

**TESIS DEFENDIDA POR**  
*José Luis Peña Manjarrez*  
**Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ**

---

*Dr. Gilberto Gaxiola Castro*  
*Director del Comité*

---

*Dra. M. del Pilar Sánchez Saavedra*  
*Miembro del Comité*

---

*Dr. Javier Helenes Escamilla*  
*Miembro del Comité*

---

*Dr. José Bustillos Guzmán*  
*Miembro del Comité*

---

*Dr. Ernesto García Mendoza*  
*Miembro del Comité*

---

*Dr. Luis Eduardo Calderón Aguilera*  
*Coordinador del Programa de Posgrado*  
*en Ecología Marina*

---

*Dr. David Hilario Covarrubias Rosales*  
*Director de Estudios de Posgrado*

*Octubre de 2008*

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR  
DE ENSENADA**



---

**PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS  
EN ECOLOGÍA MARINA**

---

**ECOLOGÍA DE DINOFLAGELADOS PRODUCTORES DE FLORECIMIENTOS EN LA  
BAHÍA DE TODOS SANTOS, BAJA CALIFORNIA.**

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de  
DOCTOR EN CIENCIAS

Presenta:

**JOSÉ LUIS PEÑA MANJARREZ**

Ensenada, Baja California, México, Octubre de 2008.

**RESUMEN** de la tesis de José Luis Peña Manjarrez, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de DOCTOR EN CIENCIAS en Ecología Marina. Ensenada, Baja California. Octubre de 2008.

**“Ecología de Dinoflagelados Productores de Florecimientos en la Bahía de Todos Santos”**

Resumen aprobado por:

---

Dr. Gilberto Gaxiola Castro  
Director de Tesis

**Resumen**

Los Florecimientos Algales Nocivos (FANs) son un problema complejo en los ecosistemas costeros. La Bahía de Todos Santos (BTS) presenta florecimientos recurrentes de dinoflagelados, pero se desconocen los factores ambientales que controlan los procesos y mecanismos de estos eventos. Los resultados de este trabajo muestran que *Lingulodinium polyedrum* y *Scrippsiella trochoidea* producen quistes de reposo durante los florecimientos, con un enquistamiento masivo a final de verano y/o principio de otoño. La variación temporal en las abundancias de hipnocigotos en los sedimentos tiene relación significativa ( $r^2=0.48$ ,  $p<0.01$ ,  $\alpha=0.05$ ) con la temperatura superficial del agua, la concentración de fosfatos inorgánicos disueltos y las horas de luz. Las máximas abundancias de hipnocigotos se encuentran en los sedimentos finos de los sitios nombrados como Arroyo El Gallo, Puerto Interior y Rincón de Ballenas. Estas localidades funcionan como “semilleros” que pueden aportar hasta  $1.617 \times 10^6$  quistes viables  $m^{-2}$  de *L. polyedrum*, cantidad suficiente para iniciar un nuevo florecimiento de primavera en la franja costera de la BTS. Se registró la presencia de hipnocigotos de especies potencialmente tóxicas de los géneros *Alexandrium*, *Gymnodinium* y *Karenia*. Los florecimientos de dinoflagelados en la BTS presentaron un patrón de sucesión similar al modelo de tolerancia descrito por Conell y Slatyer (1977), con un ciclo anual recurrente caracterizado por la presencia de *C. furca* y *P. micans* al inicio de primavera cuando la temperatura superficial fue de  $17.0^\circ C$  a  $17.5^\circ C$ . En la etapa avanzada de la sucesión estas especies fueron desplazadas por *L. polyedrum* que dominó la comunidad cuando la temperatura fue de  $17.0^\circ C$  a  $22.5^\circ C$ . Los factores que controlan los florecimientos de dinoflagelados ( $r^2=0.55$ ,  $\alpha=0.05$ ,  $p^{***}$ ,  $n=540$ ) en la BTS son las horas de luz, irradiancia PAR, temperatura superficial y concentración de fosfatos inorgánicos disueltos. El análisis de correlación cruzada presentó altos coeficientes ( $r=0.58$ ,  $\alpha=0.05$ ,  $p^{***}$ ) de las abundancias de dinoflagelados en primavera con la intensidad de las lluvias invernales. El análisis de componentes principales muestra que los factores físicos (temperatura, horas de luz, PAR y dirección del viento) y químicos (fosfatos inorgánicos disueltos) explican el 52% de la varianza en las abundancias de dinoflagelados. Durante los florecimientos se pueden registrar abundancias de  $12 \times 10^6$  cel  $L^{-1}$ . En cultivos estacionarios se obtuvo la  $\mu_{max} = 0.74 d^{-1}$  para *L. polyedrum* ( $100 \mu mol$  cuanta  $m^{-2} s^{-1}$ ,  $20^\circ C$ ,  $f/2$ ,  $16:8$ ). Las mediciones *in situ* durante un florecimiento indican que la comunidad de dinoflagelados tiene valores promedio de:  $P_m^B = 2.71 mgC (mgChla)^{-1} h^{-1}$ ,  $\alpha^B = 0.007 mgC (mgChla)^{-1} / \mu mol$  cuanta  $m^{-2} s^{-1}$  y  $E_k = 387 \mu mol$  cuanta  $m^{-2} s^{-1}$ . A partir de la relación propuesta por Arin *et al.* (2002) y considerando una razón  $C:Chla=36$ , se estimó la tasa de crecimiento *in situ*  $\mu_{max}=0.72 d^{-1}$ .

**Palabras clave:** Ecología dinoflagelados, Florecimientos, Bahía Todos Santos.

**ABSTRACT** of the thesis presented by José Luis Peña Manjarrez as a partial requirement to obtain the DOCTOR OF SCIENCE degree in Marine Ecology. Ensenada, Baja California, México. October, 2008.

**“Ecology of Bloom Producers Dinoflagellates at Todos Santos Bay”**

**Abstract**

Harmful Algal Blooms (HAB) are a complex problem in coastal ecosystems. At Todos Santos Bay (TSB) the dinoflagellate blooms are recurrent, but the environmental factors that control the processes and mechanisms of these events are unknown. The results of this study show that *Lingulodinium polyedrum* and *Scrippsiella trochoidea* resting cysts occur during the blooms, with a massive encystment at the end of summer and/or the beginning of fall. The temporal variability of the hipnocygotes abundance in the sediments had significant relationship ( $r^2=0.48$ ,  $p<0.01$ ,  $\alpha=0.05$ ) with the sea surface temperature, the dissolved inorganic phosphates concentration, and the hours of light. The highest hipnocygote abundances were found in the fine sediments fraction at locations Arroyo El Gallo, Puerto Interior, and Rincón de Ballenas. All these sites works as “seedbeds” that can provide up to  $1.617 \times 10^6$  viable cysts  $m^{-2}$  of *L. polyedrum*, enough to launch a new springtime bloom in the coastal fringe area of TSB. Data indicate the presence of the resting stages of potentially toxic dinoflagellate species belonging to the genus *Alexandrium*, *Gymnodinium* and *Karenia*. The dinoflagellate blooms in the TSB show a successional pattern like the model of tolerance described by Conell and Slatyer (1977), with a recurrent annual cycle characterized by the presence of *C. furca* and *P. micans* at the beginning of spring when the surface temperature was between  $17^\circ\text{C}$  to  $17.5^\circ\text{C}$ . In the advanced stage of succession these species were displaced by *L. polyedrum*, which dominates the community when water temperature was inside the thermal window between  $17^\circ\text{C}$  to  $22.5^\circ\text{C}$ . The factors that control the dinoflagellates blooms ( $r^2=0.55$ ,  $\alpha=0.05$ ,  $p^{***}$ ,  $n=540$ ) in the TSB are the daylength, PAR irradiance, sea surface temperature, and dissolved inorganic phosphates concentration. The cross-correlation analysis showed high rrelationships ( $r=0.58$ ,  $\alpha=0.05$ ,  $p^{***}$ ) between the dinoflagellate abundances and the intensity of the winter rains. While the Principal Components Analysis showed that the physical factors (temperature, hours of daylight, wind direction, and PAR) and chemical factors (inorganic dissolved phosphates) account for 52% of the variance in the dinoflagellate abundance. During the blooms, the dinoflagellate may reach cell counts up to  $12 \times 10^6$  cel  $L^{-1}$ . In batch cultures the  $\mu_{\max} = 0.74$   $d^{-1}$  was obtained for *L. polyedrum* ( $100$   $\mu\text{mol}$  quanta  $m^{-2} s^{-1}$ ,  $20^\circ\text{C}$ ,  $f/2$ ,  $16:8$ ). *In situ* measurements during a bloom indicate that the dinoflagellate community have high average values for:  $P_m^B = 2.71$   $\text{mgC} (\text{mgChla})^{-1} h^{-1}$ ,  $\alpha^B = 0.007$   $\text{mgC} (\text{mgChla})^{-1} / \mu\text{mol}$  quanta  $m^{-2} s^{-1}$ , and  $E_k = 387$   $\mu\text{mol}$  quanta  $m^{-2} s^{-1}$ . Using the relationship proposed by Arin *et al.* (2002) and considering a C:Chla ratio of 36, an *in situ* growth rate was estimated, and the  $\mu_{\max} = 0.72$   $d^{-1}$  was obtained.

**Keywords:** Dinoflagellates Ecology, Blooms, Todos Santos Bay.

## Dedicatorias

Con amor dedico esta tesis a mi mejor amiga, esposa y compañera de toda la vida. Lulú, gracias por tu paciencia y comprensión, sin ti a mi lado nada de este trabajo hubiera sido posible. A mi hija Laura Carolina, a mis nietos Luis Armando e Ivana Carolina quienes nos han dado una nueva inspiración para seguir adelante.

Es trivial que esta disertación doctoral ha representado una fuerte inversión de tiempo y atención que les he quitado a mis padres Luis y Alicia, así como a mis hermanos Luis Carlos, Arturo, Francisco, Vicente y a toda mi familia. Gracias a ustedes por su paciencia, su motivación, su cariño y amor. Con cariño les dedico este trabajo.

*“Cualquier momento es bueno para comenzar y ninguno es tan terrible para claudicar. No olvides que la causa de tu presente es tu pasado así como la causa de tu futuro será tu presente. Aprende de los audaces, de los fuertes, de quien no acepta situaciones, de quien vivirá a pesar de todo, piensa menos en tus problemas y más en tu trabajo y tus problemas sin alimentarlos morirán. Aprende a nacer desde el dolor y a ser más grande que el más grande de los obstáculos”.*

*Neruda*

*La perseverancia consiste en levantarse siempre después de una caída. Las cosas siempre hay que terminarlas y siempre hacerlas de la mejor manera. Siempre es mejor el final que el principio.*

## **Agradecimientos**

El preparar y concluir una tesis doctoral a los 50 ha sido como una nueva oportunidad de crear a un hijo, que requiere toda la atención, cuidado y desvelos, para lograr que su desarrollo sea adecuado. Por esta oportunidad doy gracias a la vida y doy gracias a dios.

Muchas personas han contribuido a mis estudios de doctorado en CICESE, y en especial para esta disertación. Primero que todo, expreso un agradecimiento especial a mi director de tesis y principal profesor, Dr. Gilberto Gaxiola Castro, quien me dio la oportunidad de incursionar en el maravilloso mundo del fitoplancton en todas las escalas, me proporcionó su guía, y me facilitó la obtención del conocimiento durante estos años, contribuyendo significativamente en mi formación académica. Su paciencia y su guía han hecho posible este trabajo. El ha sido un ejemplo de entusiasmo y experiencia, ha sido también un amigo.

Agradezco a la Dra. M. del Pilar Sánchez Saavedra, al Dr. Javier Helenes Escamilla y al Dr. Ernesto García Mendoza, quienes me dieron todas las facilidades para trabajar en sus laboratorios de CICESE, donde siempre me he sentido como en casa. Al Dr. José Bustillos Guzmán, quien en poco tiempo de interacción y después de una corta estadía en CIBNOR se involucró en mi trabajo de investigación. Todos ellos han tenido la paciencia en la lectura y revisión de esta tesis, contribuyendo fuertemente con sus comentarios, críticas y sugerencias, ayudando a que las ideas fluyan y mejoren, sus palabras de ánimo y amistad me han ayudado a realizar mucho de este trabajo.

Mi sincero agradecimiento a Dr. Gilberto Gaxiola y Dr. Javier Helenes por sus valiosas sugerencias para mejorar el artículo derivado del capítulo 2 de este trabajo. Su entusiasmo contagioso me ha motivado para seguir escribiendo artículos del resto de los capítulos.

Es importante manifestar mi agradecimiento a las tripulaciones y personal científico de las embarcaciones del Cetmar No 11, de la Estación Oceanográfica de la Armada de México en Ensenada y del B/O Francisco de Ulloa del CICESE. A bordo de estas embarcaciones se realizaron los diferentes cruceros para este estudio. Sus tripulantes, todos, contribuyeron con su conocimiento y experiencia en la realización de los muestreos y experimentos abordo.

El personal de apoyo gráfico de CICESE, José Ma. Domínguez y Francisco Ponce han contribuido en la edición de muchas de las gráficas finales de este trabajo y de algunos artículos derivados del mismo.

Al personal administrativo del Departamento de Ecología de CICESE; L. Rebeca Pineda, Elizabeth Farías y Dalila Mercado. Así como del Departamento de Servicios Escolares; Dolores Sarracino, Citlali Romero, Ivone Best y Norma A Fuentes, quienes han sido un importante apoyo en la tramitología siempre ágil en esta institución. Al Dr. David H. Covarrubias Rosales, quien como Director de Estudios de Posgrado me dio todo su apoyo y valiosas palabras de aliento en la parte final del escrito de esta tesis.

A la M. en C. Olga Flores y la Dra. María Elena Solano por su apoyo en la revisión del análisis estadístico.

Agradezco las facilidades proporcionadas por el Dr. Isaí Pacheco Ruíz para trabajar en su laboratorio del Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la UABC, donde por poco más de un año realice los experimentos de cultivo de dinoflagelados.

A mis colegas del Cetmar 11; Arturo López, Patricia Chagoya, Laura Lafarga, Martín Ortega y Humberto Avalos. A mis compañeros de pupitre, siempre críticos en el Gilo's boys team; Marcos Martínez, Benigno Hernández, Jushiro Cepeda, Leticia Espinosa, Ramón Sosa, Martín de la Cruz, Elsa Aguirre y Victor Martínez. A los colegas del CONGAL también un agradecimiento especial; Ernesto García, Antonio Almazán, Nadine Shubert, Florencia Colombo, Silvana Halac, Dafne Celeste López, Refugio Gonzalez, Héctor Ocampo, Ivonne Santiago, David Rivas y Pancho López.

A mis amigos Mazatlecos, que siempre me han apoyado en este y otros grandes retos: Alfredo Lizárraga Díaz, Evaristo Méndez Gómez, Priscila González López, Guillermo Barba Quintero, Simón Lizárraga Vizcarra, Ramiro Martínez Herrera, Leonor Peraza Melendrez, Andrés Barrón Brambila y Chuyita Osuna Arce (q.e.p.d.).

Agradezco al CONACyT por su apoyo a través de la beca de doctorado y el financiamiento parcial de este trabajo por medio del proyecto de fondos sectoriales Semarnat-Conacyt. También fue importante el apoyo complementario por parte del CoSNET con la beca para el último año de doctorado. Gracias a la DGECyTM por la beca-comisión para realizar mis estudios. Siempre agradecido con Marco Polo Bernal Yarahuan (q.e.p.d.), también agradezco los apoyos de Francisco Brizuela Venegas, Gildardo Rojo Salazar, Guadalupe Falcón Nava, Zuilma Mijangos Alquisires y Manuel López Sandoval.

## CONTENIDO

	Página
Resumen español.....	I
Resumen inglés.....	Ii
Dedicatorias.....	iii
Agradecimientos.....	Iv
Lista de Figuras.....	xi
Lista de Tablas.....	xvii
Lista de Anexos.....	xx
<b>Capítulo I. Introducción General.....</b>	<b>1</b>
I.1. Generalidades sobre el fitoplancton.....	1
I.2. Características generales sobre dinoflagelados.....	2
I.2.1. Ciclo de vida de los dinoflagelados.....	5
I.2.2. Tipo de alimentación de los dinoflagelados.....	6
I.3. Marco conceptual.....	6
I.4. Antecedentes y justificación.....	10
I.5. Área de estudio.....	11
I.6. Objetivos.....	14
I.6.1. Objetivo general.....	14
I.6.2. Objetivos particulares.....	14
<b>Capítulo II. Quistes de dinoflagelados en la Bahía de Todos Santos.....</b>	<b>15</b>
II.1. Introducción.....	15



## Anexo I

El Índice de Eutrofización por Nutrientes (IEN) se estimó siguiendo un procedimiento similar al propuesto por Karydis *et al.* (1983). Con este índice podemos medir de forma independiente la relación entre la concentración total de nitratos+nitritos o fosfatos en una localidad durante el periodo de estudio (enero de 2002 a junio de 2005) y la concentración total de cada nutriente en todas las localidades, este índice se propone como una razón para expresarlo sin dimensiones. Se utilizaron las transformaciones logarítmicas de las concentraciones de nutrientes para normalizar y suavizar las fluctuaciones.

Se construyó una matriz de las concentraciones para cada nutriente, como la que se muestra en el siguiente ejemplo para los nitratos+nitritos:

Localidad	Ene-02	Feb-02	Mar-02	...	Abr-05	May-05	Jun-05	X <sub>i</sub>
RB	3.13	3.79	2.84	...	1.83	0.94	1.78	117.38
AG	5.83	3.12	4.21	...	4.49	1.10	1.06	201.08
PI	4.28	2.02	2.88	...	1.23	2.26	0.92	126.64
SM	2.87	3.99	4.17	...	1.23	3.10	7.60	111.10
SZ	5.18	2.45	3.48	...	3.23	3.70	6.70	160.70
LR	4.36	2.06	2.93	...	3.54	2.89	3.00	111.89
MC	3.70	1.75	2.49	...	2.23	1.09	1.17	122.13
PE	5.20	3.04	3.97	...	1.24	0.57	1.34	130.68
FA	3.85	4.62	5.37	...	2.69	0.62	1.03	141.44
ML	4.50	5.20	3.87	...	2.69	1.39	1.27	127.10
BE	3.40	4.12	3.09	...	2.39	1.25	0.38	119.62
PB	2.27	2.68	3.37	...	0.96	1.19	1.62	87.34
X <sub>j</sub>	48.57	38.84	42.65	...	27.75	20.10	27.87	1557.09

Los renglones representan las localidades y las columnas el número de muestras durante el periodo de estudio. Se calculó el gran total de la concentración del nutriente (X<sub>ij</sub>) con respecto a las concentraciones totales de cada renglón (X<sub>i</sub>) y columna (X<sub>j</sub>) y se comparó con las concentraciones totales del nutriente durante el periodo en cada localidad (es decir cada X<sub>i</sub>) con la siguiente relación:

$$IEN = [\log X_{ij} / (\log X_{ij}) - (\log X_i)] [0.6026]$$

Donde IEN, es el índice de eutrofización por nutrientes, y 0.06026 es el logaritmo base 10 del número de estaciones (en nuestro caso 4), lo cual hace que el cálculo sea independiente del número de estaciones.

Los valores obtenidos se clasifican como:

- a) Aguas eutróficas tienen valor de  $IEN > 5$
- b) Aguas mesotróficas presentan valores de IEN en el intervalo de 3 a 5
- c) Aguas oligotróficas registran valores de  $IEN < 3$ .

## CONTENIDO (continuación)

	Página
II.2. Objetivos.....	17
II.3. Métodos.....	17
II.3.1. Quistes en sedimentos.....	17
II.3.2. Quistes en columna de agua.....	18
II.3.3. Temperatura y salinidad.....	18
II.3.4. Clorofila (Chla).....	19
II.3.5. Nutrientes.....	19
II.3.6. Análisis estadístico.....	19
II. 4. Resultados.....	20
II.4.1. Quistes en sedimentos de la BTS.....	20
II.4.1.1. Diversidad de quistes de reposo.....	20
II.4.1.2. Quistes de reposo de <i>Lingulodinium polyedrum</i> y <i>Scripsiella trochoidea</i> .....	22
II.4.2. Quistes de <i>Lingulodinium polyedrum</i> en columna de agua.....	25
II.4.3. Temperatura.....	27
II.4.4. Salinidad.....	30
II.4.5. Clorofila (Chla).....	31
II.4.6. Nutrientes.....	33
II.4.7. Análisis estadístico.....	34
II.5. Discusión.....	36
II.6. Conclusiones.....	43

<b>CONTENIDO (continuación)</b>	Página
<b>Capítulo III. Variabilidad espacio temporal de los florecimientos de dinoflagelados y su relación con las variables ambientales.....</b>	44
III.1. Introducción.....	44
III.2. Objetivos.....	49
III.3. Métodos.....	49
III.3.1. Variables ambientales en la columna de agua.....	49
III.3.2. Variables meteorológicas.....	49
III.3.3. Composición y abundancia de especies del fitoplancton.....	50
III.3.4. Análisis estadístico.....	51
III.4. Resultados y Discusión.....	53
III.4.1. Temperatura de la superficie del mar.....	53
III.4.2. Salinidad.....	58
III.4.3. Vientos dominantes e índice de surgencia costera.....	59
III.4.4. Precipitación pluvial en la BTS.....	61
III.4.5. Horas de luz, Irradiancia ( $E_{PAR}$ ) y coeficiente de atenuación vertical de la luz ( $K_d$ ).....	64
III.4.6. Nutrientes inorgánicos disueltos (nitritos+nitratos, fosfatos y silicatos).....	66
III.4.7. Clorofila <i>a</i> ( <i>Chla</i> ).....	68
III.4.8. Variabilidad de la composición y abundancia del fitoplancton.....	70
III.4.9. Análisis de regresión múltiple.....	79
III.4.10. Análisis de correlación cruzada.....	79

<b>CONTENIDO (continuación)</b>	Página
III.4.11. Análisis de componentes principales.....	81
III.5. Conclusiones.....	87
<b>Capítulo IV. Respuestas fisiológicas de los dinoflagelados productores de florecimientos en la Bahía de Todos Santos: <i>Lingulodinium polyedrum</i>, <i>Scrippsiella trochoidea</i>, <i>Prorocentrum micans</i> y <i>Prorocentrum gracile</i>.....</b>	<b>89</b>
IV.1. Introducción.....	89
IV.2. Objetivos.....	93
IV.3. Métodos.....	93
IV.3.1. Cultivos de dinoflagelados en el laboratorio.....	93
IV.3.2. Crucero Oceanográfico (FANs-BTS-05).....	96
IV.3.2.1 Parámetros fotosintéticos de las células de dinoflagelados.....	97
IV.4. Resultados y Discusiones.....	99
IV.4.1. Cultivos de dinoflagelados en el laboratorio.....	99
IV.4.2. Crucero Oceanográfico (FANs-BTS-05).....	112
IV.4.2.1. Curvas Fotosíntesis-Irradiancia y parámetros fotosintéticos..	124
IV.4.3. Conclusiones.....	132
<b>Capítulo V. Discusión General.....</b>	<b>133</b>
V.1. Factores que influyen en el desarrollo de los florecimientos de dinoflagelados en la Bahía de Todos Santos.....	133
V.1.1. Factores físicos.....	134
V.1.1.1. Temperatura.....	135

<b>CONTENIDO (continuación)</b>	<b>Página</b>
V.1.1.2. Fotoperiodo e intensidad de la irradiancia.....	136
V.1.1.3. Precipitación pluvial invernal.....	137
V.1.1.4. Viento y estratificación.....	138
V.1.2. Factores químicos.....	143
V.1.2.1. Disponibilidad de nutrientes inorgánicos disueltos.....	143
V.1.3. Factores biológicos.....	145
V.1.3.1. Ciclo de vida y tamaño del inóculo.....	146
V.1.3.2. Tasas de crecimiento.....	148
V.1.3.3. Estrategia nutricional y migración vertical.....	150
V.2. Consideraciones finales.....	151
<b>Referencias.....</b>	<b>155</b>

## LISTA DE FIGURAS

Figura		Página
1	Esquema típico de un dinoflagelado dinoconto tecado: <i>cingulum</i> (c), <i>sulcus</i> (s), epicono (e), hipocono (h), poro flagelar (pf), flagelo transversal (ft), flagelo longitudinal (fl), núcleo (n), poro apical (pa), placas de celulosa (pc).....	4
2	Esquema general del ciclo de vida de un dinoflagelado productor de quistes (modificado de Evitt, 1985; Graham y Wilcox, 2000; Figueroa y Bravo, 2005).....	5
3	Localización de la Bahía de Todos Santos. Los asteriscos (*) indican las estaciones monitoreadas mensualmente durante el periodo enero de 2002 a junio del 2005. Los círculos grises corresponden a estaciones adicionales monitoreadas durante los florecimientos. Los óvalos BTS-1 y BTS-2 corresponden a las estaciones de muestreo durante la variación diurna del florecimiento los días 29 y 30 de junio del 2005. Las isóbatas están en metros.....	12
4	Índice de diversidad de Shannon-Weaver ( $H'$ ) para los quistes de dinoflagelados en los sedimentos de la BTS.....	22
5	Variación temporal de las abundancias de quistes de reposo (quistes $g^{-1}$ de sedimento seco) de <i>L. polyedrum</i> y <i>S. trochoidea</i> en San Miguel (SM), Puerto Interior (PI), Arroyo el Gallo (AG) y Rincón de Ballenas (RB) durante el periodo enero 2002 – junio 2005. Nótese la diferencia de escalas en los ejes de abundancias para cada especie. Las barras grises indican los periodos de florecimientos de dinoflagelados.....	23
6	Variación temporal de los quistes temporales de <i>Lingulodinium polyedrum</i> en la columna de agua (quistes $L^{-1} \times 10^3$ ) para las estaciones San Miguel (SM), Puerto Interior (PI), Arroyo el Gallo (AG) y Rincón de Ballenas (RB) durante el periodo enero de 2002 a junio de 2005. Las barras grises indican los periodos de florecimientos de dinoflagelados.....	26
7	Perfiles verticales de temperatura obtenida con el CTD para las localidades de SM, PI, AG y RB. En cada serie se presentan los perfiles típicos de invierno (enero), primavera (abril), verano (julio) y otoño (octubre), para el año de 2004.....	28

## LISTA DE FIGURAS (continua)

Figura		Página
8	Variación temporal de la temperatura superficial medida en las estaciones de monitoreo de la BTS para el periodo enero de 2002-junio de 2005. Cada punto representa la media de las estaciones SM, PI, AG y RB. Las líneas verticales en cada valor indican una desviación estándar. Las barras en gris indican los periodos en los cuales se registraron florecimientos de dinoflagelados durante el estudio.....	29
9	Variación temporal de la salinidad superficial en la BTS para el periodo enero de 2002-junio de 2005. Cada punto representa la media de la salinidad en las estaciones SM, PI, AG y RB. Se indica la desviación estándar. Las barras en gris indican los periodos en los cuales se registraron florecimientos de dinoflagelados durante el estudio.....	30
10	Variación temporal de la concentración de clorofila en el primer segmento superficial (0-3 m) de la columna de agua en la BTS durante el periodo enero 2000 a junio de 2005 en las localidades SM, PI, AG y RB. Las barras en gris indican los periodos en los cuales se registraron florecimientos de dinoflagelados.....	32
11	Variación temporal de los nutrientes inorgánicos disueltos en la superficie de la BTS para el periodo enero de 2002-junio de 2005. Se presenta el valor promedio de las concentraciones medidas en las localidades SM, PI, AG y RB, y su desviación estándar. Las barras en gris representan los periodos de ocurrencia de los florecimientos.....	33
12	Resultado del análisis multidimensional con el programa Primer v. 5.0, considerando el tamaño de grano del sedimento para cada localidad.....	34
13	Variación temporal de la temperatura superficial para el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005 en las doce localidades costeras dentro de la BTS.....	54
14	Variación temporal del promedio de temperatura superficial para la BTS, considerando las doce localidades costeras del estudio durante el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005. Se indica la desviación estándar para cada valor. Las columnas sombreadas con gris representan los periodos en los cuales se registraron florecimientos de dinoflagelados.....	55



## LISTA DE FIGURAS (continua)

Figura		Página
15	Anomalías de la temperatura superficial mensual de la BTS durante el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005. Las columnas sombreadas representan los periodos en los cuales se registraron florecimientos de dinoflagelados. Se indica el promedio general de temperatura superficial en la BTS durante el periodo de estudio (18.06 °C).....	56
16	Perfiles típicos de temperatura para las diferentes estaciones del año en la localidad PB dentro de la BTS. Las otras localidades presentaron perfiles similares para cada estación.....	58
17	Promedios mensuales de la velocidad del viento en el área de la BTS durante el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005. Las columnas sombreadas representan los periodos en los cuales se registraron florecimientos de dinoflagelados.....	59
18	a) Índice de surgencia costera y b) anomalías en el índice de surgencia costera, para el periodo enero de 1995 a octubre de 2006 en las posiciones 30°N y 33°N, 119°W.....	60
19	Promedio de precipitación mensual para la región de la BTS durante el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005. Las columnas sombreadas indican los periodos en los cuales se registraron florecimientos de dinoflagelados.....	61
20	Coeficiente de correlación cruzada entre la precipitación y las abundancias de células durante los florecimientos de dinoflagelados en la BTS para el periodo 2002-2005. El corrimiento se realizó por seis meses, considerando como tiempo cero el mes de abril de cada año, cuando inician los florecimientos en la BTS.....	63
21	Variación de las horas de luz durante el día en el área de la BTS para el periodo enero 2002 a septiembre de 2005. Las columnas sombreadas indican los periodos en los que se registraron florecimientos de dinoflagelados.....	64
22	Variación de la irradiancia ( $E_{PAR}$ ) en la superficie del mar para la región de la BTS durante el periodo enero de 2002 a septiembre 2005. Las columnas en gris indican los periodos de florecimientos de dinoflagelados.....	65

## LISTA DE FIGURAS (continua)

Figura		página
23	Promedio de la variación del coeficiente de atenuación vertical de la luz ( $K_d$ ) en las 12 localidades costeras de la BTS durante el periodo enero de 2002 a junio de 2005. Se indica la desviación estándar. Las columnas en gris indican los periodos de florecimientos de dinoflagelados.....	65
24	Variación temporal del promedio de las concentraciones de nutrientes en todas las localidades del estudio para el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005. Las columnas en gris indican la presencia de florecimientos de dinoflagelados.....	66
25	Promedio de las razones estequiométricas N:P para las doce localidades costeras de la BTS. Las columnas sombreadas indican los periodos de florecimientos de dinoflagelados.....	67
26	Variación temporal del promedio mensual de la concentración de clorofila <i>a</i> en la BTS durante el periodo de estudio. Se presenta la desviación estándar. Las columnas sombreadas representan los periodos en los cuales se registraron florecimientos de dinoflagelados.....	68
27	Anomalías de la concentración de clorofila en la BTS para el periodo enero 2002 a septiembre 2005. Las columnas en gris indican los periodos de florecimientos de dinoflagelados.....	69
28	Variación de las abundancias de diatomeas ( $\text{cel L}^{-1}$ ) durante el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005 en las doce localidades de muestreo dentro de la BTS.....	74
29	Variación de las abundancias de dinoflagelados ( $\text{cel L}^{-1}$ ) durante el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005 en las doce localidades de muestreo dentro de la BTS.....	75
30	Gráficas de los factores obtenidos como resultado del análisis de componentes principales.....	82
31	Curva fotosíntesis-irradiancia (P-E) que ejemplifica la relación entre la tasa fotosintética ( $P^B$ ) en función de la intensidad radiante (E). Los parámetros más importantes de esta relación son la tasa fotosintética máxima ( $P^B_m$ ), la pendiente inicial de la curva ( $\alpha^B$ ) y la irradiancia de saturación ( $E_k$ ).....	92

## LISTA DE FIGURAS (continua)

Figura		página
32	Curvas de crecimiento ( $\log_2$ No. células vs. tiempo) para las cuatro especies de dinoflagelados ( <i>P. micans</i> , <i>P. gracile</i> , <i>S. trochoidea</i> y <i>L. polyedrum</i> ) en cultivo. Cada punto representa el valor medio de las repeticiones en cada experimento (n=3).....	101
33	Perfiles de irradiancia PAR ( $E_{0PAR}$ , $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en las estaciones donde se realizaron los experimentos de fotosíntesis-irradiancia (P-E). Los perfiles <i>a-i</i> corresponden a la estación Papagayo el 29 y 30 de junio de 2005. Los perfiles <i>j-o</i> corresponden a la estación SM el 30 de junio de 2005. Se indica la hora y el Kd ( $\text{m}^{-1}$ ) promedio a 10 m para cada perfil.....	114
34	Secciones verticales de temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), salinidad, y oxígeno disuelto ( $\text{ml l}^{-1}$ ) para las estaciones Papagayo (PPGY, a la izquierda), y San Miguel (SM, a la derecha).....	116
35	Secciones verticales de fluorescencia de la clorofila en las estaciones PPGY y SM durante los días 29 y 30 de junio de 2005.....	118
36	Distribución vertical de dinoflagelados atecados (barras blancas) y <i>L. polyedrum</i> (barras grises) en la estación PPGY durante los días 29 y 30 de junio de 2005. La concentración de clorofila se indica con los círculos negros.....	119
37	Distribución vertical de dinoflagelados atecados (barras blancas) y <i>L. polyedrum</i> (barras grises) para la estación SM el día 30 de junio de 2005. La concentración de clorofila se indica con los círculos negros.....	120
38	Relación Fotosíntesis-Irradiancia para las estaciones PPGY y SM durante los días 29 y 30 de junio de 2005. Notese que los valores de la tasa fotosintética no están normalizados por clorofila y que las escalas son diferentes en cada caso.....	125
39	Relación Fotosíntesis-Irradiancia para los experimentos en las estaciones PPGY y SM los días 29 y 30 de junio. La producción primaria se ha normalizado por clorofila ( $P^B$ ). Notese que las escalas son diferentes en el eje vertical.....	127
40	Relación Fotosíntesis-Irradiancia (P-E) para los datos agrupados de todos los experimentos, El ajuste de la curva no incluye a la estación PPGY-02 15m).....	128

**LISTA DE FIGURAS (continua)**

Figura		página
41	Relación entre $P_m^B$ y $\alpha^B$ para todos los experimentos, la línea continua es el ajuste de la regresión.....	129
42	Principales factores que influyen el desarrollo de los FANs de dinoflagelados en la BTS.....	134

## LISTA DE TABLAS

Tabla		Página
I	Registro de la presencia de quistes de dinoflagelados en los sedimentos de cada una de las localidades muestreadas en la BTS y su afinidad biológica (la presencia se indica con el signo +, y la ausencia con el signo -).....	21
II	Valores de $r$ para el análisis de similitud (ANOSIM) entre las cuatro localidades considerando el promedio de las abundancias de quistes de reposo para <i>L. polyedrum</i> ( <i>L. p.</i> ) y <i>S. trochoidea</i> ( <i>S. t.</i> ).....	34
III	Índice de Eutroficación (IEN), (Karydis <i>et al.</i> , 1983) en las diferentes localidades dentro de la BTS. Los valores $> 5$ representan condiciones eutróficas. Las condiciones mesotróficas tienen valores de $5 \leq \text{IEN} \leq 3$ . Los valores de $\text{IEN} < 3$ corresponderían a condiciones oligotróficas.....	38
IV	Promedios estacionales de las anomalías de temperatura en la BTS, calculados para los periodos octubre-febrero y marzo-septiembre de cada año .....	57
V	Especies de dinoflagelados que han producido florecimientos en la BTS durante el periodo enero 2002 a septiembre de 2005. En la segunda columna se reporta la fecha de su ocurrencia, En la tercera columna se indica el efecto tóxico o nocivo (Tox/Noc) asociado a cada especie, las abreviaciones son: Rx's Ox = producción de especies reactivas de oxígeno, PSP = producción de toxina del tipo paralizante, NSP = producción de toxina del tipo neurotóxico, YTX = producción de Yesotoxina, MecBr = producción de daño mecánico en branquias de peces o moluscos, Cal-H <sub>2</sub> O = Afectación de la calidad del agua que generalmente ocurre durante el decaimiento del florecimiento asociado a la producción de amonio, abatimiento de oxígeno disuelto, cambios en el pH y producción de espumas con alto contenido bacteriano) y AZP=producción de Azaspirácidos.....	71
VI	Especies de diatomeas que han producido florecimientos en la BTS durante el periodo enero 2002 a septiembre de 2005. En la segunda columna se reporta la fecha de su ocurrencia, En la tercera columna se indica el efecto tóxico o nocivo (Tox/Noc) asociado a cada especie, las abreviaciones son: ASP=producción de ácido domoico.....	72
VII	Resultados del análisis de regresión múltiple ( $r^2 = 0.55$ , $\alpha = 0.05$ , $p^{***}$ , $n = 540$ ).....	79

## LISTA DE TABLAS (continua)

<i>Tabla</i>		<i>Página</i>
VIII	Valores de los coeficientes de correlación cruzada obtenidos para las abundancias de células de dinoflagelados y algunas de las variables medidas. Se reportan los valores de correlación sin desfase para la concentración de clorofila (Chla), horas de luz durante el día (HrL), Irradiancia (PAR), coeficiente de atenuación vertical de la luz ( $K_d$ ), temperatura de la superficie del mar (Tsm), concentraciones de nitrato más nitrito (DIN), fosfatos (DIP) y velocidad del viento (Vv). Notese que los valores del coeficiente de correlación cruzada para la precipitación pluvial (Pptcn) corresponde al máximo valor registrado entre 2 y 5 meses previos a los florecimientos.....	80
IX	Valores de carga de los factores que de acuerdo al análisis de componentes principales contribuyen a explicar la máxima varianza de los florecimientos de dinoflagelados en la BTS. Se resaltan en negritas los valores que contribuyen en cada factor.....	81
X	Características de las cepas de dinoflagelados utilizadas en los experimentos y que fueron adquiridas en el CIBNOR de La Paz, B.C.S....	93
XI	Preparación del medio “f/2” (Guillard y Ryther, 1962) utilizado en los cultivos. Se indican las cantidades requeridas para 1 L de agua de mar. *La preparación final requiere de un ml de cada solución por cada litro de agua de mar en el que se prepara el medio.....	94
XII	Estaciones de obtención de muestras de agua de mar para realizar los experimentos de asimilación de $^{14}\text{C}$ . Para cada localidad se indican; fecha y hora de recolección, profundidad (z; m), coeficiente de atenuación vertical de la luz ( $K_d$ ; $\text{m}^{-1}$ ), concentración de clorofila (Chla; $\text{mg m}^{-3}$ ), Temperatura (T; $^{\circ}\text{C}$ ), e irradiancia fotosintéticamente activa a la profundidad de donde se extrajo la muestra ( $E_{z\text{PAR}}$ ; $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )...	97
XIII	Valores promedio de las tasas de crecimiento ( $\mu_{\text{max}} \text{ d}^{-1}$ ). En paréntesis se indica el número de días en el cual se alcanzó el valor de $\mu_{\text{max}}$ y el tiempo de generación.....	100
XIV	Resultados de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para homogeneidad de los rangos de las tasas de crecimiento de los dinoflagelados en los cultivos (n=678).....	103

## LISTA DE TABLAS (continua)

Tabla		Página
XV	Resultados de la prueba Newman-Keuls ( $n=678$ , $\alpha=0.95\%$ ) para homogeneidad de rangos de las $\mu_{\max}$ de los dinoflagelados en los cultivos. Los asteriscos entre paréntesis indican diferencias significativas ( $p<0.05$ ) con respecto a las otras especies (*), así como similitudes entre las $\mu_{\max}$ (**), para cada condición de temperatura e irradiancia. Se indican las abundancias celulares inicial y final de cada experimento.....	104
XVI	Tasas de crecimiento ( $\mu_{\max}$ ) promedio obtenidas en los cultivos de este trabajo, comparadas con las $\mu_{\max}$ reportadas por diversos autores para las mismas especies en otras regiones geográficas. Se indican las condiciones experimentales o de campo en los cuales se obtuvo el valor de $\mu_{\max}$ .....	106
XVII	Valores del coeficiente de atenuación vertical de la luz a 0.5 m ( $k_{d0.5}$ ; $m^{-1}$ ) y promedio a 10 m ( $K_{d10}$ ; $m^{-1}$ ), irradiancia superficial ( $E_{OPAR}$ , $\mu\text{mol}$ cuanta $m^{-2} s^{-1}$ ), profundidad de la zona eufótica ( $Z_{eu}$ ; m) y concentración de clorofila <i>a</i> en la superficie ( $Chla$ ; $mg\ Chla\ m^{-3}$ ) durante los días 29 y 30 de junio de 2005.....	113
XVIII	Valores de producción primaria (PP; $mgC\ m^{-3}\ h^{-1}$ ) y $\alpha$ , en las estaciones de muestreo los días 29 y 30 de junio de 2005.....	124
XIX	Parámetros fotosintéticos obtenidos a partir del ajuste de las curvas P-E para cada uno de los experimentos [ $P_m^B$ ; $mgC\ (mgChla)^{-1}\ h^{-1}$ , $\alpha^B$ ; $mgC\ (mgChla)^{-1}\ h^{-1}/\ \mu\text{mol}$ cuanta $m^{-2}\ s^{-1}$ , $E_k$ ; $\mu\text{mol}$ cuanta $m^{-2}\ s^{-1}$ , $P_m$ ; $mgC\ m^{-3}\ h^{-1}$ ]. Se presentan los valores de la suma de cuadrados del error (SSE) y del coeficiente de determinación ( $r^2$ ).....	126
XX	Valores de $P_m^B$ [ $mgC\ (mgChla)^{-1}\ h^{-1}$ ] y $\alpha^B$ [ $mgC\ (mgChla)^{-1}/\ \mu\text{mol}$ cuanta $m^{-2}\ s^{-1}$ ] reportados por diversos autores en el area de estudio y en otras regiones del océano durante el desarrollo de florecimientos de diferentes especies.....	130
XXI	Valores de la tasa de crecimiento máximo para la comunidad de dinoflagelados en diferentes profundidades y localización durante el florecimiento en condiciones naturales.....	132
XXII	Procesos relevantes y su efecto en el desarrollo de los FANs de <i>L. polyedrum</i> y especies asociadas en la BTS. En la última columna se presentan los periodos en que ocurren estos procesos.....	154

## LISTA DE ANEXOS

Anexo		Página
I	Procedimiento para el cálculo del índice de eutroficación por nutrientes (IEN).....	174
II	Resultados generales de las variables ambientales en la BTS y en la atmósfera durante el periodo enero-2002, junio-2005.....	175
III	Especies de la clase <i>Dinophyceae</i> identificadas durante el periodo de estudio en las diferentes estaciones dentro de la Bahía de Todos Santos. Las especies con asterisco son aquellas que se han reportado como productoras de florecimientos en otras regiones. Las especies con doble asterisco indican aquellas especies que han producido florecimientos en la BTS.....	195
IV	Especies de la clase <i>Bacillariophyceae</i> identificadas durante el periodo de estudio en las diferentes estaciones dentro de la Bahía de Todos Santos. Las especies con asterisco son aquellas que se han reportado como productoras de florecimientos en otras regiones. Las especies con doble asterisco indican aquellas especies que han producido florecimientos en la BTS.....	196



## Introducción General

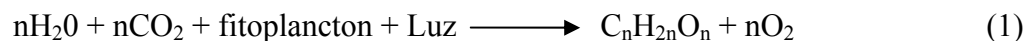
---

### I.1. Generalidades sobre el fitoplancton

La existencia del fitoplancton fue considerada desde la antigüedad por el filósofo griego Tales de Mileto (Steele, 2000; Altman, 2002) quien pensaba que era la fuente de toda la materia orgánica. En la Edad Media, los pescadores se dieron cuenta de la importancia del fitoplancton para lo cual acuñaron la frase “*che i pesci crede, che si plancton*”; que significa “si hay plancton, los peces crecen”. Los primeros estudios sobre microfitoplancton de los que se tiene registro datan de 1843 con el trabajo de Edward Forbes (Dunbar, 1965), y el posterior invento de la red pelágica por Müller en 1845 permitió la recolección de muestras de plancton (Tregouboff y Rose, 1957).

Las expediciones de Darwin a bordo del Beagle (1835) y las campañas del Challenger (1872-1876) obtuvieron las primeras colecciones de organismos planctónicos. En un principio los estudios sobre fitoplancton se orientaron a la descripción taxonómica de los organismos, pero estos objetivos se ampliaron cuando los investigadores encontraron que su distribución presentaba gran variabilidad geográfica, además notaron que su presencia y abundancia estaba estrechamente relacionada con las características ambientales. El papel de estos microorganismos en el funcionamiento de los ecosistemas empezó a tomar relevancia.

El fitoplancton marino está constituido por todos los microorganismos suspendidos en la superficie de los océanos que son capaces de utilizar la energía solar, el agua, el dióxido de carbono y los nutrientes para realizar el trabajo fotosintético requerido en la producción de la materia orgánica para su desarrollo de acuerdo con la siguiente reacción:



La importancia funcional del fitoplancton en los ecosistemas marinos es fundamental por los siguientes aspectos:

- a) La biomasa fitoplanctónica participa activamente en los flujos de carbono en la interface océano-atmósfera, ayudando en la regulación de la concentración del CO<sub>2</sub> atmosférico el cual determina el cambio climático a mediano y largo plazo.
- b) La variabilidad en la producción orgánica tienen impactos en los flujos de la materia en el ecosistema, por ello es importante comprender los procesos involucrados.
- c) El crecimiento masivo de ciertas poblaciones del fitoplancton puede promover el desarrollo de condiciones de riesgos a la salud, ya que algunas especies producen toxinas que al acumularse en los organismos filtroalimentadores representan un peligro para los humanos.

Cuando ocurren los florecimientos algales nocivos o tóxicos el fitoplancton no es del todo homogéneo. Aunque una o más especies pueden dominar el mayor porcentaje de abundancia, las comunidades pueden estar conformadas por un conjunto de especies con características biológicas y fisiológicas diferentes (Smayda, 1997). La composición de las comunidades del fitoplancton, la abundancia relativa de las diferentes especies, y el dominio de una población sobre otra son un fenómeno cambiante característico de las sucesiones de fitoplancton (Smayda 1980). La sucesión del fitoplancton es controlada por condiciones ambientales locales y por la respuesta de las poblaciones a sus variaciones.

## **I.2. Características generales de los dinoflagelados.**

Los dinoflagelados son microalgas eucariotas unicelulares, que por lo menos en un estadio de su ciclo de vida poseen una célula móvil con dos flagelos desiguales. Se han descrito más de 2000 especies actuales y alrededor de 2000 especies fósiles (Taylor, 1987). Aproximadamente el 50% de las especies existentes son autótrofos, el resto incluye especies heterótrofas estrictas y especies mixótrofas con comportamientos alimenticios diversos. Debido a estas características, a su movilidad y el poseer pared celular, han sido motivo de controversia entre zoólogos y botánicos (Van den Hoek *et al.*, 1995). Las formas fotosintéticas poseen clorofilas *a* y *c2*, peridininina, diadinoxantina y dinoxantina entre otros

pigmentos (Jeffrey *et al.*, 1995). Otras características importantes que deben resaltarse en los dinoflagelados son:

- a) Poseen un núcleo dinocarion, con los cromosomas permanentemente condensados, con escasas proteínas básicas y sin nucleosomas.
- b) En la parte ventral tienen una hendidura longitudinal o *sulcus* y otra transversal o *cingulum* que rodea la parte central de la célula. Poseen dos flagelos; uno longitudinal insertado en el *sulcus*, que utilizan para la propulsión y otro transversal insertado en el *cingulum*, con el que controlan la dirección del desplazamiento.
- c) La célula móvil posee una capa periférica de vesículas aplanadas, llamadas vesículas tecales. En las formas atecadas estas vesículas pueden estar vacías, mientras que en las formas tecadas contienen placas de celulosa de espesor variable que forman una estructura dividida en una parte superior o epicono y otra inferior o hipocono, separadas por el *cingulum*.
- d) Algunas especies forman quistes de origen sexual, cuyas paredes están constituidas de carbonato de calcio o de esporopolenina. Esta última le confiere resistencia adicional a la pared. Cuando germinan, la célula móvil sale a través de un orificio denominado arqueópilo.
- e) Poseen esteroides como el dinosterol y el amphisterol, característicos de este phylum.
- f) Las células fotosintéticas comúnmente poseen carotenoides accesorios como la peridina, que forma complejos proteicos con las clorofilas y otros pigmentos, como xantofilas y  $\beta$ -carotenos.
- g) Ciclo de vida haplonte (células con una dotación cromosómica,  $n$ ) en el que tan sólo el núcleo del cigoto, que normalmente se transforma en quiste de resistencia, es diploide ( $2n$ ).
- h) La principal sustancia de reserva es el almidón (se forma en el citoplasma, fuera de los cloroplastos, originando gránulos) pero también pueden almacenar lípidos.
- i) Poseen complejos sistemas de tubos a modo de vacuolas modificadas, las púsculas, comunicadas con el exterior cerca de la base de los flagelos. En la superficie celular pueden poseer tricocistos, que se descargan al exterior bajo distintos estímulos.

Según la posición de los flagelos, las especies tecada se clasifican en dinocontos, si los dos flagelos emergen del poro flagelar, situado en el margen ventral de la célula, o desmocontos, si ambos flagelos surgen del polo apical (Steidinger y Jangen, 1997). En la figura 1, se presenta el esquema de un dinoflagelado dinoconto típico.

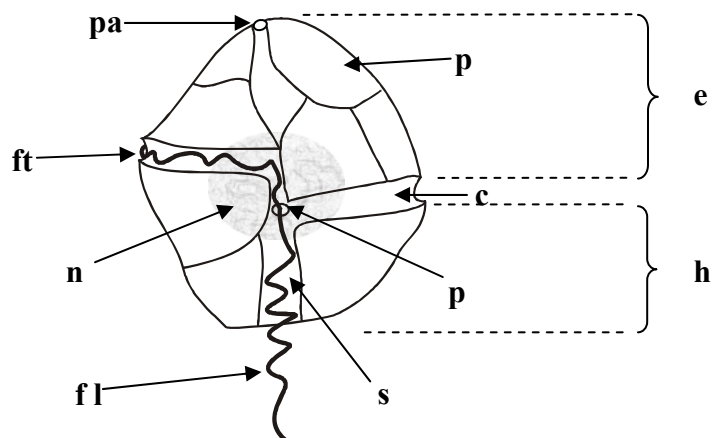


Figura 1. Esquema típico de un dinoflagelado dinoconto tecado: *cingulum* (c), *sulcus* (s), epicono (e), hipocono (h), poro flagelar (pf), flagelo transversal (ft), flagelo longitudinal (fl), núcleo (n), poro apical (pa), placas de celulosa (pc).

La posición y desplazamiento del *cingulum*, así como la forma y posición de las placas tecales o tabulación, son de gran importancia en la clasificación taxonómica de los dinoflagelados. Además de las características ya mencionadas, la clasificación morfológica utiliza otros caracteres celulares como: tamaño y posición del núcleo, morfología y número de los cloroplastos, ornamentación de las placas, etc. La observación de las células *in vivo* y su comportamiento natatorio puede ser esencial para su identificación a nivel de especie en el caso de dinoflagelados atecados que se deforman con los fijadores convencionales. Las morfoespecies son especies descritas sobre la base de características morfológicas (Taylor, 1993).

La quimiotaxonomía se aplica con frecuencia como información complementaria de la morfológica para trazar pigmentos, toxinas u otras moléculas que pudieran considerarse “marcadores” de un género o especie. En los últimos 15 años, los avances en el diseño de sondas moleculares han permitido disponer de valiosas herramientas para los estudios del fitoplancton. Así, anticuerpos que reaccionan contra antígenos determinados o lectinas que se unen a glicoproteínas o glicopéptidos específicos de la cubierta celular, y sondas de

ácidos nucleicos que reconocen secuencias específicas del ADN o el ARN celular se pueden aplicar para la detección de especies microalgales, tanto en cultivos como en muestras de campo (Scholin, 1998) y determinar si las morfoespecies son también genoespecies (idéntica secuencia de los ácido nucleicos).

*I.2.1. Ciclo de vida de los dinoflagelados.* Todas las células vegetativas de dinoflagelados planctónicos o bentónicos hasta ahora conocidos, con excepción de *Noctiluca scintillans*, son protistas haploides (cromosoma sencillo,  $n$ ). Bajo condiciones específicas, entre las cuales se ha identificado a la limitación por nutrientes, el estrés por turbulencia excesiva y la abundancia celular elevada, se producen gametos de ambos sexos que al fusionarse dan lugar a un cigoto diploide ( $2n$ ) o planocigoto. Este planocigoto es móvil y se puede transformar en un hipnocigoto o quiste de resistencia, que posee sustancias de reserva y con frecuencia presenta una mancha rojiza (Graham y Wilcox, 2000). En la figura 2 se ilustra un esquema del ciclo de vida típico de los dinoflagelados.

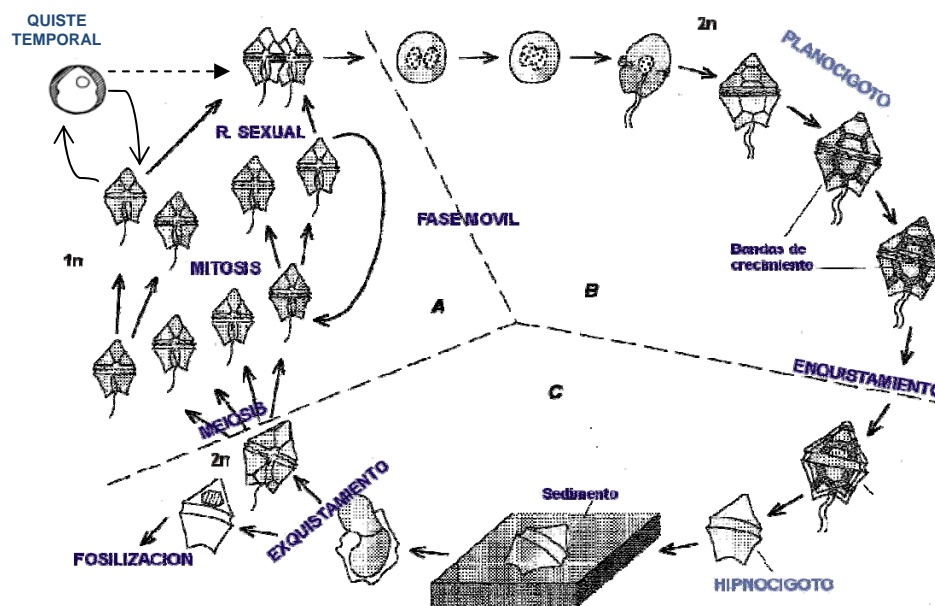


Figura 2. Esquema general del ciclo de vida de un dinoflagelado productor de quistes (modificado de Evitt, 1985; Graham y Wilcox, 2000; Figueroa y Bravo, 2005).

*I.2.2. Tipo de alimentación en los dinoflagelados.* Algunas especies de dinoflagelados son heterótrofas estrictas, mientras que otras son mixótrofas. Al ser autótrofas utilizan fuentes inorgánicas de carbono, pero también pueden utilizar fuentes orgánicas disueltas o presas vivas como las especies heterótrofas (Sherr y Sherr, 2007). Para capturar presas vivas utilizan distintos mecanismos de fagocitosis:

- 1) Engullimiento de la presa rodeándola con un pseudopodio o a través de alguna fisura celular (Bockstahler y Coats, 1993).
- 2) Captura mediante el “pallium”, la célula predatora emite una especie de “telaraña” para atapar a la presa, la cual es digerida extracelularmente (Jacobson y Anderson, 1996).
- 3) Mizocitosis. Consiste en la perforación de la presa y succión de su contenido mediante un pedúnculo de alimentación (Schnepf y Deichgräber, 1984).

Después de fagocitar su presa, los dinoflagelados mixótrofos o heterótrofos pueden aumentar considerablemente su volumen, deformarse, y presentar su citoplasma repleto de vacuolas.

### **1.3. Marco conceptual de la tesis**

Las microalgas marinas constituyen la base de la trama trófica y de ellas depende la producción orgánica en el océano. Cuando las condiciones oceanográficas y ambientales son adecuadas, las poblaciones de microalgas tienen un incremento en su abundancia conocido como “floreCIMIENTO”. En ocasiones estas proliferaciones pueden producir la muerte de peces, contaminación de moluscos por toxinas, problemas de salud en el hombre o alterar el ecosistema (Lewis *et al.*, 1995; Carmichael, 1997; Landsberg, 2002).

Una designación de estos eventos naturales es la de “floreCIMIENTOS ALGALES” (FA), aunque no todos los eventos son nocivos o implican la acumulación de una gran biomasa (GEOHAB, 2001). Muchas especies son tóxicas aun con bajas densidades celulares, mientras que algunas otras desarrollan altas biomásas sin ser tóxicas, pero pueden producir efectos adversos como el abatimiento de oxígeno disuelto, reducción del hábitat para peces y moluscos o la producción de espumas, por lo que representan riesgos en ecosistemas someros o cerrados (Hallegraeff *et al.*, 1998).

Los florecimientos algales nocivos (FANs) son uno de los problemas más complejos que actualmente enfrentan los ecosistemas costeros. Las toxinas producidas por las especies asociadas a los FANs tienen efectos directos e indirectos en los recursos pesqueros, en la economía, en los habitats marinos y en la salud pública (Hallegraeff, 1993). Hay evidencias de que a nivel global los FANs han aumentado su frecuencia y distribución (Smayda, 1990). Para comprender y evaluar los mecanismos que controlan la dinámica de los FANs, se han implementado programas de monitoreo que obtienen información biológica, química y física de largo plazo, por ejemplo el programa: “Ecología y Oceanografía Globales de los Florecimientos Algales Nocivos” (<http://ioc.unesco.org/hab/GEOHAB.htm>). Sin embargo, hay muy pocas series de datos para poder evaluar las diferentes hipótesis sobre los procesos y mecanismos que controlan el desarrollo de los FANs en los diferentes ecosistemas.

Se ha estimado que aproximadamente 300 especies del fitoplancton producen florecimientos, incluyendo a las diatomeas, dinoflagelados, silicoflagelados, primnesofitas y rafidofitas (Sournia, 1995). Entre 60 a 80 especies se han asociado a florecimientos tóxicos o nocivos como resultado de la producción de biotoxinas, daños físicos en branquias de peces, anoxia, y disminución de la penetración de luz en la columna de agua. De éstas, el 90% son especies de flagelados. Entre ellos destacan los dinoflagelados como un grupo particularmente nocivo y se han identificado entre 45 a 60 especies nocivas o con potencial tóxico, lo que representa aproximadamente el 75% de todas las especies de microalgas productoras de FANs (Smayda, 1997).

A nivel global, estos eventos han producido daños a la salud y pérdidas económicas considerables, de las cuales existen pocos estudios detallados (Larkin y Adams, 2007). Algunos estudios estiman pérdidas a nivel mundial del orden de los \$286.00 millones de dólares en maricultivos entre 1999 y 2001 (Rensel y Whyte, 2003). En México no hay una evaluación de estas pérdidas. Sin embargo, se han reportado efectos negativos en la salud pública (Saldate-Castañeda *et al.*, 1991; Ochoa *et al.*, 1998), mortandad de peces y moluscos de importancia comercial tanto en cultivo como en el medio natural (Cortes-Lara *et al.*, 2004; Borbolla-Sala *et al.*, 2006, Gómez-Villarreal *et al.*, 2008), y la pérdida de calidad estética de playas, resultando en la disminución de ingresos para el sector Turístico

y afectación económica de la población en comunidades y ciudades costeras (DOF, 2003; Congreso de la Unión, 2005).

Varios trabajos han puesto de manifiesto el incremento de los FANs en las costas de nuestro país. En el Pacífico Tropical Mexicano y Golfo de California se ha documentado la ocurrencia de florecimientos de dinoflagelados potencialmente tóxicos o nocivos, como *Gymnodium catenatum* Graham; *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* (Böhm) Steidinger, Tester and Taylor; *Cochlodinium polykrikoides* Margalef; *Alexandrium* sp. Halim; *Prorocentrum balticum* (Lohmann) Loeblich; *P. mexicanum* Taffal, *P. minimum* (Pavillard) Schiller; *Ceratium furca* (Ehrenberg) Claparède et Lachmann y *Noctiluca scintillans* (Mcartney) Kofoid (Ochoa, 2000; Alonso-Rodríguez y Ochoa, 2004; Band-Schmidt *et al.*, 2004; Sierra-Beltrán *et al.*, 2005; Okolodkov y Garate-Lizárraga, 2006; Cortes-Altamirano *et al.*, 2007). Para el Golfo de California se han reportado algunas especies de la clase Raphidophyceae como *Chaetonella subsalsa* Biecheler y *Chatonella* sp. Thronsen, cuya presencia no había sido antes registrada en aguas mexicanas (Martínez-López *et al.*, 2006). La presencia de diatomeas tóxicas del género *Pseudonitzschia* H. Peragallo se ha documentado cada vez con mayor cobertura geográfica para el Golfo de México (Licea *et al.*, 2004), Golfo de California (Gárate-Lizárraga *et al.*, 2006) y Pacífico norte (García-Mendoza *et al.*, 2008).

De las aproximadamente 200 especies de microalgas que producen florecimientos algales, los dinoflagelados representan el mayor número de especies tóxicas o nocivas (GEOHAB, 2001). Las proliferaciones de estas especies son resultado del efecto combinado de las interacciones físicas, químicas y biológicas, muchas de las cuales aún son poco comprendidas. Aunque estos eventos se han relacionado con el incremento en los aportes de nutrientes antropogénicos, muchos han ocurrido en áreas donde no hay tal efecto, o han estado presentes mucho antes de que las actividades del hombre empezaran a impactar los ecosistemas costeros (GEOHAB, 2001). A nivel mundial tan sólo desde hace dos décadas se ha documentado un incremento importante en su frecuencia de aparición, así como en su extensión espacial y temporal (Costanza *et al.*, 1997; Landsberg, 2002). Las razones que pueden explicar este incremento en la frecuencia y distribución de estos eventos son: Dispersión de especies por tormentas, corrientes y otros mecanismos naturales;



enriquecimiento de las aguas costeras con nutrientes derivados de actividades humanas; aumento de las actividades acuaculturales; transporte y dispersión de especies en aguas de lastre o semillas de moluscos; cambio climático global; mejora en la metodología y tecnología para la detección de nuevas especies, toxinas, o eventos tóxicos (Smayda, 1990). Los modelos de crecimiento de las especies de dinoflagelados que producen florecimientos consideran un incremento lento en el tamaño de las poblaciones y que sobre éstas no hay pastoreo por zooplancton. De este modo, los florecimientos no parecen ser el resultado final de una rápida tasa de crecimiento específica de los dinoflagelados, sino de las interacciones del medio físico y las estrategias específicas de los organismos.

Algunas especies productoras de florecimientos poseen la habilidad para formar quistes de reposo en una parte de su ciclo de vida. En regiones templadas, esta estrategia les permite sobrevivir a las condiciones adversas durante los meses de invierno, permaneciendo varios meses en los sedimentos como quistes de reposo. Las especies que no producen quistes logran permanecer en condiciones adversas como células vegetativas en bajas abundancias en la columna de agua.

Por lo anterior, es necesario conocer la fisiología de los organismos formadores de FANs, así como las variables ecológicas y oceanográficas que controlan su dinámica poblacional. Con ello, podemos mejorar nuestra capacidad predictiva de los eventos FAN. En consecuencia, el reto fundamental es comprender las características y los mecanismos críticos que subyacen en la dinámica de las especies que producen las proliferaciones en diferentes regímenes oceanográficos.

Los estudios de las variables ecológicas asociadas a las proliferaciones solamente son posibles durante la presencia de un evento de esta naturaleza, cuya predicción es prácticamente imposible en la actualidad. Para una mejor aproximación al conocimiento de estos eventos, los estudios en condiciones naturales pueden ser complementados con experimentos en el laboratorio bajo condiciones controladas, con el propósito de determinar algunas de sus características fisiológicas.

Con el propósito de tener un mejor conocimiento de los factores ambientales y fisiológicos que controlan la proliferación de dinoflagelados en la zona costera del noroeste de Baja California, en el presente trabajo se realizaron experimentos de laboratorio con cultivos

estacionarios para estudiar algunas características fisiológicas de las especies presentes. Así mismo, se obtuvo información de campo acerca de las variables ambientales y la dinámica poblacional de dichas especies durante la ocurrencia de los florecimientos en la Bahía de Todos Santos, Baja California.

#### **I. 4. Antecedentes y Justificación**

En la región de la Ensenada del Sur de California (ESC), los florecimientos de dinoflagelados han sido comunes desde por lo menos 1901 (Holmes *et al.*, 1967). Las condiciones oceanográficas específicas que promueven el desarrollo de estas proliferaciones no se conocen completamente (Hardy, 1993). El patrón de desarrollo de los florecimientos de dinoflagelados en esta región ha mostrado variaciones muy marcadas. Antes de 1975 la especie dominante durante los florecimientos de primavera fue *Prorocentrum micans* Ehrenberg, mientras que las proliferaciones más intensas durante finales de verano y principios de otoño estuvieron asociadas con *Lingulodinium polyedrum* (Stein) Dodge (= *Gonyaulax polyedra* Sweeney).

Desde 1975 hasta 1994 no se registraron proliferaciones de dinoflagelados en el área de la ESC. Sin embargo, en invierno-primavera de 1995 después de una intensa precipitación pluvial, se presentaron vientos Santa Ana y en enero paralelamente se desarrolló una proliferación a lo largo de toda la costa de la ESC, manteniéndose hasta abril de ese año (Gregorio y Pieper, 2000). La especie dominante fue *Lingulodinium polyedrum* con abundancias mayores de dos millones de células por litro frente a La Jolla, California (Hayward *et al.*, 1995) y concentraciones de clorofila "a" superiores a los 100 mg *Chla* m<sup>-3</sup> (Kahru y Mitchel, 1998). Ese evento fue seguido por la proliferación del dinoflagelado heterotrófico *Noctiluca scintillans*.

En los trabajos realizados sobre la composición fitoplanctónica de la Bahía de Todos Santos se ha reportado que la comunidad de dinoflagelados está representada por una gran diversidad de especies (Hernández-Becerril, 1985; Giffard-Mena, 1997; López-Ramírez, 1998; Montiel-Nieves, 1998; Peña-Manjarrez, 2001). Entre estas especies, *Lingulodinium polyedrum*, *Prorocentrum micans*, *Prorocentrum gracile* Schütt, *Scrippsiella trochoidea* Balech et Loeblich III y *Ceratium furca* están presentes en la comunidad durante todo el

año. *L. polyedrum* es la especie que durante primavera y verano presenta las mayores abundancias celulares y produce cambios en la tonalidad de la superficie del mar en grandes extensiones de la franja costera por periodos prolongados (Peña-Manjarrez *et al.*, 2005).

La alta frecuencia de los florecimientos en la BTS ha producido daños no cuantificados a la economía de las empresas dedicadas al maricultivo de peces y moluscos. Los daños y riesgos a la salud de la población adyacente a la bahía no se pueden evaluar por parte del sector salud que adolece de un programa de información y seguimiento de los efectos de estos eventos en la población. Las pérdidas económicas en el sector Turismo y Pesca, tampoco pueden evaluarse por falta de información. En la BTS hay pocos estudios que presenten series de tiempo del comportamiento de los florecimientos y de la sucesión de la comunidad fitoplanctónica en relación a las variables del ambiente. Por ello no se conocen los mecanismos de los florecimientos, lo cual es necesario con el propósito de minimizar las pérdidas económicas y daños al ecosistema.

### **I.5. Área de Estudio**

La Bahía de Todos Santos (Figura 3) se ubica en el noroeste de la Península de Baja California, México (31°40' y 31°56' N; 116°36' y 116°50' W). Está limitada al norte por Punta San Miguel, al sur por Punta Banda, al este por la ciudad de Ensenada y al oeste por las Islas de Todos los Santos. Cerca del 90% del fondo tiene entre 10 y 50 metros de profundidad, el resto forma parte del angosto cañón submarino entre las Islas y Punta Banda, con profundidad máxima de 300 m (Argote *et al.*, 1991).

El sistema de vientos en la bahía durante el verano tiene una componente dominante del noroeste. En otoño e invierno el sistema de brisas es interrumpido por vientos cálidos y secos provenientes del sureste conocidos en la región como vientos “Santana”, los cuales tienen una velocidad de hasta  $12 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  (Trasviña *et al.*, 2003).

Argote *et al.* (1991) reportaron que la circulación superficial de la bahía, determinada a partir de las distribuciones horizontales de temperatura y salinidad, puede presentar corrientes paralelas a la costa. La velocidad promedio de estas corrientes es de  $15 \text{ cm s}^{-1}$

para los meses de marzo a agosto y de  $5 \text{ cm s}^{-1}$  para los meses de septiembre a enero (Álvarez-Sánchez *et al.*, 1988).

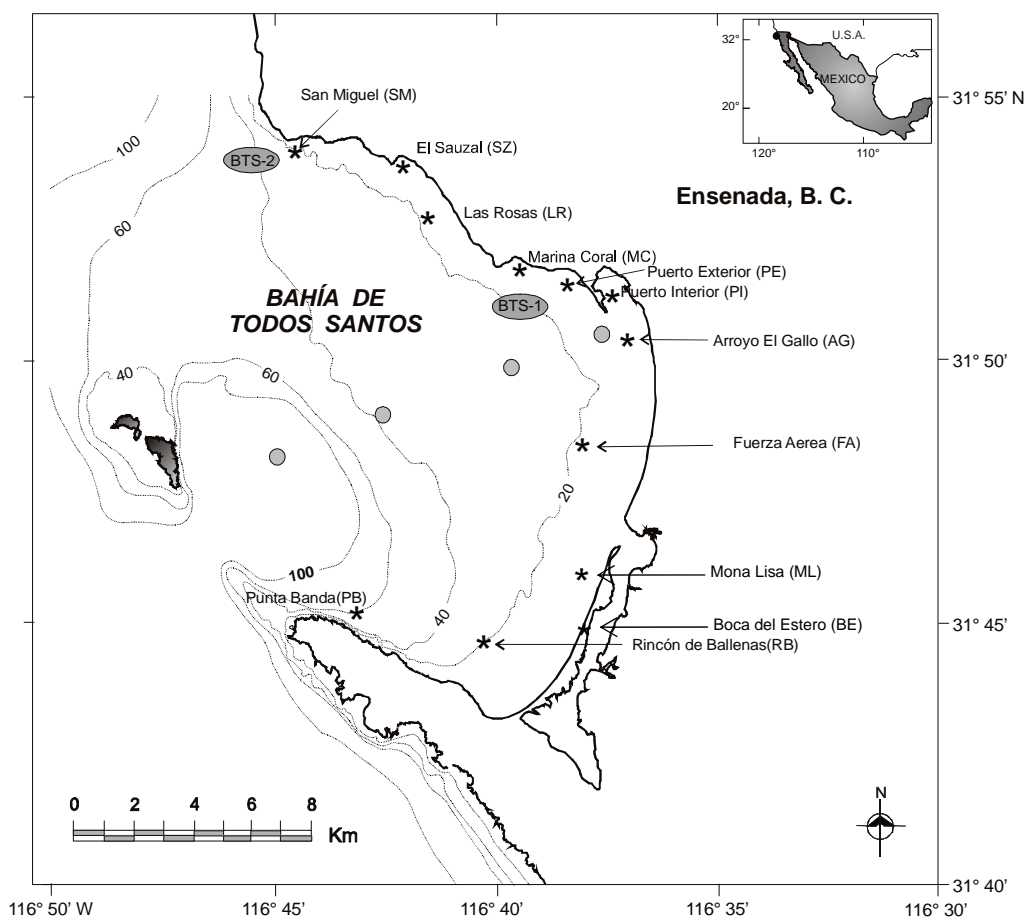


Figura 3. Localización de la Bahía de Todos Santos. Los asteriscos (\*) indican las estaciones monitoreadas mensualmente durante el periodo enero de 2002 a junio del 2005. Los círculos grises corresponden a estaciones adicionales monitoreadas durante los florecimientos. Los óvalos BTS-1 y BTS-2 corresponden a las estaciones de muestreo durante la variación diurna del florecimiento los días 29 y 30 de junio del 2005. Las isóbatas están en metros.

La salinidad superficial presenta un máximo de 33.7 en verano y un mínimo de 33.3 en invierno (Mancilla-Peraza y Martínez, 1991). Granados-Guzmán *et al.* (1995) realizaron mediciones de temperatura en la Bahía de Todos Santos durante mayo de 1992 a marzo de 1993. De acuerdo con sus resultados en el Este de las Islas de Todos los Santos, a los 25 m de profundidad la temperatura mínima registrada en junio fue de  $11.1 \text{ }^{\circ}\text{C}$  y la máxima de

17.4 °C en noviembre. La fluctuación de estas variables en diferentes épocas del año indica que la bahía está influenciada por procesos locales y regionales, con lo cual se generan condiciones hidrológicas distintas, con un posible reflejo en los primeros niveles de la trama trófica. Por su ubicación latitudinal el balance de calor en la bahía presenta una ganancia neta en los meses de verano y una pérdida neta en los meses de invierno (Cruz-Colín, 1997).

La columna de agua se encuentra completamente mezclada durante invierno y presenta su estratificación máxima cuando se define perfectamente una termoclina durante los meses de septiembre y octubre (Espinosa-Correón *et al.*, 2001). La influencia de agua subsuperficial fría y rica en nutrientes dentro de la bahía se origina por el transporte de agua aflorada por los eventos de surgencia fuera de la bahía (Mancilla-Peraza y Martínez, 1991), los cuales se intensifican en primavera y verano (Gómez-Valdéz, 1983).

Las concentraciones de Clorofila “a” (Chl<sub>a</sub>; mg m<sup>-3</sup>) y la producción primaria durante el verano presentan máximos de 2.0 mg m<sup>-3</sup> y > 6.5 mgC m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup> respectivamente a las profundidades del 25% y 10% de penetración de luz (Gaxiola-Castro y Álvarez-Borrego, 1984; Espinoza-Carreón *et al.*, 2001).

En primavera, las diatomeas son el grupo dominante, mientras que en verano son los dinoflagelados. Aunque durante verano también puede dominar el nanoplancton, seguido de diatomeas y dinoflagelados (Gaxiola-Castro y Álvarez-Borrego, 1984).

Espinoza-Carreón *et al.* (2001) reportaron concentraciones superficiales de nitratos del orden de 0.2 µM durante la mayor parte del año, con valores máximos de 2 µM en junio y ligeros incrementos en octubre, asociados a la intrusión de agua subsuperficial de mayor salinidad. También estos autores documentan que a la profundidad de 50 m se registraron valores de ~ 0.8 µM para fosfatos y hasta 6µM para nitratos. Canino-Herrera (1995) reporta que las más altas concentraciones de nitratos se encuentran en la zona costera superficial, y que los nitritos no presentan un patrón bien definido, pero se registran concentraciones mínimas detectables de hasta de 0.58 µM. Por su parte el amonio se encuentra en el intervalo de 0 a 2 µM, con valores excepcionales de 5.54 µM asociados a las descargas de aguas residuales.

## **I.6. Objetivos**

### **1.6.1. Objetivo general**

Investigar algunas de las respuestas ecofisiológicas en cuatro especies de dinoflagelados de la Bahía de Todos Santos; *Lingulodinium polyedrum*, *Prorocentrum micans*, *Prorocentrum gracile* y *Scrippsiella trochoidea*, para elucidar los mecanismos que controlan su proliferación y su asociación con algunas variables ambientales.

### **1.6.2. Objetivos particulares**

1. Identificar las especies de quistes de dinoflagelados en los sedimentos superficiales.
2. Conocer las variables ambientales que influyen en los procesos de enquistamiento y desenquistamiento de los dinoflagelados que producen florecimientos.
3. Conocer las condiciones ambientales que influyen en el inicio, mantenimiento y decaimiento de los florecimientos de dinoflagelados en la Bahía de Todos Santos.
4. Determinar las variaciones en las tasas de crecimiento de los dinoflagelados *Lingulodinium polyedrum*, *Prorocentrum micans*, *Prorocentrum gracile* y *Scrippsiella trochoidea* expuestas a diferentes condiciones de luz y temperatura.
5. Conocer la variación diurna de la distribución vertical de los dinoflagelados y algunos parámetros fotosintéticos durante un florecimiento.

## Quistes de dinoflagelados en la Bahía de Todos Santos

---

### II.1. Introducción

Los dinoflagelados son un grupo importante en los ecosistemas marinos, ya que muchas de sus especies producen Florecimientos Algales Nocivos (FANs) afectando a peces y moluscos en áreas costeras. En condiciones ambientales adversas entre 13% y 16% de los dinoflagelados recientes producen quistes de reposo como parte de su ciclo de vida (Head 1996). Después de cierto periodo de dormancia, los quistes pueden germinar bajo condiciones ambientales apropiadas proporcionando nuevas células vegetativas móviles.

Los quistes de algunas especies de dinoflagelados tienen la capacidad de permanecer en el registro fósil por lo que son de gran ayuda en las investigaciones relacionadas con la reconstrucción paleoambiental (Susek *et al.*, 2005), así como en estudios bioestratigráficos (Persson y Rosenberg, 2003). El registro de quistes de dinoflagelados en los sedimentos proporciona información sobre las poblaciones en la columna de agua (Dale 1976) y refleja la ecología de los dinoflagelados, que ha sido influenciada por factores ambientales, incluyendo el aporte antropogénico de nutrientes.

Las variables ambientales que promueven los procesos de enquistamiento y desenquistamiento de los dinoflagelados no son del todo conocidas, aunque algunos resultados en experimentos de laboratorio sugieren que la inducción a la reproducción sexual está controlada por la limitación de nutrientes (Figueroa y Bravo, 2005). Sin embargo, no se tiene evidencia de que bajo condiciones *in situ* esta limitación tenga el mismo efecto (Kremp y Heiskanen, 1999). Se ha demostrado que la temperatura y la duración del día determinan el enquistamiento en especies de dinoflagelados que producen quistes calcáreos (Sgrosso *et al.*, 2001).

Los estudios sobre la distribución espacio-temporal de los quistes de dinoflagelados recientes en los sedimentos superficiales de las costas de México son escasos. Además, se han investigado muy poco las relaciones entre las condiciones ambientales, el ciclo de vida de los dinoflagelados y la producción de quistes en la región de la Ensenada del Sur de California (ESC) (Eppley y Harrison, 1975).

En los sedimentos recientes de la BTS se han registrado 18 especies de quistes de dinoflagelados que forman paredes orgánicas de dinosporina. El conjunto corresponde principalmente a las familias Gonyaulacaceae y Protoperidiniaceae y está dominado por *L. polyedrum* (Peña-Manjarrez *et al.*, 2001). La variabilidad estacional en las abundancias de quistes en el sedimento se encuentra asociada a los cambios en las características oceanográficas de la BTS, que a su vez está influenciada por el flujo hacia el sur de la Corriente de California.

