

TESIS DEFENDIDA POR  
**Diana María Pérez Mayorga**  
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ

---

Dra. Lydia Betty Ladah

*Director del Comité*

---

Dr. José Antonio Zertuche González

*Miembro del Comité*

---

Dr. Miguel Fernando Lavín Peregrina

*Miembro del Comité*

---

Dr. Gilberto Gaxiola Castro

*Miembro del Comité*

---

Dr. Axayácatl Rocha Olivares

*Coordinador del Posgrado en  
Ecología Marina*

---

Dr. David Hilario Covarrubias  
Rosales

*Director de Estudios de Posgrado*

30 de septiembre de 2009.

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



---

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

---

**INCREMENTO DE NITRÓGENO EN EL TEJIDO DE LA MACROALGA  
OPORTUNISTA *Ulva lactuca* (Linnaeus), ASOCIADO A ONDAS INTERNAS  
DE MAREA**

TESIS

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

*Presenta:*

**DIANA MARÍA PÉREZ MAYORGA**

Ensenada, Baja California, México, Septiembre de 2009.

**RESUMEN** de la tesis de **Diana María Pérez Mayorga**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO EN CIENCIAS en ECOLOGÍA MARINA. Ensenada, Baja California, México. Septiembre 2009.

INCREMENTO DE NITRÓGENO EN EL TEJIDO DE LA MACROALGA  
OPORTUNISTA *Ulva lactuca* (Linnaeus), ASOCIADO A ONDAS INTERNAS DE  
MAREA

Resumen aprobado por:

---

Dra. Lydia Betty Ladah  
Director de Tesis

El nitrógeno es un elemento esencial para la sobrevivencia de las macroalgas. Sin embargo, se desconoce si las macroalgas pueden aprovechar los pulsos eventuales (minutos a horas) de nitrógeno aportados por ondas internas de marea. Para evaluar esto, se trasplantó *Ulva lactuca* (Linnaeus) a una zona de alta incidencia de ondas internas (Playa San Miguel, Ensenada, B.C. México) por diferentes periodos (3, 6 y 12 h) y a diferentes profundidades (1, 5 y 10 m). Al mismo tiempo se monitorearon condiciones oceanográficas (temperatura y nutrientes) en la columna de agua para determinar cuándo ocurrieron las ondas internas de marea (con periodos de minutos a horas) y cuánto tiempo duraron los pulsos fríos inducidos por ellas. Se encontró un incremento en la concentración de nitrógeno en el tejido de *U. lactuca* durante los periodos de trasplante en el mar en periodos cortos de tiempo (3, 6 y 12 h) cuando había pulsos fríos ( $< 16\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,  $> 1\mu\text{M NO}_3^-$ ), aunque hubo pulsos que sólo duraron menos de una hora (35 minutos). Se concluye que *U. lactuca* puede aprovechar pulsos de nitrógeno disuelto ocasionados por la fase fría de las ondas internas de marea, aumentando el contenido de nitrógeno en su tejido en cortos periodos de tiempo (horas).

Palabras clave: *Ulva lactuca*, ondas internas, nutrientes, nitrógeno en el tejido.

**ABSTRACT** of the thesis presented by **Diana María Pérez Mayorga** as a partial requirement to obtain the MASTER OF SCIENCE degree in MARINE ECOLOGY. Ensenada, Baja California, Mexico. August 2009.

NITROGEN UPTAKE BY THE OPPORTUNISTIC MACROALGA *Ulva lactuca* (Linnaeus), LINKED TO INTERNAL TIDE WAVES

To determine if an opportunistic macroalga could increase tissue nitrogen content as a response to high-frequency (minutes to hours) nutrient pulses induced by internal waves, *Ulva lactuca* (Linnaeus) was transplanted for short continuous deployments (3, 6 and 12 hrs) at three different depths (1, 5, and 10 meters) in the near-shore ocean near Ensenada, Baja California, Mexico, for an 8-day period. Concurrently, water column conditions (temperature and nutrients) were measured to determine when internal waves occurred and how long they lasted. *U. lactuca* showed a significant increase in dry-weight tissue nitrogen during cool ( $< 16$  °C), nitrogen-containing ( $> 1\mu\text{M NO}_3^-$ ), internal wave pulses, in short periods of time (12 h, 6 h and 3 h), even when pulses lasted less than an hour (35 minutes). The data support the hypothesis that *U. lactuca* can increase tissue nitrogen in response to high frequency (hours) cool internal wave pulses.

Key words: *Ulva lactuca*, internal waves, nutrients, tissue nitrogen.

*Al Amor que me trajo a este universo para aprender, reír, vivir y soñar.*

*A mis papitos  
Carmenza y Abelino y a mis hermanitos  
René y Vivis. Este logro es para ustedes  
mis amores, gracias por estar siempre  
conmigo a pesar de la distancia, gracias  
por animarme y enviarme su buena  
energía... porque sin ustedes nada de esto  
sería posible y porque siempre...siempre  
seremos una familia.*

*Los amo con todo mi corazón.*

## AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Lydia Ladah, infinitas gracias por recibirme, por ser mi directora y amiga, por tus valiosas enseñanzas para la vida. Eres un ejemplo de excelencia, una gran mujer.

A mis sinodales, Dr. José Zertuche, Dr. Miguel Lavín y Dr. Gilberto Gaxiola, fue un honor contar con ustedes. Gracias por las interesantes y valiosas discusiones durante mis avances, por sus sugerencias, aportes y crítica constructiva durante todo este proceso de aprendizaje.

A Pepito Guzmán por su buena energía, disposición y entrega. Siempre alegre y dispuesto a colaborar, excelente técnico y adorable ser humano.

A Raciél de Dios por su valiosa ayuda en el campo, por la música, las risas, la mango y por Pam. La próxima vez mas cuidado con el muerto jeje.....*on a dark desert kayak...*

A Mariana, sumercé linda mil gracias por apoyarme siempre, jamás olvidaré los ratos divertidos, los helados, las pelis y la mala influencia.

A Rosita por su alegría y amistad incondicional. Gracias, llegaste justo a tiempo.

A Gaby, Arturo, Fabián, Neithan, Richard, Pac, Kavir, Pam y Natasha, por su apoyo en el campo. A Bertha por su ayuda pesando aliguitas y al ICE Team por su buena vibra.

Al Dr. José Zertuche y personal del laboratorio de macroalgas de la UABC por brindarme un lugar para trabajar, gracias por el compañerismo y los convivios de los viernes.

Dr. Anatoliy Filonov y Dr. Jim Leichter, fue un honor trabajar con ustedes, mil gracias.

Al CONACYT por otorgarme la beca de maestría y a los proyectos FLOO, SEP-CONACYT, UC MEXUS-CONACYT y TAMU-CONACYT por el apoyo económico.

Al posgrado de Ecología Marina, investigadores y compañeros del CICESE que contribuyeron en mi formación académica y personal.

A mis paisanitos en Ensenada por hacerme sentir como en la tierrita y a mi familia y amigos en Colombia por su apoyo incondicional y su buena energía.

A mi Niño, futuro papá, siempre presente en mi corazón.

