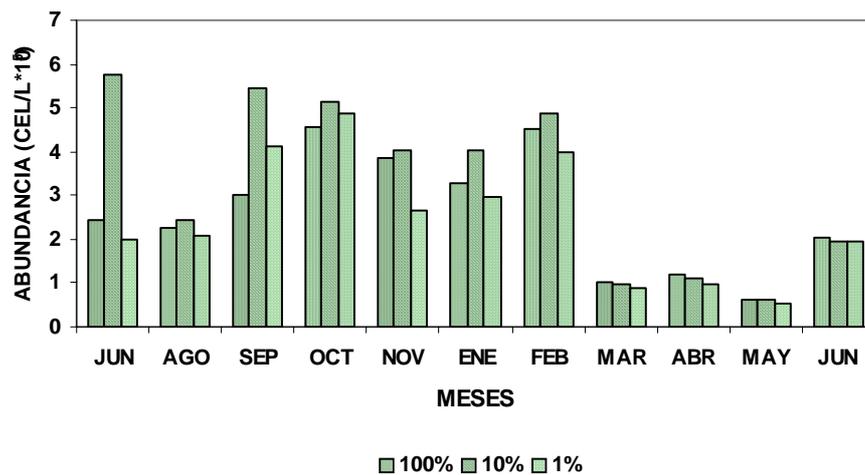


Figura 24.- Ciclo anual de la abundancia nanofitoplanctónica para tres niveles de irradiancia dentro de la zona eufótica de la Bahía de La Paz, de junio del 2000 a junio del 2001.

En cuanto a la abundancia fitoplanctónica total observamos el mismo comportamiento que presentó la fracción de menor tamaño, ya que la aportación del microfitoplancton no supera ni tan solo el 5%. (Figura 25).

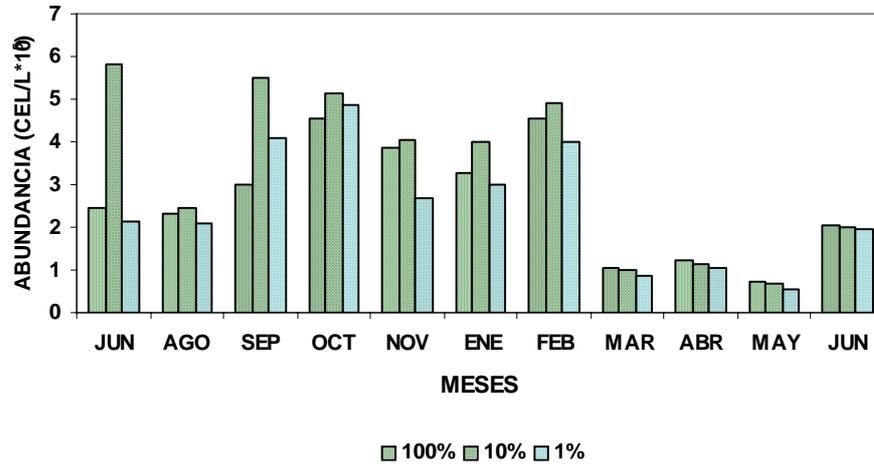


Figura 25.- Ciclo anual de la abundancia fitoplanctónica total para tres niveles de irradiancia dentro de la zona eufótica de la Bahía de La Paz, de junio del 2000 a junio del 2001.

En el nivel superficial la diversidad tomó valores entre 0.83 y 2.70 bits/ind. Presentando el mínimo durante mayo del 2001 y el máximo en marzo del mismo año. No se observó una correlación estrecha de este índice con las condiciones térmicas prevalecientes en la capa superficial. Los valores mayores de diversidad a través del ciclo anual responden generalmente tanto al componente de la riqueza específica como al de la homogeneidad en la distribución de las especies, ya que al presentarse estos altos valores coincide con las mayores riquezas específicas así, como con las redundancias menores. Por el lado contrario los valores mínimos de diversidad se correlacionan con las menores riquezas de especies así como con las mayores redundancias. El alto valor de redundancia observado durante septiembre (0.455) fue

ocasionado por la proliferación de *M. rubrum*, mientras que el registrado en mayo (0.64) fue provocado por el florecimiento de *N. delicatissima* (Figura 26).

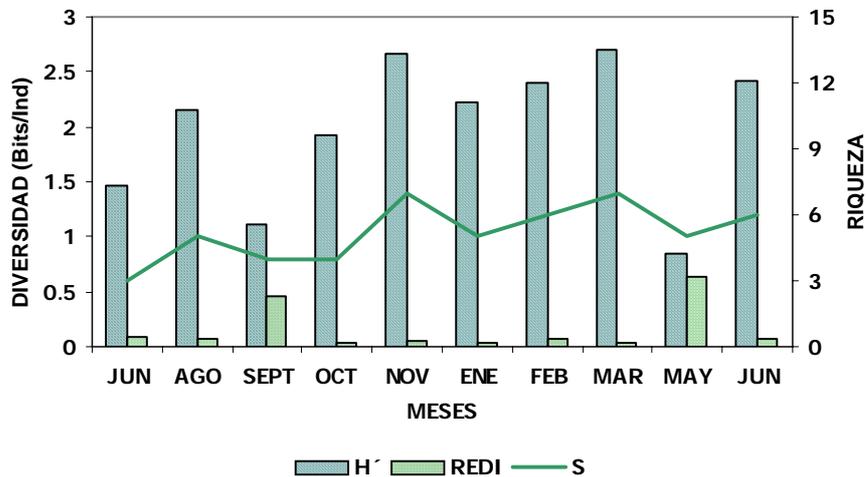


Figura 26.- Diversidad, redundancia y riqueza específica para el ciclo anual en el nivel superficial de la Bahía de La Paz, de junio del 2000 a junio del 2001.

Con relación al segundo nivel considerado, la variabilidad de la diversidad fue entre los 0.74 y 2.86 Bits/ind. Para este nivel aunque se presenta un comportamiento similar al anterior, se observa cierta tendencia a presentar los valores mayores de este índice durante el período frío. Aunque los dos componentes de la diversidad influyen generalmente en su aumento o disminución, se observan casos como el de agosto en el cual la redundancia fue de 0.04 y la diversidad (1.39 bits/ind) no fue de las mayores dado que la riqueza específica fue también baja. El caso de noviembre contrasta ya que se registro una de las redundancias más bajas (0.045) y sin embargo, la diversidad observada fue la mayor (2.86 bits/ind) lo cual está correlacionado con que durante este mes se registró la mayor riqueza específica (8) del ciclo anual. La proliferación de la diatomea *N. delicatissima* durante octubre y mayo ocasionó la baja en la diversidad (Figura 27)

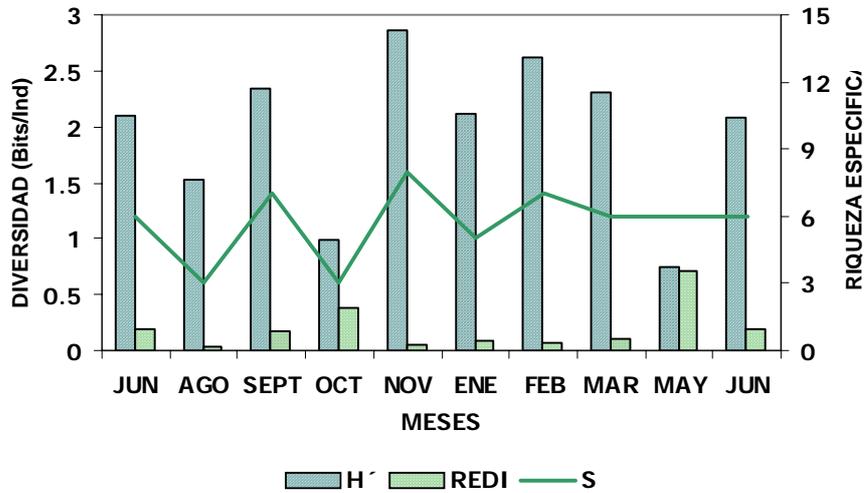


Figura 27.- Valores de diversidad, redundancia y riqueza específica para el ciclo anual en el nivel de 10% de Eo de la Bahía de La Paz, de junio del 2000 a junio del 2001.

En el límite inferior de la zona eufótica se registró un rango menor de variabilidad de la diversidad. Los valores variaron entre 1.24 y 2.89 bits/ind, a pesar de que generalmente la redundancia incrementó sus valores. Es importante hacer mención de que en este nivel también se observó la proliferación de *N. delicatissima* como la más importante. En este nivel también fue evidente la tendencia a presentar especies dominantes a través de todo el año, lo cual en cierta forma ocasionó que los valores de diversidad no incrementaron la riqueza específica (Figura 28).

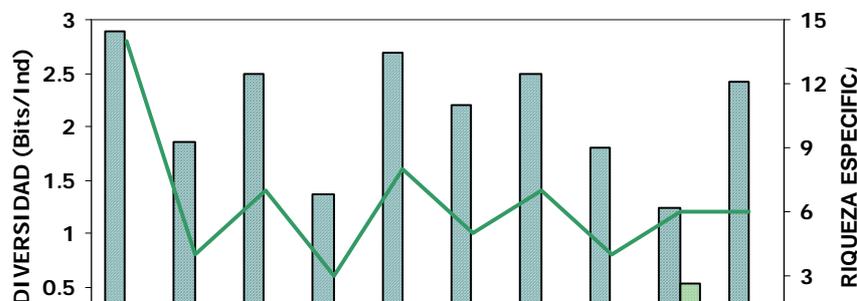


Figura 28.- Valores de diversidad, redundancia y riqueza específica para el ciclo anual en el nivel de 1% de E0 de la Bahía de La Paz, de junio del 2000 a junio del 2001.

Durante los diferentes meses y profundidades que conforman el período cálido, se observó un comportamiento consistente que correlacione las diferentes intensidades de luz con la diversidad. Lo posible es que el factor o componente de la diversidad que cobra mayor importancia es la riqueza específica. Los valores registrados de este indicador generalmente son inferiores a los 2 bits/ind, con la excepción en los meses de junio y septiembre que presentaron valores superiores a este límite en la parte baja de la zona eufótica (Figura 29 a, b, c y d).

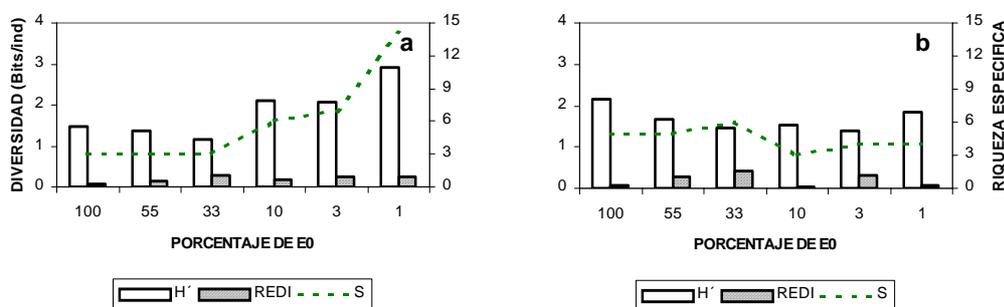


Figura 29.- Valores de diversidad, redundancia y riqueza específica en la Bahía de La Paz para junio (a), agosto (b), septiembre (c) y octubre del 2000 (d).

Durante los meses que se agrupan como período frío la diversidad tampoco muestra una correlación directa con la profundidad. Sin embargo se observa un ligero incremento en sus valores los cuales en su mayoría están sobre los 2 bits/ind. Para este período la riqueza específica se comportó de una manera mas homogénea, y dado que sus valores son menores que durante el período cálido el principal componente que conlleva al incremento de la diversidad específica es la homogeneidad manifiesta en las abundancias de las especies, lo cual se ve reflejado en la disminución de los valores del índice de redundancia (Figura 30 a, b, c y d).

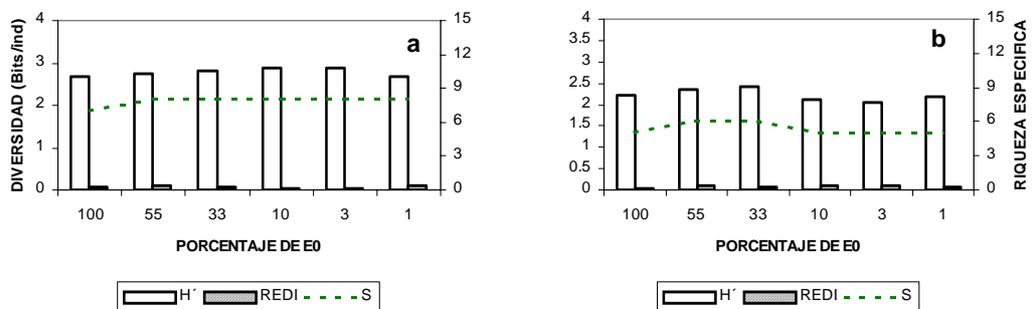


Figura 30.- Valores de diversidad, redundancia y riqueza específica en la Bahía de La Paz para noviembre del 2000 (a), enero (b), febrero (c) y marzo del 2001 (d).

A finales del período frío (abril), se observó una marcada disminución en la diversidad, ocasionada por la disminución de la riqueza específica y la proliferación generalizada de *Eucampia zodiacus* en toda la zona eufótica. Consecuentemente esto ocasionó que en este mes se registraran los valores mayores de redundancia (Figura30a). Durante mayo se presentaron nuevamente las características de diversidades altas y bajas redundancias observadas durante el período frío (Figura 31 b).

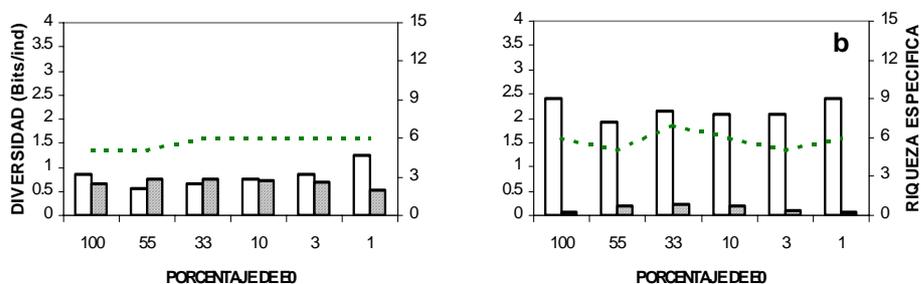


Figura 31.- Valores de diversidad, redundancia y riqueza específica en la Bahía de La Paz para mayo (a) y junio del 2001 (b).

Durante junio del 2000 se observó una asociación o grupo el cual estuvo representado por los primeros cuatro niveles considerados en la zona eufótica. Esta asociación responde principalmente a que en estos niveles se presentó la proliferación de especies como *N. delicatissima*, *M. rubrum* y *Gymnodinium sp.* En el nivel inferior de la zona eufótica que esta representado por los niveles del 3 y 1% de la irradiancia superficial no se formó ninguna asociación a este nivel de similitud, ya que aunque comparten la presencia de algunas especies, sus abundancias son evidentemente diferentes (Figura 32).

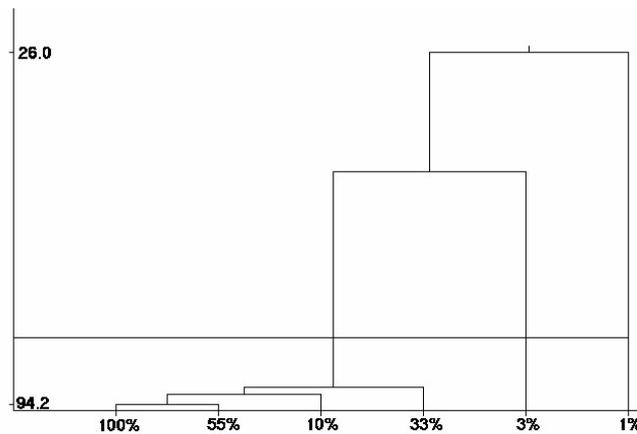


Figura 32.- Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante junio del 2000.

Durante agosto, se observó la formación de dos grupos: uno en la capa subsuperficial que agrupa los niveles de 55 y 33% de la irradiancia superficial, en donde existió coincidencia en especies como *M. rubrum*, *H. Sinensis* y *Chaetoceros sp.* La segunda asociación observada en este mes corresponde a los niveles de menor luz (3 y 1%) en los cuales las especies representativas fueron *N. delicatissima*, *Th. Nitzschioides* y *Chaetoceros sp.* (Figura 33).

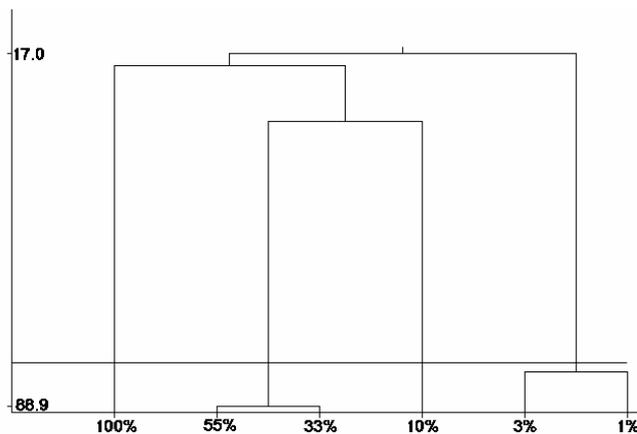


Figura 33.- Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante agosto del 2000.