En la región de la ESC se han registrado florecimientos recurrentes de dinoflagelados por lo menos desde 1901 (Morey-Gaines, 1981). Las especies responsables han sido *Lingulodinium polyedrum*, *Prorocentrum micans*, *Prorocentrum gracile*, *Ceratium furca* y *Scrippsiella trochoidea* (Gregorio y Pieper, 2000). De éstas sólo dos especies producen quistes de reposo; *L. polyedrum* que produce quistes de dinosporina y *S. trochoidea* que produce quistes calcáreos. Ambas especies poseen un ciclo de vida complejo que involucra células vegetativas haploides en la columna de agua y células diploides bentónicas como quistes de reposo (hipnocigotos).

Los quistes de dinoflagelados presentes en la BTS constituyen un semillero que provee las células para los florecimientos que ocurren con una frecuencia anual (Peña-Manjarrez *et al.* 2001, 2005). Sin embargo, aún se desconocen las condiciones ambientales que promueven la transición del ciclo de vida para *L. polyedrum* y *S. trochoidea* en la BTS. Existen preguntas sin resolver acerca de los factores ambientales y su nivel de influencia en el inicio de la reproducción sexual, tasa de formación de quistes, así como la variabilidad entre los estados de reposo y vegetativos como respuesta a los cambios ambientales.

En este capítulo se investiga la diversidad y distribución de las diferentes especies de quistes de dinoflagelados en los sedimentos de la BTS, así como la influencia de algunos factores ambientales (luz, nutrientes inorgánicos disueltos y temperatura superficial) sobre



la variabilidad en la producción de quistes de *L. polyedrum* y *S. trochoidea*, y su relación con los quistes temporales en la columna de agua.

## **II.2. Objetivos**

**II. 2. 1.** Conocer la composición y distribución de los quistes de dinoflagelados en los sedimentos recientes.

**II. 2. 2.** Determinar los factores ambientales que influyen en la variabilidad de la producción de quistes de *L. polyedrum* y *S. trochoidea* y su efecto sobre la abundancia y distribución.

## **II.3. Métodos**

### **II. 3. 1. Quistes en sedimentos.**

Durante enero 2002 a junio 2005 se realizaron muestreos mensuales en 12 localidades costeras de la Bahía de Todos Santos (Fig. 3) para recolectar sedimento superficial por medio de una draga Birge-Ekman modificada. Una vez a bordo de la embarcación se recuperaron los dos primeros centímetros de sedimento evitando que se mezclaran con sedimento subsuperficial. Las muestras se colocaron en bolsas de plástico con cierre hermético y se mantuvieron en refrigeración (4°C) hasta su análisis. En el laboratorio las muestras se deshidrataron a 50°C y se utilizaron 10 g para el análisis palinológico por el método del hexametáfosfato de sodio [(NaPO<sub>3</sub>)<sub>6</sub>] (Bolch, 1997). Posteriormente, las muestras se tamizaron (luz de malla 15 y 147 µm) y separaron por gradiente de densidad con politungstato de sodio (gravedad específica = 2). Se prepararon láminas permanentes con gelatina glicerinada y se sellaron con resina óptica (NOA-61/Y37-322). Las láminas fueron examinadas con un microscopio compuesto (Carl Zeiss AxioscoP40) con magnificación de 400x, identificando todos los quistes de dinoflagelados a nivel de especie utilizando la sistemática taxonómica. El tamaño de grano de los sedimentos se obtuvo a partir de los valores reportados por Emery (1957) y Barrera Gaona (1998).

### II. 3. 2. Quistes en columna de agua.

En cada estación se recolectaron muestras de la columna de agua utilizando un tubo muestreador segmentado (TMS) descrito por Sutherland *et al.* (1992), con segmentos de 0-3 m. Las muestras de agua se colocaron en botellas de plástico oscuro (Nalgene) y fueron fijadas con solución de Lugol-acetato, en la cual el yodo actúa como agente preservador y el ácido acético proporciona un pH adecuado para la conservación de las estructuras de los dinoflagelados (Thronsen, 1978). Durante su traslado las muestras se mantuvieron a 4°C y protegidas de la luz solar. Una vez en el laboratorio se colocaron en la oscuridad a temperatura ambiente hasta su análisis.

Para sedimentar las células se utilizaron cámaras de 5, 10 y 50 ml, considerando un tiempo de sedimentación de 3 horas por cada centímetro de altura de la cámara (Margalef, 1969). Se identificaron y contaron todas las células de dinoflagelados y diatomeas a nivel de especie, así como los quistes temporales de *L. polyedrum*. El análisis se realizó por el método de Utermöhl (1958) utilizando un microscopio invertido *Olympus* CK-2, contando por transectos hasta un mínimo de 400 células ó el total de la cámara. El conteo de células en muestras provenientes de los florecimientos se realizó en un microscopio *Bausch & Lomb* modelo *Zalplan* con sistema de contraste de fases (400X), utilizando cámaras *Sedgewich-Rafter*. Las fotografías de células vegetativas de dinoflagelados fueron obtenidas con una cámara *Sony* acoplada al microscopio *Olympus*, utilizando el procesador de imágenes *Snappy* v. 4.0.

### II. 3. 3. Temperatura y Salinidad.

Durante el mismo periodo para cada estación se utilizó una sonda sumergible equipada con sensores de conductividad, temperatura y profundidad (CTD *Seabirds Electronics*, modelo *SBE19-03*). Se realizaron lances verticales en cada estación hasta un metro por arriba del fondo para obtener los perfiles de temperatura y salinidad. El CTD se programó para obtener datos cada 0.5 segundos. La velocidad para el descenso y recuperación del perfilador fue de 0.5 m s<sup>-1</sup> con lo cual se obtuvo una densidad de muestreo aproximada de

cuatro datos por metro de profundidad. Los datos fueron transferidos utilizando el programa *SEASAVE* para visualizar los datos.

#### **II. 3. 4. Clorofila “a” (Chl<sub>a</sub>).**

Para el análisis de Chl<sub>a</sub> las muestras fueron filtradas a través de filtros GF/F de 25 mm de diámetro con poro de ~0.7 μm. La clorofila-*a* del fitoplancton retenida en los filtros se extrajo con acetona al 90% por 24 horas a 4°C en oscuridad de acuerdo con el método fluorométrico (Holm Hansen *et al.*, 1965; Venrick y Hayward, 1984). Las lecturas de fluorescencia de la Chl<sub>a</sub> se realizaron con un fluorímetro *Turner Design* (10/005R).

#### **II. 3. 5. Nutrientes.**

La determinación de nutrientes inorgánicos disueltos se realizó en alícuotas del agua de mar filtrada. El equipo utilizado para determinar las concentraciones de los nutrientes fue un autoanalizador de flujo segmentado *SKALAR* (SAN<sup>plus</sup> SYSTEM II), con canales para análisis simultáneos de (NO<sub>3</sub><sup>-</sup> + NO<sub>2</sub><sup>-</sup>) los cuales se designarán como DIN, (PO<sub>4</sub><sup>-</sup>) que se designarán como DIP y [Si(OH)<sub>4</sub>], éstas determinaciones se realizaron bajo el principio de medición de la absorbancia inducida por complejos cromáticos (Eaton *et al.*, 2005).

Como un indicador del nivel de enriquecimiento por nutrientes se estimó el índice de eutroficación (IEN) siguiendo un procedimiento similar al propuesto por Karydis *et al.* (1983), en el anexo I se detalla el procedimiento para el cálculo del IEN.

#### **II. 3. 6. Análisis estadístico.**

Con el programa Primer v.5.0 se calculó el índice de diversidad de Shannon-Weaver (H') considerando todas las especies de quistes de dinoflagelados encontradas en los sedimentos superficiales de cada localidad. Para interpretar el patrón de distribución de los quistes de reposo de *L. polyedrum* y *S. trochoidea* se realizó un análisis multidimensional (MDS) con el mismo programa. Los factores considerados como parámetros pasivos en este análisis fueron las localidades, estaciones del año y tamaño del sedimento. Para someter a prueba la hipótesis sobre las diferencias en la distribución entre localidades, con el mismo programa

se realizó un análisis de similitud de dos vías sin replica (ANOSIM) utilizando métodos de permutación/aleatoriedad en la matriz de similitud.

Con el programa Statistica v.7.0 se realizó un análisis de regresión múltiple (MRA) para conocer la contribución de las diferentes variables ambientales y explicar la variación de las abundancias de quistes de dinoflagelados.

## **II. 4. Resultados**

### **II. 4. 1. Quistes en sedimentos de la BTS**

#### **II. 4. 1. 1. Diversidad de quistes de reposo**

En la tabla I se registra la presencia de las especies de quistes de dinoflagelados en cada una de las localidades de muestreo dentro de la bahía. Se identificaron 30 especies y 21 géneros de quistes de dinoflagelados, 16 correspondieron a especies de dinoflagelados autótrofos y 14 a especies de dinoflagelados heterótrofos o mixótrofos. Las especies dominantes fueron *L. polyedrum*, *S. trochoidea* y *Gymnodinium* spp. Stein, así como otros del grupo de los Gonyaulacoideos. Los Protoperidinoideos presentaron la mayor diversidad de especies, sin embargo sus abundancias fueron bajas. Los géneros que presentaron las menores abundancias fueron *Dubridinium* (=Zygabikodinium) Reid, *Gyrodinium* (Kofoid et Swezy) y *Tuberculodinium* (=Pyrophacus) Rossignol.

Se confirma la presencia de quistes de *Pyrodinium bahamense* previamente reportada por Peña-Manjarrez *et al.*, (2001) y se amplía la lista de quistes de especies tóxicas en los sedimentos de la BTS; *Alexandrium catenella*, *Gymnodinium* spp. y *G. catenatum*, los cuales se registraron en las localidades SZ, MC y PI que se caracterizan por ser áreas protegidas dentro de la BTS, en las cuales se desarrollan diferentes actividades asociadas a la pesca, el turismo y estiba. Las máximas abundancias de estas especies se registraron en la localidad PI.

Tabla I. Registro de la presencia de quistes de dinoflagelados en los sedimentos de cada una de las localidades muestreadas en la BTS y su afinidad biológica (la presencia se indica con el signo + y la ausencia con el signo -).

Nombre de la célula quistal	Afinidad biológica	S M	SZ	LR	MC	PE	PI	AG	A5	RB	PB
<i>Alexandrium catenella</i>	<i>A. catenella</i>	-	+	-	+	-	+	+	+	+	+
<i>Lingulodinium macraerophorum</i>	<i>L. polyedrum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Achomosphaera</i> sp.	<i>Gonyaulax</i> sp.	-	+	+	+	-	+	-	-	+	+
<i>Ataxodinium choane</i>	<i>G. spinifera</i>	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Polysphaeridium zohary</i>	<i>Pyrodinium bahamense</i>	-	+	-	-	-	+	-	-	+	-
<i>Operculodinium centrocarpum</i>		-	+	-	+	-	+	-	+	+	+
<i>Operculodinium jandunchenei</i>	<i>Protoceratium</i> spp.	-	+	-	+	-	+	-	-	-	+
<i>Spiniferites</i> spp.	<i>Gonyaulax</i> sp.	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-
<i>Spiniferites bentori</i>		+	+	-	+	+	+	+	+	+	-
<i>Spiniferites bulloideus</i>	<i>G. scrippsiae</i>	+	+	-	+	+	+	+	+	+	-
<i>Spiniferites hyperacanthus</i>		-	+	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>Tuberculodinium vancampoae</i>	<i>Pyrophacus steinii</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	<i>S. trochoidea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cochlodinium polykrikoides</i>	<i>C. polykrikoides</i>	-	+	+	+	-	+	+	-	+	-
<i>Gymnodinium catenatum</i>	<i>G. catenatum</i>	-	+	-	-	-	+	+	-	+	-
<i>Gymnodinium</i> spp.	<i>Gymnodinium</i> spp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gyrodinium</i> spp.	<i>Gyrodinium</i> spp.	-	+	-	+	-	+	+	-	-	-
<i>Polykrikos kofoidii</i>	<i>P. kofoidii</i>	+	+	-	+	-	+	+	+	+	+
<i>Polykrikos schwartzii</i>	<i>P. schwartzii</i>	+	+	-	+	-	+	+	+	+	+
<i>Brigantodinium grande</i>	<i>Protoperidinium</i> sp.	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Brigantodinium majusculum</i>	<i>P. pentagonum</i>	-	+	-	+	-	+	-	+	+	-
<i>Protoperidinium americanum</i>	<i>P. americanum</i>	-	+	+	+	+	+	+	-	+	-
<i>Lejeunecysta sabrina</i>	<i>P. leonis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Quinquecuspis concreta</i>	<i>P. leonis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Selenopenphix quanta</i>	<i>P. conicum</i>	-	+	-	-	-	+	+	-	+	-
<i>Selenopenphix nephroides</i>	<i>P. subinermis</i>	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>Votadinium calvum</i>	<i>P. oblongum</i>	-	-	-	+	-	+	+	-	-	+
<i>Votadinium spinosum</i>	<i>Protoperidinium</i> sp.	-	+	-	-	+	+	+	-	+	-
<i>Islandinium minutum</i>	<i>Protoperidinium</i> sp.	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>Dubridinium caperatum</i>	<i>Zigabikodinium lenticulatum</i>	-	+	-	+	-	+	+	-	+	-

El índice de diversidad de Shannon-Weaver ( $H'$ ) presentó valores entre 1.307 en SM y 4.179 en PI (Fig. 4). La mayor diversidad y similitud de especies se registró en las áreas protegidas (SZ, MC, PI), así como en áreas con sedimentos finos (AG, RB).

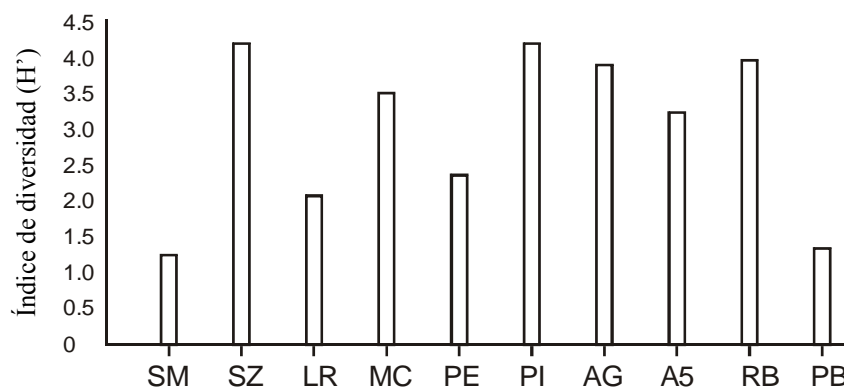


Figura 4. Índice de diversidad de Shannon-Weaver ( $H'$ ) para los quistes de dinoflagelados en los sedimentos de la BTS.

#### II. 4. 1. 2. Quistes de reposo de *Lingulodinium polyedrum* y *Scrippsiella trochoidea*

Por considerarlas como representativas de las diferentes condiciones dentro de la BTS, en esta sección se presentan los resultados de las localidades San Miguel (SM), Puerto Interior (PI), Arroyo el Gallo (AG) y Rincón de Ballenas (RB).

Los quistes de reposo de *L. polyedrum* y *S. trochoidea* presentaron alta variabilidad en todas las localidades (Fig. 5). Las mayores abundancias se registraron en los periodos de primavera-verano de cada año, durante el desarrollo de los florecimientos de dinoflagelados (FD) en la BTS y un poco después del decaimiento de los mismos. Después del decaimiento de los FD se registraron fuertes disminuciones en las abundancias de quistes de reposo en los sedimentos durante otoño-invierno.

En SM los quistes de reposo de *L. polyedrum* presentaron abundancias máximas de 279 quistes  $g^{-1}$  de sedimento en agosto de 2002, mientras que en enero de 2004 no se registró la presencia de quistes de *L. polyedrum* para esa localidad. Las abundancias más bajas se registraron cuando la temperatura superficial del mar fue  $<17^{\circ}C$ , mientras que las mayores abundancias se registraron cuando la temperatura superficial fue de los  $17.5^{\circ}C$  a  $22.5^{\circ}C$ .

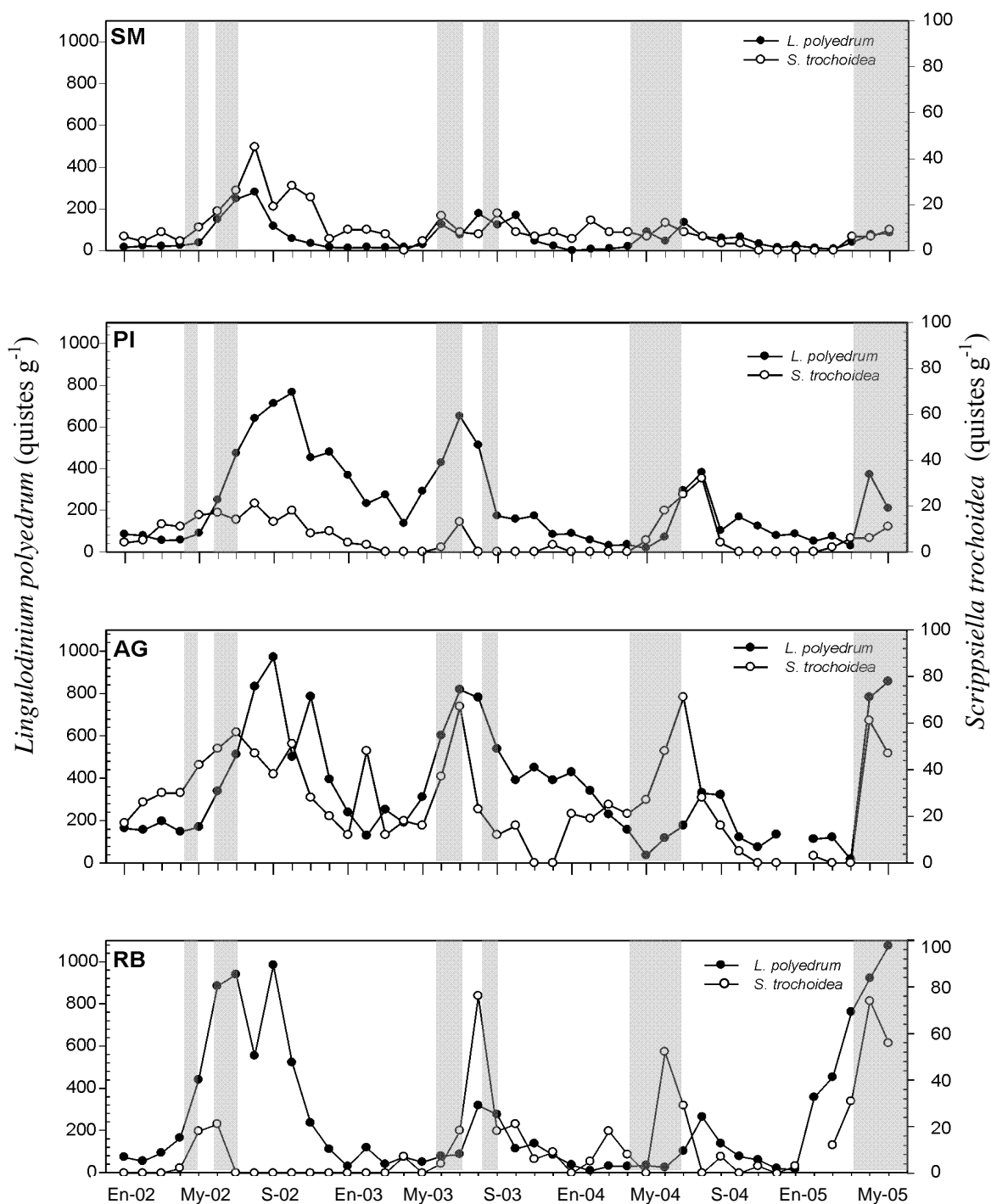


Figura 5. Variación temporal de las abundancias de quistes de reposo (quistes g<sup>-1</sup> de sedimento seco) de *L. polyedrum* y *S. trochoidea* en San Miguel (SM), Puerto Interior (PI), Arroyo el Gallo (AG) y Rincón de Ballenas (RB) durante el periodo enero 2002 – junio 2005. Notese la diferencia de escalas en los ejes de abundancias para cada especie. Las barras grises indican los periodos de florecimientos de dinoflagelados.

Los quistes de reposo de *S. trochoidea* mostraron tendencias muy similares para los veranos, mientras que en los inviernos de 2003 y 2004 registraron un ligero incremento en sus abundancias.

En SM los quistes de reposo de *L. polyedrum* y *S. trochoidea* tuvieron un fuerte descenso a lo largo del periodo de estudio, ya que las abundancias de *L. polyedrum* en el verano de 2002 tuvieron un máximo de 279 quistes  $g^{-1}$  de sedimento pero en los veranos posteriores los máximos disminuyeron a 190, 150 y 120 quistes  $g^{-1}$  de sedimento (Fig. 5). Esta tendencia también se observó para *S. trochoidea* con abundancias de 45, 16, 12 y 9 quistes  $g^{-1}$  de sedimento para el mismo periodo.

Las otras tres estaciones (PI, AG y RB) mostraron una tendencia similar, pero mayor variabilidad en sus abundancias. Los promedios de verano variaron desde 263 hasta 970 quistes  $g^{-1}$  de sedimento para *L. polyedrum* en RB y AG, mientras que para *S. trochoidea* la variación fue desde 13 hasta 76 quistes  $g^{-1}$  de sedimento en PI y RB.

Durante el periodo de estudio se observó que las máximas abundancias de quistes de *L. polyedrum* se presentaron simultáneamente en todas las estaciones, excepto para el 2002 cuando PI y AG registraron las máximas abundancias en septiembre, mientras que RB alcanzó el máximo en octubre de ese año. Esto quizás pueda explicarse por los valores de temperatura que en RB presentaron un incremento continuo desde 17.5°C en marzo hasta 22.5°C en agosto, mientras que en las otras localidades mostraron un ligero descenso en junio (18.4°C en PI y 19.9°C en AG), cuando las temperaturas de mayo habían sido de 19.5°C y 20.5°C, respectivamente (Figura 7).

En RB se registraron las mayores abundancias de quistes de reposo de *L. polyedrum*, con una fuerte señal para los máximos de verano de cada año, los cuales se alcanzaron cuando las temperaturas superficiales fueron mayores.



#### **II. 4. 2. Quistes temporales de *L. polyedrum* en columna de agua.**

En las muestras de la columna de agua sólo se cuantificaron los quistes temporales de *L. polyedrum*. La producción de estos quistes es alta durante los florecimientos y poco tiempo después del decaimiento de estos eventos. Ocasionalmente es posible encontrar algunas células de quistes temporales en las aguas superficiales de la BTS fuera del periodo del desarrollo de los FA (Fig. 6).

Las abundancias máximas de los quistes temporales se registraron de forma intermitente en el periodo mayo-septiembre de cada año cuando las células vegetativas desarrollaron florecimientos densos de esta especie. En mayo de 2003 y mayo de 2005 en la localidad PI se registraron abundancias máximas de  $76 \times 10^3$  y  $50 \times 10^3$  quistes temporales  $L^{-1}$  respectivamente. Otras abundancias altas fueron de  $35 \times 10^3$ ,  $39 \times 10^3$  y  $45.6 \times 10^3$  quistes temporales  $L^{-1}$  en la localidad AG durante junio de 2002, junio de 2004 y mayo de 2005.

Algunos valores mínimos en las abundancias de los quistes temporales de *L. polyedrum* se registraron en julio del 2002 en PI, lo cual fue precedido por un descenso de  $1.1^\circ C$  en la temperatura superficial de junio de ese año. Esta tendencia no se observó en AG donde la temperatura superficial disminuyó  $0.6^\circ C$  en el mismo periodo (Figura 7). Las localidades RB y SM no mostraron esta tendencia en la temperatura superficial y los quistes temporales fueron mayores que en las otras localidades durante junio y julio del 2002.

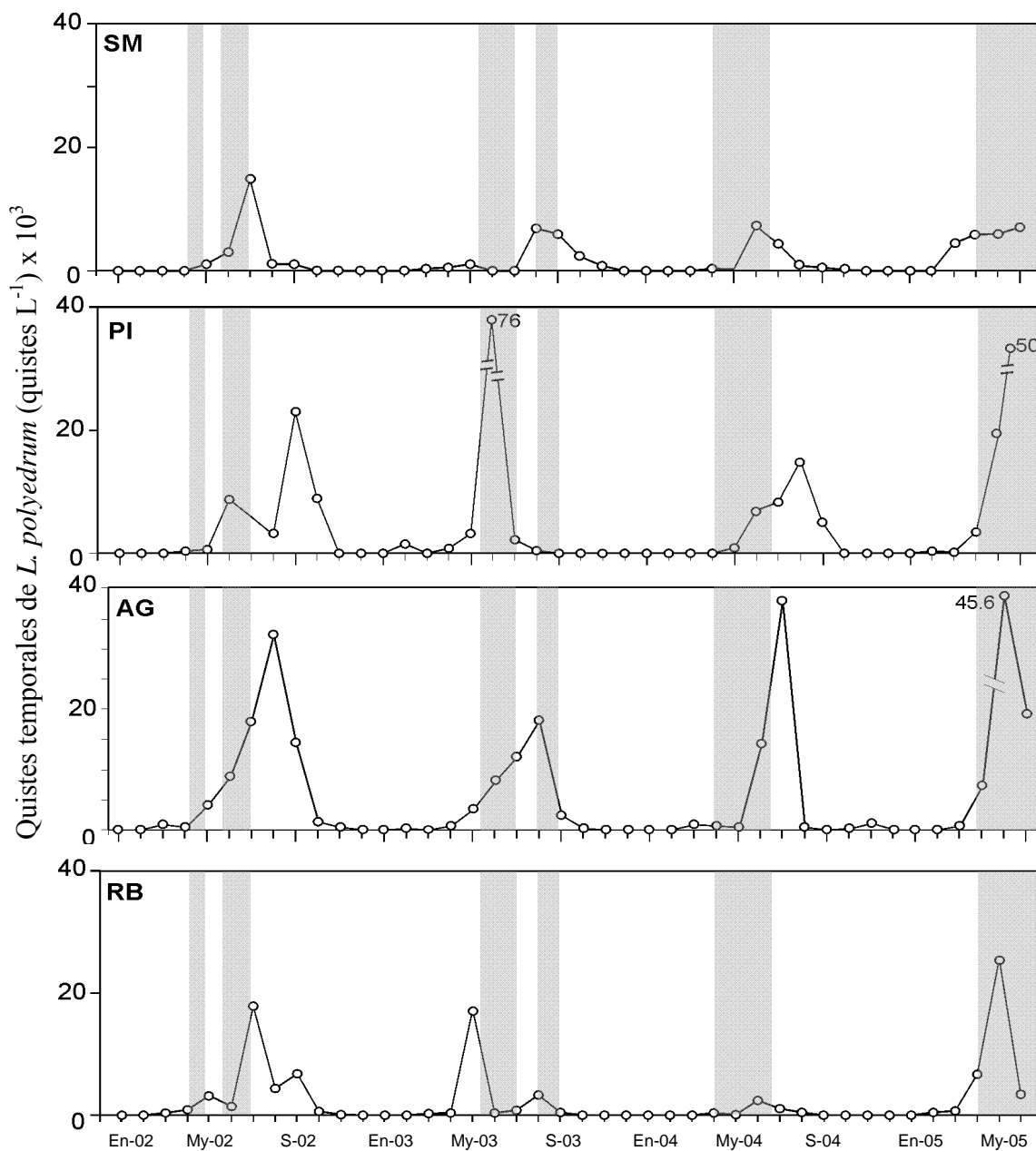


Figura 6. Variación temporal de los quistes temporales de *Lingulodinium polyedrum* en la columna de agua (quistes L<sup>-1</sup> x 10<sup>3</sup>) para las estaciones San Miguel (SM), Puerto Interior (PI), Arroyo el Gallo (AG) y Rincón de Ballenas (RB) durante el periodo enero de 2002 a junio de 2005. Las barras grises indican los periodos de florecimientos de dinoflagelados.

### II. 4. 3. Temperatura

Los perfiles mensuales de temperatura para cada localidad muestran que durante todos los inviernos la columna de agua de la BTS presentó condiciones de mezcla vertical desde superficie hasta el fondo con valores medios de temperatura aproximadamente de 12°C. Durante la primavera de cada año se inició la formación de la termoclina estacional en una profundidad que varió entre los 5 y 10 m. La estratificación se manifiesta fuertemente durante todos los veranos con una termoclina somera entre los 4 m y 5 m de profundidad en todas las localidades. Hacia el otoño el grado de estratificación es muy variable en todas las localidades con una termoclina cuyo gradiente vertical es menor con respecto al verano, y se ubica aproximadamente a los 5 m, pero también se distingue una segunda termoclina ubicada a los 8 m en las localidades más profundas (Fig. 7).

En SM se presentó la mayor mezcla vertical durante invierno. En esta localidad se registraron las temperaturas superficiales más bajas en invierno con valores de 12°C, en tanto que el máximo fue de 21°C en verano. Las otras localidades presentaron mayor estratificación y se registraron valores mínimos de temperatura superficial entre 13°C a 14°C durante invierno, mientras que durante el verano se registraron máximos desde 23°C hasta 24.5°C.

En todas las estaciones los valores de temperatura subsuperficial después de los 10 m de profundidad fueron menores a 12°C durante invierno, mientras que en el periodo primavera-otoño a la misma profundidad la temperatura aumentó a 14°C. En general para cualquier época del año, la temperatura por debajo de los 20 m registra valores de 12°C o menores.

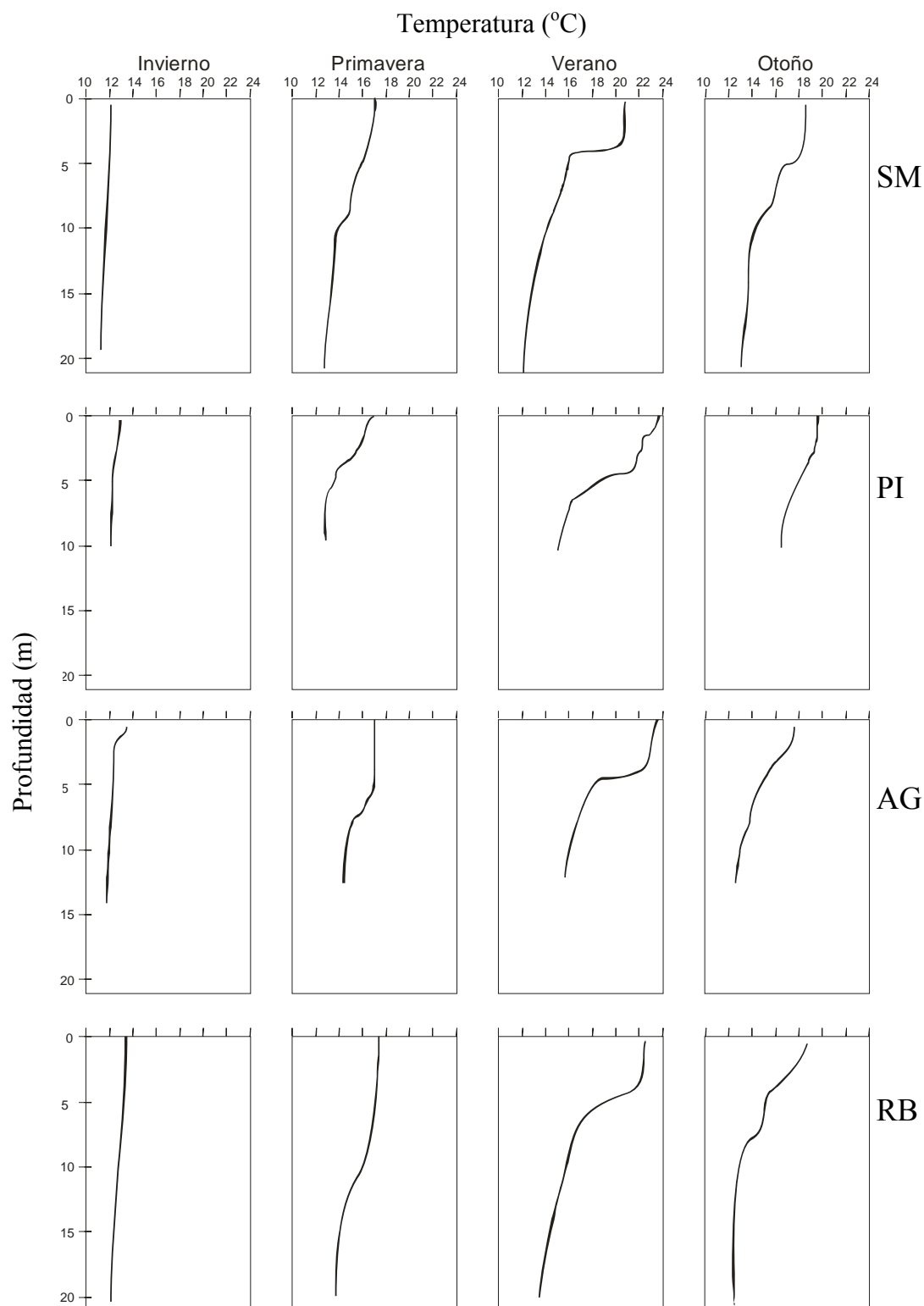


Figura 7. Perfiles verticales de temperatura obtenida con el CTD para las localidades de SM, PI, AG y RB. En cada serie se presentan los perfiles típicos de invierno (enero), primavera (abril), verano (julio) y otoño (octubre), para el año de 2004.

Eventualmente durante el verano la termoclina presentó rompimientos asociados a la mezcla inducida por el esfuerzo del viento sobre la superficie del mar, promoviendo una disminución de la temperatura en la columna de agua principalmente en SM y RB. En estas localidades la temperatura superficial presentó la mayor variabilidad probablemente asociada a su cercanía con las áreas de comunicación de la BTS con el océano abierto.

La temperatura superficial promedio en las cuatro localidades (Fig. 8) varió entre los  $13.7^{\circ}\text{C}$  a  $22.8^{\circ}\text{C}$ . Los valores mínimos de  $12^{\circ}\text{C}$  en SM y  $14^{\circ}\text{C}$  en RB se registraron durante invierno cuando la mezcla vertical promueve la homogenización de la temperatura en la columna de agua desde la superficie hasta al menos 20 m de profundidad. Los valores máximos registrados fueron de  $22^{\circ}\text{C}$  en SM y  $24.5^{\circ}\text{C}$  en RB durante el verano, cuando la columna de agua está bien estratificada.

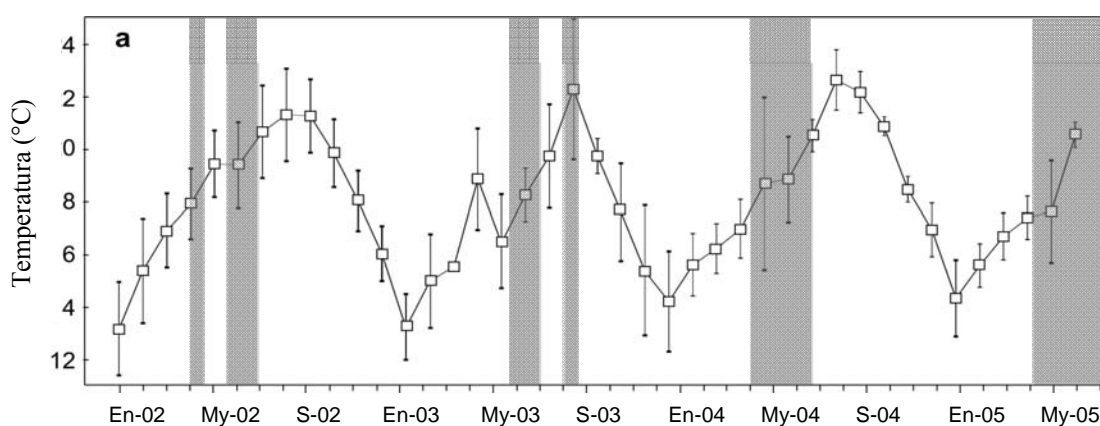


Figura 8. Variación temporal de la temperatura superficial medida en las estaciones de monitoreo de la BTS para el periodo enero de 2002-junio de 2005. Cada punto representa la media de las estaciones SM, PI, AG y RB. Las líneas verticales en cada valor indican una desviación estándar. Las barras en gris indican los periodos en los cuales se registraron florecimientos de dinoflagelados durante el estudio.

Cuando se inició este trabajo en el invierno de 2001-2002 el valor medio de la temperatura superficial en las cuatro localidades fue de  $13.17^{\circ}\text{C}$ . Los inviernos posteriores registraron un ligero incremento con promedios de  $13.23^{\circ}\text{C}$ ,  $14.23^{\circ}\text{C}$  y  $14.35^{\circ}\text{C}$  para 2002-2003, 2003-2004 y 2004-2005, respectivamente. Las medias de temperatura para los veranos fueron mayores con valores de  $21.35^{\circ}\text{C}$ ,  $22.3^{\circ}\text{C}$  y  $22.65^{\circ}\text{C}$  en 2002, 2003 y 2004 respectivamente. Para 2005 el promedio de temperatura en el verano fue de  $22.8^{\circ}\text{C}$ . Estos resultados

muestran que la temperatura media de verano en la superficie de la BTS ha presentado un incremento de 1.45 °C durante el periodo 2002-2005.

El máximo gradiente de temperatura superficial se registró en SM y PI con una diferencia de 9°C entre el mínimo en invierno y máximo en verano, seguido por un gradiente de 8 °C en RB. El gradiente mínimo se registró en AG con un valor de 4 °C.

#### II. 4. 4. Salinidad

La figura 9 muestra la variabilidad del promedio de salinidad superficial durante el periodo de estudio dentro de la BTS. Los valores mínimos de salinidad superficial se registraron durante el periodo enero-marzo del 2005 en AG y PI con un promedio de 32.2. Estos valores estuvieron asociados a una precipitación promedio de 71.33 mm para el mismo periodo (Observatorio Meteorológico del CICESE en El Sauzal, [http://usuario.cicese.mx/~vientos/History\\_sauzal.htm/](http://usuario.cicese.mx/~vientos/History_sauzal.htm/)), la cual representa un valor relativamente alto para esta región.

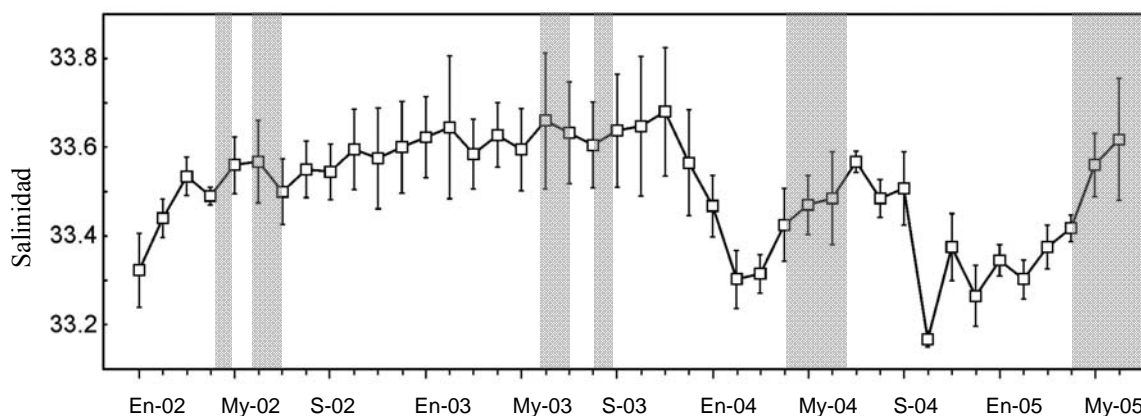


Figura 9. Variación temporal de la salinidad superficial en la BTS para el periodo enero de 2002-junio de 2005. Cada punto representa la media de la salinidad en las estaciones SM, PI, AG y RB. Se indica la desviación estándar. Las barras en gris indican los periodos en los cuales se registraron florecimientos de dinoflagelados durante el estudio.

El promedio máximo de salinidad fue de 33.8 y se registró en agosto del 2002. Las estaciones AG, PI y SM se ubican en las desembocaduras de arroyos, que durante las lluvias incrementan el aporte de agua dulce e inducen el descenso en la salinidad superficial de las áreas adyacentes.

La distribución vertical de salinidad fue más homogénea durante los inviernos, con cambios estacionales de menor magnitud que los cambios de temperatura. La estación SM puede considerarse como representativa de las condiciones de mezcla y la más influenciada por el océano abierto, la que se caracterizó por salinidad superficial entre 33.38 y 34.1, ligeramente menores que en RB.

#### **II. 4. 5. Clorofila “a”(Chla)**

La concentración de clorofila “a” (Chla) superficial mostró una gran variación. Durante los periodos en los que no se registraron florecimientos de dinoflagelados se midieron valores desde 2.84 mg Chla m<sup>-3</sup> en PI hasta 3.46 mg Chla m<sup>-3</sup> en RB, con una media de 3.2 mg Chla m<sup>-3</sup> para las cuatro localidades (Fig. 10). Durante los periodos de florecimientos de dinoflagelados la concentración de Chla superficial se incrementó a valores en el intervalo desde 6.62 mg Chla m<sup>-3</sup> en RB hasta 16.64 mg Chla m<sup>-3</sup> en AG. Sin embargo, durante el florecimiento de dinoflagelados de 2005 a partir de mayo se registraron valores superiores a 50 mg Chla m<sup>-3</sup> en todas las estaciones, con máximos de 276 mg Chla m<sup>-3</sup> en SM y de 147 mg Chla m<sup>-3</sup> en RB.

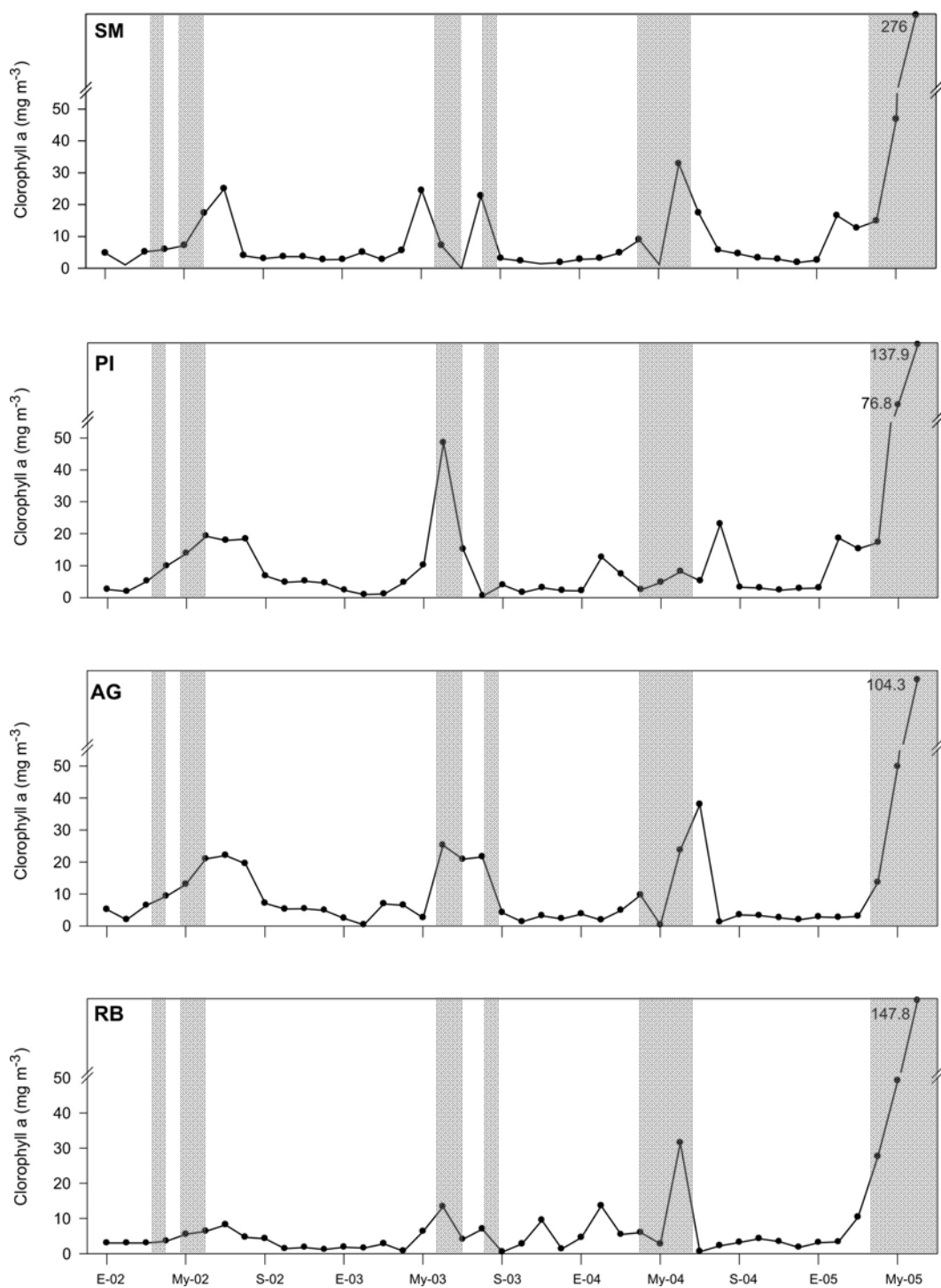


Figura 10. Variación temporal de la concentración de clorofila en el primer segmento superficial (0-3 m) de la columna de agua en la BTS durante el periodo enero 2000 a junio de 2005 en las localidades SM, PI, AG y RB. Las barras en gris indican los periodos en los cuales se registraron florecimientos de dinoflagelados.



## II. 4. 6. Nutrientes

Los nutrientes inorgánicos disueltos en la forma de nitritos+nitratos  $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$  (DIN) y ortofosfatos  $\text{PO}_4^{3-}$  (DIP) presentaron un patrón similar en todas las localidades durante el periodo de estudio (Fig. 11), con máximos al inicio de primavera, antecediendo a los florecimientos de dinoflagelados (FD) que comúnmente inician en primavera y pueden continuar durante todo el verano.

Aunque los nutrientes disminuyeron conforme los FD se desarrollan, las concentraciones de todas las especies químicas mantienen niveles que no representan condiciones de limitación para las especies del fitoplancton, y en particular para los dinoflagelados que proliferaron durante los florecimientos.

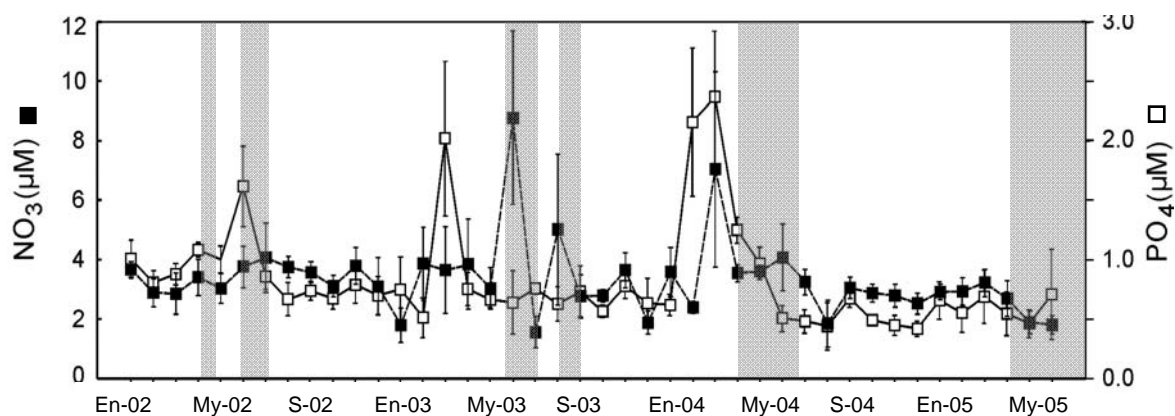


Figura 11. Variación temporal de los nutrientes inorgánicos disueltos en la superficie de la BTS para el periodo enero de 2002-junio de 2005. Se presenta el valor promedio de las concentraciones medidas en las localidades SM, PI, AG y RB, y su desviación estándar. Las barras en gris representan los periodos de ocurrencia de los florecimientos.

#### II. 4. 7. Análisis estadístico

El análisis multidimensional escalado (MDS) mostró una asociación entre las abundancias de quistes y el tamaño de grano de los sedimentos (stress = 0.07) para las diferentes localidades. Los patrones de distribución de las medias de las abundancias de quistes de *L. polyedrum* presentaron diferencias para SM y RB, mientras que entre las localidades PI y AG se presentó un patrón similar (Fig. 12).

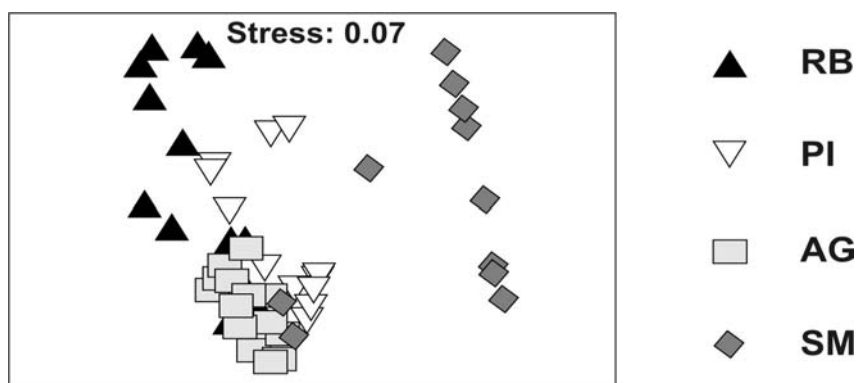


Figura 12. Resultado del análisis multidimensional con el programa Primer v. 5.0, considerando el tamaño de grano del sedimento para cada localidad.

En la tabla II se muestran los resultados del análisis de similitud (ANOSIM) entre localidades para los promedios de las abundancias de quistes de las dos especies ( $p=0.01$ ). El valor de  $r$  global es mayor para *L. polyedrum* y la mayor similitud se encuentra entre las estaciones PI y AG.

Tabla II.- Valores de  $r$  para el análisis de similitud (ANOSIM) entre las cuatro localidades considerando el promedio de las abundancias de quistes de reposo para *L. polyedrum* (*L. p.*) y *S. trochoidea* (*S. t.*).

	<i>L. p.</i> (r global = 0.236)	<i>S. t.</i> (r global = 0.157)
SM vs PI	0.312	0.185176
SM vs AG	0.242	0.000004
SM vs RB	0.190	0.289187
PI vs AG	0.516	0.502255
PI vs RB	-0.006	0.264149
AG vs RB	0.180	0.000000

El análisis de regresión múltiple (ARM) mostró que de las variables ambientales consideradas, la temperatura superficial y la concentración de fosfatos junto con las abundancias de quistes temporales son los factores que explican el 48% de la varianza en las abundancias de quistes de reposo registrados en los sedimentos ( $r^2= 0.48$ ,  $p<0.01$ ,  $\alpha=0.05$ ). Mientras que el 54 % de la varianza en las abundancias de quistes temporales en la columna de agua es explicado por las abundancias de las células vegetativas en la superficie (0-3 m) de BTS ( $r^2=0.54$ ,  $p<0.01$ ,  $\alpha=0.05$ ). Otros factores como DIN, razón DIN:DIP, salinidad y las abundancias de células vegetativas fueron considerados en el análisis pero no presentaron ninguna correlación estadísticamente significativa.

El ARM para las abundancias de los quistes de reposo de *S. trochoidea* en función de las variables ambientales consideradas en este estudio no mostró ninguna relación estadísticamente significativa.

## II. 5. Discusión

La diversidad de los quistes de dinoflagelados identificados en los sedimentos superficiales de la BTS no reflejó el 100% de la estructura de la comunidad de dinoflagelados en la columna de agua. En trabajos previos (Peña-Manjarrez *et al.*, 2005) se ha registrado la presencia de 14 especies de quistes de dinoflagelados, 12 de esas especies se encontraron representadas por su afinidad biológica en la fase planctónica. En este trabajo se reporta un esquema diferente, se identificaron 30 especies de quistes de las cuales 16 son especies que no han sido reportadas previamente, dos de ellas no se encontraron representadas en la fase planctónica y nueve son especies que representan nuevos registros para la BTS.

De estos nueve registros de especies nuevas de quistes de reposo en los sedimentos, se encontraron las afinidades biológicas en la fase planctónica de cuatro especies que pertenecen a los géneros *Alexandrium*, *Gymnodinium* y *Karenia*. Éstas especies se han asociado con la producción de toxinas del tipo PSP y NSP en otras regiones (Fukuyo, 2003), por lo que no se descarta la posibilidad de eventos tóxicos en futuros florecimientos de dinoflagelados. Cinco de las nuevas especies corresponden a dinoflagelados heterótrofos, sugiriendo un posible cambio en la estructura trófica del fitoplancton en la BTS.

Las cinco especies restantes corresponden a dinoflagelados heterótrofos. El registro de estas nuevas especies de dinoflagelados presentes como quistes en los sedimentos y en la columna de agua puede estar asociada con uno o varios de los siguientes factores:

- 1) El incremento de las actividades en el cultivo de moluscos. Al importar semilla de otras regiones pudieron introducir especies exógenas.
- 2) El agua de lastre de embarcaciones, la cual al no ser debidamente regulada por las autoridades portuarias y de salud puede haber introducido especies exógenas.
- 3) La advección horizontal por corrientes que influyen de manera natural en la BTS pueden haber transportado algunas de las especies encontradas como nuevos registros.
- 4) Un monitoreo exhaustivo como el de este trabajo, permitió su identificación.

Estas especies representan un riesgo potencial ante el posible desarrollo de FANs asociados a la producción de toxinas, que eventualmente pueden afectar al ecosistema y a la población humana que habita o visita la franja costera.

Otros cambios pueden presentarse en la estructura de la comunidad del fitoplancton tal como se ha documentado en otras regiones costeras donde la liberación de compuestos alelopáticos por especies como *Alexandrium* y *Karenia* afecta a las poblaciones naturales de *Scrippsiella* induciendo la formación de quistes temporales o la lisis celular, dependiendo del tiempo de exposición, o bien la exclusión de algunas otras especies de dinoflagelados de la comunidad (Fistarol *et al.*, 2004).

La presencia de especies como *Karenia* sp. (cf. *mikimotoi*) y otras del complejo *mikimotoi* encontradas en este estudio, han sido asociadas a condiciones eutróficas en las costas de Japón y la región norte del mar de China (Smayda, 2005). Sobre las condiciones de eutrofización en la BTS se discute en el capítulo III de este trabajo.

La concentración promedio de los nutrientes en la BTS durante el estudio fue de 3.31  $\mu\text{M}$  para el DIN y 0.83  $\mu\text{M}$  para el DIP (Figura 11). Sin embargo, antecediendo los florecimientos y durante la primavera de cada año excepto para 2005, ambos nutrientes presentaron un incremento importante en sus concentraciones, especialmente los fosfatos que duplicaron su concentración promedio. Los pulsos de DIN fueron proporcionalmente menores que los de DIP, pero también superaron su concentración promedio. Aparentemente este incremento de nutrientes está asociado con los florecimientos que usualmente inician en primavera y continúan durante el verano, y conforme el florecimiento se desarrolla las concentraciones de nutrientes disminuyen.

Las concentraciones mínimas de nutrientes se registraron en el periodo comprendido desde agosto de 2004 hasta mayo de 2005, con un pequeño incremento respecto a las concentraciones promedio en marzo de 2005. Después de este periodo, en abril de 2005 se inició el florecimiento más intenso del que nunca antes se haya tenido registro para la BTS. Este florecimiento se desarrolló desde abril hasta septiembre con variaciones intermitentes en las abundancias celulares. En junio cuando el florecimiento se encontraba en una fase de decaimiento se presentó un incremento extraordinario de DIN alcanzando concentraciones de 7.6  $\mu\text{M}$  en SM, mientras que el DIP permaneció con concentraciones menores de 0.67  $\mu\text{M}$ .

Los valores obtenidos para el índice de eutrofización por nutrientes (IEN) en las diferentes localidades dentro de la BTS se presentan en la Tabla III. En el caso de los DIN, todas las

localidades presentaron condiciones mesotróficas con valores de  $3 \leq \text{IEN} \leq 5$ . Para las localidades AG y SZ que son influenciadas por descargas de aguas residuales domésticas se obtuvieron los valores más altos del IEN ( $> 5$ ) para DIN y DIP, mientras que para las localidades como SM y PB que tienen mayor influencia oceánica se obtuvieron los valores más bajos de mesotrofia. Para los fosfatos, 50% de las localidades (SZ, PI, AG, FA, ML y PB) presentaron condiciones mesotróficas, cinco de ellas ubicadas en la parte media de la franja costera de la BTS, lo cual sugiere la influencia de agua proveniente de las descargas urbanas, en tanto que el valor alto de fosfatos en PB puede estar asociado a los residuos de los cultivos de atún en esa área. El restante 50% presentó condiciones oligotróficas para el DIP con valores de  $\text{IEN} \leq 3$ . No se registraron valores de  $\text{IEN} > 5$ , lo cual indica que la BTS aun no alcanza condiciones de eutroficación. Sin embargo, algunas áreas como SZ, PI y AG tuvieron valores de DIN cercanos a la eutroficación.

Tabla III. Índice de Eutroficación (IEN), (Karydis *et al.*, 1983) en las diferentes localidades dentro de la BTS. Los valores  $> 5$  representan condiciones eutróficas. Las condiciones mesotróficas tienen valores de  $5 \geq \text{IEN} \geq 3$ . Los valores de  $\text{IEN} < 3$  corresponderían a condiciones oligotróficas.

Localidad	RB	AG	PI	SM	SZ	LR	MC	PE	FA	ML	BE	PB
$\text{IEN}_{\text{DNN}}$	3.45	4.19	3.53	3.39	3.84	3.39	3.49	3.57	3.67	3.54	3.47	3.15
$\text{IEN}_{\text{DIP}}$	2.89	3.50	3.02	2.78	3.10	2.90	2.90	2.93	3.14	3.08	2.88	3.06

De acuerdo con los resultados del índice de eutroficación se infiere que debido a las características predominantemente mesotróficas para el DIN y el DIP en la mayoría de las localidades dentro de la BTS, no se presentaron condiciones de limitación por nutrientes para el crecimiento de los dinoflagelados.

Los promedios de la proporción DIN:DIP en todas las localidades se ubicaron entre 4.0 y 9.67, indicando que en la franja costera los fosfatos siempre se encuentran en concentraciones mayores a las esperadas de acuerdo a las proporciones de Redfield descritas para océano abierto (C:N:P=106:16:1).

La presencia de varias fuentes que aportan agua con elevadas cargas de DIN y DIP hacia el sistema tales como la planta de tratamiento de aguas de la ciudad de Ensenada, el aporte de

los arroyos San Carlos, El Gallo, Ensenada y San Miguel durante la época de lluvias, los residuos de materia orgánica provenientes de los ranchos atuneros y los cultivos de moluscos, así como la advección horizontal de agua de surgencias en áreas cercanas a la BTS, en conjunto contribuyen a mantener altas concentraciones de DIN y DIP en la BTS.

En consecuencia, no hay limitación de nutrientes para el desarrollo de los florecimientos y en un ciclo anual la BTS puede considerarse como un sistema “autótrofo” debido a que la asimilación de nutrientes asociada a la producción de materia orgánica está relacionada con el desarrollo de intensos florecimientos recurrentes de dinoflagelados.

Las abundancias de los quistes de reposo de *L. polyedrum* y *S. trochoidea* en la BTS también mostraron una variabilidad estacional durante el periodo de estudio, pero *L. polyedrum* registró valores con un orden de magnitud mayor que *S. trochoidea* lo cual es proporcional a sus abundancias en la fase planctónica.

La producción más alta de quistes de reposo se registró durante y después de los florecimientos de primavera-verano, cuando la densidad de células vegetativas fue mayor en la columna de agua. También se observó que una vez que se inicia la producción de quistes de reposo, ésta se mantiene durante el desarrollo de todo el florecimiento incluyendo las etapas en las cuales la comunidad de dinoflagelados se mantiene con un número de células máximo, y su posterior decaimiento.

Las abundancias de quistes de reposo en los sedimentos superficiales sugieren que cada año al final de los florecimientos se presenta un enquistamiento masivo de las células planctónicas. Un proceso similar se ha reportado para *S. trochoidea* en cultivos de laboratorio (Wang *et al.*, 2006) y en campo (Joyce y Pitcher, 2004).

Una vez que los quistes de reposo se forman en la columna de agua, su velocidad de asentamiento es controlada por sus características físicas, especialmente; tamaño, densidad y forma. Los quistes de *S. trochoidea* tienen una densidad de  $1.32 \text{ g cm}^{-3}$ , mientras que los de *Gonyaulax tamarensis* (un Gonyaulacoideo como *L. polyedrum*) una densidad de  $1.24 \text{ g cm}^{-3}$ . Como la densidad promedio del agua de mar en la BTS es  $1.026 \text{ g cm}^{-3}$  (García Córdova *et al.*, 2005) y sus velocidades de asentamiento estimadas son  $0.013 \text{ cm s}^{-1}$  y  $0.015 \text{ cm s}^{-1}$  respectivamente (Anderson *et al.*, 1985), entonces los quistes de ambas especies

pueden alcanzar profundidades de 11 a 13 m d<sup>-1</sup> y dependiendo de la profundidad de cada localidad alcanzarían los sedimentos superficiales entre 1 a 3 días, y permanecer ahí hasta que sean resuspendidos por algún proceso mecánico.

Nuestras observaciones muestran que una vez que los quistes de ambas especies se han asentado en los sedimentos superficiales, se presenta una disminución de sus abundancias en todas las localidades. La máxima disminución se registró en la localidad SM donde cuatro meses después del fin del florecimiento no se encontró ningún quiste. En las otras localidades (PI, AG y RB), la disminución de los quistes de reposo fue <90%.

Esta disminución sugiere que después de su sedimentación en el fondo de la BTS, los quistes de reposo son transportados del sitio donde fueron producidos hacia otras áreas donde se espera que la circulación sea de menor intensidad para favorecer un ambiente de depositación. Dentro de la BTS alguno o varios de los siguientes mecanismos pueden estar involucrados en el transporte de los quistes:

1) La mezcla vertical es suficiente para remover los quistes del fondo, incluso durante la primavera-verano; 2) El flujo de marea transporta a las partículas finas cerca de la costa; 3) Los quistes son resuspendidos en la columna de agua y quedan expuestos a la advección horizontal.

La mayor abundancia de quistes encontrados en RB estuvo asociada con la fracción de tamaño de los sedimentos en esa localidad (31 a 125  $\mu\text{m}$ ), que incluye el tamaño promedio de los quistes de reposo de *L. polyedrum* (58  $\mu\text{m}$ ) y *S. trochoidea* (46  $\mu\text{m}$ ). Por otro lado, las altas cantidades de quistes de reposo encontradas en PI y AG durante la primavera de cada año pueden estar relacionadas tanto con la fracción de arcillas finas y lodos con tamaños de 15 a 31  $\mu\text{m}$ , y lo somero de esas localidades (10 m y 12 m respectivamente). Estas observaciones concuerdan con los resultados reportados por Hoorn (1997) quien determinó que las abundancias de palinomorfos, incluyendo a los dinoflagelados marinos, son ligeramente mayores en las muestras de lodos y menores en las muestras areno-lodosas.

Debido a que PI y AG son las localidades más cercanas entre sí con características hidrológicas similares, se espera que sus abundancias de quistes de reposo sean



comparables. Sin embargo, en PI las abundancias de *S. trochoidea* fueron menores. Una posible explicación a esto es la presencia de especies químicas reductoras como el  $H_2S$ , lo cual aunado a la ausencia de organismos bentónicos sugiere la existencia de condiciones anóxicas con bajas concentraciones de azufre y altas de amonio, con valores de pH tan bajos como 4.5 (Carreón-Martínez *et al.*, 2002). Este ambiente representa un intemperismo químico para los quistes de *S. trochoidea*, cuyas paredes calcáreas son sensibles a la disolución en los ácidos producidos en sedimentos anóxicos, lo cual ha sido reportado para otras áreas del océano mundial por Godhe *et al.* (2001). Esto coincide con lo observado por Montresor *et al.*, (1994) quienes reportaron alta frecuencia de quistes calcáreos en sedimentos caracterizados por fracciones de arena, limo y arcilla, pero muy raramente en lodos negros con alto contenido de materia orgánica.

Para hacer una estimación de la cantidad de quistes disponibles para iniciar un nuevo florecimiento, se consideró una viabilidad promedio del 50% para los quistes de *L. polyedrum* (Lewis *et al.*, 1999), densidades de  $1.7 \text{ g cm}^{-3}$  y  $0.5 \text{ g cm}^{-3}$  para un sedimento seco y para un sedimento lodoso con alto contenido respectivamente (Harris *et al.*, 2000). Además, nuestras mediciones de laboratorio indicaron que un metro cuadrado de los dos primeros centímetros de sedimento superficial en la BTS posee un peso seco que varía entre 10 kg y 34 kg. En tanto que, las abundancias mínimas de quistes de reposo para *L. polyedrum* fueron de 15 quistes  $\text{gr}^{-1}$  en los sedimentos arenosos de SM y de 147 quistes  $\text{gr}^{-1}$  en los sedimentos de limo de AG. Entonces estas localidades proporcionarían  $0.12 \times 10^6$  y  $1.617 \times 10^6$  quistes de reposo  $\text{m}^{-2}$  respectivamente. Por otro lado, para los quistes de reposo de *S. trochoidea* se ha estimado una viabilidad de 40-50% en aguas naturales (Wang *et al.*, 2007), lo que representa entre  $0.081 \times 10^6$  y  $0.99 \times 10^6$  células germinales  $\text{m}^{-2}$  en SM y AG respectivamente. Estas cantidades son lo suficientemente altas para iniciar un nuevo florecimiento en las aguas superficiales de la franja costera de la BTS.

El MDS con un valor de Stress = 0.07 muestra que los quistes de reposo en los sedimentos superficiales de la BTS pueden separarse en tres grupos, caracterizados por presentar diferentes patrones en sus distribuciones espacial y temporal, en estrecha relación con los diferentes ambientes sedimentarios. El primero de estos grupos está representado por la

localidad SM, que es la más dinámica y presenta las menores abundancias de quistes de reposo. La segunda y con abundancias intermedias de quistes de reposo está representada por PI y AG. La tercera corresponde a RB la cual puede ser el semillero principal para el inicio de los florecimientos en la BTS.

Los resultados del ANOSIM ( $r = 0.236$ ,  $p < 0.001$ ), confirman las diferencias entre grupos. La mayor similitud en el patrón de distribución para las abundancias de quistes de reposo se encontró para el tercer grupo, AG y PI, con un valor de  $r = 0.516$ , mientras que el valor mínimo de similitud se encontró para las localidades SM y RB. Esto se puede asociar con la distribución granulométrica de la BTS descrita por Emery *et al.* (1957) y Barrera-Gaona (1998), *i. e.* arenas gruesas a finas con  $\phi = 1$  a 3 en SM, arenas finas a limos gruesos con  $\phi = 4$  a 5 en RB, y la fracción limo-arcillosa con  $\phi < 5$  en AG y PI.

La homogeneidad de varianza entre RB, PI y SM, junto con la heterocedasticidad encontrada en SM, confirma que las abundancias de quistes de reposo están fuertemente controladas por factores físicos. Lo cual sugiere que hay una clasificación por tamaños de las partículas orgánicas de acuerdo al ambiente sedimentario de la BTS como lo describió Walton (1955).

El MRA revela que el 48% de la varianza de la producción de quistes de reposo de *L. polyedrum* estuvo influenciada por los efectos combinados de la temperatura superficial del agua, la concentración de fosfatos y las abundancias de quistes temporales ( $r^2=0.48$ ,  $p<0.001$ ,  $\alpha=0.05$ ), estos resultados coinciden con los experimentos de laboratorio de Figueroa y Bravo (2005) quienes encontraron que el enquistamiento en algunas especies de dinoflagelados puede ser inducido debido al estrés por insuficiencia de nutrientes.

Se ha demostrado previamente que *L. polyedrum* es una especie que domina la comunidad del fitoplancton de la BTS, y que la fuerte estacionalidad en las abundancias de sus quistes de reposo está asociada con la temperatura superficial del agua en la bahía (Peña-Manjarrez *et al.*, 2005). La temperatura superficial de la BTS presenta fuerte estacionalidad, con valores máximos de 24.5°C durante verano. De acuerdo con nuestras observaciones, los florecimientos de dinoflagelados en la BTS usualmente inician cuando la temperatura

superficial se encuentra entre 17°C y 22.5°C, sugiriendo que este intervalo de temperatura controla el desarrollo de los florecimientos de *L. polyedrum* dentro de la BTS.

Otras posibilidades que deben considerarse son algunas características fisiológicas como; asimilación de nutrientes, eficiencia fotoquímica, tasa de crecimiento y respuestas alelopáticas. Éstas deben investigarse para conocer su papel tanto en los procesos de enquistamiento de los dinoflagelados, como en la ecología de este grupo del fitoplancton.

## **II.6. Conclusiones**

En el periodo 2000 a 2005 se presentaron 16 nuevos registros de especies de dinoflagelados que producen hipnocigotos de resistencia. Dos de estas especies no están representadas en la fase vegetativa, cuatro de estos corresponden a los géneros *Alexandrium*, *Gymnodinium* y *Karenia*, representando el riesgo potencial de futuros florecimientos tóxicos en la BTS. Cinco de las nuevas especies corresponden a dinoflagelados heterótrofos, sugiriendo la posibilidad de un cambio en la estructura trófica del fitoplancton en la BTS.

Las abundancias de quistes de reposo de *L. polyedrum* y *S. trochoidea* en los sedimentos de la BTS son un reflejo de sus abundancias en la fase planctónica. La mayor producción de quistes de reposo se registró durante y después de los florecimientos de primavera-verano. Una vez que los quistes se forman en la columna de agua pueden tardar más de 24 h en depositarse en los sedimentos, y ser transportados por procesos físicos hacia las áreas de menor energía asociadas a sedimentos finos (31 µm a 125 µm). Las estaciones PI, AG y RB pueden considerarse como los “semilleros” que proporcionan la cantidad suficiente de quistes para iniciar el florecimiento en la primavera de cada año.

La producción de hipnocigotos de *L. polyedrum* aumenta por; disminución de la temperatura superficial del agua, disminución en la concentración de fosfatos y un incremento en la producción de quistes temporales.

## Capítulo III

---

# Variabilidad espacio temporal de los florecimientos de dinoflagelados y su relación con las variables ambientales

---

### III.1. Introducción

Un primer paso hacia la identificación de los factores ambientales que tienen influencia en la estructura y dinámica de los florecimientos es generar información que permita describir la diversidad de las poblaciones dentro de la comunidad, así como los cambios en la composición de estas comunidades en las escalas temporal y espacial. Para la BTS hay pocos estudios de largo plazo sobre la variabilidad de las comunidades del fitoplancton.

En este capítulo se aborda el estudio de las poblaciones de dinoflagelados en la BTS. Se describen los principales patrones de variabilidad de los dinoflagelados y se identifican algunos de los factores ambientales que afectan su dinámica, especialmente aquellos que favorecen el desarrollo de los florecimientos.

En latitudes templadas los ecosistemas oceánicos, generalmente oligotróficos, los florecimientos de fitoplancton generalmente se presentan en primavera cuando las condiciones hidrológicas promueven la formación de una capa de mezcla que permite que el fitoplancton se mantenga en la capa superficial rica en nutrientes y con disponibilidad de energía lumínica. La abundancia de células abate las concentraciones de nutrientes e induce el decaimiento de la biomasa fitoplanctónica. Por otro lado, en la franja costera los procesos son diferentes, en cuanto a que la contribución de materiales terrígenos ayuda a mantener mayores concentraciones de nutrientes y pueden observarse las sucesiones fitoplanctónicas. La dinámica del fitoplancton es más compleja en la zona costera, donde varios factores pueden afectar la biomasa. El incremento moderado de nutrientes promueve la fertilización de las aguas costeras, sin embargo, cuando el incremento es muy grande, se promueve un

ambiente eutrófico que puede promover el desarrollo de una alta biomasa, lo cual podría causar efectos adversos en el ecosistema, tales como la disminución de la zona eufótica. Además la descomposición de la materia orgánica asociada a una alta biomasa puede disminuir las concentraciones de oxígeno en la columna de agua y sedimentos, cuyo resultado es la alteración de la estructura de las comunidades y en ocasiones la muerte de organismos (Humborg *et al.*, 2000). Sin embargo, la respuesta de las especies del fitoplancton a las diferentes condiciones ambientales varía de una especie a otra (Malone *et al.*, 1980).

Antes de describir la variabilidad de la frecuencia e intensidad de los florecimientos, es necesario definir el concepto de “*floreCIMIENTO algal*”. De acuerdo con Richardson (1997), un florecimiento de fitoplancton es “el rápido crecimiento de una o más especies que conduce a un incremento en su biomasa”. Esta y otras descripciones cualitativas, tales como “excepcional”, “inusual”, y “nocivo”, no tienen una definición formal y han generado confusión sobre lo que en realidad constituye un florecimiento algal (Smayda, 1997).

Tett (1987) definió cuantitativamente a los “florecimientos excepcionales” como aquellos que presentan una concentración de clorofila superior a los  $100 \text{ mg m}^{-3}$ . Una definición como esta implica que muchos florecimientos en aguas oligotróficas y mesotróficas no podrían ser observados, a la vez que se contrapone al acuerdo adoptado en la reunión del grupo de trabajo ICES (International Council for the Exploration of the Sea) sobre Florecimientos Fitoplanctónicos Excepcionales realizada en 1984, en la cual se estableció que un florecimiento es una desviación del “ciclo normal de la biomasa fitoplanctónica” (Parker, 1987). La definición de florecimiento utilizando el exceso en la biomasa debe considerar las escalas de variación regional y estacional, aunque Smayda (1997) argumenta que, un florecimiento no es simplemente un asunto de biomasa, sino que también involucra la dimensión de especies ya que las consecuencias tróficas de un florecimiento varían con la composición por especies, particularmente en el caso de especies tóxicas. Aunque estamos de acuerdo con el concepto de Smayda (1997a) en cuanto a que los florecimientos de fitoplancton no deben caracterizarse únicamente por su biomasa, sino que también deben considerar los efectos trofodinámicos, para los fines de esta tesis, diferenciaremos los

florecimientos por sus abundancias celulares asociadas con la biomasa en términos de concentración de clorofila *a*.

En general consideramos un florecimiento algal sobre la base de las desviaciones de la variación normal en biomasa expresada como concentración de clorofila *a* (Chl<sub>a</sub>), asociándola con las abundancias celulares, además nos referimos convencionalmente a ellos como *Florecimientos Algales Nocivos* (FANs) independientemente de sus características en cuanto a la producción de toxinas o efectos adversos a la calidad del agua y del ecosistema.

Un FAN generalmente se percibe como un incremento significativo en la biomasa del fitoplancton, lo cual indica que no hay un balance entre el crecimiento y los procesos de pérdida. Los FANs no están acoplados al pastoreo y normalmente terminan en la sedimentación (Kiorbe *et al.*, 1996). En ocasiones, los florecimientos pueden ser benéficos para la trama trófica (mini-FAN), mientras que el crecimiento excesivo y la sedimentación de especies no consumidas, como *Ceratium* spp., pueden contribuir al establecimiento de condiciones anóxicas (Mijares *et al.*, 1985; Pitcher y Cockroft, 1998). Las consecuencias tróficas de los FANs generalmente son desfavorables al ecosistema.

Aunque existen pocas series de datos de largo plazo para hacer una evaluación crítica sobre el incremento global de los FANs en aguas costeras (Cloern, 2001), se conoce que los FANs son eventos naturales que pueden ocurrir en aguas prístinas (Bianchi, *et al.*, 2000) o en áreas afectadas por el aporte antropogénico de nutrientes (Cloern, 2001). Dale *et al.* (1999) observaron el incremento y disminución en las abundancias de quistes de dinoflagelados como respuesta a las cargas de nutrientes y Carstensen *et al.* (2004) documentaron las variaciones interanuales en la frecuencia de los FANs en relación con los aportes de nitrógeno.

Se ha sugerido que la depositación atmosférica como fuente de “nitrógeno nuevo” puede ser el inicio de los FANs (Paerl and Whitall, 1999), aunque su importancia disminuye con el incremento en la profundidad de la capa de mezcla (Carstensen *et al.*, 2005). La producción nueva promovida por el enriquecimiento de nutrientes puede aumentar la frecuencia y magnitud de los FANs (Pinckney *et al.*, 2002), pero los atributos del ecosistema pueden actuar como filtros para modular esta respuesta (Cloern, 2001).

Los FANs estacionales como el de primavera en las áreas costeras templadas por lo general están asociados al aporte recurrente de nutrientes nuevos al sistema pelágico (Wassmann, 1990). Los florecimientos en estas áreas tienden a ser dominados por diatomeas y otras especies de gran tamaño (Margalef, 1978; Kiørboe, 1993). Sin embargo el inicio, duración e intensidad de los FANs de primavera son muy estocásticos y controlados por factores físicos (Kahru y Nömmann, 1990). La dinámica de los FANs depende de las interacciones sinérgicas favorables de las condiciones físicas, químicas y bióticas, donde la tasa de aporte de nutrientes “nuevos” es particularmente importante (Paerl, 1988).

En general, las condiciones fisicoquímicas que favorecen el desarrollo de los FANs de dinoflagelados están asociadas a la estabilidad física de la columna de agua. Eppley y Harrison (1975) encontraron que la estabilidad vertical y horizontal de la columna de agua determina el desarrollo de los FANs de dinoflagelados y los mantiene en profundidades óptimas para su crecimiento. Estas profundidades pueden variar en un ciclo diurno, dependiendo de la interacción entre la irradiancia fotosintéticamente activa (PAR) y los perfiles verticales de nutrientes. Así, algunas especies como *Lingulodinium polyedrum* (= *Gonyaulax polyedra*), se orientan rápidamente y pueden desplazarse en la vertical a velocidades de 2 a 20 m d<sup>-1</sup> lo cual depende de las condiciones de luz, temperatura y condición de nutrientes (Loeblich, 1966; Throndsen, 1973). En condiciones de estratificación termohalina, se optimiza el crecimiento y reproducción, representando una ventaja sobre otras especies que tienen menor movilidad y con las cuales coexisten al inicio del FAN, incluyendo diatomeas y silicoflagelados.

Otros estudios relacionados con los mecanismos de concentración y dispersión de los FANs de dinoflagelados en habitats estuarinos y costeros implican algunas componentes físicas (Steidinger, 1983), tales como corrientes controladas por el viento, mareas, surgencias y hundimientos de masas de agua (Margalef *et al.*, 1979), convergencias, divergencias y frentes (Tyler y Seliger, 1981) como prerequisites importantes para la formación y proliferación.

Entre otros factores, la PAR juega un papel determinante en el éxito del FAN bajo condiciones de estratificación térmica (Steidinger, 1983). Muchas especies tienen una fuerte respuesta fototáctica positiva o negativa en la formación del FAN. Al parecer hay un

consenso de que las discontinuidades físicas y los frentes pueden ser regiones efectivas para contener las células vegetativas y quistes de reposo de dinofloagelados (Tyler *et al.*, 1982). Estrada y Blasco (1979, 1985) encontraron que en las áreas de surgencias las diatomeas son las especies dominantes, lo cual es consistente con los trabajos de Harris (1978), Furnas (1991), quienes han reportado que la fisiología de las diatomeas (altas tasas de división celular y razones respiración:fotosíntesis favorables), parece estar bien adaptada para explotar los periodos de alta mezcla, baja temperatura y disponibilidad de nutrientes en exceso como ocurre en áreas de surgencias controladas por el viento.