A ti Chelito por ser mi solecito, mi luna, mis estrellas, mi sueño bonito...mi amor...mi cómplice...mi todo.

A ti mamita linda, porque nunca nadie me había demostrado tanto amor y entrega de una forma tan bella y especial, ha sido hermoso tenerte cerquita estos meses. Mil gracias Einstencita por tu apoyo, mejor revisora no había podido tener.

## CONTENIDO

	Página
<b>RESUMEN ESPAÑOL.....</b>	<b>ii</b>
<b>RESUMEN INGLÉS.....</b>	<b>iii</b>
<b>AGRADECIMIENTOS.....</b>	<b>iv</b>
<b>LISTA DE FIGURAS.....</b>	<b>vii</b>
<b>LISTA DE TABLAS.....</b>	<b>x</b>
<b>I INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>1</b>
<b>II PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....</b>	<b>6</b>
II.1 PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN .....	7
II.2 OBJETIVOS .....	7
II.3 HIPÓTESIS .....	7
II.3.1 HIPÓTESIS PARTICULARES .....	8
<b>III MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>9</b>
III.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	9
III.2 DISEÑO EXPERIMENTAL.....	10
III.3 PREPARACIÓN Y SIEMBRA DE ALGAS EN EL MAR .....	11
III.4 PESO HÚMEDO FINAL Y SECADO DE LAS MUESTRAS .....	12
III.5 ANÁLISIS CHN DE LAS MUESTRAS SECAS.....	13
III.6 CRECIMIENTO.....	13
III.7 ANÁLISIS DE LOS DATOS.....	14
III.7.1 <i>Relación temperatura-nitrato</i> .....	14
III.7.2 <i>Pulsos fríos asociados a ondas internas</i> .....	15
III.7.3 <i>Nitrógeno en el tejido</i> .....	15
III.7.4 <i>Crecimiento</i> .....	16
<b>IV RESULTADOS .....</b>	<b>17</b>
IV.1 RELACIÓN TEMPERATURA-NITRATO .....	17
IV.2 NITRÓGENO EN EL TEJIDO .....	18
IV.2.1 <i>Nitrógeno en el tejido de las algas durante una semana</i> .....	18
IV.2.2 <i>Nitrógeno en el tejido de las algas en periodos de 12 horas</i> .....	19
IV.2.2.1 <i>Nitrógeno en el tejido en periodos de 12 horas durante el día</i> .....	20
IV.2.2.2 <i>Nitrógeno en el tejido en periodos de 12 horas durante la noche</i> .....	22
IV.2.3 <i>Nitrógeno en el tejido de las algas en periodos de 6 horas</i> .....	24
IV.2.4 <i>Nitrógeno en el tejido de las algas en periodos de 3 horas</i> .....	28
IV.3 CRECIMIENTO .....	32
IV.3.1 <i>Crecimiento de las algas durante una semana</i> .....	32
IV.3.2 <i>Crecimiento de las algas en periodos de 12 horas</i> .....	33
IV.3.2.1 <i>Crecimiento en periodos de 12 horas durante el día</i> .....	33
IV.3.2.2 <i>Crecimiento en periodos de 12 horas durante la noche</i> .....	34
IV.4 RELACIÓN ENTRE LA TASA DE CRECIMIENTO ESPECÍFICO Y EL INCREMENTO DE NITRÓGENO EN EL TEJIDO DE LAS ALGAS .....	35
<b>V. DISCUSIÓN.....</b>	<b>37</b>
<b>VI. CONCLUSIONES.....</b>	<b>42</b>

**CONTENIDO (CONTINUACIÓN)**

	<b>Página</b>
<b>VII. PROYECCIONES A FUTURO</b> .....	<b>43</b>
<b>VIII. APÉNDICE 1</b> .....	<b>44</b>
<b>REFERENCIAS</b> .....	<b>55</b>

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura</b>	<b>Página</b>
Figura 1. Área de estudio. Playa San Miguel, Bahía de Todos Santos, Ensenada, B.C. Los puntos grises indican el nombre y las posiciones de los medidores de temperatura que se instalaron fuera de la costa, donde SM10 corresponde a la línea de termistores instalada directamente en las líneas de trasplante de <i>Ulva lactuca</i> . La flecha blanca indica la ubicación del sitio de muestreo. ....	9
Figura 2. Anclajes para siembra de las algas en el sitio de muestreo.....	11
Figura 3. Concentración de nitrato en función de la temperatura del agua establecido para la época y zona de estudio. ....	17
Figura 4. Porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para toda la semana. Los valores son medias $\pm$ EE. Prueba T ( $\star$ p <0.05, $\star\star$ p <0.01, $\star\star\star$ p <0.001). ....	18
Figura 5. Porcentaje de C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para toda la semana. Los valores son medias $\pm$ EE. Prueba T ( $\star$ p <0.05, $\star\star$ p <0.01, $\star\star\star$ p <0.001). ....	19
Figura 6. Porcentaje de carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para toda la semana. Los valores son medias $\pm$ EE. Prueba T ( $\star$ p <0.05, $\star\star$ p <0.01, $\star\star\star$ p <0.001). ....	19
Figura 7. Relación entre el incremento de nitrógeno en el tejido y el porcentaje de temperatura menor a 16 °C en periodos de 12 horas. n=42.....	20
Figura 8. (a) Porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante el día. Comparaciones a posteriori para cada fecha con prueba de Tukey después de una ANOVA significativa ( $\star$ p <0.05, $\star\star$ p <0.01, $\star\star\star$ p <0.001). Los valores son medias $\pm$ EE. (b) Curva de marea (cm). (c) Serie de temperatura para la superficie, 5m y fondo. Las franjas sombreadas corresponden al período en el que estuvieron las algas en el mar. La línea punteada horizontal demarca el umbral de 16 °C.....	21
Figura 9. Razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante el día. Los valores son medias $\pm$ EE. Prueba T ( $\star$ p <0.05, $\star\star$ p <0.01, $\star\star\star$ p <0.001). ....	21
Figura 10. Porcentaje de carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante el día. Los valores son medias $\pm$ EE. Prueba T ( $\star$ p <0.05, $\star\star$ p <0.01, $\star\star\star$ p <0.001). ....	22
Figura 11. (a) Porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante la noche. Comparaciones a posteriori para cada día usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa ( $\star$ p <0.05, $\star\star$ p <0.01, $\star\star\star$ p <0.001). Los valores son medias $\pm$ EE. (b) Curva de marea (cm). (c) Serie de temperatura para la superficie, 5m y fondo. Las franjas sombreadas corresponden al período en el que estuvieron las algas en el mar. La línea punteada horizontal demarca el umbral de 16 °C.....	23