En septiembre se presentó una asociación subsuperficial similar a la ya observada durante los meses anteriores que corresponden de igual manera al período cálido. En este caso la agrupación se dio entre los niveles de 55 y 33% de luz, los cuales comparten en primera instancia la misma especie dominante que fue *N. delicatissima*. La proliferación de esta especie alcanzó las 1,500 y 1,200 cel/l en los niveles mencionados, siendo que en el resto de los niveles considerados en el mejor de los casos (3% de luz) apenas tuvo una abundancia de 400 cel/l. La segunda especie común en estos niveles fue *N. pungens* con 400 y 100 cel/l respectivamente (Figura 34).

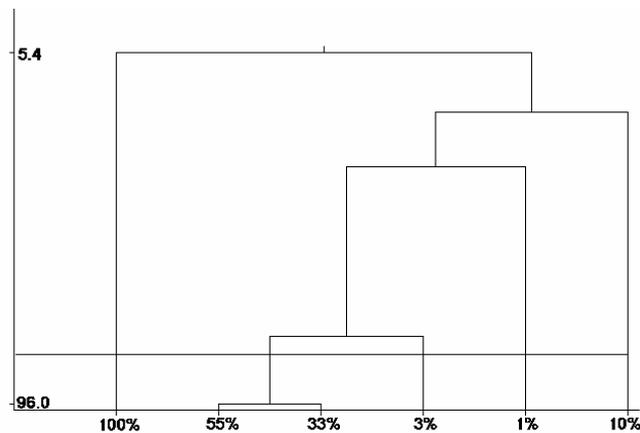


Figura 34.- Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante septiembre del 2000.

A finales del período cálido, en octubre del 2000 no se presentó la asociación subsuperficial que se venía observando en los meses anteriores. Durante este muestreo la asociación se presentó en la parte inferior de la zona eufótica en la cual se agruparon los niveles de 33, 10, 3 y 1% de luz, ya que además de compartir como especie dominante a *N. delicatissima*, todos estos niveles contaron con la presencia significativa de *Chaetoceros sp.* (Figura 35).

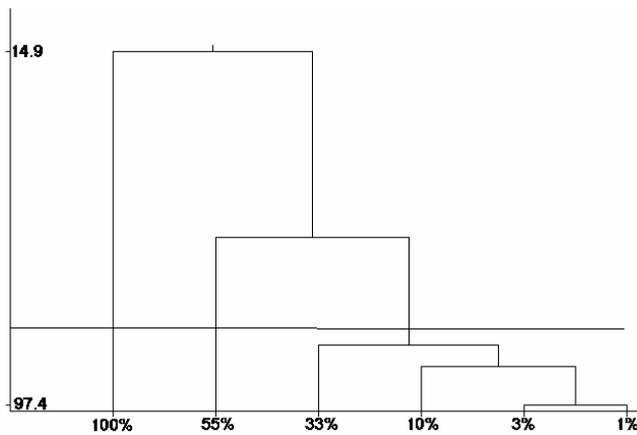


Figura 35.- Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante octubre del 2000.

Durante noviembre que es considerado como el mes de transición entre el período cálido y frío se presentó una asociación entre los niveles de 100 y 33% los cuales compartieron especies que durante el período cálido no habían proliferado. Estas nuevas especies son *C. perforatus*, *L. danicus*, *G. flaccida* y *Nitzschia sp.* Cabe señalar que el nivel intermedio entre los aquí agrupados (55%) presenta un alto grado de similitud (70%) con esta asociación pero que por el nivel de corte utilizado queda fuera de ella. (Figura 36).

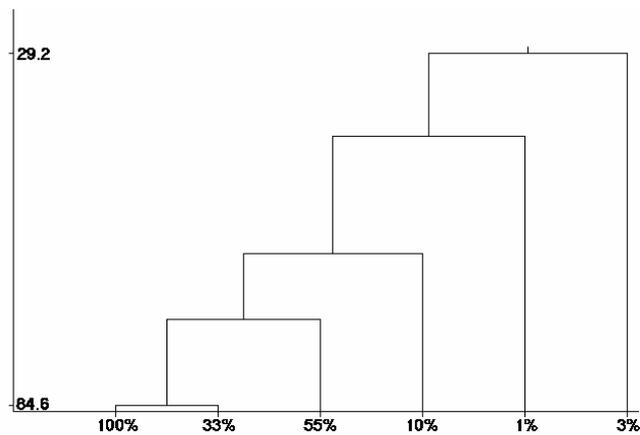


Figura 36.- Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante noviembre del 2000.

En enero del 2001 con una zona eufótica totalmente situada en la capa de mezcla, la asociación de especies entre los niveles de luz considerados ya no presentó el patrón de asociaciones establecidas a cierta profundidad como se había venido observando. Durante enero se presentó un solo grupo el cual estuvo integrado por los niveles del 55 y 1% de luz. Para este caso es importante mencionar la gran heterogeneidad en la distribución de las abundancias específicas y que si bien existió una asociación entre dos niveles distantes, esta se dio muy cerca del límite para haber sido considerado como un mes con una zona eufótica sin asociaciones microfitoplanctónicas. (Figura 37).

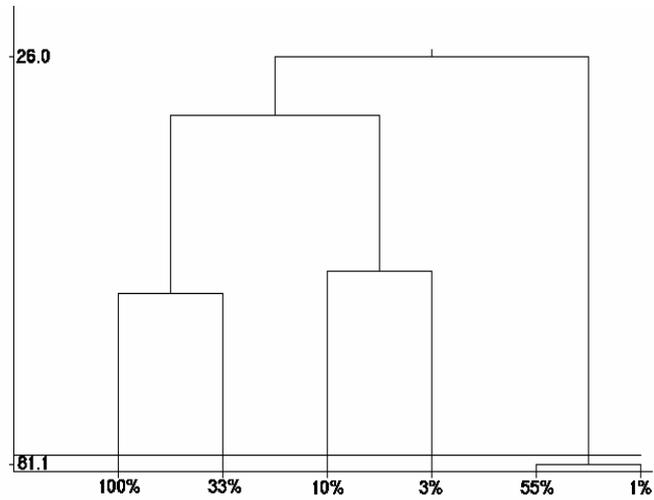


Figura 37.- Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante enero del 2001.

Este mes presentó un comportamiento similar al anterior en el cual el nivel máximo de similitud al que se forman asociaciones es del 78.2%. Por consiguiente al nivel considerado en esta investigación no tenemos la formación de ninguna agrupación en la zona eufótica, lo cual es el resultado de la alta heterogeneidad observada en la distribución de las abundancias microfitoplanctónicas (Figura 38).

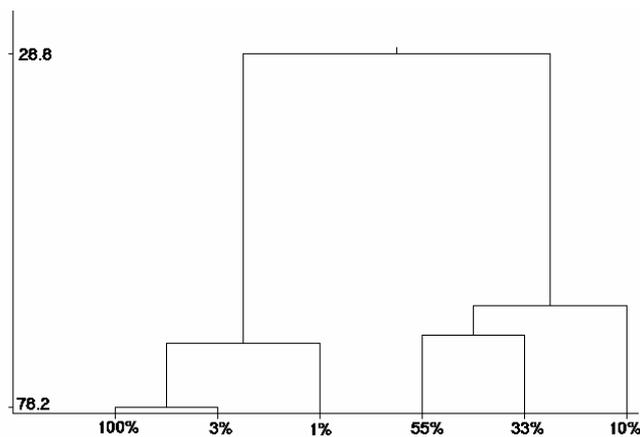


Figura 38.- Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante febrero del 2001.

Durante marzo al estar situada la zona eufótica dentro de la capa de mezcla no se observó ninguna asociación al nivel del 80%. La similitud máxima registrada para este mes fue de 74.4 % (Figura 39).

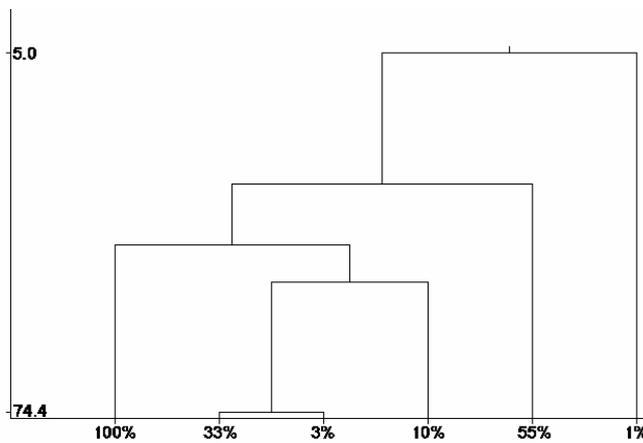


Figura 39.- Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante marzo del 2001.

En abril se formaron dos asociaciones, la primera corresponde a la capa superficial (0, 10 y 15 m), en donde la proliferación de *E. Zodiacus* fue común. La segunda asociación agrupó los niveles de 20 y 30 m de profundidad, de igual manera presentó a *E. Zodiacus* como especie dominante, sin embargo, coincidieron también de manera importante en especies como *C. Perforatus* y *C. closterium*. (Figura 40).

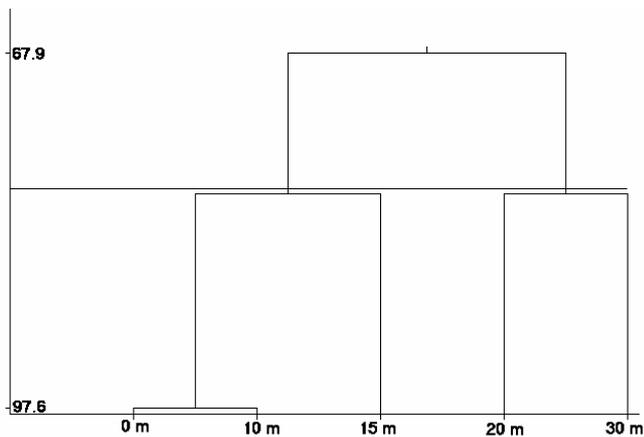


Figura 40.- Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante abril del 2001.

El mes de mayo del 2001 fue el que presentó una mayor similitud entre los niveles considerados, el rango de este índice fue de 90 a 99.8%, lo cual sugiere que a un nivel de similitud del 80%, las profundidades consideradas están todas dentro de un mismo grupo. Los altos valores registrados para el indicador utilizado responden principalmente a que existió una proliferación generalizada de *N. delicatissima* en toda la zona eufótica. La representación relativa de esta especie siempre fue superior al 90% (Figura 41).

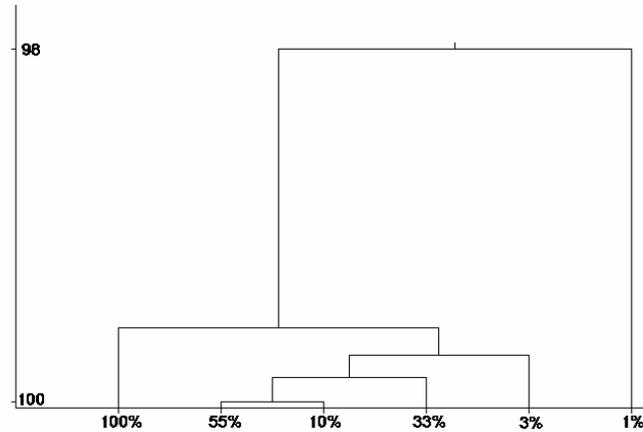


Figura 41.- Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante mayo del 2001.

Por último para junio del 2001, se presentaron dos asociaciones, una integrada por los niveles de 55 y 33%, en la cual *N. delicatissima* fue la especie dominante, seguida de *Rh. debyana*. El segundo grupo se formó por los niveles de 10 y 1% que además de compartir a *N. delicatissima* como especie dominante, coincidieron con otro grupo de especies como *C. furca*, *C. fusus* y *C. perforatus*. Cabe señalar que entre estas dos asociaciones formadas existió un nivel de similitud de aproximadamente 75% (Figura 42).

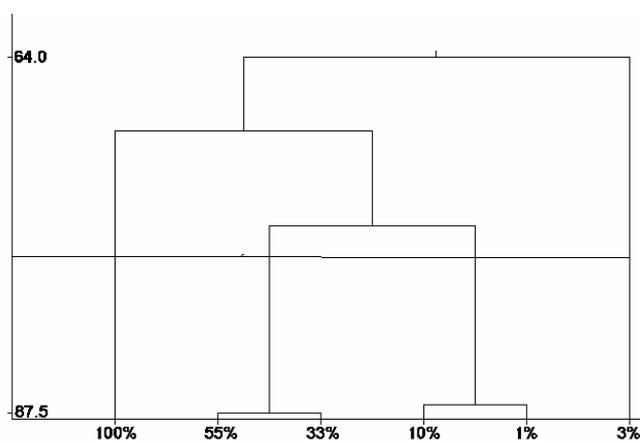


Figura 42.- Dendrograma para datos cuantitativos de la comunidad microfitoplanctónica presente en la zona eufótica de la Bahía de La Paz durante junio del 2001.

Mediante el Índice de Valor Biológico es notoria la dominancia de diatomeas durante el período frío, así como la aparición o incremento en los valores de importancia de especies de dinoflagelados durante el período cálido.

Tabla II.- Índice de valor biológico de Sanders, expresado de manera porcentual para cada uno de los meses considerados.

ESPECIES	J	A	S	O	N	E	F	M	M	J	sum
<i>Nitzschia delicatissima</i>	95.7	58.3	81.0	81.5	0.0	0.0	0.0	29.8	100.0	100.0	546.2
<i>Chaetoceros sp</i>	10.1	63.9	57.1	75.9	30.1	0.0	0.0	29.8	72.9	13.7	353.7
<i>Coscinodiscus perforatus</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	82.1	41.1	62.5	61.4	0.0	40.2	287.3
<i>Leptocylindrus danicus</i>	15.2	0.0	0.0	48.8	64.1	87.8	0.0	15.8	11.5	28.4	271.6
<i>Nitzschia sp</i>	22.5	0.0	48.2	64.8	49.4	0.0	21.9	29.9	0.0	0.0	236.6
<i>Messodinium rubrum</i>	88.4	45.8	50.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	30.2	0.0	214.4
<i>Thalassionema nitzchioides</i>	44.9	48.6	0.0	0.0	0.0	30.0	89.6	0.0	0.0	0.0	213.1
<i>Chaetoceros lorenzianus</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	32.2	50.0	64.9	15.6	44.1	206.9
<i>Protoperdinium sp</i>	13.8	25.0	48.2	0.0	0.0	0.0	0.0	27.2	54.2	11.8	180.1
<i>Ceratium furca</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	16.0	11.1	62.5	12.3	12.5	56.9	171.3
<i>Thalassionema frauenfeldii</i>	28.3	12.5	4.7	0.0	58.3	15.6	15.6	0.0	0.0	0.0	134.9
<i>Gymnodinium sp</i>	58.0	15.3	0.0	0.0	0.0	0.0	12.5	0.0	28.1	14.7	128.6
<i>Chaetoceros compressus</i>	0.0	0.0	0.0	0.0	28.8	62.2	0.0	0.0	0.0	0.0	91.1
<i>Distephanus speculum</i>	25.4	0.0	51.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	77.1
<i>Talassiosira sp</i>	58.7	15.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	74.0

<i>Nitzschia pacifica</i>	52.9	0.0	0.0	0.0	0.0	14.4	0.0	0.0	0.0	0.0	67.3
<i>Chaetoceros peruvianus</i>	11.6	0.0	51.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	63.4
<i>Hemiaulus sinensis</i>	0.0	59.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	59.7
<i>Prorocentrum sp</i>	0.0	0.0	58.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	58.9

En la Figura 43 se muestran las especies representativas del período cálido (*N. delicatissima*, *M. rubrum* y *Protoperinium sp*), del período frío (*C. Perforatus* y *Ch. Compressus*) y especies como *Th. frauenfeldii* que se mantuvieron con una importancia significativa a través de la mayor parte del año.

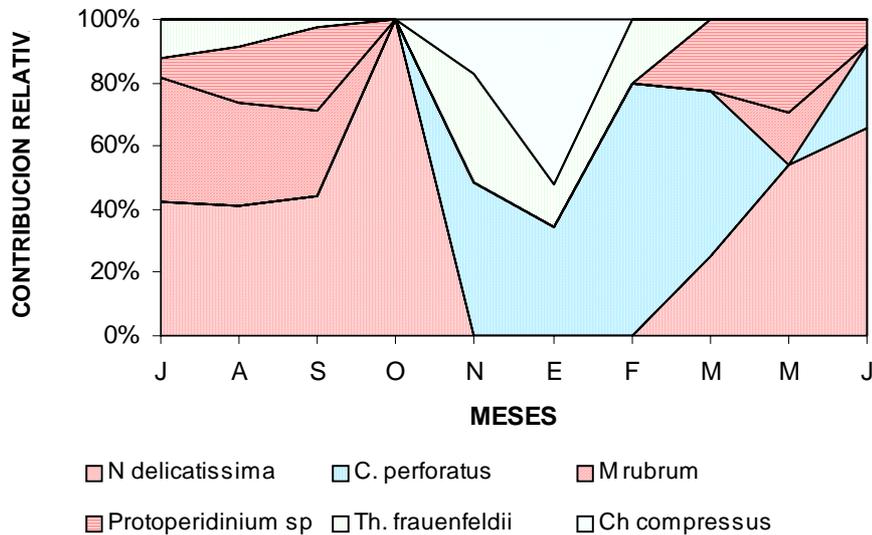


Figura 43.- Sucesión de las principales especies microfitoplanctónicas a través del ciclo anual de la Bahía de La Paz.