Se ha documentado que la composición y tamaño de la estructura del fitoplancton en el Sistema de la Corriente de California (SCC), al igual que en otros ecosistemas de surgencias costeras es controlado por la producción nueva (Hutchings *et al.*, 1995). En algunas áreas como Monterey Bay, California, las diatomeas grandes (~45  $\mu\text{m}$ ) son las especies dominantes cuando se presenta una entrada de nitrógeno nuevo a la zona eufótica (Bode *et al.*, 1997).

La franja costera de la región de la Ensenada del Sur de California (ESC) donde hay una fuerte influencia de las surgencias forzadas por el viento, también registra la presencia de FANs de dinoflagelados, que típicamente son posteriores al decaimiento de los florecimientos de diatomeas. Sin embargo, en particular para la Bahía de Todos Santos (BTS), donde los FANs se han incrementado en frecuencia, intensidad y extensión espacial y temporal desde 1995 (Peña Manjarrez *et al.*, 2005), los estudios a nivel de especies y su fisiología han sido esporádicos y de corta duración. Por lo cual se carece de un panorama general de la variabilidad espacial y temporal de estos eventos, así como de su composición específica y el efecto de los factores ambientales sobre esta variabilidad.

Para contribuir al conocimiento de los procesos ecológicos que influyen sobre el desarrollo de los FANs en la BTS, debemos buscar las respuestas a las siguientes preguntas: ¿Cuál es la estacionalidad de los florecimientos de dinoflagelados en la BTS?, ¿Cuáles son los factores del ambiente que promueven el desarrollo de estos florecimientos?, ¿El desarrollo de los florecimientos es el resultado de interacciones físico-biológicas locales o son eventos



asociados a forzamientos físicos de mayor escala? ¿Existe un patrón en la sucesión de los FANs en la BTS?

### **III. 2. Objetivos**

Contribuir al conocimiento de las condiciones ambientales que favorecen el incremento de las abundancias en las poblaciones de dinoflagelados, con énfasis en la posible relación de las variables físicas (viento, precipitación pluvial, irradiancia, temperatura y salinidad) y químicas (concentración de nutrientes inorgánicos disueltos).

### **III. 3. Métodos**

#### *III.3.1. Variables ambientales en la columna de agua.*

En el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005 se realizaron muestreos mensuales en 12 localidades costeras dentro de la BTS (Fig. 3) para obtener perfiles de temperatura y salinidad con un CTD (*Seabirds electronics*, modelo TERM-19), perfiles de irradiancia a diferentes longitudes de onda e irradiancia escalar para la radiación fotosintéticamente activa (PAR) utilizando un perfilador de irradiancia y de radiancia (*Biospherical Instruments*, modelo PRR-600). La profundidad de penetración de la luz se midió con el disco de Secchi ( $Z_{SD}$ ). Considerando que la  $Z_{SD}$  es inversamente proporcional al coeficiente de atenuación vertical para la irradiancia difusa ( $K_d$ ), se usaron las lecturas del disco de Secchi para estimar el valor promedio del coeficiente de atenuación de luz difusa a partir de la relación:  $K_d=1.44/Z_{SD}$  (Bustillos y Ayala Rocha, 1986; Kirk, 1994). La concentración de nutrientes inorgánicos disueltos (nitritos+nitratos, fosfatos y silicatos), y la concentración de clorofila (Chla) se realizaron de acuerdo a lo descrito en la sección de métodos del capítulo II.

#### *III.3.2. Variables meteorológicas.*

Para el periodo enero 2002 a septiembre de 2004, los datos de precipitación pluvial (mm), dirección ( $^{\circ}$ Az) y velocidad del viento (Km/h), temperatura ambiente ( $^{\circ}$ C), humedad relativa (%), presión atmosférica (mbar) y radiación solar ( $W m^{-2}$ ), fueron obtenidas de la base de datos de la estación meteorológica de la Comisión Nacional del Agua (CNA)

ubicada en la Presa Emilio López Zamora (<http://smn.cna.gob.mx/>), la cual obtiene los valores para cada variable en intervalos de 10 minutos. A partir de Octubre de 2004, se usaron los datos del observatorio meteorológico del CICESE en el Sauzal (<ftp://ftp.cicese.mx/pub/divOC/ocefisica/vientos/sauzal/MET/>) que obtiene un registro por minuto para cada variable.

La irradiancia escalar descendente (PAR) se obtuvo a partir de la información derivada del sensor SeaWiFS (Sea-viewing Wide Field of View Sensor). Se utilizaron imágenes compuestas de promedios mensuales de PAR con resolución espacial de nueve kilómetros adquiridas en formato *HDF* disponibles en el servidor “Ocean Color” de la NASA (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>). En cada imagen se consideró la media geográfica de la PAR para el área comprendida entre los 31.5° y 32.0° de latitud norte, y entre los 116.5° y 117.0° longitud oeste. El procesamiento de imágenes se realizó con el software Windows Image Manager ([www.wimsoft.com](http://www.wimsoft.com)).

El promedio de las horas de luz durante el día se obtuvo de la base de datos del Departamento de Aplicaciones Astronómicas del Observatorio Naval de los Estados Unidos ([http://aa.usno.navy.mil/data/docs/RS\\_OneYear.php](http://aa.usno.navy.mil/data/docs/RS_OneYear.php)), a partir de las coordenadas geográficas de la BTS.

### *III.3.3. Composición y abundancia de especies del fitoplancton.*

Utilizando una modificación del tubo muestreador segmentado descrito por Shuterland *et al.* (1992) se recolectaron muestras integradas de los primeros tres metros de la columna de agua y se fijaron con solución concentrada de Lugol-acetato (Thronsen, 1978). Las muestras fueron sedimentadas en cámaras de 10, 25 o 50 ml dependiendo de la abundancia de fitoplancton. La identificación y conteo de especies de los principales grupos con tamaño mayor a 10  $\mu\text{m}$  se realizó con un microscopio invertido Olympus (CK2) con contraste de fases aplicando el método de Utermöhl (1958). Las muestras se contaron en su totalidad con aumento de 200x. Durante los florecimientos, los muestreos se realizaron semanalmente, y los conteos se efectuaron en cámaras de Sedgewick-Rafter de 1 ml, utilizando un microscopio compuesto (Iroscope MG-11FFL).

Las especies atípicas en la BTS se identificaron transfiriendo las células individuales a un microscopio Olympus (BX51) con aumento de 1200x, utilizando aceite de inmersión. La nomenclatura utilizada es la descrita por Tomas (1997) y la lista de referencia taxonómica de algas planctónicas de la Comisión Oceanográfica Intergubernamental (Moestrup, 2004). Para todas las especies se obtuvieron fotomicrografías utilizando una cámara digital (Olympus UTV-0.5XZ-3) acoplada al microscopio, con interface para digitalizar las imágenes en un sistema de cómputo.

#### *III.3.4. Análisis estadístico.*

Para identificar e interpretar patrones de agrupamiento y similitud entre localidades se realizó un análisis multidimensional escalado (MDS) utilizando el programa “PRIMER v5.0”. Para este análisis se construyó una matriz de similitud (Bray-Curtis) entre las localidades de estudio, teniendo como variable la transformación logarítmica [ $x = \log_{10}(x+1)$ ] de las abundancias de dinoflagelados y considerando como factores pasivos las localidades, estaciones del año y abundancias celulares totales durante los FANs. El MDS fue seguido del análisis de similitud (ANOSIM) de dos vías sin replica para probar la significancia estadística de las diferencias o similitudes entre localidades.

Para conocer los factores ambientales que contribuyen a explicar la variabilidad estacional de los FANs de dinoflagelados en el contexto oceanográfico, biológico y meteorológico se realizó un análisis de regresión múltiple (MRA) utilizando el programa “Statistica v7.1”. Las variables consideradas en el modelo de regresión fueron; temperatura y salinidad de la superficie del mar, irradiancia incidente PAR, nutrientes inorgánicos disueltos (nitritos+nitratos, fosfatos), velocidad y dirección del viento, precipitación pluvial, y presión atmosférica.

Teniendo en consideración que la respuesta de los FANs puede presentar un desfase temporal con respecto a algunas de las variables físicas del ambiente, se aplicó el análisis de correlación cruzada para obtener una matriz de covarianzas entre las variables ambientales y los componentes escalares de las abundancias de dinoflagelados en cada localidad. La covarianza entre la señal de los FANs y cada una de las variables se analizó

con corrimientos de seis meses previos al mes de abril de cada año por ser éste el mes considerado como tiempo inicial para el desarrollo de los FANs en la BTS.

Para probar asociaciones entre los cambios en las abundancias de dinoflagelados (FANs) y las variables ambientales (físicas, químicas y meteorológicas), se realizó el análisis de componentes principales (ACP). Este método estadístico ha sido ampliamente aplicado en ecología del fitoplancton (Tilstone, 2000). Con este método (Pielou, 1969) se genera un nuevo juego de variables (componentes o factores principales) que equivalen a combinaciones lineales de las variables originales y la proporción de la varianza total explicada por cada componente sucesivo es máxima.

Los cálculos del ACP se basaron en la matriz de correlación entre las transformaciones logarítmicas ( $x=\log x$ ) de las abundancias totales de dinoflagelados y las variables ambientales de cada localidad, analizando un total de 540 muestras. El propósito de las transformaciones logarítmicas en todas las variables fue disminuir la proporción de la varianza explicada por las diferencias de biomasa, y para aproximar las distribuciones a la normalidad. Los valores de los componentes principales fueron calculados a partir de la matriz de factores y los valores de las variables originales estandarizados.

### **III. 4. Resultados y Discusiones**

Esta es la primera serie de datos de fitoplancton y variables ambientales para un periodo de tres y medio años en la BTS, que cubre cuatro ciclos de primavera-verano con registros de FANs de diferentes especies. En el anexo II se presentan los resultados de todas las variables y parámetros obtenidos mensualmente durante el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005 en cada una de las doce localidades costeras analizadas dentro de la Bahía de Todos Santos.

#### *III.4.1. Temperatura de la superficie del mar.*

La temperatura del segmento superior de la columna de agua (0 a 3 m) presentó una marcada variación estacional. Este patrón de variabilidad fue similar en todas las localidades costeras consideradas en este estudio dentro de la BTS (figura 13). Aunque debido a la variación diurna y a que no se realizó un muestreo simultáneo, en el mismo día se registraron diferencias de uno a dos grados centígrados entre las distintas localidades. Con pequeñas variaciones entre cada localidad, la temperatura superficial presentó valores mínimos de hasta 13.9 °C durante invierno y máximos de 25 °C en el verano, ambas temperaturas extremas medidas en la estación PB. En todas las localidades se presentó un ligero descenso de temperatura en el mes de marzo de cada año, posiblemente asociado a la influencia de agua de surgencias proveniente de aéreas contiguas a la BTS como lo han documentado Álvarez-Borrego y Álvarez-Borrego (1982).

En general, con respecto al verano de 2002 se aprecia un incremento de la temperatura en los veranos posteriores, con excepción del 2003 que en algunas localidades presentó menor temperatura que otros veranos. Con un comportamiento similar, las localidades SZ, LR, FA, ML y PB presentaron un descenso de temperatura superficial para el verano de 2005.

Para conocer el comportamiento de la variabilidad temporal media de la temperatura superficial en toda la bahía, se obtuvo un promedio de temperatura de todas las localidades (Figura 14). Durante los meses de invierno (diciembre–febrero) e inicio de primavera (marzo–principios de abril) de cada año se registraron los valores mínimos en el promedio de temperatura superficial de la BTS, correspondiendo a marzo de 2003 el valor más bajo registrado de 13.1°C en la bahía.

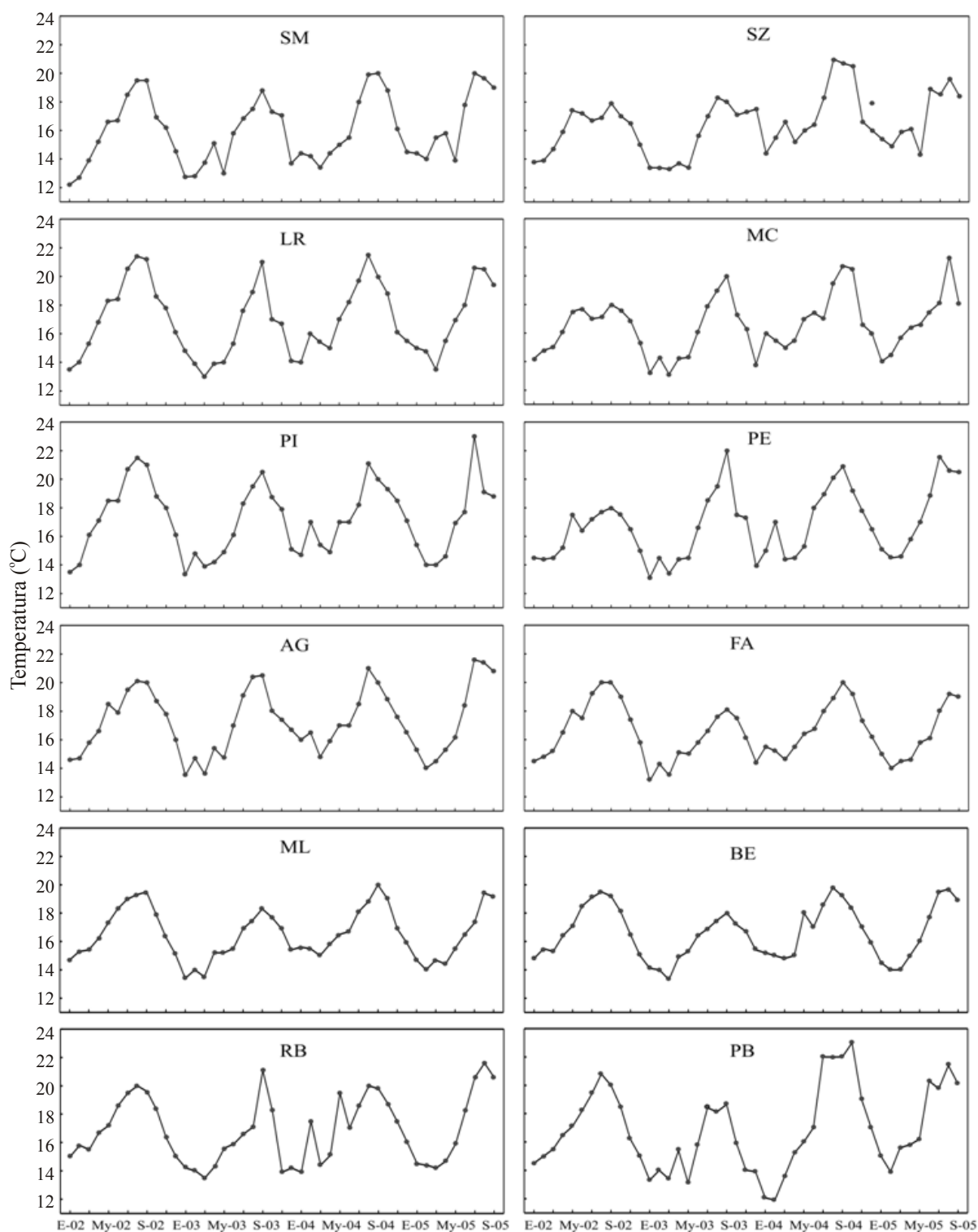


Figura 13. Variación temporal de la temperatura superficial para el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005 en las doce localidades costeras dentro de la BTS.

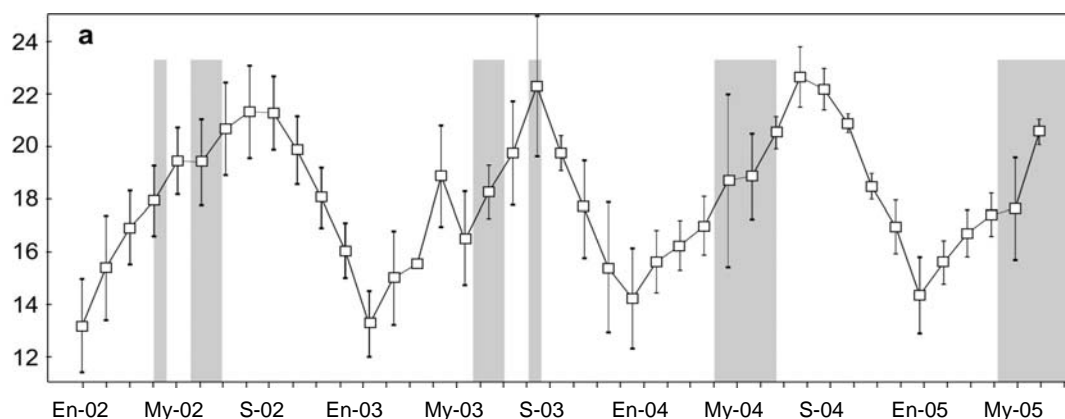


Figura 14. Variación temporal del promedio de temperatura superficial para la BTS, considerando las doce localidades costeras del estudio durante el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005. Se indica la desviación estándar para cada valor. Las columnas sombreadas con gris representan los periodos en los cuales se registraron florecimientos de dinoflagelados.

Los valores máximos en el promedio de temperatura superficial se registraron en los veranos de todos los años del estudio, con un valor máximo promedio de 22.3°C en agosto de 2004. Sin embargo, algunos valores extremos se presentaron en octubre de 2004 con temperaturas de 25.2°C para la localidad PB, y temperaturas de 25°C y 24.5°C en julio de 2005 en las localidades PI y PE respectivamente.

Al comparar las temperaturas superficiales promedio del verano de 2002 con los veranos sucesivos se puede identificar un incremento gradual del promedio de esta variable. Así, la diferencia entre el verano de 2002 y el verano de 2005 presentó un incremento de 1.4 °C. Sin embargo, esta diferencia fue significativa entre los promedio de verano de 2003 con respecto a los otros veranos (*t-student*;  $t=4.24$ ,  $p<0.05$ ). Independientemente de la variabilidad de la temperatura entre las diferentes localidades, el inicio de los florecimientos de dinoflagelados en todos los años estuvo asociado a valores de temperatura superficial  $\geq 17^{\circ}\text{C}$ . Esta temperatura se registró a partir de abril (principios de primavera) y regularmente fue en ascenso hasta alcanzar los máximos valores en agosto o septiembre de cada año.

Los florecimientos del dinoflagelado *Lingulodinium polyedrum* se registraron cuando las temperaturas se encontraron en el intervalo entre 17°C y 22.5°C. Se confirma esta como la

ventana térmica de la especie, y que junto con otros factores ambientales promueven el desarrollo de los florecimientos en la Bahía de Todos Santos.

Para analizar las tendencias de la temperatura superficial de la BTS, se calcularon las anomalías de los promedios mensuales de temperatura superficial para el periodo de estudio. Este cálculo se realizó obteniendo el promedio de cada uno de los meses del año para todos los años del estudio (4 datos para cada mes, a partir de los cuales se obtiene la climatología de temperatura superficial). El promedio fue restado al valor absoluto del mes correspondiente. El mismo procedimiento se aplicó en toda la serie y se graficaron las desviaciones de cada medición (Figura 15).

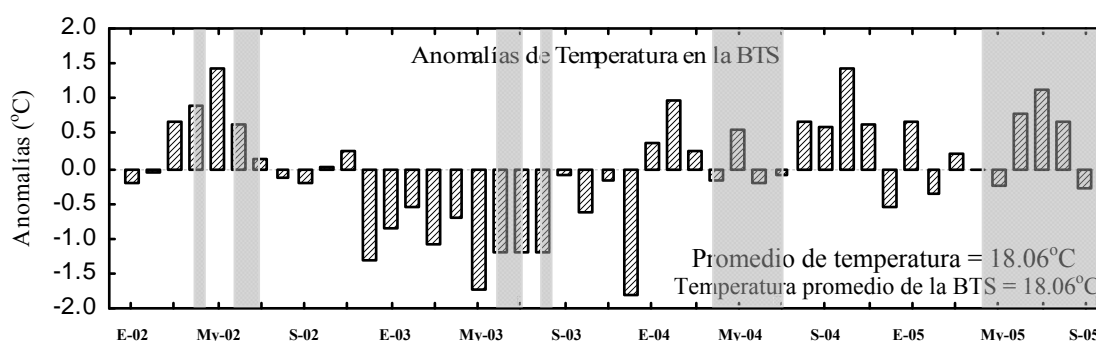


Figura 15. Anomalías de la temperatura superficial mensual de la BTS durante el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005. Las columnas sombreadas representan los periodos en los cuales se registraron florecimientos de dinoflagelados. Se indica el promedio general de temperatura superficial en la BTS durante el periodo de estudio (18.06 °C).

Se presentaron anomalías negativas de temperatura desde julio de 2002 hasta diciembre de 2003, siendo mayo y diciembre de 2003 los meses con mayores anomalías durante el periodo, con valores de  $-1.74^{\circ}\text{C}$  y  $-1.79^{\circ}\text{C}$ , respectivamente (Fig. 15). Los valores positivos de las anomalías de temperatura superficial se registraron en los periodos de primavera-verano de 2002, verano-otoño de 2004 y verano de 2005, siendo mayo de 2002 y octubre de 2004 los meses con mayores anomalías positivas de  $1.42^{\circ}\text{C}$  y  $1.44^{\circ}\text{C}$ , respectivamente (Fig. 15).

Durante los años con anomalías positivas de temperatura (2002, 2004 y 2005) los florecimientos iniciaron en abril de cada año, permanecieron por más tiempo y registraron mayores abundancias celulares. Por otra parte, en el 2003 cuando se registró la anomalía negativa de la temperatura superficial, el florecimiento de dinoflagelados no inició en abril,



sino que presentó un retraso de dos meses, las abundancias celulares fueron menores y la duración del evento fue también menor. Estos dos diferentes escenarios sugieren que el intervalo de temperatura durante la época de primavera es uno de los factores más importantes en el inicio y mantenimiento de los florecimientos.

Los promedios estacionales de las anomalías de temperatura superficial dentro de la BTS (tabla IV) se estimaron para dos periodos. El primero para otoño-invierno consideró el promedio de las anomalías de octubre a febrero para cada año, el segundo para los ciclos primavera-verano (marzo a septiembre) de cada año, por ser este último el periodo de interés para el desarrollo de los florecimientos de dinoflagelados en la BTS.

Considerando las anomalías para los periodos marzo-septiembre, el año más cálido de la serie fue 2002, con anomalía positiva de  $0.48^{\circ}\text{C}$ , mientras que el año más frío fue el 2003 con anomalía negativa de  $-1.04^{\circ}\text{C}$ , la cual puede estar asociada al ingreso de un gran volumen de agua subártica reportada por Venrick *et al.* (2004) para la Corriente de California al inicio de ese año.

Tabla IV. Promedios estacionales de las anomalías de temperatura en la BTS, calculados para los periodos octubre-febrero y marzo-septiembre de cada año.

	octubre-febrero	marzo- septiembre
2002	- 0.26	0.48
2003	-0.79	- 1.04
2004	0.56	0.22
2005	0.15	0.32

Para 2004 y 2005 se registraron anomalías positivas menores que en 2002, con valores de  $0.22^{\circ}\text{C}$  y  $0.32^{\circ}\text{C}$  respectivamente (Tabla IV). Es importante resaltar que aunque esos dos últimos años presentaron anomalías positivas de temperatura superficial, durante los meses de primavera y verano se registraron periodos de menor temperatura en la BTS, posiblemente asociados a pulsos de agua fría y rica en nutrientes, proveniente de surgencias de áreas cercanas a la bahía.

La temperatura de la columna de agua (figura 16) en todas las localidades durante los inviernos presentó condiciones de mezcla desde superficie hasta profundidades de 20 a 30 m dependiendo de la profundidad de cada localidad. Por debajo de esas profundidades se

registraron temperaturas mínimas de hasta 12°C, en promedio 2°C menor que la temperatura superficial. En los veranos, los perfiles de temperatura mostraron tres capas, la primera desde la superficie hasta aproximadamente 4 m ó 5 m de profundidad, con valores de temperatura superficial que tuvieron variaciones entre 20°C a 23°C en todas las localidades, y en 2004 se registraron valores extremos de 24.5°C a 25°C en las estaciones RB y PB. La capa intermedia presentó una termoclina bien diferenciada con gradientes de temperatura de hasta 5 °C entre las profundidades de 5 m a 15 m dependiendo de cada localidad. La tercera capa se ubicó a profundidades mayores de 15 m y estuvo caracterizada por un gradiente suave de disminución de la temperatura entre los 14°C a 12°C.

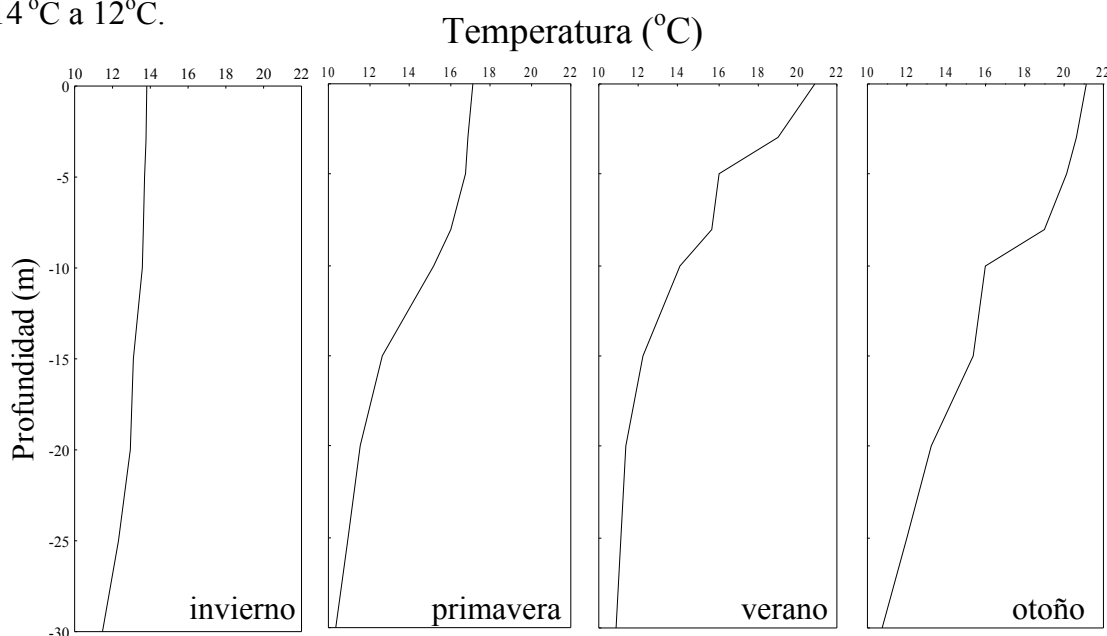


Figura 16. Perfiles típicos de temperatura para las diferentes estaciones del año en la localidad PB dentro de la BTS. Las otras localidades presentaron perfiles similares para cada estación.

#### III.4.2. Salinidad

En el periodo de estudio la salinidad promedio máxima fue de 34.10 para el 2002, mientras que el promedio mínimo fue de 33.4 en 2005. Aunque la variabilidad de la salinidad en la BTS no es muy marcada en espacio y tiempo, los cambios están principalmente asociados a los aportes de agua dulce durante la época de lluvias, cuando a través de los arroyos San Carlos, El Gallo, Ensenada y San Miguel se aportan flujos importantes de agua que

disminuyen la salinidad de la franja costera hasta un valor de 32.20 en las localidades de AG y PI (Fig. 9). Los valores mínimos de salinidad se registraron en 2005 asociados a un promedio de precipitación anual de 71.33 mm, considerado como un valor alto para esta región.

#### III.4.3. Vientos dominantes e índice de surgencia costera.

Los vientos dominantes durante la mayor parte del año provienen del NW con velocidades máximas durante finales de invierno y principios de primavera, posteriormente la intensidad del viento disminuye a valores mínimos en el verano y otoño. Los promedios mensuales de la rapidez del viento (Fig. 17) fueron mayores durante agosto de 2004 con rapidez de  $5.75 \text{ m s}^{-1}$ . La menor intensidad del viento se registró en diciembre de 2002 con rapidez de  $4.44 \text{ m s}^{-1}$ . El promedio anual de la rapidez del viento en el área de la BTS aumentó durante el periodo de estudio. En 2002 y 2003 el promedio de rapidez del viento fue de  $4.88 \text{ m s}^{-1}$  y los años posteriores los valores fueron de  $5.36 \text{ m s}^{-1}$  y  $5.02 \text{ m s}^{-1}$  para 2004 y 2005 respectivamente.

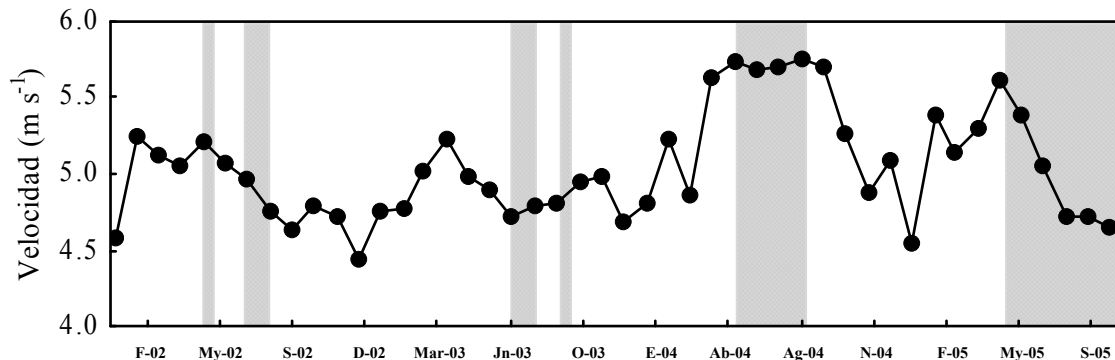


Figura 17. Promedios mensuales de la velocidad del viento en el área de la BTS durante el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005. Las columnas sombreadas representan los periodos en los cuales se registraron florecimientos de dinoflagelados.

En todos los años del estudio el inicio de los florecimientos de dinoflagelados se registró poco tiempo después de que los vientos de máximos registrados en febrero y marzo disminuyeron, lo cual sugiere que se lleva a cabo un proceso de transporte de agua hacia dentro de la BTS incrementando la concentración de nutrientes en la superficie.

A partir de los datos generados por las boyas de la División de Investigación Ambiental de la Administración Nacional para el Océano y la Atmósfera de los Estados Unidos (ERS/NOAA) ubicadas en las latitudes 30°N y 33°N, con longitud 119°W (<http://www.pfeg.noaa.gov/products/PFEL/modeled/indices/upwelling/upwelling.html>), se observa que el índice mensual de surgencias costeras (figura 18) presentó valores por abajo del promedio con anomalías predominantemente negativas en el periodo enero 2002 – septiembre 2005, y anomalías positivas para algunos meses: enero y febrero de 2002; abril y septiembre de 2003; enero, marzo y noviembre de 2004; mayo, junio y julio de 2005.

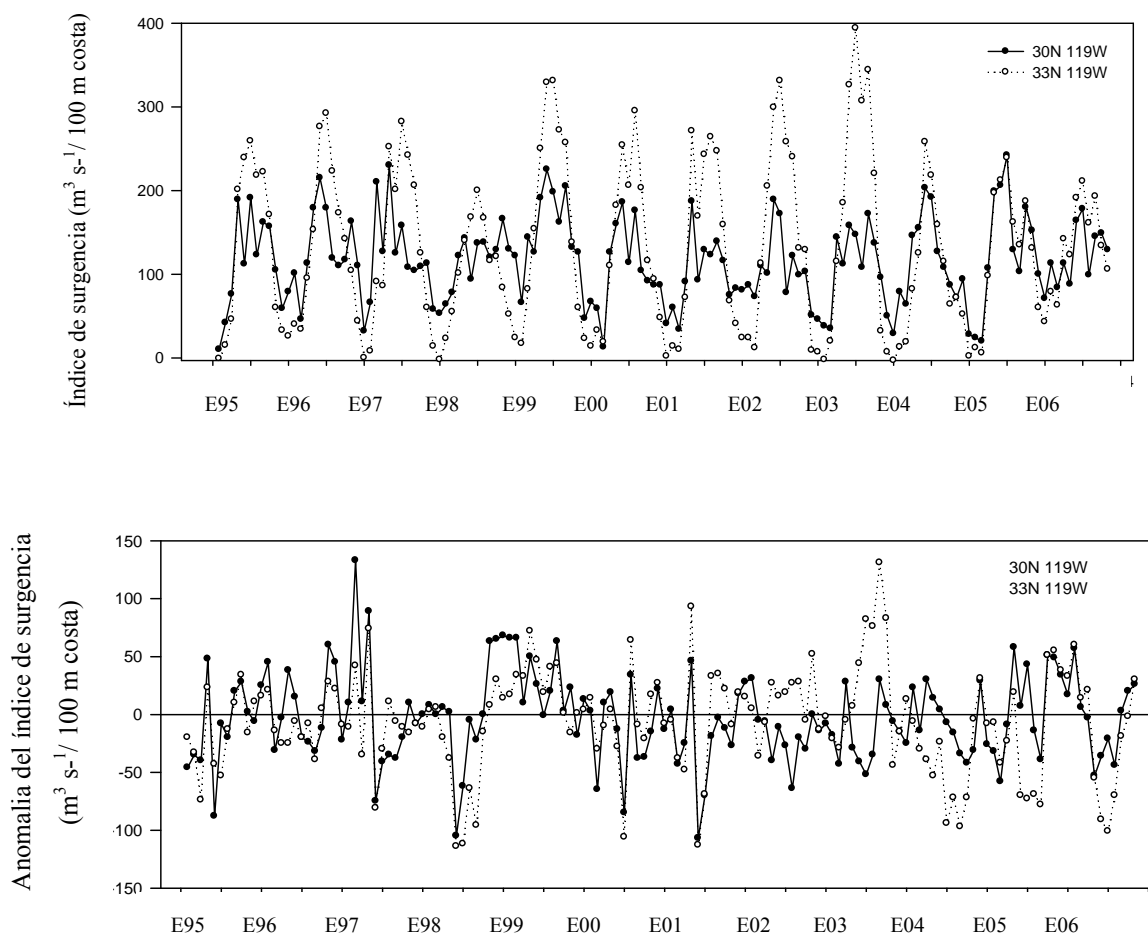


Figura 18. a) Índice de surgencia costera y b) anomalías en el índice de surgencia costera, para el periodo enero de 1995 a octubre de 2006 en las posiciones 30°N y 33°N, 119°W.

De acuerdo a nuestras mediciones, el agua superficial que llega a la BTS puede clasificarse como agua de surgencia tipo 2 (Kudela *et al.*, 2005). Esta es una masa de agua de surgencia madura con temperaturas mayores a 10°C, concentraciones de clorofila de 1 a 20 mg m<sup>-3</sup> y concentraciones de nitratos de menos 2 hasta 10 µM.

Después del relajamiento de la surgencia, a partir de mediados de abril y hasta junio o julio, se presentan condiciones de estratificación dentro de la BTS. El agua presente rica en nutrientes y la intensidad radiante son factores cuya combinación promueve el desarrollo de los FANs, lo cual se refleja con el incremento en la concentración de clorofila.

#### III.4.4. Precipitación en la BTS.

Para el periodo de 1949 a 2003, la media de la precipitación pluvial de mayo a octubre (verano extendido) en el noroeste de Baja California fue de 20 mm, mientras que durante el invierno fue de 200 mm. La media total anual es de alrededor de 250 mm (Pavia, 2004). La variación en la precipitación pluvial para el periodo de este estudio se presenta en la figura 19.

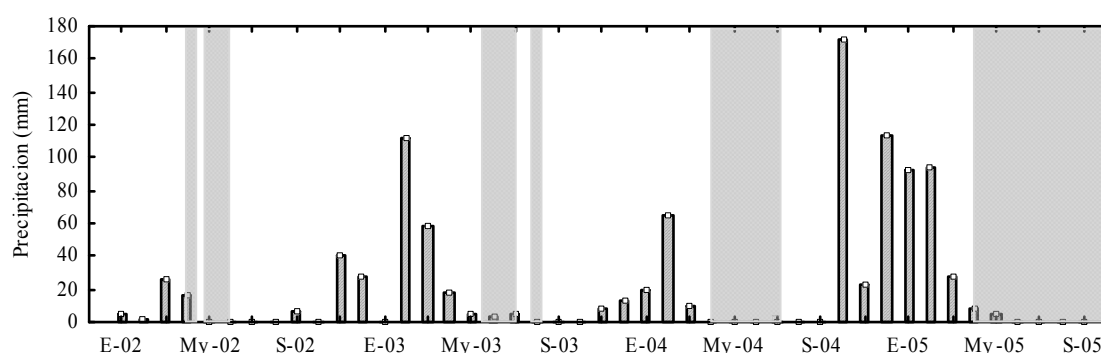


Figura 19. Promedio de precipitación pluvial mensual para la región de la BTS durante el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005. Las columnas sobreadas indican los periodos en los cuales se registraron florecimientos de dinoflagelados.

En toda la serie, la mayor precipitación pluvial se registró en el otoño-invierno de 2004-2005 con un promedio de 98.7 mm en el periodo octubre 2004-abril 2005 y valores máximos de 172 mm en octubre de 2004. A simple vista, no existe alguna relación directa entre la precipitación y la ocurrencia de los florecimientos de dinoflagelados identificados

por sus abundancias celulares. Para estudiar una posible asociación entre estas dos variables, se realizó el análisis de correlación cruzada de las abundancias celulares de dinoflagelados con las variables meteorológicas (estación meteorológica CICESE-SAUZAL) y ambientales medidas durante los monitoreos mensuales (anexo II). Los resultados de este análisis indican que la precipitación pluvial tiene los máximos valores de correlación con desfases de 2 a 5 meses antes del inicio de los florecimientos (Fig. 20).

La correlación entre estas variables puede ser explicada por el hecho de que en la época de lluvias (octubre-febrero) los arroyos locales transportan compuestos orgánicos de alto peso molecular (500-5000 gr at<sup>-1</sup>) conocidos como sustancias húmicas (ácidos fúlvicos, ácidos húmicos y humin) disueltas y particuladas que pueden ser resistentes a la degradación microbiana (Baker, 1991). Estas sustancias húmicas contienen proteínas y carbohidratos, y pueden acumularse en el agua de mar hasta alcanzar concentraciones del orden de 0.06 a 0.6 mg C L<sup>-1</sup> o mayores (Rand *et al.*, 1995). Estas sustancias podrían permanecer por varios meses hasta que en primavera son resuspendidas por la mezcla del viento y quedan biodisponibles para ser utilizadas por los dinoflagelados.

Esta hipótesis puede ser reforzada por los reportes de múltiples florecimientos en diversas áreas costeras asociados a una mayor precipitación. Por ejemplo, en las regiones costeras de Escocia, la alta precipitación seguida de la estabilidad en la columna de agua y altas irradiancias son precursores de los florecimientos (Bruno *et al.*, 1989). Otros ejemplos de la aparente estimulación de los florecimientos por las lluvias han sido documentados por Henriksen *et al.* (1993) en aguas de Dinamarca, donde la lluvia precedió un florecimiento ictiotóxico del silicoflagelado *Dictyocha speculum*. También se ha reportado que el florecimiento de *Chrysochromulina spp.* en el sur de Escandinavia, está asociado con el incremento de la razón N:P como resultado de las lluvias (Dahl *et al.*, 1998). Los florecimientos de la cianofita *Schizothrix calcicola* en estanques de cultivo de camarón asociados a alta precipitación pluvial se han documentado por Alonso-Rodríguez y Páez-Osuna (2003).

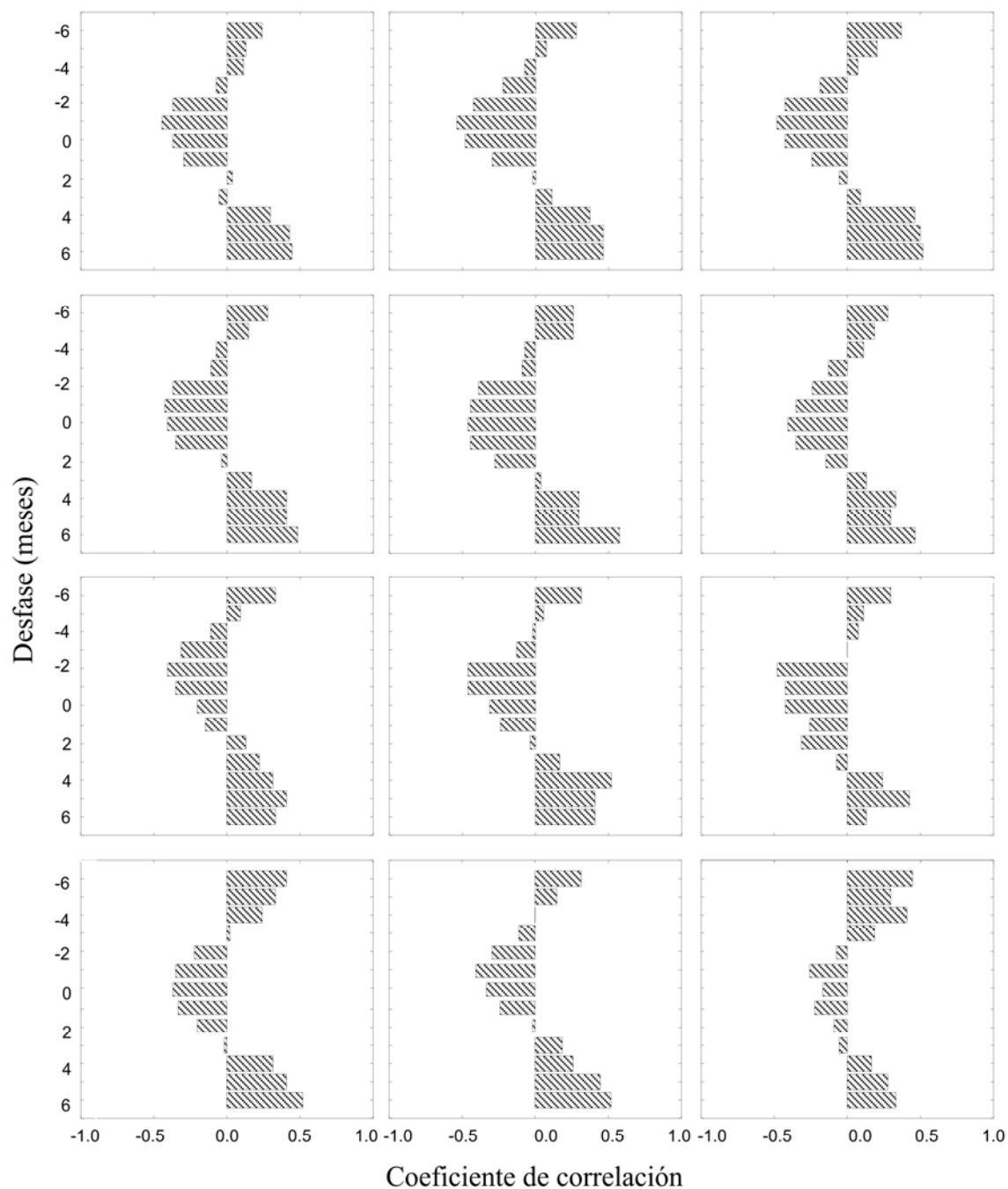


Figura 20. Coeficiente de correlación cruzada entre la precipitación pluvial y las abundancias de células durante los florecimientos de dinoflagelados en la BTS para el periodo 2002-2005. El corrimiento se realizó por seis meses, considerando como tiempo cero el mes de abril de cada año, cuando inician los florecimientos en la BTS.

### III.4.5. Horas de Luz, Irradiancia ( $E_{PAR}$ ) y coeficiente de atenuación vertical de la luz ( $K_d$ ).

En la figura 21 se presenta el promedio mensual de horas luz desde la salida hasta la puesta del sol en la región de la Bahía de Todos Santos para el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005. En diciembre de cada año se tiene un promedio de 10.07 horas de luz, mientras que en marzo aumenta a 11.93 horas de luz. El máximo se presenta en junio de cada año con duración de 14.11 horas de luz.

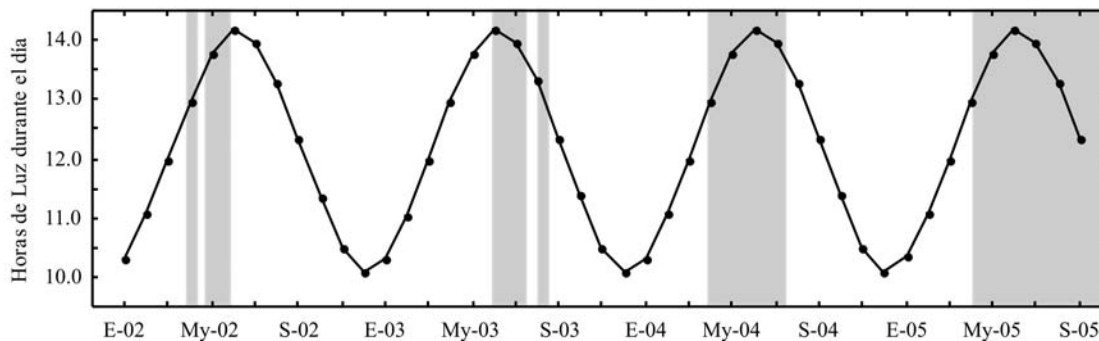


Figura 21. Variación de las horas de luz en el área de la BTS para el periodo enero 2002 a septiembre de 2005. Las columnas sombreadas indican los periodos en los que se registraron florecimientos de dinoflagelados.

Los florecimientos de dinoflagelados se registraron después del inicio de la primavera, cuando se tienen más de 12 horas de luz y en consecuencia las microalgas en la región de la BTS tendrán mayor tiempo realizando fotosíntesis.

Los valores máximos del promedio de la irradiancia fotosintéticamente disponible ( $E_{PAR}$ ) en la zona subsuperficial de la BTS se registraron durante primavera y verano con valores desde  $500 \mu\text{mol cuanta m}^2\text{s}^{-1}$  hasta  $800 \mu\text{mol cuanta m}^2\text{s}^{-1}$ . Estas irradiancias favorecieron el desarrollo de los florecimientos de dinoflagelados en el periodo primavera-verano. Durante invierno la  $E_{PAR}$  en la subsuperficie registró valores promedio en el orden de  $150 \mu\text{mol cuanta m}^2\text{s}^{-1}$  a  $400 \mu\text{mol cuanta m}^2\text{s}^{-1}$  (Fig. 22).

Los valores promedio del coeficiente de atenuación vertical de la luz difusa ( $K_d$ ) presentaron variaciones asociadas a las abundancias celulares y a la mezcla de la columna de agua. En general, durante los periodos de mezcla vertical más intensa (febrero-marzo) y durante los florecimientos de primavera-verano, la atenuación de la luz fue mayor (Fig. 23).



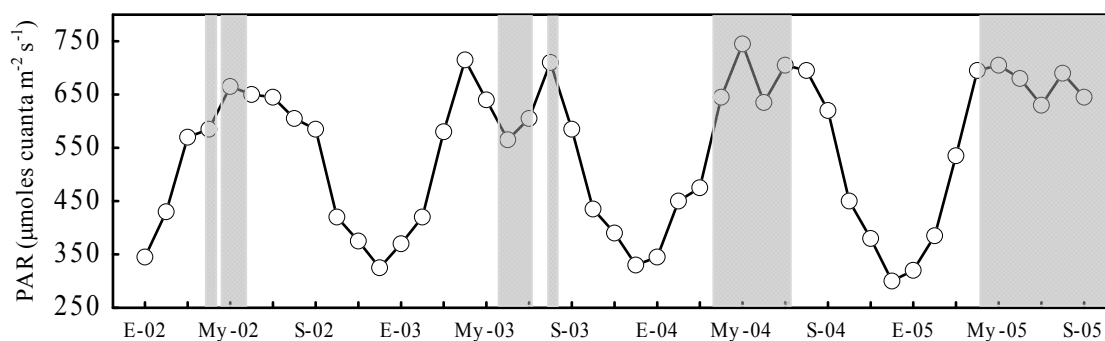


Figura 22. Variación de la irradiancia ( $E_{PAR}$ ) en la superficie del mar para la región de la BTS durante el periodo enero de 2002 a septiembre 2005. Los valores fueron calculados a partir de los datos proporcionados en las imágenes obtenidos de la página del SeaWiFS. Las columnas en gris indican los periodos de florecimientos de dinoflagelados.

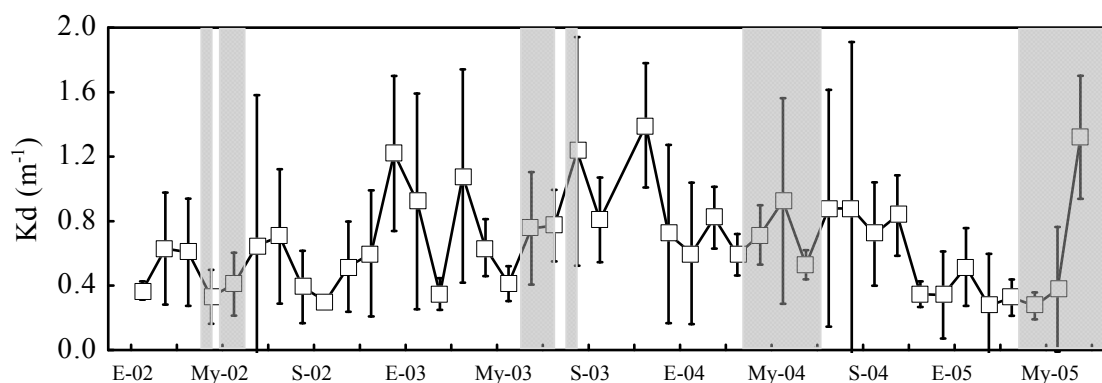


Figura 23. Promedio de la variación del coeficiente de atenuación vertical de la luz ( $K_d$ ) en las 12 localidades costeras de la BTS durante el periodo enero de 2002 a junio de 2005. Se indica la desviación estándar. Las columnas en gris indican los periodos de florecimientos de dinoflagelados.

La  $E_{PAR}$  que incidió en la superficie del agua presentó mayor atenuación vertical en los meses de invierno, posiblemente por una mayor mezcla en la capa subsuperficial del agua que al resuspender partículas y materia orgánica puede limitar la penetración de luz a capas más profundas. Por otro lado, la atenuación vertical de la  $E_{PAR}$  al inicio de la primavera fue menor, posiblemente debido a una mayor estratificación de la columna de agua, permitiendo que la luz llegue a mayores profundidades. El incremento de la  $E_{PAR}$  y la disminución en el coeficiente de atenuación vertical pueden entonces ser factores importantes en el desarrollo de los florecimientos en primavera y verano.

### III.4.6. Nutrientes inorgánicos disueltos (nitritos+nitratos, fosfatos y silicatos).

Las concentraciones de nutrientes en la BTS presentaron una gran variabilidad. A partir de abril de cada año, las concentraciones de todos los nutrientes presentaron una tendencia a incrementarse, lo cual está asociado a los periodos de mayor mezcla vertical. Las concentraciones promedio de cada nutriente para todo el periodo de estudio en la BTS fueron de  $3.10 \mu\text{M}$  para nitratos+nitritos,  $6.91 \mu\text{M}$  para silicatos y  $0.82 \mu\text{M}$  para los fosfatos (Fig. 24).

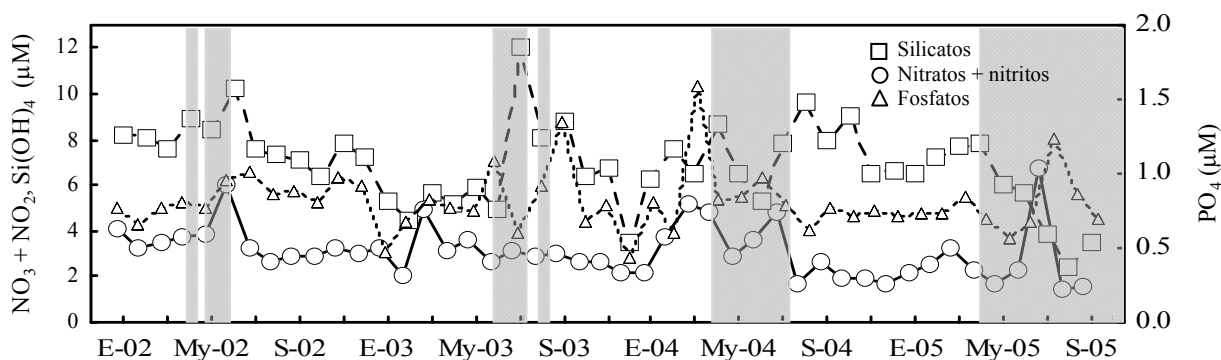


Figura 24. Variación temporal del promedio de las concentraciones de nutrientes en todas las localidades del estudio para el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005. Las columnas en gris indican la presencia de florecimientos de dinoflagelados.

La variabilidad en las concentraciones de los nutrientes inorgánicos disueltos en la BTS esta influenciada por factores como; a) transporte de agua con carga de materia soluble y particulada proveniente de los lixiviados del material terrígeno durante la época de lluvias, b) aporte de aguas residuales de la ciudad, con altos contenidos de fosfatos y formas nitrogenadas reducidas, c) mezcla vertical inducida por el viento durante la primavera y parte del verano, d) advección de agua surgencias en áreas cercanas a la BTS.

En 2002, el inicio de los florecimientos de dinoflagelados estuvo asociado con ligeros incrementos en las concentraciones de nitratos+nitritos y fosfatos. Sin embargo, para los otros años esa relación no es muy clara a excepción de pequeños incrementos en los fosfatos. Durante el estudio, los nitritos+nitratos siempre se presentaron en concentraciones  $>2 \mu\text{M}$ , y los fosfatos fueron  $>0.4 \mu\text{M}$ . Estas concentraciones son suficientes para no limitar los requerimientos fisiológicos celulares de las especies de dinoflagelados en la bahía. De hecho, de acuerdo a la estimación del índice de eutroficación por nutrientes (IEN)

(tabla III, capítulo II) la BTS presenta condiciones mesotróficas y eutróficas en sus diferentes localidades, por lo cual el proceso fotosintético de los dinoflagelados no es expuesto a condiciones de limitación por nutrientes. En consecuencia, el desarrollo de los FANs dentro de la BTS puede depender de la velocidad de incorporación de los nutrientes por parte de las células.

Los fosfatos presentaron una concentración promedio de  $0.83 \mu\text{M}$  en todas las localidades, lo cual sugiere que en la BTS no se presentan condiciones de limitación por este nutriente para el desarrollo de las células del fitoplancton. De acuerdo con Brand (1991) la concentración mínima de fosfatos que las células eucariontes requieren para subsistir es de  $0.03 \mu\text{M}$ . Otro punto de apoyo para considerar que el fósforo no es limitante en la BTS, se fundamenta en el trabajo de Wu *et al.* (2000), quienes encontraron que cuando la razón N:P por arriba de la nutriclina es menor que la relación 16:1 del fitoplancton, el resultado es una limitación del crecimiento algal por los nutrientes nitrogenados.

El promedio de las razones de nutrientes N:P para las doce localidades dentro de la BTS (Fig. 25) registró valores extremos de 3.88 en LR y 8.22 en AG, con un promedio general de 4.98 durante el periodo de estudio. Estas razones son  $<16:1$ , excepto para marzo de 2003 cuando la razón N:P presentó un valor de 16.95. Estos valores indican que los DIN son menos abundantes que el DIP con respecto a la demanda metabólica del fitoplancton (Redfield, 1958; Wu, 2000). Sin embargo, los florecimientos de dinoflagelados son eventos recurrentes que se registraron cuando la razón N:P fue  $>4$ .

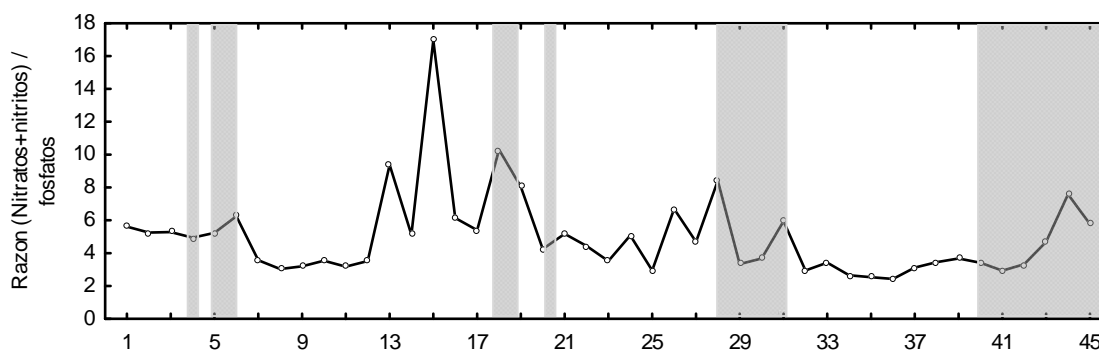


Figura 25. Promedio de las razones estequiométricas N:P para las doce localidades costeras de la BTS. Las columnas sombreadas indican los periodos de florecimientos de dinoflagelados.

Los valores de la razón N:P indican una desproporción de estos nutrientes con respecto a la razón de Redfield, ya sea por un enriquecimiento de fósforo o un déficit de nitrógeno. Por lo anterior, las proporciones de Redfield no son adecuadas para indicar la limitación por nutrientes en la BTS debido a que: la concentración óptima de nutrientes varía en función de los requerimientos nutricionales de cada especie; algunas localidades dentro de la BTS presentan alta variabilidad asociada con los aportes de aguas residuales de la ciudad, otras varían por la advección de agua de surgencias.

#### III.4.7. *Clorofila a (Chla)*.

El promedio mensual de clorofila (*Chla*) dentro de la BTS (Fig. 26) presentó un patrón de variación con la misma tendencia en todos los años del estudio. Los valores máximos de clorofila se registraron durante los florecimientos de primavera-verano. Las diferencias en magnitud entre 2002 a 2004 estuvieron asociadas con las abundancias celulares durante los florecimientos y se registraron valores máximos de  $55 \text{ mg m}^{-3}$ . En 2005 se mantuvo la tendencia, pero las concentraciones aumentaron hasta los  $200 \text{ mg m}^{-3}$ . Este incremento estuvo relacionado con la presencia de dinoflagelados atecados de los géneros *Gymnodinium* (*cf. flavum*), *Karenia* (*cf. mikimotoi*), *Karlodinium*, *Katodinium* y *Gyrodinium*, que representan nuevos registros para la BTS, y presentan características similares a las documentadas por Hansen *et al.* (2000) y Bergholtz *et al.* (2005) para el “complejo *mikimotoi*”.

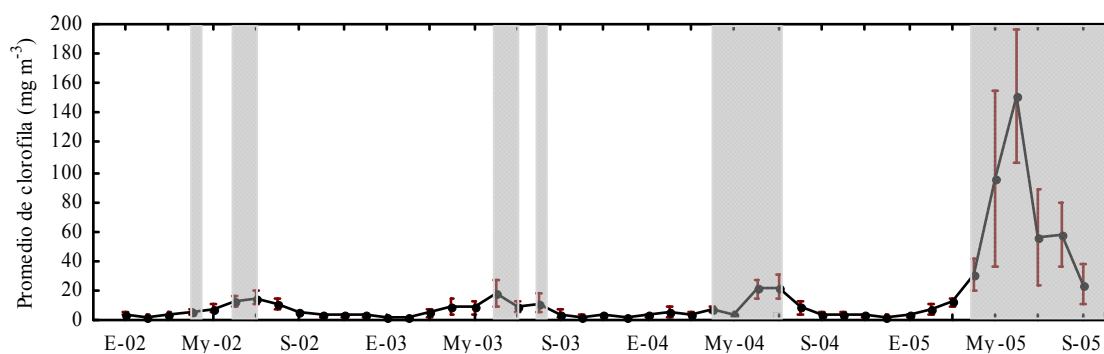


Figura 26. Variación temporal del promedio mensual de la concentración de clorofila *a* en la BTS durante el periodo de estudio. Se presenta la desviación estándar. Las columnas sombreadas representan los periodos en los cuales se registraron florecimientos de dinoflagelados.

Para definir el concepto de florecimiento en términos de biomasa en base a *Chla*, se calcularon las anomalías de esta variable en toda la serie. Para disminuir las posibilidades de obtener valores sesgados en este cálculo se consideraron únicamente los años 2002 a 2004, ya que el 2005 presentó valores extremos de concentración de clorofila. Las desviaciones positivas o negativas se estimaron a partir del valor promedio para cada mes en toda la serie (Fig. 27).

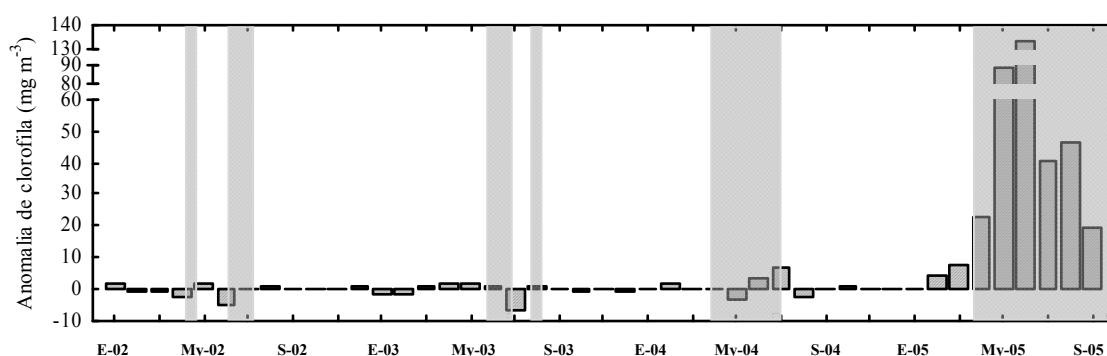


Figura 27. Anomalías de la concentración de clorofila en la BTS para el periodo enero 2002 a septiembre 2005. Las columnas en gris indican los periodos de florecimientos de dinoflagelados.

En todos los casos en los cuales se detectó la presencia de florecimientos de dinoflagelados con abundancias  $\geq 10^5$  cél L<sup>-1</sup>, también se registraron anomalías positivas de clorofila con valores de 2 a 20 mg m<sup>-3</sup>. En 2005 las anomalías positivas de la concentración de clorofila fueron superiores hasta en dos órdenes de magnitud que las anomalías de años anteriores, alcanzando valores de hasta 135 mg m<sup>-3</sup>, por lo tanto se analizan por separado.

Durante los florecimientos de primavera-verano (marzo-septiembre) de 2002, 2003 y 2004 los valores promedio de *Chla* fueron 11.07, 9.74 y 10.27 mg *Chla* m<sup>-3</sup>, respectivamente, con promedio general de 10.36 mg *Chla* m<sup>-3</sup> para el periodo. Por otra parte, para los meses en que no se registran florecimientos (enero-febrero y octubre-diciembre), el valor promedio fue de 2.90 mg *Chla* m<sup>-3</sup>. El valor promedio general incluyendo florecimientos y no florecimientos fue de 7.32 mg *Chla* m<sup>-3</sup>. Lo anterior, permite proponer que una concentración de *Chla*  $\geq 7.32$  mg *Chla* m<sup>-3</sup> es indicador de la presencia de florecimientos de las especies típicas de dinoflagelados en la BTS. Entonces, concentraciones de *Chla*  $< 7.32$

mg m<sup>-3</sup> representan alta biomasa de las especies típicas de dinoflagelados en la BTS, pero no indican la presencia de florecimientos.

En 2005, se registraron anomalías positivas de Chla durante todo el año. Las anomalías más altas se presentaron a partir de mayo con valores de 91 mgChla m<sup>-3</sup>. Posteriormente, en junio y julio se registraron anomalías positivas de hasta 135 mgChla m<sup>-3</sup>, estas altas concentraciones estuvieron asociadas con la presencia de dinoflagelados atecados que se caracterizan por poseer múltiples cloroplastos periféricos (De Salas *et al.*, 2003) y cloroplastos granulares posicionados a lo largo del cingulum, del sulcus y en la parte central de la célula (Iwataki *et al.*, 2007).

#### *III.4.8. Variabilidad de la composición y abundancia del Fitoplancton.*

Durante el periodo de estudio en la BTS se registraron 114 especies de la clase *Dinophyceae* (anexo III) pertenecientes a 19 familias: Prorocentraceae (Stein, 1883), Dinophysiaceae (Stein, 1883), Oxiphysaceae (Sournia, 1984), Gymnodiniaceae (Lankester, 1885), Polykrikaceae (Kofoid y Swezy, 1921), Warnowiaceae (Lindemann, 1928), Ptychodiscaceae (Loeblich, 1968), Kofoidiniaceae (Taylor, 1976), Noctilucaeae (Kent, 1981), Ceratiaceae (Lindemann, 1928), Goniodomataceae (Lindemann, 1928), Gonyaulacaceae (Lindemann, 1928), Pyrocystaceae (Schütt, 1899), Pyrophacaceae (Lindemann, 1928), Calciodinellaceae (Taylor, 1987), Peridiniaceae (Ehrenberg, 1828), Podolampaceae (Lindemann, 1928), Protoperidiniaceae (Taylor, 1987) y Kareniaceae (Bergholtz *et al.*, 2005).

Entre los dinoflagelados identificados se encontraron 32 especies que se han asociado a la producción de florecimientos masivos en diferentes regiones costeras de zonas templadas, tropicales y subtropicales del océano mundial. Se registraron 15 especies de dinoflagelados con abundancias en el intervalo entre 10<sup>4</sup> a 10<sup>6</sup> cel L<sup>-1</sup>. En este trabajo no se realizaron análisis de toxinas, pero las referencias bibliográficas permiten identificar que cinco de estas especies están asociadas a la producción de toxinas del tipo PSP, NSP o YTX (tabla V). Las restantes 10 especies de dinoflagelados no se han caracterizado por la producción de metabolitos tóxicos, pero se han reportado como responsables de efectos adversos al ecosistema por algunas de las siguientes causas:

- a) Alteración de la calidad del agua durante el decaimiento del florecimiento, produciendo altas cantidades de amonio y alteración del pH.
- b) Producción de espumas con alto contenido de bacterias y/o virus.
- c) Producción de especies reactivas de oxígeno como subproductos metabólicos
- d) Disminución de las concentraciones de oxígeno en la columna de agua durante y después del florecimiento.
- e) Obstrucción y daño mecánico en las branquias de peces y moluscos, produciendo mortandad de estos organismos por asfixia.

Tabla V. Especies de dinoflagelados productores de florecimientos en la BTS durante el periodo enero 2002 a septiembre de 2005. En la segunda columna se reporta la fecha. En la tercera columna se indica el efecto tóxico o nocivo (Tox/Noc) asociado a cada especie. Las abreviaciones son: Rx's Ox = producción de especies reactivas de oxígeno, PSP = producción de toxina del tipo paralizante, NSP = producción de toxina del tipo neurotóxico, YTX = producción de Yesotoxina, MecBr = producción de daño mecánico en branquias de peces o moluscos, Cal-H<sub>2</sub>O = Afectación de la calidad del agua que generalmente ocurre durante el decaimiento del florecimiento asociado a la producción de amonio, abatimiento de oxígeno disuelto, cambios en el pH y producción de espumas con alto contenido bacteriano) y AZP=producción de Azaspirácidos.

Especie	Fecha	Tox/Noc	Referencia
<i>A.sanguínea</i>	may/03, abr/04	Rx's Ox.	Daugbjerg <i>et al.</i> (2000).
<i>A.sp. (cf. catenella)</i>	jun/04	PSP	Kim <i>et al.</i> (1993).
<i>C. dens</i>	abr/03, abr-may/05	MecBr., Cal-H <sub>2</sub> O	Reportados como <i>Ceratium</i> spp. Onoue (1990).
<i>C. divaricatum</i>	abr/03, abr-may/05	MecBr., Cal-H <sub>2</sub> O	
<i>C. furca</i>	abr-may/02/03/04/05	MecBr., Cal-H <sub>2</sub> O	
<i>C. fusus</i>	may/03, abr/04, jun/05	MecBr., Cal-H <sub>2</sub> O	
<i>Gymnodinium</i> spp.	may-sept/05	NSP	Steidinger (1998).
<i>G. sp. (cf. flavum)</i>	may-sept/05	NSP	Sogawa <i>et al.</i> (1998).
<i>Karenia</i> sp. (cf. <i>mikimotoi</i> )	may-sept/05	NSP, hemolisinas	Sola <i>et al.</i> (1999).
<i>L. polyedrum</i>	abr-sept/02/03/04/05	YTX	Morton <i>et al.</i> (2007); Howard <i>et al.</i> (2008).
<i>N. scintillans</i>	jun/03, jul/04, sept/05	MecBr., Cal-H <sub>2</sub> O	Escalera <i>et al.</i> (2007).
<i>Protoperdinium crassipes</i>	jun/05	Azaspirácidos AZP	Twiner <i>et al.</i> (2008).
<i>P. gracile</i>	abr-may-jun/03,	Cal-H <sub>2</sub> O	No reportado.
<i>P. micans</i>	abr-may/03, jun/05	Cal-H <sub>2</sub> O	Kim, <i>et al.</i> (1999).
<i>S. trochoidea</i>	abr/03,	Cal-H <sub>2</sub> O	No reportada.

Por su parte, la clase *Bacillariophyceae* (anexo IV) se encuentra representada por 88 especies ubicadas en 14 familias: Thalassiosiraceae (Lebour, 1930), Melosiraceae (Kützing,

1844), Leptocylindraceae (Lebour, 1930), Coscinodiscaceae (Kützing, 1844), Hemidiscaceae (Hendey, 1937; Simonsen, 1975; Hasle, 1995; Tomas, 1997), Rhizosoleniaceae (Petit, 1888), Hemiaulaceae (Jousé *et al.*, 1949), Chaetocerotaceae (Ralfs y Prichard, 1861), Lithodesmiaceae (H. y M. Pergallo, 1897; Simonsen, 1979), Eupodiscaceae (Kützing, 1849), Fragilariaceae (Greville, 1833), Thalassionemataceae (Round, 1990), Naviculaceae (Kützing, 1844), Bacillariaceae (Ehrenberg, 1831).

Entre las diatomeas presentes en la BTS, 31 registros se asociaron a florecimientos en otras regiones del océano mundial. De ellas sólo 16 han presentado abundancias del orden de  $10^4$  cel  $L^{-1}$  y *Minidiscus chiliensis* registró abundancias de  $10^6$  cel  $L^{-1}$  durante un florecimiento de células coales que tornaron la superficie de la BTS a un color verde turquesa durante la primera semana de agosto de 2004.

Tabla VI. Especies de diatomeas que han producido florecimientos en la BTS durante el periodo enero 2002 a septiembre de 2005. En la segunda columna se reporta la fecha. En la tercera columna se indica el efecto tóxico o nocivo (Tox/Noc) asociado a cada especie. Las abreviaciones son: ASP=producción de ácido domoico.

<b>Especie</b>	<b>Fecha</b>	<b>Tox/Noc</b>	<b>Referencia</b>
<i>Bacteriastrum hyalinum</i>	feb-mar/03, may/04	No reportado	----
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	feb-mar/03, may/04	Nocivo a copépodos	Ban <i>et al.</i> (1997).
<i>Chaetoceros debilis</i>	feb-mar/03, may/04	Nocivo a peces y copépodos	Ban <i>et al.</i> (1997).
<i>Chaetoceros decipiens</i>	feb-mar/03, may/04	No reportado	----
<i>Chaetoceros lorenzianus</i>	may/04	No reportado	----
<i>Chaetoceros</i> spp	feb-mar/03, may/04	No reportado	----
<i>Cylindrotheca closterium</i>	mar/03, jun/04, jun-sep/05	Nocivo a copépodos	Ban <i>et al.</i> (1997).
<i>Eucampia zodiacus</i>	mar/03, 04	No reportado	----
<i>Guinardia cylindrus</i>	mar/03	No reportado	----
<i>Guinardia striata</i>	mar/03	No reportado	----
<i>Minidiscus chilensis</i>	jul.-agost./2004	No reportado	----
<i>Pseudonitzschia australis</i>	feb-mar/02-03, abr/05,	ASP	Villac <i>et al.</i> (1993); Scholin <i>et al.</i> (2000).
<i>Pseudonitzschia delicatissima</i>	feb-mar/02	ASP	Smith <i>et al.</i> (1991).
<i>Pseudonitzschia seriata</i>	feb-mar/02	ASP	Lundholm <i>et al.</i> (1994).
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	mar/04-05	No reportado	----



Los florecimientos en la BTS durante el periodo de estudio se caracterizaron por presentar incrementos en las abundancias de diatomeas en el inicio de primavera, a finales de marzo o principios de abril (Fig. 28). Generalmente las especies representadas son diatomeas formadoras de cadenas pertenecientes a los géneros *Chaetoceros*, que regularmente pueden alcanzar abundancias del orden desde  $2 \times 10^5$  hasta  $5 \times 10^5$  cadenas  $L^{-1}$ . En la sucesión de especies de este grupo, los géneros más comunes y abundantes son; *Pseudonitzschia*, *Leptocylindrus*, *Eucampia*, *Dytilum* y *Cylindrotheca* con conteos celulares del orden de  $2 \times 10^4$  hasta  $14 \times 10^4$  cadenas o cél  $L^{-1}$ . La duración de estos florecimientos es variable y pueden permanecer desde 3 hasta 12 días, mientras que su extensión en la superficie del mar sólo cubre pequeñas áreas dentro de la BTS. Eventualmente como en 2003, se registraron abundancias de hasta  $5.5 \times 10^6$  cel  $L^{-1}$  en la estación MC.

En la figura 29 se presenta la variabilidad espacio temporal de las abundancias totales de células de dinoflagelados (*Dinophyceae*) en las doce localidades de muestreo dentro de la BTS. En todos los sitios se registraron florecimientos recurrentes caracterizados por iniciar durante abril o mayo. Fue común que estos eventos permanecieran durante todo el verano en los meses de junio a agosto. Sin embargo, el evento de 2005 permaneció desde el 2 abril hasta el 28 de septiembre. Durante estos seis meses las abundancias de dinoflagelados presentaron variación en sus máximos y mínimos (más adelante se describen los detalles). En el área del Sistema de la Corriente de California, no hay antecedentes de un FAN que haya permanecido por un periodo de hasta 179 días como el registrado en la BTS en 2005 (Allen, 1929; Torrey, 1902; Sverdrup y Allen, 1939; Sweeney, 1975; Gregorio y Pieper, 2000; Venrick, 2002; Franks, 2003).

Las abundancias máximas de dinoflagelados se presentaron a principios de primavera y durante todo el verano. Comúnmente los florecimientos iniciaron con abundancias del orden de  $10^4$  cel  $L^{-1}$  de *Ceratium furca* asociado a *Prorocentrum micans* y *P. gracile*, estas especies pueden alcanzar abundancias del orden de  $10^5$  cel  $L^{-1}$  o hasta  $10^6$  cel  $L^{-1}$  en periodos de 5 a 7 días. Posteriormente fueron desplazadas por *L. polyedrum* que rápidamente alcanzó abundancias del orden de  $10^6$  cel  $L^{-1}$ . Durante el desarrollo de este patrón de sucesión se presentaron de forma alterna otras especies como *C. dens*, *C.*

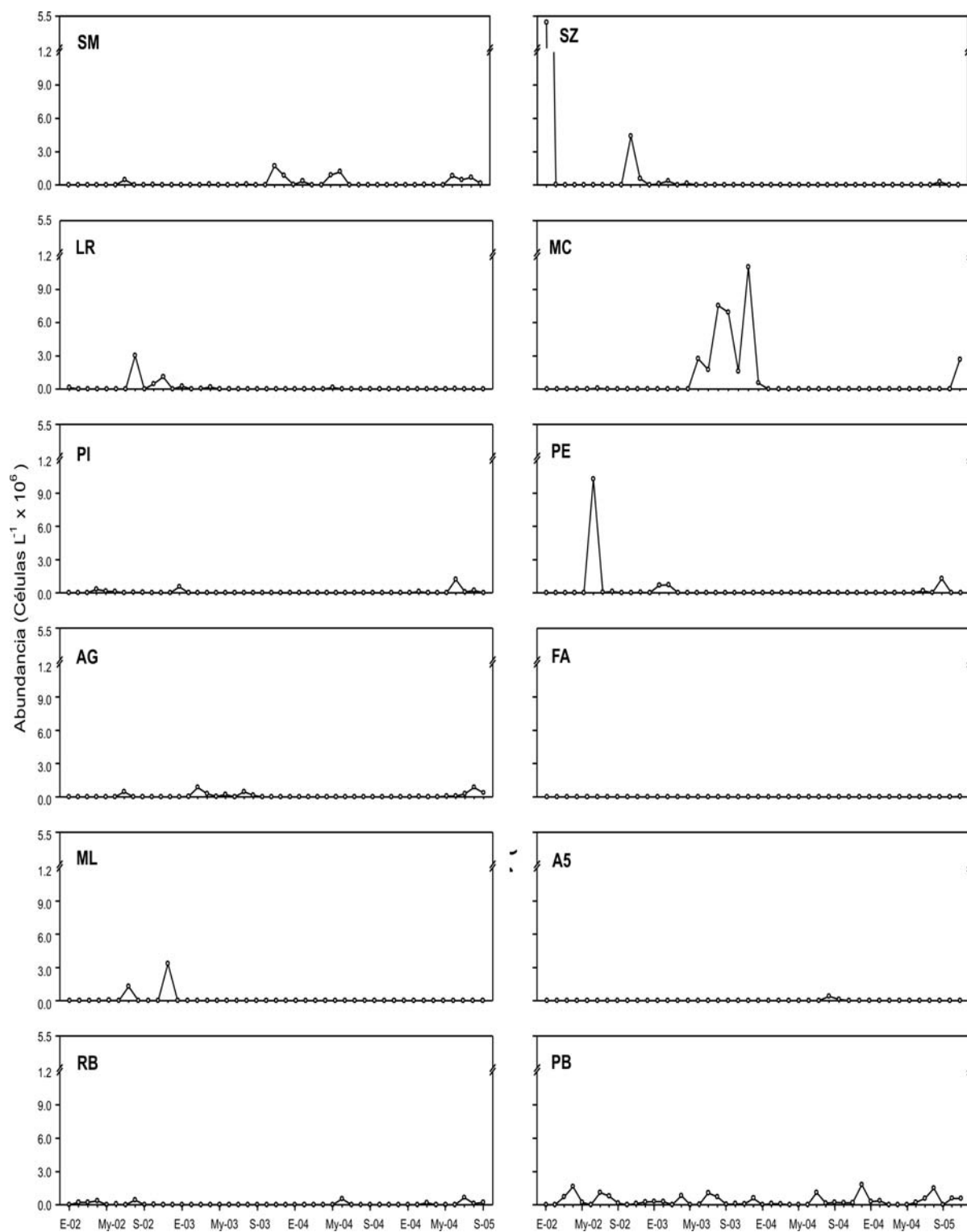


Figura 28. Variación de las abundancias de diatomeas ( $\text{cel L}^{-1}$ ) durante el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005 en las doce localidades de muestreo dentro de la BTS.