## LISTA DE FIGURAS (CONTINUACIÓN)

<b>Figura</b>	<b>Página</b>
Figura 12. Razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante la noche. Los valores son medias $\pm$ EE. Prueba T ( $\star$ $p < 0.05$ , $\star\star$ $p < 0.01$ , $\star\star\star$ $p < 0.001$ ).....	23
Figura 13. Porcentaje de carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante la noche. Los valores son medias $\pm$ EE. Prueba T ( $\star$ $p < 0.05$ , $\star\star$ $p < 0.01$ , $\star\star\star$ $p < 0.001$ ).....	24
Figura 14. Relación entre el incremento de nitrógeno en el tejido y el porcentaje de temperatura menor a 16 °C en periodos de 12 horas. n=35.....	24
Figura 15. (a) Porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 6 horas de los días 11 y 12 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa ( $\star$ $p < 0.05$ , $\star\star$ $p < 0.01$ , $\star\star\star$ $p < 0.001$ ). Los valores son medias $\pm$ EE. (b) Serie de temperatura para la superficie, 5m y fondo. Las franjas sombreadas corresponden al período en el que estuvieron las algas en el mar. La línea punteada horizontal demarca el umbral de 16 °C. ....	25
Figura 16. (a) Porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 6 horas de los días 14 y 15 y 16 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa ( $\star$ $p < 0.05$ , $\star\star$ $p < 0.01$ , $\star\star\star$ $p < 0.001$ ). Los valores son medias $\pm$ EE. (b) Serie de temperatura para la superficie, 5m y fondo. Las franjas sombreadas corresponden al período en el que estuvieron las algas en el mar. La línea punteada horizontal demarca el umbral de 16 °C. ....	26
Figura 17. Razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 6 horas de los días 11 y 12 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa ( $\star$ $p < 0.05$ , $\star\star$ $p < 0.01$ , $\star\star\star$ $p < 0.001$ ).....	26
Figura 18. Razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 6 horas de los días 14-16 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa ( $\star$ $p < 0.05$ , $\star\star$ $p < 0.01$ , $\star\star\star$ $p < 0.001$ ).....	27
Figura 19. Porcentaje Carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 6 horas de los días 11 y 12 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa ( $\star$ $p < 0.05$ , $\star\star$ $p < 0.01$ , $\star\star\star$ $p < 0.001$ ). ...	27
Figura 20. Porcentaje Carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 6 horas de los días 14-16 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa ( $\star$ $p < 0.05$ , $\star\star$ $p < 0.01$ , $\star\star\star$ $p < 0.001$ ). ...	28
Figura 21. (a) Porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 3 horas de los días 9 y 10 de agosto. Se hicieron comparaciones a posteriori para cada día y periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa ( $\star$ $p < 0.05$ , $\star\star$ $p < 0.01$ , $\star\star\star$ $p < 0.001$ ). Los valores son medias $\pm$ EE. (b) Serie de temperatura para la superficie, 5m y fondo. Las franjas sombreadas corresponden al período en el que estuvieron las algas en el mar. La línea punteada horizontal demarca el umbral de 16 °C.....	29

## LISTA DE FIGURAS (CONTINUACIÓN)

<b>Figura</b>	<b>Página</b>
<p>Figura 22. (a) Porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 3 horas del 13 de agosto. Se hicieron comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa (* p &lt;0.05, ** p &lt;0.01, *** p &lt;0.001), n= Los valores son medias ± EE. (b) Serie de temperatura para la superficie, 5m y fondo. Las franjas sombreadas corresponden al período en el que estuvieron las algas en el mar. La línea punteada horizontal demarca el umbral de 16 °C. ....</p>	30
<p>Figura 23. Razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 3 horas de los días 9 y 10 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa (★p &lt;0.05, ★★p &lt;0.01, ★★★p &lt;0.001).....</p>	30
<p>Figura 24. Razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 3 horas del 13 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa (★p &lt;0.05, ★★p &lt;0.01, ★★★p &lt;0.001). ....</p>	31
<p>Figura 25. Porcentaje Carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 3 horas de los días 9 y 10 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa (★p &lt;0.05, ★★p &lt;0.01, ★★★p &lt;0.001). ....</p>	31
<p>Figura 26. Porcentaje Carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 3 horas del 13 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa (★p &lt;0.05, ★★p &lt;0.01, ★★★p &lt;0.001).....</p>	32
<p>Figura 27. Tasa de crecimiento específico de las algas en la superficie, 5m y fondo para toda la semana. Comparaciones a posteriori con prueba de Tukey después de una ANOVA significativa. ★: fondo≠superficie; ◇: fondo≠5m; ×: 5m≠superficie (★ p &lt;0.05, ★★ p &lt;0.01, ★★★ p &lt;0.001). Los valores son medias ± EE. n=11.....</p>	33
<p>Figura 28. Tasa de crecimiento específico (TCE) de las algas en la superficie, 5m y fondo para periodos de 12 horas durante el día. Comparaciones a posteriori para cada fecha con prueba de Tukey después de una ANOVA significativa. ★:fondo≠superficie; ◇: fondo≠5m; ×: 5m≠superficie (★p &lt;0.05, ★★p &lt;0.01, ★★★ p &lt;0.001). Los valores son medias ± EE.....</p>	34
<p>Figura 29. Tasa de crecimiento específico de las algas en la superficie, 5m y fondo para periodos de 12 horas durante la noche. No se midió TCE para el 10 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada fecha usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa. ★: fondo≠superficie; ◇: fondo≠5m; ×: 5m≠superficie (★p &lt;0.05, ★★p &lt;0.01, ★★★ p &lt;0.001). Los valores son medias ± EE.....</p>	35
<p>Figura 30. Relación entre la tasa de crecimiento específico (TCE) y el incremento de nitrógeno en el tejido de las algas en periodos de 12 horas. n=42.....</p>	36

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla</b>	<b>Página</b>
Tabla I. Diseño experimental. ....	44
Tabla II. Prueba t-student para comparar el porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco en un periodo de una semana. ....	44
Tabla III. Prueba t-student para comparar la razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco en un periodo de una semana. ....	44
Tabla IV. Prueba t-student para comparar el porcentaje de carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco en un periodo de una semana. ....	44
Tabla V. Análisis de varianza de una vía del 9-16 de agosto del porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante el día... 45	45
Tabla VI. Análisis de varianza de una vía del 9-16 de agosto del porcentaje de la razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante el día... 45	45
Tabla VII. Análisis de varianza de una vía del 9-16 de agosto del porcentaje de carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante el día... 46	46
Tabla VIII. Análisis de varianza de una vía del 9-15 de agosto del porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante la noche. ....	46
Tabla IX. Análisis de varianza de una vía del 9-16 de agosto del porcentaje para la razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante la noche. ....	47
Tabla X. Análisis de varianza de una vía del 9-16 de agosto del porcentaje de carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante la noche. ....	47
Tabla XI. Análisis de varianza de una vía del 11-12 y 14-16 de agosto del porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 6 horas. ....	48
Tabla XII. Análisis de varianza de una vía del 11-12 y 14-16 de agosto de la razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 6 horas. ....	48
Tabla XIII. Análisis de varianza de una vía del 11- 12 y 14-16 de agosto del porcentaje de carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 6 horas. ....	49
Tabla XIV. Análisis de varianza de una vía del 9, 10 y 13 de agosto del porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 3 horas. ....	50
Tabla XV. Análisis de varianza de una vía del 9, 10 y 13 de agosto de la razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 3 horas. ....	51