## 2.4.- DISCUSIONES.

A pesar de la variabilidad en la estructura de la comunidad fitoplanctónica a través del tiempo y el espacio, fue clara la dominancia de las diatomeas sobre los demás grupos fitoplanctónicos tanto durante los meses fríos como cálidos, si bien los dinoflagelados presentaron una mayor importancia durante el verano, no llegan a ser más abundantes que las diatomeas. Observaciones similares han sido realizadas con

anterioridad en esta bahía (Signoret y Santoyo, 1980; Nienhuis, 1982), así como para Bahía Concepción, B.C.S. (Verdugo-Díaz, 1997) y de manera general para el ambiente oceánico y costero (Valiela, 1995). Al respecto, Chang *et al.* (2003), mencionan la mayor representación de las diatomeas en el ambiente marino, sobre todo durante la primavera cuando las condiciones de irradiancia son óptimas para un rápido crecimiento, condiciones que son favorables en primera instancia para este grupo de microalgas.

Dentro de la composición por tallas de la comunidad fitoplanctónica registrada en esta investigación, encontramos una dominancia total del nanofitoplancton a través del ciclo anual, lo cual coincide con observaciones realizadas en Bahía Concepción, B.C.S. (Verdugo-Díaz, 1997). Al ser la fracción dominante en cuanto a abundancia la de menor talla, puede inferirse su importancia como productores primarios de gran relevancia y ser concordantes con las observaciones realizadas al respecto por Peña *et al.* (1990) quienes sugieren que la biomasa de los productores primarios de menor talla, es muchas veces de una mayor importancia que la aportada por fracciones de mayor tamaño. En el Pacífico tropical el picoplancton aporta del 39 al 63% de la clorofila total, contrastando con el aporte del 27 al 42% del nanofitoplancton y con el 9 al 16% del microfitoplancton.

Otra característica observada en la fracción de menor tamaño, fue la capacidad de proliferar y presentar picos de máxima abundancia en la zona subsuperficial coincidente con la formación de la termoclina (junio del 2000), o por debajo de ella (septiembre del 2000). Al respecto, Sharples *et al.* (2001) encontraron que la termoclina estacional es una barrera física en el océano, la cual separa la capa superficial de

mezcla de la capa profunda, pudiendo evitar una comunicación entre las aguas superficiales y pobres en nutrientes con aguas más profundas y con una mayor concentración de nutrientes. De esta forma la termoclina juega un papel importante en la determinación de las características de la estructura de la comunidad microalgal presente en las masas de agua. Las observaciones de acumulación de partículas fotosintéticas sobre la termoclina se han hecho más evidentes al realizar mediciones continuas de fluorescencia y detectar los pulsos subsuperficiales de clorofila. Estas observaciones coinciden de igual manera con las observaciones realizadas en la presente investigación. Es importante mencionar en este punto que durante condiciones de estratificación en la columna de agua la ocurrencia de fitoflagelados es común sobre todo en las acumulaciones subsuperficiales de abundancia (sobre y bajo la termoclina) ya que estos organismos en muchas ocasiones pueden presentar migraciones verticales diurnas que les permite ubicarse en la profundidad óptima para satisfacer sus requerimientos nutritivos y proliferar con mayor éxito (Rune *et al.*, 2003). Además los grupos fitoplanctónicos presentan diferentes densidades y velocidades de hundimiento, por lo cual puede ser que no exista una disminución en la biomasa fitoplanctónica pero sí en la composición taxonómica. Por ejemplo las proliferaciones de diatomeas dependen de la profundidad e intensidad de la capa de mezcla vertical, mientras que los fitoplágelados son favorecidos por capas de mezcla poco profundas o incluso por estratificación (Reynolds *et al.*, 1983). A pesar de las controversias existentes en cuanto al efecto de la profundidad de la capa de mezcla sobre las comunidades fitoplanctónicas, es evidente que la formación de una termoclina superficial puede limitar el transporte de nutrientes hacia capas superficiales. Esto ha sido estudiado

también a nivel laboratorio en donde se ha observado un fuerte decaimiento de los nutrientes totales y consecuentemente una baja en las abundancias fitoplanctónicas, así como una composición taxonómica diferencial entre la capa superficial y la zona profunda (Ptacnik *et al.*, 2003)

La abundancia de la fracción micrófitoplanctónica a pesar de que fue significativamente menor, presentó algunos pulsos importantes sobre todo en la zona más profunda (junio del 2002), lo cual puede estar asociado con el registro de aguas más ricas en nitratos, al ser un nutriente importante para la comunidad micrófitoplanctónica, sobre todo por los estrategas "r" como las diatomeas que proliferan rápidamente bajo estas condiciones (Margaleff, 1978), y que han sido reportadas como el grupo de mayor importancia dentro de los productores primarios especialmente en aguas costeras (Valiela, 1995). Esta fracción presentó sus máximas abundancia durante la primavera (abril, mayo del 2001) Es importante señalar que estos máximos no fueron exclusivos de un nivel en particular, sino que se observó un incremento generalizado en toda la zona eufótica en la cual se ha argumentado convencionalmente que esta proliferación primaveral provee la más importante aportación a la producción nueva en ambientes templados (Dugdale y Goering, 1967). Contrastando con estas observaciones Richardson *et al.* (2000) mencionan que la producción nueva ocurre durante los meses de verano como respuesta a la proliferación subsuperficial que experimenta el fitoplancton, siendo en ocasiones superior en importancia a la de primavera.

Aunado a los cambios en las abundancias fraccionadas de la comunidad fitoplanctónica, las perturbaciones ambientales como turbulencia, variabilidad

ambiental, inestabilidad en la columna de agua (Calijuri, *et al.*, 2002) penetración de la luz, temperatura, nutrientes, sustancias tóxicas, microorganismos heterótrofos, parasitismo y herbivorismo (Reynolds, 1987) provocan notables cambios en la estructura de la comunidad fitoplanctónica expresados como diversidad y dominancia, lo cual está íntimamente relacionado con la afectación diferencial interespecifica de los factores medioambientales en una comunidad microalgal y que han sido discutidos ampliamente en la llamada paradoja del fitoplancton (Hutchinson, 1961). De igual manera otros investigadores (DeBaar, 1994; Gilbert, 1998) han estudiado los posibles efectos limitantes de los nutrientes en su conjunto o de manera aislada, de esta forma la hipótesis de la limitación de la producción primaria por un solo nutriente ha evolucionado para considerar también el papel de los procesos tróficos como influyentes en la dinámica del ecosistema que debe tener un balance entre los procesos de ganancia y pérdida de material orgánico.

Con relación a los valores calculados para el índice de diversidad del nivel superficial, se observó cierta tendencia a presentar valores mayores durante los meses de noviembre a marzo (2.23 a 2.70 bits/ind). Los valores mínimos se registraron de junio a octubre con registros que tomaron valores entre los 1.10 y 2.15 bits/ind. Los valores de diversidad registrados en la presente investigación caen dentro del rango reportado para esta misma zona por Signoret y Santoyo (1980) quienes encontraron diversidades entre 1.98 y 4.02 bits/ind, pero a su vez son inferiores a los reportados por Nienhuis (1982), lo cual se relaciona con la alta variabilidad temporal que se presenta en la bahía.

A pesar de que en esta zona se cuenta con pocos estudios en los cuales se aborde la estructura de la comunidad de manera sistemática tanto en espacio como en tiempo, cambios similares a los aquí documentados se han reportado en otros sistemas con condiciones ambientales similares. De esta manera podemos inferir con base en la hipótesis de la disturbancia intermedia (IDH) propuesta por Padiśák (1993), que los valores menores observados durante verano, responden a que después de un período de turbulencia (noviembre a abril) pocas especies pueden sobrevivir y colonizar con éxito un ambiente con condiciones nuevas. Las pocas especies con alto grado de capacidad competitiva que pueden proliferar ocasionan una mayor dominancia y por ende una baja en la diversidad específica (Weithoff *et al.*, 2001). Al realizar un análisis de la diversidad en el plano vertical observamos que no existe una clara regionalización, lo cual puede ser consecuencia de la distribución a manera de parches que presenta el fitoplancton y que presenta en su plano horizontal variaciones a gran escala que van desde los cientos de metros hasta kilómetros, sin embargo, también se presentan importantes cambios a escala pequeña que incluso pueden ir desde milímetros a centímetros, aunque estas últimas variaciones no están tan documentadas como las de mayor escala. Además de la característica distribución en el plano horizontal, el fitoplancton presenta una agrupación semejante en la vertical. Los estudios para evaluar la heterogeneidad en la distribución de los fitoplanctones en la columna de agua ha sido poco estudiada y las escasas investigaciones realizadas documentan principalmente lo referente a la zona en que se presenta el pico subsuperficial de máxima productividad o clorofila (Reynolds, 1984; Tokarev, *et al.*, 1999; Lone y Richardson, 2003).

La distribución a manera de parches que presentan las comunidades fitoplanctónicas puede favorecer la formación de asociaciones entre los niveles de irradiancia considerados. A partir de la utilización de un índice de similitud multiestado (Morisita) determinamos que las condiciones de estratificación prevalecientes durante los meses del período cálido (junio, agosto, septiembre y octubre) tienen un efecto determinante en la formación de una asociación superficial y otra de mayor profundidad. Por el lado contrario, cuando las condiciones de homogeneidad en la columna de agua son evidentes y que se esperaría encontrar altos valores de similitud entre todos los niveles considerados al presentarse una columna supuestamente homogénea, registramos los menores grados de similitud (febrero y marzo del 2001) así como la formación de asociaciones entre profundidades distantes (enero del 2001). Con base en la distribución del fitoplancton en la columna de agua sugerimos que al existir mezcla en la columna de agua, no necesariamente implica una distribución homogénea de las especies fitoplanctónicas, ya que las agregaciones naturales que forma pueden disiparse y combinarse entre sí provocando una mezcla parcial de especies en la columna de agua lo cual puede reducir el grado de similitud al analizar diferentes puntos en la columna de agua.

## **2.5.- CONCLUSIONES.**

La representación de los diferentes grupos fitoplanctónicos en la Bahía de La Paz está dominada por las diatomeas y en segundo término por los dinoflagelados. Esto se observó en toda la zona eufótica y a través de todo el año. Sin embargo durante el periodo cálido el grupo de los dinoflagelados incrementó su representatividad.

De igual manera la fracción nanofitoplanctónica fue la dominante tanto en espacio como a través del tiempo.

La estructura de la comunidad microfitoplanctónica responde a los cambios mediambientales de tal forma que es posible identificar especies asociadas al periodo cálido (*Protoperdinium sp* y *Nitzschia delicatissima*) y con el periodo frío (*Chaetoceros compressus* y *Coscinodiscus perforatus*) así como especies comunes en ambos periodos (*Thalassionema frauenfeldii*).

La formación de asociaciones microfitoplanctónicas entre los diferentes niveles de profundidad fue más evidente durante el periodo cálido, en el cual las condiciones de estratificación favorecieron de manera general la formación de asociaciones de especies sobre la termoclina o bajo de la misma. Durante el periodo de homogeneidad en la columna de agua no es clara la integración de asociaciones debido a la mezcla de comunidades provenientes de diferentes profundidades.

### **3.0.- VARIABILIDAD DE LOS PARÁMETROS FOTOSINTÉTICOS EN LA ZONA EUFÓTICA DE LA BAHÍA DE LA PAZ, DURANTE EL CICLO ANUAL JUNIO DEL 2000 A JUNIO DEL 2001.**

#### **3.1.- INTRODUCCION**

Los productores primarios son la base de la cadena trófica, aportando los compuestos orgánicos para la producción animal. Es por ello que bajo condiciones en las cuales se vea disminuida en tiempo o espacio esta producción, se pueden desencadenar consecuencias graves como la disminución de organismos de niveles tróficos superiores y en algunos casos el colapso de importantes pesquerías (Lasker, 1975). La generación de su propia materia orgánica proviene del proceso fotosintético. Este requiere de luz, nutrientes, algunos oligoelementos y una fuente de carbono (Contreras-Espinosa, 1993). Por el hecho de ser capaces de tomar la energía luminosa y transformarla a energía química potencialmente asimilable para los consumidores se puede considerar que el resto de los organismos dependen de esta materia orgánica producida por los autótrofos y de forma particular por los fitoplanctontes.

Una de las principales metas en la oceanografía es la estimación de la productividad primaria y conocer la tasa fotosintética del fitoplancton o la tasa de renovación del carbono (Steeman Nielsen, 1984). De esta manera, se puede llegar a un mayor entendimiento de los procesos que controlan la biogeoquímica marina desde la escala regional a la global. Dado que los mecanismos de producción fitoplanctónica están estrechamente relacionados con las propiedades ópticas dominantes en el océano, como la penetración de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) se ha estado trabajando en la elaboración de modelos bio-ópticos adaptados para predecir las tasas de producción primaria (Smith *et al.*, 1989).

Estos modelos son de gran utilidad ya que la luz visible se atenúa de manera diferencial en la columna oceánica, siendo las longitudes de onda menores a 450 nm y mayores a 600 nm las que presentan mayores coeficientes de absorción y también mayor esparcimiento lo que resulta en una menor capacidad de penetración en el medio, mientras que las longitudes de onda intermedias (450-600 nm) pueden penetrar a mayor profundidad debido a ser las de menor absorbancia del agua (Spinred *et al.*, 1994; Mobley 1994; Klemm *et al.*, 1995). Considerando esta característica del espectro de luz, se concluye que aquellos modelos que no consideran al espectro visible dentro de sus variables pueden estar incurriendo en un error al estimar la producción primaria (Figueiras y Arbones, 1999). Dentro de esta gran diversidad de modelos que toman en cuenta la influencia del espectro de luz, el propuesto por Webb *et al.* (1974), describe la producción de carbono por el fitoplancton a una profundidad dada mediante la siguiente ecuación:

$$P^B_z = P^B_m \left[ 1 - \exp\left(-\alpha^B * E_{PAR} / P^B_m\right) \right]$$

Donde:

$P_m^B$  = Producción fotosintética máxima ó número de asimilación, normalizado por clorofila ( $\text{mg C mg Cl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ )

$E_{\text{PAR}}$  = Irradiancia fotosintéticamente disponible expresada en  $\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

$\alpha^B$  = Coeficiente máximo de utilización de la luz ó pendiente inicial de la curva expresada en  $(\text{mg C} [\text{mg Cl} \bar{a}]^{-1} \text{ h}^{-1} [\mu \text{ M m}^{-2} \text{ s}^{-1}]^{-1})$

Coté y Platt, (1984) han recomendado la utilización de los parámetros fotosintéticos obtenidos a partir de la construcción de las curvas P-E como una base predictiva para modelos de fotosíntesis en el medio acuático. Estas curvas son construidas mediante la incubación de una serie de muestras provenientes de una misma profundidad a diferentes intensidades de luz y a una temperatura controlada, eliminando los efectos de variación en la biomasa del fitoplancton por medio de la normalización de la productividad por unidad de clorofila. Dado que la variabilidad de la fotosíntesis en el medio marino depende en gran parte de la luz disponible para las algas, los parámetros fundamentales suficientes para describir las relaciones de la fotosíntesis contra la irradiancia son:  $\alpha^B$  y  $P_m^B$ , el parámetro de saturación de la luz ( $E_k = P_m^B / \alpha^B$ ) y el parámetro de fotoinhibición ( $\beta$ ). (Sakshaug *et al.*, 1997).

Es importante tener el conocimiento de estos parámetros para el área de estudio que se pretenda estudiar, aunque en algunos casos se pueden considerar como valores constantes si no existe la posibilidad de realizar las mediciones *in situ*, incluso se ha utilizado un solo valor para toda una cuenca oceánica y para todas las temporadas del año, lo cual puede causar problemas de sub o sobrestimación de la tasa fotosintética (Gaxiola-Castro 1994).

La curva descrita por la proporción de fotosíntesis como función de la irradiancia provee elementos básicos para comprender los mecanismos fotosintéticos (Rabinowith y

Govindjee, 1966). De esta forma la generación de este tipo de curvas ha venido siendo utilizada desde los años 70's (Steeman Nielsen, 1975).

El parámetro de saturación de la luz al ser el cociente entre el número de asimilación y el coeficiente máximo de utilización de la luz ( $E_k = P^B_m / \alpha^B$ ) indica la irradiancia a la cual la fotosíntesis pasa de la absorción y conversión fotoquímica de la energía a la reducción. Este factor puede ser por lo tanto un buen indicador de la fotoaclimatación (Sakshaug *et al.*, 1997) (Figura 44).