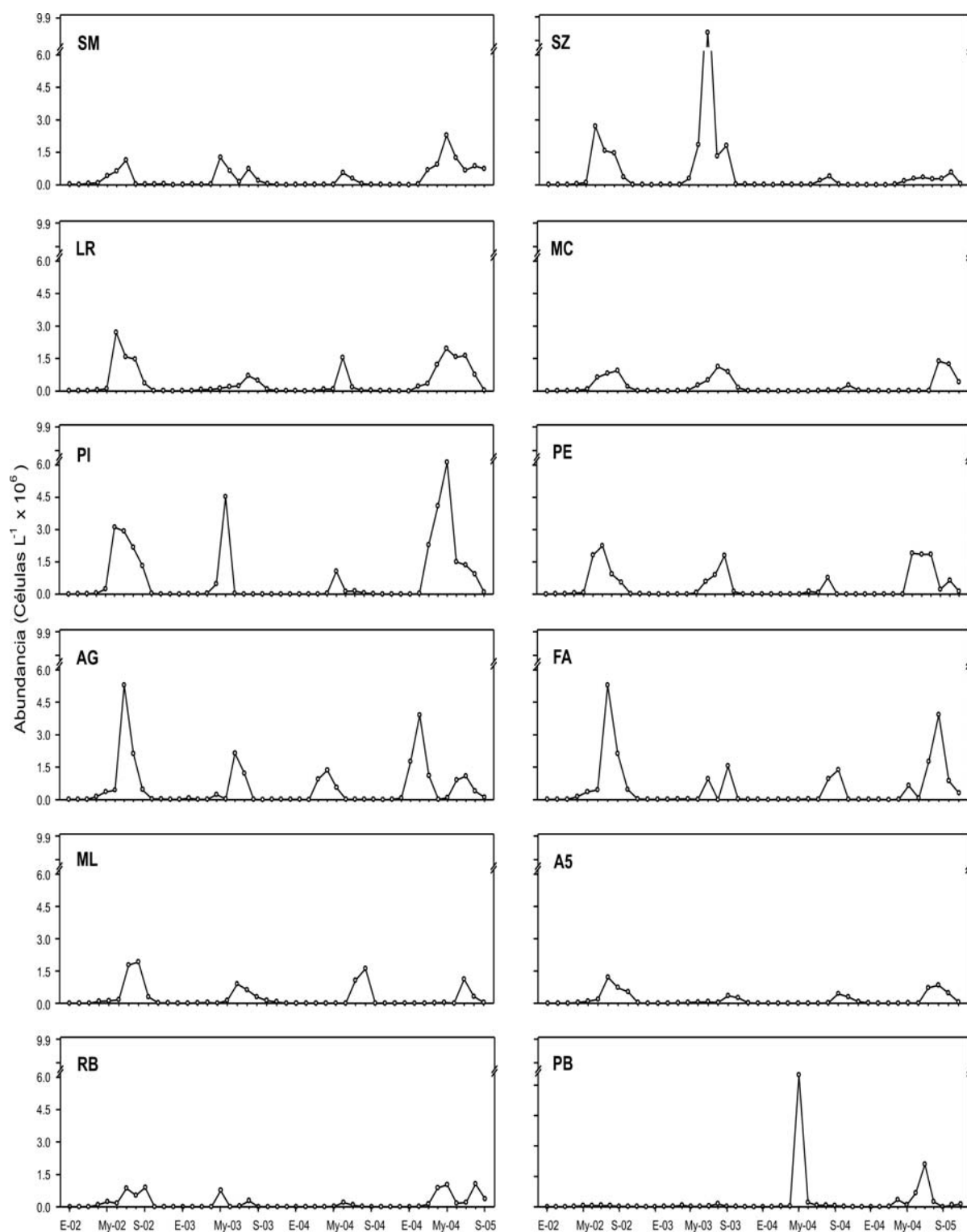


Figura 29. Variación de las abundancias de dinoflagelados (cel L<sup>-1</sup>) durante el periodo enero de 2002 a septiembre de 2005 en las doce localidades de muestreo dentro de la BTS.

*divaricatum*, *C. fusus*, *Scrippsiella trochoidea* y *Dinophysis* spp., con abundancias muy variables entre  $10^4$  cel L<sup>-1</sup> a  $10^5$  cel L<sup>-1</sup>. El género *Prorocentrum* spp. presentó la mayor diversidad de especies y se registraron en todos los periodos de florecimientos con abundancias máximas del orden de  $10^4$  cel L<sup>-1</sup>.

Esta sucesión de las especies de dinoflagelados presenta un patrón similar al modelo de tolerancia descrito por Conell y Slatyer (1977), en el que pueden establecerse inicialmente tanto especies tempranas como tardías, pero sólo éstas últimas presentan sobrevivencia y reclutamiento en presencia de otras especies debido a su alto nivel competitivo.

Las máximas abundancias de *L. polyedrum* llegaron a representar hasta el 98% del total de dinoflagelados con conteos de hasta  $9 \times 10^6$  cel L<sup>-1</sup> y se registraron en los primeros 5 metros de la columna de agua durante los periodos junio-agosto de 2002, 2004 y 2005, cuando la superficie del agua registró temperaturas hasta de 22.5°C. Posterior a estos máximos se registraron decaimientos de las poblaciones, que frecuentemente precedieron el término del florecimiento de *L. polyedrum*. Fue común que durante el desarrollo de los FANs de *L. polyedrum* se registraran abundancias alternadas de máximos y mínimos durante períodos extensos que variaron de dos a seis meses. La profundidad donde se registraron las máximas abundancias fue similar con lo reportado por diversos autores para las costas de California (Blasco, 1978; Eppley *et al.*, 1984; Prezelin y Glover, 1991).

Ocasionalmente, durante los veranos (junio-septiembre) los florecimientos de dinoflagelados en la BTS y áreas adyacentes pueden ser interrumpidos por la intrusión de agua fría y rica en nutrientes que rompe la estratificación de la columna de agua. Durante estos eventos se registra un descenso en la temperatura superficial de la BTS hasta valores de 15°C a 17°C, con temperaturas atmosféricas de hasta 30°C. En estas condiciones se favorece la formación de neblinas matutinas y florecimientos de diatomeas penadas que permanecen por pocos días.

En 2004, la estratificación térmica fue mayor, con la profundidad de la termoclina entre 15 y 20 m durante mayo- agosto de 2004. Esta estratificación prolongada junto con la intrusión de agua “cálida” con temperaturas de hasta 24°C proveniente del Pacífico Central y las bajas concentraciones de nutrientes en la superficie de la BTS, pueden en conjunto haber

contribuido al florecimiento de especies “atípicas” que produjeron la “marea verde” dominada por *Minidiscus chiliensis* y otras células cocales en agosto de 2004.

En 2005, a partir del 2 de abril se inició un florecimiento de dinoflagelados dominado por las especies típicas de la BTS. Sin embargo, en el mes de junio, cuando la comunidad era dominada por *L. polyedrum* con abundancias del orden de  $4 \times 10^6$  cel L<sup>-1</sup>, representando el 87% del total de los dinoflagelados, se registró un cambio en la composición por especies. Este cambio se caracterizó por la presencia de diversas especies de dinoflagelados atecados, la mayoría de ellos no documentados previamente en la BTS. Estas especies “atípicas” estuvieron representadas por los géneros *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Spatulodinium*, *Akashiwo*, *Amphydinium*, *Karenia*, *Karlodinium*, *Katodinium* y especies de dinoflagelados con intervalos de tamaño entre 15 a 45 µm con características similares a las descritas para el “complejo *mikimotoi*”.

Las características ambientales prevalecientes en esta fase tardía del FAN de *L. polyedrum*, estuvieron asociadas con la intrusión de agua con temperatura de 17°C a principios de junio que promovió la disminución de las condiciones de estratificación y un descenso en las abundancias de dinoflagelados con valores del orden de  $4.7 \times 10^5$  cel L<sup>-1</sup> donde *L. polyedrum* representó sólo el 75%. El aumento en la irradiancia, un incremento de la temperatura alrededor de los 20°C a mediados de junio y ascenso de la termoclina a una profundidad entre 5 a 10 m, coincidieron con la presencia y posterior incremento de las células “atípicas” de dinoflagelados atecados que llegaron a representar hasta el 25% de la comunidad. Un evento similar de *Gymnodinium flavum* fue documentado por Cullen *et al.* (1982) para las costas de La Jolla, California. Estos autores concluyeron que el evento estuvo asociado a la desaparición de la termoclina y la nitratoclina por agua de surgencia que facilitó el desarrollo de un florecimiento de *G. flavum* cuya concentración celular produjo una tonalidad amarillenta en la superficie de la bahía de La Jolla, la advección de agua cálida indujo la desaparición de dicho florecimiento.

A finales de junio de 2005 la composición por especies en el florecimiento fue: 70% *L. polyedrum*, 25% *Gymnodinium* sp. (cf. *flavum*) y el 5% restante estuvo representado por otros dinoflagelados del “complejo *mikimotoi*”, así como por la diatomea *Cylindrotheca*

*closterium*. Esta composición varió de forma que a finales de septiembre la comunidad estuvo representada en un 20% por *Gymnodinium* sp. (cf. *flavum*) y los dinoflagelados atecados del “complejo *mikimotoi*”, el 30% por la diatomea *Cylindrotheca closterium*, y el 50% restante por *L. polyedrum*. Este florecimiento “atípico” estuvo precedido por intensas lluvias en el otoño-invierno de 2004.

Se pudo identificar que las especies de dinoflagelados presentan una sucesión recurrente durante los florecimientos de primavera-verano en la BTS. Así, durante el inicio del FAN en primavera la comunidad fue dominada por especies autótrofas. Cuando el FAN avanzó hacia mediados de mayo y principios de junio se registró un incremento en la presencia de especies mixotróficas del género *Protoperdinium* y algunos géneros de dinoflagelados atecados como *Gymnodinium* y *Gyrodinium*. Durante el decaimiento del florecimiento de *L. polyedrum* se registró la presencia de dinoflagelados heterótrofos de los géneros *Balechina*, *Polykrikos*, *Phaeopolykrikos*, *Noctiluca*, *Pronoctiluca*, *Spatulodinium* y *Cochlodinium*. Como una excepción a la regla sobre los florecimientos efímeros de diatomeas, *Cylindrotheca closterium*, es una especie que con frecuencia se registró durante el decaimiento de los FANs de dinoflagelados con abundancias del orden de hasta  $10^5$  cel  $L^{-1}$ .

Durante los meses de octubre a febrero no se registraron florecimientos de dinoflagelados en ninguno de los años de este estudio. Es posible que la ausencia de florecimientos en esas fechas esté asociado a la combinación de uno o varios de los siguientes factores: a) disminución de la intensidad de la irradiancia incidente en la superficie del mar, b) disminución de las horas de luz, c) disminución de la temperatura superficial de la BTS, d) incremento en la mezcla vertical y desaparición de la estratificación en la columna de agua.

#### III.4.9. Análisis de regresión múltiple.

Los resultados del análisis de regresión múltiple (MRA) se presentan en la tabla VII. El porcentaje máximo de varianza explicada para las abundancias de dinoflagelados en la bahía fue del 55% ( $r^2=0.55$ ,  $\alpha=0.05$ ,  $p^{***}$ ,  $n=540$ ). Las variables que presentaron la mejor correlación fueron la duración de horas de luz, el promedio de la irradiancia PAR incidente sobre la superficie del mar, la temperatura de la superficie del mar, y la concentración de fosfatos inorgánicos disueltos. El resto de las variables consideradas (DIN, salinidad, velocidad y dirección del viento) no aportaron valores de beta significativos al modelo por lo cual es posible que su contribución a estos florecimientos no sea significativa.

Tabla VII. Resultados del análisis de regresión múltiple ( $r^2 = 0.55$ ,  $\alpha = 0.05$ ,  $p^{***}$ ,  $n = 540$ ).

Variable	PAR	Hrs. de luz	Temperatura superficial	Fosfatos
$\beta$	.520	.906	.233	.135

El análisis de regresión indicó que el coeficiente de correlación múltiple es diferente a la suma de los coeficientes de correlación parciales, por lo cual se confirma la dependencia multifactorial en el inicio y desarrollo de los florecimientos de dinoflagelados en la BTS.

#### III.4.10. Análisis de correlación cruzada.

En la tabla VIII se muestran los valores significativos de correlación entre las variables ambientales consideradas y las mayores abundancias de células de dinoflagelados que se registraron a partir del mes de abril de cada año para el periodo 2002-2005 en las diferentes localidades dentro de la BTS. La concentración de clorofila, horas de luz, irradiancia, coeficiente de atenuación vertical de la luz, temperatura de la superficie del mar, concentraciones de nitrato más nitrito, y fosfatos, presentaron la más alta correlación durante el inicio y desarrollo de los florecimientos de dinoflagelados. Por otro lado, la precipitación pluvial presentó sus máximos valores de correlación con desfases de 2 a 5 meses antes del inicio de los florecimientos. La velocidad del viento presentó valores de correlación muy bajos o valores negativos durante los florecimientos.

Tabla VIII. Valores de los coeficientes de correlación cruzada obtenidos para las abundancias de células de dinoflagelados y algunas de las variables medidas. Se reportan los valores de correlación sin desfase para la concentración de clorofila (*Chla*), horas de luz durante el día (HrL), Irradiancia (PAR), coeficiente de atenuación vertical de la luz ( $K_d$ ), temperatura de la superficie del mar (Tsm), concentraciones de nitrato más nitrito (DIN), fosfatos (DIP) y velocidad del viento (Vv). Notese que los valores del coeficiente de correlación cruzada para la precipitación pluvial (Pptcn) corresponde al máximo valor registrado entre 2 y 5 meses previos a los florecimientos.

	SM	SZ	LR	MC	PE	PI	AG	FA	ML	BE	RB	PB
<i>Chla</i>	0.493	0.514	0.496	0.427	0.548	0.671	0.382	0.436	0.387	0.582	0.452	0.418
HrL	0.636	0.819	0.824	0.813	0.745	0.763	0.578	0.774	0.714	0.815	0.705	0.663
PAR	0.657	0.703	0.759	0.746	0.672	0.672	0.513	0.660	0.564	0.777	0.671	0.657
$K_d$	0.482	0.518	0.726	0.481	0.696	0.759	0.534	0.802	0.686	0.736	0.666	0.454
Tsm	0.485	0.506	0.679	0.622	0.711	0.639	0.422	0.627	0.590	0.787	0.643	.737
DIN	0.358	0.240	0.372	0.264	0.221	0.029	0.307	0.305	0.291	0.168	0.328	0.130
DIP	0.393	0.132	0.326	0.019	0.253	0.333	0.226	0.280	0.184	0.255	-0.10	0.121
Pptcn	0.435	0.463	0.492	0.484	0.576	0.456	0.401	0.527	0.428	0.510	0.450	0.279
Vv	0.100	-0.26	-0.018	0.153	0.122	-0.05	-0.10	0.134	0.219	-0.18	-0.15	0.107

En las localidades SZ, MC y PI, las concentraciones de nutrientes no presentaron alta correlación, lo cual puede estar asociado con las características eutróficas de dichos sitios, donde quizás las variaciones en las concentraciones de nitritos, nitratos y fosfatos no tienen significancia para el desarrollo de los florecimientos de dinoflagelados.

En la figura 20 se muestran las gráficas obtenidas para los coeficientes de correlación cruzada entre la precipitación y los FANs en la BTS con seis meses de desfase. En ellas se distingue una correlación altamente significativa entre la lluvia y el registro de FANs de dinoflagelados. Los coeficientes de correlación significativos corresponden a un desfase de 2 a 5 meses previos al inicio de los FANs.



### III.4.11. Análisis de componentes principales.

Para identificar la asociación de conjuntos de variables (factores) que contribuyen a explicar la variabilidad en la ocurrencia de los florecimientos de dinoflagelados, se realizó un análisis de componentes principales. Para cumplir con las premisas del análisis, las variables fueron normalizadas utilizando la función logarítmica de base 10, posteriormente se construyó la matriz de correlación. Las variables que no presentaron una distribución normal y sus coeficientes de correlación fueron  $<0.3$  no se consideraron en el análisis de componentes principales. Los resultados del análisis separan tres factores (tabla IX).

Tabla IX. Valores de carga de los factores que de acuerdo al análisis de componentes principales contribuyen a explicar la máxima varianza de los florecimientos de dinoflagelados en la BTS. Se resaltan en negritas los valores que contribuyen en cada factor.

Variables	Factor 1	Factor 2	Factor 3
PO <sub>4</sub> (μM)	-0.032196	<b>0.954508</b>	0.108983
Temp. Agua (°C)	<b>0.744343</b>	0.267024	-0.062610
Log [abundancias de Dinoflagelados]	0.528031	0.086807	<b>0.701114</b>
Hrs. de Luz	<b>0.840462</b>	-0.076724	0.441653
PAR (μE m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	<b>0.833180</b>	-0.097527	0.385945
Dirección viento	<b>0.874208</b>	-0.009842	0.359429
Varianza total explicada	0.395767	0.129140	0.282811

El primer factor correspondió a variables físicas (Temperatura de la superficie del agua, horas de luz, irradiancia PAR y dirección del viento) que explican el 39.6 % de la varianza, el segundo factor que explica el 12.9 % de la varianza es la concentración de fosfatos inorgánicos y el tercer factor se asocia a las variables biológicas (abundancia de dinoflagelados, concentración de clorofila y coeficiente de atenuación de la luz), que contribuyeron a explicar el 28.3 % de la varianza.

En conjunto, estos tres factores explicaron el 80.8% de la varianza de los florecimientos de dinoflagelados en la BTS (figura 30). El resto de la varianza podría ser explicado por otras variables no consideradas en este estudio.

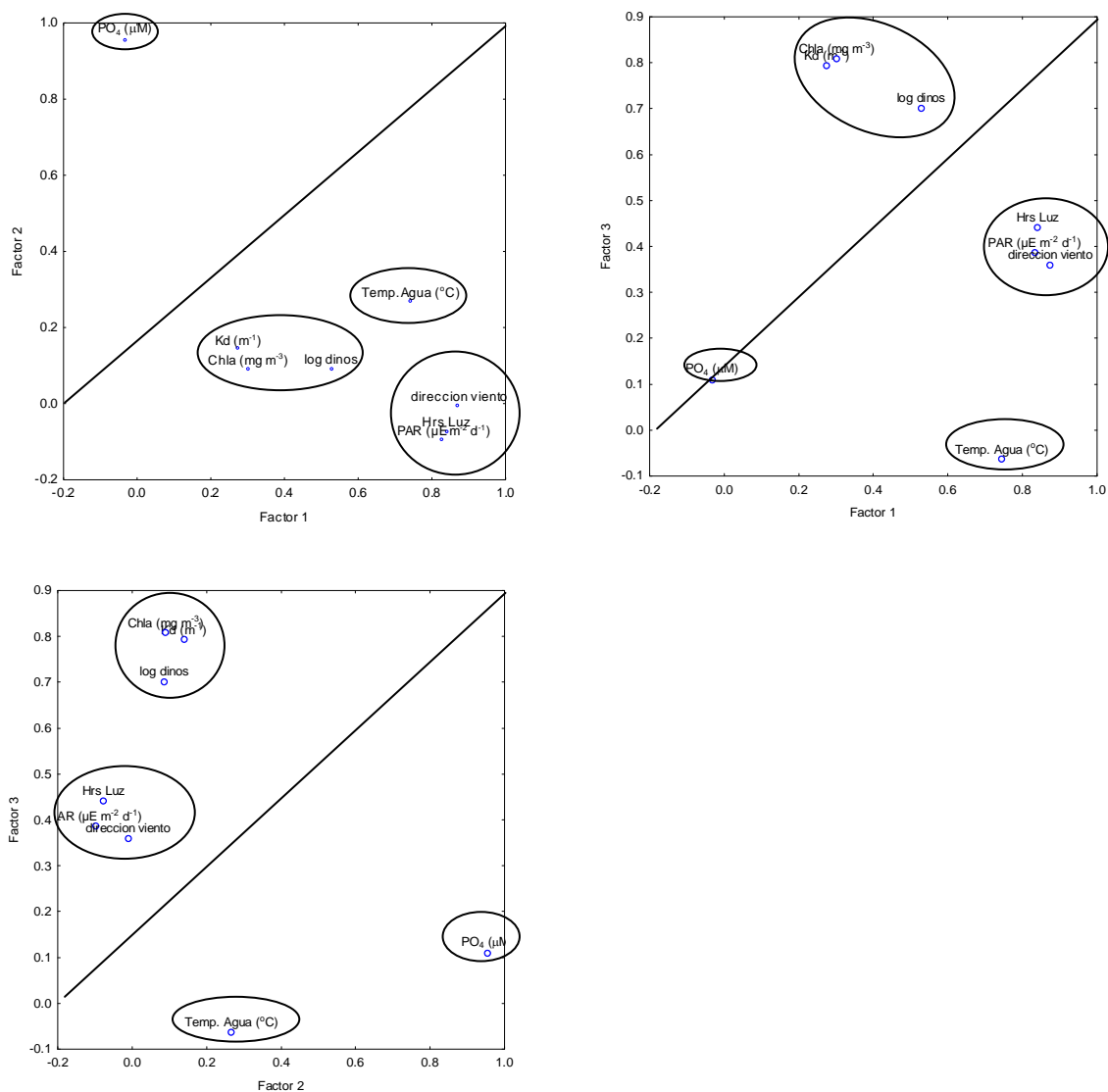


Figura 30. Gráficas de los factores obtenidos como resultado del análisis de componentes principales.

El análisis de regresión múltiple indicó que las variables con mayor influencia sobre la presencia de los florecimientos en la BTS fueron la irradiancia (PAR), la temperatura de la superficie del mar, y la concentración de fosfatos inorgánicos disueltos. A continuación se discute sobre la participación de estas variables en los FANs dentro de la BTS:

La variabilidad de la temperatura superficial promedio (figura 8) en la BTS presentó un descenso durante los meses de marzo y abril de cada año. Este descenso de temperatura puede ser causado por la intrusión de agua de surgencias proveniente de áreas cercanas a la BTS como lo han reportado diversos autores (Alvarez-Borrego y Alvarez-Borrego, 1982; García Mendoza, *et al.*, 2008). De acuerdo con nuestras observaciones, éstas áreas son Punta San Miguel y Bahía de Salsipuedes en el extremo norte de la BTS, y el oeste de Punta Banda en el extremo sur de la BTS. Esta intrusión de agua se registra con mayor intensidad durante primavera y puede tener pulsos episódicos durante verano.

La influencia de agua fría en esta época también pudo ser resultado de procesos de mesoescala como surgencias en la región del sistema de la Corriente de California (Pérez-Brunis *et al.*, 2006 y 2007; Centurioni, 2008), o la intrusión de agua subártica por variaciones en la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO) de acuerdo a lo reportado por Venrick *et al.* (2004).

Esta intrusión de agua fría promovió un enriquecimiento de nutrientes en la superficie, lo cual es más notorio en los fosfatos inorgánicos disueltos que incrementaron sus concentraciones a valores mayores de  $0.63 \pm 0.35 \mu\text{M}$ , reportado como valor promedio para la zona costera de Baja California (Segovia *et al.*, 2007), llegando incluso a valores extremos de  $9.32 \mu\text{M}$  (Fig. 24).

La respuesta del fitoplancton a estos incrementos en las concentraciones de nutrientes se manifestó en un incremento en la biomasa de las diatomeas a través de florecimientos episódicos (Figura 28) que iniciaron en el mes de marzo y pueden permanecer hasta principios de abril. Durante este periodo, la temperatura de la superficie del mar estuvo entre  $13 \text{ }^\circ\text{C}$  a  $16 \text{ }^\circ\text{C}$ . Posterior al decaimiento en las abundancias de las diatomeas se registraron los florecimientos de dinoflagelados cuya composición fue variable en función de la temperatura, ya que cuando fue menor de  $17 \text{ }^\circ\text{C}$  las especies que dominaron la composición del fitoplancton fueron *Ceratium furca* y *Prorocentrum micans*. Sin embargo, cuando la temperatura fue mayor a  $17 \text{ }^\circ\text{C}$  la especie dominante fue *Lingulodinium polyedrum*.

El patrón de variación estacional de la temperatura mostró un incremento desde los  $17^\circ\text{C}$  hasta los  $25^\circ\text{C}$  en los periodos de primavera-verano, asociados estrechamente con el

incremento en las horas de luz y los valores de irradiancia promedio PAR incidente en la superficie del mar. En conjunto, estas tres variables (PAR, temperatura y fosfatos) tuvieron una importante contribución para promover el inicio de los FANs de dinoflagelados.

En este primer análisis estadístico de las relaciones entre las variables ambientales y los FANs de dinoflagelados no se encontró relación con los DIN lo cual puede explicarse en virtud de que estos nutrientes no se presentaron concentraciones. Como se muestra por el índice de eutroficación (Tabla III, anexo I), la BTS presentó condiciones predominantemente mesotróficas para la mayoría de las localidades costeras.

El incremento en la temperatura promedio de la BTS a partir del 2002 (excepto para 2003), se relacionó con un incremento en la frecuencia, duración, extensión e incremento en las abundancias celulares de los FANs de dinoflagelados en la bahía (figura 29), así como un incremento en el número de especies y la inducción de un cambio en la estructura de la comunidad fitoplanctónica (anexos III y IV). Este incremento promedio de temperatura aparentemente se asoció además con la disminución en la intensidad y frecuencia de los FANs de *L. polyedrum*, pero promovió el desarrollo de FANs de especies de dinoflagelados atecados que no se habían documentado en esta área, como el florecimiento de *G. flavum* y otras especies del “complejo *mikimotoi*” en 2005.

Para conocer el comportamiento en la variabilidad temporal de la temperatura superficial en toda la bahía se obtuvo el promedio de temperatura en todas las localidades (Figura 14). Durante los meses de invierno (diciembre–febrero) e inicio de primavera (marzo–principios de abril) de cada año se registraron los valores mínimos en el promedio de temperatura superficial de la BTS, correspondiendo a marzo de 2003 el valor más bajo registrado de 15.4 °C.

De acuerdo a los registros de los monitoreos realizados en el área (Peña-Manjarrez *et al.*, 2005b), durante los periodos de surgencias costeras las áreas de Salsipuedes y Puerto Escondido ubicadas al norte y sur de la BTS, presentaron valores de temperatura entre 10 °C a 12 °C, concentración de clorofila *a* < 1 mg m<sup>-3</sup>, y altas concentraciones de nutrientes inorgánicos disueltos, con valores de 12.13 μM para DIN, 6.04 μM para Si(OH)<sub>4</sub> y 2.19 μM para DIP. Posterior al relajamiento de la surgencia, la temperatura fue >12 °C, la clorofila *a* presentó valores de 1 a 15 mg m<sup>-3</sup>, y los DIN tuvieron concentraciones de 1 a 10

$\mu\text{M}$ . En la secuencia, aproximadamente 10 días después de la surgencia la temperatura varió de  $15\text{ }^{\circ}\text{C}$  a  $17\text{ }^{\circ}\text{C}$ , la clorofila se incrementó a valores entre  $7$  y  $25\text{ mg m}^{-3}$ , y los DIN disminuyeron a  $<2\text{ }\mu\text{M}$ , lo cual es similar a otros sistemas de surgencias costeras como lo reporta Barlow (1982) para la región de Benguela.

La sucesión del microfitoplancton en la BTS presentó dominancia de diatomeas (*Chaetoceros* spp., *Pseudo-nitzschia* spp., *Thalassiosira* spp., *Cylindrotheca* spp., y *Leptocylindrus* spp.) en primavera, con la contribución principal de los dinoflagelados en la parte final de primavera y verano, y una contribución progresiva de las especies de dinoflagelados heterótrofos durante verano. De acuerdo con Margalef (1978a) esta secuencia corresponde a una sucesión típica de zonas templadas, en donde la composición del fitoplancton responde a un gradiente mezcla-estratificación y las condiciones fisicoquímicas asociadas. Sin embargo, este patrón estacional muestra gran heterogeneidad espacial y temporal, relacionada con el forzamiento del viento y las estructuras hidrográficas que favorecen a diferentes grupos algales (García-Mendoza, *et al.*, 1998).

Los FA en la región se caracterizan por la presencia de diatomeas de los géneros *Eucampia*, *Chaetoceros*, *Navicula*, *Hemialus*, *Leptocylindrus*, *Pseudonitzschia*, *Skeletonema*, *Thalassionema*, *Guinardia* y *Thalassiosira*, que dominan durante el inicio de la primavera, además de eventos esporádicos durante verano y otoño promovidos por la intrusión de agua de surgencia. Sin embargo, los FA de mayor intensidad ocurren durante la parte media de primavera y verano, constituidos por eventos monoespecíficos de dinoflagelados de los géneros *Lingulodinium*, *Ceratium*, *Prorocentrum*, *Akashiwo*, *Gymnodinium*, *Scrippsiella*, y FA puntuales de *Alexandrium* sp. (*cf. catenella*).

La habilidad mixotrófica de los dinoflagelados les confiere mayor capacidad para utilizar más recursos que los autótrofos o heterótrofos: Cuando no hay alimento orgánico suficiente, un mixótrofo facultativo puede cambiar para utilizar la luz como fuente de energía. Cuando la luz es limitante pueden regresar a su alimentación heterotrófica sobre sustancias orgánicas, o inclusive alimentarse de su competidor (Stoecker, 2007). En un sistema dinámico como la comunidad fitoplanctónica de la BTS este puede ser un factor por medio del cual un organismo puede sobrevivir y reproducirse de forma tan efectiva que puede producir florecimientos de larga duración como los ha reportado Smalley y Coats

(2002) para *Ceratium furca* en la Bahía de Chesapeake, o el florecimiento de *Heterocapsa triquetra* en Newport, North Carolina (Litaker *et al.*, 2002).

Aunque en la BTS no se han documentado florecimientos de dinoflagelados tóxicos, si se han registrado eventos nocivos como los de 2004 y 2005, en los cuales el crecimiento masivo y la sedimentación de especies de dinoflagelados como *Ceratium furca* y *C. divaricatum* contribuyeron al establecimiento de condiciones hipóxicas y anóxicas, así como al deterioro de la calidad del agua, al igual que ha ocurrido en otras regiones de acuerdo a lo documentado por Pitcher y Cockcroft (1998). En estos casos, las consecuencias tróficas de los FANs han sido desfavorables, produciendo severos daños al ecosistema y mortalidades masivas de invertebrados bentónicos.

Durante el florecimiento de 2005 se registró un flujo de CO<sub>2</sub> de la superficie de la bahía hacia la atmósfera, con valores en el intervalo de 200 a 1600  $\mu\text{atm}$ , y un promedio de 580  $\mu\text{atm}$  de CO<sub>2</sub> superficial que implicó un  $\Delta\text{pCO}_2$  predominantemente positivo (Martinez-Gaxiola *et al.*, 2005). Estos autores estimaron que en la fase de decaimiento del florecimiento de dinoflagelados en la BTS se registró un flujo de 24.17 mmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> y considerando una cobertura del 20% de superficie de la bahía (~23.2 km<sup>2</sup>) para producir un flujo neto de 97 ton CO<sub>2</sub> semana<sup>-1</sup> hacia la atmósfera.

Recientemente se ha documentado que las células de *L. polyedrum* recolectadas durante los florecimientos en La Jolla, California y Monterey, California, están asociadas a la producción de Yesotoxina (YTX) (Howard *et al.*, 2008). Aun es incierto si la especie de *L. polyedrum* de las costas de California corresponde a la misma variedad en las costas de Baja California. Sin embargo, los florecimientos de *L. polyedrum* en el área de la BTS representa un riesgo potencial para el ecosistema y la salud humana ya que por bioensayo en ratón se ha demostrado que la YTX produce efectos cardiotóxicos cuando es inyectado intraperitonealmente (Aune *et al.*, 2002). Otros estudios sugieren que la YTX puede actuar sobre los lisosomas, el sistema inmunológico, tejido nervioso y el timo, con posibles implicaciones tumorales (Malagoli *et al.*, 2006; Pérez-Gómez *et al.*, 2006).

Sin embargo, no se descarta la posibilidad de que en futuros eventos de FANs, las especies dominantes sean las asociadas a la producción de neurotoxinas o toxinas del tipo paralizante producidas por dinoflagelados atecados de los géneros *Gymnodinium* y

*Gyrodinium*, así como aquellos del complejo *mikimotoi* (*Karlodinium*, *Katodinium* y *Karenia*).

### III. 5. Conclusiones

El inicio de los FAN de dinoflagelados en la BTS esta asociado con la temperatura superficial  $\geq 17^{\circ}\text{C}$ , en abril de cada año. Las especies *Ceratium furca* y *Prorocentrum micans* inician los florecimientos cuando la temperatura se ubica entre  $\geq 17^{\circ}\text{C}$  y  $< 17.5^{\circ}\text{C}$ . Estas especies coexisten con *L. polyedrum*, que eventualmente las desplaza siguiendo un modelo de sucesión tipo tolerancia, llegando a representar hasta el 98% de la comunidad, con abundancias celulares del orden de  $10^6 \text{ cel L}^{-1}$ . Los florecimientos se mantienen durante toda la primavera y verano, mientras la temperatura se encuentre en el intervalo entre  $17^{\circ}\text{C}$  a  $22.5^{\circ}\text{C}$ .

En algunos periodos este patrón fue interrumpido por la intrusión de agua fría rica en nutrientes proveniente del exterior de la BTS. Pero pocos días después el FA puede recuperar sus altas abundancias celulares al utilizar los nutrientes “nuevos”.

El análisis de la climatología de temperatura superficial de la bahía para cuatro años mostró que la temperatura promedio de la superficie del mar en la BTS presentó una tendencia a incrementarse en cada verano. Si esta tendencia se mantiene es posible que se genere un cambio en la estructura de la comunidad del fitoplancton en el mediano plazo.

La posible influencia de agua subártica en 2003, generó un retraso de un mes en el inicio de los FA en ese año.

Cuando la mezcla vertical fue mayor de 15 m de profundidad (invierno), no se presentan FA ya que la mezcla genera temperaturas superficiales entre  $12^{\circ}\text{C}$  y  $15^{\circ}\text{C}$ . Pero, durante el inicio de primavera se promueve una estratificación térmica que facilita el desarrollo de los FANs en los primeros cinco metros.

La intrusión en la BTS de agua con temperatura superior a  $23^{\circ}\text{C}$ , durante el verano y otoño favoreció el desarrollo de especies de dinoflagelados atecados tamaños menores de  $30 \mu\text{m}$ , así como del silicoflagelado *Dyctiocha fibula* y otras especies “atípicas” para la BTS.

Los vientos dominantes del NW con velocidades  $>5.5 \text{ m s}^{-1}$  en invierno y principio de primavera (enero-marzo) forzan la mezcla vertical de nutrientes y resuspenden los quistes de dinoflagelados, “preparando” así las condiciones para el desarrollo de los FANs cuando el viento disminuye a velocidades  $<5.5 \text{ m s}^{-1}$ .

La intrusión periódica de agua de surgencia proveniente de zonas cercanas a la BTS con temperaturas mayores a  $15 \text{ }^{\circ}\text{C}$ , y concentraciones de DIN entre 2 y  $10 \text{ } \mu\text{M}$  contribuye al mantenimiento del florecimiento durante abril a julio.

Cuando la precipitación pluvial de invierno registró valores promedio  $>140 \text{ mm}$ , los dinoflagelados alcanzaron abundancias  $>5 \times 10^6 \text{ cel L}^{-1}$  durante los florecimientos.

Los florecimientos de dinoflagelados se registraron después del inicio de la primavera, cuando el fotoperiodo diario fue  $> 12$  horas de luz, con valores de irradiancia ( $E_{\text{PAR}}$ ) en la superficie del mar desde  $500 \text{ } \mu\text{mol cuanta m}^2\text{s}^{-1}$  a  $800 \text{ } \mu\text{mol cuanta m}^2\text{s}^{-1}$ .

Los nutrientes inorgánicos disueltos en la columna de agua de la BTS presentaron condiciones predominantemente mesotróficas, por lo cual los DIN con concentraciones promedio  $>2 \text{ } \mu\text{M}$ , no fueron limitantes para el desarrollo de los FANs. Por otro lado, los DIP con promedio  $>0.83 \text{ } \mu\text{M}$ , tampoco fueron limitantes. Sin embargo, la variabilidad de este último si contribuye con la variabilidad de los FANs.

De acuerdo con la climatología de las concentraciones de  $\text{Chl}a$ , se propone que un valor de  $\text{Chl}a \geq 7.32 \text{ mg Chl}a \text{ m}^{-3}$  sea un indicador de la presencia de florecimientos de las especies típicas de dinoflagelados en la BTS.



## Capítulo IV

---

### **Algunas respuestas fisiológicas de los dinoflagelados Productores de florecimientos en la Bahía de Todos Santos: *Lingulodinium polyedrum*, *Scrippsiella trochoidea*, *Prorocentrum micans* y *Prorocentrum gracile*.**

---

#### **IV.1 Introducción**

En este capítulo se intenta comprender como es que las variables ambientales influyen o condicionan los ciclos de vida y el desarrollo de los florecimientos de dinoflagelados en la Bahía de Todos Santos. En el intento por conocer los procesos y los mecanismos que controlan los florecimientos de las principales especies que producen florecimientos algunas preguntas que debemos plantearnos son ¿Cual es la respuesta ecofisiológica de los dinoflagelados a los factores ambientales?, ¿Cuáles son las estrategias de estas especies para adaptarse al medio cambiante?. En general cada especie tiene la capacidad para regular sus procesos de adquisición y consumo de energía para poder sobrevivir y reproducirse (Collins *et al.*, 2007).

Sin embargo, subyacen las preguntas específicas sobre la influencia de los factores ambientales (temperatura, nutrientes, luz) y las interacciones físico-biológicas sobre ¿Cómo, cuándo, y a que tasa crecen y se reproducen los dinoflagelados en la BTS?. Estas son algunas de las preguntas clave que pueden ayudar a tener una mejor aproximación al conocimiento de los florecimientos de dinoflagelados en la BTS.

El patrón de desarrollo de los FANs en la BTS tiene variaciones muy marcadas, pero las especies dominantes son: *Lingulodinium polyedrum*, *Prorocentrum micans*, *P. gracile*,

*Scrippsiella trochoidea* y *Ceratium furca* (Peña-Manjarrez, 2001; Peña-Manjarrez *et al.* 2005). Los mecanismos que regulan su distribución y abundancia no se conocen, sin embargo, existe una aparente relación con la irradiancia superficial, la temperatura, y las concentraciones de nutrientes inorgánicos disueltos.

Con el propósito de tener un acercamiento al conocimiento de los procesos que controlan los FANs en la BTS, se deben caracterizar los procesos ecofisiológicos de las especies presentes. El monitoreo espacio-temporal de estos eventos es muy difícil y de altos costos económicos. Por lo tanto las tasas de crecimiento que se pueden estimar en el campo, tienden a ser valores discretos recolectados en estaciones de muestreo también discretas. Para tener una mejor idea de la dinámica de la población, es recomendable tener una serie de mediciones continuas lo cual puede facilitarse a través de cultivos en laboratorio.

En los últimos años, se ha registrado un incremento aparente en la frecuencia y duración de estos eventos en la BTS, lo que ha permitido estudiar las características de mesoescala de los florecimientos en condiciones naturales. Sin embargo, no se conocen los procesos de microescala que se asocian con el inicio, desarrollo y mantenimiento del florecimiento.

En cultivos de laboratorio se puede estimar el crecimiento celular de los dinoflagelados concebido como la unidad básica de crecimiento activo. En este tipo de experimentos se controla el acoplamiento de procesos fisiológicos determinados por la genética de cada especie y factores ambientales como la irradiancia, temperatura y concentración de nutrientes. Así, el crecimiento celular es determinado por el ajuste fisiológico y la adaptabilidad de las células individuales. La genética de cada especie ajusta las tasas máximas de crecimiento potencial ( $\mu_{max}$ ) de los diferentes taxa, la ocurrencia de variabilidad clonal, requerimientos de nicho, y los intervalos de tolerancia a los factores ambientales. Las tasas instantáneas de crecimiento celular ( $\mu$ ) reflejan las interacciones cambiantes de las condiciones del hábitat y frecuentemente siguen una cinética tipo Monod (Smayda, 1998).

Por otro lado, el crecimiento poblacional depende de las tasas de crecimiento celular, que a su vez son el resultado de las modificaciones del ambiente a dicho crecimiento, pero los factores que regulan las tasas de crecimiento celular y poblacional son diferentes. El

pastoreo y la advección, por ejemplo, influyen en la tasa de crecimiento poblacional, pero son irrelevantes para las tasas de crecimiento celular. Los nutrientes afectan directamente la fisiología del crecimiento celular, pero su efecto sobre las tasas de crecimiento poblacional es indirecto vía el incremento en el reclutamiento y/o favoreciendo las relaciones que influyen la capacidad de carga de la población. Las tasas de crecimiento poblacional de un taxa determinado siempre son menores que sus tasas de crecimiento celular (Smayda, 1998).

Un problema fundamental en la ecofisiología del fitoplancton es el definir las relaciones entre la irradiancia, la temperatura, la fotosíntesis y la tasa de crecimiento (Eppley, 1972, Falkowsky *et al.*, 1985). Aunque las relaciones entre el crecimiento y la fotosíntesis son fijas para una especie determinada bajo condiciones de saturación por nutrientes y estabilidad para el crecimiento (Laws y Bannister, 1980), las relaciones entre la irradiancia y fotosíntesis, y entre la fotosíntesis y tasas de crecimiento pueden variar entre especies.

Una aproximación para estimar la relación entre las tasas de crecimiento puede lograrse con la determinación de los factores que controlan la tasa fotosintética del fitoplancton o producción primaria (P) a una profundidad dada (z). Estos factores son la irradiancia (E) y la cantidad de clorofila o biomasa fitoplanctónica (B) que se encuentra disponible para captar el flujo de fotones. De forma general esto se expresa como:

$$P_{(z)} = B_{(z)} P_{(E,z)}^B \quad (1)$$

Donde  $P^B$  es la tasa fotosintética normalizada ( $P^B \equiv P/B$ ).

La dependencia de  $P^B$  sobre E está determinada por la curva fotosíntesis irradiancia (Figura 31). A bajas intensidades de irradiancia la respuesta fotosintética es lineal, lo cual se representa con la pendiente inicial de la curva ( $\alpha^B$ ), que fisiológicamente representa la eficiencia de las células para utilizar la energía captada via fotosíntesis.

$$\alpha^B = \left. \frac{\delta P^B}{\delta E} \right|_{E \rightarrow 0} \quad (2)$$

Conforme se incrementa la irradiancia, la respuesta deja de ser lineal y se alcanza un nivel de saturación, el cual corresponde a la producción máxima normalizada o número de asimilación  $P_m^B$ .

$$P_m^B = \lim_{E \rightarrow \infty} P^B(E) \quad (3)$$

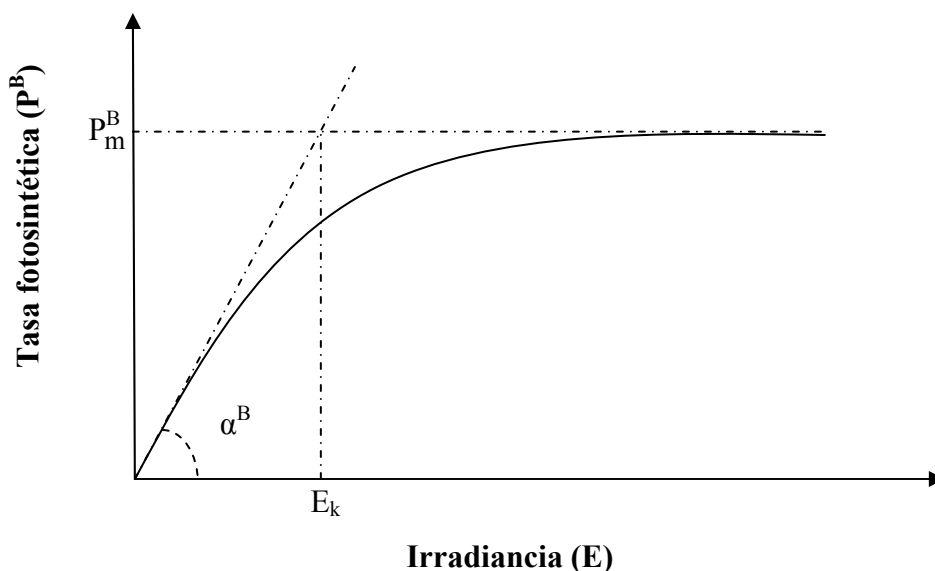


Figura 31.- Curva fotosíntesis-irradiancia (P-E) que ejemplifica la relación entre la tasa fotosintética ( $P^B$ ) en función de la intensidad radiante ( $E$ ). Los parámetros más importantes de esta relación son la tasa fotosintética máxima ( $P_m^B$ ), la pendiente inicial de la curva ( $\alpha^B$ ) y la irradiancia de saturación ( $E_k$ ).

Se han postulado varias hipótesis para explicar la variación interespecífica de las relaciones entre irradiancia y crecimiento. Algunas de estas hipótesis son: 1) las especies poseen diferentes mecanismos para la absorción de luz; 2) las variaciones en el aparato fotosintético tienen como resultado diferentes requerimientos cuánticos para la fotosíntesis; 3) entre las especies existen diferencias en las razones fotosíntesis:respiración; 4) la variación en las proporciones del carbono fijado fotosintéticamente y el excretado o secretado; 5) la composición química de las diferentes especies tiene influencia sobre los coeficientes fotosintéticos.

La contribución de este capítulo consiste en investigar las respuestas fisiológicas de las principales especies de dinoflagelados que producen florecimientos en la BTS, mismas que se manifiestan en términos de tasas de crecimiento específicas cuando son expuestas a diferentes condiciones de luz y temperatura. Así mismo, por primera vez se investiga sobre

la variación diurna de los parámetros fotosintéticos de los dinoflagelados durante el desarrollo de un florecimiento dentro de la BTS, como respuesta a los cambios en la disponibilidad de luz, temperatura, concentraciones de nutrientes, y sobre la migración vertical en un ciclo diurno.

#### IV. 2. Objetivos

- 1.- Caracterizar algunas respuestas fisiológicas de *Prorocentrum micans*, *Prorocentrum gracile*, *Lingulodinium polyedrum* y *Scrippsiella trochoidea* determinando sus tasas de crecimiento con cultivos expuestos a diferentes condiciones de irradiancia y temperatura.
- 2.- Conocer los cambios en los parámetros fotosintéticos ( $P_m^B$  y  $\alpha^B$ ) de los dinoflagelados durante el desarrollo de un florecimiento dentro de la BTS.
- 3.- Estudiar los cambios en la distribución vertical de los dinoflagelados en la BTS en relación a las condiciones ambientales y los procesos de microescala registrados durante un ciclo diurno en un florecimiento.

#### IV.3. Métodos

##### IV.3.1. Cultivos de dinoflagelados en el laboratorio

Las especies de dinoflagelados utilizadas en este trabajo se adquirieron de la Colección de Dinoflagelados Marinos (CODIMAR) del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR) en La Paz, Baja California Sur, con registro de la SEMARNAT No. BCS-ALG161-014. Las características de cada cepa se presentan en la tabla X.

Se realizaron cultivos estacionarios no axénicos que iniciaron en tubo de ensayo y se escalaron hasta matraces Erlenmeyer de 250 ml, empleando medio “f/2-Si” (Guillard y Ryther, 1962) (tabla XI).

Tabla X. Características de las cepas de dinoflagelados utilizadas en los experimentos y que fueron adquiridas en el CIBNOR de La Paz, B.C.S.

Especie	Clave	Aislamiento	Origen
<i>Lingulodinium polyedrum</i>	LPCQ-1	Célula vegetativa	Bahía Concepción, B.C.S.
<i>Prorocentrum gracile</i>	PGPV-1	Célula vegetativa	Bahía de La Paz, B.C.S.
<i>Prorocentrum micans</i>	PMPV-1	Célula vegetativa	Bahía de La Paz, B.C.S.
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	STCQ-1	Célula vegetativa	Bahía Concepción, B.C.S.

Tabla XI. Preparación del medio “f/2” (Guillard y Ryther, 1962) utilizado en los cultivos. Se indican las cantidades requeridas para 1 L de agua de mar. \*La preparación final requiere de un ml de cada solución por cada litro de agua de mar en el que se prepara el medio.

Compuesto	Cantidad	Solución stock	Concentración molar	
Solución de NaNO <sub>3</sub> *	1 ml	75 g l <sup>-1</sup> H <sub>2</sub> O	8.83 x 10 <sup>-4</sup> M	
Solución de NaH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub> ·H <sub>2</sub> O*	1 ml	5 g l <sup>-1</sup> H <sub>2</sub> O	3.63 x 10 <sup>-5</sup> M	
Solución de vitaminas*	vitamina B12 (cianocobalamina)	1 ml	1 g l <sup>-1</sup> H <sub>2</sub> O	1 x 10 <sup>-10</sup> M
	Biotina	10 ml	0.1 g l <sup>-1</sup> H <sub>2</sub> O	2 x 10 <sup>-9</sup> M
	Tiamina	200 mg	-	3 x 10 <sup>-7</sup> M
Solución de metales traza*	Fe Cl <sub>3</sub> ·6H <sub>2</sub> O	3.15 g	-	1 x 10 <sup>-5</sup> M
	Na <sub>2</sub> EDTA·2H <sub>2</sub> O	4.36 g	-	1 x 10 <sup>-5</sup> M
	CuSO <sub>4</sub> ·5H <sub>2</sub> O	1 ml	9.8 g l <sup>-1</sup> H <sub>2</sub> O	4 x 10 <sup>-8</sup> M
	Na <sub>2</sub> MoO <sub>4</sub> ·2H <sub>2</sub> O	1 ml	6.3 g l <sup>-1</sup> H <sub>2</sub> O	3 x 10 <sup>-8</sup> M
	ZnSO <sub>4</sub> ·7H <sub>2</sub> O	1 ml	22.0 g l <sup>-1</sup> H <sub>2</sub> O	8 x 10 <sup>-8</sup> M
	CoCl <sub>2</sub> ·6H <sub>2</sub> O	1 ml	10.0 g l <sup>-1</sup> H <sub>2</sub> O	5 x 10 <sup>-8</sup> M
MnCl <sub>2</sub> ·4H <sub>2</sub> O	1 ml	180.0 g l <sup>-1</sup> H <sub>2</sub> O	9 x 10 <sup>-8</sup> M	

El agua de mar utilizada para la preparación del medio de cultivo se filtró a través de filtros GF/F de 0.7 µm, posteriormente con filtros de membrana de 0.1 µm. La filtración fue seguida de un tratamiento con un módulo de lámparas de luz ultravioleta y finalmente se esterilizó en autoclave (20 minutos, 121 °C y 1.05 Kg m<sup>-2</sup>).

Para obtener células en buenas condiciones las cepas fueron aclimatadas por tres meses con mantenimientos cada treinta días para hacer una nueva resiembra cuando los cultivos se encontraban en la fase exponencial. Las condiciones de aclimatación fueron; temperatura de 20 °C±1 °C, irradiancia PAR de 100 µmol cuanta m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> proporcionada con lámparas fluorescentes de luz blanca de 40 watts y medida con un irradiómetro (Biospherical Instruments QSL-100). El fotoperiodo luz:oscuridad fue de 16:8.

Para los cultivos experimentales se realizaron tres repeticiones de cada una de las cepas puras de *P. micans*, *P. gracile*, *L. polyedrum* y *S. trochoidea*. Las inoculaciones se realizaron en un cuarto cerrado sin circulación de aire. El área de trabajo fue previamente limpiada con metanol al 70% para evitar la contaminación. Con pipetas Pasteur, lavadas y esterilizadas se transfirieron 5 ml de las cepas en la fase exponencial de crecimiento. Las

transferencias se realizaron en atmósfera estéril con mecheros Fisher. Se utilizaron incubadores VWR-2015 con control de temperatura y fotoperiodo, los cuales se ajustaron a las siguientes condiciones de cultivo; Irradiancia ( $E_{PAR}$ ) de 100 y 300  $\mu\text{moles cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , fotoperíodo de 16:8 (L:O) con lámparas de luz blanca de 40 watts, las temperaturas fueron de  $15\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,  $20\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$  y  $25\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

Cada 24 horas, a la misma hora (10 AM), durante 30 días se extrajo 1 ml de cada cultivo en atmósfera estéril y se fijó con solución saturada de Lugol-acetato para inmovilizar las células y realizar los conteos en cámaras de Sedgwick-Rafter utilizando un microscopio invertido Olympus CK-2 con contraste de fase.

Las tasas específicas de crecimiento ( $\mu$ ) para cada especie, definidas como el incremento en la abundancia de células por unidad de tiempo se estimaron con la ecuación logística de crecimiento aplicando el logaritmo de base 2 del número de células (ecuación 4), considerando que es la más adecuada para describir el crecimiento de los dinoflagelados que durante los florecimientos y en cultivo presentan reproducción binaria.

$$\mu = [\log_2 B_{ti} - \log_2 B_{to}] / [\Delta t] \quad (4)$$

Donde;  $\mu$  es la tasa de crecimiento específica para cada grupo de células,  $B_{ti}$  y  $B_{to}$  son las abundancias celulares expresadas como el número de células obtenidas en los conteos en los tiempos “o” e “i”, y  $\Delta t$  es el intervalo de tiempo en días transcurridos entre cada conteo. Para las curvas de crecimiento de cada especie se contaron las repeticiones y se utilizó el valor promedio. El tiempo de generación (G) se calculó con la ecuación 5:

$$G = (\log_2 2B/B) / \mu_{\max} = 1 / \mu_{\max} \quad (5)$$

Donde;  $\mu_{\max}$  es la tasa máxima de crecimiento obtenida a partir del máximo valor de  $\mu$  durante la fase de crecimiento exponencial de los cultivos de cada especie.

Todos los experimentos para los parámetros de crecimiento se realizaron por triplicado ( $n=3$ ). Los valores de cada tratamiento se analizaron con la prueba de no paramétrica de Kruskal-Wallis para comparación de rangos de las tasas de crecimiento de las especies en forma independiente. Este análisis fue seguido de la prueba Newman-Keuls para identificar

las diferencias entre las tasas de crecimiento de los dinoflagelados en cultivo y la irradiancia y temperatura para cada especie. Los valores de  $p < 0.05$  se consideraron como significativos. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software STATISTICA v.7.0.

#### *IV.3.2. Crucero oceanográfico (FANs-BTS-05).*

Durante los días 29 y 30 de junio del 2005 se realizó un crucero en la BTS a bordo del B/O “Francisco de Ulloa” (CICESE) para recolectar muestras en las estaciones Papagayo (PPGY) y San Miguel (SM) donde se encontraba una fuerte señal del florecimiento de dinoflagelados. Se realizaron 21 lances de la roseta oceanográfica (General Oceanics) equipada con un CTD (Seabirds Electronics modelo SBE911) para obtener cada hora los perfiles de temperatura, salinidad y presión, además se le acoplaron sensores para oxígeno disuelto y fluorescencia de la clorofila “a” ( $fChla$ ).

Se utilizó el perfilador de radiancia y reflectancia (Biospherical Instruments, modelo PRR-600) con sensores sumergible y de superficie, para obtener perfiles continuos de la irradiancia espectral descendente en seis canales (412, 443, 490, 510, 555 y 665 nm) y siete canales para la radiancia ascendente (412, 443, 490, 510, 555, 665 y 683 nm) y un sensor de la irradiancia escalar para la radiación fotosintéticamente activa (PAR). La roseta con los sensores y el PRR 600 fueron sumergidos hasta los 17 m de profundidad en cada lance. La combinación de la velocidad de muestreo (4 datos  $s^{-1}$ ) y la velocidad de descenso del perfilador ( $\sim 0.5$  m  $s^{-1}$ ) resultó en una densidad de muestreo de aproximadamente ocho mediciones de cada parámetro por metro de profundidad. El coeficiente promedio de atenuación vertical de luz difusa ( $K_d$ ) se calculó por medio de la lectura del disco de Secchi ( $Z_{sd}$ ), considerando la relación  $K_d = 1.44 / Z_{sd}$  para aguas costeras (Kirk, 1994).

Con botellas Niskin de 5 L. de capacidad acopladas a la roseta se recolectaron muestras de la columna de agua a las profundidades de 0.5 m, 3.0 m, 10 m y en el máximo de clorofila (indicado por la señal del sensor de fluorescencia). De cada lance y profundidad se preservaron muestras para analizar las concentraciones de nutrientes inorgánicos disueltos siguiendo el método descrito en el capítulo II de esta tesis, para identificar y cuantificar las



células del fitoplancton por el método de Utermöhl (1958) igualmente descrito en el capítulo II de esta tesis.

#### IV.3.2.1. Parámetros fotosintéticos de las células de dinoflagelados.

Para calcular la tasa fotosintética máxima [ $P_m^B$ ;  $\text{mgC (mg Chla)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ], y el coeficiente de máxima utilización de la luz [ $\alpha^B$ ;  $\text{mgC (mg Chla)}^{-1} \text{ h}^{-1} / (\mu\text{moles cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1})$ ] por parte de las células de dinoflagelados, durante el crucero se recolectaron muestras de agua superficial y en la profundidad del máximo de clorofila (Tabla XII) para construir curvas fotosíntesis-irradiancia (P-E) de cada profundidad y localidad.

Tabla XII.- Estaciones de obtención de muestras de agua de mar para realizar los experimentos de asimilación de  $^{14}\text{C}$ . Para cada localidad se indican fecha y hora de recolección, profundidad ( $z$ ; m), coeficiente de atenuación vertical de la luz ( $K_d$ ;  $\text{m}^{-1}$ ), concentración de clorofila ( $\text{Chla}$ ;  $\text{mg m}^{-3}$ ), temperatura ( $T$ ;  $^{\circ}\text{C}$ ), e irradiancia fotosintéticamente activa a la profundidad de donde se extrajo la muestra ( $E_{z\text{PAR}}$ ;  $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

Localidad	Fecha/Hora	$z$	$K_d$	$\text{Chla}$	$T$	$E_{z\text{PAR}}$
PGY02	29/06/05/13:33	0.5	1.18	31.4	20.5	92
PGY 02	29/06/05/13:33	15	1.18	10.2	12.0	0
PGY 06	29/06/05/17:46	0.5	0.67	17.9	19.0	15
PGY 06	29/06/05/17:46	6.0	0.67	54.2	18.5	4
PGY 13	30/06/05/05:00	0.5	0.39	8.5	19.0	2
PGY 13	30/06/05/05:00	8.0	0.39	40.7	17.0	0
SM01	30/06/05/08:30	0.5	1.18	10.1	16.5	42
SM01	30/06/05/08:30	4.0	1.18	47.9	16.0	3
SM04	30/06/05/12:22	0.5	0.67	33.6	17.0	100
SM04	30/06/05/12:22	4.5	0.67	58.8	16.0	12

Una vez extraídas, las muestras se resguardaron en el laboratorio del B/O “Francisco de Ulloa”, colocándolas en botellas de plástico oscuro (Nalgene) para evitar la fotosaturación del fitoplancton mientras se prepararon los experimentos de incubación.

Cada muestra fue tamizada a través de tela de nylon con luz de malla de 150  $\mu\text{m}$  para remover el macrozooplancton y se depositaron alícuotas de 65 ml en 32 botellas de acrílico transparente. A cada muestra se le agregaron 100  $\mu\text{l}$  de  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$  equivalente a 5  $\mu\text{Ci}$  de  $^{14}\text{C}$ . En un incubador tipo Morel (Babin *et al.*, 1994) se colocaron 29 botellas asegurando la circulación continúa de agua de mar para mantener la temperatura ambiente. Las muestras

con  $^{14}\text{C}$  fueron expuestas durante 90 minutos a un gradiente de luz blanca policromática proveniente de una lámpara de tungsteno-halógeno de 500 Watts. Las intensidades del gradiente de luz en el incubador se calibraron con un irradiómetro (Data logger, modelo LI-1000), utilizando agua de mar filtrada en todas las botellas del incubador.

Después de la incubación las muestras se pasaron a través de filtros de membrana GN-6 de  $0.45\ \mu\text{m}$  de poro y 25 mm de diámetro. Cada filtro se colocó en un vial de centelleo al que se le añadieron 500  $\mu\text{l}$  de HCl al 10% y se dejaron abiertos por 2 horas para eliminar el  $^{14}\text{C}$  no asimilado por las células de dinoflagelados. Al término de ese tiempo se agregaron 10 ml de líquido de centelleo y se cerraron para su posterior análisis en el laboratorio.

Para descartar errores debidos a la fijación de  $^{14}\text{C}$  por parte de los dinoflagelados durante el tiempo comprendido entre la inoculación y la incubación, se determinó el “tiempo cero” utilizando tres muestra inoculadas con  $^{14}\text{C}$ , las cuales fueron filtradas al iniciar la incubación y tratadas igual que el resto de las botellas del experimento.

Para conocer la actividad inicial del carbono marcado ( $^{14}\text{C}$ ) antes de ser asimilado por las células de dinoflagelados se prepararon tres estándares colocando 200  $\mu\text{l}$  de  $\beta$ -feniletilamina en viales de centelleo, a los que se adicionaron alícuotas de 500  $\mu\text{l}$  de una de las botellas de tiempo cero, y se agregaron 10 ml de líquido de centelleo. Posteriormente los viales fueron cerrados y etiquetados.

Los conteos de radiación  $\beta$  de las muestras y de la actividad del  $^{14}\text{C}$  agregada a cada muestra se efectuaron con un contador de centelleo líquido (Beckman modelo LS6500), el cual determina los decaimientos por minuto (dpm) del  $^{14}\text{C}$ . A partir de los valores de dpm corregidos para cada muestra, se calculó la incorporación de  $^{14}\text{C}$  en cada una de las botellas de los experimentos utilizando la ecuación 6:

$$P\ (\text{mgC m}^{-3}\ \text{h}^{-1}) = [(\text{DPM}_c) (C_t) (1.05)] \times [(t) (C_a)]^{-1} \quad (6)$$

Donde:  $\text{DPM}_c$  son los decaimientos por minuto para cada muestra después de la incubación, corregidos al restarles el valor promedio de los dpm de los tiempos cero.  $C_t$  es la concentración promedio del carbono inorgánico en el agua de mar y equivale a  $24,000\ \text{mgC m}^{-3}$ . El valor de 1.05 es una constante para corregir la diferencia de asimilación entre

$^{12}\text{C}$  y  $^{14}\text{C}$  por parte del fitoplancton.  $t$  es el tiempo de incubación en horas y  $C_a$  es la actividad específica del carbono radiactivo agregado a cada muestra.  $C_a$  se obtiene como el promedio de los dpm en los estándares considerando el volumen de las botellas en el experimento y la cantidad de  $\mu\text{l}$  que se agregaron de la solución stock de  $^{14}\text{C}$ .

Una vez obtenidas las tasas de incorporación de carbono en cada uno de los experimentos de fotosíntesis-irradiancia (P-E) la producción primaria (P;  $\text{mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ) se normalizó en base a la clorofila  $a$  [ $P^B$ ;  $\text{mgC (mg Chla)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ], obtenida por el método fluorométrico para la profundidad de donde se extrajo la muestra utilizada en el experimento. Se utilizó el método no-lineal de Gauss-Newton de mínimos cuadrados modificado (Statistica v7.0, StatSoft Inc.) para obtener los parámetros fotosintéticos ( $P_m^B$  y  $\alpha^B$ ) a partir del mejor ajuste de los datos normalizados por biomasa al modelo de tangente hiperbólica propuesto por Jassby y Platt (1976), ecuación 7:

$$P^B = P_m^B \tanh[\alpha^B E_{o(\text{PAR})} / P_m^B] \quad (7)$$

Donde;  $\alpha^B$  es el coeficiente de máxima utilización de luz [ $(\text{mgC}) (\text{mg Chla h})^{-1} / (\mu\text{moles cuanta m}^{-2}\text{s}^{-1})$ ] determinado por la pendiente inicial entre  $P^B$  y la irradiancia de la lámpara ( $E_{o(\text{PAR})}$ ) de tungsteno-halógeno del incubador.  $P_m^B$  [ $(\text{mgC}) (\text{mgChla h})^{-1}$ ] es la tasa de fotosíntesis máxima a saturación de luz. A partir de estos parámetros se obtuvo el parámetro de fotoaclimatación ( $E_k$ ;  $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) para cada experimento y profundidad:  $E_k = P_m^B / \alpha^B$ .

#### IV. 4. Resultados y Discusiones

##### IV.4.1. Cultivos de dinoflagelados en el laboratorio.

Con los recuentos de las abundancias celulares en los cultivos, diariamente se obtuvo el promedio de las tres repeticiones para cada experimento. A este promedio se le aplicó la transformación logarítmica de base 2 ( $y = \log_2 x$ ) y se construyeron las curvas de crecimiento (figura 32). Los datos fueron ajustados con el modelo empírico de Gumpertz (ecuación 8) para lo cual se utilizó el programa Prisma.

$$Y = N_0 + C e^{\{-e [(2.718 * \mu_{\max} / c) (\text{Lag} - X) + 1]\}} \quad (8)$$

Donde;  $N_0$  es el log del número inicial de células,  $C$  es la diferencia entre el número inicial y final de células,  $\text{Lag}$  es el retraso antes del crecimiento,  $\mu_{\max}$  es la tasa máxima de crecimiento específico,  $X$  es el tiempo en días,  $Y$  es el log del número de células.

Las tasas máximas de crecimiento específico ( $\mu_{\max}$ ) y las divisiones por día para cada condición de cultivo se presentan en la tabla XIII.

Tabla XIII. Valores promedio de las tasas de crecimiento ( $\mu_{\max} \text{ d}^{-1}$ ). En paréntesis se indica el número de días en el cual se alcanzó el valor de  $\mu_{\max}$  y el tiempo de generación.

Especie	100 $\mu\text{mol q m}^{-2} \text{ s}^{-1}$			300 $\mu\text{mol q m}^{-2} \text{ s}^{-1}$		
	(15 °C)	(20°C)	(25°C)	(15 °C)	(20°C)	(25°C)
<i>P. micans</i>	.17 <sub>(15),(5.88)</sub>	.32 <sub>(11),(3.15)</sub>	.30 <sub>(9),(3.33)</sub>	.19 <sub>(12),(5.26)</sub>	.64 <sub>(10),(1.56)</sub>	.27 <sub>(8),(3.70)</sub>
<i>P. gracile</i>	.13 <sub>(8),(7.69)</sub>	.20 <sub>(9),(5.0)</sub>	.25 <sub>(10),(4.0)</sub>	.19 <sub>(8),(5.26)</sub>	.56 <sub>(14),(1.78)</sub>	.42 <sub>(16),(2.38)</sub>
<i>S. trochoidea</i>	.24 <sub>(20),(4.17)</sub>	.66 <sub>(10),(1.51)</sub>	.69 <sub>(11),(1.44)</sub>	.24 <sub>(20),(4.16)</sub>	.33 <sub>(16),(3.03)</sub>	.35 <sub>(11),(2.85)</sub>
<i>L. polyedrum</i>	.30 <sub>(11),(3.33)</sub>	.74 <sub>(15),(1.35)</sub>	.34 <sub>(15),(2.94)</sub>	.19 <sub>(13),(5.26)</sub>	.52 <sub>(12),(1.92)</sub>	.38 <sub>(7),(2.63)</sub>

Los tiempos de acondicionamiento de las diferentes especies de dinoflagelados fluctuaron entre 3 y 7 días para bajas irradiancias y entre 3 y 6 días en altas irradiancias. Las fases exponenciales fueron muy variables en su duración con un intervalo de 7 a 11 días, mientras que las  $\mu_{\max}$  se alcanzaron entre los 8 y los 20 días (Fig. 32, tabla XIII).

Para ambas irradiancias y las tres temperaturas las  $\mu_{\max}$  se alcanzaron entre los 8 y 20 días, indicando que su respuesta de crecimiento es lenta comparada con otros grupos fitoplanctónicos que alcanzan valores de  $\mu_{\max}$  entre 1.52 y 3.6  $\text{d}^{-1}$  para diatomeas, 1.91  $\text{d}^{-1}$  para clorofitas y 1.76  $\text{d}^{-1}$  para cianobacterias, en tiempos menores (Langdon, 1987; Geider *et al.*, 1997).

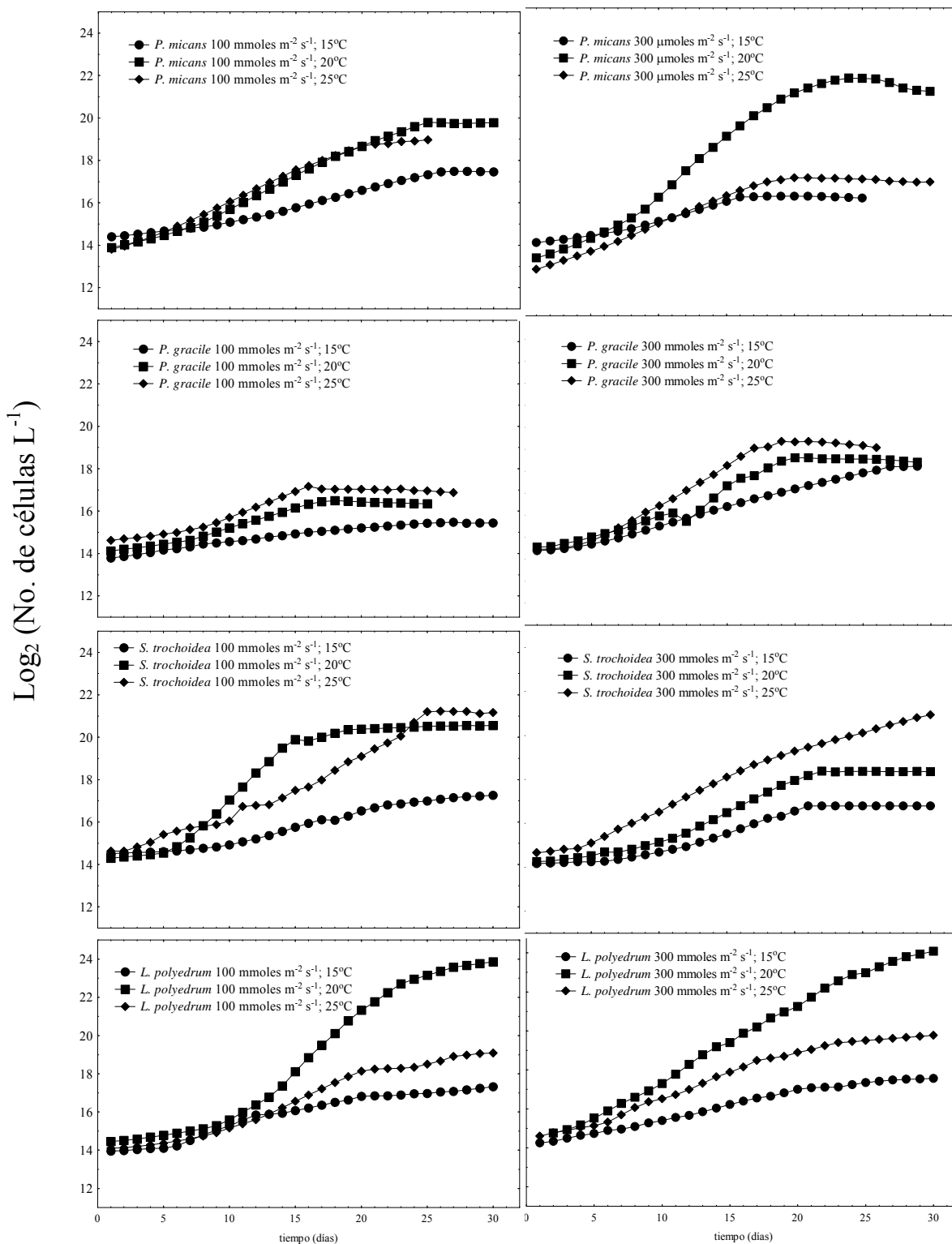


Figura 32. Curvas de crecimiento ( $\log_2$  No. células vs. tiempo) para las cuatro especies de dinoflagelados (*P. micans*, *P. gracile*, *S. trochoidea* y *L. polyedrum*) en cultivo. Cada punto representa el valor medio de las repeticiones en cada experimento ( $n=3$ ).

A bajas irradiancias ( $100 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )  $\mu_{\text{max}}$  para *P. gracile* y *S. trochoidea* se incrementó el 92% y 187% respectivamente con la temperatura hasta los 25°C. En el caso de *P. micans* y *L. polyedrum* esta tendencia de incrementar la  $\mu_{\text{max}}$  con la temperatura sólo se registró entre el cambio de 15 °C a 20°C, cuando la  $\mu_{\text{max}}$  aumento el 88% y el 146% respectivamente, mientras que a los 25°C, la  $\mu_{\text{max}}$  disminuyó con respecto a sus valores en 20°C, pero fue mayor que a 15 °C.

Para altas irradiancias ( $300 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) *S. trochoidea* incrementó su  $\mu_{\text{max}}$  con la temperatura alcanzando hasta un 84% mas a 25°C con respecto a 15 °C, de forma similar a lo registrado en baja irradiancia, en tanto que *P. micans* y *P. gracile* alcanzaron los valores más altos de  $\mu_{\text{max}}$  con  $.64 \text{ d}^{-1}$  y  $.56 \text{ d}^{-1}$  respectivamente a una temperatura de 20°C.

Para *L. polyedrum* se observó que los valores de  $\mu_{\text{max}}$  fluctuaron entre 0.30 y 0.74 en baja irradiancia y entre .19 y .52 en alta irradiancia. Así, los valores de  $\mu_{\text{max}}$  en alta irradiancia fueron del 63%, 75% y 70% mas bajos que sus correspondientes valores en baja irradiancia a las temperaturas de 15°C, 20°C y 25°C respectivamente. En las dos intensidades de luz de las condiciones experimentales se obtuvieron los valores mayores de  $\mu_{\text{max}}$  para esta especie a una temperatura de 20°C, sugiriendo que a esta temperatura posee una mejor respuesta de aclimatación fisiológica para el crecimiento.

Para baja irradiancia la  $\mu_{\text{max}}$  fue de 0.74 y se alcanzó a los 15 días del cultivo, mientras que para alta irradiancia la  $\mu_{\text{max}}$  fue de 0.52 y se alcanzó en 12 días indicando que aun en alta irradiancia *L. polyedrum* puede mantener tasas fotosintéticas altas. Lo anterior es consistente con los trabajos de Prezelin y Sweeney (1977) quienes encontraron que los cambios de irradiancia durante un ciclo diurno no alteran la tasa del aparato fotosintético, ya que el nivel de apresión de los tilacoides parece no afectar la capacidad de absorción de luz de *L. polyedrum*.

Se observa que *Lingulodinium polyedrum* a diferencia de las otras especies es capaz de sostener un crecimiento óptimo en condiciones de baja irradiancia ( $100 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) a una temperatura de 20°C, donde alcanzó la mayor tasa de crecimiento ( $\mu_{\text{max}}=0.74$ ). Esta tasa de crecimiento es menor a la reportada por Woodland y Sweeney (1958) quienes determinaron una  $\mu_{\text{max}}=1.0 \text{ d}^{-1}$  en condiciones continuas de irradiancia, pero similar a la reportada por Prezelin y Nelson (1990) en condiciones naturales durante un florecimiento

en La Jolla, California. También, se ubica en un valor intermedio con respecto al intervalo de 0.16-1.46 reportado por Tang (1996) para los dinoflagelados en cultivo. Lo mismo ocurre con respecto al intervalo de 0.2-1.4 reportado por Goldman *et al.* (1982) para las tasas de crecimiento del fitoplancton marino en condiciones naturales.

Las condiciones óptimas para  $\mu_{\max}$  fueron para cada especie: *L. polyedrum* (100  $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; 20°C), *P. micans* (300  $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; 20°C), *P. gracile* (300  $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; 20°C) y *S. trochoidea* (100  $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; 25°C). Estas combinaciones de luz y temperatura sugieren que en condiciones de no limitación por nutrientes cada género de dinoflagelados requiere de una combinación determinada de estas variables para lograr un desarrollo óptimo. Una vez logradas dichas condiciones, las diferentes especies podrían coexistir, pero de mantenerse las condiciones ambientales favorables para un género eventualmente desplazarían a las otras especies.

Para buscar el efecto de la interacción entre la irradiancia y la temperatura sobre las tasas de crecimiento de cada especie, se realizó un análisis estadístico no paramétrico de Kruskal-Wallis para probar la siguiente hipótesis:

*Ho: La interacción de la temperatura y la irradiancia no produce diferencias entre los rangos de las tasas de crecimiento de las especies de dinoflagelados en cultivo.*

*Ha: Al menos uno de los rangos de las tasas de crecimiento entre las especies de dinoflagelados en los cultivos es diferente por el efecto de la temperatura y la irradiancia.*

Los resultados de la prueba se muestran en la tabla XIV, de donde se rechaza la hipótesis nula que establece la heterogeneidad entre los rangos de las tasas de crecimiento de los dinoflagelados en cultivo cuando son sometidas a diferentes condiciones de temperatura e intensidad de luz.

Tabla XIV. Resultados de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis para homogeneidad de los rangos de las tasas de crecimiento de los dinoflagelados en los cultivos (n=678).

Variable	$\chi^2$	p
Irradiancia (100 y 300 $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	11.9473	< 0.05
Temperatura (15°C, 20°C y 25°C)	51.4327	< 0.05
Especies ( <i>P. micans</i> , <i>P. gracile</i> , <i>S. Trochoidea</i> y <i>L. polyedrum</i> )	18.5430	< 0.05

La prueba de Kruskal-Wallis fue seguida por la prueba *a posteriori* de Newman-Keuls ( $\alpha=95\%$ ) para buscar las variables que determinan las diferencias entre los rangos de las tasas de crecimiento de los dinoflagelados en los cultivos, con las siguiente hipótesis de trabajo:

*H<sub>0</sub>*: No hay diferencias entre los rangos de las tasas de crecimiento de las especies de dinoflagelados en los cultivos.

*H<sub>a</sub>*: Los rangos de las tasas de crecimiento de las especies de dinoflagelados son diferentes.

Los resultados de esta prueba (tabla XV) indicaron que cada especie tiene respuestas diferentes en términos de su tasa de crecimiento cuando son sometidas a las distintas combinaciones de irradiancia y temperatura. Sin embargo, para una misma especie y temperatura, los cambios de irradiancia no presentaron diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

Tabla XV. Resultados de la prueba Newman-Keuls ( $n=678$ ,  $\alpha=0.95\%$ ) para homogeneidad de rangos de las  $\mu_{\max}$  de los dinoflagelados en los cultivos. Los asteriscos entre paréntesis indican diferencias significativas ( $p<0.05$ ) con respecto a las otras especies (\*), así como similitudes entre las  $\mu_{\max}$  (\*\*), para cada condición de temperatura e irradiancia. Se indican las abundancias celulares inicial y final de cada experimento.