**LISTA DE TABLAS (CONTINUACIÓN)**

<b>Tabla</b>	<b>Página</b>
Tabla XVI. Análisis de varianza de una vía del 9, 10 y 13 de agosto del porcentaje de carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 3 horas. ....	52
Tabla XVII. Análisis de varianza de una vía para comparar la tasa de crecimiento específico (TCE) de las algas en la superficie, 5m y fondo durante una semana. ....	52
Tabla XVIII. Análisis de varianza de una vía para comparar la tasa de crecimiento específico (TCE) de las algas en periodos de 12 horas entre el día y la noche. ....	52
Tabla XIX. Análisis de varianza de una vía para comparar la tasa de crecimiento específico (TCE) de las algas en la superficie, 5m y fondo para periodos de 12 horas ....	53
Tabla XX. Análisis de varianza de una vía del 9-16 de agosto para comparar la tasa de crecimiento específico (TCE) de las algas en la superficie, 5m y fondo en periodos de 12 horas durante el día. ....	53
Tabla XXI. Análisis de varianza de una vía del 9, 11-15 de agosto para comparar la tasa de crecimiento específico (TCE) de las algas en la superficie, 5m y fondo en periodos de 12 horas durante la noche. ....	53
Tabla XXII. Tasa de crecimiento específico (TCE) para especies pertenecientes al género <i>Ulva</i> . ....	54

## I INTRODUCCIÓN

Se ha demostrado ampliamente que el nitrógeno es un elemento limitante para la productividad primaria en ecosistemas marinos, por ejemplo para los bosques de macroalgas costeras de aguas templadas (Hanisak, 1979; Gerard, 1982; Lapointe *et al.*, 1984; Lapointe *et al.*, 1992; Pedersen y Borum, 1996; Valiela *et al.*, 1997), ya que es esencial para la síntesis de proteínas y el crecimiento (Lapointe, 1987; Smith *et al.*, 1997). La incorporación de nitrógeno en las macroalgas depende de la concentración de nitrógeno tanto en el medio (Sfriso, 1995; Harrison y Hurd, 2001) como a nivel intracelular (Gerard, 1982; Pedersen y Borum, 1996); así como de factores físicos como luz, temperatura, movimiento del agua y desecación (Haines y Wheeler, 1978; Duke *et al.*, 1989; Hurd y Dring, 1991; Loban y Harrison, 1994). La tasa de incorporación de nutrientes varía según la especie de macroalga y está influenciada además por factores biológicos tales como la respuesta metabólica, la morfología, el tipo de tejido, la edad de la planta y su pasado histórico nutricional (Harlin y Craigie, 1978; Rosenberg y Ramus, 1984; Pedersen, 1994; Neori *et al.*, 2004). El proceso de toma y asimilación de nitrógeno en macroalgas implica el transporte desde la columna de agua a través de la membrana celular y la asimilación en compuestos orgánicos, seguido de su incorporación a proteínas y macromoléculas para el crecimiento (McGlathery *et al.*, 1996). Se pueden medir tanto formas orgánicas como inorgánicas de nitrógeno, fijos en proteínas y libres en espacios intracelulares, en un análisis por combustión completo de nitrógeno total en el tejido.

La capacidad de aprovechar rápidamente pulsos de nitrógeno ( $>1 \mu\text{M}$ ) en épocas de carencia es uno de los mecanismos que puede aumentar el potencial de crecimiento y sobrevivencia en las macroalgas. Por ejemplo, existen especies de macroalgas que cuentan con tejidos poco especializados pero que están exitosamente adaptadas para

aprovechar nutrientes del medio ambiente en forma oportunista. Un ejemplo de ello son las clorófitas colonizadoras. Algunas de ellas son consideradas oportunistas debido a la morfología de su talo plano y delgado y a que presentan rápidas tasas de crecimiento, alta relación superficie:volumen y alta capacidad de absorber y metabolizar rápidamente (en minutos) fuentes de nitrógeno inorgánico (principalmente  $\text{NH}_4^+$  y  $\text{NO}_3^-$ ) del medio (Littler y Littler, 1980; Rosenberg y Ramus 1984; Cohen y Neori 1991). Datos de experimentos de cinética en cultivo sugieren que las algas oportunistas pueden responder a la disponibilidad de nitrógeno a tasas de incorporación más altas (*Ulva lactuca*,  $240 \mu\text{mol N g}^{-1}$  peso húmedo  $\text{h}^{-1}$ ) que otras algas más especializadas (*Fucus vesiculosus*,  $41 \mu\text{mol N g}^{-1}$  peso húmedo  $\text{h}^{-1}$ ) (Pedersen y Borum, 1997).

Las fuentes de nitrógeno disponible para el consumo por parte de macroalgas en la zona costera son principalmente nitrato, nitrito y amonio; aunque también existen urea y aminoácidos libres cuya fuente es de origen antropogénico (contaminación por químicos, aguas negras, etc.) y terrestre (aporte de los ríos) (Eppley *et al.*, 1979). En las aguas de la parte Sur de la Corriente de California (zonas del Sur de California, y Baja California), el tipo de nitrógeno más abundante en la columna de agua es el nitrato y se encuentra inversamente relacionado con temperatura debido a condiciones físicas y biológicas (Strickland *et al.*, 1970; Zentara y Kamykowski, 1977; Jackson, 1977; Eppley *et al.*, 1979; Zimmerman y Kremer, 1984; Zimmerman y Robertson, 1985; Ladah, 2003). El nitrato presenta un patrón estacional en la zona eufótica típicamente disponible en primavera/verano debido a las surgencias de aguas sub-superficiales donde es remineralizado (por eso su relación inversa con temperatura) y presente en menor concentración en otoño/invierno por la asimilación por parte de productores primarios y falta de regeneración, estratificación de la columna de agua, y/o depresión de la termoclina/nutriclina (Hayward *et al.*, 1999; Peterson *et al.*, 2006; Goericke *et al.*, 2007).

Dentro de los mecanismos que transportan nitrógeno natural a la costa están los eventos de surgencia (Tont, 1976; Huyer, 1983), los cuales varían en una escala del orden de días a semanas. En la surgencia, por acción de fuertes vientos provenientes del noroeste se induce el desplazamiento de aguas superficiales a lo largo de la costa y por transporte de Ekman se desplaza agua hacia afuera de la costa; como resultado surgen aguas profundas frías y ricas en nutrientes cerca de la costa (Bakun, 1990; Mann y Lazier, 1996; Bakun y Weeks, 2004; Pickett *et al.*, 2006). En zonas de surgencia, las concentraciones superficiales de nitrato varían entre 15 y 35  $\mu\text{M}$  (Bruland *et al.*, 2001). Se ha documentado que las surgencias representan aproximadamente el 70% del transporte anual de nitrógeno inorgánico a los mantos de macroalgas en el canal de Santa Bárbara (McPhee-Shaw *et al.*, 2007).

Sin embargo, existen otros mecanismos que ocurren en una frecuencia más alta (minutos a horas) como es el caso de ondas internas, las cuales han sido poco estudiadas debido a la dificultad que presentan para medirlas en campo. Las ondas internas pueden llevar nutrientes a la zona costera, lo cual puede tener implicaciones importantes para los mantos de macroalgas (McPhee-Shaw *et al.*, 2007). Este estudio se enfoca en estas implicaciones.