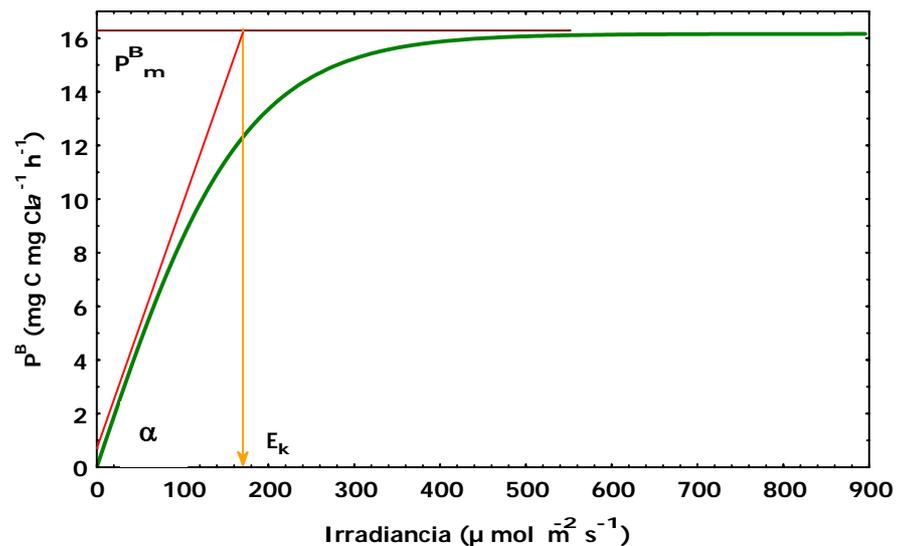


Figura 44.- Curva típica fotosíntesis irradiancia.

Este estrecho vínculo entre los mecanismos de producción primaria y la penetración de la luz es evidenciado al existir picos de producción máxima a niveles subsuperficiales en los cuales se presentan las condiciones óptimas de luz en lo referente a calidad y cantidad, de igual forma esto se ha observado en experimentos de

laboratorio en los cuales las comunidades colectadas a diferentes profundidades presentan índices de saturación diferentes (Falkowski y Raven, 1997). La relación fotosíntesis-irradiancia (P-E) bajo diferentes condiciones ambientales es de suma importancia para estudiar la interacción entre la productividad primaria y el ambiente. De esta forma los cambios en los parámetros característicos de la curva P-E de la comunidad fitoplanctónica natural se pueden asociar a los cambios en las variables fisicoquímicas que se presentan en el medio y de igual manera utilizar para evidenciar la importancia de estas variables en la regulación del proceso fotosintético en la naturaleza (Platt y Jassby, 1976).

Con base en lo anteriormente citado y debido a la alta variabilidad de los parámetros fotosintéticos, en este capítulo se discute la variabilidad de los parámetros fotosintéticos a diferentes profundidades de la zona eufótica en la Bahía de La Paz. De esta manera se discute la respuesta fisiológica del fitoplancton bajo diferentes condiciones ambientales para llegar a proponer valores promedio tanto del coeficiente máximo de utilización de la luz como de la producción máxima fotosintética que representen la productividad primaria en la Bahía de La Paz de manera particular y que a su vez puedan ser aplicados en modelos bioópticos para producciones de la productividad primaria.

### **3.2.- MATERIAL Y METODOS.**

Se construyeron curvas fotosíntesis-irradiancia (P-E), para obtener los parámetros fotosintéticos (alfa y fotosíntesis máxima) del fitoplancton que se propondrán para estimar la producción primaria. Esto se realizó normalizando los datos

de producción primaria ( $\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ) por unidad de clorofila. Las muestras destinadas para construir las curvas fueron colectadas en la estación de muestreo número 3, a tres niveles que representan las zonas de máxima irradiancia a que se encuentra el fitoplancton, una profundidad intermedia y la profundidad que marca el límite de la zona eufótica (100, 10 y 1%). Estas muestras fueron puestas en galones oscuros para ser transportadas al laboratorio en donde se realizaron las incubaciones.

La determinación de los parámetros fotosintéticos se realizó mediante la técnica de  $^{14}\text{C}$  (Teman-Nielsen, 1952), la cual se basa en la incorporación de carbono inorgánico disuelto en el agua por el fitoplancton durante el proceso de fotosíntesis. Se realizaron incubaciones durante 1 hora, inoculando las muestras con  $1\mu\text{Ci}$  de  $\text{NaOH}^{14}\text{CO}_3$  previamente filtradas con un tamiz de  $350\ \mu\text{m}$  para eliminar el macro zooplancton. Una vez terminada la incubación, se realizó el filtrado de cada una de las botellas bajo condiciones de semioscuridad, utilizando filtros GN-6 de membrana, los cuales se depositaron de manera individual en viales de centelleo y se les agregó  $0.5\ \text{ml}$  de ácido clorhídrico al 10% con la finalidad de eliminar el carbono inorgánico marcado no asimilado. Las radiaciones  $\beta$  se midieron en un contador de centelleo líquido.

Los cálculos de fotosíntesis fueron realizados mediante las siguientes ecuaciones:

Para lograr los objetivos planteados se construyeron tres incubadores tipo Morel con una capacidad de incubación de 26 botellas cada uno. Las botellas utilizadas fueron de cultivos de tejidos, ya que su material plástico ha dado buenos resultados en la incubación de muestras de fitoplancton marino ya que el material de poliestireno no afecta al fitoplancton durante períodos de incubación de hasta dos horas (Babin *et al.*, 1994) al no ser un elemento toxico (Blankley, 1973). La fuente de luz utilizada en este

diseño proviene de una lámpara de tungsteno-halógeno de 300 Watts. Dentro de la versatilidad de estos incubadores se tiene una placa portalámpara móvil que proporciona la capacidad de acercar o alejar la fuente de luz según sean los requerimientos del experimento. Para esta serie de estudios se fijó a una distancia de 13 cm de la ventana de vidrio (Figura 45).

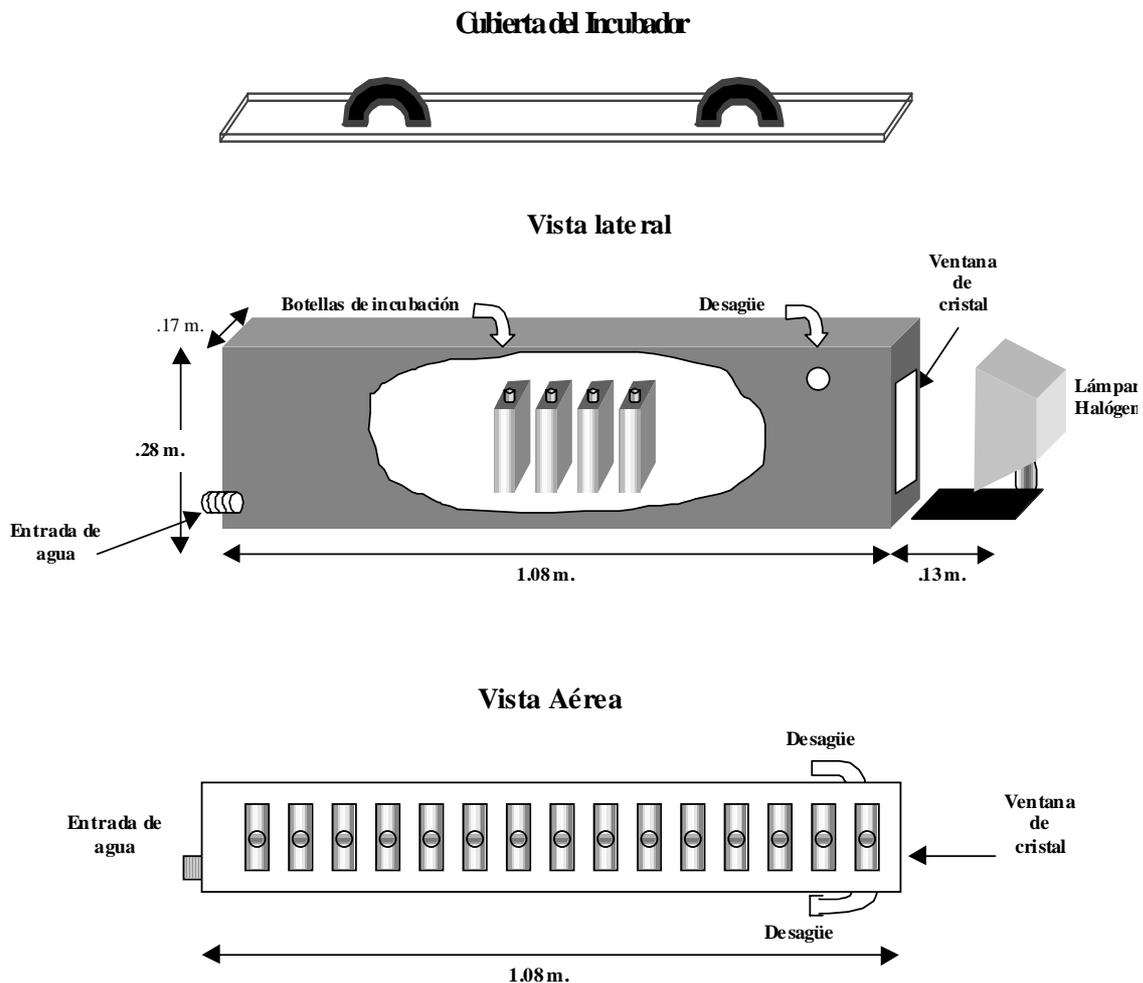


Figura 45.- Esquema del incubador mediante el cual se generaron las curvas P-E.

Con esta distancia se obtuvo una cantidad de luz que permitió generar las curvas P-E e identificar tanto alfa como la fotosíntesis máxima o número de asimilación ( $P^B_m$ ). Para efectos de esta investigación no se considero determinar el proceso foto-inhibitorio, aunque en algunas ocasiones este se evidencia en las curvas realizadas para el 1% de la irradiancia superficial. Dada la alta variabilidad del parámetro alfa, se utilizó el mayor número de botellas incubadas para su definición. El modelo utilizado para el ajuste de estos parámetros fue el de la tangente hiperbólica propuesto por Jassby y Platt (1976) y que esta representado por la siguiente ecuación :

$$P^B = P^B_m \tanh(\alpha^B E_o / P^B_m)$$

$\alpha^B$ = Coeficiente máximo de utilización de la luz ( $\text{mg C mg Cl}^{-1} \text{ h}^{-1} \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )  
 $P^B_m$ =Productividad especifica irradiancia saturante ( $\text{mg C Cl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ )  
 $E_o$ = Irradiancia superficial ( $\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

Para conocer la irradiancia a la cual fue incubada cada muestra (botella) se realizaron mediciones de luz (PAR) en cada una de ellas bajo las condiciones en las cuales se llevaría a cabo los experimentos. Para este fin se utilizó un irradiómetro Datalogger LI-1000 LI-COR. Con los valores obtenidos se construyó la curva de atenuación de la luz y se ajustó al modelo exponencial. Para realizar incubaciones simultáneas de tres niveles de luz (100, 10 y 1% de  $E_o$ ) se construyeron los tres incubadores mencionados bajo las mismas características y especificaciones. Las curvas de atenuación se realizaron para cada uno de ellos por separado para asegurar que la

irradiancia a utilizar fuera la real y no una proyectada. La atenuación de la PAR en el incubador esta dada en primera instancia por la distancia de cada botella con relación a la fuente de luz. Además del material plástico del cual están construidas y que absorbe preferentemente hacia las longitudes altas y atenúa de manera similar a la PAR (Figura 46).

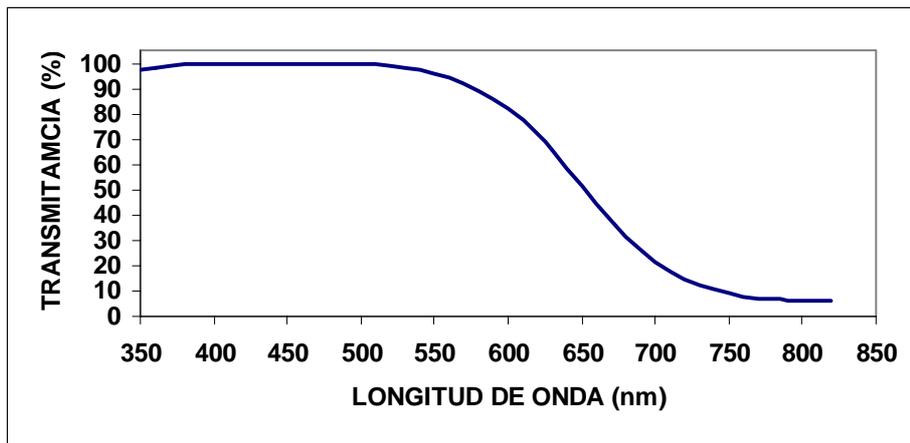


Figura 46.- Transmitancia de la solución de sulfato cúprico 0.1N

Otra manera empleada para la reducción de la cantidad de luz, fue el colocar dos botellas (7 y 15) previamente llenadas con una solución de sulfato cúprico 0.1N. Esta solución actúa como un filtro selectivo, ya que absorbe preferentemente las longitudes altas (rojas o infrarrojas) que además de no ser útiles en el proceso fotosintético pueden ocasionar un incremento en la temperatura de las muestras. Tiene también la ventaja de no modificar significativamente la PAR (Figura 47)

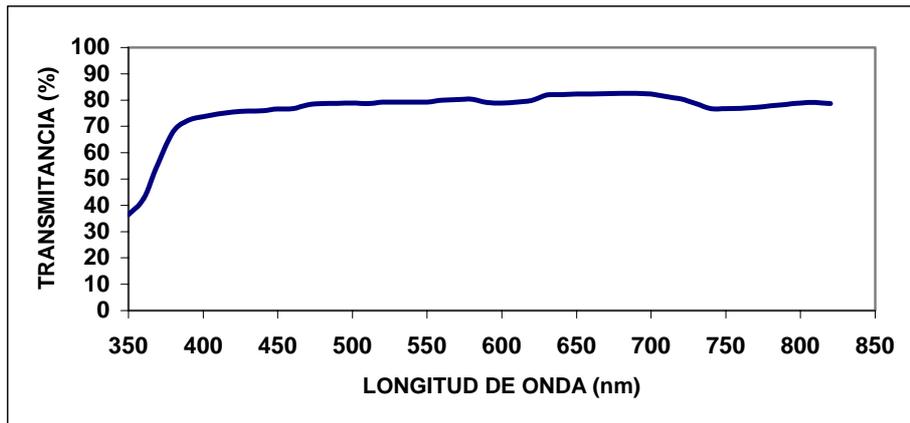
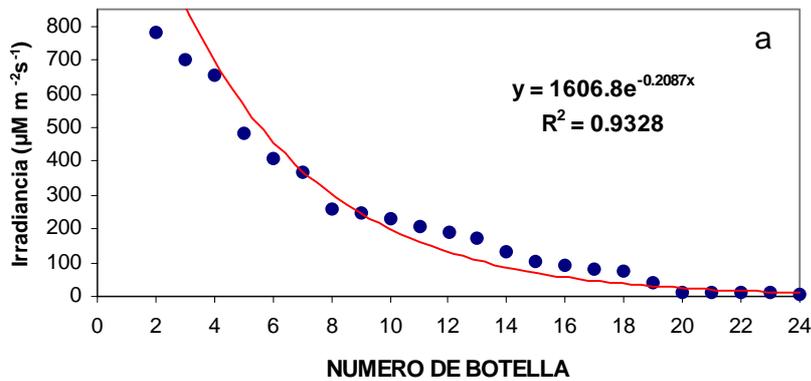


Figura 47.- Transmitancia del material plástico de las botellas utilizadas en la incubación.

Una ultima estrategia para lograr la más propicia curva de atenuación, fue la de colocar una malla neutra entre las botellas 20 y 21 del incubador. Mediante todas estas alternativas se lograron las curvas consideradas como representativas para la atenuación de la PAR en la zona de estudio (Figura 48, Tabla III)



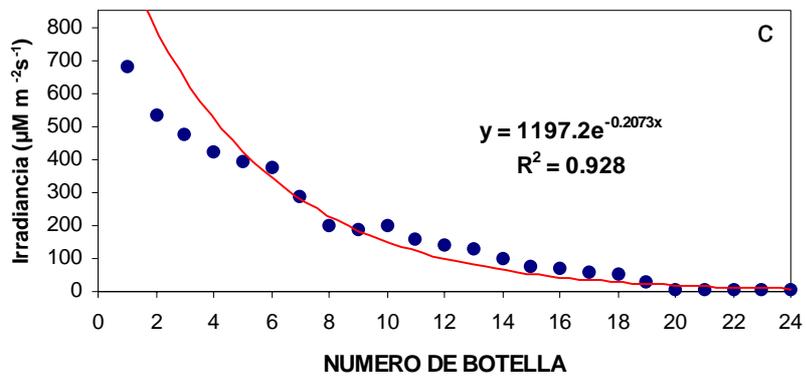
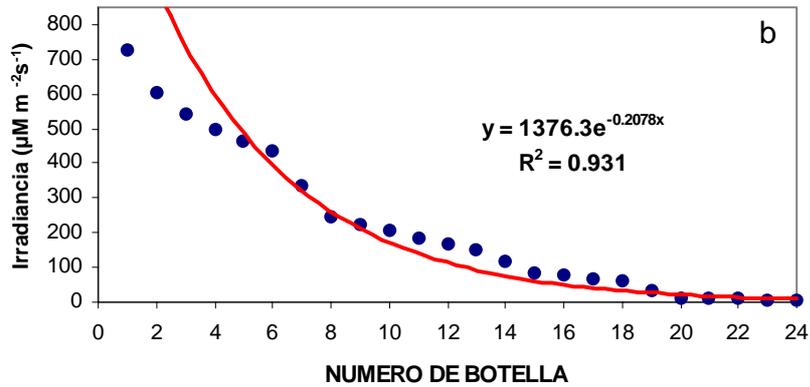


Figura 48.- Curvas de atenuación de la luz para el incubador utilizado al 100 (a), al 10% (b) y al 1% de E0.