	T (°C)	100 $\mu\text{moles cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 300 $\mu\text{moles cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$			
		Abundancias celulares ( $10^6$ células $\text{l}^{-1}$ )			
		Inicial	Final	Inicial	Final
<i>Prorocentrum micans</i>	15	0.021(**)	0.183(**)	0.021	0.089
<i>Prorocentrum gracile</i>	15	0.014(**)	0.045(**)	0.023	0.325
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	15	0.023	0.157	0.018	0.114
<i>Lingulodinium polyedrum</i>	15	0.016	0.163	0.019	0.193
<i>Prorocentrum micans</i>	20	0.015(**)	0.910(**)	0.011(*)	3.098(*)
<i>Prorocentrum gracile</i>	20	0.018(**)	0.092(**)	0.0240	0.401
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	20	0.020	1.575	0.023	0.406
<i>Lingulodinium polyedrum</i>	20	0.022(*)	15.244(*)	0.260(*)	17.813(*)
<i>Prorocentrum micans</i>	25	0.014	0.512	0.009	0.159
<i>Prorocentrum gracile</i>	25	0.025	0.147	0.022	0.671
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	25	0.025(*)	2.450(*)	0.023	1.745
<i>Lingulodinium polyedrum</i>	25	0.018(*)	0.559(*)	0.25(*)	0.894(*)



Las diferencias significativas de  $\mu_{\max}$  entre las especies se presentaron en baja irradiancia ( $100 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) para *L. polyedrum* a  $20^{\circ}\text{C}$ , y *S. trochoidea* a  $20^{\circ}\text{C}$  y  $25^{\circ}\text{C}$ , ( $p < 0.001$ ) mientras que en alta irradiancia ( $300 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) las diferencias significativas de las  $\mu_{\max}$  se presentaron para *P. micans* y *L. polyedrum* a  $20^{\circ}\text{C}$  (figura 32). Para *P. micans* y *P. gracile* las  $\mu_{\max}$  no fueron significativamente diferentes a cualquier temperatura e irradiancia, excepto a  $20^{\circ}\text{C}$  con alta irradiancia, lo cual sugiere que hay similitudes fisiológicas inherentes al género *Prorocentrum* ( $p < 0.001$ ) y/o el origen de las cepas cultivadas.

Las máximas abundancias de células de dinoflagelados se obtuvieron a  $20^{\circ}\text{C}$  para *L. polyedrum* con  $15.24 \times 10^6 \text{ cel l}^{-1}$  y  $17.83 \times 10^6 \text{ cel l}^{-1}$  en baja y alta irradiancia; *P. micans* y *P. gracile* alcanzaron abundancias máximas de  $3.10 \times 10^6 \text{ cel l}^{-1}$  y  $0.675 \times 10^6 \text{ cel l}^{-1}$  en alta irradiancia con  $20^{\circ}\text{C}$  y  $25^{\circ}\text{C}$  respectivamente. Finalmente la mayor abundancia para *S. trochoidea* fue  $1.58 \times 10^6 \text{ cel l}^{-1}$  en baja irradiancia y  $20^{\circ}\text{C}$ . Las tasas de crecimiento fueron similares a las reportadas para diferentes cepas de estas especies en otras regiones del océano mundial (tabla XVI).

Al comparar los resultados obtenidos para las  $\mu_{\max}$  de los dinoflagelados en los cultivos experimentales de este trabajo con la información reportada para diversas especies de dinoflagelados (Nordli, 1957; Kain y Fogg, 1960; Smayda, 1976; Brand y Guillard, 1981; Banse, 1976; Falkowsky *et al.*, 1985; Prezelin *et al.*, 1986; Langdon, 1987; Dixon y Syrett, 1988; Tang, 1995; Tang y Peters, 1996; Geider *et al.*, 1997; Garcés, 1998; Burkhardt *et al.*, 1999; Özkan *et al.*, 2008; Baek *et al.*, 2008), encontramos que en general las tasas de crecimiento de los dinoflagelados se ubican en el intervalo entre  $0.1 \text{ d}^{-1}$  hasta  $2.24 \text{ d}^{-1}$ .

Esta diversidad de valores de  $\mu_{\max}$  está asociada a las condiciones de cultivo, aunque las más frecuentemente utilizadas son en medio f/2-Si, fotoperiodo de 12:12, irradiancia desde  $30 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  hasta  $330 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , temperatura de  $20^{\circ}\text{C}$  a  $24^{\circ}\text{C}$  y salinidad entre 30 y 35. En condiciones estándar es común que la tasa de crecimiento sea constante para una especie determinada y su valor depende de una serie de factores metabólicos y fisiológicos (Fogg y Thake, 1987), los cuales están asociados principalmente a factores ambientales como temperatura, irradiancia y concentración de nutrientes.

Tabla XVI. Tasas de crecimiento ( $\mu_{\max}$ ) promedio obtenidas en los cultivos de este trabajo, comparadas con las  $\mu_{\max}$  reportadas por diversos autores para las mismas especies en otras regiones geográficas. Se indican las condiciones experimentales o de campo en los cuales se obtuvo el valor de  $\mu_{\max}$ .

Especie	$\mu_{\max}$ (d <sup>-1</sup> ) en este estudio	$\mu_{\max}$ (d <sup>-1</sup> ) otras fuentes	Referencia
<i>P. micans</i>	0.64 (20°C; 300 $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	0.13 (Irradiancia de saturación continua; 20°C)	Kain y Fogg (1960)
		0.21 (18°C; 70-600 $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Geider <i>et al.</i> (1997)
		0.075 (18°C; 70 $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) 0.178 (18°C; 70 $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Falkowsky <i>et al.</i> (1985)
<i>P. gracile</i>	0.56 (20°C; 300 $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	1.54(Si:N = 0.34, 21°C) 2.24 (N:P = 17.620)	Özkan <i>et al.</i> (2008)
<i>S. trochoidea</i>	0.69 (25°C; 100 $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	0.3 (L:O=14:10;80 $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Dixon y Syret (1988)
		0.66 (24 hrs. luz)	Burkhardt <i>et al.</i> (1999)
		0.9 (L:O = 18:8, )	
<i>L. polyedrum</i>	0.74 (20°C; 100 $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	1.0 (24°C; luz continua; f/2-Si)	Brand y Guillard (1981)
		0.23 (L:O = 14:10)	Sweeney y Hasting (1958)
		0.56 (20°C; medio enriquecido)	
<i>C. furca</i>	-----0-----	0.18 (21°C; L:O=12:12; f/2)	Prezelin <i>et al.</i> (1986)
		0.52 (20°C, 71.5 $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Baek <i>et al.</i> (2008)
		0.2-0.37 (13°C, L:O=9:15)	Garcés (1998)
Comunidad del fitoplancton		0.2-0.4	Smayda (1976)
<i>Dinoflagelados</i>		.16 -1.46 (promedio=.65)	Tang (1995)
		.16-1.28(promedio=.57)	Tang (1996)
<i>G. aureolum</i>		0.1 (6:18;90 $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Nielsen (1992)
		0.38 (12:12; 170 $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	
		0.21-0.15(12:12;15 $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Dixon y Syrett (1988)
<i>C. fusus</i>		0.56 (26°C)	Baek <i>et al.</i> (2008)
		0.44 (20°C; 88 $\mu\text{E}$ )	
<i>C. tripos</i>		0.087 (Irradiancia de saturación continua; 20°C)	Nordli (1957)
<i>A. minutum</i>		0.25 - 0.42 (15°C; 10:14)	Garcés (1998)
<i>A. taylory</i>		0.4-0.5 (27°C; 10:14)	Garcés (1998)
<i>D. sacculus</i>		0.13-.24 (20°C; 15:9)	Garcés (1998)
<i>G. pulchelum</i>		0.36 (8°C; 10:14)	Garcés (1998)
<i>G. corsicum</i>		0.94 (12°C; 9:15)	Garcés (1998)
<i>G. galateanum</i>		0.57 (20-24°C;120mE)	Nielsen <i>et al.</i> (1996)
<i>A. excavatum</i>		0.23-0.6(L:O=14:10; 15°C)	Langdon (1987)
<i>A. monilatum</i>		0.653(31°C;S=15-33)	Banse (1976)

Para las condiciones de los experimentos que se realizaron en este trabajo, se encontró que para *L. polyedrum* y *S. trochoidea* se reportan valores similares de  $\mu_{\max}$ . Para *P. micans* los

valores reportados de  $\mu_{\max}$  son más del 100% menores que los experimentos de este trabajo y para *P. gracile* encontramos  $\mu_{\max}$  fue más del 100% mayor. Sin embargo, para ambas especies las condiciones experimentales de temperatura e irradiancia reportadas por otros autores fueron diferentes a las de nuestros cultivos. A pesar de estas diferencias, las  $\mu_{\max}$  para todos nuestros experimentos se ubican dentro del intervalo entre  $0.16 \text{ d}^{-1} > \mu_{\max} < 1.28 \text{ d}^{-1}$  reportado por Tang (1995a) para la división Pyrrophyta. Además, se encuentran alrededor del valor promedio de  $\mu_{\max}$  ( $0.57 \text{ d}^{-1}$  y  $0.64 \text{ d}^{-1}$ ) documentado para este grupo (Tang, 1995; 1996).

En general, las tasas de crecimiento de los dinoflagelados son substancialmente bajas en comparación con otras clases de microalgas de tamaño similar o más pequeños. Este hecho ha orientado las ideas de algunos investigadores para establecer la hipótesis de que las tasas de crecimiento de una población algal disminuyen con el incremento en el tamaño de las células (Eppley y Sloan, 1966; Niklas, 1994). Sin embargo, también es conocido que las tasas de crecimiento son influenciadas por las diferencias filogenéticas (Chisholm, 1992).

Para explicar las bajas tasas de crecimiento de los dinoflagelados se han propuesto posibles explicaciones. Chan (1980) atribuye las bajas tasas de crecimiento de los dinoflagelados con su baja capacidad fotosintética la cual es resultado de sus bajas razones entre la clorofila *a* y el carbono (Chl*a*:C). Por otro lado Rizzo (1987) ha demostrado que en comparación con otras clases de microalgas los dinoflagelados tienen una gran cantidad de ADN en su núcleo, en consecuencia requieren más energía para mantener la actividad celular. Debido a esta gran cantidad de biomasa en los componentes genéticos, su biomasa catalíticamente activa es proporcionalmente menor y en consecuencia su eficiencia en la conversión de materia y energía es menor (Raven, 1991). Tang y Peters (1995) encontraron que las tasas de respiración de los dinoflagelados son comparables con las de microalgas de tamaño similar por lo cual atribuyen las bajas  $\mu_{\max}$  a una baja eficiencia de crecimiento con respecto a otros taxa. Para precisar si una o varias de estas explicaciones se asocia con las bajas tasas de crecimiento de los dinoflagelados, es necesario investigar al respecto, incluyendo investigaciones sobre las relaciones entre la composición pigmentaria de cada grupo y especie con la eficiencia en la absorción de luz y las tasas de crecimiento, lo cual evidentemente está asociado a la fisiología de cada especie.

Las tasas de crecimiento de las especies en este trabajo difieren con las reportadas para la misma especie en otras regiones geográficas como el mediterráneo, Atlántico Norte, Mar de China y Australia. Esta diferencia puede asociarse a las condiciones de aclimatación y adaptación fisiológica evolutiva que los diferentes ambientes han propiciado. También son determinantes las diferentes condiciones en las cuales se desarrolló cada experimento. En este trabajo los cultivos se desarrollaron utilizando el medio f/2 para comparar con las condiciones naturales de la BTS que de acuerdo a lo explicado en los capítulos II y III, presenta condiciones mesotróficas a eutróficas implicando que no hay limitación por nutrientes para el crecimiento de los dinoflagelados.

*P. micans* presenta tasas de crecimiento mínimas en cultivos a 30  $\mu\text{mol}$  cuanta  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y 18 °C. En esas condiciones sólo fija el carbono necesario para su metabolismo y la razón C:N es relativamente baja con promedio de 4.6 sin cambios con el incremento de irradiancia (Falkowsky *et al.*, 1985). Las máximas abundancias presentadas por *P. micans* en este trabajo ( $3.10 \times 10^6$  cel  $\text{l}^{-1}$ ) se registraron a una temperatura de 20°C y 300  $\mu\text{mol}$  cuanta  $\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con un tiempo de generación de 1.56 días. Este valor es menor al reportado por otros autores; 1.9 días (Kayser y Sperling, 1980), 2 días (Elbrachter, 1976) y 3 días (Rabsch, 1984). Las abundancias celulares en la fase exponencial reportadas por los mismos autores presentan variaciones desde  $700 \times 10^3$  hasta  $12 \times 10^6$  cel  $\text{l}^{-1}$ . De acuerdo con estos trabajos se reporta que al igual que otras especies del fitoplancton la tasa de crecimiento de *P. micans* depende de la concentración de nutrientes. Cuando los nutrientes disminuyen *P. micans* cambia su metabolismo para consumir lípidos y carbohidratos en lugar de proteínas (Geider *et al.*, 1997). En condiciones naturales se ha encontrado que *P. micans* requiere de sustancias orgánicas quelantes para su óptimo crecimiento y su tasa de fijación de carbono varía de 20 a 120  $\text{pg C h}^{-1} \text{ cel}^{-1}$  alcanzando su máximo después de 8 horas de iniciar la exposición a la luz (Rabsch, 1984).

La comparación de los perfiles de proteína para *P. micans* en cultivos con diferentes condiciones nutricionales indican la expresión de proteínas específicas de mixotrofia y autotrofia, es decir que puede sobrevivir vía fotosíntesis en condiciones de luz por largos periodos pero puede pastorear especies fitoplanctónicas pequeñas como *Rhodomonas salina* a una razón de 1 célula  $\text{min}^{-1}$  (Shim *et al.*, 2008).

*P. gracile* alcanzó su  $\mu_{\max} = 0.56 \text{ d}^{-1}$  en el día 14 del cultivo a  $300 \mu\text{moles cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y  $20 \text{ }^{\circ}\text{C}$ , con un tiempo de generación de 1.78 días. Cuando fue cultivado a irradiancias de  $100 \mu\text{moles cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y  $15 \text{ }^{\circ}\text{C}$  su crecimiento fue el más lento con un tiempo de generación de 7.69 días. Estos resultados son menores que los reportados por Özkan *et al.* (2008) quienes encontraron que la máxima tasa de crecimiento de *P. gracile* a  $21 \text{ }^{\circ}\text{C}$  varía entre  $1.54 \text{ d}^{-1}$  (Si:N=0.34) a  $2.24 \text{ d}^{-1}$  (N:P=17.620), la cual invariablemente es menor que la tasa de pastoreo por ciliados. No existen reportes que asocien las tasas de crecimiento a diferentes irradiancias y temperaturas en laboratorio o campo, por lo cual este trabajo es el primer reporte sobre la fisiología de esta especie y presenta similitud con *P. micans* en términos de su capacidad para un óptimo desarrollo en altas irradiancias con temperaturas de  $20 \text{ }^{\circ}\text{C}$  a  $25 \text{ }^{\circ}\text{C}$ . Sin embargo, es necesario investigar más sobre la fisiología de esta especie y su papel ecológico en ecosistemas templados ya que es una especie recurrente reportada en la composición fitoplanctónica de la región de la Corriente de California.

*S. trochoidea* es una especie de amplia distribución en el océano mundial asociada a florecimientos masivos con abundancias del orden de  $10^6 \text{ cel L}^{-1}$ . La tasa de crecimiento máxima en este estudio fue  $0.69 \text{ d}^{-1}$  a  $25^{\circ}\text{C}$  y  $100 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  la cual se registró a los 10 días con una abundancia de  $2.45 \times 10^6 \text{ cel l}^{-1}$  y un tiempo de generación de 1.44 días. Para otras regiones (Burkhardt *et al.*, 1999) se han reportado valores de  $\mu_{\max} = 0.9 \text{ d}^{-1}$  (L:O = 18:8). Otros trabajos reportan la gran variabilidad genética (11-20%) en las tasas de crecimiento que posee esta especie a diferencia de otros dinoflagelados como *P. micans* que tiene tasas de crecimiento iguales para diferentes cepas de esta especie (Costas, 1990).

Sobre la fisiología y bioquímica de esta especie autótrofa se han realizado diversos trabajos (Wall *et al.*, 1970; Uchida, 1994). Sin embargo, sobre su ecología en el ambiente marino aun faltan por discernirse aspectos importantes como el papel que desempeñan los quistes calcáreos y que le permiten ser una de las especies dominantes en diversos ambientes como la BTS (Peña-Manjarrez *et al.*, 2005), la Bahía de Onagawa (Ishikawa y Taniguchi, 1996), y las costas de muchas regiones del océano (Wall *et al.*, 1970).

*L. polyedrum* presentó la tasa de crecimiento más alta con respecto a las otras especies. Su óptimo de crecimiento se registró a  $100 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y  $20 \text{ }^{\circ}\text{C}$  con  $\mu_{\max}$  de  $0.74 \text{ d}^{-1}$  y 1.35 días como tiempo de generación. Este último es un tiempo de generación alto en

relación al valor de 4 días cuando es transferido de alta a baja irradiancia (Prezelin y Matlick, 1983). En contraste, Juhl *et al.* (2000) registraron tasas de crecimiento de  $0.15 \text{ d}^{-1}$  (L:O=12:12;  $20 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ; medio f/4;  $55 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) para una cepa de *L. polyedrum* aislada durante un florecimiento en La Jolla, California. Este valor es bajo comparado con el obtenido en nuestros experimentos y es posible que tal diferencia se deba a la baja irradiancia utilizada en el experimento de estos autores. Otros resultados de laboratorio reportan valores de  $\mu_{\text{max}}$  entre  $0.18 \text{ d}^{-1}$  a  $1.0 \text{ d}^{-1}$  (Brand y Guillard, 1981; Huntley *et al.*, 1986; Prezelin *et al.*, 1986), mientras que en estimaciones indirectas de la  $\mu_{\text{max}}$  en el medio marino reportan valores de  $0.55 \text{ d}^{-1}$  a  $1.4 \text{ d}^{-1}$  (Holmes *et al.*, 1967; Walsh *et al.*, 1974).

La  $\mu_{\text{max}}$  para *L. polyedrum* a  $300 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y  $20 \text{ }^{\circ}\text{C}$  también es un valor alto comparado con las  $\mu_{\text{max}}$  de las otras especies. Esto sugiere que *L. polyedrum* tiene una temperatura óptima de crecimiento a  $20 \text{ }^{\circ}\text{C}$ , pero el aumento de irradiancia parece incrementar la tasa de respiración más rápidamente que la fotosíntesis y en consecuencia la eficiencia de crecimiento disminuye.

Al igual que *S. trochoidea*, *L. polyedrum* es una especie formadora de quistes cuya importancia ecológica sobre el inicio de los florecimientos en la región de la Corriente de California debe estudiarse más detalladamente.

*C. furca* es un dinoflagelado mixotrófico que ha producido florecimientos en los últimos años dentro de la BTS y en otras regiones de nuestro país, pero no ha sido posible aislar y cultivar cepas de esta especie en aguas mexicanas. Sin embargo, para fines de comparación en la tabla XVI se presentan sus tasas de crecimiento en otras regiones geográficas. Esta especie aumenta su tasa de crecimiento con la temperatura en el intervalo de  $12 \text{ }^{\circ}\text{C}$  a  $28 \text{ }^{\circ}\text{C}$ . En este intervalo de temperatura las tasas de crecimiento también aumentan con la irradiancia de  $58 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a  $216 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  después de lo cual decrecen sin presentar fotoinhibición hasta los  $796 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Baek *et al.*, 2008).

De acuerdo a las tasas de crecimiento y el tamaño de las células de los dinoflagelados estudiados en este trabajo, para alcanzar las altas abundancias celulares registradas durante los florecimientos en la BTS, se requiere alta concentración de nutrientes. Por ejemplo, para mantener un florecimiento de *L. polyedrum* con abundancias entre  $2.56 \times 10^6 \text{ cel L}^{-1}$  durante la noche y  $2.77 \times 10^6 \text{ cel L}^{-1}$  durante el mediodía, la tasa de incorporación de nitrato medida

en aguas de La Jolla, California fue de  $1.08 \mu\text{M h}^{-1}$  y  $2.96 \mu\text{M h}^{-1}$  respectivamente (Eppley y Harrison, 1975). Considerando estas tasas de incorporación y un fotoperiodo de 12:12 durante un día de verano en la BTS, la tasa promedio de incorporación de nitratos es de  $2.02 \mu\text{M h}^{-1}$ , entonces para mantener esta biomasa se requieren  $48.5 \mu\text{M d}^{-1}$  de nitrato, es decir cuatro a ocho veces más que las máximas concentraciones de este nutriente en la superficie de la BTS durante primavera y verano. Comúnmente en este periodo no se registran aportes importantes de este nutriente hacia la superficie. Entonces, la alternativa para el suplemento de nutrientes es la migración vertical hacia una profundidad por debajo de la termoclina donde posiblemente se encuentren concentraciones de DIN (nutriclina) suficientes para satisfacer los requerimientos nutricionales de los dinoflagelados.

El cálculo anterior no ha considerado procesos complejos como pastoreo, regeneración de nutrientes, incorporación por otras especies del fitoplancton, cambios en las tasas de crecimiento por limitación de otros nutrientes, acumulación física de las células, entre otras variables. Sin embargo, sugiere que los florecimientos de *L. polyedrum* y otras especies de dinoflagelados requieren de altos flujos de nutrientes, los cuales sólo pueden lograrse en áreas muy cercanas a la costa. En consecuencia esta es una posible explicación del porque *L. polyedrum* florece sólo en aguas costeras aun cuando la temperatura e irradiancia fuera de costa sean óptimas durante la primavera y verano de cada año en esta región.

De acuerdo con los resultados del balance de masas realizado por Segovia-Zavala *et al.* (2007) los principales aportes de nutrientes hacia la costa en el área cercana a la BTS son las surgencias, con un aporte de  $41.1 \text{ ton PO}_4^{-3} \text{ d}^{-1}$ , la advección horizontal aporta  $20.9 \text{ ton PO}_4^{-3} \text{ d}^{-1}$  y la menor proporción está representada por las descargas residuales con  $3.0 \text{ ton PO}_4^{-3} \text{ d}^{-1}$ . A partir de estos cálculos, se estima que el 95% de los fosfatos son aportados por surgencia y la advección horizontal, mientras que el 5% es de origen antropogénico. Al interior de la BTS estas proporciones pueden variar de forma importante debido a los grandes volúmenes de aguas residuales descargados por las plantas de tratamiento, que además tienen baja eficiencia en la eliminación de cargas orgánicas (Peña Manjarrez, 1987), contribuyendo al incremento de nutrientes disponibles para el incremento de la biomasa fitoplanctónica (Aguirre-Buenfil, 1983), como ocurre en otras bahías eutróficas (Matsuoka *et al.*, 2003).

#### IV.4.2. Crucero oceanográfico FANs-BTS-05.

Los perfiles de irradiancia (figura 33) obtenidos durante el crucero FANs-BTS-05 en la estación Papagayo (PPGY) el 29 y 30 de junio de 2005, muestran que la irradiancia superficial ( $E_{0PAR}$ ) presentó variaciones entre un máximo de  $1,601 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  durante las 12:00 a 14:00 hrs del 29 de junio y valores mínimos del orden de  $172 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a las 7:00 hrs del 30 de junio. En la estación San Miguel (SM) los valores obtenidos el 30 de junio de 2005 variaron entre  $1,887 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  durante las 10:00 a 14:00 hrs y valores mínimos de  $33 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a las 8:30 hrs, lo cual caracteriza a los días típicos de verano en esta latitud con pocas nubes, que eventualmente cubrieron hasta el 90% de la irradiancia solar incidente.

En la columna de agua la irradiancia disminuye exponencialmente con la profundidad de acuerdo con la Ley de Lambert-Beer (ecuación 10):

$$E_z = E_0 * e^{-K_d z} \quad (9)$$

A partir de los valores de irradiancia en cada perfil se obtuvieron los coeficientes de atenuación vertical de la luz difusa ( $K_d$ ) cada 0.5 m, para obtener un promedio para los primeros 10 m de la columna de agua utilizando la relación  $K_d = [\ln(E_0 - E_z)/z]$ . Substituyendo los valores de  $K_d$  en la ecuación 9, se calculó la profundidad de la zona eufótica ( $Z_{eu}$ ), que corresponde al 1% de la irradiancia superficial (Kirk, 1994) para cada estación (tabla XVII). Los resultados muestran que la  $Z_{eu}$  se ubicó entre 0.95 m y 9.79 m, lo cual indica que la energía radiante se absorbe rápidamente cerca de la superficie. Esta rápida absorción es debida al agua y a los diferentes componentes y partículas en la columna de agua (Kirk, 1980) de acuerdo a la relación:

$$(K_d = K_g + K_a + K_m + K_T) \quad (10)$$

Donde  $K_d$  es el coeficiente de atenuación vertical de la luz difusa ( $\text{m}^{-1}$ ),  $K_g$  es la absorción por el fitoplancton,  $K_a$  es la absorción por el agua,  $K_m$  es la absorción por la materia orgánica disuelta, y  $K_T$  es la absorción por el tripton (sólidos suspendidos no algales). Cada



uno de estos componentes absorbe en diferentes longitudes de onda ( $\lambda$ ), pero la principal atenuación de la luz por parte del fitoplancton ocurre en la región del azul-verde del espectro electromagnético ( $\lambda = 440\text{-}565$  nm).

La baja intensidad de luz fotosintéticamente disponible en la parte inferior de la  $Z_{eu}$  (por abajo del 1% de la irradiancia superficial) durante el florecimiento, presentó variaciones entre 0.33 y 18.0  $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Por lo cual los dinoflagelados en esa profundidad se encuentran en el punto de compensación entre la fotosíntesis y respiración, donde se esperaría que el material orgánico producido por las células de dinoflagelados sea equivalente al necesario para el crecimiento sin duplicar la biomasa, y no exponencial como el de las células que se encuentran en capas superiores con mayor disponibilidad de luz. En consecuencia, para aquellas células que se ubiquen en profundidades mayores de 10 m, el crecimiento durante el día estará limitado por luz.

Tabla XVII. Valores del coeficiente de atenuación vertical de la luz a 0.5 m ( $Kd_{0.5}$ ;  $\text{m}^{-1}$ ) y promedio a 10 m ( $Kd_{10}$ ;  $\text{m}^{-1}$ ), irradiancia superficial ( $E_{0PAR}$ ,  $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), profundidad de la zona eufótica ( $Z_{eu}$ ; m) y concentración de clorofila *a* en la superficie ( $Chla$ ;  $\text{mg Chla m}^{-3}$ ) durante los días 29 y 30 de junio de 2005.

Estación	Fecha	Hora	$Kd_{0.5}$	$Kd_{10}$	$E_{0PAR}$	$Z_{eu}$	$Chla$
PPGY-01	29-Jun-05	12:00	1.75	1.12	1290	4.11	45.60
PPGY-02	29-Jun-05	13:30	1.33	0.81	1113	5.68	31.35
PPGY-03	29-Jun-05	14:30	1.37	0.69	1601	6.67	20.16
PPGY-04	29-Jun-05	15:30	1.03	0.62	1316	7.42	25.21
PPGY-05	29-Jun-05	16:44	1.61	2.06	1048	2.23	28.99
PPGY-06	29-Jun-05	17:46	2.69	2.29	639	2.01	17.89
PPGY-07	29-Jun-05	18:50	0.60	4.80	172	0.95	14.12
PPGY-14	30-Jun-05	06:30	0.39	0.47	33	9.79	8.98
PPGY-15	30-Jun-05	07:10	0.68	0.82	76	5.61	18.66
SM-01	30-Jun-05	8:30	1.43	1.25	844	3.68	10.08
SM-02	30-Jun-05	10:20	0.95	0.69	1602	6.67	89.34
SM-03	30-Jun-05	11:10	1.21	0.84	1700	5.48	140.99
SM-04	30-Jun-05	12:22	1.24	0.80	1887	5.75	33.61
SM-05	30-Jun-05	13:00	1.13	1.98	1852	2.32	28.57
SM-06	30-Jun-05	14:00	1.71	1.05	1826	4.38	72.30

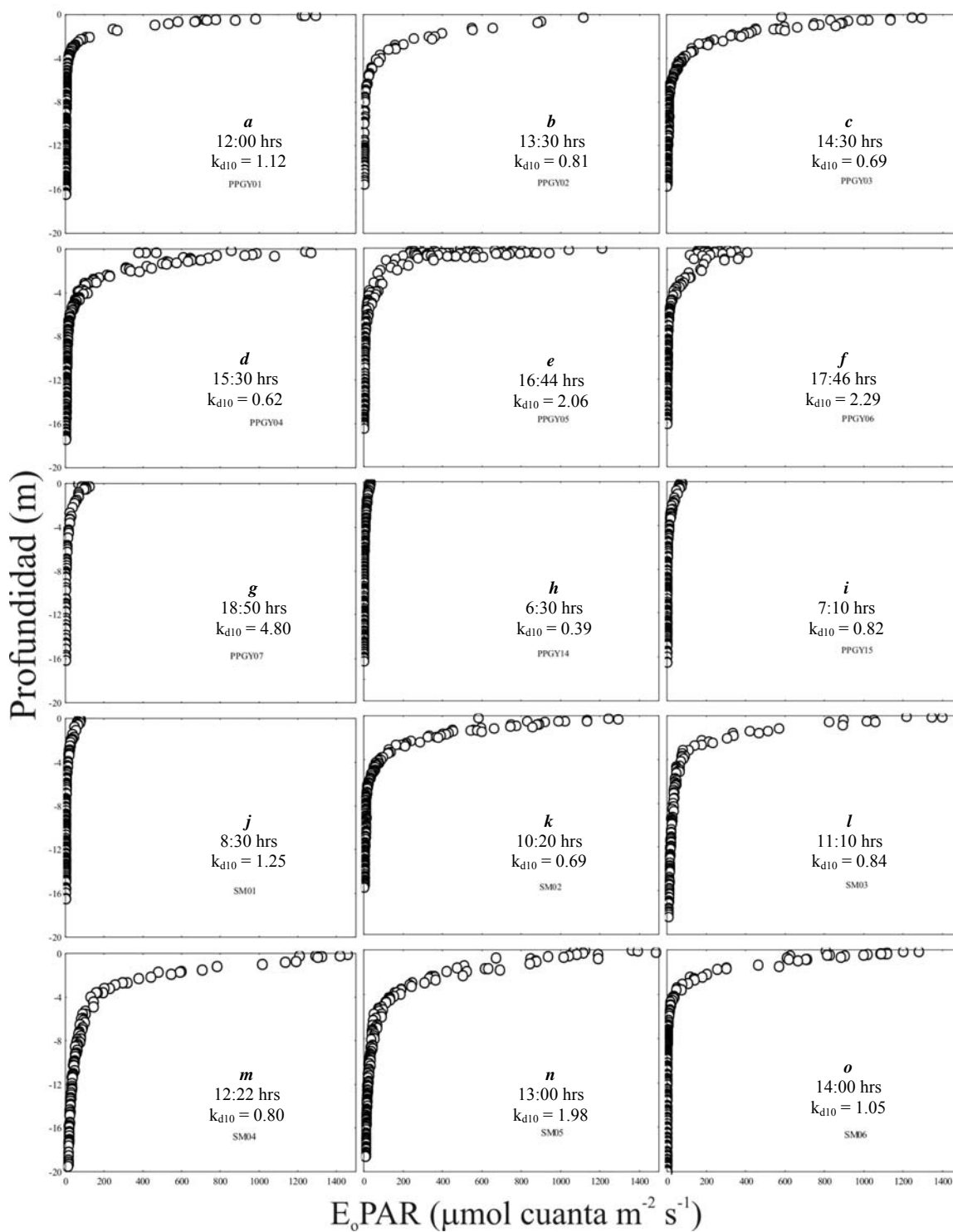


Figura 33. Perfiles de irradiancia PAR ( $E_{0PAR}$ ,  $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en las estaciones donde se realizaron los experimentos de fotosíntesis-irradiancia (P-E). Los perfiles *a-i* corresponden a la estación Papagayo el 29 y 30 de junio de 2005. Los perfiles *j-o* corresponden a la estación SM el 30 de junio de 2005. Se indica la hora y el  $K_d$  ( $\text{m}^{-1}$ ) promedio a 10 m para cada perfil.

En la figura 34 se presentan las secciones verticales de temperatura, salinidad y oxígeno disuelto durante los muestreos en la BTS. La capa de mezcla fue definida como la columna de agua comprendida entre la superficie y la isoterma de 14°C. En la estación PPGY esta isoterma se registró aproximadamente a 10 metros de profundidad con una isohalina de 33.55. La columna de agua por arriba de la termoclina registró valores de temperatura entre 18 °C a 22 °C, con salinidad de 33.6 debido a la evaporación. Durante la noche se presentó una disminución de temperatura a 17 °C y de salinidad a 33.55. Esta condición se mantuvo entre las 21:00 hrs y la 04:30 hrs del día siguiente. Durante este tiempo se registró una importante migración de la biomasa de dinoflagelados hacia mayores profundidades, presentándose dos máximos subsuperficiales de clorofila, el primero a profundidades entre 7 y 8 metros y el segundo hasta los 16 m, donde se encontró la picnoclina con un valor de  $\sigma_t=24$ .

En la estación SM, la capa de mezcla se presentó entre los 5 m y 6 m de profundidad, la columna de agua por arriba de la termoclina en esta estación presentó temperaturas entre 16°C y 17°C. La salinidad se mantuvo constante en 33.55 hasta los 7 m, después de esta profundidad la columna de agua fue muy homogénea hasta los 16 m donde se registró la picnoclina con un valor de  $\sigma_t=25.5$

Los valores de oxígeno disuelto desde la superficie hasta los 5m en la estación PPGY durante el día fueron de 4 ml L<sup>-1</sup> (figura 34), representando concentraciones de subsaturación con respecto a los valores máximos esperados para las condiciones de temperatura y salinidad registrados. Por debajo de los 5 m y hasta los 14 m durante el día se presentaron condiciones subóxicas de 2.5 a 3.5 ml L<sup>-1</sup> de oxígeno disuelto. En estas capas subsuperficiales donde los dinoflagelados se encontraron en mayores abundancias durante el día se espera que la concentración de oxígeno fuese mayor en correspondencia a la alta biomasa fotosintética que los dinoflagelados representan durante el florecimiento. Durante la noche la concentración de oxígeno disuelto en la superficie disminuyó a 3.5 ml L<sup>-1</sup>. Después de una profundidad de 15 m a cualquier hora del día se registraron niveles de subsaturación de oxígeno con concentraciones entre 1 y 2 ml L<sup>-1</sup> de oxígeno disuelto.

En la estación SM las concentraciones de oxígeno fueron más bajas, con valores de 3 a 4  $\text{ml L}^{-1}$  durante las primeras horas del día (8:00 a 13:00) y valor máximo de 4  $\text{ml L}^{-1}$  a las 14:00 hrs. Esta diferencia con respecto a la estación PPGY puede deberse a la elevación de las isothermas que aportan agua subsuperficial con menor concentración de oxígeno disuelto.

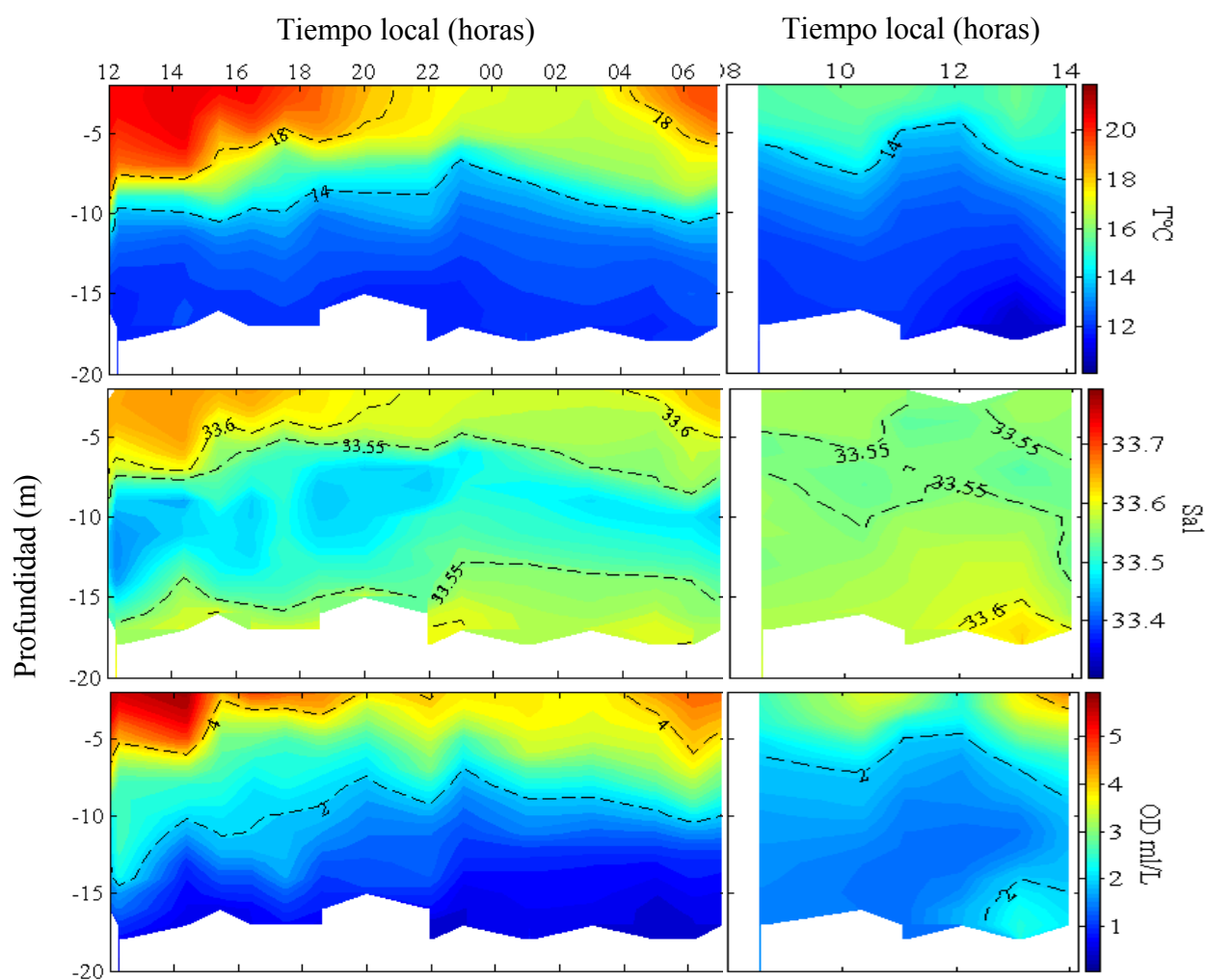


Figura 34. Secciones verticales de temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), salinidad, y oxígeno disuelto ( $\text{ml L}^{-1}$ ) para las estaciones Papagayo (PPGY, a la izquierda), y San Miguel (SM, a la derecha).

Las bajas concentraciones de oxígeno en ambas estaciones pueden estar asociadas al consumo por oxidación bacteriana de la materia orgánica disuelta y particulada producida por la propia comunidad del fitoplancton. De acuerdo con los estudios de Córdova *et al.* (2003), existe una interrelación bimodal entre las bacterias y los dinoflagelados: durante la fase logarítmica del crecimiento de los dinoflagelados esta relación es mutualista, mientras que en la fase estacionaria se vuelve parasitaria terminando con la muerte del dinoflagelado. Esto podría ser una explicación a las bajas concentraciones de oxígeno disuelto en superficie durante el florecimiento, además de otros factores como la respiración.

El gradiente horizontal de temperatura y salinidad superficiales en ambas estaciones fue muy homogéneo y sus variaciones sólo fueron marcadas por la hora del día (variación diurna). En la estación PPGY se observó una lengüeta de agua “tibia” con temperatura de 17 °C a 18 °C entre las 21:00 hrs y las 04:00 hrs, posiblemente originada por mezcla vertical inducida por el viento del noroeste que presentó velocidades máximas de 6.2 m s<sup>-1</sup> y 5.7 m s<sup>-1</sup> durante la noche del 29 y la madrugada del 30 de junio respectivamente. Durante las horas de la mañana el viento se relajó y la alta intensidad radiante que en el mes de junio tiene una duración natural L:O de 14:10, produjo el calentamiento del agua superficial.

Las secciones verticales de fluorescencia (figura 35) de la estación PPGY muestran que durante las horas de luz, 12:00 a 16:00 hrs, las células del fitoplancton se encontraban principalmente cerca de la superficie, donde los valores máximos variaron entre 4.5 y 5.2 unidades relativas de fluorescencia, y los conteos celulares fueron entre 0.141x10<sup>6</sup> cel l<sup>-1</sup> y 1.298x10<sup>6</sup> cel l<sup>-1</sup>. Durante ese periodo, los dinoflagelados recibieron suficiente energía lumínica para realizar el trabajo fotosintético, con irradiancias superficiales entre 1,290  $\mu\text{moles cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a las 12:00 hrs y 1,048  $\mu\text{moles cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  a las 16:44 hrs. Durante esas horas se registró un máximo subsuperficial de clorofila ubicado en promedio entre los 4 m y 6 m de profundidad con concentraciones de 17 a 45 mg Chl<sub>a</sub> m<sup>-3</sup> (Fig. 36).

Hacia las 18:50 hrs la irradiancia superficial disminuyó a intensidades menores de 170  $\mu\text{moles cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Por la rápida atenuación de la luz en los primeros 4 m de la columna

de agua, la intensidad lumínica debajo de esta profundidad no fue suficiente para que las células pudieran realizar el trabajo fotosintético.

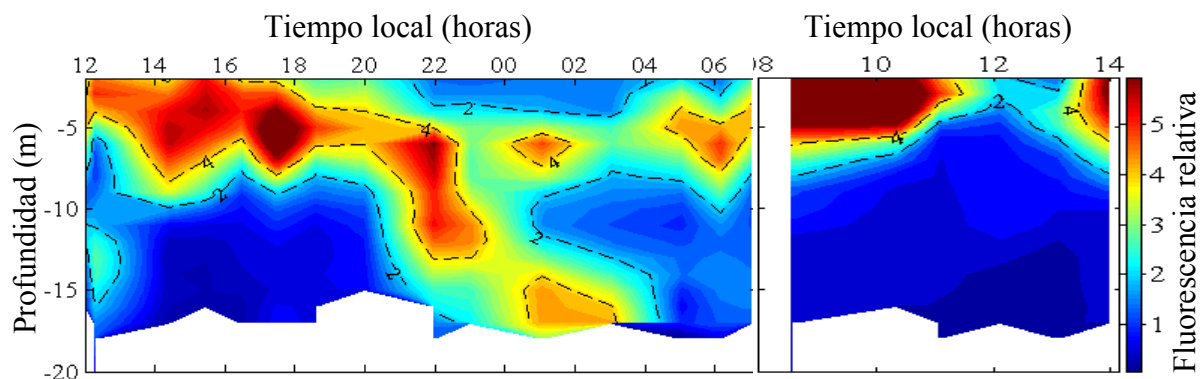


Figura 35. Secciones verticales de fluorescencia de la clorofila (unidades relativas) en las estaciones PPGY y SM durante los días 29 y 30 de junio

Durante la noche el máximo de fluorescencia (4 unidades relativas) se ubicó entre 8m y 16 m de profundidad a partir de las 21:00 hrs (Fig. 35). La migración de los dinoflagelados alcanzó su máxima profundidad en la estación PPGY-12 (Fig. 36), donde a las 03:00 hrs a 17 m de profundidad registró una abundancia de  $1.029 \times 10^6$  cel  $l^{-1}$  y  $40.67$  mg  $Chla$   $m^{-3}$  (fig. 36). A las 04:00 se detectó que la biomasa de dinoflagelados se desplazaba nuevamente hacia la superficie, registrándose el máximo subsuperficial aproximadamente a los 4m, donde se mantuvo durante el resto del tiempo de muestreo hasta las 7:00 hrs.

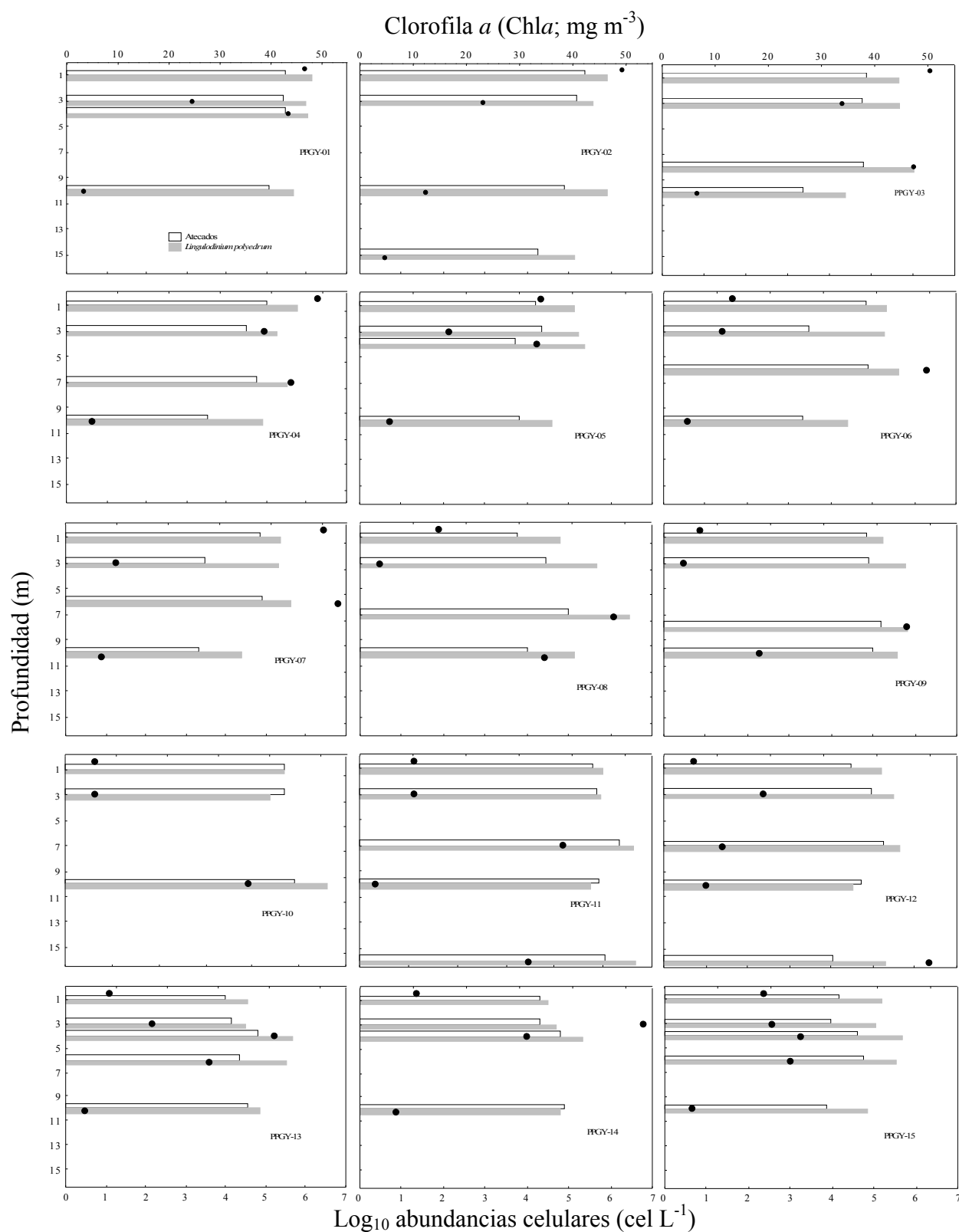


Figura 36.- Distribución vertical de dinoflagelados atecados (barras blancas) y *L. polyedrum* (barras grises) en la estación PPGY durante los días 29 y 30 de junio de 2005. La concentración de clorofila se indica con los círculos negros.

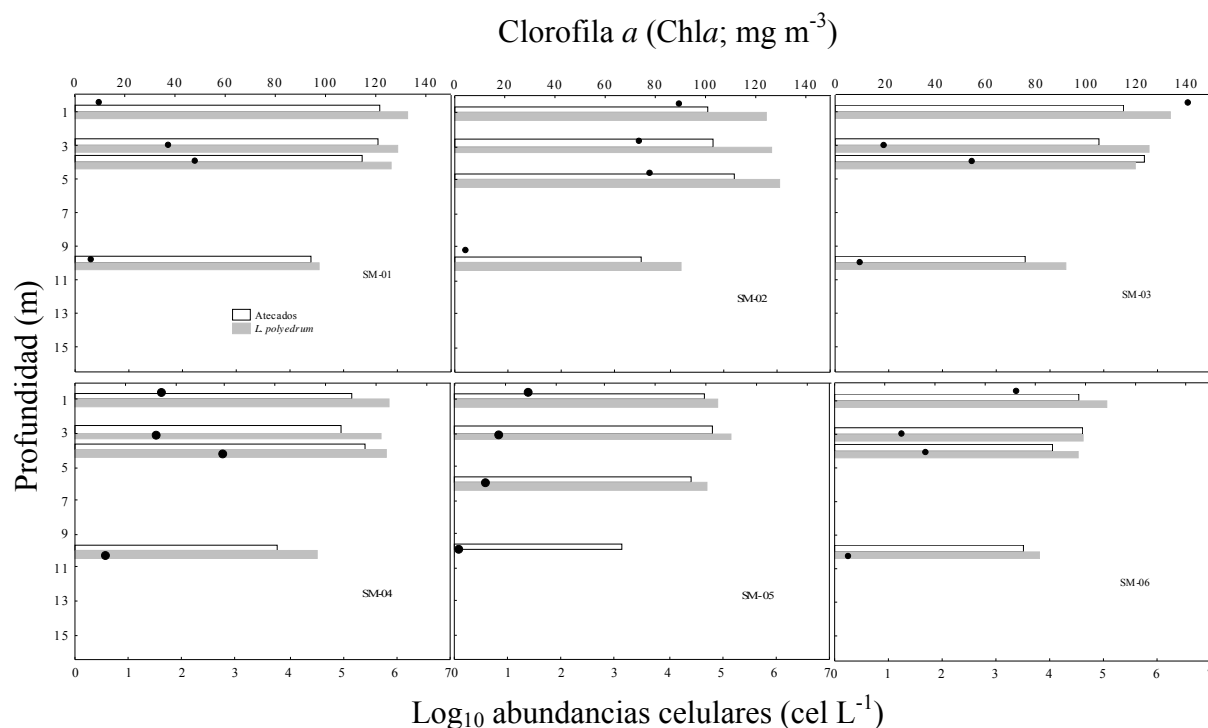


Figura 37.- Distribución vertical de dinoflagelados atecados (barras blancas) y *L. polyedrum* (barras grises) para la estación SM el día 30 de junio de 2005. La concentración de clorofila se indica con los círculos negros.

La distribución de *L. polyedrum* y los dinoflagelados atecados (identificados como el “complejo *mikimotoi*”) con respecto a la profundidad en un ciclo diurno (12:00 hrs a 07:00 hrs) en la estación PPGY presentó un patrón de migración vertical de los dinoflagelados (Figuras 35, 36 y 37). Esta distribución es consistente con el registro del perfil de fluorescencia, confirmando que durante las horas de luz cuando el flujo de fotones es alto (1,200 a 1,600  $\mu\text{moles cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) las células se concentran en la superficie con máximos de clorofila entre 20 a 45 mg Chla m<sup>-3</sup>, y un máximo subsuperficial de este pigmento aproximadamente entre los 3 a 8 m de profundidad con concentraciones de clorofila que variaron entre 18 a 54 mg Chla m<sup>-3</sup>. El desplazamiento en la vertical fue muy marcado durante las diez horas de oscuridad, desde el ocaso (~19:00 hrs) hasta el amanecer (~5:00 hrs).

Debido al periodo muestreado, la estación SM no presentó la misma estructura que en PPGY, pero sobresalen las altas concentraciones de clorofila superficial que variaron entre 10.08 mg Chla m<sup>-3</sup> en la estación SM-01 hasta un máximo de 140.99 mg Chla m<sup>-3</sup> en SM-



03 a las 11:10 hrs, con abundancias celulares de  $2.51 \times 10^6$  cel l<sup>-1</sup> y  $2.07 \times 10^6$  cel l<sup>-1</sup> respectivamente. Los máximos subsuperficiales fueron menos variables con concentración de clorofila *a* entre 47.89 mg Chla m<sup>-3</sup> y 77.20 mg Chla m<sup>-3</sup>, en una profundidad de 3 a 5 m, y abundancias de  $0.33 \times 10^6$  cel l<sup>-1</sup> y  $2.20 \times 10^6$  cel l<sup>-1</sup>. Esta diferencia entre las estaciones PPGY y SM están asociadas a las condiciones hidrológicas que en SM presentaron una capa de mezcla de aproximadamente 5 m limitada en la parte inferior por la isoterma de 14 °C y la isopicna de 25.5.

La distribución vertical de los nutrientes inorgánicos disueltos no presentó una clara estructura. En general para toda la columna de agua por arriba de la isoterma de 14°C en las dos estaciones las concentraciones de DIN fueron bajas con valores de 0.45 µM a 1.69 µM. Por su parte los DIP variaron entre 0.27 µM a 2.85 µM en superficie con dos valores excepcionalmente altos de 4.33µM a 3 m de profundidad en PPGY-04 y 6.4µM a 6 m en PPGY-13. Quizás el aporte de este nutriente por fuentes antropogénicas haya contribuido a mantener estos valores que pueden no ser limitantes para el crecimiento de la comunidad de dinoflagelados.

A partir de las razones C:Chla reportadas por diferentes autores (Cullen, 1982; Langdon, 1987; Arin *et al.*, 2002; Lefevre *et al.*, 2003), se considera que la razón C:Chla=36 mgC (mg Chla)<sup>-1</sup> es un valor promedio adecuado para la comunidad del fitoplancton en condiciones naturales. Entonces si utilizamos las razones de Redfield sobre la composición del fitoplancton (C:N:P=106:16:1) podemos calcular que se requieren aproximadamente 18 mM de DIN y 1.13 mM de DIP para sostener una biomasa de dinoflagelados con 40 mg Chla m<sup>-3</sup>. Por lo anterior, confirmamos la hipótesis de que las concentraciones de nutrientes desde la superficie hasta la isoterma de 14 °C no son suficientes para mantener los florecimientos en la BTS, queda entonces por comprobar si las concentraciones de nutrientes por debajo de la isoterma de 14 °C son el sustento de las altas biomásas de dinoflagelados.

Algunos trabajos previos sobre florecimientos de dinoflagelados en la costa de California han asociado estos eventos con procesos de surgencias costeras (Dugdale, 1979). Sin embargo, aunque el índice de surgencia costera registrado por el programa CUI en sus boyas ubicadas en 30°N, 119°W y 33°N 119°W presentaron anomalías positivas con valores

de 58, 7 y 43 ton métricas  $s^{-1}$  (100m de línea de costa) $^{-1}$  para los meses de abril a junio de 2005, no se registró una influencia de agua con esas características en el interior de la BTS durante ese periodo, ya que nuestros datos de temperatura para ese año registraron una anomalía positiva en el interior de la BTS y las concentraciones de nutrientes fueron menores a las registradas en los veranos de años anteriores.

En contraste, las concentraciones de silicatos registraron valores en el intervalo de 2.5 a 7.4  $\mu M$  lo cual coincide con el trabajo de Eppley y Harrison (1975) quienes reportaron como típicas las bajas concentraciones de nitritos+nitratos y elevadas concentraciones de silicatos por arriba de una termoclina somera durante los florecimientos de *L. polyedrum* en las costas de California, con valores máximos de clorofila subsuperficial a los 6 m. Aunque en el presente trabajo solo se analizaron los nutrientes hasta 10 m de profundidad, se espera que los nitratos+nitritos presentaran mayores concentraciones por debajo de esta profundidad, en donde los dinoflagelados podrían incorporar nutrientes durante las horas de obscuridad en donde se registró su máxima migración (16m).

Otros trabajos previos han acoplado las observaciones de campo con estudios de laboratorio para plantear la hipótesis de que en aguas con pocos nutrientes *L. polyedrum* puede alcanzar sus máximas biomásas por la migración vertical a través de la nutriclina durante la noche (MacIsaac, 1978; Heaney y Eppley, 1981). Haciendo esto, *L. polyedrum* puede maximizar su habilidad para incorporar el nitrato en la obscuridad, lo cual representa entre el 50 y el 100% de sus requerimientos de nitrógeno (Harrison, 1976), mientras fotosintetiza durante las horas de luz. También se ha documentado que aun en condiciones de altas concentraciones de nitratos en la columna de agua superficial, *L. polyedrum* no suspende las altas tasas de incorporación de nitratos durante la noche (Eppley y Harrison, 1975; Harrison, 1976; MacIsaac, 1978).

Heaney y Eppley (1981) también demostraron que *L. polyedrum* presenta un comportamiento complejo cuando está limitado por nutrientes, incluyendo la evasión de altos niveles de luz. Prezelin y Matlick (1983) demostraron que en condiciones de limitación por nutrientes, *L. polyedrum* es más susceptible al fotodaño. Heaney y Eppley (1981) reportaron que bajo condiciones de limitación por nutrientes, *L. polyedrum* retrasará o mantendrá su migración vertical fuera de la zona de mayor irradiancia. Esta adaptación en

el comportamiento puede mantenerlo por periodos prolongados en una zona con altas concentraciones de nitrato subsuperficial y evitar el fotodaño que le produciría el estar cerca de la superficie bajo altas irradiancias.

En este trabajo, no fue posible determinar la existencia de fotoinhibición ya que de acuerdo a los valores fluorescencia de la clorofila, las concentraciones de clorofila y las abundancias celulares, es evidente que durante el ciclo diurno se registró una importante migración vertical de la biomasa de los dinoflagelados. Tampoco podemos hablar de la limitación por nutrientes ya que es posible que la nutriclina esté por debajo de la profundidad a la cual realizamos los análisis de nutrientes. Pero si podemos asegurar que *L. polyedrum* es capaz de mantenerse en diferentes niveles de irradiancia aprovechando las concentraciones de nutrientes de cualquier profundidad por arriba de la picnoclina y la termoclina.

Aunque durante este estudio no se evaluó la condición fisiológica y el estatus nutricional de las células que produjeron el florecimiento, la información de campo durante la variación diurna es representativa de una fase del florecimiento en la cual se demuestra que *L. polyedrum* puede autorregular la profundidad en la cual ubicarse para recibir la cantidad de luz necesaria para su desarrollo. También tiene la capacidad de migrar en la vertical para adquirir nutrientes que satisfagan sus necesidades nutricionales durante las horas de obscuridad. Estas estrategias en combinación con su capacidad para utilizar indistintamente las formas nitrogenadas como urea, amonio y nitrato, para las cuales tiene cinéticas de incorporación consistentemente similares en el medio natural (Eppley *et al.*, 1969), le confieren ventaja fisiológica y ecológica competitiva con respecto a algunas especies de grupos fitoplanctónicos con estrategias “r” como las diatomeas, clorofitas y cianobacterias, así como otros dinoflagelados, con los cuales compite en el medio natural.

#### IV.4.2.1. Curvas Fotosíntesis-Irradiancia y parámetros fotosintéticos.

Se realizaron 10 experimentos para obtener la relación fotosíntesis-irradiación en la superficie y en la profundidad del máximo de clorofila *a* (Chla) para las estaciones PPGY-02, 06, 13, SM-01 y 04. Debido a errores experimentales a bordo del B/O Francisco de Ulloa se desecharon las curvas correspondientes a la estación SM-01. Con los valores de la tasa de incorporación de carbono en cada experimento se calculó la producción primaria (PP;  $\text{mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ) *in situ* y se normalizó con base a la clorofila *a* [ $\text{P}^{\text{B}}$ ;  $\text{mgC (mg Chla)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ] para obtener la razón fotosintética (figura 38).

Los valores de producción primaria en la estación PPGY fueron mayores en la superficie a las 13:00 hrs, con valor de  $200.83 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ . Durante la tarde a partir de las 17:45 hr y por la mañana a las 7:00 hrs, se invierte este patrón y los valores subsuperficiales en el máximo de clorofila presentaron una producción primaria de  $107.19 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$  asociados a las abundancias celulares de dinoflagelados. Para la estación SM, la producción primaria fue ligeramente mayor en el máximo de clorofila que en superficie con valores de 78.51 y  $61.36 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$  respectivamente (tabla XVIII).

Tabla XVIII. Valores de producción primaria (PP;  $\text{mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ) y  $\alpha$  ( $\text{mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}/\mu\text{moles cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), en las estaciones de muestreo los días 29 y 30 de junio de 2005.

<b>Estación y profundidad</b>	<b>hora</b>	<b>PP</b>	<b>alfa</b>
PPGY-02-sup	13:30	200.83	0.49
PPGY-02-15m		162.59	0.38
PPGY-06-sup	17:45	27.04	0.12
PPGY-06-MaxChla(4m)		71.10	0.24
PPGY-13-sup	07:10	31.42	0.12
PPGY-13-MaxChla(8m)		107.19	0.10
SM-04-sup	12:20	61.36	0.10
SM-04-MaxChla		78.51	0.14

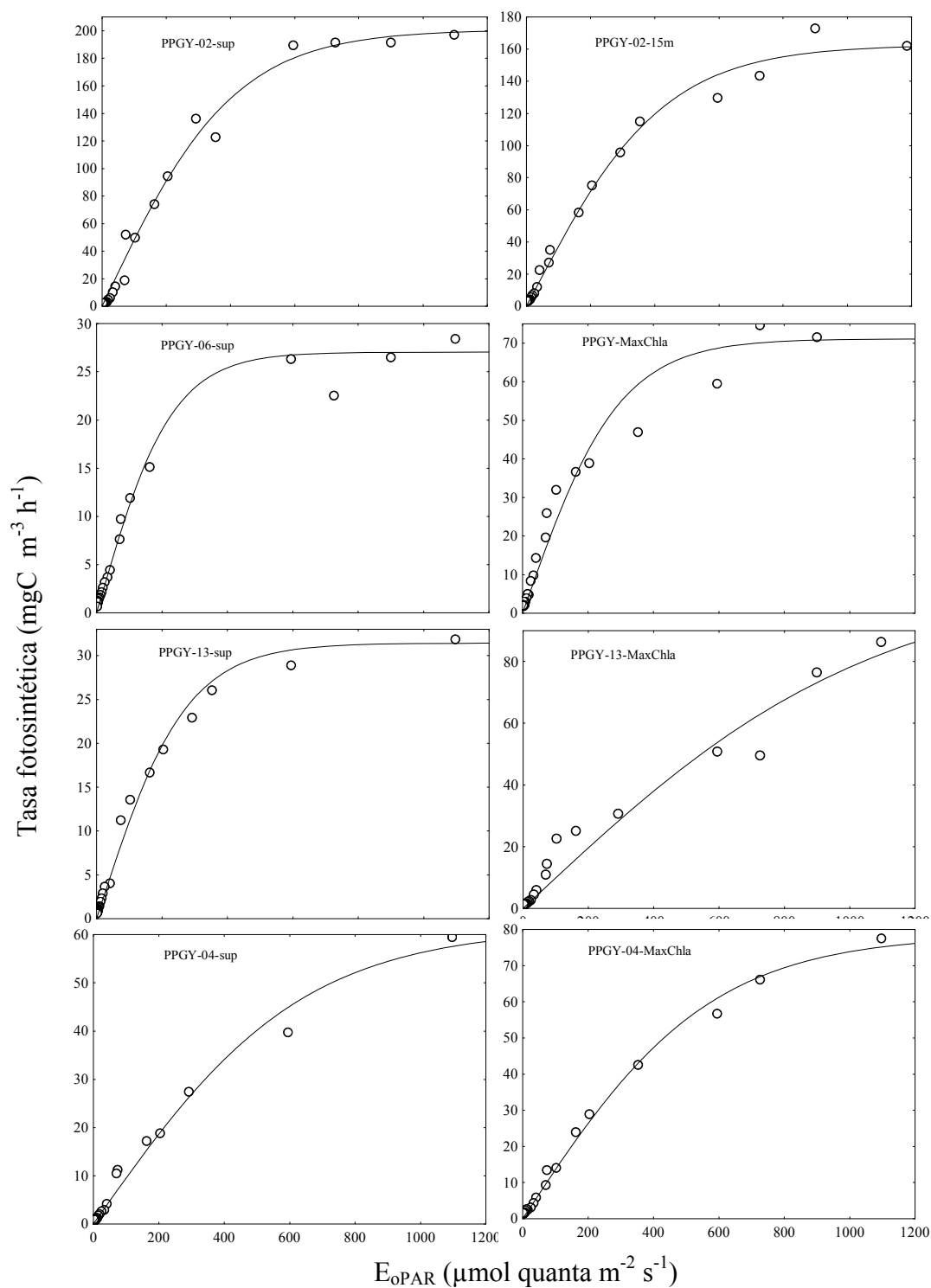


Figura 38. Relación Fotosíntesis-Irradiancia para las estaciones PPGY y SM durante los días 29 y 30 de junio de 2005. Notese que los valores de la tasa fotosintética no están normalizados por clorofila y que las escalas son diferentes en cada caso.

Con el modelo de la tangente hiperbólica (Jassby y Platt, 1976) se ajustaron los datos de PP normalizados por clorofila para obtener los valores del coeficiente de máxima utilización de luz ( $\alpha^B$ ) y la tasa de fotosíntesis máxima ( $P_m^B$ ). La irradiancia de saturación ( $E_k$ ) se estimó con la relación  $E_k = P_m^B / \alpha^B$  para cada estación y profundidad (figura 39 y tabla XIX).

El análisis de los resultados en siete de las ocho curvas muestran que la suma de cuadrados del error (SSE) para el cálculo de  $P_m^B$  presentó valores entre el 3% y el 49 % con un promedio global del 16%. Este valor puede considerarse aceptable ya que de acuerdo con otros trabajos puede alcanzar hasta el 25% del total de las mediciones (Oviatt *et al.*, 2001). La curva restante presentó un error estándar del 75%. Por otro lado, el coeficiente de determinación ( $r^2$ ) para todas las curvas presentó valores entre 0.94 y 0.99 para todos los experimentos. Estos indicadores estadísticos proporcionan al 95% de confianza la calidad de los parámetros fotosintéticos (tabla XIX) estimados a partir de las curvas P-E.

Tabla XIX. Parámetros fotosintéticos obtenidos a partir del ajuste de las curvas P-E para cada uno de los experimentos [ $P_m^B$  mgC (mgChla) $^{-1}$  h $^{-1}$ ;  $\alpha^B$  mgC (mgChla) $^{-1}$  h $^{-1}$ /μmol cuanta m $^{-2}$  s $^{-1}$ ;  $E_k$  μmol cuanta m $^{-2}$  s $^{-1}$ ;  $P_m$  mgC m $^{-3}$  h $^{-1}$ ]. Se presentan los valores de la suma de cuadrados del error (SSE) y del coeficiente de determinación ( $r^2$ ).

Estación	Profundidad (m)	Hora	$P_m^B$	$\alpha^B$	$E_k$	$P_m$	SSE	$r^2$
PPGY-02	0.5	13:30	6.4	0.016	401	200.83	3.19	0.97
	15	13:30	15.9	0.038	418	162.59	11.94	0.98
PPGY-06	0.5	17:45	1.3	0.005	262	27.04	0.32	0.94
	MaxChla (6.0)	17:45	1.3	0.004	328	71.10	0.19	0.96
PPGY-13	0.5	07:10	3.7	0.014	265	31.42	0.48	0.98
	MaxChla (8.0)	07:10	2.4	0.003	793	107.19	0.18	0.97
SM-04	0.5	12:20	2.4	0.004	639	61.36	0.11	0.98
	MaxChla (4.0)	12:20	1.7	0.003	553	78.51	0.06	0.99

Tanto el coeficiente de máxima utilización de luz ( $\alpha^B$ ) como la tasa de fotosíntesis máxima normalizada por clorofila ( $P_m^B$ ) presentaron variaciones de un orden de magnitud, entre 0.003 a 0.038 mgC (mgChla) $^{-1}$  h $^{-1}$ / μmol cuanta m $^{-2}$  s $^{-1}$  y entre 1.3 a 15.9 mgC (mgChla) $^{-1}$  h $^{-1}$ , respectivamente. Los valores más altos de ambos parámetros se presentaron en la estación PPGY-02, en superficie y a 15 metros. Las estaciones restantes presentaron valores muy similares en ambos parámetros.

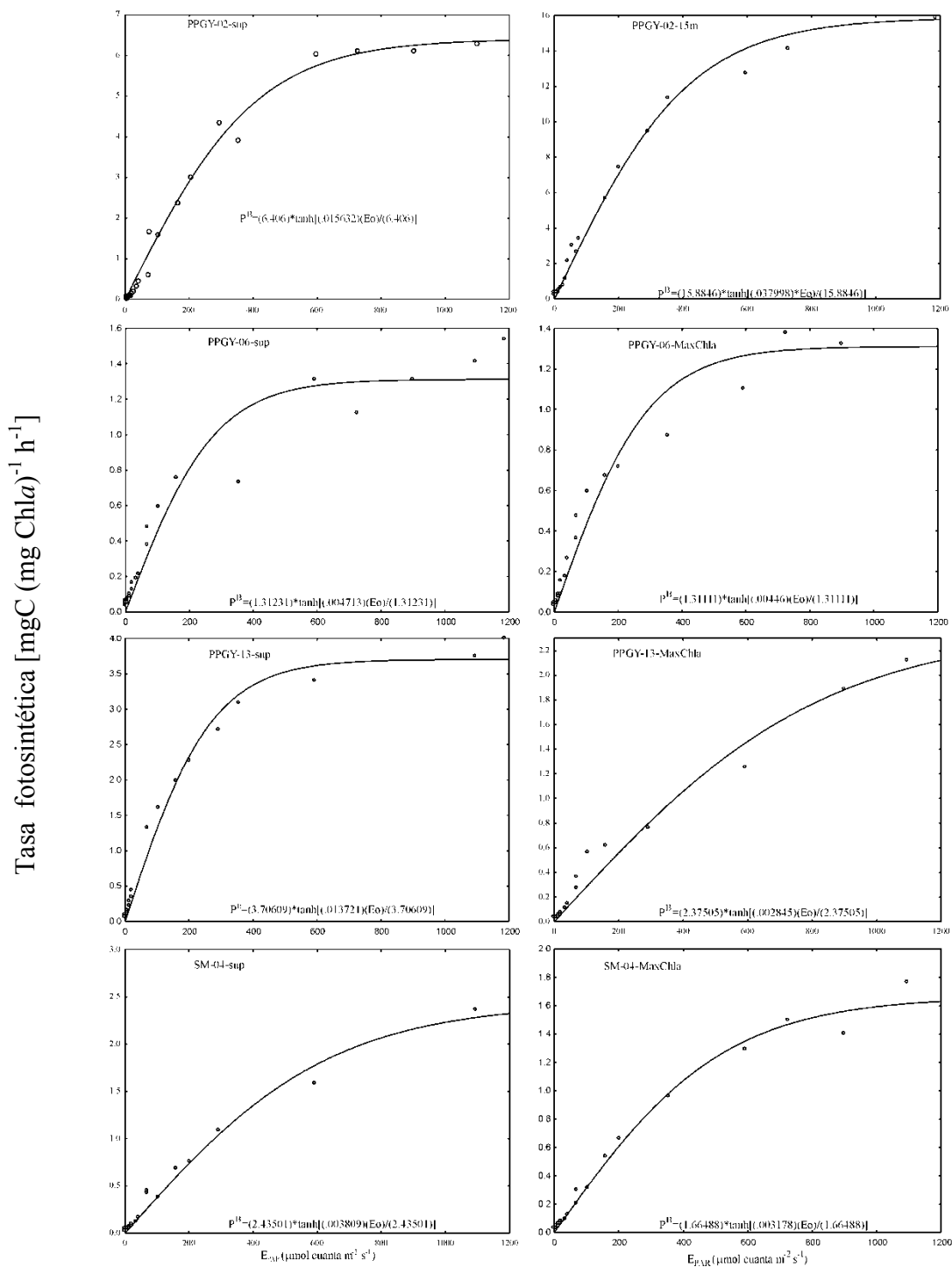


Figura 39. Relación Fotosíntesis-Irradiancia para los experimentos en las estaciones PPGY y SM los días 29 y 30 de junio. La producción primaria se ha normalizado por clorofila ( $P^B$ ). Note que las escalas son diferentes en el eje vertical.

No se presentó el efecto de fotoinhibición en ninguno de los experimentos, aun en los cuales la muestra fue la más profunda que provenía de bajas irradiancias. Sin embargo, en la estación PPGY-02 se presentaron valores de  $P_m^B$  con un amplio intervalo entre superficie y 15m. Los valores de  $E_k$  siempre estuvieron por arriba de 260 (promedio de  $457 \pm 189 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) sin importar la profundidad de muestreo.

Aunque la concentración de clorofila fue mayor en SM, los parámetros fotosintéticos variaron muy poco con respecto a todas las estaciones de PPGY, excepto PPGY-02 a 15 m que presentó los valores más altos de los parámetros fotosintéticos, con la más baja concentración de clorofila. Sin incluir a la estación PPGY-02 a 15 m, los datos de todos los experimentos de las curvas P-E fueron agrupados para obtener un ajuste general de los parámetros fotosintéticos (figura 40).

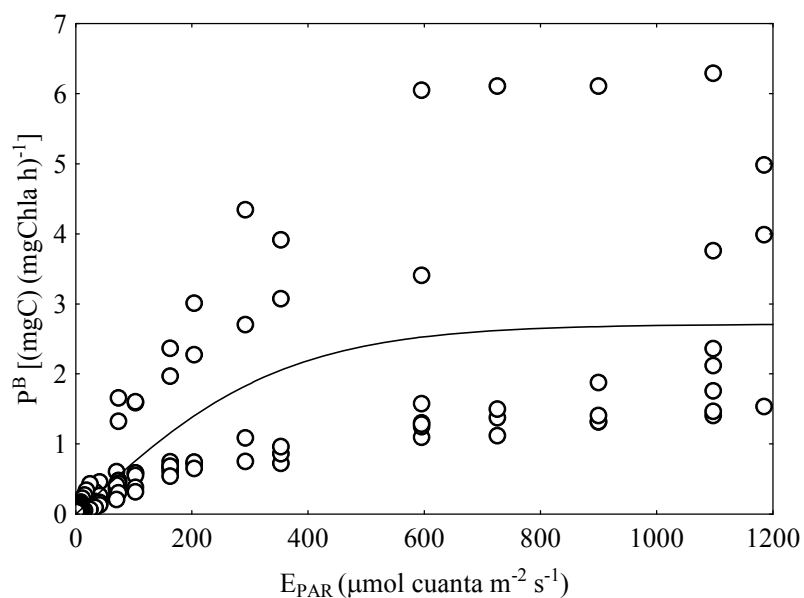


Figura 40. Relación Fotosíntesis-Irradiancia (P-E) para los datos agrupados de todos los experimentos, El ajuste de la curva no incluye a la estación PPGY-02 15m).

Los valores de  $P_m^B$ ,  $\alpha^B$  y  $E_k$  derivados del ajuste general (Fig. 40) fueron  $2.71 \text{ mgC (mgChla)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ,  $0.007 \text{ mgC (mgChla)}^{-1}/\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y  $387.14 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  respectivamente.  $P_m^B$  presentó correlación significativa con  $\alpha^B$  (figura 41). La regresión lineal entre estos parámetros fue;  $P_m^B = [0.3392 + (400.33) (\alpha^B)]$ , ( $r = 0.97$ ,  $n=8$ ,  $p<0.05$ ,



$\alpha=0.05$ ). La pendiente de la regresión entre  $P_m^B$  y  $\alpha^B$  proporciona otra forma de aproximar los valores promedio de  $E_k = 400 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (contra  $457 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$  obtenido a partir de los valores absolutos).

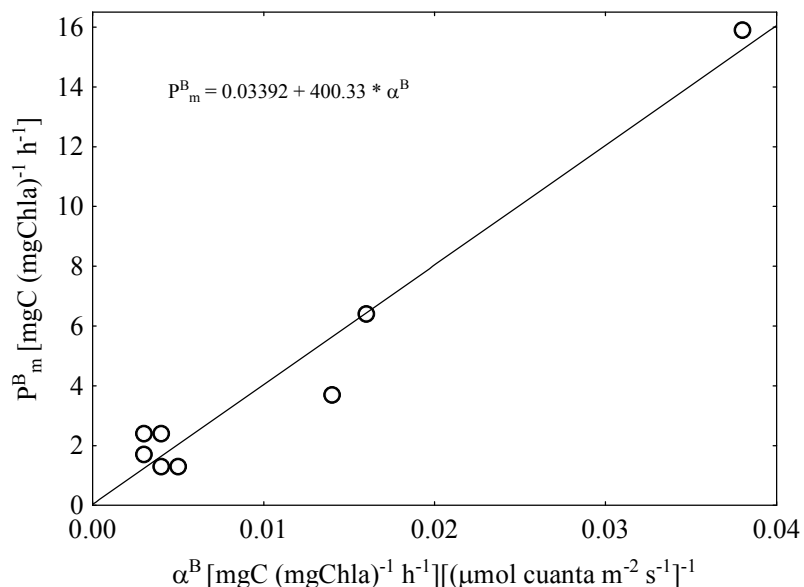


Figura 41. Relación entre  $P_m^B$  y  $\alpha^B$  para todos los experimentos, la línea continua es el ajuste de la regresión.

El intervalo de variación de los parámetros fotosintéticos en este estudio presentaron valores promedio de  $2.74 \text{ mgC (mgChla)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ,  $0.007 \text{ mgC (mgChla)}^{-1} / \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y  $463 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  para  $P_m^B$ ,  $\alpha^B$  y  $E_k$  respectivamente. Estos valores son muy cercanos a los obtenidos con el ajuste general de los datos.

Al comparar los valores de los parámetros fotosintéticos con trabajos previos en el área de estudio encontramos diferencias de hasta un orden de magnitud para  $P_m^B$  y  $\alpha^B$  con respecto a lo reportado por Valdez-Holguín *et al.* (1998) en la superficie de BTS, y por Montes-Hugo y Álvarez Borrego (2001) en la parte exterior del estero de Punta Banda (tabla XX). Sin embargo, esta diferencia es menor (una diferencia aproximada del 100% más altos para ambos parámetros) cuando se compara con lo reportado por los mismos autores para las aguas intermedias de la zona eufótica de la BTS y el interior del Estero de Punta Banda. Esta similitud puede estar asociada a que en el primer caso los experimentos se realizaron con muestras de fitoplancton adaptadas a baja irradiancia, mientras que para el interior del

Esteros la alta turbidez impide que las células del fitoplancton reciban altas irradiancias. De ser así, los resultados son comparables con los encontrados para el florecimiento de dinoflagelados ya que nuestros experimentos se realizaron con células obtenidas por debajo de 0.5m, donde se produce autosombreado por las altas abundancias de células en la superficie, impidiendo que a esas profundidades llegue alta irradiancia.

Tabla XX. Valores de  $P_m^B$  [ $\text{mgC} (\text{mgChla})^{-1} \text{h}^{-1}$ ] y  $\alpha^B$  [ $\text{mgC} (\text{mgChla})^{-1} / \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] reportados por diversos autores en el área de estudio y en otras regiones del océano durante el desarrollo de florecimientos de diferentes especies.