La generación y propagación de ondas internas depende principalmente del forzamiento (generalmente viento o mareas), de la topografía de la plataforma costera, de la pendiente continental y de la estratificación de la columna de agua (González, 2000; Plata y Filonov, 2007). La desintegración no lineal de las ondas internas y la desestabilización de su forma sinusoidal a medida que se propagan hacia la costa, dan lugar a la formación de solitones. Un solitón es una onda solitaria con comportamiento no lineal que al interactuar con otras ondas u otra interrupción conserva su forma y su velocidad, debido a que las propiedades dispersivas y

propagativas están equilibradas (Grimshaw, 2001). Como resultado de esto, la energía se dispersa sobre la plataforma provocando la formación de ondas internas con longitudes de onda cada vez más cortas generando finalmente mezcla en la columna de agua (Sandstrom y Elliott, 1984; Gan e Ingram, 1992; Filonov, 2000). La mezcla turbulenta asociada a la disipación de energía de las ondas internas contribuye al transporte vertical de nutrientes en la zona costera (MacIntyre y Jellison, 2001; Gaxiola-Castro *et al.*, 2002; Leichter *et al.*, 2003).

Se ha demostrado que las ondas internas causan cambios rápidos de temperatura asociados a los desplazamientos verticales y horizontales de masas de agua (Holloway, 1991; Leichter *et al.*, 2003; Sandstrom y Elliott, 1984; Pineda 1991; Witman *et al.*, 1993). En la plataforma continental de México, las ondas internas se propagan desde el talud hacia la costa en forma de solitones en cuyo frente el cambio de la temperatura puede ser hasta de 8-10 °C en tan sólo una hora (González, 2000). Estas ondas que causan cambios fuertes de temperatura pueden estar asociadas a pulsos de nutrientes cuando la onda se encuentra en la fase fría, ya que temperatura y nutrientes están inversamente relacionados en Baja California (Ladah, 2003). Afloramientos de agua fría, rica en nutrientes, ocasionados por las ondas internas, han sido descritos tanto para aguas tropicales (Wolanski y Pickard, 1983; Holloway, 1991; Leichter *et al.*, 2003); como templadas (Sandstrom y Elliott, 1984; Witman *et al.*, 1993; Pineda, 1991).

En zonas que carecen de surgencias, o durante épocas del año cuando no hay surgencias continuas (otoño), las ondas internas pueden jugar un papel importante. Las ondas internas generan eventos de mezcla intensos y episódicos que bombean nutrientes desde las capas subsuperficiales hacia la superficie (Jeans, 1995). Zimmerman y Kremer (1984) sugieren que en California las ondas internas pueden ser importantes para sostener el crecimiento de macroalgas en verano y durante El

Niño. Adicionalmente, McPhee-Shaw *et al.*, (2007) concluyeron que las ondas internas proporcionan aproximadamente el 15% del transporte anual de nitrógeno inorgánico disuelto ( $0.3\mu\text{mol L}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) a los bosques de macroalgas en el canal de Santa Bárbara. Sin embargo existe poca información observacional directa acerca de cómo las macroalgas responden a las ondas internas.

## II PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Estudios en laboratorio sobre las relaciones entre la incorporación de nitrógeno, niveles internos de nitrógeno y crecimiento, para especies de macroalgas oportunistas sugieren que podrían responder a pulsos muy cortos de nitrógeno en el campo. Sin embargo, hay pocos estudios que exploren la respuesta de macroalgas a ondas internas de alta frecuencia que provocan pulsos cortos (minutos a horas) de nitrógeno en el campo. (Leichter *et al*, 2003).

Una macroalga oportunista y abundante en la costa de Baja California es *Ulva lactuca* (Linnaeus), también conocida como lechuga de mar. Es una especie cosmopolita perteneciente al orden de las Ulvales. Su temperatura óptima está entre 16 y 19 °C con un rango de tolerancia de 6 a 25 °C (Steffensen, 1976). Su morfología es filamentosa o foliar, con coloración verde y pigmentos Clorofila a y b, luteína y beta-caroteno. Se adhiere al sustrato mediante un disco con rizoides y su talo es laminar distromático, lo cual hace que pueda incorporar nutrientes de manera eficiente pues todas las células están en contacto directo con el medio (Raven *et al.*, 1991).

Son escasos los estudios que han investigado el consumo de nitrógeno en el medio natural, específicamente para *U. lactuca*. Sin embargo, se han realizado algunos estudios para varias especies pertenecientes a este género en condiciones de cultivo y aunque no existe un patrón estacional claro, se ha observado que las tasas de incorporación de nitrato son altas (entre 20 y 90  $\mu\text{mol NO}_3^- \text{h}^{-1} \text{g peso seco}^{-1}$ ) y pueden variar ampliamente para las diferentes especies en función de los factores mencionados anteriormente. (Pedersen, 1994; Pedersen y Borum 1996; Rosenberg y Ramus 1984; Lavery y McComb, 1991).

Todos los estudios a la fecha sugieren que las algas oportunistas pertenecientes al género *Ulva* pueden aprovechar nutrientes del ambiente en forma rápida y eficiente. Eso hace a las especies de este género candidatas idóneas para determinar si los nutrientes pulsados por ondas internas pueden ser aprovechados por estas macroalgas en la zona costera.

### ***II.1 Pregunta de investigación***

¿Puede *U. lactuca* incorporar nitrógeno de pulsos asociados a ondas internas de marea durante épocas de fuerte estratificación de la columna de agua?

### ***II.2 Objetivos***

Evaluar si una macroalga oportunista (*U. lactuca*) puede incorporar nitrógeno de pulsos asociados a ondas internas de marea en épocas de fuerte estratificación de la columna de agua.

### ***II.3 Hipótesis***

*U. lactuca* aumenta su concentración de nitrógeno total en el tejido en periodos cortos de tiempo (horas) cuando hay aporte de nutrientes asociados a ondas internas de marea.