Tabla III.- Irradiancias medidas en cada una de las botellas a incubar en los distintos incubadores ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

BOTELLA	100%	10%	1%
1	880	725	677.5
2	780	605	535
3	700	540	472.5
4	655	495	425
5	482	462.5	395
6	410	435	377.5
7	367.5	335	287.5
8	260	245.5	199
9	245	226	186.5
10	229	206	198
11	209	182.5	157.5
12	190	165	142.5

13	172.5	150	128.5
14	134.5	115.5	101
15	101	83	76
16	91	76	68
17	80.5	67.5	60
18	72	59.5	53
19	39.5	32.75	29
20	11.7	9.35	7.85
21	10.7	9	7.55
22	9.75	8.55	7.4
23	8.95	8.15	7.35
24	8.1	7.8	7.25

### 3.3.- RESULTADOS.

Mediante la incubación simulada *in situ* (en laboratorio) de muestras de fitoplancton natural se realizó la determinación de los parámetros fotosintéticos ( $\alpha$  y  $P^B_m$ ) conforme lo estipula la metodología utilizada para la construcción de curvas P-E (Cote y Platt, 1983, Cote y Platt, 1984). Una vez calculados estos parámetros se determinó el parámetro de saturación de la luz para cada uno de los casos ( $E_k = P^B_m/\alpha$ ).

Es importante hacer mención que todos los valores de fotosíntesis (P), fueron normalizados por la biomasa fotosintética (Cl<sub>a</sub>) con la finalidad de evitar posibles contratiempos o errores debidos a las variaciones naturales de la concentración de clorofila como respuesta fisiológica ante cambios en el medio. De esta forma los valores del número de asimilación corresponden al resultado de la siguiente operación:

$$P^B_m = Pm/Cl_a$$

Los valores de la concentración de clorofila (Tabla IV) presentaron sus máximos preferentemente en un nivel subsuperficial, correspondiente al 10% de la irradiancia

incidente en la superficie, se observó una fuerte tendencia a la disminución de la concentración de la clorofila a tanto en la capa superficial (100% de luz), como en la parte profunda de la zona eufótica (1% de la irradiancia superficial). De manera puntual el valor máximo de esta variable se registró durante septiembre del 200 en el nivel correspondiente al 10% de irradiancia, alcanzando un valor de 15.7 mg Cl a m<sup>-3</sup>, mientras que el valor mínimo se registró durante mayo del 2001 con 0.41 mg Cl a m<sup>-3</sup>.

Con relación a la variabilidad de la concentración de clorofila a través del año, se tiene la evidencia de que durante el período de estratificación en la columna de agua existe una mayor variabilidad en los datos puntuales registrados dentro de la zona eufótica, en la cual se observo que el nivel de 10% de luz presentó valores que duplican las concentraciones observadas en superficie y a 1% de luz. En cuanto al período frío se observo que aunque existen mayores concentraciones en el nivel intermedio, sus valores no superan tan evidentemente a las concentraciones de los otros dos niveles considerados (Figura 49; tabla IV).

Tabla IV.- Concentraciones de clorofila (mg m<sup>-3</sup>)- registradas a tres niveles de luz, dentro de la zona eufótica.

MES	100%	10%	1%
JUNIO	1.63	4.05	0.62
AGOSTO	1.26	2.50	0.59
SEPTIEMBRE	6.80	15.70	6.72
OCTUBRE	1.72	6.61	2.72
NOVIEMBRE	1.04	1.04	0.75
ENERO	4.45	8.58	7.09
FEBRERO	0.62	1.60	0.63
MARZO	0.59	0.95	0.69
ABRIL	0.76	1.86	0.44
MAYO	0.41	0.93	0.57
JUNIO	1.25	2.92	0.80

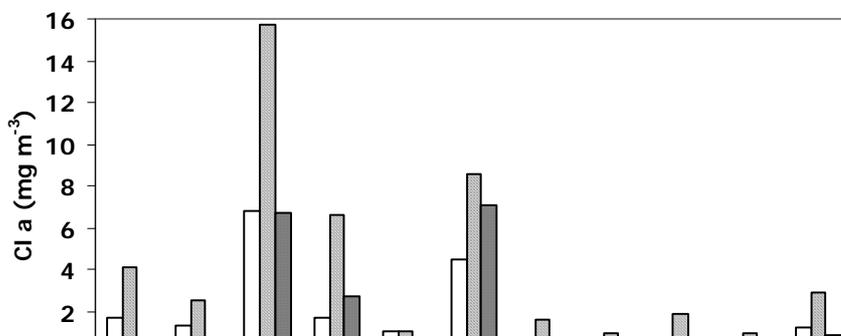


Figura 49.- Ciclo anual de concentración de clorofilas registradas a tres niveles de luz dentro de zona eufótica de la Bahía de La Paz.

Con relación al  $P_m^B$  (Tabla V) para el nivel superficial, el máximo se registró durante noviembre ( $11.64 \text{ mg C mg Cl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ), mientras que el mínimo en septiembre ( $0.82 \text{ mg C mg Cl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) (Figura 48). Se observó una clara correspondencia entre los valores menores de este parámetro con el período cálido ya descrito en el primer capítulo. Para el período cálido se tiene un valor promedio de  $2.02 \text{ mg C Cl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , contrastando con el valor promedio del período frío que fue de  $10.99 \text{ mg C mg Cl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ .

En el nivel de 10% de irradiancia se observó una curva similar a la del nivel superficial. El valor máximo para este caso se presentó durante febrero con  $16.16 \text{ mg C mg Cl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , mientras que en septiembre se registró el mínimo con  $0.55 \text{ mg C mg Cl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ . Como en el caso anterior se observa la relación inversa de este parámetro con la temperatura. Como valor promedio representativo de la temporada de temperaturas mayores tenemos  $0.88 \text{ mg C mg Cl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , y de  $13.47 \text{ mg C mg Cl}^{-1} \text{ h}^{-1}$  para el período frío. En el nivel inferior de la zona eufótica (1%  $E_0$ ) se registraron generalmente los valores menores de este parámetro, pero se conservó el comportamiento general de la

curva. Septiembre fue el mes con el valor menor de  $P^B_m$  (0.30 mg C mg  $Cl\bar{a}^{-1} h^{-1}$ ) y durante febrero se registró el máximo (10.46 mg C mg  $Cl\bar{a}^{-1} h^{-1}$ ). Para este caso tenemos un valor promedio de 0.70 para el período cálido y de 9.91 mg C mg  $Cl\bar{a}^{-1} h^{-1}$  para el período frío. A pesar de que se observa una tendencia a la disminución de los valores de  $P^B_m$  al incrementarse la profundidad, estas no son estadísticamente significativas según la prueba de Mann-Whitney ( $\alpha= 0.01$ ) por lo cual proponemos un valor promedio de 1.20 mg C mg  $Cl\bar{a}^{-1} h^{-1}$  como representativo del periodo cálido y uno de 11.45 mg C mg  $Cl\bar{a}^{-1} h^{-1}$  para el periodo frío.(Figura 50; tabla V).

Tabla V.- Valores obtenidos de fotosíntesis máxima para los diferentes meses considerados (mg C mg  $Cl\bar{a}^{-1} h^{-1}$ ).

FOTOSÍNTESIS MÁXIMA	100%	10%	1%
JUNIO	1.07	0.72	1.17
SEPTIEMBRE	0.82	0.55	0.30
NOVIEMBRE	11.64	10.78	9.37
FEBRERO	10.34	16.16	10.46
MAYO	4.17	1.38	0.64

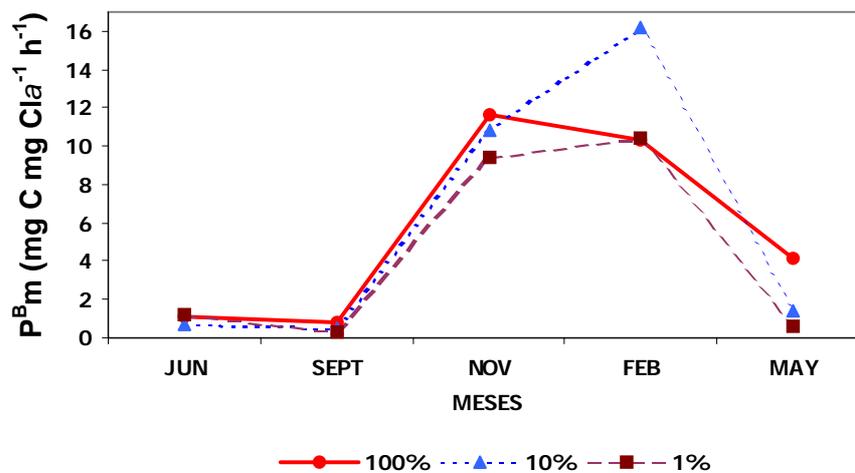


Figura 50.- Variabilidad temporal del parámetro  $P^B_m$ .

El parámetro alfa se comportó de manera diferente al  $P_m^B$ . Este parámetro presentó valores menores en el nivel superficial con relación a los los niveles de 10 y 1% de luz, lo cual conllevó a que existiera diferencia significativa entre superficie y los otro dos niveles considerados, específicamente durante el período frío, cosa que no sucedió durante el período cálido, en el cual los valores de este parámetro fueron estadísticamente iguales en toda la zona eufótica. El valor máximo de este parámetro se presentó durante noviembre febrero ( $0.09 \text{ mg C mg Cl} \bar{a}^{-1} \text{ h}^{-1} \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en los niveles de 10 y 1% de luz. El valor mínimo por su parte se registro durante septiembre ( $0.002 \text{ mg C mg Cl} \bar{a}^{-1} \text{ h}^{-1} \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Dada la respuesta de este parámetro ante la variabilidad ambiental, proponemos un valor representativo para toda la zona eufótica durante el período cálido el cual es de  $0.007 \text{ mg C mg Cl} \bar{a}^{-1} \text{ h}^{-1} \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , mientras que para el período frío proponemos un valor para el nivel superficial ( $0.04 \text{ mg C mg Cl} \bar{a}^{-1} \text{ h}^{-1} \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y otro de ( $0.08 \text{ mg C mg Cl} \bar{a}^{-1} \text{ h}^{-1} \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) que representa de manera conjunta a la parte inferior de la zona eufótica, representada por los niveles de 10 y 1% de la irradiancia superficial (Figura 51; tabla VI).

Tabla VI.- Valores obtenidos del coeficiente máximo de utilización de la luz para los diferentes meses considerados ( $\text{mg C mg Cl} \bar{a}^{-1} \text{ h}^{-1} \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

ALFA	100%	10%	1%
<b>JUNIO</b>	0.003	0.004	0.017
<b>SEPTIEMBRE</b>	0.002	0.002	0.004
<b>NOVIEMBRE</b>	0.050	0.077	0.079
<b>FEBRERO</b>	0.031	0.090	0.09
<b>MAYO</b>	0.015	0.007	0.012

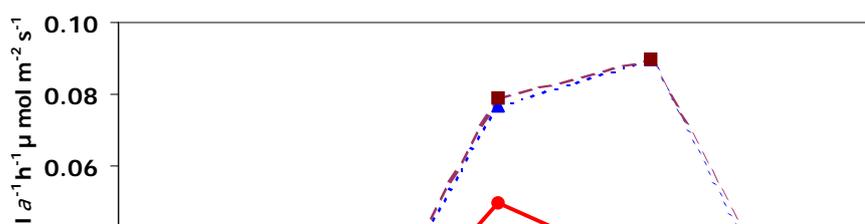


Figura 51.- Variabilidad temporal del coeficiente máximo de utilización de la luz.

A partir de los dos parámetros anteriores se calculó el cociente que indica la cantidad necesaria de luz para la saturación del proceso fotosintético ( $E_k$ ). Este indicador muestra una disminución conforme aumenta la profundidad y su variación temporal es inversa a la que se presentó en los dos parámetros anteriores.

El nivel superficial presentó un  $E_k$  máximo durante septiembre ( $460 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) mientras que la mínima cantidad del PAR para saturar el proceso fotosintético fue de  $232 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  registrados durante noviembre (Tabla VI). A pesar de que se observaron valores relativamente mayores durante el período cálido con relación al frío no fueron estadísticamente significativas estas discrepancias ( $\alpha=0.01$ ). El valor promedio representativo propuesto para el nivel superficial es entonces de  $332 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$

Para el nivel de 10% de la irradiancia superficial se observa una variación temporal similar a la anteriormente descrita. De esta forma la mayor energía saturante requerida se dio durante septiembre ( $250 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y la mínima en noviembre

( $140\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Al igual que en el caso anterior, la variación estacional no fue estadísticamente significativa, por lo cual el valor representativo para este nivel es de  $190\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Tabla VII).

Por último en la base de la zona eufótica (1% de luz) la energía requerida para saturar el proceso fotosintético presentó los valores más homogéneos a través del tiempo. El máximo fue registrado durante noviembre con  $118 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , mientras que el mínimo se presentó en mayo con  $53 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Para el límite de la zona eufótica (1% de la PAR superficial) proponemos un valor de  $86 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . De manera contraria a lo observado en los dos parámetros anteriormente descritos, en este caso se presentó una diferencia estadísticamente significativa entre los valores de la irradiancia saturante para los tres niveles de luz considerados, mientras que a través del tiempo, los valores observados no mostraron diferencias significativas dentro de la zona eufótica (Figura 52).

Tabla VII.- Valores obtenidos del parámetro de saturación de la luz para los diferentes meses considerados ( $\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

INDICE DE SATURACION	100%	10%	1%
JUNIO	358	180	68
SEPTIEMBRE	460	250	77
NOVIEMBRE	232	140	118
FEBRERO	333	179	116
MAYO	278	197	53

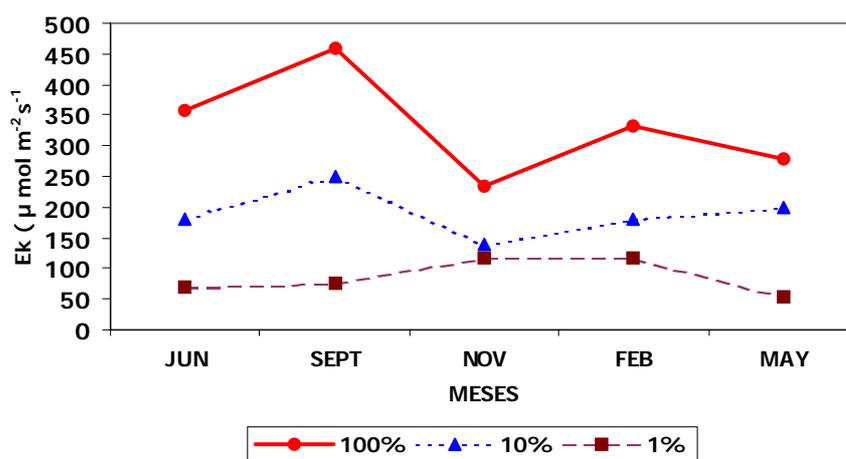


Figura 52.- Variabilidad temporal del parámetro de saturación de luz

En las figuras 53 y 54 se encuentran las gráficas de las curvas P-E generadas para el periodo cálido y frío respectivamente

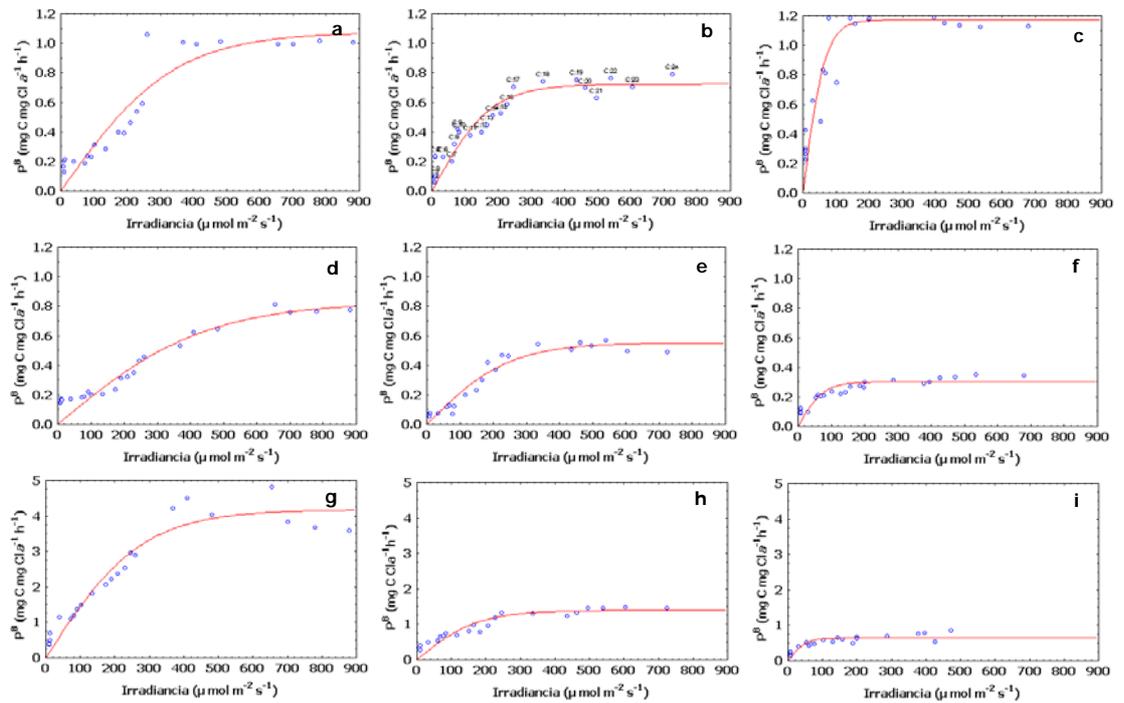


Figura 53.- Curvas fotosíntesis-Irradiancia generadas para el período cálido. a) junio del 2000, 100%  $E_0$ , b) junio del 2000 10%  $E_0$ , c) junio del 2000 1%  $E_0$ . d) septiembre del 2000 100%  $E_0$ , e) septiembre del 2000 10%  $E_0$ , f) septiembre del 2000 1%  $E_0$ , g) mayo del 2001 100%,  $E_0$ , h) mayo del 2001, 10% de  $E_0$ , i) mayo del 2001 1%  $E_0$ .