Evento / localidad	$P_m^B$	$\alpha^B$	Referencia
Aguas superficiales de la BTS	11.3	0.05	Valdez Holguín <i>et al.</i>
Aguas intermedias de la zona eufótica (BTS)	8.0	0.028	(1998).
Interior del Estero de Punta Banda	7.7	0.019	Montes-Hugo y
Parte externa del Estero de Punta Banda	14.6	0.036	Alvarez Borrego, (2001)
Florecimiento de <i>L. polyedrum</i> / California	4.2	0.076	Boczar <i>et al.</i> (1990)
Cultivos de <i>Gymnodinium galateanum</i>	3.1	0.008	Nielsen <i>et al.</i> (1996)
Cultivos de <i>Gyrodinium aureolum</i>	0.82		Nielsen (1992)
Comunidad del fitoplancton / Mediterraneo	2.24 - 3.60	0.0078 - 0.001	Morán y Estrada, (2001)
Florecimiento de diatomeas / Narraganset	3.4 - 5.5	0.07-0.17	Oviatt (2002)

La comparación de nuestros resultados con los valores de  $P_m^B$  reportados por diversos autores (Boczar *et al.*, 1990; Nielsen, 1992, 1996) durante el desarrollo de florecimientos o cultivos de dinoflagelados muestran gran similitud, al igual que los florecimientos de otras especies de fitoplancton (Moran y Estrada, 2001; Oviatt, 2001). Sin embargo para el caso de  $\alpha^B$  hay una gran diferencia con el valor reportado por Boczar *et al.* (1990).

De acuerdo con Geider *et al.* (1997), en cultivos experimentales el valor de  $P_m^B$  es explicado por lo menos en un 75% por la irradiancia a la cual están adaptadas las células, mientras que  $\alpha^B$  presenta poca dependencia de la irradiancia de crecimiento, y cuando la máxima utilización de luz disminuye indica la reducción en la eficiencia cuántica ( $\phi_{\text{max}}$ ). Estas observaciones aplicadas a los resultados de este trabajo sugieren que las células provenientes del máximo de clorofila tienen una eficiencia cuántica menor que las de capas superficiales y en consecuencia los valores de  $\alpha^B$  dependen del tipo de células y no de la irradiancia.

A partir de los parámetros fotosintéticos promedio obtenidos de la curva general de los experimentos P-E, se estimó la tasa de crecimiento máxima ( $\mu_{\max}$ ) *in situ* para la comunidad de los dinoflagelados en las profundidades de donde se recolectó la muestra durante el florecimiento. Para ello se utilizó la relación empírica (ecuación 11) propuesta por Arin *et al.* (2002).

$$\mu_{\max} = \ln [1 + (Fp_d * P_m^B / C:Chla)] \quad (11)$$

donde,  $Fp_d$  es el fotoperiodo diario en horas, y C:Chla es la razón Carbono:Clorofila *a* para la comunidad del fitoplancton.

Para efectos del cálculo se consideró  $Fp_d = 14.1$  hrs por ser este el valor promedio de las horas de luz en el mes de junio en la BTS. Se consideró la razón C:Chla = 36 por ser este un promedio obtenido de los valores reportados por diversos autores para la comunidad de dinoflagelados (Chan, 1980; Falkowsky *et al.*, 1985; Langdon, 1987; Cullen, 1988; Tang y Peters, 1995; Tang, 1996; Geider *et al.*, 1997; Arin *et al.*, 2002). Los resultados del cálculo indican que  $\mu_{\max} = \ln [1 + (14.1 \text{ h d}^{-1} * 2.71 \text{ mgC (mgChla)}^{-1} \text{ h}^{-1} / 36 \text{ mgC (mgChla)}^{-1})]$ , de donde:  $\mu_{\max} = 0.72 \text{ d}^{-1}$ .

Este resultado es comparable con los valores obtenidos para *L. polyedrum* en los cultivos que se realizaron en este trabajo a 20 °C y 100  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , donde la  $\mu_{\max}$  fue de 0.74  $\text{d}^{-1}$ . Esto sugiere que la comunidad de dinoflagelados tiene la capacidad de mantener tasas de crecimiento relativamente altas aun cuando en la parte superficial de la columna de agua (0-5 m) se presenten fuertes gradientes de irradiancia y concentraciones de nutrientes que no explican las altas biomásas. Esta tasa de crecimiento le permitiría entonces duplicar su población en la zona eufótica en aproximadamente 36 h, sin considerar las pérdidas por pastoreo del zooplancton, lisis viral y bacteriana, entre otras.

La variación diurna del periodo de luz en la BTS y su relación con la fotosíntesis en la zona eufótica fue similar al gradiente lumínico de los experimentos P-E y por lo tanto estos últimos son comparables con la variación en las tasas fotosintéticas *in situ*. Por lo tanto, aunque  $P_m^B$  y  $\alpha^B$  varían con la hora del día y la profundidad, estos parámetros se mantuvieron en un valor que permitió a los dinoflagelados sostener altas tasas de crecimiento durante los florecimientos, para lo cual también contribuye la estrategia de *L.*

*polyedrum* de realizar la migración vertical durante la obscuridad e incorporar nutrientes de mayores profundidades.

Utilizando la ecuación 11 se calculó la  $\mu_{\max}$  para cada una de las profundidades de los experimentos (tabla XXI).

Tabla XXI. Valores de la tasa de crecimiento máximo para la comunidad de dinoflagelados en diferentes profundidades y localización durante el florecimiento en condiciones naturales.

Estación	PPGY-02		PPGY-06		PPGY-13		SM04	
Profundidad	Superf.	15 m	Superf.	MaxChla	Superf.	MaxChla	Superf.	MaxChla
$\mu_{\max}$	1.25	1.98	0.41	0.41	0.89	0.66	0.66	0.51

La respuesta de los dinoflagelados está entonces asociada a la presencia de células con bajos valores de la razón la razón C:Chla en aguas subsuperficiales, lo cual de acuerdo con Langdon (1987) es una característica de las especies fitoplanctónicas que presentan altas eficiencias de crecimiento en bajas irradiancias. Lo anterior es consistente con lo reportado por y Latasa *et al.* (1992), quienes en trabajos independientes documentaron que los bajos valores de la relación C:Chla en profundidades mayores a 30 m de la región mediterránea es consecuencia de la alta concentración de clorofila por unidad celular debido a la fotoadaptación.

#### IV.4.3. Conclusiones

En la mayoría de las estaciones las tasas de crecimiento de los dinoflagelados disminuyeron con la profundidad lo cual puede ser el resultado de la disminución en la irradiancia.

El tiempo promedio de duplicación de la población de *L. polyedrum* durante los florecimientos en la BTS es de aproximadamente 36 h, sin considerar las pérdidas celulares por pastoreo, lisis celular y bacteriana.

La comunidad de dinoflagelados durante los florecimientos tiene valores altos de los parámetros fotosintéticos  $P_m^B$  y  $\alpha^B$  que aunado a la estrategia de migración vertical que posee *L. polyedrum*, son factores clave para mantener altas biomásas fitoplanctónicas, que no podrían sostenerse por periodos tan prolongados con las bajas concentraciones de nutrientes en la columna de agua por arriba de la isoterma de los 14 °C.

## Capítulo V

---

### Discusión General

---

#### **V.1. Factores que influyen en el desarrollo de los florecimientos de dinoflagelados en la Bahía de Todos Santos.**

Para describir las características ecofisiológicas de los florecimientos en la BTS se propone un modelo partiendo de la hipótesis de que es posible describir la dinámica de las poblaciones de los dinoflagelados en un ambiente cambiante como el de la BTS”, lo cual puede lograrse si se analizan las respuestas de cada una de las fases del ciclo de vida de las células ante los cambios de algunas de las variables ambientales que intervienen en su desarrollo. De acuerdo a los resultados de cada uno de los capítulos de esta tesis se obtiene que el desarrollo de los FANs es multifactorial, pero es factible delimitar los principales factores separándolos como sigue:

- a) Físicos: temperatura, fotoperiodo e intensidad de la irradiancia, precipitación pluvial, estratificación, dirección e intensidad del viento, advección horizontal de agua de surgencias costeras.
- b) Químicos: concentración de nutrientes inorgánicos disueltos; fosfatos (DIP) y nitritos+nitratos (DIN).
- c) Biológicos: Especies presentes, ciclo de vida de cada especie, tamaño del inoculo en forma de quistes o células vegetativas, hábitos alimenticios (autótrofos, mixótrofos, heterótrofos), ingreso de otras especies hacia la bahía, tasas de crecimiento y habilidad de desplazamiento en la vertical (HDV).

Los principales factores que influyen en el crecimiento y desarrollo de los florecimientos se presentan en la figura 42. Bajo determinadas circunstancias el efecto de los diferentes factores es acumulativo y su interacción sinérgica puede conducir al desarrollo de florecimientos de gran magnitud en las escalas espacial y temporal.

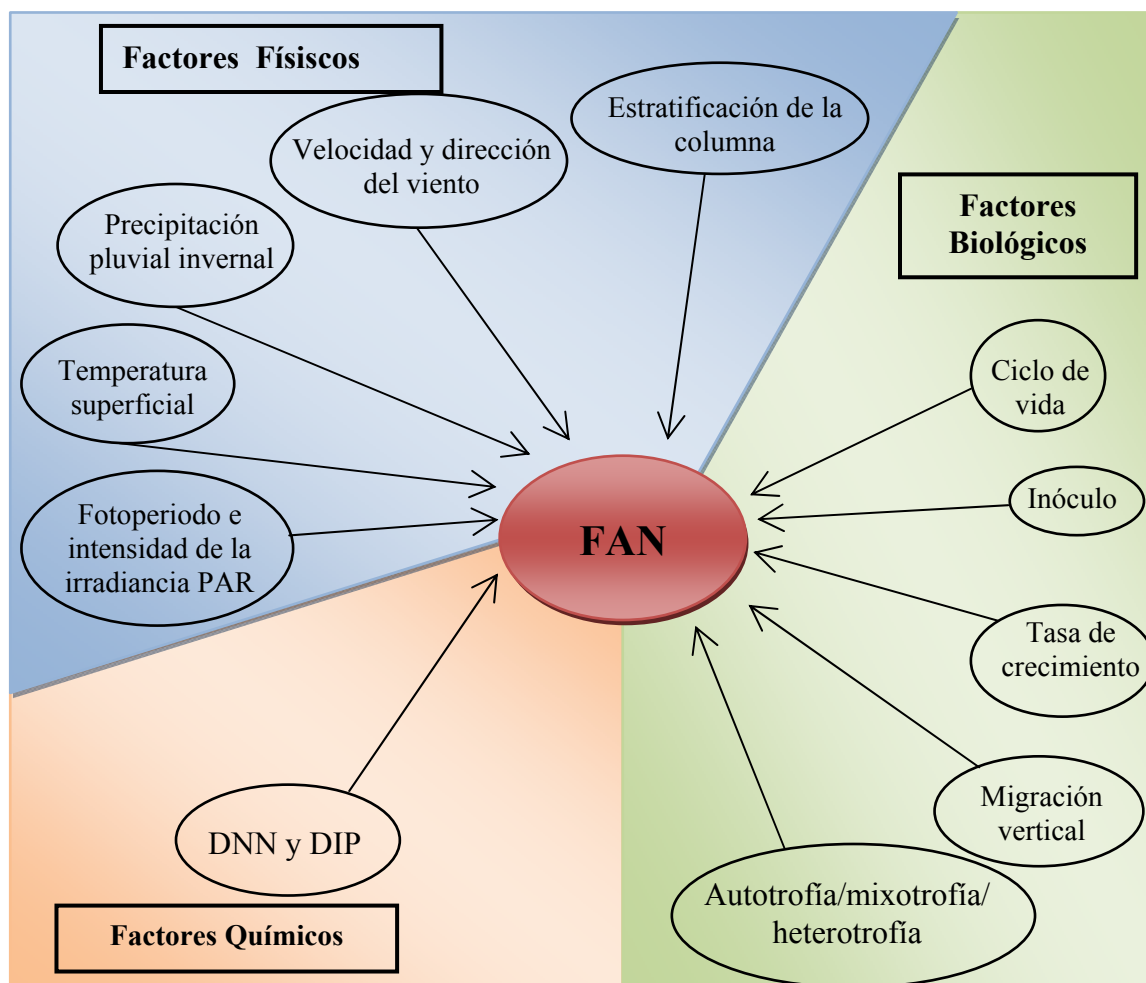


Figura 42.- Principales factores que influyen el desarrollo de los FANs de dinoflagelados en la BTS.

### V.1.1. Factores Físicos

La comunidad de dinoflagelados en la BTS incluye por lo menos 114 especies (anexo III) de las cuales 15 pueden representar riesgos potenciales al ecosistema (tabla V). La habilidad de estas especies para aprovechar los recursos disponibles para su crecimiento y reproducción se debe en parte a su estrategia oportunista para aprovechar los diferentes ambientes. Los principales factores físicos que afectan los florecimientos masivos de algunas de estas especies son:

#### V.1.1.1. Temperatura

La temperatura es uno de los factores más importantes que determinan el desarrollo de los florecimientos de dinoflagelados en la BTS. Las diferentes especies de dinoflagelados que forman parte de la comunidad del fitoplancton pueden sobrevivir en intervalos específicos de temperatura superficial. La BTS presenta un amplio intervalo de temperatura superficial, desde 12 °C en invierno hasta 24 °C en verano. Durante primavera y verano los florecimientos de dinoflagelados se ven favorecidos por la temperatura que presenta un intervalo entre 15 °C y 24 °C (Figs. 5 y 6). Cuando la temperatura es ~17 °C pueden presentarse florecimientos episódicos de *P. gracile*, *P. micans*, *Ceratium furca*, *C. dens*, *C. fusus* y *C. divaricatum*. Este valor de 17 °C se ubica por debajo de la temperatura óptima reportada para *C. furca* y *C. fusus* en la Bahía de Sagami, Japón donde Baek *et al.* (2008) encontraron que las máximas tasas de crecimiento para estas especies se presentan cuando la temperatura se encuentra en el intervalo entre 20 °C a 24 °C. Sin embargo, *C. furca* puede florecer en un intervalo más amplio, desde los 18 °C hasta los 28 °C (Baek, *et al.*, 2006).

La composición por especies en la comunidad del fitoplancton puede cambiar con el incremento en la temperatura. De acuerdo a los resultados de este trabajo cuando la temperatura superficial se encuentra en el intervalo entre 17 °C y 22.5°C, *L. polyedrum* puede ser la especie dominante. Esto confirma que es la ventana térmica óptima para el desarrollo de esta especie en la BTS, coincidiendo con reportes previos (Peña-Manjarrez *et al.*, 2001). Cuando la temperatura superficial es <15°C se presentaron florecimientos de diatomeas formadoras de cadenas (anexo IV), algunas de las cuales se han reportado como responsables de impactos negativos en el ecosistema de diferentes regiones costeras (tabla VI). Cuando la temperatura es >24 °C, lo cual ocurre eventualmente al final de verano por disminución de las surgencias costeras y la influencia de agua con características del Pacífico Central (Goericke *et al.*, 2005), se pueden desarrollar especies cocales o pequeñas flageladas que generalmente pasan inadvertidas en la composición fitoplanctónica total. Por lo tanto, se concluye que en general los florecimientos de dinoflagelados dentro de la BTS sólo se desarrollan en el intervalo de temperatura superficial comprendido entre 15°C y 24°C (abril-septiembre).

Los diferentes escenarios térmicos en la superficie de la BTS son influenciados por procesos físicos locales y de mesoescala principalmente asociados a variaciones en el régimen de vientos y de surgencias, que determinan la advección horizontal y vertical de agua con diferentes características térmicas. Durante el período en el que se realizó este trabajo (2002-2005) todos los años presentaron diferentes características en la Corriente de California (Venrick *et al.*, 2004; Goericke *et al.*, 2004, 2005; Peterson *et al.*, 2006), por lo cual es difícil intentar establecer un escenario único o de referencia para la BTS.

#### V.1.1.2. Fotoperiodo e intensidad de la irradiancia

Diferentes trabajos en zonas templadas del océano mundial reportan la importancia que tiene la luz en el desarrollo de las comunidades del fitoplancton (Margalef, 1978; Falkowsky *et al.*, 1985). Los efectos pueden ser extremos causando la destrucción fotoquímica del aparato fotosintético de las células por exceso de irradiancia, o una disminución de la fotosíntesis por insuficiencia de energía radiante para realizar las funciones básicas (Blankenship, 2002).

Por su ubicación latitudinal la BTS puede recibir desde 10 horas de luz durante el invierno hasta un máximo de ~14.1 horas en el verano (Fig. 21). Los florecimientos de dinoflagelados siempre inician a finales de marzo o principios de abril, cuando en la BTS se tienen más de 12 horas de luz. Las mayores abundancias de dinoflagelados se registran cuando las horas de luz fueron máximas en el período de mayo a julio, coincidiendo con la ventana térmica óptima para el crecimiento de *L. polyedrum* (17 °C a 22.5 °C). El decaimiento de estos FANs ocurre cuando el fotoperiodo tiene una razón Luz:Oscuridad <1.

La irradiancia PAR sobre la superficie de la BTS presenta valores promedio entre 500 a 800  $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  durante primavera-verano (Fig. 22), con valores máximos de hasta 2100  $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en los días despejados de verano. Estas altas irradiancias podrían ser fotoinhibitorias para los dinoflagelados presentes en la superficie. Sin embargo, la combinación de la componente física representada por la absorción y esparcimiento de la energía radiante en los primeros centímetros por parte del agua y partículas de acuerdo a la ecuación 10 (Kirk, 1980), y la componente biológica representada tanto por la habilidad de



los dinoflagelados para desplazarse a una profundidad donde la irradiancia que reciben sea óptima, como por la velocidad de su respuesta fisiológica para implementar los mecanismos de fotoprotección (NPQ: síntesis de pigmentos, regulación del gradiente de protones, disipación térmica) inherentes a cada especie, son en conjunto los factores que de forma sinérgica facilitan el desarrollo de los FA.

Durante los florecimientos más intensos de *L. polyedrum* la zona eufótica se redujo a una profundidad máxima de 9 m, y la mayor concentración de células se desplazó a profundidades entre 0.5 y 6 m donde las células recibieron una irradiancia entre 80 y 120  $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Esta irradiancia parece ser el intervalo óptimo para el crecimiento de esta especie, lo cual se relacionó con los experimentos de laboratorio, donde la máxima tasa de crecimiento de  $0.74 \text{ d}^{-1}$  se presentó cuando las células fueron expuestas a  $100 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y  $20 \text{ }^\circ\text{C}$ .

#### V.1.1.3. *Precipitación pluvial invernal*

En diferentes trabajos se ha documentado la contribución de la precipitación pluvial en el enriquecimiento por nutrientes (DIP y DIN) a la superficie del mar, ya sea por disolución de partículas de la atmósfera (Bartoli *et al.*, 2005; Malej *et al.*, 1997) o por el arrastre de los ríos y arroyos (Horner *et al.*, 1997). En nuestra área de trabajo no se han realizado estudios que relacionen la intensidad de la precipitación pluvial con la ocurrencia de los florecimientos. Sólo algunos autores han comentado sobre la posible relación de intensas lluvias inusuales en la región de California con los FANs de *L. polyedrum* (Horner *et al.*, 1997; Gregorio y Pieper, 2000).

En este trabajo se mostró una correlación con un corrimiento de 3 a 5 meses entre la intensidad de la precipitación pluvial durante el otoño-invierno y la intensidad de los florecimientos de *L. polyedrum* que regularmente inician en el mes de abril posterior a la época de lluvias (Fig. 20).

No se observó una variación importante entre las concentraciones superficiales de DIN y DIP durante las precipitaciones más intensas registradas a finales de 2004 y principios de 2005, las cuales precedieron al florecimiento de mayor duración en los registros de FANs en el área de la Ensenada del Sur de California desde 1900 (Allen, 1928, 1941; Abbott y

Albee, 1967; Sweeney, 1975; Horner *et al.*, 1997; Gregorio y Pieper, 2000). Sin embargo, es posible que el agua de lluvia a través de los arroyos contribuya con el aporte de sustancias húmicas hacia puntos bien localizados en las márgenes de la BTS. Estas sustancias orgánicas de alto peso molecular (500-5000 g at<sup>-1</sup>) pueden depositarse en forma particulada sobre los sedimentos de la BTS y resistir la degradación microbiana (Rand *et al.*, 1995). De ser posible este escenario, podemos plantear la hipótesis de que estas sustancias permanecen asociadas a los sedimentos hasta que son resuspendidos por algún proceso mecánico, facilitando así su disolución en la columna de agua como ácidos húmicos o permaneciendo en forma particulada como ácidos fúlvicos y húmin.

De acuerdo con trabajos realizados en áreas costeras de Brasil y Puerto Rico, la presencia de sustancias húmicas en los sedimentos tiene efectos variables sobre el fitoplancton, favoreciendo el crecimiento heterotrófico y mixotrófico de ciertas especies de dinoflagelados e inhibiendo a otras (Cooksey y Cooksey, 1978). Se ha demostrado que la fracción húmica de bajo peso molecular estimula el crecimiento de *Pyrodinium bahamense* (Prakash, 1971). El posible efecto fisiológico de estas sustancias se ha atribuido a su capacidad de formar compuestos quelados con el hierro poniéndolo a disposición para ser asimilado por las microalgas y no como fuente primaria de carbono. Lo anterior lleva a plantear las siguientes preguntas: ¿Estas sustancias pueden ser utilizadas por los dinoflagelados de la BTS en sus funciones básicas de crecimiento y reproducción?, ¿Cuáles son los procesos que la célula realiza para aprovechar estas sustancias?, ¿Cuál es la ruta metabólica que siguen?. En este trabajo no se cuenta con la información para responder a estas preguntas.

#### V.1.1.4. Viento y estratificación.

Con frecuencia las condiciones atmosféricas y oceanográficas son los factores que preceden a los cambios biológicos que conducen directamente al desarrollo de un florecimiento (Kjørbe, 1993; Ikeda, 2003). Se ha sugerido (Yanagi, 1982) que la convección vertical y mezcla inducidas por fuertes vientos pueden contribuir al aporte de nutrientes hacia la superficie de la columna de agua, lo cual posiblemente es un “disparador” de los florecimientos. En Bahía Concepción, B.C.S. después del relajamiento de los vientos del

NW se inicia un periodo de estratificación de la columna de agua en el cual se incrementan las concentraciones de DIN y DIP por debajo de los 20 m generando un incremento en la concentración de clorofila subsuperficial (Lopez-Cortés *et al.*, 2003). También se ha reportado que la surgencia de agua rica en nutrientes y bajo contenido de oxígeno es una respuesta a los fuertes vientos del norte en el mar de Harima (Nakata, 1988), induciendo las condiciones para el desarrollo de los florecimientos.

El análisis de componentes principales (Fig. 30) realizado en el capítulo III, mostró que dentro de la BTS el viento es uno de los factores que contribuyen a explicar la varianza de los florecimientos. La contribución de esta variable para explicar la ocurrencia de los FANs se asoció a las componentes de velocidad y dirección del viento.

En la BTS durante este estudio se registraron vientos dominantes del NW durante la mayor parte del año con velocidades promedio de  $5.0 \text{ m s}^{-1}$ . Los vientos más intensos se presentaron durante finales de invierno y principios de primavera con velocidades promedio mensuales de hasta  $5.7 \text{ m s}^{-1}$  (Fig. 17). Estos vientos están asociados a las surgencias costeras presentes en la región y pueden tener un efecto en la inducción del inicio del florecimiento de primavera.

Estas condiciones del viento promovieron la mezcla dentro de la BTS con la consecuente resuspensión de los quistes de dinoflagelados de las especies presentes (Fig. 5). Después de los fuertes vientos se presentó un periodo de calma en el cual los vientos disminuyen a velocidades  $\leq 4 \text{ m s}^{-1}$ . Estas condiciones pueden permanecer por periodos variables de 3 a 5 días. Entonces la combinación de las condiciones de luz y temperatura y el inicio de la estratificación de la columna de agua en los primeros 20 metros, promueven que los dinoflagelados obtengan un ambiente adecuado para su desarrollo.

Estas características de vientos variables con alternancia en sus intensidades se mantuvieron durante los periodos de primavera y verano de cada año, promoviendo cambios anuales e interanuales en la estructura de la columna de agua de manera similar a lo descrito para Bahía Concepción, B.C.S. (López-Cortés *et al.*, 2003). La mayoría de los florecimientos se registraron cuando la rapidez del viento fue moderada, con intensidades entre  $4.0$  y  $5.7 \text{ m s}^{-1}$ , ya que cuando el viento fue mayor a  $5.7 \text{ m s}^{-1}$  los florecimientos se dispersaron y eventualmente desaparecieron.

La segunda contribución de estos vientos ocurre cuando ya existe un florecimiento dentro de la BTS. Entonces los vientos moderados del oeste-suroeste que permanecen por 4 a 5 días generan disipación “momentánea” del florecimiento, pero posteriormente se presenta un incremento en las abundancias celulares de los dinoflagelados. Sobre el mecanismo que subyace en este proceso sugiere que los vientos con esa componente generan el apilamiento de agua en la franja costera lo cual aumenta su tiempo de residencia en la BTS. Este proceso permite que los dinoflagelados dispongan de mayor tiempo para responder a las condiciones de altos nutrientes de forma análoga a lo que ocurre en los cultivos estacionarios de laboratorio, realizando además las migraciones verticales para adquirir nutrientes subsuperficiales y ayudar al mantenimiento del florecimiento durante el verano. Esta podría ser una forma similar a lo que se ha reportado para el área de la Corriente de Benguela donde los FANs de dinoflagelados de las especies *Alexandrium catenella*, *Ceratium furca*, *Dinophysis acuminata*, *Prorocentrum micans* y *Scropsiella trochoidea* están asociados a la relajación de la surgencia costera o con el hundimiento de agua (Pitcher *et al.*, 1998).

En ecología del fitoplancton es una idea generalizada el hecho de que la alta turbulencia en la columna de agua afecta negativamente la fisiología de los dinoflagelados (Margalef, 1978; 1997; Estrada y Berdalet, 1997; Hallegraeff *et al.*, 1995). En este trabajo se encontró que los vientos moderados con velocidades  $<5 \text{ m s}^{-1}$  no son un obstáculo para el desarrollo de los FANs de *L. polyedrum* en la BTS. Esto es consistente con lo reportado por Smayda (2000; 2002) quien encontró que en la región de Benguela, la turbulencia media puede tener una influencia positiva en el desarrollo de los florecimientos de dinoflagelados como *Prorocentrum micans* y *Gymnodinium* sp.

Para *L. polyedrum* se ha encontrado una relación funcional entre la intensidad de la turbulencia y la tasa de división celular (Sullivan y Swift, 2003). Esta relación funcional es similar a la que se presenta entre la tasa fotosintética del fitoplancton y la intensidad de luz. La tasa de división celular se incrementa linealmente desde 0.35 hasta  $0.5 \text{ d}^{-1}$  con el incremento en la turbulencia de  $10^{-8}$  a  $10^{-4} \text{ m}^2 \text{ s}^{-3}$ , después del cual hay un fuerte decaimiento (Sullivan y Swift, 2003). En estudios de laboratorio se ha encontrado que la división celular en *L. polyedrum* se reduce cuando la intensidad turbulenta alcanza  $\sim 10^{-3} \text{ m}^2$

$s^{-3}$ . Esta es una turbulencia alta, cercana al límite superior de las intensidades turbulentas generadas en el océano por el rompimiento de una ola (Gargett, 1997). Aún con estas altas turbulencias se ha encontrado que la división celular continúa a una tasa de  $\sim 0.2 d^{-1}$ , pero a mayor turbulencia la división celular es totalmente inhibida (Gargett, 1997; Thomas y Gibson, 1990).

Por otro lado, extrapolando los resultados de laboratorio, varios autores sostienen la hipótesis de que los florecimientos de *L. polyedrum* son afectados negativamente por la turbulencia de pequeña escala cuando el viento forza la energía turbulenta hacia la capa de mezcla generando intensidades turbulentas “ecológicas” fuera de las características fisiológicas de esta especie (Juhl *et al.*, 2001).

Considerando lo anterior y de acuerdo con nuestras observaciones en cuatro años de florecimientos en la BTS, podemos proponer que *L. polyedrum* se clasifica como una especie de dinoflagelado del tipo V, que de acuerdo con Smayda y Reynolds (2000), son especies que florecen durante periodos poco turbulentos después del relajamiento de la surgencia costera.

La estratificación térmica en la BTS durante invierno es muy débil y los vientos en ese periodo tiene la intensidad suficiente para promover el desarrollo de la surgencia costera, pero el relajamiento de los vientos en abril promueve el inicio de una estratificación que en verano alcanza su máximo y está delimitada por una termoclina ubicada a una profundidad  $\leq 25$  m (Fig. 7). En esas condiciones la zona eufótica es relativamente profunda con el 1% de luz por debajo de los 20 m (Fig. 33). Es en estas aéreas donde generalmente inician los florecimientos durante periodos menos turbulentos. La estratificación confiere ventaja a los dinoflagelados sobre las diatomeas en términos de la capacidad de migrar para desplazarse en la vertical para asimilar nutrientes por debajo de la termoclina durante la noche, principalmente nitrogenados (Dortch y Maske, 1982) y fósforo (Watanabe *et al.* 1991), y obtener energía luminosa durante el día en las capas superficiales, con concentraciones bajas de nutrientes e irradiancias óptimas, que permiten el proceso fotosintético. Estas observaciones son consistentes con lo reportado por Eppley y Harrison (1975) en las costas de California.

La combinación del viento y la turbulencia moderados, junto con la capacidad de migración vertical de *L. polyedrum* es uno de los factores clave en el éxito de esta especie para dominar los florecimientos de primavera-verano en la BTS. Si consideramos que la tasa de división celular en el límite de su tolerancia máxima a la turbulencia disminuye a  $\sim 0.2 \text{ d}^{-1}$  como lo reportaron Thomas y Gibson (1990), tendremos una disminución del 73% con respecto a la  $\mu_{\text{max}}=0.74 \text{ d}^{-1}$  obtenida en los cultivos de laboratorio (Fig. 32, tabla XIII) y estimaciones de campo (Ec. 11). Estas estimaciones sugieren que aun en condiciones de turbulencia moderada *L. polyedrum* crece a una tasa mayor (58%) que las otras especies de dinoflagelados con los cuales comparte el nicho dentro de la BTS.

El florecimiento de mayor intensidad y duración en el período de estudio se presentó en el año 2005, después de intensos vientos en marzo y principios de abril con velocidad promedio de  $5.65 \text{ m s}^{-1}$ . Después de ese periodo el viento disminuyó a velocidades promedio de  $5.13 \text{ m s}^{-1}$  hasta septiembre de ese año, contribuyendo a mantener el florecimiento durante todo el periodo primavera-verano. Durante los años 2002 y 2003, los florecimientos también se registraron con velocidades del viento en el orden de  $4.7$  a  $5.2 \text{ m s}^{-1}$ . En el año 2004 se registraron vientos consistentemente altos en el periodo abril-junio con velocidades promedio de  $5.71 \text{ m s}^{-1}$  y durante ese periodo se mantuvo el florecimiento de dinoflagelados.

En el análisis de componentes principales (tabla IX y Fig. 30), la dirección del viento forma parte del primer componente que contribuye a explicar el 39 % de la varianza de los florecimientos. Se encontró que la distribución de las frecuencias de los florecimientos de dinoflagelados en la BTS con relación a las velocidades del viento (Fig. 17) presentaron correlación significativa para todos los años ( $r^2=0.81$ ,  $\alpha=95\%$ ,  $p<0.005$ ), lo cual sugiere que la velocidad del viento es una componente importante en la formación y mantenimiento de los florecimientos en la BTS.

Se propone la hipótesis de que los florecimientos de *L. polyedrum* en la BTS son favorecidos por la turbulencia moderada. Sin embargo, para discernir sobre este paradigma de la turbulencia en los florecimientos de dinoflagelados en la BTS, es necesario realizar investigaciones de campo y laboratorio para conocer los efectos de la turbulencia en las mismas escalas que las respuestas fisiológicas de los grupos de dinoflagelados.

### ***V.1.2. Factores químicos***

Todas las especies del fitoplancton, incluyendo a los dinoflagelados, requieren de materiales exógenos para producir su biomasa. Como autótrofos requieren de elementos nutritivos en formas reducidas u oxidadas. Como heterótrofos requieren compuestos orgánicos para la síntesis anabólica de la biomasa y para producir energía que ayude a las reacciones catabólicas (Sleigh, 2000).

#### *V.1.2.1. Disponibilidad de nutrientes inorgánicos disueltos*

Como lo muestran las concentraciones de nutrientes inorgánicos disueltos (Fig. 24) en forma de nitritos+nitratos (DIN) y ortofosfatos (DIP), así como el índice de eutroficación por nutrientes (IEN) (tabla III y anexo I), la BTS presentó características predominantemente mesotróficas para el DIN y el DIP. Estas condiciones pueden ser una de las principales causas de la recurrencia de los florecimientos de dinoflagelados en la BTS. De acuerdo con los resultados del análisis de regresión múltiple (tabla VII), las concentraciones superficiales de DIN con un promedio general de 3.10  $\mu\text{M}$  en la bahía no tuvieron una influencia significativa en la variabilidad de la ocurrencia de los FANs. Sin embargo, DIP con una concentración promedio de 0.83  $\mu\text{M}$ , tuvo una contribución significativa ( $r^2 = 0.55$ ,  $\alpha = 0.05$ ,  $p < 0.001$ ,  $n=540$ ) en la variabilidad de los FANs.

Las concentraciones promedio de DIP y DIN que se registraron en la bahía no representan condiciones limitantes para el desarrollo del proceso fotosintético de los dinoflagelados, ya que de acuerdo a Smith (1998) y Wu *et al.* (2000) se encuentran por arriba de los requerimientos fisiológicos de este grupo. Sin embargo, como contraparte, un balance de masas muestra que la concentración superficial de DIN no es suficiente para sostener las altas biomásas en términos de abundancias celulares y concentraciones de Chl $a$  que se registran durante los FANs en la BTS. Por ejemplo, durante un FAN la concentración de Chl $a$  puede variar entre 20 a 200 mg Chl $a$   $\text{m}^{-3}$ . Normalmente estas altas concentraciones se registraron a mediados de primavera y durante el verano cuando las concentraciones promedio de DIN se encontraron en el intervalo entre 2 a 10  $\mu\text{M}$  (Fig. 24). Si consideramos una razón de conversión de 1  $\mu\text{M}$  de N:1 mg Chl $a$   $\text{m}^{-3}$  (Yin *et al.*, 2000), entonces las

máximas concentraciones de DIN en el agua superficial de la bahía no fueron suficientes para sostener la biomasa de dinoflagelados durante un florecimiento.

Por otro lado, las concentraciones superficiales promedio de DIP fueron  $<1 \mu\text{M}$  en todas las localidades de la BTS (Fig. 24), con valores promedio máximos de  $1.3 \mu\text{M}$  influenciadas por la contribución de las descargas orgánicas en algunas localidades como AG. Si consideramos que  $1 \mu\text{M}$  de DIP puede producir una biomasa de  $16 \text{ mg Chl}a \text{ m}^{-3}$  (Anderson, 1997), esta estimación sugiere que el DIP puede ser el nutriente menos limitante en el desarrollo de los FANs dentro de la BTS, lo cual es consistente con los resultados del análisis de regresión y de componentes principales de este trabajo. De forma similar, en la bahía de Hong Kong se ha demostrado que el fósforo es el nutriente que controla los florecimientos de fitoplancton en zonas estuarinas (Yin *et al.*, 2000).

En este escenario, algunas preguntas clave son: ¿Cuál es el origen de los nutrientes que ayudan a soportar las altas biombras?, ¿la condición mesotrófica de la BTS tiene alguna influencia en el incremento de los florecimientos?

La primera respuesta es que para mantener el florecimiento con bajas concentraciones de nutrientes en la superficie un factor clave es la capacidad de migración vertical de los dinoflagelados durante la noche hacia profundidades por debajo de la termoclina (Fig. 35), donde “adquieren nutrientes” y posteriormente obtienen energía luminosa en capas superficiales durante las horas de luz.

Sobre el origen de estos nutrientes se sugieren tres procesos; a) Remineralización de la materia orgánica por actividad microbiana bentónica local, b) Acumulación de moléculas orgánicas de alto peso molecular disueltas y particuladas con propiedades quelantes que son aportadas por descargas orgánicas y transporte pluvial que permanecen asociadas a los sedimentos finos de la BTS.

Para la segunda respuesta es necesario notar que de acuerdo con Minobe (1999), en 1995 se registró un cambio en el régimen hidroclimático de la región, a partir de entonces la oscilación decenal del pacífico (PDO) ha presentado anomalía negativa. Esto sugiere que independientemente de las oscilaciones “normales” en los procesos de mesoescala como el ENSO y el PDO, durante los últimos 20 años no han cambiado las condiciones físicas que controlan el régimen estacional en la región. Entonces una explicación alternativa para el



incremento en la intensidad y duración de los FANs en la BTS es el aumento en las concentraciones de nutrientes antropogénicos, asociado al crecimiento de la población de la ciudad de Ensenada y las diferentes actividades que se realizan en o cerca de la franja costera. Estos nutrientes tienen un papel importante, aunque tal vez no de forma directa en el agua superficial de la BTS.

Es necesario resolver el efecto del enriquecimiento de nutrientes sobre los FANs en la BTS, para poder discernir si existen relaciones similares a las reportadas para la Bahía de Tolo, Honk Kong, donde se reconoció que el incremento en la frecuencia e intensidad de los FANs estuvieron asociados con el incremento de las cargas orgánicas desde 1971 a 1988 y la posterior disminución asociada al abatimiento de estas cargas orgánicas de 1989 a 1993 (Hodgkiss y Ho, 1995).

### ***V.1.3. Factores Biológicos***

En diversos trabajos de ecología del fitoplancton se ha demostrado que la presencia simultánea de diferentes especies y grupos de microorganismos puede afectar el crecimiento de los dinoflagelados ya sea por competencia sobre uno o varios recursos limitantes, por pastoreo, por desplazamiento alelopático, o por alteración funcional de los procesos fisiológicos intrínsecos de cada especie (Okaichi, 2003; Cordova, 2003). Las estrategias competitivas de adaptación y sobrevivencia que cada especie utilice son determinantes para poder desarrollarse o dominar en un espacio y tiempo determinado.

La presencia de quistes de especies de dinoflagelados en los sedimentos y que no se registran en la fase vegetativa en la columna de agua, sugiere que estas especies han sido introducidas a la BTS por agua de lastre, cultivo de moluscos, o advección de agua. Al no encontrar las condiciones óptimas ambientales para su desarrollo, permanecen en su forma de reposo. De las 30 especies de quistes identificadas, 16 son no han sido documentadas previamente para la BTS, 2 de ellas no se encuentran representadas en la fase planctónica y 9 son especies que aun cuando se encuentran en bajas abundancias representan nuevos registros para la BTS. De los nuevos registros en la fase planctónica, cuatro especies corresponden a los géneros *Alexandrium*, *Gymnodinium* y *Karenia*, que se asocian a la

producción de toxinas del tipo PSP y NSP. Por lo cual, no se abre la posibilidad de que en un futuro se generen florecimientos con potencial tóxico.

#### *V.1.3.1. Ciclo de vida y tamaño del inóculo*

La mayoría de los estudios relacionados con el acoplamiento entre el bentos y el ecosistema pelágico se han enfocado en la comprensión de cómo el flujo de energía y los flujos de materia orgánica y nutrientes afectan la productividad y la estructura de la comunidad (Graf, 1992). El escenario clásico empieza con la resuspensión de nutrientes como lo hemos descrito en la sección de factores químicos de este capítulo. Estos nutrientes llegan a la zona eufótica como resultado de un proceso físico (Nielsen y Kiørbe, 1991). Los nutrientes estimulan la producción del fitoplancton, que a su vez estimula la biomasa del zooplancton y así sucesivamente hacia niveles superiores de la trama trófica (Wainright, 1987). Sin embargo, estas explicaciones biogeoquímicas del funcionamiento del ecosistema pueden ser más completas al incorporar el acoplamiento de los ciclos de vida del plancton y del bentos.

Para una mejor comprensión de los FANs en la BTS es necesario incluir la información biológica de los ciclos de vida de los dinoflagelados en un contexto ecológico, lo cual proporciona información con un valor holístico en la aproximación del entendimiento de los FANs. El mantenimiento de las poblaciones y especies requiere que los organismos sean reemplazados cuando mueren (Marcus y Boero, 1998). Nuestros resultados ponen de manifiesto la importancia de la formación de quistes de reposo en los ciclos de vida de los dinoflagelados, como una etapa fundamental en el proceso de reemplazo de las poblaciones para el desarrollo de los FANs en la BTS.

En las muestras de campo durante los florecimientos se encontraron diferentes estadios característicos de las etapas de división celular vegetativa de *L. polyedrum*. Comúnmente las células en crecimiento mostraron una zona megacítica estrecha en la parte apical y muy ancha en la región antapical, lo cual cambia la forma de las células durante el crecimiento. En la etapa de crecimiento de la población, todas las células que observamos en la etapa de división presentaron “eleuterosquisis”, donde las células hijas se liberaron de la teca de la célula madre. Por lo cual fue común encontrar células libres sin tecas. Se espera que

posteriormente las células hijas desarrollen su propia teca (aunque no se observaron células en esa etapa).

Durante los florecimientos se observaron quistes temporales, los cuales son el resultado de cambios abruptos en las condiciones ambientales que pudieron inducir la “ecdisis” celular liberando las tecas. También durante los florecimientos y principalmente en la fase de decaimiento, se encontraron células con tamaños menores. Es posible que estas células de menor tamaño correspondan a los gametos para la reproducción sexual (Fukuyo *et al.*, 2003) y que su formación como lo sugiere el análisis de regresión múltiple ( $r^2= 0.48$ ,  $p=0.000012$ ,  $\alpha=0.05$ ) esté asociada con el decaimiento en las concentraciones de DIP que se registraron en agosto de cada año (Fig. 11).

En las muestras no se observó la fusión de gametos, ya que posiblemente la manipulación durante la recolección y transporte produjeron la separación de las células. Sin embargo, si se observó un fuerte incremento de los quistes temporales en la columna (Fig. 6) con las características morfológicas descritas previamente para *L. polyedrum* (Peña-Manjarrez *et al.*, 2005; Figueroa y Bravo, 2005). Los quistes temporales o planocigotos, gradualmente se transformaron en hipnocigotos de resistencia, cuyas abundancias fueron mayores al término de los florecimientos en agosto y septiembre. Las abundancias de quistes de reposo en los sedimentos superficiales sugieren que cada año al final de los florecimientos se presentó un enquistamiento masivo de las células vegetativas (Fig. 5). En comparación con las células vegetativas, los hipnocigotos de *L. polyedrum* poseen alta resistencia a las condiciones cambiantes del ambiente.

La dinámica de circulación superficial y subsuperficial de la BTS es un factor de dispersión de los hipnocigotos recién formados. Consideramos que los periodos de formación de los quistes de reposo son una estrategia específica de los dinoflagelados en la BTS para que el proceso de dispersión ocurra cuando las velocidades de circulación son relativamente bajas, de forma que su destino final sean los sedimentos finos dentro de la propia bahía.

Cuando decae el florecimiento se presenta la mayor producción de quistes, coincidiendo con los periodos de menor intensidad del viento con velocidad promedio  $< 5.0 \text{ m s}^{-1}$  (Fig. 17). Así, su variabilidad espacio temporal (Fig. 5) sugiere que una vez formados son transportados por las corrientes subsuperficiales hacia otros sitios dentro de la bahía, donde

se acumulan constituyendo un banco o semillero asociados a la fracción sedimentaria con intervalos de tamaño entre 31  $\mu\text{m}$  a 125  $\mu\text{m}$ . Las principales áreas de acumulación fueron las localidades AG, PI y RB (Fig. 5) y representan uno de los principales componentes que determinan el inicio y permanencia del florecimiento en el siguiente año.

De acuerdo a las abundancias de quistes de reposo en los sedimentos superficiales de las diferentes localidades dentro de la BTS y considerando muy conservadoramente una viabilidad promedio del 50%, entonces en abril de cada año se estima una disponibilidad de entre  $1.05 \times 10^6$  a  $1.78 \times 10^6$  células germinales  $\text{m}^{-2}$  para *L. polyedrum* y entre  $0.081 \times 10^6$  a  $0.99 \times 10^6$  células germinales  $\text{m}^{-2}$  para *S. trochoidea*. Estas cantidades son lo suficientemente altas para iniciar un nuevo florecimiento en las aguas superficiales de la franja costera de la BTS.

#### V.1.3.2. Tasas de crecimiento

Si el crecimiento de las poblaciones de dinoflagelados depende de los ritmos circadianos naturales que regulan la división celular específica, entonces cuando las condiciones ambientales son óptimas se esperaría que las tasas de división celular fuesen de una a dos divisiones por día, de acuerdo con las características genéticas de la especie y las concentraciones de nutrientes en el ambiente (Iizuka *et al.*, 2003).

En los cultivos de laboratorio las curvas de crecimiento poblacional (Fig. 32) presentaron diferencias para cada especie y condición de cultivo. Por ejemplo, la fase de acondicionamiento varió de 5 a 10 días, mientras que la fase de crecimiento exponencial de los dinoflagelados varió entre 8 a 22 días registrándose los mayores tiempos para *L. polyedrum*. Es posible que esta estrategia sea un factor determinante en el éxito de esta especie en los florecimientos dentro de la BTS, pues en condiciones de moderada estabilidad cuando se inicia la formación de la termoclina, se promueven las condiciones para su fase de aclimatación, mientras que las otras especies como *P. micans* y *C. furca* se aclimatan más rápidamente produciendo los florecimientos episódicos al inicio de primavera.

La fase de crecimiento exponencial en cambio tiene mayor duración en *L. polyedrum*, aunado a que también presentó el valor más alto de  $\mu_{\text{max}}$  con 0.74 divisiones  $\text{d}^{-1}$ . Entonces,

una mayor tasa de crecimiento y un mayor periodo en el cual puede sostener la fase de crecimiento exponencial en condiciones óptimas, son factores clave para desarrollar una población con abundancias celulares altas, hasta de  $15.24 \times 10^6$  cel  $l^{-1}$ , en tanto que las otras especies presentan menores tasas de crecimiento y no pueden mantener la fase de crecimiento exponencial por largos periodos. Sin embargo, es necesario investigar sobre los tiempos de cada fase para cada especie y el tiempo requerido para pasar de la fase exponencial a la fase estacionaria.

En las abundancias celulares obtenidas durante los florecimientos se identificaron tres tipos de crecimiento de las comunidades de dinoflagelados dentro de la BTS. El primero, cuando se presentó un incremento gradual de las abundancias celulares hasta alcanzar un máximo, sin que se obtuviera una fase estacionaria. Este tipo de crecimiento se registró en varias localidades y en distintos periodos (Fig. 29; SM, MC, PE, AG, FA y A5). Las abundancias celulares con este crecimiento registraron valores máximos entre  $0.7 \times 10^6$  y  $2.7 \times 10^6$  cel  $L^{-1}$ . El segundo tipo de crecimiento se caracterizó por una gran variación en las abundancias celulares antes de alcanzar el máximo que en este caso presentó valores entre  $0.5 \times 10^6$  y  $3.7 \times 10^6$  cel  $L^{-1}$  (Fig. 29; AG, FA, RB y PB). El tercer tipo presentó un crecimiento exponencial muy rápido hasta alcanzar un máximo, después se presentó una fuerte disminución en las abundancias celulares sin presentar fase estacionaria (Fig. 29; SZ, PI, AG, FA, y PB). Este tipo de crecimiento fue el más común y registró los valores más altos en las abundancias celulares con máximos entre  $5 \times 10^6$  y  $9.9 \times 10^6$  cel  $l^{-1}$ .

Estos tres diferentes tipos de crecimiento de las comunidades de dinoflagelados en la BTS sugieren que las condiciones ambientales tienen una fuerte influencia sobre las tasas de crecimiento. Los procesos que pueden afectar el crecimiento de las poblaciones naturales de dinoflagelados son: a) cambios en el ambiente físico como ondas internas, advección y condiciones meteorológicas, b) cambios en el ambiente biológico como la tasa de crecimiento, hundimiento y pastoreo por zooplancton, lo cual varía entre las especies que coexisten en la comunidad del fitoplancton, c) cambios en el ambiente químico como la concentración de nutrientes y las razones entre ellos (razón N:P) en la columna de agua. Es posible que cada tipo de crecimiento sea inducido por diferentes condiciones y que

mientras mayor sea el disturbio, mayor será el grado de perturbación en la tasa de crecimiento.

La tasa de crecimiento específico estimada *in situ* en diferentes profundidades varió entre 0.41 y 1.98 d<sup>-1</sup> con un promedio de  $\mu_{\max}=0.72$  d<sup>-1</sup> para la comunidad de dinoflagelados durante el florecimiento de 2005. Considerando que este es un valor similar al encontrado para *L. polyedrum* en los cultivos, se sugiere que en condiciones naturales se presentó también un crecimiento de tipo logístico y que este se mantuvo con una tasa de crecimiento fijo por un largo periodo correspondiendo a un crecimiento exponencial de la comunidad que alcanzó valores de hasta  $4 \times 10^6$  cel L<sup>-1</sup> (Fig. 29, FA).

En los diferentes periodos de florecimiento se detectó que eventualmente las abundancias celulares alcanzaron un límite y el crecimiento de la comunidad de dinoflagelados se detuvo. El cambio entre esta fase y las abundancias celulares de lo que podría ser la fase estacionaria es rápida. Este proceso está asociado a disturbios ambientales o a la capacidad ambiental (Iizuka *et al.*, 2003). Sin embargo, surgen nuevas preguntas: ¿Que regula la abundancia máxima de las especies durante el florecimiento?, ¿Cuál es la capacidad ambiental de la BTS? y ¿Cuál es la abundancia celular que le corresponde a esta capacidad ambiental?

#### *V.1.3.3. Estrategia nutricional y migración vertical*

La capacidad de migrar en la vertical es un factor clave que permite a los dinoflagelados competir y desplazar a otras especies para producir florecimientos masivos (Smayda, 1997). Los resultados *in situ* demuestran que durante los florecimientos las células de *L. polyedrum* tienen la habilidad para migrar desde capas superficiales hasta una profundidad que varía al menos entre 12 m a 16 m (Figs. 35, 36 y 37) cruzando inclusive la termoclina durante la noche. Durante el día regresan a la superficie donde fotosintetizan.

De acuerdo con nuestras observaciones *L. polyedrum* inició el descenso antes de la puesta del sol y el ascenso antes del amanecer (Fig. 35), estimando que en un ciclo diurno *L. polyedrum* recorre un total aproximado de 20 m considerando el descenso y el ascenso. Este recorrido lo realiza en un tiempo aproximado de 14 horas, con una velocidad estimada de 1.42 m h<sup>-1</sup>. Si consideramos que el intervalo de tamaño de las células de *L. polyedrum* en

la BTS durante el florecimiento es de 45 a 58  $\mu\text{m}$ , entonces en una hora recorre entre 31,746 a 24,630 veces su longitud, lo cual para un individuo con estatura promedio de 1.70 m equivale a recorrer entre 53.9 a 41.8 km.

Las velocidades reportadas en condiciones de laboratorio para esta especie son muy variables; 0.9  $\text{m h}^{-1}$  (Hand *et al.*, 1965), 0.93  $\text{m h}^{-1}$  (Kamykowski *et al.*, 1992), 1.0  $\text{m h}^{-1}$  (Eppley *et al.*, 1967), 1.44  $\text{m h}^{-1}$  (Mayali *et al.*, 2008). Esta variabilidad se relaciona con cambios en la temperatura y salinidad (Hand *et al.*, 1965), la concentración de nutrientes y estado fisiológico nutricional de la células (Eppley *et al.*, 1958) y la condición de salud de las células por la infección bacteriana que puede disminuir su velocidad de desplazamiento (Mayali *et al.*, 2008). Trabajos sobre el desplazamiento de otros dinoflagelados han reportado velocidades de 0.83  $\text{m h}^{-1}$  y 1.33  $\text{m h}^{-1}$  *Gyrodinium sp.* y *Katodinium rotundatum*, respectivamente (Thronsen, 1973), mientras que en poblaciones naturales de *C. furca* se han reportado velocidades de  $\sim 2 \text{ m h}^{-1}$  (Eppley *et al.*, 1958).

La explicación a esta migración es una clara estrategia de sobrevivencia para acceder y asimilar mayores concentraciones de nutrientes que se encuentran disponibles por debajo de la termoclina cuando la columna presenta condiciones de estratificación (Holmes *et al.*, 1967; MacIsaac, 1978). La capacidad de desplazamiento de los dinoflagelados es una característica que les confiere ventajas competitivas sobre otras especies del fitoplancton.

## ***V.2. Consideraciones finales***

En la región de la Ensenada del Sur de California históricamente se ha considerado que los florecimientos de diatomeas son intrínsecamente benéficos para la trama trófica del ecosistema, contribuyendo de forma importante a mantener una alta biomasa fitoplanctónica. Sin embargo, se pone atención a los florecimientos de primavera como responsables de esta alta producción, pero en realidad durante todo el verano se desarrollan mini-florecimientos episódicos de diatomeas que contribuyen a la producción que no han sido totalmente evaluados.

El dogma es que sólo el florecimiento de primavera es importante en esta región para controlar la dinámica trófica del ecosistema. Esta puede ser una visión restringida porque

no se ha estudiado con detenimiento la sucesión de las especies durante los florecimientos y la variabilidad de sus características ecofisiológicas, su papel como presas y la magnitud de los florecimientos.

Generalmente las consecuencias tróficas de los FANs varían con la especie dominante. Los FANs de la BTS se presentan como acumulaciones masivas ( $10^5$  a  $> 10^6$  cél  $l^{-1}$ ) de una o dos especies de dinoflagelados que coexisten y pueden representar entre el 90 y 99 % de la biomasa. Estas especies son altamente móviles, lo que les permite migrar en la vertical a lo largo de gradientes de luz, temperatura y nutrientes. Esta característica les confiere una ventaja bajo condiciones de limitación por recursos en la superficie de la columna de agua. El desarrollo de estos eventos está controlado por la interacción de la física y química del ambiente con las características biológicas de las especies de dinoflagelados.

Para *L. polyedrum* como especie recurrente en los FANs de esta región es posible concluir que los factores principales fueron:

La presencia de semilleros de quistes de resistencia (hipnocigotos) asociados a sedimentos finos, localizados principalmente en PI, AG y RB. En estos sitios siempre existió una cantidad suficiente para iniciar los FANs en los periodos de primavera de cada año.

Las variables que contribuyeron a explicar en un 55% ( $r^2=0.55$ ,  $\alpha=0.05$ ,  $p<0.05$ ) la variabilidad de las abundancias de dinoflagelados durante los florecimientos en la BTS fueron la temperatura superficial, las horas de luz, la irradiancia y la concentración de fosfatos inorgánicos disueltos (DIP), lo cual puede expresarse por la siguiente relación:

$$\text{Log}_{10}(\text{FANs}) = 1.20 (\text{HL}) + 0.171 (T^0) + 0.25 (E_{\text{oPAR}}) + 0.48 (\text{DIP}) \quad (12)$$

Donde HL son las horas de luz,  $T^0$  es la temperatura de la superficie del mar,  $E_{\text{oPAR}}$  es la irradiancia incidente sobre la superficie del mar, y DIP son las concentraciones de fosfatos inorgánicos disueltos.

El modelo conceptual que explica el desarrollo de los florecimientos es el siguiente. Durante finales de otoño y el invierno, *L. polyedrum* y las especies asociadas registran abundancias celulares muy bajas ( $< 1000$  cel  $l^{-1}$ ) desde superficie hasta los 18 metros dentro de la columna de agua, cuya distribución aparentemente es homogénea en toda la BTS. Los



quistes de reposo de esta especie se encuentran dentro de los primeros centímetros o sobre los sedimentos superficiales de la BTS con abundancias de  $1.05 \times 10^6$  a  $1.78 \times 10^6$  células germinales  $m^{-2}$ . Durante febrero y marzo el viento es intenso con velocidades  $>6 m s^{-1}$ , ejerciendo un esfuerzo sobre la superficie del mar en la BTS, induciendo la mezcla vertical y la resuspensión de los quistes hacia la superficie. En estos momentos la mezcla ha originado un incremento en las concentraciones de nutrientes. Estas condiciones favorecen el desarrollo de la comunidad de diatomeas, la cual desaparece en pocos días debido a que las condiciones ambientales cambian. Posterior a este proceso de mezcla hay un relajamiento del viento a velocidades  $< 5 m s^{-1}$  que en paralelo facilita la formación de una termoclina a profundidades de 15 a 20 m y el establecimiento de una marcada pycnoclina entre 5 a 15 m de profundidad. La temperatura del agua ha iniciado su ascenso y las horas de luz se incrementan a más de  $12 h d^{-1}$ . La combinación de estas variables representan una condición necesaria para que las células de reposo de *L. polyedrum* existan, garantizado un inoculo mínimo necesario para que se desarrolle el florecimiento.

Algunos de los procesos de mayor importancia y su efecto en el desarrollo de los FANs en la BTS se presentan en forma de resumen en la tabla XXI. Estos procesos y los factores que determinan el crecimiento y desarrollo de las poblaciones de dinoflagelados para formar un florecimiento pueden ser aditivos bajo ciertas circunstancias. Bajo otras, la implicación es que las interacciones sinérgicas conducen a un efecto combinado de mayor magnitud que la suma de los efectos parciales.

Tabla XXII. Procesos relevantes y su efecto en el desarrollo de los FANs de *L. polyedrum* y especies asociadas en la BTS. En la última columna se presentan los periodos en que ocurren estos procesos.

Proceso	Resultado	Tiempo
Lluvias de otoño-invierno	Arrastre de material terrígeno con moléculas orgánicas de alto peso molecular? Aporte de ácidos fúlvicos insolubles? Aporte de ácidos húmicos solubles?	octubre a marzo
Vientos con velocidades máximas de 7 a 9 m s <sup>-1</sup>	Mezcla vertical local Advección horizontal de agua de surgencia Suspensión de quistes de reposo a la columna de agua	febrero-marzo
Aporte de nutrientes a la columna de agua	Incremento de nutrientes en la columna de agua. Resuspensión de matrices órgano-metálicas, vitaminas y minerales?	febrero a mayo
Suspensión de quistes a la columna de agua	Suspensión de quistes de reposo, asociados a los fuertes vientos de febrero y marzo Temperatura óptima. Mayor de 17°C (normalmente a finales de marzo y principios de abril) Germinación de quistes (1.05x10 <sup>6</sup> a 1.78x10 <sup>6</sup> células germinales m <sup>-2</sup> )	marzo-abril
Condiciones meteorológicas estables	Disminución de los vientos a velocidades moderadas de ~ 5 m s <sup>-1</sup> o menores. Temperatura ambiente promedio > 20°C Formación de la termoclina y estabilidad vertical Acumulación de células por flujo horizontal convergente	mayo-septiembre
Estímulos ambientales para el crecimiento	Disponibilidad de nutrientes (DIN, DIP, vitaminas y órgano-metales) por debajo de la termoclina? Temperatura óptima (ventana térmica entre 17 a 22.5°C). Irradiancia óptima subsuperficial (intervalo entre 80 y 240 mmol cuanta m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> ) a una profundidad entre 0.5 y 4.0 m. Estabilidad de la columna que permita la migración vertical	mayo-septiembre

## Referencias

- Abbott, D.P. y R. Albee. 1967. Summary of thermal conditions and phytoplankton volumes measured in Monterey Bay, California 1961-1966. *CalCOFI Rep.* 11:155-156.
- Aguirre-Buenfil, L.A. 1983. Biomasa e índice pigmentario (D430/D665) del fitoplancton en zonas afectadas por descargas orgánicas en la Bahía de Todos Santos, Baja California, México (Febrero-Diciembre de 1982). Tesis de licenciatura, facultad de Ciencias Marinas, UABC, Ensenada, B.C. 72pp.
- Allen, W.E. 1928. Review of five years of studies on phytoplankton at southern California piers, 1920-1924, inclusive. *Bull Scripps Inst. Oceanogr. Tech. Ser.* 1:357-401.
- Allen, W.E. 1929. Ten years of statistical studies of marine phytoplankton at the Scripps Institution of Oceanography. *Science.* 20:416-419.
- Allen, W.E. 1941. Twenty years statistical studies of marine plankton dinoflagellates of southern California. *Am. Midl. Nat.* 26:603-635.
- Alonso-Rodríguez, R. y J. L. Ochoa. 2004. Hydrology of winter-spring “red tides” in Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. *Harmful Algae* 3:163-171.
- Alonso-Rodríguez, R. y F. Páez-Osuna. 2003. Nutrients, phytoplankton and harmful algal blooms in shrimp ponds: a review with special reference to the situation in the Gulf of California. *Aquaculture.* 219:317-336.
- Altman, N. 2002. Sacred Water: The Spiritual Source of Life. Hidden Spring, USA. 295 pp.
- Alvarez-Borrego, J. y S. Alvarez-Borrego. 1982. Temporal and spatial variability of temperatura in two coastal lagoons. *CalCOFI Rep.* 33:188-197.
- Alvarez-Sánchez, L.G., R. Hernández, y R. Durazo. 1988. Patrones de deriva de los trazadores lagrangeanos en la Bahía de Todos Santos. *Cienc. Mar.* 14:135-162.
- Anderson, D.M., J.J. Lively, E.M. Reardon y C.A. Price. 1985. Sinking characteristics of dinoflagellate cysts. *Limnol. Oceanogr.* 30:1000-1009.
- Anderson, T. 1997. Pelagic nutrient cycles: herbivores as sources and sinks. En: Anderson, T. (Ed.). Ecological studies. 129. Springer-Verlag, Hong Kong. 297 pp.
- Arin, L., X.A.G. Morán y M. Estrada. 2002. Phytoplankton size distribution and growth rates in the Alboran Sea (SW Mediterranean): short term variability related to mesoscale hydrodynamics. *J. Plankton Res.* 24:1019-1033.
- Argote, E., M.L., F.J. Gavidia y A. Amador. 1991. Wind-induced circulation in Todos Santos Bay, B. C., México. *Atmósfera.* 4:101-115.
- Aune, T., R. Sorby, T. Yasumoto, H. Ramstad, y T. Landsverk. 2002. Comparison of oral and intraperitoneal toxicity of yessotoxin towards mice. *Toxicon.* 40:77-82.
- Babin, M., A. Morel y R. Gagnon. 1994. An incubator designed for extensive and sensitive measurements of phytoplankton photosynthetic parameters. *Limnol. Oceanogr.* 39:694-702.
- Baek, S.H., S. Shimode y T. Kikuchi. 2006. Reproductive ecology of dominant dinoflagellate, *Ceratium furca*, in the coastal area of Sagami Bay. *Coast. Mar. Sc.* 30:344-352.
- Baek, S.H., S. Shimode y T. Kikuchi. 2008. Growth of dinoflagellates, *Ceratium furca* and *Ceratium fusus* in Sagami Bay, Japan: The role of temperature, light intensity and photoperiod. *Harmful Algae.* 7:163-173.

- Baker, R.A. 1991. Organic substances and sediment in water, Vol. 1, Humics and soils. Boca Raton, Florida, U.S.A.
- Ban, S., C. Burns, J. Castell, Y. Chaudron, E. Christou, R. Escribano, S. F. Humani, S. Gasparini, F. Guerrero-Ruiz, M. Hoffmeyer, A. Ianora, H.K. Kang, M. Laabir, A. Lacoste, A. Miralto, X. Ning, S. Poulet, B. Rodríguez, J. Runnje, J. Shi, M. Starr, S.I. Uye y Y. Wang. 1997. The Paradox of a Diatom-copepod interactions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 157:287-293.
- Band-Schmidt, C.J., L. Morquecho, C.H. Lechuga-Devéze y D.M. Anderson. 2004. Effects of growth medium, temperature, salinity and seawater source on the growth of *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) from Bahía Concepción, Gulf of California, México. *J. Plankton Res.* 26:1459-1470.
- Banse, K. 1976. Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicelular algae as related to cell size – a review. *J. Phycol.* 12:135-140.
- Barlow, R. G. 1982. Phytoplankton ecology in the Southern Benguela Current. II. Carbon assimilation patterns. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 63:229-238.
- Barrera-Gaona, J. A., 1998. Patrón de dispersión de sedimentos en la Bahía de Todos Santos, B.C. Tesis., Facultad de Ciencias Marinas, U.A.B.C., Ensenada, B.C. 54 pp.
- Bartoli, G., C. Migo, y R. Losno. 2005. Atmospheric input of dissolved inorganic phosphorus and silicon to the coastal northwestern Mediterranean Sea: Fluxes, variability and possible impact on phytoplankton dynamics. *Deep Sea Res. Part I.* 52:2005-2016.
- Bergholtz, T., N. Daugbjerg, O. Moestrup y M. Fernández-Tejedor. 2005. On the identity of *Karlodinium veneficum* and description of *Karlodinium armiger* sp. nov. (Dinophyceae), based on light and electron microscopy, nuclear-encoded Lsu rDNA, and pigment composition. *J. Phycol.* 42:170-193.
- Bianchi, T.S., E. Engelhaupt, P. Westman, T. Andren, C. Rolff, y R. Elmgren. 2000. Cyanobacterial blooms in the Baltic Sea: Natural or human-induced?. *Limnol. Oceanogr.* 45: 716–726.
- Blankenship, R.E. 2002. Molecular Mechanisms of Photosynthesis. Blackwell Science. First edition, Oxford. 321 pp.
- Blasco, D. 1978. Observations on the Diel Migration of Marine Dinoflagellates off the Baja California Coast. *Mar. Biol.* 46:41-47.
- Bockstahler, K.R. y D.W. Coats. 1993. Spatial and temporal aspects of mixotrophy in Chesapeake Bay dinoflagellates. *J. Eur. Microbiol.* 40: 49-60.
- Boczar, B.A., B.B. Prezelin, y H.A. Matlick. 1990. In situ Photosynthetic Physiology and Chlorophyll-protein Biochemistry of two Dinoflagellate Blooms. *Br. Phycol. J.* 25:157-168.
- Bode, A., J.A. Botas y E. Fernández. 1997. Nitrate storage by phytoplankton in a coastal upwelling environment. *Mar. Biol.* 129: 399–406.
- Bolch, C.J.S. 1997. The use of sodium polytungstate for the separation and concentration of living dinoflagellate cysts from marine sediments. *Phycologia*, 36:472-478.
- Borbolla-Sala, M.E., F.A. Colín-Osorio, M.R. Vidal-Perez y M. May-Jimenez. 2006. Marea Roja en Tabasco 2005, *Karenia brevis*. *Salud en Tabasco* 12:425-433.
- Brand, Brand J.L., y R.R.L. Guillard. 1981. The effects of continuous light and light intensity on the reproduction rates of twenty-two species of marine phytoplankton. *Jour. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 50:119-132.

- Brand, L.E. 1991. Minimum iron requirements of marine phytoplankton and the implications for the biogeochemical control of new production. *Limnol. Oceanogr.* 36:1756-1771.
- Bruno, D.W., G. Dear y D.D. Seaton. 1989. Mortality associated with phytoplankton blooms among farmed Atlantic salmon, *Salmo salar*, in Scotland, *Aquaculture*. 78:217-222.
- Burkhard, S., U. Riebesell e I. Zondervan. 1999. Effects of growth rate, CO<sub>2</sub> concentration, and cell size on the stable carbon isotope fractionation in marine phytoplankton. *Geochim. Cosmochim Acta.* 63:3729-3741.
- Bustillos, J. I. y B. Ayala-Rocha. 1986. Relación entre la lectura del disco de Secchi vs penetración de luz en el Pacífico frente a Baja California. Primera Reunión Nacional de la SOMPAC, Mazatlán. 37 pp.
- Canino-Herrera, R. 1995. Clorofila "a" y nutrientes en la zona costera de la Ensenada del Sur de California y su relación con las condiciones fisicoquímicas. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, B.C. 109 pp.
- Carmichael, W.W. 1997. The cyanotoxins. *Adv. Bot. Res.* 27:211-256.
- Carreón-Martínez, L.B., M.A. Huerta-Díaz, C. Nava-López y A. Sequeiros-Valencia. 2002. Levels of Reactive Mercury and Silver in Sediments from the Port of Ensenada, Baja California, Mexico. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 68:138-147.
- Carstensen, J., D.J. Conley y P. Henriksen. 2004. Frequency, composition, and causes of summer phytoplankton blooms in a shallow coastal ecosystem, the Kattegat. *Limnol. Oceanogr.* 49:190-201.
- Carstensen, J., L.M. Frohn, C.B. Hasager y B.G. Gustafsson. 2005. Summer algal blooms in a coastal ecosystem: The role of atmospheric deposition versus entrainment fluxes. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 62:595-608.
- Centurioni, L.R., J.C. Ohlmann y P.P. Niler. 2008. Permanent Meanders in the California Current System. *J. Phys. Oceanogr.* 38:1690-1710.
- Chan, A. 1980. Comparative physiology of marine diatoms and dinoflagellates in relation to irradiance and cell size. II. Relationships between photosynthesis, growth and carbon/chlorophyll *a* ratio. *J. Phycol.* 16:428-432.
- Chisholm, S. W. 1992. Phytoplankton size. En: Falkowsky, P.G. and Woodhead, A. D. (Eds.), Primary Productivity and Biochemical Cycles in the Sea. Plenum Press, New York, pp. 213-237.
- Cloern, J.E. 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 210: 223-253.
- Collins, S., J. de Meaux y C. Acquisti. 2007. Adaptive Walks Toward a Moving Optimum. *Genetics.* 176:1089-1099.
- Conell, J.H. y R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111:1119-1144.
- Congreso de la Unión. 2005. Proposición con punto de acuerdo en torno al impacto de la contaminación en las playas mexicanas. Gaceta del Senado. <http://www.senado.gob.mx/gace2.php?sesion=2005/07/20/1&documento=61> del 12 de julio de 2005. consultada en julio de 2008.
- Cooksey, K.E. and B. Cooksey. 1978. Growth influencing substances in sediment extracts from a subtropical wetland: investigation using a diatom bioassay. *J. Phycol.* 14:347-352.

- Córdova, J.L., C. Escudero y J. Bustamante. 2003. Bloom inside the bloom: Intracellular bacteria multiplication within toxic dinoflagellates. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 38:57-67.
- Cortés-Altamirano, R., Serrano-Hernández, D.E., y Sierra-Beltrán, A.P. 2007. A bloom of *Noctiluca scintillans* and its possible cysts in the Gulf of California, Mexico. *Harmful Algae New.* 34:6-7.
- Cortés-Lara, M.C., Cortés-Altamirano, R. y Sierra-Beltrán, A.P. 2004. Presencia de *Cochlodinium catenatum* (Gymnodiniales: Gymnodiniaceae) en mareas rojas de Bahía de Banderas, Pacífico mexicano. *Rev. Biol. Trop.* 52:35-49.
- Costanza, R., R. D'Arge, R. De Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, S. Naeem, K. Limburg, J. Peruelo, R.V. O'Neill, R. Reskin, P. Sutton, y M. van den Belt. 1997. The value of world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-260.
- Costas, E. 1990. Genetic variability in growth rates of marine Dinoflagellates. *Genetica.* 83:99-102.
- Cruz-Colín, M. E. 1997. Variabilidad de temperatura del mar en la Bahía de Todos Santos, B. C., México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Marinas. U.A.B.C. Ensenada, B. C. 98 pp.
- Cullen, J.J., S.G. Horrigan, M.E. Huntley y F.M.H. Reid. 1982. Yellow water in La Jolla Bay, California, July 1980. I. A bloom of the dinoflagellate, *Gymnodinium flavum* Kofoid and Swezy. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 6:67-80.
- Dahl, E., B. Edvardsen y W. Eikrem. 1998. *Chrysochromulina* blooms in the Skagerrak after 1998. En: Reguera, B., J. Blanco, M.L. Fernández y T. Wyatt (Eds.). VIII International Conference on Harmful Algae. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission-UNESCO, Santiago de Compostela. 104-105.
- Dale, B. 1976. Cyst formation, sedimentation, and preservation: factors affecting dinoflagellate assemblages in recent sediments from Trondheims fjord, Norway. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 22:39-60.
- Dale, B., T.A. Thorson y A. Fjellsa. 1999. Dinoflagellate cysts as indicators of cultural eutrophication in the Oslofjord, Norway. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 48:371-382.
- Daugbjerg, N., G. Hansen, J. Larsen y Ø. Moestrup. 2000. Phylogeny of some of the major genera of dinoflagellates based on ultrastructure and partial LSU rDNA sequence data, including the erection of three new genera of unarmoured dinoflagellates. *Phycologia*, 39:302-317.
- De Salas, M.F., C.J.S. Bolch, L. Botes, G. Nash, S.W. Wright y G.M. Hallegraeff. 2003. Takayama gen. Nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), a new genus of unarmored dinoflagellates with sigmoid apical grooves, including the description of two new species. *J. Phycol.* 39:1233-1246.
- Diario Oficial de la Federación. 2003. Declaratoria de Emergencia para efectos de las Reglas de Operación del FONDEN, en virtud de los daños provocados por la presencia de la marea roja ocurrida a partir del 1 de agosto de 2003 y sus efectos en la población de diversos municipios del Estado de Yucatán. 8 de Octubre de 2003, pp. 5-6.
- Dixon, G.K. y P.J. Syret. 1988. The growth of dinoflagellates in laboratory cultures. *New Phytol.* 109:297-302.
- Dortch, Q. y H. Maske. 1982. Dark Uptake of Nitrate and Nitrate Reductase Activity of a Red-Tide Population Off Peru. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 9:299-303.

- Dunbar, M.J. 1965. A Surge of Oceanographies. *Geograph. Rev.* 55:414-421.
- Dugdale, R.C. 1979. Primary nutrients and red tides in upwelling regions. En: Toxic dinoflagellate blooms. (Vol I). D.L. Taylor y H.H. Seliger (Eds.). Elsevier, New York. 257-262 pp.
- Eaton A.D., L. Clesceri, E. Rice, A. Greenberg y M. Franson. (Eds.). 2005. Standard Methods for Examination of Water and Wastewater. 21th. Edition. APHA, AWWA, WEF. 1325 pp.
- Elbrächter, M. 1976. Population dynamic studies on phytoplankton cultures. *Mar. Biol.* 35:101-209.
- Emery, K. O., D.S. Gorsline, E. Uchupi y R.D. Terry. 1957. Sediments of the three bays of Baja California: Sebastian Viscaïno, San Cristobal and Todos Santos. *J. Sediment. Petrol.* 27:95 -115.
- Eppley, R.W. 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull.* 70:1063-1085.
- Eppley, R.W. y P.R. Sloan. 1966. Growth rates of marine phytoplankton: correlation with light absorption by cell chlorophyll *a*. *Physiol. Plant.* 19:47-59.
- Eppley, R.W., R.W. Holmes, J.D.H. Strickland. 1967. Sinking rates of marine phytoplankton measured with a fluorometer. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1, 191– 208.
- Eppley, R. W. y W. G. Harrison. 1975. Physiological ecology of *Gonyaulax polyedra*, a red water dinoflagellate of Southern California, pp:11-23. En: Lo Cicero V.R. (Ed.). *Proceedings of the First International Conference of Toxic Dinoflagellate Blooms*. The Massachusetts Science and Technology Foundation, Wakefield, MA.
- Eppley, R.W., E.H. Renger y W.G. Harrison. 1979. Nitrate and phytoplankton production in southern California coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* 24:483-494.
- Eppley, R.W., F.M.H. Reid, J.J. Cullen, C.D. Winant y E. Stewart. 1984. Subsurface patch of a dinoflagellate (*Ceratium tripos*) off Southern California: patch length, growth rate, associated vertically migrating species. *Mar. Biol.* 80:207-214.
- Escalera, L., Y. Pazos, A. Morono y B. Reguera. 2007. Noctiluca scintillans act as a vector of toxigenic microalgae. *Harmful Algae.* 6:317-320.
- Espinosa-Carreón, T. L., G. Gaxiola-Castro, J. M. Robles-Pacheco y S. Najera-Martínez. 2001. Temperatura, Salinidad, Nutrientes y Clorofila *a* en aguas costeras de la Ensenada del Sur de California. *Cienc. Mar.* 27:397-422.
- Estrada, M. y D. Blasco. 1979. Two phases of the phytoplankton community in the Baja California upwelling. *Limnol. Ocean.* 24:1065-1080.
- Estrada, M. y D. Blasco. 1985. Phytoplankton assemblages in coastal upwelling areas. En: Bas, C., R. Margalef y P. Rubies (Eds.). International Symposium on the Upwelling Areas off Western Africa. (Vol 1). Barcelona, pp. 379–402.
- Estrada, M. y E. Berdalet. 1997. Phytoplankton in a turbulent world. En: Marrasé, C., E. Saiz y J.M. Redondo (Eds.). Lectures on Plankton and Turbulence. *Sci. Mar.* 61:125–140.
- Evitt, W.R. 1985. Sporopollenin dinoflagellate cysts: their morphology and interpretation. *Am. Assoc. Stratigr. Palynol. Found.* Austin, Texas. 323 pp.
- Falkowsky, P.G., Z. Dubinsky y K. Wyman. 1985. Growth-irradiance relationships in phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 30: 311-321.
- Figuroa, R.I. e I. Bravo. 2005. Sexual reproduction and two different encystment strategies of *Lingulodinium polyedrum* (Dinophyceae) in culture. *J. Phycol.* 41:370-379.