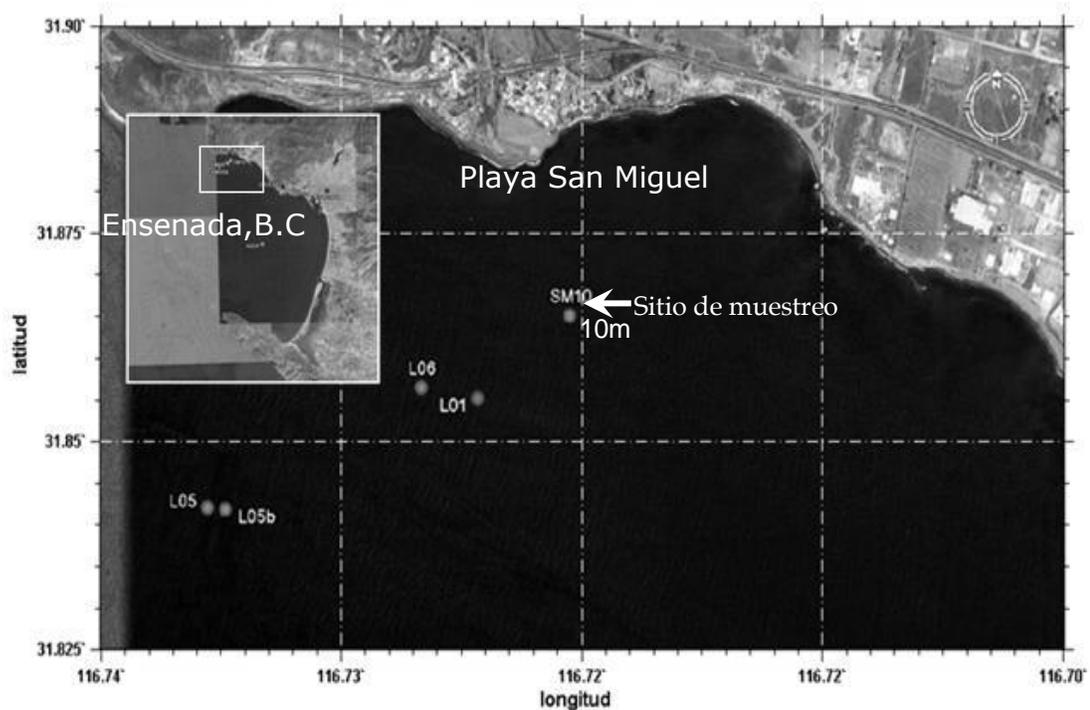
### ***II.3.1 Hipótesis particulares***

1. Existen diferencias en el contenido de nitrógeno en el tejido de las algas en las diferentes profundidades.
2. Existen diferencias en el contenido de nitrógeno en el tejido de las algas en el día y en la noche.
3. Existen diferencias en el contenido de nitrógeno en el tejido de las algas en las diferentes profundidades para cada fecha.
4. A temperatura más fría las algas presentan incremento de nitrógeno en el tejido en los diferentes periodos de exposición.

### III MATERIALES Y MÉTODOS

#### III.1 Área de Estudio

Los experimentos en campo se llevaron a cabo entre el 9 y el 16 de Agosto de 2007 en un sitio de muestreo ubicado a 560 metros de la costa ( $31^{\circ}53'N$ ,  $116^{\circ}43'W$ ) en playa San Miguel situada en la Bahía de Todos Santos en la costa norte de Baja California, 20 km al norte de Ensenada, B. C. México (Figura 1). Playa San Miguel es una playa expuesta al oleaje, compuesta principalmente por rocas volcánicas basálticas.



**Figura 1.** Área de estudio. Playa San Miguel, Bahía de Todos Santos, Ensenada, B.C. Los puntos grises indican el nombre y las posiciones de los medidores de temperatura que se instalaron fuera de la costa, donde SM10 corresponde a la línea de sensores de temperatura instalada directamente en los anclajes de *U. lactuca*. La flecha blanca indica la ubicación del sitio de muestreo.

Se escogió este periodo para hacer el estudio porque la columna de agua estaba estratificada (una condición requerida para la presencia de ondas internas). Durante este periodo, se llevó a cabo el experimento multidisciplinario FLOO 2007 (Fluxes Linking the Offshore with the Onshore) durante el cual se instalaron varios instrumentos en la zona de estudio, entre ellos un instrumento para determinar la temperatura, conductividad y presión de la columna de agua CTD (Conductivity, Temperature, Depth), un perfilador de corriente acústico ADCP (Acoustic Doppler Current Profiler) y sensores de temperatura a lo largo de la bahía.

### ***III.2 Diseño experimental***

Para conocer la respuesta de la macroalga *U. lactuca* a pulsos de nutrientes nitrogenados asociados a ondas internas de marea durante un periodo de 8 días en época de verano, se diseñó un muestreo con cuatro tratamientos, los cuales se diferencian entre sí por los tiempos de instalación de algas en el sitio de muestreo. Los tratamientos empleados fueron: semana entera (8 días), cada día (12 horas), cada noche (12 horas), cada día por cada 6 horas durante horas con luz y cada día por cada 3 horas durante horas con luz. Cada una de estas instalaciones tuvo 3 réplicas (Apéndice 1, Tabla I).

En el sitio de muestreo se instalaron tres anclajes para sembrar las algas de los diferentes tratamientos y profundidades y mantener las réplicas independientes en la horizontal. En cada uno de los anclajes de 10 m de profundidad, se sembraron ejemplares de *U. lactuca* a tres profundidades con respecto al fondo: superficie (10 m arriba del fondo), media agua (5 m arriba del fondo) y fondo (1 m arriba del fondo) (Figura 2). Cada anclaje contó con una boya en su extremo superior y un peso muerto en el extremo inferior. Los anclajes tuvieron un sistema de fijación en

donde las muestras estaban aseguradas mediante ganchos de un color respectivo para cada tratamiento. Se diseñó cada anclaje de forma que pudiera flotar, para asegurar que las muestras de la superficie aun en la marea alta, estuvieran en la superficie del mar. Adicionalmente, se instaló una línea de sensores de temperatura (SM10) junto a los anclajes de *U. lactuca* en el sitio de muestreo (Figura 1). En esta línea se colocaron sensores de temperatura (onset™ Stowaway Tidbits  $\pm 0,2^{\circ}\text{C}$  precisión) a cada metro en una línea de 10 m de profundidad los cuales fueron programados para almacenar el registro térmico en intervalos de 5 min (Figura 2).