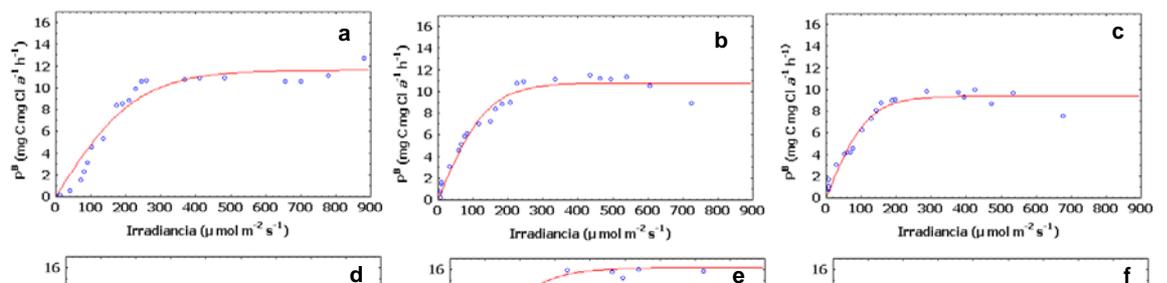


Figura 54.- Curvas fotosíntesis-Irradiancia generadas para el período frío. a) noviembre del 2000, 100% E<sub>0</sub>, b) noviembre del 2000 10% E<sub>0</sub>, c) noviembre del 2000 1% E<sub>0</sub>. d) febrero del 2001 100% E<sub>0</sub>, e) febrero del 2001 10% E<sub>0</sub>, f) febrero del 2001 1% E<sub>0</sub>.

### 3.4.- DISCUSION.

La interrogante de que factores limitan la productividad primaria y la biomasa fitoplanctónica en el medio ambiente acuático ha ocupado tanto a oceanólogos como limnólogos principalmente en el último siglo. Investigaciones realizadas han dado evidencias de que es un grupo de factores interrelacionados los que afectan este proceso fisiológico, como son, cadenas alimenticias, ciclos biogeoquímicos, luz, nitrógeno y temperatura. Recientemente se sugiere la importancia de los elementos traza como el hierro dentro de los ciclos de productividad primaria (Martín, 1991). Dada la complejidad para discernir esta interrogante se ha tratado de dar una respuesta abordando el problema bajo tres técnicas como son inferencia correlativa, manipulación experimental y modelos de simulación (Falkowski *et al.*, 1992).

A pesar de que en los últimos años se ha dedicado un gran esfuerzo para analizar los factores que regulan la productividad primaria del fitoplancton en el medio natural,

aún es una línea de investigación complicada, sobre todo al analizar la información generada de los datos de campo y tratar de separar y cuantificar los efectos de los diversos factores químicos, físicos o biológicos que influyen en la fotosíntesis de estos organismos (Harris *et al.*, 1980). Una manera de abordar este complicado proceso es la alternativa propuesta por Jassby y Platt (1976) quienes mediante la generación de curvas P-E bajo condiciones controladas simulan las condiciones naturales y pueden medir la respuesta fisiológica de los fitoplanctones bajo un gradiente de luz y describir de esta manera los cambios o ajustes fisiológicos experimentados por la población como respuesta a la variabilidad ambiental (Coté y Platt, 1983).

Al normalizar los datos de fotosíntesis, obtenemos parámetros fotosintéticos no influenciados por la variabilidad propia que se observó en las concentraciones de clorofila tanto dentro de la zona eufótica como a través de los meses considerados (variabilidad espacial y temporal). Esto es de suma importancia en zonas como esta bahía en la cual el régimen de variabilidad ambiental es amplio. El valor máximo de concentración de clorofila registrado en esta investigación ( $15.7 \text{ mg Cl a m}^{-3}$ ), es superior al reportado por Martínez-López *et al.* (2001) que reportan  $10.9 \text{ mg Cl a m}^{-3}$  durante abril de 1994. Estos mismos autores reportan las mayores concentraciones de esta variable en niveles subsuperficiales, asociados al período cálido, condición que evidenciamos en esta investigación. Cabe señalar que el valor máximo reportado por Martínez-López *et al.* (2001) responde a una proliferación de *M. rubrum* ocasionada a su vez por procesos de fertilización locales. En el caso de los valores máximos reportados en este trabajo no se asocian a una proliferación microfitoplanctónica y quizás tampoco a los procesos de fertilización propuestos por los investigadores anteriormente citados.

Se considera mas bien que este pulso máximo de clorofila fue ocasionado por la proliferación de especies nanofitoplanctónicas y/o al posible aporte de biomasa fitoplanctónica por parte de fracciones de tamaño aun más pequeñas como el picoplancton, el cual ha sido reportado como un importante contribuyente a la producción primaria y como fracción dominante en el aporte de clorofila a al sistema.<sup>B</sup>

Al experimentar esta metodología en el presente trabajo, pudimos cuantificar los cambios en la fisiología de las microalgas representados  $P_m^B$  que es una función de los procesos fotosintéticos dependientes principalmente de la temperatura, régimen de nutrientes condiciones de luz, hora del día, composición bioquímica y estructura de la comunidad (Malone, 1980; Coté y Platt, 1983), así como por el coeficiente máximo de utilización de la luz ( $\alpha^B$ ) que es a su vez el producto de dos parámetros independientes: la cosecha cuantica máxima y la absorción transversal de los pigmentos fotosintéticos. La cosecha cuantica ( $\Phi$ ) es la proporción del número de moléculas de dióxido de carbono fijados por fotones absorbidos, y la absorción transversal es la medida promedio de esta área presentada por la clorofila y pigmentos accesorios por foton absorbido (Dubinski *et al.*, 1986). Previo a la construcción de las curvas P-E, los valores de captación de carbono (P) fueron normalizados por la biomasa fitoplanctónica expresada como clorofila según lo propuesto por Lewis y Smith (1983); Sakshaug *et al.* (1997); Montes-Hugo y Álvarez-Borrego (2003), ya que de esta forma se minimizan las posibles variaciones de los parámetros fotosintéticos como respuesta a la variabilidad de la clorofila y no a las condiciones físicas en las cuales se desarrolla la comunidad fitoplanctónica (Dera, 1995; Falkowski y Raven, 1997).

Con relación a la variabilidad del  $P_m^B$  durante el período de estudio, podemos identificar dos fuentes de variación: en primer lugar los cambios en su magnitud con respecto a la irradiancia a la que se colectaron las muestras (variabilidad vertical dentro de la zona eufótica). En segundo término tenemos la variabilidad temporal o cambios que ocurrieron a lo largo del período muestreado. Dentro del primer tipo encontramos cierta tendencia a presentar los valores mayores en el nivel superficial, sin embargo, esta diferencia no es de la magnitud suficiente para que sea evidenciada mediante un análisis estadístico, por lo cual al aplicar la prueba de Mann Whitney se concluye que el número de asimilación no presenta diferencias significativas dentro de la zona eufótica a través de todo el año. Walsh y Legendre (1983) reportaron no encontrar diferencias significativas de este parámetro a diferentes intensidades luminosas, lo cual puede ser factible debido a que la capacidad fotosintética no es una respuesta directa de la absorción de luz (Sakshaug, 1997).

Contrario a lo anteriormente expuesto al realizar un análisis estadístico entre los meses muestreados, encontramos que entre noviembre y febrero (período frío) no existen diferencias significativas, al igual que entre junio, septiembre y mayo (período cálido), pero que si existe diferencia significativa al contrastar los valores del número de asimilación del período cálido contra el frío, ya que los promedios respectivos fueron de 0.885 y 13.473 mg C mg Cl $\bar{a}$ <sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>. De manera general estas observaciones coinciden con las realizadas por Coté y Platt (1983) que reportan una relación inversa entre el grado de estratificación en la columna de agua y el número de asimilación. Los datos registrados en la presente investigación pueden ser considerados como altos al ser contrastados con los valores de 1.55 y 1.17 mg C mg Cl $\bar{a}$ <sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> registrados durante

noviembre de 1985 en la parte central del Golfo de California por Gaxiola-Castro (1994) o con los valores de 3.28 y 1.50 mg C mg Cl $\bar{a}^{-1}$  h $^{-1}$  registrados durante noviembre de 1994 y de 3.77 y 3.84 en noviembre de 1995 en la misma zona por Valdez-Holguín (1998). Los valores más cercanos (13.52 y 6.15 mg C mg Cl $\bar{a}^{-1}$  h $^{-1}$ ) a los presentados en esta investigación fueron reportados por Valdez-Holguín (1998) para la misma zona del Golfo de California durante agosto de 1995. Existen también reportes correspondientes a marzo de 1995 realizados por este último investigador mencionado para la parte de las grandes islas del Golfo de California, los cuáles también son menores a los aquí encontrados (5.19 y 1.98 mg C mg Cl $\bar{a}^{-1}$  h $^{-1}$ ), al igual que los de 4.85 y 3.49 mg C mg Cl $\bar{a}^{-1}$  h $^{-1}$  de noviembre de 1995. Otros valores aproximados a los máximos registrados para la Bahía de La Paz se registraron por Álvarez-Borrego y Gaxiola-Castro en junio de 1982 para la zona de las grandes islas (12.2 y 10 mg C mg Cl $\bar{a}^{-1}$  h $^{-1}$ ). Contrastando nuestros resultados promedio con los registrados en una laguna costera subtropical (Montes-Hugo y Álvarez-Borrego, 2003), tenemos que estos son muy cercanos ya que estos investigadores registraron

Como podemos observar los valores aquí reportados son generalmente mayores a los reportados para las distintas zonas del Golfo de California, sin embargo, debemos considerar que estamos contrastando dos zonas oceanográficamente diferentes y que el fitoplancton costero esta sujeto a fluctuaciones periódicas que modifican su respuesta fisiológica y por ende pueden aumentar o disminuir los parámetros fotosintéticos que caractericen a la comunidad presente (Coté y Platt, 1983), por lo cual no es de extrañar que el período frío favorezca altos valores del

número de asimilación, contrario a lo reportado para las diferentes zonas del Golfo de California (Tabla VII).

Al no existir diferencia significativa entre los valores del número de asimilación entre los diferentes niveles considerados proponemos un valor que represente a toda la zona eufótica durante el período frío ( $11.45 \text{ mg C mg Cl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ).

En lo referente al período cálido los valores aquí registrados son considerablemente menores a los reportados para la parte central y zona de las Grandes Islas del Golfo de California (Tabla VII), mediante esta investigación proponemos un valor de  $1.20 \text{ mg C mg Cl}^{-1} \text{ h}^{-1}$  como representativo de este período. Los altos valores del número de asimilación pueden ser ocasionados por la turbulencia que se presenta en la zona, ya que bajo condiciones de mezcla el aporte de nutrientes a la zona eufótica puede favorecer la proliferación de la comunidad fitoplanctónica (Álvarez-Borrego y Gaxiola-Castro, 1988) especialmente del los estrategas "r" como las diatomeas. Por otro lado al existir una fuerte termoclina en el verano se puede limitar el flujo de nutrientes de las capas profundas hacia la zona eufótica, lo cual afecta el crecimiento fitoplanctónico.

Por lo que respecta a la variabilidad espacial y temporal del parámetro alfa y dadas las diferencias observadas, proponemos un valor representativo para toda la zona eufótica durante el período cálido, así como un valor que representa al nivel superficial durante el período frío y otro que representa a los niveles de 10 y 1% de luz. Los valores aquí presentados están dentro del rango reportado para la parte central del Golfo de California por Valdez-Holguín (1998). La variabilidad de los parámetros fotosintéticos a través del año y su caracterización en dos épocas (período cálido y frío)

es consecuencia de los cambios fisiológicos que experimenta la comunidad fitoplanctónica como proceso de aclimatación a condiciones ambientales diferenciales al ser parámetros susceptibles a variabilidad en el tiempo (Marra, 1980; Coté y Platt, 1983) y por ende también al existir cambios en las características fisicoquímicas del medio (Coté y Platt, 1984; Álvarez-Borrego y Gaxiola-Castro, 1988).

Tabla VIII.- Resumen de los parámetros fotosintéticos ( $\alpha^B$  (mg C (mg Cl $a$ )<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> ( $\mu$  mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)<sup>-1</sup>) reportados para el Golfo de California. Los valores señalados con asterisco son razones de asimilación.

REGION	AUTOR	FECHA	P <sup>B</sup> m	$\alpha^B$
<b>INVIERNO</b>				
ISLAS	Gaxiola-Castro (1984)	8112	8.79(2.38) 6.14(1.61)	0.188(0.042) 0.186(0.056)
ISLAS	Gaxiola-Castro <i>et al.</i> (1995)	9002	1.48(0.47)* 1.64(0.47)*	
ISLAS	Valdez-Holguín (1998)	9503	5.19(1.69) 1.98(0.80)	0.023(0.004) 0.019(0.008)
CENTRO	Valdez-Holguín y Lara-Lara (1987)	8303	4.98(0.36)* 3.88(0.55)*	
CENTRO	Lara-Lara y Valdez-Holguín (1988)	8403	8.67(0.83)* 8.15(0.75)	
CENTRO	Lara-Lara <i>et al.</i> (1993)	8503	3.15(1.31) Promedio	
CENTRO	Gaxiola-Castro <i>et al.</i> (1995)	9002	3.46(1.32)*	

			3.46(0.78)*	
CENTRO	Valdez-Holguín (1998)	9503	9.63(2.41) 3.11(0.68)	0.044(0.010) 0.021(0.006)
<b>TRANSICION</b>				
ISLAS	Gaxiola-Castro (1994)	8511	1.23(0.73) 0.57(0.09)	
ISLAS	Valdez-Holguín (1998)	9511	4.85(1.37) 3.49(0.78)	0.028(0.005) 0.019(0.001)
CENTRO	Bazán-Guzmán (1990)	8411	2.80(0.11)* 2.15(0.73)*	
CENTRO	Gaxiola-Castro (1994)	8511	1.55(0.32) 1.17(0.27)	0.027(0.008) 0.020(0.006)
CENTRO	Valdez-Holguín (1998)	9411	3.28(0.40) 1.50(0.24)	0.13(0.001) 0.006(0.001)
CENTRO	Valdez-Holguín (1998)	9511	3.77(1.23) 3.84(0.58)	0.029(0.005) 0.034(0.011)
<b>VERANO</b>				
ISLAS	Álvarez-Borrego y Gaxiola-Castro (1988)	8206	12.20(0.61) 10.00(2.02)	0.097(0.017) 0.067(0.005)
ISLAS	Millán-Núñez <i>et al.</i> (1993)	8710	9.90(1.79)* Prom. Max.	
ISLAS	Valdez-Holguín (1998)	9508	10.44(2.28) 5.25(0.64)	0.057(0.010) 0.027(0.002)
CENTRO	Valdez-Holguín y Lara-Lara (1987)	8309	9.22(3.23)* 7.05(0.74)*	
CENTRO	Valdez-Holguín (1998)	9508	13.52(3.11) 6.15(1.38)	0.109(0.030) 0.042(0.009)

Tomada de Valdez-Holguín, (1998).

Es importante también tratar en este capítulo el papel que juega el índice de saturación de la luz ( $E_k$ ) ya que es considerado como un excelente indicador de la fotoaclimatación de las poblaciones de microalgas. Gráficamente esta representado en la curva P-E por el punto en el cual se interceptan la pendiente inicial de la curva y el número de asimilación. Fisiológicamente representa la irradiancia requerida para saturar el proceso fotosintético y lograr una productividad máxima (Sakshaug, *et al.*, 1997). Para este indicador si se encontraron diferencias significativas entre los niveles considerados, mas no entre los diferentes meses, razón por la cual proponemos un valor de  $332.61 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Como representativo de la zona superficial; un valor de

189.66  $\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para la zona que recibe el 10% de la PAR y por último un valor de 86.87  $\mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  como representativo del límite de la zona eufótica (1% de la PAR).