- Fistarol, O.G., C. Legrand, K. Rengefors y E. Granéli. 2004. Temporary cyst formation in phytoplankton: a response to allelopathic competitors?. *Environm. Microbiol.* 6:791-798.
- Fogg, G.E. y B. Thake. 1987. Algal cultures and phytoplankton ecology. Third Ed. University of Wisconsin. 259pp.
- Franks, P.J.S. 2003. A Century of Phytoplankton Research at Scripps. *Oceanography.* 16:60-66.
- Fukuyo, Y., Y. Sako, K. Matsuoka, I. Imai, M. Takahashi y M. Watanabe. 2003. Biological Character of Red-Tide organism. En: Okashi T. (Ed.). Red Tides. Terra Sci. Pub. Tokyo. 61-178 pp.
- Furnas, M.J. 1991. Net in situ growth rates of phytoplankton in an oligotrophic, tropical shelf ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* 36:13-29.
- Gárate-Lizárraga, I., C.J. Band-Schmidt, D.J. López-Cortés, J.J. Bustillos-Guzmán, y K. Erler. 2006. Bloom of *Pseudo-nitzschia fraudulenta* in Bahía de La Paz, Gulf of California (June-July 2006). *Harmful Algae News.* 33:6-7.
- Garcés, E. 1998. Proliferacions de dinoflagel·lades a la Costa Catalana: estudi del creixement *in situ* i adaptacions per al manteniment. PhD thesis, Universitat de Barcelona. 178pp.
- García-Córdova, J., M. López-Mariscal, J. Pineda-Aguilar y P. Pérez-Brunis. 2005. Hidrografía en las costas oeste de California y Baja California. Campaña NOHYPE-1. R/V Gordon Sproul. Mayo 10-23 de 2001. Informe Técnico. Comunicaciones Académicas, Serie Oceanografía Física, CICESE 37 pp.
- García Mendoza, E., Rivas, D., Olivos-Ortiz, A., Almazán-Becerril, A., Castañeda-Vega, C. y Peña-Manjarrez. 2008. A toxic *Pseudo-nitzschia* bloom in Todos Santos Bay, Northwestern Baja California, Mexico. *Harmful Algae* (en prensa).
- Gargett, A. 1997. "Theories" and techniques for observing turbulence in the ocean euphotic zone. *Sci. Mar.* 61:25-45.
- Gaxiola-Castro, G. y S. Alvarez Borrego. 1984. Relación fotosíntesis-irradiación en el fitoplancton de aguas costeras del noroeste de Baja California. *Cienc. Mar.* 10:53-66.
- Geider, R.J., H.L. MacIntyre y T.M. Kana. 1997. Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: responses of the balanced growth rate and the chlorophyll *a*:carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 148:187-200.
- GEOHAB. 2001. Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms, Science Plan. P. Glibert y G. Pitcher (Eds.). SCOR y IOC, Baltimore y Paris, 86 pp.
- GEOHAB. 2005. Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms, GEOHAB Core Research Project: HABs in Upwelling Systems, G. Pitcher, T. Moita, V. Trainer, R. Kudela, P. Figueiras y T. Probyn (Eds.). SCOR y IOC, Paris y Baltimore, 82 pp.
- Giffard-Mena, I. 1997. Variación del fitoplancton con relación a las aguas residuales en la Bahía de Todos Santos, B. C. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Marinas U.A.B.C., Ensenada, B.C. 53 pp.
- Godhe, A., F. Norén, M. Kuylenstierna, C. Ekberg y B. Karlson. 2001. Relationship between planktonic dinoflagellate abundance, cysts recovered in sediment traps and environmental factors in the Gullmar Fjord, Sweden. *Jour. Plankton Res.* 23:923-938.



- Goericke, R., E. Venrick, A. Mantyla, R. Hoof, B.E. Lavaniegos, S.J. Bograd, F.B. Schwing, W.T. Peterson, K.D. Hyrenbach, W.J. Sydeman, A. Huyer, R.L. Smith, P.A. Wheeler, G. Gaxiola-Castro y J. Gómez-Valdes. 2004. The State of the California Current, 2003-2004: A rare "normal" year. *CalCOFI Rep.* 45: 27-59
- Goericke, R., E. Venrick, A. Mantyla, S.J. Bograd, F.B. Schwing, A. Huyer, R.L. Smith, P.A. Wheeler, R. Hoof, W.T. Peterson, F. Chavez, C. Collins, B. Marinovic, N. Lo, G. Gaxiola-Castro, R. Durazo, K.D. Hyrenbach y W.J. Sydeman. 2005. The State of the California Current, 2004-2005: Still Cool?. *CalCOFI Rep.* 46:32-71.
- Goldman, J.C., C.B. Riley y M.R. Dennett. 1982. The effect of pH in intensive microalgal cultures. II. Species competition. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 57:15-24.
- Gómez-Valdéz, J. 1983. Estructura hidrogáfica promedio frente a Baja California. *Cienc. Mar.* 9: 75-86.
- Gómez-Villarreal, M.C., M.D. Martínez-Gaxiola y J.L. Peña-Manjarrez. 2008. Proliferaciones algales 2000-2001 en Bahía de Banderas, México según el sensor SeaWiFS. *Rev. Biol. Trop.* 56: en prensa.
- Graf, G. 1992. Benthic-pelagic coupling: A benthic view. *Ocean. Mar. Biol. Ann. Rev.* 30:149-190.
- Graham, L.E. y Wilcox L.W. 2000. *Algae*. Prentice Hall. London. 640 pp.
- Granados-Guzmán, A., R. Hidalgo-González y S. Alvarez-Borrego. 1995. Variabilidad temporal de la temperatura en las Islas Todos Santos y San Jerónimo, Baja California, durante mayo de 1992 a marzo de 1993. Informe técnico CTECT9501. *Comunicaciones académicas. Serie Ecología*. CICESE. 24 pp.
- Gregorio, E. D. y R. E. Pieper. 2000. Investigations of Red Tides Along the Southern California Coast. *Bull. South. Cal. Ac. Sc.* 99:147-160.
- Guillard, R.R.L. y J.H. Ryther. 1962. Studies on marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* (Husted) and *Detonula confervaceae* (Cleve). *Can. J. Microbiol.* 8:229-239.
- Hallegraeff, G.M. 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycologia* 32:79-99.
- Hallegraeff, G.M. 1995. Harmful Algal Blooms: A global overview. En: *Manual on Harmful Marine Microalgae*. Hallegraeff, G.M., D.M. Anderson, A.D. Cembella y H.O. Enevoldsen (Eds.). Intergovernmental Oceanographic Commission, Manuals and Guides No. 33. UNESCO. Paris. pp. 1-22.
- Hallegraeff, G.M., M.A. McCausland y R.K. Brown. 1995. Early warning of toxic dinoflagellate blooms of *Gymnodinium catenatum* in southern Tasmanian waters. *J. Plankton Res.* 17:1163-1176.
- Hallegraeff, G.M., B.L. Munday, D.G. Baden y P.L. Whitney. 1998. *Chattonella marina* (Raphidophyte) bloom associated with mortality of cultured bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*) in South Australia, p. 93-96. En: B. Reguera, J. Blanco, Ma. L. Fernández y T. Wyatt (Eds.). *Harmful Algae*. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO.
- Hand, W.G., P.A. Collard y D. Davenport. 1965. The effects of temperature and salinity change on the swimming rate in the dinoflagellates *Gonyaulax* and *Gyrodinium*. *Biol. Bull.* 128:90-101.

- Hansen, G., N. Daugbjerg y P. Henriksen. 2000. Comparative study of *Gymnodinium mikimotoi* and *Gymnodinium aureolum*, comb. nov. (= *Gyrodinium aureolum*) based on morphology, pigment composition, and molecular data. *J. Phycol.* 36:394-410.
- Hardy, J. T. 1993. Phytoplankton. En: M. D. Dailey, D. J. Reish and J. W. Anderson (Eds.). Ecology of the Southern California Bight. University of California Press, Berkeley. 233-265 p.
- Harris, G.P. 1978. Photosynthesis, productivity and growth: the physiological ecology of phytoplankton. *Erg. Limnol.* 10: 17.
- Harris, P. T., R. Smith, O. Anderson, R. Coleman y D. Greenslade. 2000. GEOMAT-Modelling of Continental Shelf Sediment Mobility in Support of Australia's Regional Marine Planning Process. *Aust. Geol. Surv. Org. Record No.* 2000/41. 58pp.
- Harrison, W. G. 1976. Nitrate metabolism of the red tide dinoflagellate *Gonyaulax polyedra* Stein. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 21:199-209.
- Hayward, T.L., D.R. Cayan, P.J.S. Franks, R.J. Lynn, A.W. Mantyla, J.A. McGowan, P.E. Smith, F.S. Schwing y E.L. Venrick. 1995. The State of the California Current in 1994-1995: a period of transition. *CalCOFI Rep.* 36:19-39.
- Head, M. J. 1996. Modern dinoflagellate cyst and their biological affinities. En: Jansonius, J. y D. C. McGregor (Eds.). *Palynology: Principles and Applications*. Am. Assoc. Stratigr. Palynol. Found. Dallas, Texas. 3:1197-1248.
- Heaney, S.I., Eppley, R.W. 1981. Light, temperature, and nitrogen as interacting factors affecting diel vertical migrations of dinoflagellates in culture. *J. Plank. Res.* 3:331-344.
- Hernández-Becerril, D.U. 1985. Dinoflagelados en el fitoplancton del puerto de El Sauzal, Baja California. *Cienc. Mar.* 11: 65-91.
- Hodgkiss, I.J. y K.C. Ho. 1995. A General Review of Red Tides in the South China Sea. En: [http://www.red-tide.org/new\\_site/overview.htm](http://www.red-tide.org/new_site/overview.htm) (consultado en octubre de 2008)
- Holm Hansen, O., C.J. Lorenzen, R.W. Holmes y J.D.H. Strickland. 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 30:3-15.
- Holmes, R.W., P.M. Williams y R.W. Eppley. 1967. Red water in la Jolla Bay, 1064-1966. *Limnol. Oceanogr.* 12:503-512.
- Hoorn, C. 1997. Palynology of the Pleistocene glacial/interglacial cycles of the Amazon fan (Holes 940A, 944A and 946A). Flood, R. D., D.J.W. Piper, A. Klaus y L.C. Peterson (Eds.). *Proc. Oc. Drill. Prog. Sc. Res.* 155:397-409.
- Horner, R.A., D.L. Garrison y F.G. Plumley. 1997. Harmful algal blooms and red tide problem on the U.S. West Coast. *Limnol. Oceanogr.* 45:1076-1088.
- Howard, M.D.A., M. Silver y R.M. Kudela. 2008. Yessotoxin detected in mussel (*Mytilus californicus*) and phytoplankton samples from the U.S. west coast. *Harmful Algae* 7:646-652.
- Humborg, C., K. Fennel, M. Pastuszak y W. Fennel. 2000. A box model approach for a long-term assessment of estuarine eutrophication, Szczecin Lagoon, southern Baltic. *J. Mar. Syst.*, 25:387-403.
- Huntley, M., P. Sykes, S. Rohan, y V. Marin. 1986. Chemically mediated rejection of dinoflagellate prey by the copepods *Calanus pacificus* and *paracalanus parvus*: mechanism, occurrence and significance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 28:105-20.

- Hutchings, L., G.C. Pitcher, T.A. Probyn y G.W. Bailey. 1995. The chemical and biological consequences of coastal upwelling. En: Summerhayes, C.P., K.C. Emeis, M.V. Angel, R.L. Smith y B. Zeitschel (Eds.). *Upwelling in the Oceans; Modern Processes and Ancient Records*. Wiley, New York, pp. 65–81.
- Iizuka, S., S. Uye, A. Mitsutani y Y. Ishida. 2003. Ecological problems of Red Tide. En: Okashi T. (Ed.). *Red Tides*. Terra Sci. Pub. Tokyo. pp:179-257.
- Ikeda, S. 2003. Systems analysis on the mechanism of “Red-Tide” outbreaks. En: Okaishi, T. (Ed.). *Red Tides*. Terra Scient. Pub. Tokyo. pp. 395-432.
- Ishikawa, A. y A. Taniguchi. 1996. Contribution of benthic cysts to the population dynamics of *Scrippsiella* spp. (Dinophyceae) in Onagawa Bay, northeast Japan. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 140:169-178.
- Iwataki, M., H. Kawami y K. Matsuoka. 2007. *Cochlodinium fulvescens* sp. nov. (Gymnodiniales, Dinophyceae), a new chain-forming unarmored dinoflagellate from Asian coasts. *Phycol. Res.* 55:231-239.
- Jacobson, D.M. y D.M. Anderson. 1996. Widespread phagocytosis of ciliates and other protists by marine mixotrophic and heterotrophic thecate dinoflagellates. *J. Phycol.* 32:279-285.
- Jassby, A.D. y T. Platt. 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 21:540-547.
- Jeffrey, S.W., R.F.C. Mantoura y S.W. Wright. 1995. *Phytoplankton pigments in oceanography*. SCOR-UNESCO. Paris. 660 pp.
- Joyce, L.B. y G.C. Pitcher. 2004. Encystment of *Zigabikodinium lenticulatum* (Dinophyceae) during a summer bloom of dinoflagellates in southern Benguela upwelling system. *Est. Coast. Shelf Sc.* 59:1-11.
- Juhl, A.R. 2000. Effect of fluid shear on dinoflagellate growth, physiology and toxin content. Ph.D. thesis, Univ. of California, San Diego. 138 pp.
- Juhl, A.R., V.L. Trainer y M.I. Latz. 2001. Effect of fluid shear and irradiance on population growth and cellular toxin content of the dinoflagellate *Alexandrium fundyense*. *Limnol. Oceanogr.* 46:758–764.
- Kahru, M. y G. Mitchel. 1998. Spectral reflectance and absorption of a massive red tide off Southern California. *J. Geophys. Res.* 103:21601-21609.
- Kahru, M. y S. Nömmann. 1990. The phytoplankton spring bloom in the Baltic Sea in 1985, 1986: Multitude of spatiotemporal scales. *Cont. Shelf Res.* 10:329-354.
- Kain, J.M. y G.E. Fogg. 1960. Studies on the growth of marine phytoplankton. III. *Prorocentrum micans* Ehrenberg. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 39:33-50.
- Kamykowski, D., R. Reed, G.J. Kirkpatrick. 1992. A comparison of sinking velocity, swimming velocity, rotation, and path characteristics among six marine dinoflagellate species. *Mar. Biol.* 113:319-328.
- Karydis, M., L. Ignatiades y N. Moschopoulou. 1983. An index Associated with Nutrient Eutrophication in the Marine Environment. *Est. Coast. Shelf Sc.* 16:339-344.
- Kayser, H. y K.R. Sperling, 1980. Cadmium effects and accumulation in cultures of *Prorocentrum micans* (Dinophyta). *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 33:89-102.
- Kim, C. –H., Y. Sako y Y. Ishida, 1993. Comparison of toxin composition between populations of *Alexandrium* spp. from geographically distinct areas. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 59:641-646.

- Kim, C. S., S. G. Lee, H. G. Kim y J. Jung. 1999. Reactive oxygen species as causative agents in the ichthyotoxicity of the red tide dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides*. *J. Plankton Res.*, 21:2105-2115.
- Kjørboe, T. y J.L.S. Hansen. 1993. Phytoplankton aggregate formation: Observations of patterns and mechanisms of cell sticking and the significance of exopolymeric material. *J. Plank. Res.* 15:993-1018.
- Kirk, J.T. 1980. The spectral absorption properties of natural waters: Contribution of the soluble and particulate fractions to light absorption in some inland waters of south-eastern Australia. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 31: 287-296.
- Kirk, J.T.O. 1994. Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems. University of Cambridge. Second Edition. Great Britain. 509 pp.
- Kremp, A. y A.S. Heiskanen. 1999. Sexuality and cyst formation of the spring-bloom dinoflagellate *Scrippsiella hangoei* in the coastal northern Baltic Sea. *Mar. Biol.* 134:771-777.
- Kudela, R., G. Pitcher, T. Probyn, F. Figueiras, T. Moita y V. Trainer. 2005. Harmful Algal Blooms in Coastal Upwelling Systems. *Oceanography* 18:184-197.
- Landsberg, J.H. 2002. The Effects of Harmful Algal Blooms on Aquatic Organisms. *Rev. Fish. Sc.* 10:113-390.
- Langdon, C. 1987. On the causes of interspecific differences in the growth-irradiance relationship for phytoplankton. Part I. A comparative study of the growth-irradiance relationship of three marine phytoplankton species: *Skeletonema costatum*, *Olithodiscus luteus* and *Gonyaulax tamarensis*. *J. Plankton Res.* 9:459-482.
- Larkin, S.L. y C.M. Adams. 2007. Harmful Algal Blooms and Coastal Business: Economic Consequences in Florida. *Soc. Nat. Resour.* 20:849-859.
- Latasa, M., M. Estrada y M. Delgado. 1992. Plankton-pigment relationships in the Northwestern Mediterranean during stratification. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 88:61-73.
- Laws, E.A. y T.T. Bannister. 1980. Nutrient and light limited growth of *Thalassiosira fluviatilis* in continuous culture, with implications for phytoplankton growth in the ocean. *Limnol. Oceanogr.* 25:457:473.
- Lefevre, N., A.H. Taylor, F.J. Gilbert y R.J. Geider. 2003. Modeling carbon to nitrogen and carbon to chlorophyll *a* ratios in the ocean at low latitudes: Evaluation of the role of physiological plasticity. *Limnol. Oceanogr.* 48:1796-1807.
- Lewis, J., W. Higman, y S. Kuenster. 1995. Occurrence of Alexandrium sp. cysts in sediments from the North East coast of Britain. En: P. Lassus, G. Arzul, E. Erard, P. Gentien, y C. Marcaillou-LeBaut (Eds.) Harmful marine algal blooms. Lavoisier Science Publishers, Paris, pp. 175-180.
- Lewis, J., A. Harris, K. Jones, y R. Edmonds. 1999. Long-term survival of marine planktonic diatoms and dinoflagellates in stored sediment samples. *J. Plankton Res.* 21:343-354.
- Licea, S., M.E. Zamudio, R. Luna y J. Soto. 2004. Free-living dinoflagellates in the southern Gulf of Mexico: Report of data (1979-2002). *Phycol. Res.* 52:419-428.
- Litaker, R.W., P.A. Tester, C.S. Duke, B.E. Kenney, J.L. Pinckney y J. Ramus. 2002. Seasonal niche strategy of the bloom-forming dinoflagellate *Heterocapsa triquetra*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 232:45-62.

- Loeblich A. R. III. 1966. Aspects of the physiology and biochemistry of the Pyrrhophyta. *Phykos. Prof. Iyenger Mem.* 5:216-255.
- López-Cortés, D., I. Gárate-Lizárraga, J.J. Bustillos-Guzmán, R. Alonso-Rodríguez y I. Murillo-Murillo. 2003. Variabilidad del estado trófico y la biomasa del fitoplancton de Bahía Concepción, Golfo de California (1997-1999). *Hidrobiológica*. 13:195-206.
- López-Ramírez, P.E. 1998. Determinación de la presencia de ficotoxinas en fitoplancton y moluscos bivalvos. Tesis de Maestría. Facultad de *Cienc. Mar.* UABC. 81 pp.
- Lundholm, N., J. Skov, R. Pocklington y Ø. Moestrup. 1994. Domoic acid, the toxic aminoacid responsible for amnesic shellfish poisoning, now in *Pseudonitzschia seriata* (Bacillariophyceae) in Europe. *Phycologia* 33:475-478.
- MacIsaac, J.J. 1978. Diel cycles of inorganic nitrogen uptake in a natural phytoplankton population dominated by *Gonyaulax polyedra*. *Limnol. Oceanogr.* 23:1-9.
- Malagoli, D., E. Marchesini y E. Ottaviani. 2006. Lysosomes as the target of yessotoxin invertebrate and vertebrate cell lines. *Toxicology Lett.* 167:75-83.
- Malej, A., P. Mozetic, V. Malacic y V. Turk. 1997. Response of summer phytoplankton episodic meteorological events (Gulf of Trieste, Adriatic sea). *Mar. Ecol.* 18:273-288.
- Malone, T.C., 1980. Size-fractionated primary productivity of marine phytoplankton. En: Falkowski, P.G. (Ed.), *Primary Productivity in the Sea*. Plenum Press, New York. 301-319 pp.
- Mancilla-Peraza, M. y G.M. Martínez. 1991. Variación estacional de la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en la Bahía de Todos Santos, B. C. México (marzo de 1986 a junio de 1987). *Rev. Inv. Cient.* 2:33-45.
- Marcus, N.H. y F. Boero. 1998. Minireview: The importance of benthic-pelagic coupling and the forgotten role of life cycles in coastal aquatic systems. *Limnol. Oceanogr.* 43:763-768.
- Margalef, R. 1969. Counting. En: R.A. Vollenweider, J.F. Talling y D.F. Westlake (Eds.). *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments including a chapter on bacteria*. London International Biological Programme. (IBP Handbk 12), Blackwell Scient. Publ., Oxford. 7-14 pp.
- Margalef, R. 1978. Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta* 1:493-509.
- Margalef, R. 1978a. Phytoplankton communities in upwelling areas. The example of NW Africa. *Oecol. Aquat.* 3:97-132.
- Margalef, R., M. Estrada y D. Blasco. 1979. Functional morphology of organisms involved in red tides, as adapted to decaying turbulence. En: *Toxic dinoflagellate blooms*. Proc. 2nd Int. Conf. Elsevier. 89- 84 pp.
- Margulis, L. y Bermudes, D. 1985. Symbiosis as a mechanism of evolution: status of cell symbiosis theory. *Symbiosis*. 1:101-124.
- Martínez-Gaxiola, M.D., J.L. Peña-Manjarrez, G. Gaxiola-Castro, M.E. De La Cruz-Orozco y J. García-Córdova. 2006. Flujo de CO<sub>2</sub> océano-atmósfera en Bahía de Todos Santos, Baja California, durante un florecimiento algal. 371-382 pp. En: G. Gaxiola-Castro y B. Hernández (Eds.). *Carbono en México*. INE-CICESE, México.
- Martínez-López, A., Band-Schmidt, C.J. y Escobedo-Urías, D. 2006. Bloom of *Chattonella subsalsa* in an impacted coastal lagoon in the Gulf of California. *Harmful Algae News*. 31:1-5.

- Matsuoka, K., L.B. Joyce, Y. Kotani y Y. Matsuyama. 2003. Modern dinoflagellate cysts in hypertrophic coastal waters of Tokyo Bay, Japan. *J. Plankton Res.* 25:1461-1470.
- Mayali, X., P.J.S. Franks, Y. Tanaka y F. Azam. 2008. Bacteria-induced motility reduction in *Lingulodinium polyedrum* (Dinophyceae). *J. Phycol.* 44:923-928.
- Mijares, A.J., C. Sevcik, C.A. Barboza, y J.A. Saavedra. 1985. Ichtiotoxism by a paralytic toxin produced by marine dinoflagellates of the genus *Ceratium*: relationship to fraction  $\beta$  isolated from the sponge *Tedania ignis*. *Toxicon.* 23:221-233.
- Minobe, S. 1999. Resonance in bidecadal and pentadecadal climate oscillations over the North Pacific: Role in climate regime shifts. *Geophys. Res. Lett.* 26:855-858
- Moestrup, Ø., 2005. IOC Taxonomic Reference List of Toxic Algae, Intergovernmental Oceanographic Commission of UNESCO. En: <http://www.bi.ku.dk/ioc/default.asp>. (consultada en agosto de 2008).
- Montes-Hugo, M.A. y S. Alvarez-Borrego. 2003. Spatial and temporal variation of photosynthetic parameters of phytoplankton in a subtropical coastal lagoon. *Est. Coast. Shelf Sc.* 56:517-525.
- Montiel-Nieves, M. 1998. Composición fitoplanctónica en la columna de agua en muestras colectadas con tubo muestreador segmentado. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, 39 pp.
- Montesor, M., E. Montesarchio, D. Marino y A. Zingone, 1994. Calcareous dinoflagellate cysts in marine sediments of the Gulf of Naples (Mediterranean Sea). *Rev. Palaeob. Palynol.* 84:45-56
- Moran, X.A.G. y M. Estrada. 2001. Short-term variability of photosynthetic parameters and particulate and dissolved primary production in the Alboran Sea (SW Mediterranean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 212:53-67.
- Morey-Gaines, G. 1981. The ecological role of dinoflagellate blooms in the Los Angeles-Long Beach Harbor. Ph. D. Dissertation. Department of Biological Sciences. University of Southern California. Los Angeles. USC Sea Grant Publication No. USCSG-TD-01-81. 354 pp.
- Morton, S.L., A. Vershinin, T. Leighfield, L. Smith y M. Quilliam. 2007. Identification of Yessotoxin in mussels from the Caucasian Black Sea of the Russian Federation. *Toxicon.* 50:581-584.
- Nakata, H. 1988. Wind effects on the transport of Japanese sand eel larvae in the eastern part of the Seto Inland Sea. *Nipp. Suis. Gakkaishi.* 54:1553-1561.
- Nielsen, M.V. 1992. Irradiance and daylength effects on growth and chemical composition of *Gyrodinium aureolum* Hulbert in culture. *J. Plankton Res.* 14:811-820.
- Nielsen, T.G. y T. Kiørbe. 1991. Effects of a storm event on the structure of the pelagic food web with special emphasis on planktonic ciliates. *J. Plankton Res.* 13:35-51.
- Nielsen, S.L., S. Enriquez, C.M. Duarte y K. Sand-Jensen. 1996. Scaling Maximum Growth Rates Across Photosynthetic Organisms. *Funct. Ecol.* 10:167-175.
- Niklas, K.J. 1994. Size-dependent variations in plant growth rates and the "3/4 power rule." *Am. J. Bot.* 81:134-144.
- Nordli, E. 1957. Algal flour extract as a stimulating agent for marine dinoflagellate cultures. *Nytt Mag. Bot.* 5: 1-13.

- Ochoa, J.L., A.P. Sierra-Beltrán, G. Olaiz-Fernández y L.M. Del Villar-Ponce. 1998. Should mollusk toxicity in México be considered a public health issue?. *J. Shellfish Res.* 17: 1671-1673.
- Okaichi, T. 2003. Red-Tide Phenomena, Chapter 2. 7-60 pp. En: Okdaichi, T. (Ed.). Red Tides. Kluwer Academic Publishers, Japón.
- Okolodkov, B.Y. y Gárate-Lizárraga, I. 2006. An annotated checklist of Dinoflagellates (Dinophyceae) from the Mexican Pacific. *Act. Bot. Mex.* 74:1-254.
- Onoue, Y. 1990. Massive fish kills by a *Ceratium fusus* red tide in Kagoshima Bay, Japan. *Red Tide Newsl.* 3:2.
- Oviat, C., A. Keller y L. Reed. 2001. Annual Primary Production in Narragansett Bay with no Bay-Wide Winter-Spring Phytoplankton Bloom. *Est. Shelf Sc.* 54:1013-1026.
- Özkan, E.Y., B. Büyükişik, T. Koray y F. Sabanci. 2008. The Influence of Changes in Nutrient Ratios on Several Biological Processes in Inner Bay of Izmir. *Turk. J. Fish. Aquat. Scs.* 8:103-114.
- Paerl, H.W. 1988. Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine and inland waters. *Limnol. Oceanogr.* 33:823-847.
- Paerl, H.W. y D.R. Whitall. 1999. Anthropogenically derived atmospheric nitrogen deposition, marine eutrophication and harmful algal bloom expansion: Is there a link? *Ambio.* 28:307-311.
- Parker, M. 1987. Exceptional plankton blooms conclusion of discussions: Convener's report. Rapp. P. -V. *Reun. Cons. Int. Explor. Mer* 187:108-114.
- Pavia, E.G. 2004. La influencia de los ciclones tropicales en la lluvia del noroeste de Baja California y suroeste de California. *Geos.* 24:69-72.
- Peña-Manjarrez, J. L. 2001. Ecofisiología de Dinoflagelados Productores de Mareas Rojas en la Bahía de Todos Santos. Tesis de Maestría. CICESE.
- Peña-Manjarrez, J.L., Gaxiola-Castro, G., Helenes-Escamilla, J y Orellana-Cepeda, E. 2001. Quistes de *Lingulodinium polyedrum*, productor de mareas rojas en la Bahía de Todos Santos (Invierno-Primavera, 2000). *Cienc. Mar.* 27:543-558.
- Peña-Manjarrez, J. L., J. Helenes, G. Gaxiola y E. Orellana. 2005. Dinoflagellate cysts and bloom events at Todos Santos Bay. *Cont. Shelf Res.* 25:1375-1393.
- Pérez-Brunis, P., M. López-Mariscal y J. Pineda-Aguilar. 2006. Hydrographic conditions near the coast of northwestern Baja California: 1997-2004. *Cont. Shelf Res.* 26:885-901.
- Pérez-Brunis, P., M. López-Mariscal, A. Parés-Sierra y J. Pineda-Aguilar. 2007. Comparison of upwelling índices off Baja California derived from three different wind data sources. *CalCOFI Rep.* 48:204-214.
- Pérez-Gómez, A., A. Ferrero-Gutierrez, A. Novelli, J.M. Franco, B. Paz, y M.T. Fernández-Sánchez. 2006. Potent neurotoxic action of the shellfish biotoxin yessotoxin on cultured cerebellar neurons. *Toxicol. Sci.* 90:168-177.
- Persson, A. y R. Rosenberg. 2003. Impact of grazing and bioturbation of marine benthic deposit feeders on dinoflagellate cysts. *Harmf. Alg.* 2:43-50.
- Peterson, B., R. Emmett, S. Ralston, K.A. Forney, S. Benson, R. Goericke, E. Venrick, A. Mantyla, B.E. Lavaniegos, M. Weise, S.J. Bograd, F.B. Schwing, W.J. Sydeman, D. Hyrenbach, R. W. Bradley, P. Warzybok, J. Harvey, R. Hewit, N. Lo, W. Watson, J. Barlow, M. Lowry, F. Chavez, K. Hunter, G. Gaxiola-Castro y R. Durazo. 2006. The State of the California Current, 2005-2006: Warm in the north, Cool in the South.



- CalCOFI Rep.* 47: 30-74.
- Pickney, J.L., H.W. Paerl y M. B. Harrington. 2002. Responses of the phytoplankton community growth rate to nutrient pulses in variable estuarine environments. *J. Phycol.* 35:1455-1463.
- Pielou, E.C. 1969. *An Introduction to Mathematical Ecology*. John Wiley and Sons, Inc. USA. 286 pp.
- Pitcher, G.C. y A. Cockcroft. 1998. Low oxygen, rock lobster strandings, and PSP. *Harmful Algae News*. 17:1-3.
- Pitcher, G.C., A.J. Boyd, D.A. Horstman y B.A. Mitchell-Innes. 1998. Subsurface dinoflagellate populations, frontal blooms and the formation of red tide in the southern Benguela upwelling system. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 172:253-264.
- Prakash, A. 1971. Terrigenous organic matter and coastal phytoplankton fertility. En: Costlow, J.D. (Ed.) *Symposium of fertility of the sea*, Gordon and Breach, New York, 2:351-368.
- Prezelin, B.B. y B.M. Sweeney. 1977. Characterization of photosynthetic rhythms in marine dinoflagellates. II. Photosynthesis-irradiance curves and in vivo chlorophyll *a* fluorescence. *Plant, Physiol.* 60:388-392.
- Prezelin, B.B. y H. Matlick. 1983. Nutrient-dependent low-light adaptation in the dinoflagellate *Gonyaulax polyedra*. *Mar. Biol.* 74:141-150.
- Prezelin, B.B., G. Samuelsson y H. Matlick. 1986. Photosystem II photoinhibition and altered kinetics of photosynthesis during nutrient-dependent high-light photoadaptation in *Gonyaulax polyedra*. *Mar. Biol.* 93:1-12.
- Prezelin, B.B. y N. Nelson. 1990. The formation of ATP and reducing power in the light. En: Dennis, D.T. y D.H. Turpin (Eds.). *Advanced Plant Physiology: Integration and Control of Metabolism*. Pitman Publishers. 212-223 pp.
- Prezelin, B.B. y H.E. Glover. 1991. Variability in time/space estimates of phytoplankton, biomass and productivity in the Sargasso Sea. *J. Plankton Res.* 13:45-67.
- Rabsch, U. y W.P. Krischker. 1984. Influence of low cadmium and zinc concentrations on batch culture *Prorocentrum micans* (Dinophyta) containing low levels of dissolved organic carbon. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 14:275-285.
- Rand, G.M., P.G. Wells, y L.S. McCarty. 1995. Introduction to aquatic toxicology. En: Rand, G.M. (Ed.), *Fundamentals of aquatic Toxicology, Effects, Environmental fate, and risk assessment*. Taylor and Francis, Florida, U.S.A. 586 pp.
- Raven, J.A. 1991. Why are there no picoplanktonic O<sub>2</sub> evolvers with volumes less than 10<sup>-19</sup> m<sup>3</sup>?. *J. Plankton Res.* 16:565-580
- Rensel, J.E. y J.N.C. Whyte. 2003. Finfish mariculture and harmful algal blooms. En: *Manual on Harmful Marine Microalgae*. G.M. Hallegraeff *et al.* (Eds.). UNESCO. Paris, Francia. 693-722 pp.
- Richardson, K. 1997. Harmful or exceptional phytoplankton blooms in the marine ecosystem. *Adv. Mar. Biol.* 31:301-385.
- Rizzo, P.J. 1987. Biochemistry of the dinoflagellate nucleus. En: Taylor, F.J.R. (Ed.). *The biology of dinoflagellates*. Blackwell Scientific Publication, Oxford. 147-173 pp.
- Saldade-Castañeda, O., J.L. Vázquez-Castellanos, J. Galván, A. Sánchez-Anguiano y A. Nazar. 1991. Poisoning from paralytic shellfish toxins in Oaxaca, México. *Sal. Pub. Mex.* 33:240-247.



- Schnepf, E. y G. Deichgräber. 1984. "Myzocytosis", a kind of endocytosis with implications to compartmentation in endosymbiosis. Observations in *Paulsenella* (Dinophyta). *Naturwissenschaften*. 71:218-219.
- Scholin, C. A., F. Gulland, G.J. Doucette, S. Benson, M. Busman, F.P. Chavez, J. Cordaro, R. DeLong, A.D. Vogetaere, J. Harvey, M. Haulena, K. Lefebvre, T. Lipscomb, S. Loscutoff, L.J. Lowenstine, R. Marin III, P.E. Miller, W.A. McLellan, P.D.R. Moeller, C.L. Powell, T. Rowles, P. Silvagni, M. Silver, T. Spraker, V. Trainer y F.M.V. Dolah. 2000. Mortality of sea lions along the central California coast linked to a toxic diatom bloom. *Nature*. 403:80-84.
- Scholin, C.A. 1998. Development of nucleic acid probe-based diagnostics for identifying and enumerating harmful algal bloom species. En: Anderson, D.M., A.D. Cembella y G.M. Hallegraeff. (Eds.). *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*. NATO ASI series, Series G, Ecological Sciences No. 41, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. 337-350 pp.
- Segovia-Zavala, J.A., F. Delgadillo-Hinojosa, A. Muñoz-Barbosa, M.A. Huerta-Díaz, E.A. Gutiérrez-Galindo, S.R. Canino-Herrera y J.M. Hernández-Ayón. 2007. Variabilidad espacial y balance de fosfatos sobre la plataforma continental de la región fronteriza occidental México-EUA. *Cienc. Mar*. 33:229-245.
- Sgrosso, S., F. Esposito y M. Montesor. 2001. Temperature and daylength regulate encystment in calcareous cyst-forming dinoflagellates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 211:77-87.
- Sherr, E.B. y B.F. Sherr. 2007. Heterotrophic dinoflagellates: a significant component of microzooplankton biomass and major grazers of diatoms in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 352:187-197.
- Shim, J., H.J. Lee, y G.H. Kim. 2008. Proteomic studies on mixotrophy in a dinoflagellate, *Prorocentrum micans*. *World Aquac. Soc.*, Meeting abstracts. 279 pp.
- Sierra-Beltrán, A.P., R. Cortés-Altamirano y M.C. Cortés-Lara. 2005. Occurrences of *Prorocentrum minimum* (Pavillard) in México. *Harmful Algae*. 4:507-517.
- Sleigh, M.A. 2000. Trophic strategies. En: Leadbeater, B.S.C. y J.C. Green (Eds.). *The flagellates: Unity, Diversity and Evolution*. CRC Press. Plymouth. 147-165 pp.
- Smalley, G.W. y W. Coats. 2002. Ecology of the Red-Tide Dinoflagellate *Ceratium furca*: Distribution, Mixotrophy, and Grazing Impact on Ciliate Populations of Chesapeake Bay. *J. Eukaryot. Microbiol.* 49:63-73.
- Smayda, T.J. 1976. *Ceratium tripos* (Muller) Nitzsch: A brief overview of its biology relative to its 1976 bloom dynamics in northeastern U.S. coastal waters, p. 103-109. En: Sharp, J. (Ed.). *Anoxia on the Middle Atlantic Shelf during the Summer of 1976*. Rept. of Workshop in Washington, D.C., 15-16 October 1976. NSF, IDOE. 122 pp.
- Smayda, T.J. 1980. Phytoplankton succession. En: Morris, I. (Ed.) *The Physiological Ecology of Phytoplankton*. University of California Press. Berkeley, California. 493-570.
- Smayda, T. J. 1990. Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: Evidence for a global epidemic. En: Granéli, E., B. Sundström, L. Edler y D. M. Anderson (Eds.). *Toxic Marine Phytoplankton*. Elsevier, Amsterdam. 29-40 pp.
- Smayda, T.J. 1997. Harmful algal blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. *Limnol. Oceanogr.* 43:1137-1153.

- Smayda, T.J. 1997a. What is a bloom? A commentary. *Limnol. Oceanogr.* 42:1132-1136.
- Smayda, T.J. 1998. Some patterns of variability characterizing marine phytoplankton, with examples from Narragansett Bay. *ICES J. Mar. Sci.* 55:562-573.
- Smayda, T.J. 2000. Ecological features of harmful algal blooms in coastal upwelling systems. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 22:219-253.
- Smayda, T.J. 2002. Turbulence watermass stratification and harmful algal blooms: an alternative view and frontal zones as "pelagic seed banks". *Harmful Algae.* 1:95-112.
- Smayda, T.J. y C.S. Reynolds. 2000. Community assembly in marine phytoplankton: application of recent models to harmful dinoflagellate blooms. *J. Plankton Res.* 23:447-461.
- Smayda, T.J. 2005. Eutrophication and phytoplankton. En: P. Wassmann y K. Olli (Eds.). *Drainage Basin Nutrient Inputs and Eutrophication: An Integrated Approach.* University of Tromsø, Norway. 89-98 pp.
- Smith, J.C., K. Pauley, P. Cormier, R. Angus, P. Odense, D. O'neal, M.A. Quilliam y J. Worms. 1991. Population dynamics and toxicity of various species of *Dinophysis* and *Nitzschia* from the Southern Gulf of Saint Lawrence. En: Proceedings of the Second Canadian workshop on Harmful Algae, pp. 25. D.C. Gordon (Ed.). Bedford Institute of Oceanography, Dartmouth, Novaescotia, October, 1990. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 1799.
- Smith, V.H. 1998. Cultural Eutrophication of Inland Estuarine, and Coastal Waters. En: M.L. Pace y P.M. Groffman. (Eds.). *Successes Limitations and Frontiers in Ecosystem Science.* Springer, New York. 499 pp.
- Sogawa, K., M. Matsuda y K. Okutani. 1998. Induction of apoptosis by a marine microalgal polysaccharide in a human leukemic cell line. *J. Mar. Biotechnol.* 6:241-243.
- Sola, F., A. Masoni, B. Fossat, J. Porthe-Nibelle, P. Gentien y G. Bodennec. 1999. Toxicity of fatty acid 18:5n3 from *Gymnodinium* cf. *Mikimotoi*: I. Morphological and biochemical aspects on *Dicentrarchus labrax* gills and intestine. *J. Appl. Toxicol.* 19:279-284.
- Sosa-Avalos, R., G. Gaxiola-Castro, R. Durazo y B.G. Mitchel. 2005. Efecto de los vientos Santa Ana en las propiedades bio-ópticas frente a Baja California. *Cienc. Mar.* 31:339-348.
- Sournia, A. 1995. Red tide and toxic marine phytoplankton of the world ocean: An inquiry into biodiversity, p. 103-112. In: Harmful Marine Algal Blooms. Proc. 6<sup>th</sup> Int. Conf. on Toxic Marine Phytoplankton. Lavoisier.
- Steele, J.M. 2000. "Eclipse Prediction in Mesopotamia." *Arch. Hist. Ex. Sc.* 54:421-454.
- Steidinger, K.A. 1983. A re-evaluation of toxic dinoflagellate biology and ecology. *Progr. Phycol. Res.* 2:147-188.
- Steidinger, K.A. y K. Jangen. 1997. Dinoflagellates. En: C.R. Tomas (Ed.). *Identifying Marine Phytoplankton.* Academic Press. San Diego, California. 387-584 pp.
- Steidinger, K.A., J.H. Landsberg, E.W. Truby y B.S. Roberts. 1998. First report of *Gymnodinium pulchellum* Larsen 1994 (Dinophyceae) in North America and associated fish kills in the Indian River, Florida. *J. Phycol.* 34:431-437.
- Stoecker, D.K. 2007. Mixotrophy among Dinoflagellates. *J. Eukar. Microbiol.* 46:397-401.

- Sullivan, J.M. y E. Swift. 2003. Effects of small-scale turbulence on net growth rate and size of ten species of marine dinoflagellates. *J. Phycol.* 39:83-94.
- Susek, E., K. A. F. Zonneveld, G. Fischer, G. J. M. Versteegh y H. Willems. 2005. Organic-walled dinoflagellate cyst production in relation to upwelling intensity and lithogenic influx in the Cape Blanc region (off north-west Africa). *Phycol. Res.* 53: 97-112.
- Sutherland, T.F., C. Leonard y F.J.R. Taylor. 1992. A segmented pipe sampler for integrated profiling of the upper water column. *J. Plankton Res.* 14:915-923.
- Sverdrup, H.U. y W.E. Allen. 1939. Distribution of diatoms in relation to the character of water masses and currents off Southern California in 1938. *J. Mar. Res.* 2:131-144.
- Sweeney, B. M. 1975. Red tides I have known. En: V.R. LoCicero. (Ed.). Proceedings of the First International Conference on Toxic Dinoflagellate Blooms. Mass. Sci. Tech. Found. Wakefield. 225-234 pp.
- Tang, E.P.Y. 1995a. The allometry of algal growth rates. *J. Plankton Res.* 17:1325-1335.
- Tang, E.P.Y. 1996. Why do dinoflagellates have lower growth rates?. *J. Phycol.* 32:80-84.
- Tang, E.P.Y. y R.H. Peters. 1995. The allometry of algal respiration. *J. Plankton Res.* 17:303-315.
- Taylor, F.J.R. 1987. General group characteristics, special features of interest and short history of dinoflagellate study. En: F.J.R. Taylor. (Ed.). *The Biology of Dinoflagellates*. Bot. Monogr. 21. Blackwell and University of California Press. pp. 1-23.
- Taylor, F.J.R. 1993. The species problem and its impact on harmful phytoplankton studies, with emphasis on dinoflagellate morphology. En: Smayda, T.J. y Y. Shimizu (Eds.). *Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea*. Elsevier, Amsterdam, pp. 81- 86.
- Tett, P. 1987. The ecophysiology of exceptional blooms. Rapp. P. -V. *Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* 187:47-60.
- Thomas, H.T. y C.H. Gibson. 1990. Effects of small scale turbulence on microalgae. *J Appl Phycol.* 2:71-77.
- Throndsen, J. 1973. Motility in some marine nanoplankton flagellates. *Norw. J. Zool.* 21:193-200.
- Throndsen, J. 1978. Phytoplankton preservation and storage. En: A., Sournia. (Ed.). *Phytoplankton Manual*. UNESCO, Paris. 69-74 pp.
- Tilstone, G.H., B.M. Míguez, F.G. Figueiras y E.G. Fermín. 2000. Diatom dynamics in a coastal ecosystem affected by upwelling: coupling between species succession, circulation and biogeochemical processes. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 205:23-41.
- Tomas, C.R. 1997. Identifying Marine Phytoplankton. Academic Press, New York, 838 pp.
- Torrey, H.B. 1902. An unusual occurrence of dinoflagellata on the California coast. *American Naturalist.* 36:187-192.
- Trasviña, A., M. Ortíz-Figueroa, H. Herrera, M.A. Cosío y E. González. 2003. 'Santa Ana' winds and upwelling filaments off Northern Baja California. *Dynam. Atm. Oceans.* 37:113-129.
- Tregouboff, G. y M. Rose. 1957. Manuel de planctonologie Méditerranée. Centre National de la Recherche Scientifique, première édition. Paris. Tome I: 128 pp.
- Twiner, M.J., N. Rehmann, P. Hess y G.J. Doucette. 2008. Azaspiracid Shellfish poisoning: A Review on the Chemistry, Ecology, and Toxicology with an Emphasis on Human Health Impacts. *Mar. Drugs.* 6:39-72.

- Tyler, M.A., H.H. Seliger. 1981. Selection for a red tide organism: Physiological responses to the physical environment. *Limnol. Oceanogr.* 26:310-324.
- Tyler, M.A., D.W. Coats, y D.M. Anderson, 1982. Encystment in a dynamic environment: Deposition of dinoflagellate cysts by a frontal convergence. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 7:163-178.
- Uchida, T. 1994. Effects of temperature on the encystment and excystment of a dinoflagellate *Scrippsiella trochoidea* isolated from Muroran Harbor, Hokkaido. *Bull Nansei Natl. Fish. Res. Inst.* 27:243-249 (en japonés con resumen en inglés).
- Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommung der quantitativen phytoplankton-methodik. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.* 9: 1-38.
- Valdéz-Holguín, J.E., S. Alvarez-Borrego y B.G. Mitchell. 1998. Photosynthetic parameters of phytoplankton in the California Current System. *CalCOFI Rep.* 39:148-158.
- Van den Hoek, C., D.G. Mann y H.M. Jahns. 1995. *Algae: An introduction to phycology.* Cambridge University Press. 623 pp.
- Venrick, E.L. 2002. Floral patterns in the California Current System off Southern California: 1990-1996. *J. Mar. Res.* 60:171-189.
- Venrick, E.L. y T.L. Hayward. 1984. Determining chlorophyll on the 1984 CalCOFI surveys. *CalCOFI Rep.* 25:74-79
- Venrick, E., S.J. Bograd, D. Checkley, R. Durazo, G. Gaxiola-Castro, J. Hunter, J. Huyer, A. Hyrenbach, B.E. Lavaniegos, A. Mantyla, F.B. Schwing, R.L. Smith, W.J. Sydeman y P.A. Wheeler. 2004. The State of the California Current, 2002-2003: Tropical and subarctic influences vie for dominance. *CalCOFI Rep.* 44:28-60.
- Villac, M.C., D.L. Roelke, T.A. Villarreal y G.A. Fryxell. 1993. Comparison of two domoic acid-producing diatoms: A review. *Hydrobiology.* 269/270:213-224.
- Wainright, S. C. 1987. Stimulation of heterotrophic microplankton production by resuspended marine sediments. *Science.* 238:1710-1712.
- Wall D., R.R.L. Guillard, B. Dale, E. Swift y N. Watabe. 1970. Calcitic resting cysts in *Peridinium trochoideum* (Stein) Lemmermann, an autotrophic marine dinoflagellate. *Phycologia.* 9:151-156.
- Walsh, J.J., J.C. Kelley, T.E. Whitledge y J.J. MacIsaac. 1974. Spin-up of the Baja California upwelling ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* 19:553-572.
- Walton, R. W. 1955. Ecology of living benthonic foraminifera, Todos Santos Bay, B.C. *J. Paleontol.* 26:952-1018.
- Wang, Z, H., Q. Yu-Zao y Y. Chen. 2006. Phytoplankton abundance, community structure and nutrients in cultural areas of Daya Bay, South China Sea. *J. Mar. Syst.* 62:85-94.
- Wang, Z, H., Q. Yu-Zao y Y. Yu-Feng. 2007. Cyst formation: an important mechanism for the termination of *Scrippsiella trochoidea* (Dinophyceae) bloom. *J. Plankton Res.* 29:209-218.
- Wassmann, P. 1990. Relationships between primary and export production in the boreal coastal zone of the North Atlantic. *Limnol. Oceanogr.* 35:464-471.
- Watanabe, M., K. Kohata y Y. Kimura. 1991. Diel vertical migration and nocturnal uptake of nutrients by *Chatonella antiqua* under stable stratification. *Limnol. Oceanogr.* 36:593-602.
- Woodland, H.J. y B.M. Sweeney. 1958. A Persistent Diurnal Rhythm of Luminescence in *Gonyaulax polyedra*. *Biol. Bull.* 115:440-458.

- Work, T.M., A.M. Beale, L. Fritz, M.A. Quilliam, M. Silver, K. Buck y J.L.C. Wright. 1993. Domoic acid intoxication of brown pelicans and cormorants in Santa Cruz, California. En: Smayda, T.J. y Y. Shimizu (Eds.). *Toxic phytoplankton blooms in the sea*. Elsevier, New York. 3: 643-649.
- Wu, J., W. Sunda, E.A. Boyle y D.M. Karl. 2000. Phosphate Depletion in the Western North Atlantic Ocean. *Science*. 289:759-762.
- Yanagi, T. 1982. Heat budget of Uwajima Bay. *Umi to Sora (Sea and Sky)*. 58:13-20 (en japonés con resumen en inglés).
- Yin, K., P.Y. Qian, J.C. Chen, D.P.H. Hsieh y P.J. Harrison. 2000. Dynamics of nutrients and phytoplankton biomass in the Pearl River estuary and adjacent waters of Hong Kong during summer: preliminary evidence for phosphorus and silicon limitation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 194:295-305.

### Sitios web consultados

- <http://ioc.unesco.org/hab/GEOHAB.htm> . Sitio del programa sobre Ecología y Oceanografía Globales de los Florecimientos Algales Nocivos de la UNESCO. (Consultado en agosto de 2008).
- <http://smn.cna.gob.mx/>. Sitio de la Comisión Nacional del Agua (CNA). (Consultado en febrero de 2008).
- <ftp://ftp.cicese.mx/pub/divOC/ocefisica/vientos/sauzal/MET/>. Sitio de la Estación Meteorológica del CICESE en el Puerto de El Sauzal. (Consultado en mayo de 2008).
- <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>. Sitio de imágenes satelitales de color de la superficie del océano. Administración Nacional de la Atmósfera y del Espacio de los Estados Unidos (NASA). (Consultado en febrero de 2008).
- [www.wimsoft.com](http://www.wimsoft.com). Sitio del programa para el procesamiento de imágenes con software Windows Image Manager. (Consultado en septiembre de 2007).
- [http://aa.usno.navy.mil/data/docs/RS\\_OneYear.php](http://aa.usno.navy.mil/data/docs/RS_OneYear.php). Sitio de Servicios Astronómicos de la Armada de los Estados Unidos. (Consultado en agosto de 2007).
- <http://www.pfeg.noaa.gov/products/PFEL/modeled/indices/upwelling/upwelling.html>. Sitio de la División de Investigación Ambiental de la Administración Nacional para el Océano y la Atmósfera de los Estados Unidos (ERS/NOAA) para obtener el índice de surgencia costera. (Consultado en septiembre de 2007).

## Anexo I

El Índice de Eutroficación por Nutrientes (IEN) se estimó siguiendo un procedimiento similar al propuesto por Karydis *et al.* (1983). Con este índice podemos medir de forma independiente la relación entre la concentración total de nitratos+nitritos o fosfatos en una localidad durante el periodo de estudio (enero de 2002 a junio de 2005) y la concentración total de cada nutriente en todas las localidades, este índice se propone como una razón para expresarlo sin dimensiones. Se utilizaron las transformaciones logarítmicas de las concentraciones de nutrientes para normalizar y suavizar las fluctuaciones.

Se construyó una matriz de las concentraciones para cada nutriente, como la que se muestra en el siguiente ejemplo para los nitratos+nitritos:

Localidad	Ene-02	Feb-02	Mar-02	...	Abr-05	May-05	Jun-05	$X_i$
RB	3.13	3.79	2.84	...	1.83	0.94	1.78	117.38
AG	5.83	3.12	4.21	...	4.49	1.10	1.06	201.08
PI	4.28	2.02	2.88	...	1.23	2.26	0.92	126.64
SM	2.87	3.99	4.17	...	1.23	3.10	7.60	111.10
SZ	5.18	2.45	3.48	...	3.23	3.70	6.70	160.70
LR	4.36	2.06	2.93	...	3.54	2.89	3.00	111.89
MC	3.70	1.75	2.49	...	2.23	1.09	1.17	122.13
PE	5.20	3.04	3.97	...	1.24	0.57	1.34	130.68
FA	3.85	4.62	5.37	...	2.69	0.62	1.03	141.44
ML	4.50	5.20	3.87	...	2.69	1.39	1.27	127.10
BE	3.40	4.12	3.09	...	2.39	1.25	0.38	119.62
PB	2.27	2.68	3.37	...	0.96	1.19	1.62	87.34
$X_j$	48.57	38.84	42.65	...	27.75	20.10	27.87	1557.09

Los renglones representan las localidades y las columnas el número de muestras durante el periodo de estudio. Se calculó el gran total de la concentración del nutriente ( $X_{ij}$ ) con respecto a las concentraciones totales de cada renglón ( $X_i$ ) y columna ( $X_j$ ) y se comparó con las concentraciones totales del nutriente durante el periodo en cada localidad (es decir cada  $X_i$ ) con la siguiente relación:

$$IEN = [\log X_{ij} / (\log X_{ij}) - (\log X_i)] [0.6026]$$

Donde IEN, es el índice de eutroficación por nutrientes, y 0.06026 es el logaritmo base 10 del número de estaciones (en nuestro caso 4), lo cual hace que el cálculo sea independiente del número de estaciones.

Los valores obtenidos se clasifican como:

- Aguas eutróficas tienen valor de  $IEN > 5$
- Aguas mesotróficas presentan valores de IEN en el intervalo de 3 a 5
- Aguas oligotróficas registran valores de  $IEN < 3$ .















































Anexo III. Especies de la clase *Dinophyceae* identificadas durante el periodo de estudio en las diferentes estaciones dentro de la Bahía de Todos Santos. Las especies con asterisco son aquellas que se han reportado como productoras de florecimientos en otras regiones. Las especies con doble asterisco indican aquellas especies que han producido florecimientos en la BTS.

<i>Akashiwo sanguinea</i> **	<i>Gonyaulax scrippsae</i>	<i>Polykrikos</i> sp.
<i>Alexandrium</i> sp. (cf. <i>catenella</i> )**	<i>Gonyaulax sphaeroidea</i>	<i>Pronoclituca pelágica</i>
<i>Alexandrium</i> sp. *	<i>Gonyaulax spinifera</i> *	<i>Prorocentrum gracile</i> **
<i>Amphydinium extensum</i>	<i>Gonyaulx subinermis</i>	<i>Prorocentrum micans</i> **
<i>Amphydinium cartieri</i>	<i>Gonyaulax verior</i> *	<i>Prorocentrum</i> sp. (cf. <i>triestinum</i> )*
<i>Amphydinium</i> sp. (cf. <i>flexum</i> )	<i>Gonyaulax</i> sp.	<i>Prorocentrum refieldii</i>
<i>Amphydinium</i> sp. 1	<i>Gonyaulax</i> sp. (cf. <i>turbynei</i> )	<i>Prorocentrum</i> sp. (cf. <i>compressum</i> )
<i>Amphydinium</i> sp. 2	<i>Gymnodinium</i> spp.**	<i>Prorocentrum</i> sp. (cf. <i>minimum</i> )*
<i>Amylax triacantha</i>	<i>Gymnodinium catenatum</i> *	<i>Protopteridinium brevipes</i>
<i>Balechina</i> sp.	<i>Gymnodinium</i> sp.(cf. <i>flavum</i> )**	<i>Protopteridinium bipes</i> **
<i>Ceratium arcticum</i>	<i>Gymnodinium gracile</i>	<i>Protopteridinium claudicans</i>
<i>Ceratium azoricum</i>	<i>Gymnodinium rubrum</i>	<i>Protopteridinium conicum</i>
<i>Ceratium balechii</i>	<i>Gyrodinium</i> sp. (cf. <i>biconicum</i> )	<i>Protopteridinium conicoides</i>
<i>Ceratium dens</i> **	<i>Gyrodinium</i> sp. (cf. <i>falcatum</i> )	<i>Protopteridinium crassipes</i>
<i>Ceratium divaricatum</i> **	<i>Gyrodinium</i> sp. (cf. <i>fusiformes</i> )	<i>Protopteridinium curtipes</i>
<i>Ceratium furca</i> **	<i>Gyrodinium instriatum</i>	<i>Protopteridinium depressum</i>
<i>Ceratium fusus</i> **	<i>Gyrodinium lachrima</i>	<i>Protopteridinium divergens</i>
<i>Ceratium horridum</i>	<i>Gyrodinium</i> sp. (cf. <i>stellares</i> )	<i>Protopteridinium leonis</i>
<i>Ceratium kofoidii</i>	<i>Gyrodinium spirale</i>	<i>Protopteridinium minutum</i>
<i>Ceratium lineatum</i>	<i>Gyrodinium</i> spp.	<i>Protopteridinium nudum</i>
<i>Ceratium macroceros</i>	<i>Heterocapsa</i> sp. (cf. <i>minima</i> )	<i>Protopteridinium oblongum</i>
<i>Ceratium pentagonum</i>	<i>Heterocapsa rotundata</i>	<i>Protopteridinium oceanicum</i>
<i>Ceratium</i> spp. *	<i>Heterocapsa triquetra</i> *	<i>Protopteridinium ovatum</i>
<i>Ceratium symmetricum</i>	<i>Karenia</i> sp. (cf. <i>mikimotoi</i> )**	<i>Protopteridinium pallidum</i>
<i>Ceratium tripos</i>	<i>Karenia</i> sp.	<i>Protopteridinium pellucidum</i>
<i>Cochlodinium polykrikoides</i> *	<i>Karlodinium</i> sp. 1	<i>Protopteridinium quinquecorne</i> *
<i>Dinophysis acuminata</i> *	<i>Karlodinium</i> sp. 2	<i>Protopteridinium steinii</i>
<i>Dinophysis acuta</i> *	<i>Katodinium</i> sp. (cf. <i>glaucum</i> )	<i>Protopteridinium</i> sp. 1
<i>Dinophysis caudata</i> *	<i>Lingulodinium polyedrum</i> **	<i>Protopteridinium sourniaei</i>
<i>Dinophysis fortii</i> *	<i>Noctilica scintillans</i> **	<i>Pronoclituca pelagica</i>
<i>Dinophysis rotundata</i>	<i>Oxyphysis oxitoxoides</i>	<i>Pyrocystis lúnula</i>
<i>Dinophysis</i> sp.	<i>Oxytoxum gracile</i>	<i>Pyrophacus horologium</i>
<i>Dinophysis tripos</i>	<i>Oxytoxum scolopax</i>	<i>Pyrophacus steinii</i>
<i>Diplopsalis</i> sp.	<i>Oxytosum</i> sp.	<i>Scrippsiella trochoidea</i> **
<i>Fragilidium</i> sp. (cf. <i>mexicanum</i> )	<i>Podolampas palmipes</i>	<i>Torodinium robustum</i>
<i>Gonyaulax digitale</i>	<i>Polykrikos kofoidii</i> *	<i>Torodinium teredo</i>
<i>Gonyaulax grindleyii</i>	<i>Polykrikos polykrikoides</i> *	<i>Warnowia</i> sp. (cf. <i>polyphemus</i> )
<i>Gonyaulax polygramma</i> *	<i>Polykrikos schwartzii</i> *	<i>Zygabikodinium lenticulatum</i>

Anexo IV. Especies de la clase *Bacillariophyceae* identificadas durante el periodo de estudio en las diferentes estaciones dentro de la Bahía de Todos Santos. Las especies con asterisco son aquellas que se han reportado como productoras de florecimientos en otras regiones. Las especies con doble asterisco indican aquellas especies que han producido florecimientos en la BTS.

<i>Actinocyclus curvatus</i>	<i>Cylindrotheca closterium</i> *	<i>Proboscia alata</i>
<i>Actinocyclus octanarius</i>	<i>Dactylosolem</i> spp.	<i>Pseudonitzschia australis</i> **
<i>Actinocyclus</i> sp.	<i>Dactylosolen fragilissimus</i>	<i>Pseudonitzschia delicatissima</i> **
<i>Asterionella</i> sp.	<i>Detonula confervacea</i>	<i>Pseudonitzschia fraudulenta</i>
<i>Azpeitia</i> sp.	<i>Dinobryon</i> spp. (Chrisofita)	<i>Pseudonitzschia pungens</i> **
<i>Bacillaria hialina</i>	<i>Dytilum brightwelli</i>	<i>Pseudonitzschia seriata</i> **
<i>Bacillaria paxillifera</i>	<i>Eucampia antártica</i> *	<i>Pseudonitzschia</i> spp.**
<i>Bacteriastrum delicatulum</i>	<i>Eucampia zodiacus</i> **	<i>Pseudonitzschia longissima</i> **
<i>Bacteriastrum elongatum</i>	<i>Fragilaria</i> spp.	<i>Rhizosolenia alata</i>
<i>Bacteriastrum hyalinum</i> **	<i>Fragilariopsis</i> spp.	<i>Rhizosolenia imbricata</i>
<i>Ceratulina pelágica</i>	<i>Guinardia cylindrus</i> **	<i>Rhizosolenia pungens</i>
<i>Chaetoceros affinis</i>	<i>Guinardia delicatula</i>	<i>Rhizosolenia</i> spp.
<i>Chaetoceros compressus</i> *	<i>Guinardia flácida</i>	<i>Skeletonema costatum</i> **
<i>Chaetoceros concavicornis</i> *	<i>Guinardia striata</i> **	<i>Skeletonema</i> sp.*
<i>Chaetoceros convolutus</i> *	<i>Guinardia</i> sp.	<i>Stephanopyxis</i> spp.
<i>Chaetoceros constrictus</i> *	<i>Haslea</i> sp.	<i>Striatella unipunctata</i>
<i>Chaetoceros curvisetus</i> **	<i>Hemialus</i> sp. (cf. <i>sinensis</i> )	<i>Thalassionema bacillare</i>
<i>Chaetoceros danicus</i> *	<i>Leptocylindrus danicus</i> *	<i>Thalassionema frauenfeldii</i>
<i>Chaetoceros debilis</i> **	<i>Lioloma pacificum</i>	<i>Thalassionema nitzschioides</i> **
<i>Chaetoceros decipiens</i> *	<i>Melosira</i> spp.	<i>Thalassionema</i> spp.
<i>Chaetoceros densus</i>	<i>Minidiscus chilensis</i> **	<i>Thalassiosira antarctica</i>
<i>Chaetoceros dydimus</i> *	<i>Navicula directa</i>	<i>Thalassiosira bioculata</i>
<i>Chaetoceros lorenzianus</i> **	<i>Navicula distans</i>	<i>Thalassiosira delicatula</i>
<i>Chaetoceros peruvianus</i>	<i>Navicula</i> spp.	<i>Thalassiosira gravida</i>
<i>Chaetoceros pseudocurvisetus</i>	<i>Nitzschia longissima</i> *	<i>Thalassiosira hyalina</i>
<i>Chaetoceros simplex</i>	<i>Nitzschia</i> spp.*	<i>Thalassiosira subtilis</i>
<i>Chaetoceros tortissimus</i>	<i>Odontellaspp.</i>	<i>Thalassiosira</i> spp.
<i>Chaetoceros</i> spp.**	<i>Pleurosigma angulatum</i>	<i>Thalassiothrix</i> spp.
<i>Coscinodiscus</i> spp.*	<i>Pleurosigma</i> spp.	
<i>Cyclotella</i> sp.	<i>Porosira</i> spp.	

Anexo II. Resultados Generales de las variables y parámetros obtenidos durante el periodo de estudio en las doce localidades de trabajo. En la primera columna se indica la localidad (Loc), las fechas se presentan con las primeras iniciales del mes seguidas del año, los nutrientes  $[\text{NO}_3+\text{NO}_2, \text{Si}(\text{OH})_2 \text{ y } \text{PO}_4]$  se expresan en  $\mu\text{M}$ , la temperatura superficial (Ts) se expresa en  $^\circ\text{C}$ , el coeficiente de atenuación vertical de la luz (Kd) en  $\text{m}^{-1}$ , la Clorofila a (Chla) en  $\text{mg de Chla m}^{-3}$ , la luz se expresa en horas de luz durante el día, la irradiancia escalar descendente (PAR) corresponde al valor obtenido por el sensor MODIS en  $\mu\text{E m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , la lluvia en mm, la dirección de donde proviene el viento (Dv) se indica en grados, la velocidad del viento (Vv) en  $\text{Km h}^{-1}$ , Temperatura ambiente (Ta) en  $^\circ\text{C}$ , la humedad relativa(Hr) en %, la presión atmosférica (Patm) en mbar, la radiación solar (Rs) en  $\text{W m}^{-2}$ , las abundancias de dinoflagelados totales (Dinos) y Diatomeas totales (Diat) se expresan en número de células por litro de agua de mar.

Loc	Fecha	$\text{NO}_2+\text{NO}_3$	$\text{Si}(\text{OH})_2$	$\text{PO}_4$	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diat
SM	E-02	2.87	9.54	1.11	14.20	0.32	4.71	10.33	345.99	5.20	132.11	10.36	12.05	66.54	1013.14	140.83	32100	0
	F-02	3.99	8.71	1.02	14.70	0.37	1.12	11.07	429.70	2.00	128.63	12.81	13.24	63.42	1013.50	187.81	21020	0
	M-02	4.17	8.93	0.51	15.90	0.39	5.10	11.98	570.22	26.80	162.91	12.56	13.33	71.27	1011.84	237.44	72900	0
	A-02	4.45	10.00	0.38	17.20	0.40	5.88	12.96	586.19	16.40	184.13	11.98	14.60	82.65	1010.30	255.16	89945	0
	My-02	3.73	6.19	0.78	18.60	0.65	7.13	13.78	666.16	0.00	185.21	12.72	15.57	80.75	1008.81	295.95	415700	0
	Jn-02	4.10	13.20	0.67	18.70	0.62	17.23	14.18	649.46	0.10	185.94	12.13	17.32	85.02	1006.45	312.35	623390	0
	J-02	3.23	13.02	0.52	20.50	0.89	24.89	13.98	644.22	0.00	192.42	11.62	19.41	82.37	1007.67	303.58	1143600	47200
	Ag-02	1.01	8.26	0.73	21.50	0.36	3.94	13.27	605.26	0.20	177.34	10.72	19.26	83.03	1007.14	269.89	37900	0
	S-02	2.26	8.75	0.67	21.50	0.39	3.01	12.33	586.62	5.90	165.35	9.79	19.78	83.46	1004.85	245.97	30780	0
	O-02	2.14	7.90	0.62	18.90	0.48	3.61	11.37	420.98	0.10	165.71	10.75	17.00	74.17	1007.78	189.22	35300	3215
	N-02	1.64	4.60	0.72	18.20	0.84	3.64	10.50	377.17	40.60	129.84	10.78	16.62	63.30	1010.83	156.16	51900	0
	D-02	1.56	5.40	0.51	16.60	0.72	2.67	10.10	323.71	28.00	130.26	9.84	12.61	70.83	1013.30	132.66	2200	0
	E-03	2.01	6.35	0.79	14.75	0.62	2.75	10.33	368.11	0.80	119.40	10.98	15.13	61.08	1012.60	154.26	13350	0
	F-03	1.38	7.93	0.44	14.80	0.24	4.96	11.05	418.53	111.20	145.31	11.00	14.46	72.56	1009.01	150.98	23700	0
	M-03	1.27	9.93	0.36	15.70	0.32	2.74	11.98	579.18	58.20	139.92	11.86	14.71	77.06	1009.95	235.93	14600	0
	A-03	4.11	10.89	0.81	17.10	0.48	5.51	12.95	717.54	17.40	168.18	12.83	14.58	72.62	1010.35	287.62	27558	6720
	My-03	2.50	2.71	1.07	15.00	0.36	24.41	13.77	642.39	4.30	175.03	11.68	15.47	86.84	1008.56	266.12	1274128	0
	Jn-03	2.03	2.47	0.27	17.80	0.29	10.99	14.18	567.53	2.60	201.64	11.11	16.88	93.21	1006.35	237.22	651600	0

<b>Loc</b>	<b>Fecha</b>	<b>NO<sub>2</sub>+ NO<sub>3</sub></b>	<b>Si(OH)<sub>2</sub></b>	<b>PO<sub>4</sub></b>	<b>Ts</b>	<b>Kd</b>	<b>Chla</b>	<b>Luz</b>	<b>PAR</b>	<b>lluvia</b>	<b>Dv</b>	<b>Vv</b>	<b>Ta</b>	<b>Hr</b>	<b>Patm</b>	<b>Rs</b>	<b>Dinos</b>	<b>Diato</b>
J-03		2.64	18.21	0.18	18.80	0.41	0.01	13.98	605.97	5.10	182.31	9.68	19.89	98.63	1007.41	264.16	129500	2000
Ag-03		2.40	13.65	0.20	19.50	0.58	27.75	13.32	707.87	0.80	186.38	9.65	21.22	97.53	1007.52	274.36	743790	7080
S-03		2.81	11.34	0.48	20.80	1.02	2.26	12.35	584.11	0.00	169.34	9.82	20.23	96.36	1005.96	244.95	198600	0
O-03		2.37	8.90	0.78	19.30	0.72	2.29	11.38	435.45	0.00	150.63	7.70	18.99	87.18	1007.42	205.36	40600	0
N-03		2.06	5.79	0.60	19.05	0.23	0.63	10.50	389.33	7.50	138.73	9.68	15.04	65.46	1011.40	164.60	8770	172020
D-03		1.77	0.00	0.29	15.70	0.10	1.76	10.10	331.95	13.70	133.38	8.27	13.04	65.17	1012.95	127.35	1000	84960
E-04		2.00	6.00	0.32	16.40	0.48	2.78	10.33	345.75	19.40	130.35	5.09	12.42	77.80	1012.40	135.98	5350	3530
F-04		0.78	7.93	0.44	16.20	0.48	3.05	11.06	451.32	64.80	142.12	6.82	12.76	73.27	1012.19	174.85	10780	34638
M-04		4.90	8.23	0.56	15.40	0.89	4.78	12.00	477.02	9.40	159.26	4.52	15.01	87.86	1009.76	226.04	6200	0
A-04		4.20	10.23	0.81	16.40	0.97	8.90	12.98	642.88	0.60	171.95	6.57	15.83	84.49	1009.29	275.06	21900	2000
My-04		3.51	5.40	0.92	17.00	0.21	1.20	13.78	746.81	0.00	180.45	7.54	18.08	81.70	1008.35	314.52	20520	88500
Jn-04		1.16	2.18	0.62	17.50	0.48	32.77	14.18	634.92	0.00	195.05	7.94	17.60	94.15	1007.56	283.51	843584	119405
J-04		3.45	6.70	0.68	20.00	0.52	17.33	13.96	703.73	0.00	181.73	7.85	20.98	90.90	1007.59	315.71	320540	0
Ag-04		0.27	12.18	0.17	21.90	0.89	8.78	13.28	695.93	0.00	169.44	7.03	20.50	93.28	1007.84	284.93	54530	0
S-04		3.30	7.80	0.54	22.00	0.32	4.56	12.32	619.36	0.00	167.16	6.08	21.36	80.95	1005.81	253.15	6400	0
O-04		1.86	10.08	0.57	20.80	0.32	3.20	11.38	448.88	171.30	153.30	5.29	17.48	90.37	1007.75	200.37	6400	0
N-04		0.78	5.57	0.44	18.10	0.28	2.80	10.48	381.47	22.20	126.88	4.24	14.52	79.96	1011.89	153.19	4000	0
D-04		1.27	5.78	0.36	16.50	0.29	1.79	10.10	301.82	113.40	123.15	4.22	13.10	75.77	1012.25	123.41	5500	0
E-05		4.13	10.34	0.71	16.40	0.34	2.48	10.35	322.04	92.40	130.95	3.59	13.94	83.88	1012.27	123.20	2100	0
F-05		0.78	7.93	0.44	16.00	0.48	16.53	11.07	386.46	94.00	129.12	5.76	14.42	81.91	1010.20	129.72	24060	2360
M-05		4.13	12.18	0.71	17.50	0.76	12.57	12.00	536.54	27.00	160.46	5.21	14.75	84.45	1011.49	223.35	875668	5900
A-05		1.23	13.02	0.52	17.80	0.49	14.78	12.96	695.64	7.70	162.51	5.84	15.25	79.79	1010.06	274.19	942000	0
My-05		3.10	13.20	0.67	15.90	0.39	46.79	13.78	705.16	4.50	171.71	6.52	17.16	91.76	1007.71	311.95	2280050	0
Jn-05		7.20	10.40	2.50	19.78	1.44	178.92	14.18	681.48	0.00	187.05	6.74	17.97	93.94	1006.21	294.54	1269447	83643
J-05		27.52	3.49	3.02	22.00	0.58	38.50	13.95	629.66	0.10	204.49	1.88	19.22	82.30	1011.74	230.05	716400	47684
Ag-05		2.20	1.10	0.27	21.66	2.06	76.89	13.30	689.31	0.60	187.62	1.80	20.06	80.95	1011.64	209.96	2450640	67820
S-05		1.70	4.29	2.55	21.00	0.96	57.09	12.33	643.10	0.50	154.33	1.59	17.92	78.97	1012.56	184.13	1203738	16419

Loc	Fecha	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	Si(OH) <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diato
<b>SZ</b>	E-02	5.18	9.02	0.92	15.80	1.24	5.62	10.33	345.99	5.20	132.11	10.36	12.05	66.54	1013.14	140.83	6000	5461128
	F-02	2.45	9.71	0.51	15.90	0.49	1.51	11.07	429.70	2.00	128.63	12.81	13.24	63.42	1013.50	187.81	5400	4400
	M-02	3.48	8.93	1.02	16.70	0.84	6.10	11.98	570.22	26.80	162.91	12.56	13.33	71.27	1011.84	237.44	13900	1600
	A-02	4.99	10.00	1.04	17.90	1.04	7.88	12.96	586.19	16.40	184.13	11.98	14.60	82.65	1010.30	255.16	43700	0
	My-02	4.45	9.25	0.89	19.40	1.24	11.34	13.78	666.16	0.00	185.21	12.72	15.57	80.75	1008.81	295.95	104500	0
	Jn-02	9.47	12.42	1.15	19.20	1.52	17.70	14.18	649.46	0.10	185.94	12.13	17.32	85.02	1006.45	312.35	2707000	0
	J-02	4.65	9.60	1.72	18.70	0.97	14.30	13.98	644.22	0.00	192.42	11.62	19.41	82.37	1007.67	303.58	1575000	0
	Ag-02	3.23	7.58	0.93	18.90	0.92	16.80	13.27	605.26	0.20	177.34	10.72	19.26	83.03	1007.14	269.89	1469300	0
	S-02	3.21	7.53	0.93	19.90	0.60	5.40	12.33	586.62	5.90	165.35	9.79	19.78	83.46	1004.85	245.97	359400	0
	O-02	2.89	6.78	0.84	19.00	0.52	3.80	11.37	420.98	0.10	165.71	10.75	17.00	74.17	1007.78	189.22	21900	439960
	N-02	4.10	9.62	1.18	18.50	0.55	4.10	10.50	377.17	40.60	129.84	10.78	16.62	63.30	1010.83	156.16	11000	58280
	D-02	3.98	9.34	1.15	17.00	0.39	3.64	10.10	323.71	28.00	130.26	9.84	12.61	70.83	1013.30	132.66	4000	0
	E-03	7.98	10.25	1.21	15.40	0.89	1.16	10.33	368.11	0.80	119.40	10.98	15.13	61.08	1012.60	154.26	12856	10620
	F-03	2.03	2.15	0.86	15.40	0.58	3.46	11.05	418.53	111.20	145.31	11.00	14.46	72.56	1009.01	150.98	8900	37967
	M-03	4.23	5.54	0.56	15.30	0.58	1.34	11.98	579.18	58.20	139.92	11.86	14.71	77.06	1009.95	235.93	12800	0
	A-03	3.57	3.70	0.39	15.70	0.72	4.72	12.95	717.54	17.40	168.18	12.83	14.58	72.62	1010.35	287.62	399800	16186
	My-03	3.05	3.61	0.46	15.40	0.72	10.61	13.77	642.39	4.30	175.03	11.68	15.47	86.84	1008.56	266.12	1851200	0
	Jn-03	2.55	3.28	0.33	17.60	1.20	42.70	14.18	567.53	2.60	201.64	11.11	16.88	93.21	1006.35	237.22	9171000	0
	J-03	4.31	12.41	0.34	19.00	0.72	17.40	13.98	605.97	5.10	182.31	9.68	19.89	98.63	1007.41	264.16	1313000	0
	Ag-03	5.67	8.90	1.23	20.30	1.10	18.53	13.32	707.87	0.80	186.38	9.65	21.22	97.53	1007.52	274.36	2485000	0
	S-03	4.57	5.67	0.76	20.00	0.72	0.99	12.35	584.11	0.00	169.34	9.82	20.23	96.36	1005.96	244.95	35000	0
	O-03	3.19	6.83	1.40	19.10	0.72	2.82	11.38	435.45	0.00	150.63	7.70	18.99	87.18	1007.42	205.36	35000	0
	N-03	3.10	7.00	0.90	19.30	0.67	3.40	10.50	389.33	7.50	138.73	9.68	15.04	65.46	1011.40	164.60	20800	0
	D-03	3.01	7.17	0.40	19.50	0.62	2.04	10.10	331.95	13.70	133.38	8.27	13.04	65.17	1012.95	127.35	5000	0
	E-04	1.46	4.00	0.78	16.40	0.46	2.50	10.33	345.75	19.40	130.35	5.09	12.42	77.80	1012.40	135.98	3400	0
	F-04	3.63	8.89	0.67	17.50	0.58	18.67	11.06	451.32	64.80	142.12	6.82	12.76	73.27	1012.19	174.85	23420	0
	M-04	3.89	7.90	0.65	18.60	0.43	6.70	12.00	477.02	9.40	159.26	4.52	15.01	87.86	1009.76	226.04	9700	0
	A-04	6.70	8.90	1.02	17.20	0.48	9.85	12.98	642.88	0.60	171.95	6.57	15.83	84.49	1009.29	275.06	16700	0