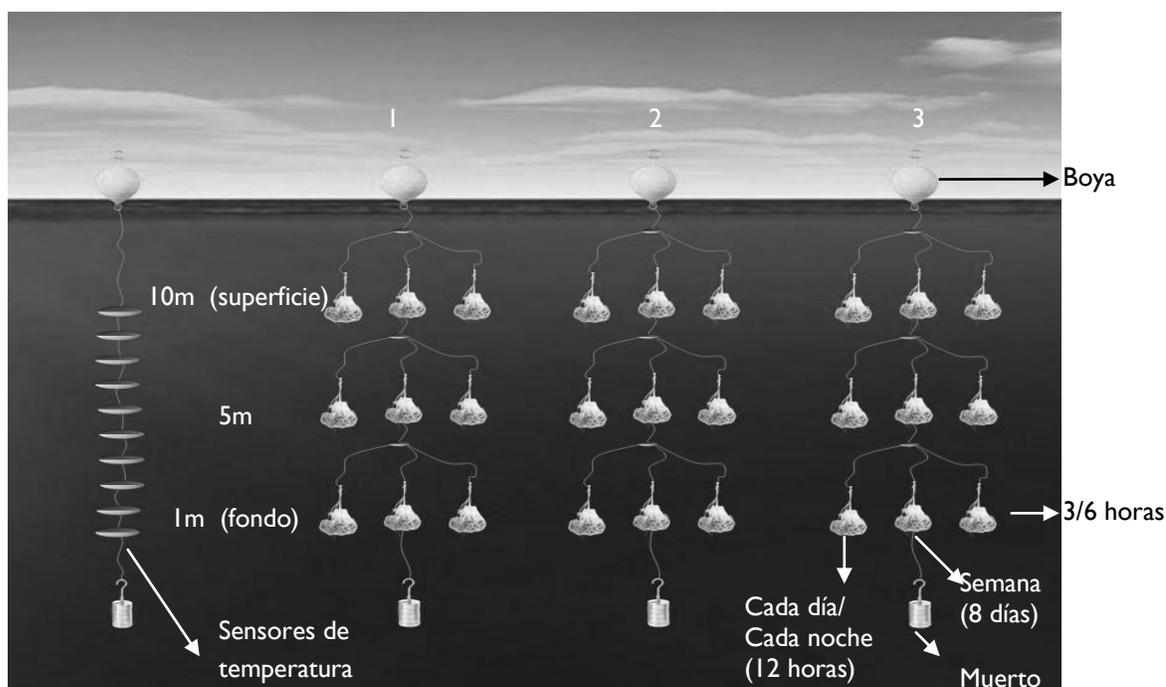


Figura 2. Anclajes para siembra de las algas en el sitio de muestreo.

### III.3 Preparación y siembra de algas en el mar

Para la siembra de las algas en el mar se elaboraron bolsas de malla de polipropileno de 15 cm de longitud, anudadas en un extremo y marcadas con un color respectivo para cada tratamiento usando cinta de colores. Dentro de cada bolsa se colocó una

etiqueta con un número de identificación único para cada muestra. Se emplearon ejemplares de *U. lactuca* provenientes de la Bahía de San Quintín, las cuales se mantuvieron durante tres semanas en tanques de cultivo exteriores de 1m<sup>3</sup> con agua de mar filtrada a 20 µm, sin recambios y sin nutrientes añadidos hasta su posterior siembra en el mar.

Diariamente se prepararon 120 bolsas con *U. lactuca*, cada una con aproximadamente 2 g del alga húmeda (peso húmedo inicial) pesada en una balanza semi-analítica Navigator OHAUS. Las bolsas para cada tratamiento se mantuvieron en una hielera con agua del cultivo y en oscuridad durante cada día hasta el momento de la siembra en el mar. Adicionalmente, se tomaron diariamente tres blancos de *U. lactuca* de esta hielera antes de cada siembra los cuales fueron usados como punto de referencia y no se sembraron en el mar. Las muestras a sembrar de cada uno de los tratamientos se empacaron en bolsas ziploc con agua de los tanques. Se empleó un kayak para hacer los recorridos por cada uno de los anclajes en las horas fijadas para cada tratamiento y profundidad con el fin de realizar los respectivos cambios de las algas en el mar.

#### ***III.4 Peso húmedo final y secado de las muestras***

Para el caso de las muestras de los tratamientos Semana Entera, Cada Día y Cada Noche, además del peso inicial, se tomó el peso del alga húmeda al momento de su cosecha (peso húmedo final). Para obtener una mayor exactitud en la toma de este peso se estandarizó un procedimiento en el cual el alga fue introducida en un recipiente para escurrir vegetales, al cual se le dieron 15 vueltas consecutivas con fuerza constante. Luego de esto, el alga se pesó en una balanza semi-analítica. Todas las muestras se colocaron en papel encerado sobre papeles de aluminio, previamente

etiquetados, con el objeto de retirar la humedad y proteger las muestras del viento y de la radiación solar. Posteriormente las muestras se guardaron en papel aluminio y se secaron en el laboratorio de macroalgas de la UABC en un horno a 60 °C hasta peso constante. Se registró el peso seco final. Finalmente, todas las muestras se maceraron en un molino para algas y se guardaron en frascos de plástico con tapa hasta su posterior análisis.

### ***III.5 Análisis CHN de las muestras secas***

El análisis de contenido de CHN (Carbono-Hidrógeno-Nitrógeno) de las muestras secas de tejido algal se realizó en el “*Core Analytical Laboratory, Marine Science Institute, UCSB*”, en un Analizador Orgánico de Elementos CHN modelo CEC 440HA. Este equipo determina el carbono orgánico, hidrógeno y nitrógeno por medio de combustión a 1000 °C por el método de Dumas en una atmósfera de helio enriquecida con oxígeno. Todo el producto de la combustión pasa a través de un tamiz molecular y una vez que éste retiene los gases no deseados, los productos de la combustión (CO<sub>2</sub>, NO<sub>x</sub> (reducido a N<sub>2</sub>) y H<sub>2</sub>O) son separados por secuenciación y trampas químicas selectivas y finalmente son cuantificados con detectores de alta precisión de conductividad térmica (Buckee, 1994). Los resultados se reportan en porcentaje de peso del elemento.

### ***III.6 Crecimiento***

Para las muestras de *semana entera, cada día y cada noche*, se calculó el porcentaje de crecimiento de las algas empleando la siguiente expresión que define el porcentaje de peso específico del alga:

$$(1) \quad TCE = \frac{\ln X_2 - \ln X_1}{t_2 - t_1} * 100$$

Donde, TCE es la tasa de crecimiento específico en unidades de incremento por unidad de tiempo;  $X_1$  y  $X_2$  son los valores de peso húmedo;  $t_1$  y  $t_2$  corresponden a los tiempos a los cuales los valores fueron determinados. Se empleó esta expresión ya que tiene en cuenta el crecimiento exponencial del alga y el tiempo en que estuvieron las algas en el mar.

### ***III.7 Análisis de los datos***

#### ***III.7.1 Relación temperatura-nitrato***

A partir de las muestras de agua de mar de diferentes profundidades (1-30m) tomadas con botellas Niskin en lances de CTD se evaluó el nitrógeno disponible en la columna de agua durante la época de estudio y se estableció una relación temperatura-nitrato. El análisis de contenido de nitrito y nitrito+nitrato de las muestras de agua se realizó por duplicado para cada profundidad en el “Core Analytical Laboratory, Marine Science Institute, UCSB”, en un analizador por inyección en flujo modelo QuikChem 8000. El análisis por inyección de flujo (FIA) es una tecnología usada para la automatización del análisis químico por vía húmeda, basada en la manipulación física y química de una zona de muestra dispersada, formada a partir de la inyección de la muestra en una corriente de fluido portador, con detección en línea, corriente abajo (Karlberg y Pacey, 1989).

El análisis de la relación temperatura-nitrato se llevó a cabo empleando dos ecuaciones usadas previamente por Zimmerman y Kremer (1984) y Hernández-

Carmona *et al.* (2001). Para cada una de las ecuaciones se realizó una regresión lineal entre la temperatura y la correspondiente concentración de nitrato, con el fin de encontrar el punto crítico a determinada temperatura por debajo de la cual hubiera nitrato disponible en el agua mayor a  $1 \mu\text{M}$ .

### *III.7.2 Pulsos fríos asociados a ondas internas*

Se usaron las series de tiempo con las mediciones de alta frecuencia (cada 5 minutos) de temperatura para cada profundidad (superficie, 5m y fondo), para identificar los periodos en los cuales se presentaron los pulsos fríos asociados a ondas internas de marea durante los diferentes periodos de tiempo en los que estuvieron las algas en el mar. Adicionalmente, se tuvieron en cuenta los pulsos de temperatura menores al punto crítico encontrado en la relación temperatura-nitrato, y se tomó este umbral como el punto por debajo del cual había nitrato disponible en el agua ( $> 1 \mu\text{M}$ ) para la época de estudio.