A ser la determinación de parámetros fotosintéticos de la comunidad fitoplanctónica una línea de investigación pionera para la Bahía de La Paz, no tenemos la posibilidad de contrastar los valores con otros propios de la zona para poder determinar las posibles fluctuaciones de los mismos de manera interanual.

Mediante estudios de este tipo, Coté y Platt (1984) concluyeron que el estudio sistemático de las relaciones fotosíntesis-irradiancia pueden ser una opción viable para resolver e interpretar las respuestas de la comunidad fitoplanctónica ante la variabilidad ambiental para así entender el funcionamiento del aparato fotosintético bajo diferentes condiciones.

### **3.5.- CONCLUSIONES.**

Los cambios observados en las variables fisicoquímicas condicionan la respuesta fisiológica de la comunidad fitoplanctónica. De esta forma durante el periodo cálido se registraron los valores menores de  $P_m^B$ , mientras que los máximos se asociaron al periodo frío sin presentarse diferencia significativa entre los diferentes niveles muestreados. Con base en estos resultados proponemos como valor promedio representativo de este parámetro para el periodo cálido 1.20  $\text{mg C mg Cl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ , mientras que para el periodo frío un valor de 11.45  $\text{mg C mg Cl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ .

Con relación al coeficiente máximo de utilización de la luz se presentó un comportamiento similar al de  $P_m^B$  con relación a la variabilidad temporal (cálido-frío) y proponemos un valor promedio de  $0.007 \text{ mg C mg Cl}^{-1} \text{ h}^{-1} \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  el cual representa al periodo cálido. Para la temporada fría se observó diferencia significativa entre el nivel superficial al ser contrastado con los niveles de 10 y 1% de luz. Por esta razón proponemos un valor promedio de  $0.04 \text{ mg C mg Cl}^{-1} \text{ h}^{-1} \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  que representa al nivel superficial y uno de  $0.08 \text{ mg C mg Cl}^{-1} \text{ h}^{-1} \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  como representativo de los los niveles de 10 y 1% de la irradiancia.

El parámetro de saturación de la luz no presentó diferencia significativa a través del tiempo, sin embargo se observó diferencia significativa entre cada uno de los niveles de luz considerados. Por tal razón proponemos 232, 190 y  $86 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  como valores promedio representativos de los niveles de 100, 10 y 1% de luz respectivamente.

#### 4.0.- LITERATURA CITADA.

-  Agustí, S., S. Enriquez, H. Frost-Chrstensen, K. Sand-Jensen y C.M. Duarte., 1994. Light harvesting among photosyntetic organisms. *Func. Ecol.* 8: 273-279.
-  Álvarez-Arellano, A.D., H. Rojas-Soriano y J.J. Prieto-Mendoza., 1997. Geología de la Bahía de La Paz y áreas adyacentes. En Urbán-Ramírez, J. y M. Ramírez-Rodríguez (eds) La Bahía de La Paz investigación y conservación. U.A.B.C.S. 345 pp
-  Álvarez-Borrego, S. y G. Gaxiola-Castro. 1988. Photosinthetic parameters of the nothern Gulf of California phytoplankton. *Continental Shelf Res.* 8 37-47 pp.

- 📖 Alvarez-Borrego, S. y R. Lara-Lara., 1991. The physical enviromental and primary productivity of the Gulf of California. En: Simoneit B.R.T. y Drophin J.P. (eds) The Gulf and peninsular province of the Californias. *Am. Assoc. Petr. Geol. Memoir.*, 555-567 pp.
- 📖 Anónimo., 1982. Omega Chart No. 21120. Bahía Magdalena to La Paz. Defense Mapping Agency Hydrographic Topographic Center. Washington, D.C. U.S.A.
- 📖 Anónimo., 1985. Carta de climas de La Paz. Secretaría de Programación y Presupuesto. Dirección de Geografía del Territorio Nacional, México.
- 📖 Babin, M, A. Morel y R. Gagnon., 1994. An incubator designed for extensive and sensitive measurements of phytoplankton photosynthetic parameters. *Limnol. Oceanogr.* 39(3) 694-702.
- 📖 Balech, E. 1988. Los Dinoflagelados del Atlántico Sudoccidental. *Pub. Especial Inst. Español de Oceanogr.*, No. 1, 88. 310 pp.
- 📖 Bandán-Dangón, A., C.J. Koblinsky y T. Baumgartner. 1985. Spring and summer in the Gulf of California: Observations of surface thermal patterns. *Oceanol. Acta.* 8:13-22 pp.
- 📖 Behrenfeld, M.J. y P.G. Falkowski., 1997 A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models. *Limnol. Oceanogr.* 42:7 1479-1491 pp.
- 📖 Berman-Frank, I., J.T. Cullen., Y. Shaked, R.M. Sherrell y P.G. Falkowski., 2001. Iron availability, cellular iron quotas, and Nitrogen fixation in *Trichodesmium*. *Limnol. Oceanogr.* 46(6) 1249-1260)
- 📖 Bernal, G., P. Ripa y J.G. Herguera., 2001. Variabilidad oceanografica y climática en el bajo Golfo de California: influencias del trópico y Pacifico norte. *Cienc. Mar.* 27 (4) 595-617 pp.
- 📖 Bidigare, R.R., J. Marra., T.D. Dickey., R. Iturriaga., K.S. Baker., R.C. Smith y H. Pak., 1990. Evidence for phytoplankton sucesion and chromatic adaptation in the sargasso sea during spring 1985. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 60: 113-122.
- 📖 Blankley, W.F., 1973. Toxic and inhibitory materials associated with culturing. 207-229. En: J.R. Stein (ed), Handbook of phycopological methods. Cambridge.
- 📖 Bogis, P., 1974. Ecologie du plancton marin. Tome I. Le phytoplancton. Másson et Cie, editeurs. 196 pp.

- 📖 Brown, J.; A. Colling; D. Park; J. Phillips; D. Rhothey y J. Wright., 1989. Light and sound in seawater. En: Bearman, G. (De) Seawater: its composition, properties and behaviour. 165 pp.
- 📖 Bustillos-Guzmán, J.J. y E. Olivares-González., 1986. Fitoplancton en tres ecosistemas de manglar de la Bahía de La Paz, B.C.S., México. II Producción primaria bruta, neta y respiración. *An. Inst. Cienc. Del Mar y Limnol.* 13(3):307-312.
- 📖 Canino-Herrera, S.R., G. Gaxiola-Castro y J.A. Segovia-Savala. 1990. Efectos de procesos físicos sobre la variación de la clorofila, cestón y productividad primaria en la ensenada Norte de Bahía de los Angeles (verano de 1986). *Cienc. Mar.* 16 (2) 67-85 pp.
- 📖 Calijuri, M.C., A.C.A. Dos Santos y S. Jati., 2002. Temporal changes in the phytoplankton community structure in a tropical and eutrophic reservoir (Barra Bonita, S.P.-Brazil). *Jour. Plank. Res.* 24 7 617-634.
- 📖 Chang, F.H., J. Zeldis, M. Gall y J. Hall., 2003. Seasonal and spatial variation of phytoplankton assemblages, biomass and cell size from spring to summer across the north-eastern New Zealand continental shelf. *Jour. Of Plank. Res.* 25:7 737-758 pp.
- 📖 Cohen, y L.I. Gordon., 1978. Nitrous oxide in the oxygen minimum layer of the eastern tropical North Pacific: evidence for its consumption during denitrification and possible mechanisms for its production. *Deep-Sea Res.*, 25 509-524.
- 📖 Ciotii, M.A, M.R. Lewis y J.J. Cullen., 2002. Assessment of the relationships between dominant cell size in natural phytoplankton communities and the spectral shape of the absorption coefficient. *Limnol. Oceanogr.* 47(2) 404-417 pp.
- 📖 Cloern, J.E., 1996. Phytoplankton blooms dynamics in coastal ecosystems a review with some general lessons from sustained investigations of San Francisco Bay (California, USA). *Rev. Geophys.* 34: 127-168 pp.
- 📖 Contreras-Espinosa, F., 1993. Ecosistemas costeros mexicanos. Primera edición. U.A.M. 415 pp.
- 📖 Cortés-Lara, M.C., S. Alvaréz-Borrego y A.D. Giles-Guzmán., 1999. Efecto de la mezcla vertical sobre la distribución de nutrientes y fitoplancton en dos regiones del Golfo de California, en verano. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 49: 1-14.
- 📖 Coté, B. y T. Platt., 1983. Day-to-day variations in the spring-summer photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 28:320-344.

- 📖 Coté, B. y T. Plattt., 1984. Utility of the lighth-saturation curve as an operational model for quantifying the effects of environmental conditions on phytoplankton photosynthesis. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 18:57-66.
- 📖 Cruz-Orozco, R., A. Mendoza-Maravillas y C. Martínez-Noriega., 1989. Profundidades y formas de la Bahía de La Paz. Geonotas No. 1 U.A.B.C.S. México.
- 📖 Cruz-Orozco, R., C. Martínez-Noriega y A. Mendoza-Maravillas., 1996. Batimetría y sedimentos de la Bahía de La Paz, B.C.S., México. *Oceánides* 11(1):21-27.
- 📖 Cullen, J.J., X. Yang y H.L. McIntyre., 1992. Nutrient limitation and marine photosynthesis. En Falkowski, P.G. y A.D. Woodhead. Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea. Plenum Press, New York 68-88.
- 📖 Cupp, E.E., 1943. Marine plankton diatoms of the West Coast of North-América. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.*, 5:1-238.
- 📖 Dawes, C.J., 1986. Botánica marina. Primera edición. editorial Limusa, S.A. de C.V. México, D.F. 673 pp.
- 📖 DeBaar, H.J.W., 1994. Von Liebig's law of minimum and plankton ecology (1889-1991). *Prog. Oceanogr.* 33 347-386.
- 📖 Dera, J., 1995. Underwater irradiance as factor affecting primary production. Polish Academy of sciences.
- 📖 De Silva-Dávila, R: y J.R. Palomares-García., 2002. Distributional patternof the euphausiid community in Bahía de La Paz, B.C.S., México. Contributions to the study of east Oacific crustaceans. 1 109-125 pp.
- 📖 Des Abbayes, H., M. Chadeaud; J. Feldmann; Y. De Ferré; H. Gausen; P. Grassé; A.R. Prévot., 1989. Botánica vegetales inferiores. Segunda edición. Editorial Reverté, S.A. España. 748 pp.
- 📖 Diehl, S., 2002. Phytoplankton, light and nutrients in a gradient of mixing depths: Theory. *Ecol.* 83:386-398.
- 📖 Diehl, S., S. Berger, R. Ptacnik y A. Wild., 2002. Phytoplankton, light, and nutrients in a gradient of mixing depths: field experiments. *Ecol.* 83(2) 399-411 pp.
- 📖 Dobs, F.C., 1981. Comunity ecology of a shallow subtidal sand flat, whit emphasis on sediment reworking by *Clymenella torquata* (Polychaeta: Maldenidae). M.S. Tesis. University el Connecticut. Storrs. Connecticut. 100 pp.

- 📖 Dugdale, R.C. y J.J. Goering., 1967. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Ocean.* 23:196-206.
- 📖 Dubinsky, Z., 1992. The functional and optical cross section of phytoplankton photosynthesis: In: Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea. P.G. Falkowski and A. Woodhead, eds. Plenum Press. New York, 31-46 pp.
- 📖 Escoubas J., M. Lomas, J. LaRooche y P. Falkowski., 1995. Light intensity regulation of cab gene transcription is signaled by the redox state of the plastoquinone pool. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 92: 10237-10241.
- 📖 Falkowski, P.G., 1983. Light shade adaptation in a vertical mixing of marine phytoplankton. *Plant Physiology*, 66: 592-595.
- 📖 Falkowski, P.G., K. Wyman, A.C. Ley y D.C. Mauzerall., 1986. Relationship of steady-state photosynthesis to fluorescence in eucaryote algae. *Biochimica et biophysica acta* 849 183-192 pp.
- 📖 Falkowski, P.G. y J. La Roche., 1991. Acclimation to spectral irradiance in algae. *J. Phycol.*, 27: 8-14.
- 📖 Falkowski, P.G., R.M. Greene y J. Geinder., 1992. Physiological limitations on phytoplankton productivity in the ocean. *Oceanography.* 5:2 84-91.
- 📖 Falkowski, P.G. y J.A. Raven., 1997, *Aquatic Photosynthesis.* Blackwell Science. 375 pp.
- 📖 Figueiras, F.G. y B. Arbones., 1999. Implications of bio-optical modeling of phytoplankton photosynthesis in Antarctic waters: Further evidence of no light limitation in the Bransfield Strait. *Limnol. Oceanogr.* 44:7 1599-1608.
- 📖 Fogg, G.E., 1986. Picoplankton. *Proc. R. Soc. Lond. B* 228: 1-30..
- 📖 García-Pamanes, J., 1981. El fitoplancton de la porción oriental de la Bahía de La Paz, B.C.S., durante primavera y verano. VII Simposio Latinoamericano sobre Oceanografía Biológica. Acapulco Guerrero, Mexico.
- 📖 Gardner, W.D., I.D. Walsh y M.J. Richardson., 1993. Biophysical forcing of particle production and distribution during a spring bloom in the North Atlantic. *Deep Sea Res. II* 40: 171-195.
- 📖 Gaxiola-Castro, G. Y S. Alvarez-Borrego., 1986. Photosynthesis-Irradiance relationship for winter phytoplankton in Pacific waters off México. *Oceanol Acta*, 9: 497-501.

-  Gaxiola-Castro, G., 1994. Efecto de algunos procesos físicos sobre la fisiología y la productividad del fitoplancton marino. Tesis Doctoral. CICESE. 146 pp.
-  Gilbert, P.M., 1998. Interactions of top-down and bottom-up control in planktonic nitrogen cycling. *Hydrobiologia*, 363 1-12 pp.
-  Gilmartin, M. y N. Revelante., 1978. The phytoplankton characteristics of the barrier island lagoons of the Gulf of California. *Est. Coast. Mar. Sci.* 7:29-42.
-  Harris, G.P., 1986. Phytoplankton Ecology. Structure, Function and Fluctuation. Chapman and Hall. 384 pp.
-  Hasle, G.R., 1978. Using the inverted microscope. En: Sournia A. (ed.). Phytoplankton manual. UNESCO. Paris. 191-196. Pp.
-  Holm-Hansen y E. Walter Helbling., 1995. Técnicas para la medición primaria en el fitoplancton. En: Alveral, K, M.E. Ferrario, E.C. Oliveira y E. Sar (eds) Manual de métodos ficológicos. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
-  Huisman, J. y F.J. Weissing., 1995. Competition for nutrients and light in a mixed water column: A theoretical analysis. *Am. Nat.* 147:356-564.
-  Hustedt, F., 1930. Bacillariophyta En: Pasher, A. Die Susswasser-Flora Mitteleuropas. Otto Koeltz Science Pub. W. Germany 466 pp.
-  Hustedt, F., 1959. Die Kieselalgen Deutschlands, Oesterreichs under Schweiz. En: L. Raberhorst (ed.), Kryptogamen-Flora. Band VII, P. I-II. Johnson Rep. Co., N.Y., 845 pp.
-  Hutchinson, G.E., 1961. The paradox of the plankton. *Amer. Nat.* 95:137-145.
-  Jacquet, S., L. Prieur, C. Avois-Jacquet, J.F. Lennon y D. Vaultot., 2002. Short-timescale variability of picophytoplankton abundance and cellular parameters in surface waters of the Alboran Sea (western mediterranean). *Jour. Plak. Res.* 24:7 635-651.
-  Jassby, A.D. y T. Platt., 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 21: 540-547.
-  Jeffry, S.W. y M. Vesk., 1997. Introduction to marine phytoplankton and their pigment signatures. En: Jeffry, S.W; R.F.C. Mantoura y S.W. Wright (Eds), 1997. Phytoplankton pigments in oceanography. UNESCO. 661 pp.

- 📖 Jeffry, S.W. y R.F.C. Mantoura., 1997. Development of pigment methods for oceanography: SCOR-supported working groups and objectives. En: Jeffry, S.W; R.F.C. Mantoura y S.W. Wriarth (Eds)., 1997. Phytoplankton pigments in oceanography. UNESCO. 661 pp.
- 📖 Jiménez-Illescas A.R., 1983. Aplicación de un modelo hidrodinámico numérico a la Ensenada de La Paz, B.C.S. Tesis de Maestría. CICESE Ensenada, B.C.
- 📖 Jiménez-Illescas A.R., M. Obeso-Nieblas., M. Alatorre-Mendieta y S. Troyo-Diequez., 1994. Hidrología de la Bahía de La Paz. *Oceanol.* 1(2):115-131.
- 📖 Jiménez-Illescas A.R., M. Obeso-Nieblas y D.A. Salas de León., 1997. Oceanografía física de la Bahía de La Paz, B.C.S. En Urbán-Ramírez, J. y M. Ramírez-Rodríguez (eds) La Bahía de La Paz investigación y conservación. U.A.B.C.S. 345 pp.
- 📖 Kahru, M. y B.G. Mitchell., 1998. Spectral reflectance and absorption of a massive red tide off southern California. *J. Geophys. Res.* 103:149:157 pp.
- 📖 Kirk, J.T.O., 1994. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Second edition. Cambridge University Press.
- 📖 Klemm, E.B., S.A. Reed, F.M. Pottenger III, Ch. Porter y T.W. Speitel., 1995. The living ocean. HMSS, Hawaii Marine Science Studies. Curriculum Research and Development Group.
- 📖 Lavaniegos, B.E. y D. López-Cortés., 1997. Fatty acid composition and community structure of plankton from the San Lorenzo Channel, Gulf of California. *Est. Coast. Shelf Sci.* 45:845-854.
- 📖 Lasker, R., 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fish Bull.* . U.S. 73:453-462.
- 📖 Levin, S.A. y L.A. Segel., 1976. Hypothesis for origin of plankton patchiness. *Nature*, 259, 659.
- 📖 Lewis, M.R. y J.C. Smith., 1983. A small volume, short-incubation-time method for measurement of photosynthesis as a function of incident irradiance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 13:99 99-102 pp.
- 📖 Ley, A.C., 1980. The distribution of absorbed light energy for algal photosynthesis. En P.G. Falkowski (ed), Primary productivity in the sea, Plenum Press, New York, 59-82.