Loc	Fecha	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	Si(OH) <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diato
	My-04	4.67	7.70	0.89	18.00	0.48	5.78	13.78	746.81	0.00	180.45	7.54	18.08	81.70	1008.35	314.52	19720	0
	Jn-04	1.16	2.18	0.62	18.40	0.36	11.34	14.18	634.92	0.00	195.05	7.94	17.60	94.15	1007.56	283.51	210128	0
	J-04	3.40	5.60	0.78	20.30	0.89	10.23	13.96	703.73	0.00	181.73	7.85	20.98	90.90	1007.59	315.71	717240	0
	Ag-04	3.67	7.80	0.98	23.00	0.36	8.47	13.28	695.93	0.00	169.44	7.03	20.50	93.28	1007.84	284.93	72930	0
	S-04	3.20	5.67	0.98	22.70	0.46	5.67	12.32	619.36	0.00	167.16	6.08	21.36	80.95	1005.81	253.15	4400	0
	O-04	2.50	6.70	0.93	22.50	0.34	3.40	11.38	448.88	171.30	153.30	5.29	17.48	90.37	1007.75	200.37	1000	0
	N-04	1.84	4.79	0.92	18.60	0.41	3.00	10.48	381.47	22.20	126.88	4.24	14.52	79.96	1011.89	153.19	3000	0
	D-04	2.10	5.56	0.87	18.00	0.51	2.40	10.10	301.82	113.40	123.15	4.22	13.10	75.77	1012.25	123.41	4300	0
	E-05	2.00	6.00	0.78	17.40	0.37	1.90	10.35	322.04	92.40	130.95	3.59	13.94	83.88	1012.27	123.20	2000	0
	F-05	2.73	8.00	0.94	16.90	0.84	2.21	11.07	386.46	94.00	129.12	5.76	14.42	81.91	1010.20	129.72	46500	0
	M-05	4.78	11.00	1.10	17.90	0.76	14.20	12.00	536.54	27.00	160.46	5.21	14.75	84.45	1011.49	223.35	178300	0
	A-05	3.23	11.80	0.89	18.10	0.56	15.80	12.96	695.64	7.70	162.51	5.84	15.25	79.79	1010.06	274.19	291000	0
	My-05	3.70	12.60	0.88	16.30	0.39	43.20	13.78	705.16	4.50	171.71	6.52	17.16	91.76	1007.71	311.95	346800	0
	Jn-05	6.70	8.90	0.99	20.90	0.58	154.27	14.18	681.48	0.00	187.05	6.74	17.97	93.94	1006.21	294.54	1256000	1000
	J-05	1.00	2.73	1.30	20.50	0.90	42.21	13.95	629.66	0.10	204.49	1.88	19.22	82.30	1011.74	230.05	1039580	27730
	Ag-05	0.19	2.78	0.29	21.60	2.88	66.99	13.30	689.31	0.60	187.62	1.80	20.06	80.95	1011.64	209.96	2476471	0
	S-05	1.23	3.78	0.43	20.40	0.34	4.89	12.33	643.10	0.50	154.33	1.59	17.92	78.97	1012.56	184.13	41000	0
<b>LR</b>	E-02	4.36	7.67	0.84	15.50	0.32	4.50	10.33	345.99	5.20	132.11	10.36	12.05	66.54	1013.14	140.83	6000	14130
	F-02	2.06	8.26	0.47	16.00	0.49	1.21	11.07	429.70	2.00	128.63	12.81	13.24	63.42	1013.50	187.81	5400	0
	M-02	2.93	7.59	0.94	17.30	0.84	4.88	11.98	570.22	26.80	162.91	12.56	13.33	71.27	1011.84	237.44	13900	0
	A-02	4.20	8.50	0.95	18.80	0.48	6.30	12.96	586.19	16.40	184.13	11.98	14.60	82.65	1010.30	255.16	43700	0
	My-02	3.74	7.87	0.82	20.30	0.62	9.07	13.78	666.16	0.00	185.21	12.72	15.57	80.75	1008.81	295.95	104500	0
	Jn-02	7.96	10.56	1.06	20.40	1.52	14.16	14.18	649.46	0.10	185.94	12.13	17.32	85.02	1006.45	312.35	2707000	0
	J-02	3.91	8.16	1.58	22.50	0.97	11.44	13.98	644.22	0.00	192.42	11.62	19.41	82.37	1007.67	303.58	1575000	0
	Ag-02	2.72	6.44	0.86	23.40	0.92	13.44	13.27	605.26	0.20	177.34	10.72	19.26	83.03	1007.14	269.89	1469300	302680
	S-02	2.70	6.40	0.85	23.20	0.60	4.32	12.33	586.62	5.90	165.35	9.79	19.78	83.46	1004.85	245.97	359400	0
	O-02	2.43	5.76	0.77	20.60	0.52	3.04	11.37	420.98	0.10	165.71	10.75	17.00	74.17	1007.78	189.22	21900	47200
	N-02	3.45	8.18	1.09	19.80	0.55	3.28	10.50	377.17	40.60	129.84	10.78	16.62	63.30	1010.83	156.16	11000	108560



Loc	Fecha	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	Si(OH) <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diato
D-02		3.35	7.94	1.06	18.10	0.39	2.91	10.10	323.71	28.00	130.26	9.84	12.61	70.83	1013.30	132.66	4000	0
E-03		2.34	7.89	0.67	16.80	0.26	1.06	10.33	368.11	0.80	119.40	10.98	15.13	61.08	1012.60	154.26	7800	24947
F-03		1.28	1.21	0.82	15.90	0.24	0.56	11.05	418.53	111.20	145.31	11.00	14.46	72.56	1009.01	150.98	17900	0
M-03		1.99	2.47	0.93	15.00	0.72	7.02	11.98	579.18	58.20	139.92	11.86	14.71	77.06	1009.95	235.93	65900	4646
A-03		3.48	3.23	1.10	15.90	0.36	24.15	12.95	717.54	17.40	168.18	12.83	14.58	72.62	1010.35	287.62	105880	17936
My-03		2.44	4.34	0.56	16.00	0.36	4.45	13.77	642.39	4.30	175.03	11.68	15.47	86.84	1008.56	266.12	127800	0
Jn-03		1.96	1.41	0.20	17.30	0.48	7.15	14.18	567.53	2.60	201.64	11.11	16.88	93.21	1006.35	237.22	192000	0
J-03		2.69	18.33	0.59	19.60	0.72	7.02	13.98	605.97	5.10	182.31	9.68	19.89	98.63	1007.41	264.16	237000	0
Ag-03		3.67	11.20	0.87	20.90	0.81	14.15	13.32	707.87	0.80	186.38	9.65	21.22	97.53	1007.52	274.36	813000	0
S-03		3.12	13.94	0.56	23.00	0.72	13.22	12.35	584.11	0.00	169.34	9.82	20.23	96.36	1005.96	244.95	637050	0
O-03		4.00	8.70	0.45	19.00	0.72	4.22	11.38	435.45	0.00	150.63	7.70	18.99	87.18	1007.42	205.36	85000	0
N-03		1.89	4.02	0.45	18.70	0.34	3.36	10.50	389.33	7.50	138.73	9.68	15.04	65.46	1011.40	164.60	9900	0
D-03		1.54	0.48	0.32	16.10	0.26	1.35	10.10	331.95	13.70	133.38	8.27	13.04	65.17	1012.95	127.35	6000	0
E-04		1.10	2.56	0.38	16.00	0.32	2.05	10.33	345.75	19.40	130.35	5.09	12.42	77.80	1012.40	135.98	5000	0
F-04		1.05	2.30	0.55	18.00	0.48	0.09	11.06	451.32	64.80	142.12	6.82	12.76	73.27	1012.19	174.85	2000	0
M-04		1.63	3.27	0.43	17.40	0.26	2.01	12.00	477.02	9.40	159.26	4.52	15.01	87.86	1009.76	226.04	15300	0
A-04		3.39	6.79	0.90	17.00	0.65	4.18	12.98	642.88	0.60	171.95	6.57	15.83	84.49	1009.29	275.06	82200	0
My-04		1.78	3.56	0.47	19.00	0.48	3.86	13.78	746.81	0.00	180.45	7.54	18.08	81.70	1008.35	314.52	82820	14953
Jn-04		3.50	3.30	1.20	20.20	0.48	14.89	14.18	634.92	0.00	195.05	7.94	17.60	94.15	1007.56	283.51	1574380	0
J-04		0.65	15.58	0.22	21.70	1.14	11.23	13.96	703.73	0.00	181.73	7.85	20.98	90.90	1007.59	315.71	183570	0
Ag-04		0.31	20.69	0.14	23.50	0.43	6.77	13.28	695.93	0.00	169.44	7.03	20.50	93.28	1007.84	284.93	34784	0
S-04		4.29	10.14	0.70	22.00	0.42	5.93	12.32	619.36	0.00	167.16	6.08	21.36	80.95	1005.81	253.15	33150	0
O-04		1.97	10.67	0.60	20.80	0.34	3.39	11.38	448.88	171.30	153.30	5.29	17.48	90.37	1007.75	200.37	14729	0
N-04		0.85	6.07	0.48	18.10	0.31	3.05	10.48	381.47	22.20	126.88	4.24	14.52	79.96	1011.89	153.19	8393	0
D-04		1.31	5.98	0.37	17.50	0.30	1.85	10.10	301.82	113.40	123.15	4.22	13.10	75.77	1012.25	123.41	2100	0
E-05		1.67	6.78	0.78	17.00	0.32	3.50	10.35	322.04	92.40	130.95	3.59	13.94	83.88	1012.27	123.20	2300	0
F-05		2.34	7.60	0.78	16.80	0.32	3.40	11.07	386.46	94.00	129.12	5.76	14.42	81.91	1010.20	129.72	219782	0
M-05		2.40	3.80	0.80	15.50	0.58	12.82	12.00	536.54	27.00	160.46	5.21	14.75	84.45	1011.49	223.35	343440	0

Loc	Fecha	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	Si(OH) <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diato
	A-05	3.54	5.34	0.78	17.50	0.69	22.68	12.96	695.64	7.70	162.51	5.84	15.25	79.79	1010.06	274.19	1205000	0
	My-05	2.89	7.35	0.82	18.90	0.78	78.90	13.78	705.16	4.50	171.71	6.52	17.16	91.76	1007.71	311.95	1958900	0
	Jn-05	3.00	13.50	0.60	20.00	0.89	241.97	14.18	681.48	0.00	187.05	6.74	17.97	93.94	1006.21	294.54	4672930	3118
	J-05	1.80	2.67	0.73	22.60	1.11	38.54	13.95	629.66	0.10	204.49	1.88	19.22	82.30	1011.74	230.05	1645000	0
	Ag-05	0.95	1.25	0.24	22.50	1.20	59.87	13.30	689.31	0.60	187.62	1.80	20.06	80.95	1011.64	209.96	2404050	0
	S-05	1.28	2.56	0.35	21.40	0.42	4.45	12.33	643.10	0.50	154.33	1.59	17.92	78.97	1012.56	184.13	25768	0
<b>MC</b>	E-02	3.70	6.44	0.66	16.20	0.79	4.01	10.33	345.99	5.20	132.11	10.36	12.05	66.54	1013.14	140.83	4100	0
	F-02	1.75	6.94	0.36	16.80	0.45	1.08	11.07	429.70	2.00	128.63	12.81	13.24	63.42	1013.50	187.81	5500	0
	M-02	2.49	6.38	0.73	17.00	0.77	4.36	11.98	570.22	26.80	162.91	12.56	13.33	71.27	1011.84	237.44	13500	0
	A-02	3.56	7.14	0.74	18.10	0.95	5.63	12.96	586.19	16.40	184.13	11.98	14.60	82.65	1010.30	255.16	22300	0
	My-02	3.18	6.61	0.64	19.50	1.14	8.10	13.78	666.16	0.00	185.21	12.72	15.57	80.75	1008.81	295.95	82100	0
	Jn-02	6.76	8.87	0.82	19.70	1.39	12.64	14.18	649.46	0.10	185.94	12.13	17.32	85.02	1006.45	312.35	626900	8444
	J-02	3.32	6.86	1.23	19.00	0.89	10.21	13.98	644.22	0.00	192.42	11.62	19.41	82.37	1007.67	303.58	811000	0
	Ag-02	2.31	5.41	0.67	19.10	0.84	12.00	13.27	605.26	0.20	177.34	10.72	19.26	83.03	1007.14	269.89	939000	0
	S-02	2.29	5.38	0.66	20.00	0.55	3.86	12.33	586.62	5.90	165.35	9.79	19.78	83.46	1004.85	245.97	202500	0
	O-02	2.06	4.84	0.60	19.60	0.48	2.71	11.37	420.98	0.10	165.71	10.75	17.00	74.17	1007.78	189.22	18500	0
	N-02	2.93	6.87	0.85	18.90	0.50	2.93	10.50	377.17	40.60	129.84	10.78	16.62	63.30	1010.83	156.16	13500	0
	D-02	2.84	6.67	0.82	17.30	0.36	2.60	10.10	323.71	28.00	130.26	9.84	12.61	70.83	1013.30	132.66	4800	0
	E-03	4.35	4.63	0.17	15.20	0.41	1.42	10.33	368.11	0.80	119.40	10.98	15.13	61.08	1012.60	154.26	6600	0
	F-03	1.13	3.10	0.78	16.30	0.32	0.76	11.05	418.53	111.20	145.31	11.00	14.46	72.56	1009.01	150.98	16280	0
	M-03	3.34	4.55	0.65	15.10	0.58	6.55	11.98	579.18	58.20	139.92	11.86	14.71	77.06	1009.95	235.93	22192	0
	A-03	3.05	4.12	0.34	16.20	0.48	10.08	12.95	717.54	17.40	168.18	12.83	14.58	72.62	1010.35	287.62	271800	271975
	My-03	4.74	5.06	1.03	16.30	0.41	1.51	13.77	642.39	4.30	175.03	11.68	15.47	86.84	1008.56	266.12	496965	172834
	Jn-03	2.91	2.63	0.33	18.10	0.41	7.06	14.18	567.53	2.60	201.64	11.11	16.88	93.21	1006.35	237.22	1123000	752070
	J-03	3.20	5.67	0.72	19.90	0.96	4.20	13.98	605.97	5.10	182.31	9.68	19.89	98.63	1007.41	264.16	891000	691260
	Ag-03	2.53	4.23	0.78	21.00	0.54	0.37	13.32	707.87	0.80	186.38	9.65	21.22	97.53	1007.52	274.36	237000	159185
	S-03	2.91	3.68	0.74	22.00	0.58	2.84	12.35	584.11	0.00	169.34	9.82	20.23	96.36	1005.96	244.95	14900	1100620
	O-03	3.46	4.56	0.65	19.30	0.48	0.54	11.38	435.45	0.00	150.63	7.70	18.99	87.18	1007.42	205.36	14000	54439

Loc	Fecha	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	Si(OH) <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diato
	N-03	2.09	6.20	0.80	18.30	0.49	2.30	10.50	389.33	7.50	138.73	9.68	15.04	65.46	1011.40	164.60	8500	0
	D-03	1.86	1.41	0.30	15.80	0.26	2.20	10.10	331.95	13.70	133.38	8.27	13.04	65.17	1012.95	127.35	3400	0
	E-04	1.43	3.91	0.76	18.00	0.45	2.44	10.33	345.75	19.40	130.35	5.09	12.42	77.80	1012.40	135.98	2600	0
	F-04	1.23	3.59	0.54	17.50	0.36	0.77	11.06	451.32	64.80	142.12	6.82	12.76	73.27	1012.19	174.85	2000	0
	M-04	4.23	5.67	0.89	17.00	0.43	4.07	12.00	477.02	9.40	159.26	4.52	15.01	87.86	1009.76	226.04	2200	0
	A-04	4.63	7.18	0.96	17.50	0.48	6.12	12.98	642.88	0.60	171.95	6.57	15.83	84.49	1009.29	275.06	17900	0
	My-04	3.39	6.04	0.81	19.00	0.48	10.08	13.78	746.81	0.00	180.45	7.54	18.08	81.70	1008.35	314.52	32000	0
	Jn-04	2.79	4.91	0.75	19.40	0.62	9.36	14.18	634.92	0.00	195.05	7.94	17.60	94.15	1007.56	283.51	22500	0
	J-04	3.37	5.83	0.67	19.00	1.12	40.87	13.96	703.73	0.00	181.73	7.85	20.98	90.90	1007.59	315.71	282020	0
	Ag-04	3.74	6.46	0.97	21.50	0.76	17.88	13.28	695.93	0.00	169.44	7.03	20.50	93.28	1007.84	284.93	24476	0
	S-04	2.30	5.71	0.79	22.70	0.37	6.78	12.32	619.36	0.00	167.16	6.08	21.36	80.95	1005.81	253.15	14200	0
	O-04	2.13	5.32	0.84	22.50	0.34	4.21	11.38	448.88	171.30	153.30	5.29	17.48	90.37	1007.75	200.37	6400	0
	N-04	2.61	7.90	0.87	18.60	0.41	3.63	10.48	381.47	22.20	126.88	4.24	14.52	79.96	1011.89	153.19	3000	0
	D-04	2.90	6.12	0.91	18.00	0.51	3.10	10.10	301.82	113.40	123.15	4.22	13.10	75.77	1012.25	123.41	5100	0
	E-05	2.11	6.57	0.81	16.00	0.32	6.75	10.35	322.04	92.40	130.95	3.59	13.94	83.88	1012.27	123.20	4800	0
	F-05	3.89	7.82	0.48	16.50	0.86	7.25	11.07	386.46	94.00	129.12	5.76	14.42	81.91	1010.20	129.72	10200	0
	M-05	4.12	10.21	0.87	17.70	0.38	12.10	12.00	536.54	27.00	160.46	5.21	14.75	84.45	1011.49	223.35	7100	0
	A-05	2.23	7.20	0.70	18.40	0.48	50.41	12.96	695.64	7.70	162.51	5.84	15.25	79.79	1010.06	274.19	1469710	0
	My-05	1.09	5.23	0.56	18.60	0.56	79.00	13.78	705.16	4.50	171.71	6.52	17.16	91.76	1007.71	311.95	1238500	0
	Jn-05	1.17	6.20	0.61	19.50	0.65	295.74	14.18	681.48	0.00	187.05	6.74	17.97	93.94	1006.21	294.54	1961200	265961
	J-05	0.61	2.10	0.63	20.10	1.44	18.60	13.95	629.66	0.10	204.49	1.88	19.22	82.30	1011.74	230.05	321800	0
	Ag-05	1.18	1.07	0.07	23.40	0.72	4.70	13.30	689.31	0.60	187.62	1.80	20.06	80.95	1011.64	209.96	75304	0
	S-05	0.88	4.70	1.09	20.10	1.44	21.70	12.33	643.10	0.50	154.33	1.59	17.92	78.97	1012.56	184.13	312960	0
<b>PI</b>	E-02	4.28	7.58	0.82	16.50	0.48	2.56	10.33	345.99	5.20	132.11	10.36	12.05	66.54	1013.14	140.83	7200	0
	F-02	2.02	8.16	0.46	16.40	0.58	1.89	11.07	429.70	2.00	128.63	12.81	13.24	63.42	1013.50	187.81	14400	0
	M-02	2.88	7.50	0.91	16.50	0.96	5.13	11.98	570.22	26.80	162.91	12.56	13.33	71.27	1011.84	237.44	17400	0
	A-02	4.12	8.40	0.93	17.20	0.96	9.85	12.96	586.19	16.40	184.13	11.98	14.60	82.65	1010.30	255.16	53100	30680
	My-02	3.68	7.77	0.79	19.50	1.44	13.80	13.78	666.16	0.00	185.21	12.72	15.57	80.75	1008.81	295.95	248000	14160

Loc	Fecha	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	Si(OH) <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diato
Jn-02		7.83	10.44	1.03	18.40	1.52	19.23	14.18	649.46	0.10	185.94	12.13	17.32	85.02	1006.45	312.35	3112000	11800
J-02		3.84	8.07	1.54	19.20	1.44	17.88	13.98	644.22	0.00	192.42	11.62	19.41	82.37	1007.67	303.58	2916000	0
Ag-02		2.67	6.37	0.83	19.70	0.92	18.30	13.27	605.26	0.20	177.34	10.72	19.26	83.03	1007.14	269.89	2167200	4467
S-02		2.65	6.33	0.83	20.00	0.92	6.75	12.33	586.62	5.90	165.35	9.79	19.78	83.46	1004.85	245.97	1312000	2000
O-02		2.39	5.70	0.75	19.50	0.41	4.75	11.37	420.98	0.10	165.71	10.75	17.00	74.17	1007.78	189.22	38000	0
N-02		3.39	8.08	1.06	18.50	0.36	5.13	10.50	377.17	40.60	129.84	10.78	16.62	63.30	1010.83	156.16	10800	0
D-02		3.29	7.84	1.03	17.00	0.41	4.55	10.10	323.71	28.00	130.26	9.84	12.61	70.83	1013.30	132.66	12000	0
E-03		6.45	6.45	0.48	15.10	0.36	2.28	10.33	368.11	0.80	119.40	10.98	15.13	61.08	1012.60	154.26	12000	54870
F-03		1.36	3.72	1.40	16.50	0.26	0.88	11.05	418.53	111.20	145.31	11.00	14.46	72.56	1009.01	150.98	21578	0
M-03		2.83	2.91	1.64	15.40	0.72	1.07	11.98	579.18	58.20	139.92	11.86	14.71	77.06	1009.95	235.93	13100	0
A-03		2.90	3.12	0.93	16.40	0.72	4.67	12.95	717.54	17.40	168.18	12.83	14.58	72.62	1010.35	287.62	41200	0
My-03		3.30	3.91	1.09	16.50	1.44	10.08	13.77	642.39	4.30	175.03	11.68	15.47	86.84	1008.56	266.12	476500	0
Jn-03		1.19	2.79	0.61	18.60	1.44	48.47	14.18	567.53	2.60	201.64	11.11	16.88	93.21	1006.35	237.22	4515000	0
J-03		2.82	19.15	0.51	20.50	0.58	15.12	13.98	605.97	5.10	182.31	9.68	19.89	98.63	1007.41	264.16	42200	0
Ag-03		1.14	10.30	0.42	21.50	0.96	0.47	13.32	707.87	0.80	186.38	9.65	21.22	97.53	1007.52	274.36	5700	0
S-03		5.30	20.50	0.38	24.00	0.96	3.88	12.35	584.11	0.00	169.34	9.82	20.23	96.36	1005.96	244.95	8300	0
O-03		2.17	3.59	0.54	19.50	0.58	1.56	11.38	435.45	0.00	150.63	7.70	18.99	87.18	1007.42	205.36	6500	0
N-03		3.11	7.89	0.77	19.30	0.44	3.02	10.50	389.33	7.50	138.73	9.68	15.04	65.46	1011.40	164.60	4300	0
D-03		5.15	4.20	0.75	15.90	0.32	2.12	10.10	331.95	13.70	133.38	8.27	13.04	65.17	1012.95	127.35	6600	0
E-04		1.67	5.23	0.83	17.00	0.41	2.03	10.33	345.75	19.40	130.35	5.09	12.42	77.80	1012.40	135.98	5400	0
F-04		2.13	7.98	0.59	19.00	0.48	12.60	11.06	451.32	64.80	142.12	6.82	12.76	73.27	1012.19	174.85	7100	0
M-04		4.29	9.39	0.78	16.40	0.48	7.30	12.00	477.02	9.40	159.26	4.52	15.01	87.86	1009.76	226.04	10300	0
A-04		6.00	7.71	0.92	16.50	0.68	2.45	12.98	642.88	0.60	171.95	6.57	15.83	84.49	1009.29	275.06	9600	0
My-04		5.46	9.01	1.04	17.30	0.90	4.76	13.78	746.81	0.00	180.45	7.54	18.08	81.70	1008.35	314.52	41700	0
Jn-04		2.30	4.12	0.72	20.00	0.96	8.11	14.18	634.92	0.00	195.05	7.94	17.60	94.15	1007.56	283.51	1085600	0
J-04		2.25	4.21	0.87	20.90	0.68	5.14	13.96	703.73	0.00	181.73	7.85	20.98	90.90	1007.59	315.71	125800	0
Ag-04		2.75	4.89	0.71	22.10	0.71	23.00	13.28	695.93	0.00	169.44	7.03	20.50	93.28	1007.84	284.93	153000	0
S-04		2.83	5.15	0.77	22.90	0.98	3.18	12.32	619.36	0.00	167.16	6.08	21.36	80.95	1005.81	253.15	64900	0

Loc	Fecha	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	Si(OH) <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diato
	O-04	1.77	4.11	0.61	21.20	0.72	2.98	11.38	448.88	171.30	153.30	5.29	17.48	90.37	1007.75	200.37	17700	0
	N-04	2.21	5.23	0.78	19.80	0.58	2.28	10.48	381.47	22.20	126.88	4.24	14.52	79.96	1011.89	153.19	7400	0
	D-04	2.24	4.67	0.68	18.50	0.58	2.77	10.10	301.82	113.40	123.15	4.22	13.10	75.77	1012.25	123.41	4000	0
	E-05	1.89	5.21	0.73	17.10	0.44	2.99	10.35	322.04	92.40	130.95	3.59	13.94	83.88	1012.27	123.20	4200	0
	F-05	2.85	7.63	0.92	16.50	0.96	18.52	11.07	386.46	94.00	129.12	5.76	14.42	81.91	1010.20	129.72	6100	0
	M-05	1.00	5.02	0.98	16.60	0.71	15.23	12.00	536.54	27.00	160.46	5.21	14.75	84.45	1011.49	223.35	31400	9440
	A-05	1.23	5.60	0.72	17.80	1.21	17.21	12.96	695.64	7.70	162.51	5.84	15.25	79.79	1010.06	274.19	2289300	0
	My-05	1.89	4.95	0.67	19.00	1.44	102.23	13.78	705.16	4.50	171.71	6.52	17.16	91.76	1007.71	311.95	4577836	0
	Jn-05	0.92	2.72	0.37	20.80	1.80	137.98	14.18	681.48	0.00	187.05	6.74	17.97	93.94	1006.21	294.54	6122100	0
	J-05	0.70	2.70	3.18	23.60	2.88	119.26	13.95	629.66	0.10	204.49	1.88	19.22	82.30	1011.74	230.05	3635400	121147
	Ag-05	1.55	4.79	6.37	22.60	2.88	74.87	13.30	689.31	0.60	187.62	1.80	20.06	80.95	1011.64	209.96	3858567	8071
	S-05	1.55	1.83	0.20	22.50	1.15	35.29	12.33	643.10	0.50	154.33	1.59	17.92	78.97	1012.56	184.13	1754848	20060
<b>PE</b>	E-02	5.20	9.89	0.52	15.50	0.54	5.78	10.33	345.99	5.20	132.11	10.36	12.05	66.54	1013.14	140.83	8800	0
	F-02	3.04	8.92	0.87	16.00	0.75	1.21	11.07	429.70	2.00	128.63	12.81	13.24	63.42	1013.50	187.81	14000	0
	M-02	3.97	8.13	0.92	18.10	0.89	5.34	11.98	570.22	26.80	162.91	12.56	13.33	71.27	1011.84	237.44	25000	0
	A-02	4.00	11.12	0.69	19.10	0.95	5.23	12.96	586.19	16.40	184.13	11.98	14.60	82.65	1010.30	255.16	59000	0
	My-02	5.11	10.26	0.91	20.50	0.71	7.35	13.78	666.16	0.00	185.21	12.72	15.57	80.75	1008.81	295.95	87000	0
	Jn-02	8.15	11.47	1.29	20.50	1.31	14.80	14.18	649.46	0.10	185.94	12.13	17.32	85.02	1006.45	312.35	1807400	1027780
	J-02	3.40	7.23	0.99	22.70	1.10	17.96	13.98	644.22	0.00	192.42	11.62	19.41	82.37	1007.67	303.58	2241100	4720
	Ag-02	3.10	8.58	0.98	23.50	1.05	13.29	13.27	605.26	0.20	177.34	10.72	19.26	83.03	1007.14	269.89	930800	11800
	S-02	3.51	8.07	0.91	23.00	0.89	4.73	12.33	586.62	5.90	165.35	9.79	19.78	83.46	1004.85	245.97	549700	0
	O-02	3.79	7.69	0.95	20.80	0.60	3.76	11.37	420.98	0.10	165.71	10.75	17.00	74.17	1007.78	189.22	25400	598
	N-02	4.42	9.30	1.15	20.00	0.53	3.55	10.50	377.17	40.60	129.84	10.78	16.62	63.30	1010.83	156.16	24900	4667
	D-02	4.04	8.27	1.17	18.10	0.42	3.42	10.10	323.71	28.00	130.26	9.84	12.61	70.83	1013.30	132.66	9200	0
	E-03	3.17	3.88	0.20	15.30	0.51	1.30	10.33	368.11	0.80	119.40	10.98	15.13	61.08	1012.60	154.26	12480	67370
	F-03	2.27	3.48	0.29	16.80	0.51	1.64	11.05	418.53	111.20	145.31	11.00	14.46	72.56	1009.01	150.98	5100	71440
	M-03	2.34	4.53	0.98	15.90	0.81	5.02	11.98	579.18	58.20	139.92	11.86	14.71	77.06	1009.95	235.93	9200	0
	A-03	1.44	1.81	0.09	16.20	0.36	5.93	12.95	717.54	17.40	168.18	12.83	14.58	72.62	1010.35	287.62	9800	0

Loc	Fecha	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	Si(OH) <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diato
	My-03	3.98	6.10	0.44	16.90	0.82	12.45	13.77	642.39	4.30	175.03	11.68	15.47	86.84	1008.56	266.12	88000	0
	Jn-03	3.78	6.79	0.95	18.10	0.92	16.50	14.18	567.53	2.60	201.64	11.11	16.88	93.21	1006.35	237.22	581500	0
	J-03	3.21	4.23	1.12	20.30	1.11	11.84	13.98	605.97	5.10	182.31	9.68	19.89	98.63	1007.41	264.16	907100	0
	Ag-03	2.19	3.27	0.95	21.50	1.21	17.27	13.32	707.87	0.80	186.38	9.65	21.22	97.53	1007.52	274.36	1900200	0
	S-03	5.01	20.23	0.56	22.50	0.72	9.40	12.35	584.11	0.00	169.34	9.82	20.23	96.36	1005.96	244.95	268500	0
	O-03	3.27	6.36	0.53	20.70	0.44	1.51	11.38	435.45	0.00	150.63	7.70	18.99	87.18	1007.42	205.36	11600	0
	N-03	3.91	7.21	0.72	19.90	0.38	2.05	10.50	389.33	7.50	138.73	9.68	15.04	65.46	1011.40	164.60	6000	0
	D-03	2.07	5.23	0.56	17.10	0.58	1.78	10.10	331.95	13.70	133.38	8.27	13.04	65.17	1012.95	127.35	9700	0
	E-04	1.89	6.12	0.44	16.70	0.44	2.21	10.33	345.75	19.40	130.35	5.09	12.42	77.80	1012.40	135.98	7100	0
	F-04	3.11	7.46	0.48	19.00	0.41	5.56	11.06	451.32	64.80	142.12	6.82	12.76	73.27	1012.19	174.85	5000	0
	M-04	4.78	8.03	0.55	17.40	0.32	4.67	12.00	477.02	9.40	159.26	4.52	15.01	87.86	1009.76	226.04	7700	0
	A-04	4.10	9.98	0.79	16.90	0.58	8.69	12.98	642.88	0.60	171.95	6.57	15.83	84.49	1009.29	275.06	8800	0
	My-04	3.43	5.27	0.89	19.00	0.24	1.17	13.78	746.81	0.00	180.45	7.54	18.08	81.70	1008.35	314.52	125415	0
	Jn-04	1.13	2.12	0.63	19.00	0.48	42.01	14.18	634.92	0.00	195.05	7.94	17.60	94.15	1007.56	283.51	80460	0
	J-04	1.40	10.67	0.84	20.20	0.72	27.59	13.96	703.73	0.00	181.73	7.85	20.98	90.90	1007.59	315.71	778256	1000
	Ag-04	0.41	4.06	1.34	23.10	0.72	19.82	13.28	695.93	0.00	169.44	7.03	20.50	93.28	1007.84	284.93	7600	0
	S-04	0.43	19.40	0.28	22.00	0.48	1.51	12.32	619.36	0.00	167.16	6.08	21.36	80.95	1005.81	253.15	7100	0
	O-04	0.41	27.50	0.18	21.30	0.54	8.99	11.38	448.88	171.30	153.30	5.29	17.48	90.37	1007.75	200.37	8700	0
	N-04	5.25	12.42	0.86	20.50	0.32	7.26	10.48	381.47	22.20	126.88	4.24	14.52	79.96	1011.89	153.19	4600	0
	D-04	2.96	16.05	0.91	19.10	0.48	5.09	10.10	301.82	113.40	123.15	4.22	13.10	75.77	1012.25	123.41	4000	0
	E-05	1.24	8.87	0.70	17.40	0.48	4.46	10.35	322.04	92.40	130.95	3.59	13.94	83.88	1012.27	123.20	10600	0
	F-05	2.02	9.20	0.57	16.00	0.72	10.88	11.07	386.46	94.00	129.12	5.76	14.42	81.91	1010.20	129.72	4600	0
	M-05	6.58	16.46	1.13	16.00	0.72	11.88	12.00	536.54	27.00	160.46	5.21	14.75	84.45	1011.49	223.35	1000	0
	A-05	1.24	12.63	0.70	16.60	0.58	65.53	12.96	695.64	7.70	162.51	5.84	15.25	79.79	1010.06	274.19	1909240	0
	My-05	0.57	3.52	0.41	18.90	0.96	72.50	13.78	705.16	4.50	171.71	6.52	17.16	91.76	1007.71	311.95	1843168	16104
	Jn-05	1.34	4.13	0.39	19.70	1.44	154.27	14.18	681.48	0.00	187.05	6.74	17.97	93.94	1006.21	294.54	2438175	1000
	J-05	0.63	2.75	0.74	25.00	0.72	38.93	13.95	629.66	0.10	204.49	1.88	19.22	82.30	1011.74	230.05	461380	126653
	Ag-05	0.89	1.50	0.61	21.10	0.80	30.88	13.30	689.31	0.60	187.62	1.80	20.06	80.95	1011.64	209.96	2365656	240

Loc	Fecha	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	Si(OH) <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diato
	S-05	0.66	0.95	0.33	20.80	0.58	22.05	12.33	643.10	0.50	154.33	1.59	17.92	78.97	1012.56	184.13	258260	0
AG	E-02	5.83	10.74	0.82	16.60	0.57	5.13	10.33	345.99	5.20	132.11	10.36	12.05	66.54	1013.14	140.83	5200	0
	F-02	3.12	10.50	0.81	16.70	0.82	1.90	11.07	429.70	2.00	128.63	12.81	13.24	63.42	1013.50	187.81	9500	0
	M-02	4.21	9.62	1.13	17.80	0.92	6.44	11.98	570.22	26.80	162.91	12.56	13.33	71.27	1011.84	237.44	20000	0
	A-02	5.00	12.00	1.00	18.60	0.92	9.27	12.96	586.19	16.40	184.13	11.98	14.60	82.65	1010.30	255.16	142100	0
	My-02	5.41	11.09	1.05	20.50	1.21	13.01	13.78	666.16	0.00	185.21	12.72	15.57	80.75	1008.81	295.95	361600	0
	Jn-02	9.83	13.47	1.42	19.90	1.44	20.93	14.18	649.46	0.10	185.94	12.13	17.32	85.02	1006.45	312.35	436200	0
	J-02	4.46	9.41	1.56	21.50	1.72	22.04	13.98	644.22	0.00	192.42	11.62	19.41	82.37	1007.67	303.58	5279000	43952
	Ag-02	3.55	9.19	1.12	22.10	1.21	19.43	13.27	605.26	0.20	177.34	10.72	19.26	83.03	1007.14	269.89	2126700	0
	S-02	3.79	8.86	1.07	22.00	1.21	7.06	12.33	586.62	5.90	165.35	9.79	19.78	83.46	1004.85	245.97	460900	0
	O-02	3.80	8.23	1.04	20.70	0.72	5.23	11.37	420.98	0.10	165.71	10.75	17.00	74.17	1007.78	189.22	29000	0
	N-02	4.80	10.69	1.36	19.80	0.44	5.33	10.50	377.17	40.60	129.84	10.78	16.62	63.30	1010.83	156.16	31700	0
	D-02	4.51	9.91	1.35	18.00	0.51	4.90	10.10	323.71	28.00	130.26	9.84	12.61	70.83	1013.30	132.66	11600	0
	E-03	1.92	4.06	0.37	15.50	0.31	2.35	10.33	368.11	0.80	119.40	10.98	15.13	61.08	1012.60	154.26	7300	0
	F-03	1.29	6.67	1.64	16.70	0.58	0.35	11.05	418.53	111.20	145.31	11.00	14.46	72.56	1009.01	150.98	67680	3000
	M-03	24.39	5.68	0.15	15.60	0.96	6.90	11.98	579.18	58.20	139.92	11.86	14.71	77.06	1009.95	235.93	6160	84960
	A-03	3.66	6.46	2.02	17.40	0.58	6.46	12.95	717.54	17.40	168.18	12.83	14.58	72.62	1010.35	287.62	9200	25960
	My-03	1.97	3.90	0.40	16.70	0.89	2.54	13.77	642.39	4.30	175.03	11.68	15.47	86.84	1008.56	266.12	229334	2161
	Jn-03	5.95	17.64	7.94	19.00	0.96	25.21	14.18	567.53	2.60	201.64	11.11	16.88	93.21	1006.35	237.22	30750	19795
	J-03	3.20	18.74	0.73	21.10	0.72	20.83	13.98	605.97	5.10	182.31	9.68	19.89	98.63	1007.41	264.16	2141000	0
	Ag-03	4.09	11.17	3.34	22.40	0.72	21.60	13.32	707.87	0.80	186.38	9.65	21.22	97.53	1007.52	274.36	1544700	44880
	S-03	3.11	5.56	1.08	22.50	0.54	4.10	12.35	584.11	0.00	169.34	9.82	20.23	96.36	1005.96	244.95	30100	11800
	O-03	2.81	4.92	0.76	20.00	0.58	1.27	11.38	435.45	0.00	150.63	7.70	18.99	87.18	1007.42	205.36	2000	0
	N-03	4.31	7.54	1.26	19.40	0.71	3.16	10.50	389.33	7.50	138.73	9.68	15.04	65.46	1011.40	164.60	6100	0
	D-03	1.71	0.76	0.49	18.70	0.54	2.22	10.10	331.95	13.70	133.38	8.27	13.04	65.17	1012.95	127.35	7900	0
	E-04	3.11	7.48	1.27	18.00	0.56	3.72	10.33	345.75	19.40	130.35	5.09	12.42	77.80	1012.40	135.98	9400	0
	F-04	24.35	13.49	0.53	18.50	0.72	1.81	11.06	451.32	64.80	142.12	6.82	12.76	73.27	1012.19	174.85	10750	0
	M-04	24.39	5.68	4.29	16.80	0.74	4.85	12.00	477.02	9.40	159.26	4.52	15.01	87.86	1009.76	226.04	4000	0

Loc	Fecha	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	Si(OH) <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diato
	A-04	5.60	9.91	0.74	17.90	0.84	9.62	12.98	642.88	0.60	171.95	6.57	15.83	84.49	1009.29	275.06	941800	0
	My-04	3.78	7.29	0.87	19.00	0.48	0.36	13.78	746.81	0.00	180.45	7.54	18.08	81.70	1008.35	314.52	1358900	0
	Jn-04	1.44	8.07	1.90	19.00	1.44	23.65	14.18	634.92	0.00	195.05	7.94	17.60	94.15	1007.56	283.51	585720	0
	J-04	2.89	5.74	0.79	20.50	0.98	37.98	13.96	703.73	0.00	181.73	7.85	20.98	90.90	1007.59	315.71	17800	0
	Ag-04	0.39	24.09	0.11	23.00	0.80	1.18	13.28	695.93	0.00	169.44	7.03	20.50	93.28	1007.84	284.93	6300	0
	S-04	1.82	3.53	0.74	22.00	0.58	3.45	12.32	619.36	0.00	167.16	6.08	21.36	80.95	1005.81	253.15	6700	0
	O-04	1.77	3.42	0.86	20.80	0.58	3.20	11.38	448.88	171.30	153.30	5.29	17.48	90.37	1007.75	200.37	5000	0
	N-04	2.39	4.79	0.91	19.60	0.48	2.56	10.48	381.47	22.20	126.88	4.24	14.52	79.96	1011.89	153.19	4100	0
	D-04	2.04	4.12	0.81	18.50	0.48	1.98	10.10	301.82	113.40	123.15	4.22	13.10	75.77	1012.25	123.41	21258	0
	E-05	1.19	3.89	0.58	17.30	0.32	2.81	10.35	322.04	92.40	130.95	3.59	13.94	83.88	1012.27	123.20	66300	0
	F-05	1.38	4.00	0.63	16.00	0.80	2.65	11.07	386.46	94.00	129.12	5.76	14.42	81.91	1010.20	129.72	1751000	0
	M-05	1.28	3.69	0.52	16.50	0.96	3.00	12.00	536.54	27.00	160.46	5.21	14.75	84.45	1011.49	223.35	3901000	2000
	A-05	4.49	9.78	1.10	17.30	1.44	13.56	12.96	695.64	7.70	162.51	5.84	15.25	79.79	1010.06	274.19	1104232	0
	My-05	1.10	3.59	0.43	18.10	1.44	49.80	13.78	705.16	4.50	171.71	6.52	17.16	91.76	1007.71	311.95	16200	0
	Jn-05	1.06	3.51	0.49	20.40	1.44	104.35	14.18	681.48	0.00	187.05	6.74	17.97	93.94	1006.21	294.54	363740	5315
	J-05	18.50	5.04	1.37	23.60	3.60	194.45	13.95	629.66	0.10	204.49	1.88	19.22	82.30	1011.74	230.05	1764632	6900
	Ag-05	2.32	1.91	0.50	23.40	2.06	110.72	13.30	689.31	0.60	187.62	1.80	20.06	80.95	1011.64	209.96	2696120	27232
	S-05	1.40	1.85	0.14	22.80	1.03	23.16	12.33	643.10	0.50	154.33	1.59	17.92	78.97	1012.56	184.13	406560	84960
<b>FA</b>	E-02	3.85	8.29	0.56	16.50	0.29	6.18	10.33	345.99	5.20	132.11	10.36	12.05	66.54	1013.14	140.83	5000	0
	F-02	4.62	9.81	0.96	16.80	0.36	4.28	11.07	429.70	2.00	128.63	12.81	13.24	63.42	1013.50	187.81	10000	0
	M-02	5.37	6.18	0.79	17.20	0.32	3.12	11.98	570.22	26.80	162.91	12.56	13.33	71.27	1011.84	237.44	21200	0
	A-02	2.44	8.18	0.48	18.50	0.58	4.47	12.96	586.19	16.40	184.13	11.98	14.60	82.65	1010.30	255.16	143900	0
	My-02	5.49	10.59	0.98	20.00	0.58	6.79	13.78	666.16	0.00	185.21	12.72	15.57	80.75	1008.81	295.95	364500	0
	Jn-02	4.83	11.43	1.21	19.50	0.65	11.49	14.18	649.46	0.10	185.94	12.13	17.32	85.02	1006.45	312.35	439300	0
	J-02	3.78	7.98	0.82	21.20	2.88	27.86	13.98	644.22	0.00	192.42	11.62	19.41	82.37	1007.67	303.58	5281600	0
	Ag-02	3.01	7.80	0.95	22.00	1.44	15.59	13.27	605.26	0.20	177.34	10.72	19.26	83.03	1007.14	269.89	2127200	0
	S-02	3.22	7.51	0.91	22.00	0.72	5.66	12.33	586.62	5.90	165.35	9.79	19.78	83.46	1004.85	245.97	471800	0
	O-02	3.22	6.98	0.88	21.00	0.53	2.40	11.37	420.98	0.10	165.71	10.75	17.00	74.17	1007.78	189.22	32900	0



Loc	Fecha	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	Si(OH) <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diato
N-02		4.07	9.07	1.15	19.40	0.48	2.84	10.50	377.17	40.60	129.84	10.78	16.62	63.30	1010.83	156.16	22100	0
D-02		3.82	8.41	1.15	17.80	0.32	3.93	10.10	323.71	28.00	130.26	9.84	12.61	70.83	1013.30	132.66	8800	0
E-03		2.61	5.53	0.75	15.10	0.24	1.38	10.33	368.11	0.80	119.40	10.98	15.13	61.08	1012.60	154.26	5900	0
F-03		2.17	4.60	0.62	16.30	0.29	0.52	11.05	418.53	111.20	145.31	11.00	14.46	72.56	1009.01	150.98	23600	0
M-03		3.18	6.74	0.91	15.50	0.58	3.77	11.98	579.18	58.20	139.92	11.86	14.71	77.06	1009.95	235.93	35360	0
A-03		3.32	7.04	0.95	17.10	0.36	3.48	12.95	717.54	17.40	168.18	12.83	14.58	72.62	1010.35	287.62	20200	0
My-03		5.41	11.48	1.55	17.00	0.48	15.15	13.77	642.39	4.30	175.03	11.68	15.47	86.84	1008.56	266.12	953125	0
Jn-03		2.91	6.16	0.83	17.80	1.80	21.20	14.18	567.53	2.60	201.64	11.11	16.88	93.21	1006.35	237.22	2152600	0
J-03		3.94	8.35	1.13	18.60	0.96	8.34	13.98	605.97	5.10	182.31	9.68	19.89	98.63	1007.41	264.16	1551300	0
Ag-03		3.50	7.43	1.00	19.60	1.44	16.20	13.32	707.87	0.80	186.38	9.65	21.22	97.53	1007.52	274.36	1551300	0
S-03		3.76	7.97	1.07	20.10	0.38	3.57	12.35	584.11	0.00	169.34	9.82	20.23	96.36	1005.96	244.95	29140	0
O-03		2.83	5.99	0.81	19.50	0.32	2.21	11.38	435.45	0.00	150.63	7.70	18.99	87.18	1007.42	205.36	5100	0
N-03		2.73	5.78	0.78	18.10	0.36	1.44	10.50	389.33	7.50	138.73	9.68	15.04	65.46	1011.40	164.60	5100	0
D-03		1.17	3.50	0.28	16.40	0.29	1.28	10.10	331.95	13.70	133.38	8.27	13.04	65.17	1012.95	127.35	10900	0
E-04		1.85	7.44	0.97	17.50	0.32	3.72	10.33	345.75	19.40	130.35	5.09	12.42	77.80	1012.40	135.98	10900	0
F-04		0.90	7.69	0.62	17.20	0.30	1.81	11.06	451.32	64.80	142.12	6.82	12.76	73.27	1012.19	174.85	14300	0
M-04		2.41	3.82	4.20	16.60	0.32	4.85	12.00	477.02	9.40	159.26	4.52	15.01	87.86	1009.76	226.04	22250	0
A-04		4.79	9.43	0.83	17.50	0.32	9.62	12.98	642.88	0.60	171.95	6.57	15.83	84.49	1009.29	275.06	22250	0
My-04		0.18	6.33	0.79	18.40	0.24	0.36	13.78	746.81	0.00	180.45	7.54	18.08	81.70	1008.35	314.52	954700	0
Jn-04		11.76	8.98	1.12	18.70	0.72	23.65	14.18	634.92	0.00	195.05	7.94	17.60	94.15	1007.56	283.51	1372000	0
J-04		18.90	6.82	0.78	20.00	0.96	37.98	13.96	703.73	0.00	181.73	7.85	20.98	90.90	1007.59	315.71	1372000	0
Ag-04		0.59	9.11	0.28	20.90	0.32	1.18	13.28	695.93	0.00	169.44	7.03	20.50	93.28	1007.84	284.93	10800	0
S-04		1.72	6.17	0.56	22.00	0.32	3.45	12.32	619.36	0.00	167.16	6.08	21.36	80.95	1005.81	253.15	14400	0
O-04		1.59	7.10	0.67	21.20	0.32	3.20	11.38	448.88	171.30	153.30	5.29	17.48	90.37	1007.75	200.37	14400	0
N-04		1.27	3.82	0.67	19.30	0.29	2.56	10.48	381.47	22.20	126.88	4.24	14.52	79.96	1011.89	153.19	4600	0
D-04		0.99	5.02	0.78	18.20	0.36	1.98	10.10	301.82	113.40	123.15	4.22	13.10	75.77	1012.25	123.41	6100	0
E-05		1.69	4.86	0.96	17.00	0.32	3.40	10.35	322.04	92.40	130.95	3.59	13.94	83.88	1012.27	123.20	654278	0
F-05		1.25	3.94	0.59	16.00	1.44	9.86	11.07	386.46	94.00	129.12	5.76	14.42	81.91	1010.20	129.72	649554	0

Loc	Fecha	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	Si(OH) <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diato
	M-05	1.96	3.71	0.61	16.50	1.44	14.87	12.00	536.54	27.00	160.46	5.21	14.75	84.45	1011.49	223.35	1763000	0
	A-05	2.69	7.19	0.87	16.60	1.80	45.19	12.96	695.64	7.70	162.51	5.84	15.25	79.79	1010.06	274.19	3922000	0
	My-05	0.62	4.14	0.58	17.80	2.88	376.40	13.78	705.16	4.50	171.71	6.52	17.16	91.76	1007.71	311.95	3922000	0
	Jn-05	1.03	4.11	0.61	18.10	1.44	98.00	14.18	681.48	0.00	187.05	6.74	17.97	93.94	1006.21	294.54	864000	1500
	J-05	1.78	5.67	0.57	20.00	0.79	18.40	13.95	629.66	0.10	204.49	1.88	19.22	82.30	1011.74	230.05	233000	
	Ag-05	1.31	4.47	0.20	21.20	0.90	27.94	13.30	689.31	0.60	187.62	1.80	20.06	80.95	1011.64	209.96	421000	
	S-05	1.93	4.23	1.60	21.00	0.96	72.65	12.33	643.10	0.50	154.33	1.59	17.92	78.97	1012.56	184.13	589200	
<b>ML</b>	E-02	4.50	8.54	0.61	16.70	0.36	5.62	10.33	345.99	5.20	132.11	10.36	12.05	66.54	1013.14	140.83	3700	0
	F-02	5.20	7.92	0.88	17.30	0.32	4.89	11.07	429.70	2.00	128.63	12.81	13.24	63.42	1013.50	187.81	5500	0
	M-02	3.87	7.62	0.82	17.40	0.41	3.84	11.98	570.22	26.80	162.91	12.56	13.33	71.27	1011.84	237.44	11100	0
	A-02	2.12	6.44	0.63	18.20	0.72	3.06	12.96	586.19	16.40	184.13	11.98	14.60	82.65	1010.30	255.16	89800	200
	My-02	3.99	9.63	0.89	19.30	0.55	7.17	13.78	666.16	0.00	185.21	12.72	15.57	80.75	1008.81	295.95	117500	2000
	Jn-02	3.39	8.89	0.91	20.30	0.72	9.44	14.18	649.46	0.10	185.94	12.13	17.32	85.02	1006.45	312.35	174500	0
	J-02	2.44	6.25	0.64	21.00	0.96	15.32	13.98	644.22	0.00	192.42	11.62	19.41	82.37	1007.67	303.58	1772900	128000
	Ag-02	2.64	7.00	0.59	21.30	0.91	14.07	13.27	605.26	0.20	177.34	10.72	19.26	83.03	1007.14	269.89	1917000	0
	S-02	2.94	6.93	0.90	21.50	0.48	4.76	12.33	586.62	5.90	165.35	9.79	19.78	83.46	1004.85	245.97	299600	0
	O-02	3.93	7.35	0.91	19.90	0.36	3.08	11.37	420.98	0.10	165.71	10.75	17.00	74.17	1007.78	189.22	18300	0
	N-02	3.80	9.24	1.00	18.30	0.44	3.18	10.50	377.17	40.60	129.84	10.78	16.62	63.30	1010.83	156.16	24900	332760
	D-02	2.97	6.78	0.94	17.10	0.29	3.07	10.10	323.71	28.00	130.26	9.84	12.61	70.83	1013.30	132.66	4700	0
	E-03	2.18	3.18	0.28	15.40	0.41	1.06	10.33	368.11	0.80	119.40	10.98	15.13	61.08	1012.60	154.26	8560	0
	F-03	2.45	3.02	0.27	16.00	0.21	1.18	11.05	418.53	111.20	145.31	11.00	14.46	72.56	1009.01	150.98	15960	0
	M-03	2.88	4.42	0.51	15.50	0.48	0.82	11.98	579.18	58.20	139.92	11.86	14.71	77.06	1009.95	235.93	35490	0
	A-03	3.27	6.59	0.78	17.20	0.58	16.31	12.95	717.54	17.40	168.18	12.83	14.58	72.62	1010.35	287.62	57000	0
	My-03	4.51	9.34	0.87	17.20	0.62	8.67	13.77	642.39	4.30	175.03	11.68	15.47	86.84	1008.56	266.12	127000	0
	Jn-03	3.19	7.89	0.96	17.50	1.11	11.20	14.18	567.53	2.60	201.64	11.11	16.88	93.21	1006.35	237.22	893000	0
	J-03	2.59	7.12	0.73	18.90	0.76	6.29	13.98	605.97	5.10	182.31	9.68	19.89	98.63	1007.41	264.16	629000	0
	Ag-03	3.09	6.16	0.89	19.50	0.72	8.28	13.32	707.87	0.80	186.38	9.65	21.22	97.53	1007.52	274.36	289000	0
	S-03	2.89	5.48	0.76	20.30	0.65	5.37	12.35	584.11	0.00	169.34	9.82	20.23	96.36	1005.96	244.95	129500	0

Loc	Fecha	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	Si(OH) <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diato
	O-03	3.01	6.38	0.81	19.70	0.41	3.46	11.38	435.45	0.00	150.63	7.70	18.99	87.18	1007.42	205.36	67000	0
	N-03	2.45	6.31	0.48	18.90	0.32	2.05	10.50	389.33	7.50	138.73	9.68	15.04	65.46	1011.40	164.60	8000	0
	D-03	1.47	4.67	0.39	17.40	0.31	1.92	10.10	331.95	13.70	133.38	8.27	13.04	65.17	1012.95	127.35	5000	0
	E-04	2.19	8.71	1.20	17.60	0.36	4.23	10.33	345.75	19.40	130.35	5.09	12.42	77.80	1012.40	135.98	4700	0
	F-04	1.02	8.69	0.70	17.50	0.34	2.04	11.06	451.32	64.80	142.12	6.82	12.76	73.27	1012.19	174.85	3277	0
	M-04	2.73	4.32	4.75	17.00	0.36	5.48	12.00	477.02	9.40	159.26	4.52	15.01	87.86	1009.76	226.04	5989	0
	A-04	5.41	10.66	0.94	17.80	0.36	10.87	12.98	642.88	0.60	171.95	6.57	15.83	84.49	1009.29	275.06	9888	0
	My-04	0.20	7.15	0.89	18.50	0.27	0.41	13.78	746.81	0.00	180.45	7.54	18.08	81.70	1008.35	314.52	5600	0
	Jn-04	6.29	8.15	1.07	18.70	0.81	26.72	14.18	634.92	0.00	195.05	7.94	17.60	94.15	1007.56	283.51	1067500	0
	J-04	11.32	8.71	1.08	20.10	1.60	22.48	13.96	703.73	0.00	181.73	7.85	20.98	90.90	1007.59	315.71	1611090	0
	Ag-04	0.79	8.29	0.26	20.80	0.31	0.33	13.28	695.93	0.00	169.44	7.03	20.50	93.28	1007.84	284.93	1800	0
	S-04	2.94	7.97	0.83	22.00	0.36	4.90	12.32	619.36	0.00	167.16	6.08	21.36	80.95	1005.81	253.15	6000	0
	O-04	2.08	7.92	0.86	21.00	0.46	4.62	11.38	448.88	171.30	153.30	5.29	17.48	90.37	1007.75	200.37	3100	0
	N-04	1.74	5.23	1.07	18.90	0.41	3.40	10.48	381.47	22.20	126.88	4.24	14.52	79.96	1011.89	153.19	12800	0
	D-04	1.21	6.07	0.78	17.90	0.32	2.34	10.10	301.82	113.40	123.15	4.22	13.10	75.77	1012.25	123.41	1000	0
	E-05	2.37	5.72	0.74	16.70	0.31	2.30	10.35	322.04	92.40	130.95	3.59	13.94	83.88	1012.27	123.20	2000	0
	F-05	3.21	6.81	0.82	16.00	0.58	5.75	11.07	386.46	94.00	129.12	5.76	14.42	81.91	1010.20	129.72	17000	0
	M-05	2.49	4.19	0.72	16.70	1.44	17.90	12.00	536.54	27.00	160.46	5.21	14.75	84.45	1011.49	223.35	39000	0
	A-05	2.69	5.93	0.76	16.40	1.03	39.12	12.96	695.64	7.70	162.51	5.84	15.25	79.79	1010.06	274.19	1000	0
	My-05	1.39	4.78	0.66	17.50	1.44	143.50	13.78	705.16	4.50	171.71	6.52	17.16	91.76	1007.71	311.95	1120000	0
	Jn-05	1.27	4.29	0.52	18.50	0.76	42.83	14.18	681.48	0.00	187.05	6.74	17.97	93.94	1006.21	294.54	318000	0
	J-05	1.67	5.04	0.45	19.30	0.89	19.90	13.95	629.66	0.10	204.49	1.88	19.22	82.30	1011.74	230.05	245000	0
	Ag-05	1.60	6.05	0.04	21.40	0.94	26.47	13.30	689.31	0.60	187.62	1.80	20.06	80.95	1011.64	209.96	456000	
	S-05	1.35	6.60	0.56	21.20	0.79	12.40	12.33	643.10	0.50	154.33	1.59	17.92	78.97	1012.56	184.13	47200	
<b>BE</b>	E-02	3.40	7.45	1.01	16.80	0.32	3.12	10.33	345.99	5.20	132.11	10.36	12.05	66.54	1013.14	140.83	4000	0
	F-02	4.12	6.85	0.67	17.50	0.32	3.09	11.07	429.70	2.00	128.63	12.81	13.24	63.42	1013.50	187.81	6000	0
	M-02	3.09	6.78	0.34	17.30	0.41	2.90	11.98	570.22	26.80	162.91	12.56	13.33	71.27	1011.84	237.44	4400	0
	A-02	3.12	8.26	0.92	18.40	0.72	4.93	12.96	586.19	16.40	184.13	11.98	14.60	82.65	1010.30	255.16	45500	0

Loc	Fecha	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	Si(OH) <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diato
My-02		2.68	7.21	0.35	19.10	0.71	3.19	13.78	666.16	0.00	185.21	12.72	15.57	80.75	1008.81	295.95	90900	0
Jn-02		3.42	7.12	0.54	20.50	0.91	6.23	14.18	649.46	0.10	185.94	12.13	17.32	85.02	1006.45	312.35	190800	0
J-02		1.89	4.89	0.38	21.10	1.03	9.90	13.98	644.22	0.00	192.42	11.62	19.41	82.37	1007.67	303.58	1208000	0
Ag-02		2.86	7.98	0.89	21.50	0.96	6.17	13.27	605.26	0.20	177.34	10.72	19.26	83.03	1007.14	269.89	723300	0
S-02		3.44	8.13	1.12	21.20	0.76	5.16	12.33	586.62	5.90	165.35	9.79	19.78	83.46	1004.85	245.97	530000	0
O-02		2.73	6.42	0.79	20.10	0.48	2.80	11.37	420.98	0.10	165.71	10.75	17.00	74.17	1007.78	189.22	34100	0
N-02		2.02	6.78	1.09	18.50	0.32	2.89	10.50	377.17	40.60	129.84	10.78	16.62	63.30	1010.83	156.16	5500	0
D-02		3.16	7.03	1.12	17.00	0.32	3.77	10.10	323.71	28.00	130.26	9.84	12.61	70.83	1013.30	132.66	2200	0
E-03		2.75	3.94	0.18	16.10	0.41	1.07	10.33	368.11	0.80	119.40	10.98	15.13	61.08	1012.60	154.26	6830	0
F-03		3.43	6.57	0.22	16.00	0.36	0.84	11.05	418.53	111.20	145.31	11.00	14.46	72.56	1009.01	150.98	15960	0
M-03		4.57	9.79	0.62	15.30	0.41	8.62	11.98	579.18	58.20	139.92	11.86	14.71	77.06	1009.95	235.93	44970	0
A-03		2.49	4.02	0.22	16.90	0.77	5.78	12.95	717.54	17.40	168.18	12.83	14.58	72.62	1010.35	287.62	61450	0
My-03		2.56	7.12	0.59	17.30	0.39	5.84	13.77	642.39	4.30	175.03	11.68	15.47	86.84	1008.56	266.12	66700	0
Jn-03		2.50	1.76	0.46	18.40	0.58	3.39	14.18	567.53	2.60	201.64	11.11	16.88	93.21	1006.35	237.22	44000	0
J-03		3.11	8.34	0.78	18.90	0.92	8.16	13.98	605.97	5.10	182.31	9.68	19.89	98.63	1007.41	264.16	354000	0
Ag-03		1.67	6.03	0.47	19.50	0.79	6.29	13.32	707.87	0.80	186.38	9.65	21.22	97.53	1007.52	274.36	256000	0
S-03		1.39	3.29	0.28	20.00	0.31	3.19	12.35	584.11	0.00	169.34	9.82	20.23	96.36	1005.96	244.95	22250	0
O-03		2.19	5.27	0.39	19.20	0.32	2.11	11.38	435.45	0.00	150.63	7.70	18.99	87.18	1007.42	205.36	9500	0
N-03		2.16	5.42	0.91	18.70	0.32	1.09	10.50	389.33	7.50	138.73	9.68	15.04	65.46	1011.40	164.60	9000	0
D-03		3.86	7.49	0.76	17.40	0.42	1.18	10.10	331.95	13.70	133.38	8.27	13.04	65.17	1012.95	127.35	5150	1000
E-04		2.71	7.79	0.99	17.20	0.42	3.43	10.33	345.75	19.40	130.35	5.09	12.42	77.80	1012.40	135.98	4000	0
F-04		1.79	7.86	0.65	17.00	0.56	0.99	11.06	451.32	64.80	142.12	6.82	12.76	73.27	1012.19	174.85	3900	0
M-04		3.17	7.39	0.77	16.80	0.44	4.27	12.00	477.02	9.40	159.26	4.52	15.01	87.86	1009.76	226.04	3900	0
A-04		5.22	9.31	0.83	17.00	0.67	8.48	12.98	642.88	0.60	171.95	6.57	15.83	84.49	1009.29	275.06	5200	0
My-04		1.67	5.84	0.68	20.00	0.36	0.36	13.78	746.81	0.00	180.45	7.54	18.08	81.70	1008.35	314.52	16080	38940
Jn-04		4.38	7.01	0.96	19.00	0.48	15.01	14.18	634.92	0.00	195.05	7.94	17.60	94.15	1007.56	283.51	467300	10024
J-04		5.67	9.29	0.90	20.58	0.82	30.18	13.96	703.73	0.00	181.73	7.85	20.98	90.90	1007.59	315.71	874775	0
Ag-04		2.89	6.11	0.48	21.80	0.76	3.45	13.28	695.93	0.00	169.44	7.03	20.50	93.28	1007.84	284.93	298800	0

Loc	Fecha	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	Si(OH) <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diato
	S-04	3.62	9.80	1.02	21.20	0.53	6.03	12.32	619.36	0.00	167.16	6.08	21.36	80.95	1005.81	253.15	75100	0
	O-04	2.19	8.31	0.91	20.30	0.40	3.21	11.38	448.88	171.30	153.30	5.29	17.48	90.37	1007.75	200.37	30000	0
	N-04	2.21	6.53	1.09	19.00	0.36	4.21	10.48	381.47	22.20	126.88	4.24	14.52	79.96	1011.89	153.19	6800	0
	D-04	1.21	6.75	0.83	17.90	0.32	2.15	10.10	301.82	113.40	123.15	4.22	13.10	75.77	1012.25	123.41	3500	0
	E-05	2.78	7.23	0.82	16.50	0.34	2.61	10.35	322.04	92.40	130.95	3.59	13.94	83.88	1012.27	123.20	16800	0
	F-05	3.78	7.32	0.85	16.00	0.60	2.76	11.07	386.46	94.00	129.12	5.76	14.42	81.91	1010.20	129.72	16800	0
	M-05	3.71	6.75	0.87	16.00	0.99	9.15	12.00	536.54	27.00	160.46	5.21	14.75	84.45	1011.49	223.35	715500	0
	A-05	2.39	4.66	0.38	17.00	0.58	22.46	12.96	695.64	7.70	162.51	5.84	15.25	79.79	1010.06	274.19	841000	0
	My-05	1.25	3.21	0.27	18.00	0.72	56.42	13.78	705.16	4.50	171.71	6.52	17.16	91.76	1007.71	311.95	841000	0
	Jn-05	0.38	3.68	0.47	19.70	0.96	68.46	14.18	681.48	0.00	187.05	6.74	17.97	93.94	1006.21	294.54	481900	0
	J-05	3.98	6.78	0.73	21.50	0.85	40.65	13.95	629.66	0.10	204.49	1.88	19.22	82.30	1011.74	230.05	757600	
	Ag-05	1.60	1.05	0.44	21.70	0.79	26.47	13.30	689.31	0.60	187.62	1.80	20.06	80.95	1011.64	209.96	308000	
	S-05	2.30	4.80	0.67	20.90	0.49	12.40	12.33	643.10	0.50	154.33	1.59	17.92	78.97	1012.56	184.13	61360	
<b>RB</b>	E-02	3.13	6.85	0.93	17.00	0.31	2.98	10.33	345.99	5.20	132.11	10.36	12.05	66.54	1013.14	140.83	2700	0
	F-02	3.79	6.30	0.62	17.80	0.32	2.95	11.07	429.70	2.00	128.63	12.81	13.24	63.42	1013.50	187.81	4000	23120
	M-02	2.84	6.24	0.31	17.50	0.44	2.98	11.98	570.22	26.80	162.91	12.56	13.33	71.27	1011.84	237.44	4000	22420
	A-02	3.78	9.99	1.11	18.70	0.92	3.49	12.96	586.19	16.40	184.13	11.98	14.60	82.65	1010.30	255.16	87300	35400
	My-02	3.24	8.72	0.42	19.20	0.76	5.48	13.78	666.16	0.00	185.21	12.72	15.57	80.75	1008.81	295.95	231000	1426
	Jn-02	4.14	8.62	0.65	20.60	0.76	6.34	14.18	649.46	0.10	185.94	12.13	17.32	85.02	1006.45	312.35	160300	6664
	J-02	2.29	5.92	0.46	21.50	0.98	8.18	13.98	644.22	0.00	192.42	11.62	19.41	82.37	1007.67	303.58	864000	2000
	Ag-02	3.46	9.66	1.08	22.00	0.96	4.59	13.27	605.26	0.20	177.34	10.72	19.26	83.03	1007.14	269.89	523000	44770
	S-02	3.13	7.40	1.02	21.60	0.72	4.19	12.33	586.62	5.90	165.35	9.79	19.78	83.46	1004.85	245.97	900100	0
	O-02	2.48	5.84	0.72	20.30	0.68	1.39	11.37	420.98	0.10	165.71	10.75	17.00	74.17	1007.78	189.22	4200	4300
	N-02	2.84	7.16	0.67	18.30	0.42	1.74	10.50	377.17	40.60	129.84	10.78	16.62	63.30	1010.83	156.16	3000	0
	D-02	1.88	4.60	0.22	17.00	0.34	1.13	10.10	323.71	28.00	130.26	9.84	12.61	70.83	1013.30	132.66	2000	0
	E-03	1.35	2.77	0.44	16.20	0.32	2.00	10.33	368.11	0.80	119.40	10.98	15.13	61.08	1012.60	154.26	2000	0
	F-03	4.21	7.39	0.39	16.00	0.31	1.53	11.05	418.53	111.20	145.31	11.00	14.46	72.56	1009.01	150.98	2200	0
	M-03	3.82	2.86	1.51	15.50	0.37	2.78	11.98	579.18	58.20	139.92	11.86	14.71	77.06	1009.95	235.93	2700	0

Loc	Fecha	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	Si(OH) <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diato
A-03		1.73	1.99	0.45	16.30	0.44	2.03	12.95	717.54	17.40	168.18	12.83	14.58	72.62	1010.35	287.62	2700	0
My-03		2.89	7.79	0.48	17.60	0.10	6.30	13.77	642.39	4.30	175.03	11.68	15.47	86.84	1008.56	266.12	755460	0
Jn-03		1.78	4.39	0.03	17.90	0.48	13.33	14.18	567.53	2.60	201.64	11.11	16.88	93.21	1006.35	237.22	6100	0
J-03		3.50	16.83	0.15	18.60	0.39	4.04	13.98	605.97	5.10	182.31	9.68	19.89	98.63	1007.41	264.16	30800	0
Ag-03		2.13	5.65	0.52	19.10	0.48	7.10	13.32	707.87	0.80	186.38	9.65	21.22	97.53	1007.52	274.36	280650	0
S-03		1.02	4.27	0.38	23.10	0.72	0.42	12.35	584.11	0.00	169.34	9.82	20.23	96.36	1005.96	244.95	5100	0
O-03		1.73	7.65	0.73	20.20	0.41	2.71	11.38	435.45	0.00	150.63	7.70	18.99	87.18	1007.42	205.36	3000	0
N-03		2.76	9.21	1.06	15.90	0.58	9.49	10.50	389.33	7.50	138.73	9.68	15.04	65.46	1011.40	164.60	5400	0
D-03		1.57	1.14	0.35	16.20	0.17	1.31	10.10	331.95	13.70	133.38	8.27	13.04	65.17	1012.95	127.35	2200	0
E-04		3.17	9.27	1.18	15.90	0.21	4.56	10.33	345.75	19.40	130.35	5.09	12.42	77.80	1012.40	135.98	3000	0
F-04		3.28	8.97	0.76	19.50	0.14	13.56	11.06	451.32	64.80	142.12	6.82	12.76	73.27	1012.19	174.85	2400	1000
M-04		4.28	9.51	1.40	16.40	0.31	5.38	12.00	477.02	9.40	159.26	4.52	15.01	87.86	1009.76	226.04	4100	0
A-04		4.21	7.38	1.09	17.10	0.34	5.97	12.98	642.88	0.60	171.95	6.57	15.83	84.49	1009.29	275.06	5500	0
My-04		2.78	6.95	0.79	21.50	0.24	2.71	13.78	746.81	0.00	180.45	7.54	18.08	81.70	1008.35	314.52	14600	0
Jn-04		3.21	5.76	0.82	19.00	0.41	31.51	14.18	634.92	0.00	195.05	7.94	17.60	94.15	1007.56	283.51	197060	54270
J-04		3.09	7.13	0.89	20.60	0.25	8.89	13.96	703.73	0.00	181.73	7.85	20.98	90.90	1007.59	315.71	85643	1333
Ag-04		3.67	5.78	0.92	22.00	0.32	2.23	13.28	695.93	0.00	169.44	7.03	20.50	93.28	1007.84	284.93	13720	0
S-04		2.84	7.68	1.01	21.80	0.26	3.18	12.32	619.36	0.00	167.16	6.08	21.36	80.95	1005.81	253.15	6000	0
O-04		2.48	9.32	0.86	20.70	0.31	4.21	11.38	448.88	171.30	153.30	5.29	17.48	90.37	1007.75	200.37	7600	0
N-04		1.82	8.63	0.67	19.40	0.21	3.39	10.48	381.47	22.20	126.88	4.24	14.52	79.96	1011.89	153.19	4000	0
D-04		1.17	7.44	0.68	18.00	0.27	1.72	10.10	301.82	113.40	123.15	4.22	13.10	75.77	1012.25	123.41	6700	0
E-05		3.32	7.78	0.91	16.50	0.29	3.11	10.35	322.04	92.40	130.95	3.59	13.94	83.88	1012.27	123.20	4200	0
F-05		3.86	9.67	0.95	16.40	0.74	3.29	11.07	386.46	94.00	129.12	5.76	14.42	81.91	1010.20	129.72	20664	0
M-05		4.65	9.30	1.02	16.20	0.96	10.36	12.00	536.54	27.00	160.46	5.21	14.75	84.45	1011.49	223.35	124580	18880
A-05		1.83	4.62	0.36	16.70	1.44	27.60	12.96	695.64	7.70	162.51	5.84	15.25	79.79	1010.06	274.19	881430	0
My-05		0.94	2.89	0.21	17.90	1.44	49.20	13.78	705.16	4.50	171.71	6.52	17.16	91.76	1007.71	311.95	1024400	0
Jn-05		1.78	2.46	0.28	20.20	1.44	147.84	14.18	681.48	0.00	187.05	6.74	17.97	93.94	1006.21	294.54	168100	0
J-05		21.51	5.20	1.41	22.60	1.44	28.73	13.95	629.66	0.10	204.49	1.88	19.22	82.30	1011.74	230.05	463568	66420

Loc	Fecha	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	Si(OH) <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diato
	Ag-05	1.24	1.23	0.45	23.60	2.88	90.06	13.30	689.31	0.60	187.62	1.80	20.06	80.95	1011.64	209.96	3020800	13380
	S-05	2.88	2.59	0.11	22.60	0.24	12.13	12.33	643.10	0.50	154.33	1.59	17.92	78.97	1012.56	184.13	522687	23775
<b>PB</b>	E-02	2.27	5.68	0.44	16.50	0.18	1.89	10.33	345.99	5.20	132.11	10.36	12.05	66.54	1013.14	140.83	1700	0
	F-02	2.68	4.74	0.26	17.00	0.21	1.54	11.07	429.70	2.00	128.63	12.81	13.24	63.42	1013.50	187.81	3000	0
	M-02	3.37	7.43	0.75	17.50	0.32	1.77	11.98	570.22	26.80	162.91	12.56	13.33	71.27	1011.84	237.44	5100	71000
	A-02	2.67	7.28	0.85	18.50	0.36	2.38	12.96	586.19	16.40	184.13	11.98	14.60	82.65	1010.30	255.16	10300	165000
	My-02	2.15	6.29	0.79	19.10	0.41	3.27	13.78	666.16	0.00	185.21	12.72	15.57	80.75	1008.81	295.95	51300	21000
	Jn-02	3.05	6.27	0.83	20.20	0.44	4.16	14.18	649.46	0.10	185.94	12.13	17.32	85.02	1006.45	312.35	62800	0
	J-02	1.18	4.38	0.75	21.40	0.44	4.49	13.98	644.22	0.00	192.42	11.62	19.41	82.37	1007.67	303.58	66900	111600
	Ag-02	0.98	4.11	0.72	22.80	0.44	3.27	13.27	605.26	0.20	177.34	10.72	19.26	83.03	1007.14	269.89	50400	80000
	S-02	1.19	4.57	0.84	22.00	0.36	2.47	12.33	586.62	5.90	165.35	9.79	19.78	83.46	1004.85	245.97	27400	14000
	O-02	3.05	2.57	0.93	20.50	0.32	1.73	11.37	420.98	0.10	165.71	10.75	17.00	74.17	1007.78	189.22	11800	0
	N-02	0.92	3.94	0.52	18.20	0.39	1.08	10.50	377.17	40.60	129.84	10.78	16.62	63.30	1010.83	156.16	11700	10384
	D-02	0.88	3.85	0.65	17.00	0.21	0.91	10.10	323.71	28.00	130.26	9.84	12.61	70.83	1013.30	132.66	3000	26004
	E-03	2.04	4.23	0.19	15.30	0.14	2.17	10.33	368.11	0.80	119.40	10.98	15.13	61.08	1012.60	154.26	2000	30500
	F-03	1.33	3.47	0.31	16.00	0.16	0.40	11.05	418.53	111.20	145.31	11.00	14.46	72.56	1009.01	150.98	12000	29500
	M-03	4.15	8.93	1.17	15.40	0.22	17.05	11.98	579.18	58.20	139.92	11.86	14.71	77.06	1009.95	235.93	24354	0
	A-03	4.23	8.67	1.12	17.40	0.48	27.73	12.95	717.54	17.40	168.18	12.83	14.58	72.62	1010.35	287.62	159944	83500
	My-03	5.87	5.86	0.54	15.10	0.29	1.01	13.77	642.39	4.30	175.03	11.68	15.47	86.84	1008.56	266.12	26680	1000
	Jn-03	1.76	1.47	0.19	17.80	0.42	14.18	14.18	567.53	2.60	201.64	11.11	16.88	93.21	1006.35	237.22	19900	4000
	J-03	2.94	7.28	0.23	20.40	0.32	2.08	13.98	605.97	5.10	182.31	9.68	19.89	98.63	1007.41	264.16	30500	105600
	Ag-03	2.06	8.15	0.34	20.14	0.45	1.92	13.32	707.87	0.80	186.38	9.65	21.22	97.53	1007.52	274.36	152200	71550
	S-03	0.72	4.08	9.31	20.65	0.41	3.67	12.35	584.11	0.00	169.34	9.82	20.23	96.36	1005.96	244.95	41600	4667
	O-03	1.31	7.28	0.28	17.93	0.44	0.34	11.38	435.45	0.00	150.63	7.70	18.99	87.18	1007.42	205.36	22000	10000
	N-03	1.65	8.03	0.78	16.01	0.36	2.14	10.50	389.33	7.50	138.73	9.68	15.04	65.46	1011.40	164.60	13900	9000
	D-03	1.44	5.46	0.32	15.90	0.12	0.95	10.10	331.95	13.70	133.38	8.27	13.04	65.17	1012.95	127.35	1200	59410
	E-04	2.96	7.18	0.64	14.07	0.24	0.09	10.33	345.75	19.40	130.35	5.09	12.42	77.80	1012.40	135.98	0	0
	F-04	1.96	6.68	0.64	13.91	0.24	0.12	11.06	451.32	64.80	142.12	6.82	12.76	73.27	1012.19	174.85	1000	0

Loc	Fecha	NO <sub>2</sub> + NO <sub>3</sub>	Si(OH) <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	Ts	Kd	Chla	Luz	PAR	lluvia	Dv	Vv	Ta	Hr	Patm	Rs	Dinos	Diato
M-04		0.75	5.04	0.16	15.54	0.21	0.20	12.00	477.02	9.40	159.26	4.52	15.01	87.86	1009.76	226.04	2100	10600
A-04		3.97	6.16	0.10	17.22	0.98	7.80	12.98	642.88	0.60	171.95	6.57	15.83	84.49	1009.29	275.06	75000	6900
My-04		3.46	7.83	1.09	18.00	0.48	5.15	13.78	746.81	0.00	180.45	7.54	18.08	81.70	1008.35	314.52	31000	0
Jn-04		4.05	7.45	1.28	19.00	0.36	11.63	14.18	634.92	0.00	195.05	7.94	17.60	94.15	1007.56	283.51	6555120	0
J-04		1.68	8.24	1.06	24.00	0.24	14.61	13.96	703.73	0.00	181.73	7.85	20.98	90.90	1007.59	315.71	618500	0
Ag-04		1.18	6.09	1.04	24.00	0.38	9.18	13.28	695.93	0.00	169.44	7.03	20.50	93.28	1007.84	284.93	103500	109347
S-04		1.93	6.47	0.94	24.00	0.38	2.11	12.32	619.36	0.00	167.16	6.08	21.36	80.95	1005.81	253.15	114400	17167
O-04		1.95	7.27	0.69	25.00	0.44	3.08	11.38	448.88	171.30	153.30	5.29	17.48	90.37	1007.75	200.37	133900	22263
N-04		0.79	7.39	0.38	21.00	0.28	2.12	10.48	381.47	22.20	126.88	4.24	14.52	79.96	1011.89	153.19	20133	19297
D-04		0.83	6.37	0.56	19.00	0.10	0.98	10.10	301.82	113.40	123.15	4.22	13.10	75.77	1012.25	123.41	12300	18067
E-05		1.12	4.56	0.19	17.00	0.11	1.29	10.35	322.04	92.40	130.95	3.59	13.94	83.88	1012.27	123.20	7667	183300
F-05		1.75	6.56	0.76	15.90	0.11	4.81	11.07	386.46	94.00	129.12	5.76	14.42	81.91	1010.20	129.72	8000	29293
M-05		1.29	6.32	0.86	17.60	0.17	11.28	12.00	536.54	27.00	160.46	5.21	14.75	84.45	1011.49	223.35	4000	35400
A-05		0.96	5.46	0.56	17.80	0.48	28.81	12.96	695.64	7.70	162.51	5.84	15.25	79.79	1010.06	274.19	13000	0
My-05		1.19	6.29	0.59	18.20	0.78	47.45	13.78	705.16	4.50	171.71	6.52	17.16	91.76	1007.71	311.95	350200	0
Jn-05		1.62	3.48	0.41	22.30	1.44	188.83	14.18	681.48	0.00	187.05	6.74	17.97	93.94	1006.21	294.54	240460	0
J-05		0.90	2.23	0.92	21.78	1.03	73.28	13.95	629.66	0.10	204.49	1.88	19.22	82.30	1011.74	230.05	1680320	22960
Ag-05		2.20	2.23	0.92	23.40	4.80	92.15	13.30	689.31	0.60	187.62	1.80	20.06	80.95	1011.64	209.96	3686320	56133
S-05		2.08	4.14	0.28	22.10	0.24	11.86	12.33	643.10	0.50	154.33	1.59	17.92	78.97	1012.56	184.13	272522	151020