- 📖 Licea-Durán, S., 1974. Sistemática y distribución de diatomeas de la Laguna de Agiabampo, Son./Sin., México. *An. Centro Cienc. del Mar. y Limnol.*, U.N.A.M. 1:99-157.
- 📖 Lloyd, M. y R.S. Ghelardi., 1964. A table for calculation the "equitability" component of the species diversity. *J. Anim. Ecol.*, 33:217-225.
- 📖 Lindholm, T., 1992. Ecological role of depth maxima of phytoplankton . *Ergeb. Limnol.* 35: 33-45.
- 📖 Lone, T. M. y K. Richardson., 2003. Vertical microscale patchiness in nano-and microplankton distributions in a stratified estuary. *Jour. Plank. Res.* 25:7 783-797 pp.
- 📖 Lohrenz, S.E., 1993. Estimation of primary production by the simulated *in situ* method. ICES mar. Sci. Symp., 197: 159-171.
- 📖 Ludwing, A. J. y James F. Reynolds., 1988. Statical Ecology. "A Wiley-Interscience publication". U.S.A. 337 pp.
- 📖 Malone, T.C. 1980. Size fractionated primary productivity of marine phytoplankton. In P.G. Falkowski (ed), primary productivity in the sea. Plenum Press, New York, 301-320 pp.
- 📖 Mann, K.H. y J.R.N. Lazier., 1996. Dynamics of marine ecosystems. Blackwell Scientific Publications. 466 pp.
- 📖 Margalef, R., 1978. Life-Forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta* 1, 493-509.
- 📖 Marra, J. 1980. Vertical mixing and productivity. In Primary productivity in the sea. Falkowski P.G. Ed. Plenum press, New York 121-137 pp.
- 📖 Marrero, L., 1978. La tierra y sus recursos. Una nueva geografía general visualizada. Publicaciones Cultural S.A. 395 pp.
- 📖 Martin, J.H., 1991. Liebig 's Law and the greenhouse. *Oceanography.* 4, 25-55.
- 📖 Martin, J.H. y S.E. Fitzwater., 1988. Iron deficiency limits phytoplankton growth in the north-east Pacific subartic. *Nature* 331: 341-343.
- 📖 Martínez-López, A., R. Cervantes-Duarte, A. Reyes-Salinas y J.E. Valdéz-Holguín. 2001 Cambio estacional de clorofila a en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. *Hidrobiológica* 11(1) 45-52.

- 📖 McIntire, C.D. Y W.S. Overton. 1971. Distributional patterns in assemblages of attached diatoms from Yaquina Estuary, Oregon. *Ecology*. 52:758:777.
- 📖 Millán-Núñez, R., R. Cajal-Medrano, E. Santamaría del Angel y E. Millán-Núñez., 1993. Productividad primaria y clorofila *a* en la parte central del Golfo de California (otoño de 1987). *Cienc. Mar*. 19:1 29-40
- 📖 Mobley, C.D., 1994. Light and water Radiative transfer in natural water. Academic Press. 592 pp.
- 📖 Molina-Cruz, A., 1986. Evolucion oceanografica de la Boca del Golfo de California. An. Inst. Cien. Del Mar y Limnol. , UNAM 13(2) 95-120 pp.
- 📖 Monreal-Gómez, M.A., A. Molina-Cruz y D.A. Salas-de Leon., 2001. Water masses and cyclonic circulation in Bay of La Paz, Gulf of California, during june 1998. *Jour. Mar. Syst.* 30:305-315.
- 📖 Montes-Hugo, M.A. y S. Alvarez-Borrego., 2003. Spatial variation of photosyntetic parameters of phytoplankton in a subtropical coastal lagoon. *Est. Coast. And Shelf Sci.* 56 517-525.
- 📖 Morel, A., 1997. Concecuenes of a Synechococcus bloom upon the optical properties of oceanic (case 1) waters. *Limnol. Oceanogr.* 42: 1746-1754.
- 📖 Morris y P. Riley., 1963. *Anal. Chim. Acta.* 29:272.
- 📖 Murillo-Jiménez, J., 1987. Algunas caracteriisticas paleocenograficas y cuerpos de agua inferidos a partir del registro paleontológico (Radiólaria) en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. Tesis de licenciatura. U.A.B.C.S. 70 pp.
- 📖 Murray, D. y H. Schrader., 1983. Distribution of silicoflagellates in plankton and core type samples from the Gulf of California . *Mar. Micropaleont.*, 7:517-539.
- 📖 Neill, W.E., 1994. Spatiall and temporal scaling and the organization of limnatic communities. 189-231 pp. en P.S. Giller, A. G. Hildrew, y D.G. Raffaelli (eds), *Acuatic ecology: Scale, pattern and process.* Blackwell Scientific.
- 📖 Nienhuis, J.H.- 1982. Phytoplankton characteristics in the southern part of the Gulf of California. CIBCASIO. 6 152-168 pp.
- 📖 Nona, S., R. Agawin, C.M. Duarte y S. Agustí., 2000. Nutrient and temperature control of picoplankton biomass and production. *Limnol. Oceanogr.* 45:3 591-600.

- 📖 Obeso-Nieblas, M., 1986. Propagación de la constituyente de la marea en la Bahía de La Paz, B.C.S., México, mediante un modelo bidimensionalhidrodinámico numérico. Tesis de Maestría , CICIMAR-IPN 123 pp.
- 📖 Obeso-nieblas, M. y A.R. Jiménez-Illescas. 1989. Propagación de la constituyente M2 de la marea en la Bahía de La Paz, B.C.S., México, mediante un modelo bidimensional hidrodinámico numérico. *Inv. Mar.* 4:2 241-256 pp.
- 📖 Padisák, J, C.S. Reynolds y U. Sommer (eds)., 1993. Intermediate disturbance hypóth in phytoplankton ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.esis
- 📖 Parsons, T.R., Y. Maita y C.M. Lalli., 1984. A manual the chemical y biological methods for seawater analysis . Pergamon Press. 173 pp.
- 📖 Pelegrí, J.L., I. Alonso y J. Arístegui., 2001. The ocean, our climate and the earth`s health.Sci. Mar. 65(1):3-5.
- 📖 Peña, M.A., M.R. Lewis y W.G. Harrison., 1990. Primary productivity and size structure of phytoplankton biomasson a transect bb the equator at 135°W in the Pacific Ocean. *Deep-Sea Res.* 37:295-315.
- 📖 Pérez, G., 1988. El viento superficial en el Noroeste de México” Instituto de Geografía. Bol. N. 18. UNAM. Méxici, D.F. 31-49 pp.
- 📖 Pesantes, F., 1978. Dinoflagelados del Golfo de Guayaquil. *Bol. Inst. Oceanogr. de la Armada.* Pub. INOCAR 2(2): 1-98.
- 📖 Phlips, E.J., S. Badylak y T. Grosskopf., 2002. Factors affecting the abundance of phytoplankton in a restricted subtropical lagoon, the Indian River Lagoon, Florida, USA. *Estuar. Coast. And Shelf Sci.* 55 385-402.
- 📖 Pielou, E.C., 1969. An introduction to mathematical ecology. Wiley-Interscience, New York. 286 pp.
- 📖 Platt, T. y A.D. Jassby., 1976. The relationship between photosynthesis and lighth for natural assemblagesof coastal marine phytoplankton. *J. Phycol.* 12:421-430.
- 📖 Platt, T., D.V. Subba Rao y B. Irwin., 1983. Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean. *Natre.* 301 702-704.
- 📖 Prezelin, B.B., 1981. Light reactions in photosynthesis. En Platt, T. (ed) Physiologicalbases of phytoplankton ecology. *Can Bull. Fish Aquat. Sci.* 210 pp 1-43.
- 📖 Rabinowitch, E. y Govindjee., 1969. Photpsynthesis. Wiley.

- 📖 Reyes-Salinas, A., 1999. Factores que controlan la productividad primaria en la Bahía de La Paz, B.C.S. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. 122 pp.
- 📖 Reynolds, C.S., 1987. The response of phytoplankton communities to changing light environments. *Schweizerische. Zeitschrift fur Hydrologie*. 49: 220-236.
- 📖 Reynolds, C.S., B.M. Gafrey y C. Butterwick. (1983). Some effects of artificial mixing on the dynamics of phytoplankton populations in a large limnetic enclosures. *Journ. Plank. Res.* 5:203-234.
- 📖 Reynolds, C.S., 1988., Functional morphology and the adaptative strategies of freshwater phytoplankton: En: Sandgren, C.D. (ed), Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press. 388-434 pp.
- 📖 Riley, J.P. y R. Chester., 1989. Introducción a la química marina. AGT Editor, S.A. Primera edición. México, D.F. 459 pp.
- 📖 Robles-Gil Mestre, S.M., 1998. El clima en la ciudad de La Paz, B.C.S. Universidad Autonoma de México. Tesis de Maestría. 233 pp.
- 📖 Roden, G.I, 1964. Oceanographic aspects of the Gulf of California . En: Van Andel T.H. y G.G. Shor. (Eds) Marine Geology of the Gulf of California. *Am. Ass. Petrol. Geol. Bull.* 38-58)
- 📖 Roden, G.I. y G.W. Groves., 1959. Recent Oceanographic Investigation in the Gulf of California: sears foundation. *Jour. Mar. Res.*, 18(1):10-35.
- 📖 Rune, E.S., M. Dybwad, O. Frette y K. Lotsberg., 2003. New aspects of migratory behavior of phytoplankton in stratified waters: Effects of halocline streng and light on tetraselmiis sp. (Prasinophyceae) in an artificial water column. *Limnol. Oceanogr.* 48:3 1202-1213.
- 📖 Sakshaug, E; A. Bricaud; Y. Dandonneau; P.G. Falkowski; D.A. Kiefer; L. Legendre; A. Morel; J. Parslow y M. Takahashi., 1997. Parameters of photosynthesis: definitions, theory and interpretation of results. *Jour. of Plank. Res.* 19(11)1637-1670.
- 📖 Schrader, H., N. Piasias, y G. Cheng., 1986. Seasonal variation of silicoflagellates in phytoplankton and varved sediments in the Gulf of California. *Mar. Micropaleontol.*, 10:207-233.
- 📖 Schiller. J., 1933. Dinoflagellates (Peridineae) in monogrphischer Behandlung teil 2. En: Rabenhorsts Kryptogamen-Flora, Leipzig, 10:1-598.

- 📖 Sharples, J., C.M. Moore, T.P. Rippeth, P. M. Holligan, D.J. Hydes, N.R. Fisher y H. Simpson., 2001. Phytoplankton distribution and survival in the thermocline. *Limnol. Oceanogr.* 46(3) 486-496.
- 📖 Signoret, M. Y H. Santoyo., 1980. Aspectos ecológicos del plancton de la Bahía de La Paz, Baja California sur. *An. Centro Cienc. del Mar y Limnol.* 7(2):217-248.
- 📖 Simpson, J.H. y J.R. Hunter., 1974. Fronts in the irish Sea. *Nature*, 250, 404-406.
- 📖 Smayda, T.J., 1980. Phytoplankton species sucesions . En *The physiological Ecology of phytoplankton* (Ed. I. Morris.) *Stud. Ecol.* 7, 493-570.
- 📖 Smetacek, V. y U. Passow., 1990. Spring bloom initiation and Sverdrup ´s critical depths model. *Limnol. Oceanogr.* 35:228-234.
- 📖 Smith, R.C., B.B. Prézelin., R.R. Bidigare y K.S. Baker., 1989. Bio-optical modeling of photosynthetic production in coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* 34(8) 1524-1544.
- 📖 Spinrad, R.W., K.L. Carder y M.J. Perry., 1994. *Ocean Optics*. Oxford University Press. 283 pp.
- 📖 Steele, J.H. y E.W. Henderson., 1981. A simple plankton model . *Am. Nat.* 117 676-691.
- 📖 Steemann-Nielsen, E., 1952. The use of radió-active carbon (<sup>14</sup>C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Explor. Mer.* 18:117-140.
- 📖 Steeman-Nielsen., 1984. *Marine photosynthesis*. Pergamoon Press.
- 📖 Steemann-Nielsen, E., 1975. *Marine photosynthesis with special en emphasis on the ecological aspects*. Elsevier, Amsterdam 141 pp.
- 📖 Stramski, D. y D.A. Kiefer., 2001. Modeling the inherent optical properties of the ocean based on the detailed composition of the planktonic community. *Appl. Opt.* 40: 2929-2945.
- 📖 Sundström, B.G., 1986. The marine diatom genus *Rhizosolenia*. A new approach to the taxonomy. Ph.D. Tesis Lund Univ., Sweden, 245 pp.
- 📖 Taylor, F.J.R., 1976. Dinoflagellates from the International Indian Ocean Exhibition. A report on material collected by the R. VF. "Anton Bruun" 1963-1964. *Bib. Bot.* 132:1-134, pl 1-46.

- Thunell, C.R., C. Pride, P. Ziveri, F. Muller-Karger, C. Sancetta y D. Murray., 1996. Plankton response to physical forcing in the Gulf of California *Journ. Plank. Res.* 18(11) 2017-2026 pp.
- Tilzer, M.M., 1989. Distinction between light mediated and light-independent variation in phytoplankton production rates. En Production and pathway of freshly produced organic matter within the pelagic zone. Ed. By M.M. Tizler. *Hydrobiología*, 173: 135-140.
- Tilzer, M.M., C. Hase e I. Conrad., 1993. Estimation of *in situ* primary production from parameters of the photosynthesis-light curve obtained in laboratory incubators. *ICES mar. Sci. Symp.*, 197: 181-195.
- Tokarev, Y.N., R. Williams y S.A. Piontkovski., 1999. Identification of micro-scale structure of plankton communities of the Black and Ionian Seas by their bioluminescence characteristics. *Hydrobiología*, 393 163-167 pp.
- Turpin, D.H., 1991. Effects of organic N availability on algal photosynthesis and carbon metabolism. *J. Phycol.*, 27: 14-20.
- Valdez-Holguín, J.E. 1998. Variabilidad de los parámetros fotosintéticos del fitoplancton en función a la climatología de la zona eufótica. CICESE, Ensenada, B.C. Tesis Doctoral. 170 pp.
- Valdez-Holguín, J.E. y J.R. Lara-Lara., 1987. Productividad primaria en el Golfo de California efectos del evento El Niño 1982-1983. *Cienc. Mar.* 13(2): 34-50.
- Valiela, I., 1995. Marine ecological processes. Springer-Verlag. New York, U.S.A. 546 pp.
- Verdugo-Díaz, G., 1997. Cambios estacionales del fitoplancton y de la composición bioquímica del material orgánico particulado en Bahía Concepción, B.C.S. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. 100 pp.
- Villaseñor-Casales, A., 1979. Distribución vertical de la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en la Bahía de La Paz, Baja California Sur, durante la primavera de 1976. *CalCOFI Rep.* 20:146-149.
- Walsh, P. y L. Legendre., 1983. Photosynthesis of natural phytoplankton under high frequency light fluctuations simulating those induced by sea surface waves. *Limnol. Oceanogr.* 28:4 688-697 pp.
- Webb, W.L.M., M. Newton y D. Starr., 1974. Carbon dioxide exchange of *Alanus rubra*: A mathematical model: *Oecologia* 17: 281-291.

-  Weithoff, G., N. Walz y U. Gaedke., 2001. The intermediate disturbance hypothesis-species diversity or functional diversity. *Jour. Plank. Res.* 23(10) 1147-1155.
-  Wetzel, R.G., 1983. Limnology. Second edition. Saunders College Publishing, Philadelphia, Pennsylvania, USA.
-  Williams, R.G. y M.J. Follows., 2003. Physical transport of nutrients and the maintenance of biological production. En M.J.R. Fasham (ed) *Ocean Biogeochemistry*. Springer. 297 pp.
-  Yentsch, C.S., 1963. Primary production. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 1 157-175 pp.
-  Yentsch, C.S., 1965. The relationship between chlorophyll and photosintetic carbon production with reference to the measurements of decomposition products of chloroplastic pigments. *Proc. I.B.P. Symp. Primary production acuatic environments*. Mem. Ist. Nal. Idrobiol.
-  Zbigniew, K. y P.G. Falkowski., 1993. Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis in situ. *Limnol. Oceanogr.* 38(8) 1646-1665 pp.