### *III.7.3 Nitrógeno en el tejido*

En el análisis se tuvo en cuenta, además del nitrógeno en el tejido, la razón C/N y el carbono con el fin de relacionar posibles cambios en el nitrógeno ocasionados por la variación de éstos y para verificar que incrementos de nitrógeno no tuvieran que ver con cambios significativos en el carbono. Para el periodo de toda la semana, se comparó el contenido de nitrógeno, carbono y razón C/N en el tejido de las algas de cada una de las profundidades con respecto al blanco usando la prueba t-student (antes y después de su trasplante). Se determinó la homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Cochran. Para las diferentes fechas de los periodos de 12 horas (día y noche), 6 y 3 horas, se comparó el contenido de nitrógeno, carbono y

razón C/N en el tejido de las algas de las diferentes profundidades con respecto al blanco usando análisis de varianza (ANOVA) de una vía y prueba a posteriori de Tukey. Se determinó la homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Cochran. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa Statistica v. 7.0 (Statsoft, Inc 1984-2005).

#### *III.7.4 Crecimiento*

Para evaluar si existían diferencias en el crecimiento de las algas en las diferentes profundidades se comparó la tasa de crecimiento específico de las algas en las diferentes profundidades (Superficie, 5m y Fondo) y en las diferentes fechas para cada uno de los tratamientos mediante análisis de varianza (ANOVA) de una vía y prueba a posteriori de Tukey. Se determinó homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Cochran. Se midió la tasa de crecimiento específico de las algas con el objetivo de relacionar posibles disminuciones de nitrógeno con crecimiento y evaluar si había una relación entre la tasa de crecimiento específico y el incremento en el porcentaje de nitrógeno en el tejido de *U. lactuca*. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa Statistica v. 7.0 (Statsoft, Inc 1984-2005).

## IV RESULTADOS

### IV.1 Relación Temperatura-Nitrato

Durante la época del estudio la concentración de nitrato estuvo entre 0.18 y 16.72  $\mu\text{M}$  (en profundidades de 1-30 m). Para el agua más fría, la relación entre la concentración de nitrato y la temperatura del agua fue inversa y significativa ( $R^2 = 0.94$ ,  $p < 0.001$ ) con el punto crítico cerca de los 16  $^{\circ}\text{C}$ . La concentración de nitrato en agua menor a 16  $^{\circ}\text{C}$  fue en general mayor que 1  $\mu\text{M}$  (Figura 3). La ecuación que describe esta relación es la siguiente:  $[\text{NO}_3^-]\mu\text{M} = 51.59 - (3.28 * T)$ .

En agua con temperatura por encima de 16  $^{\circ}\text{C}$  la concentración de de nitrato fue inferior a 1  $\mu\text{M}$  y la relación no fue significativa ( $p > 0.05$ ).

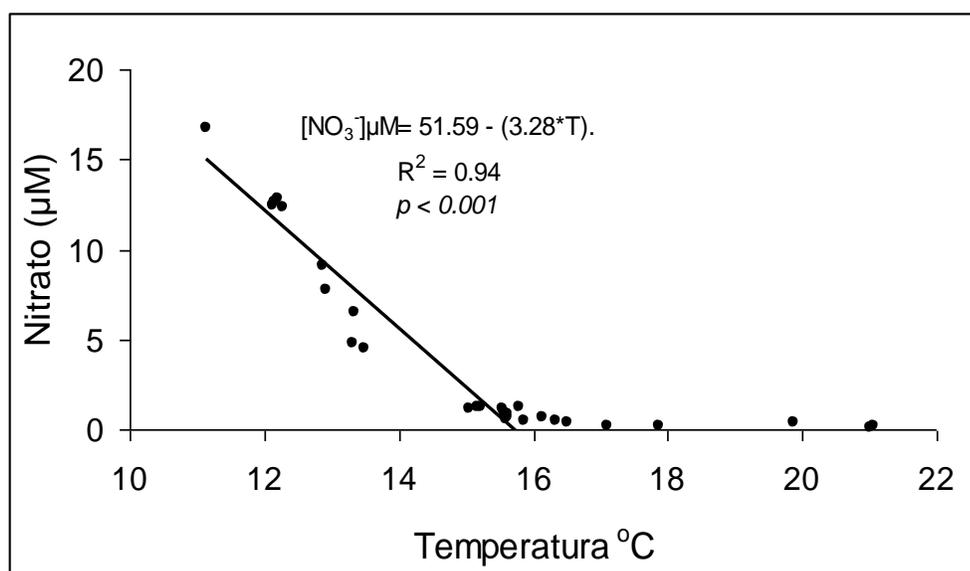


Figura 3. Concentración de nitrato en función de la temperatura del agua establecido para la época y zona de estudio.

## IV.2 Nitrógeno en el tejido

### IV.2.1 Nitrógeno en el tejido de las algas durante una semana

El porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas tuvo un aumento significativo en el fondo (1m de profundidad con respecto al fondo). A 5m y en la superficie el porcentaje disminuyó (Apéndice 1, Tabla II; Figura 4), lo cual está asociado a un aumento significativo en la razón C/N de las algas a 5m y en la superficie (Apéndice 1, Tabla III; Figura 5). El carbono se mantuvo estable (Apéndice 1, Tabla IV; Figura 6).

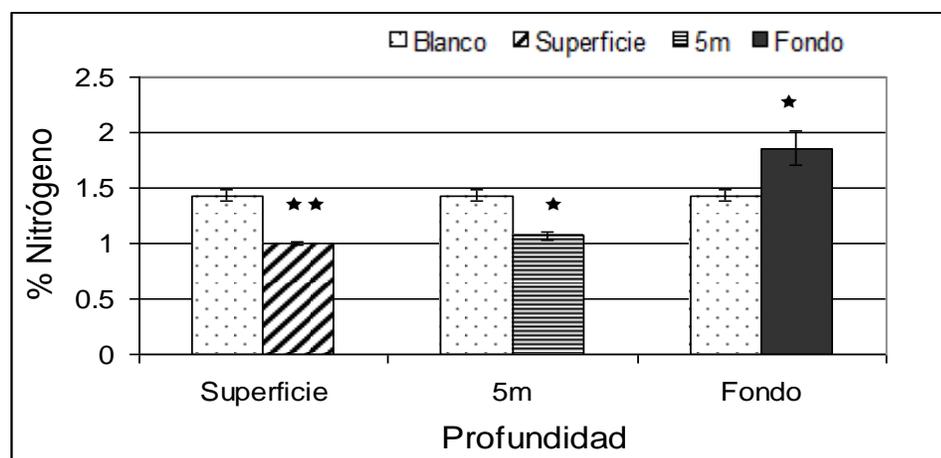


Figura 4. Porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para toda la semana. Los valores son medias  $\pm$  EE. Prueba T (\*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ ).

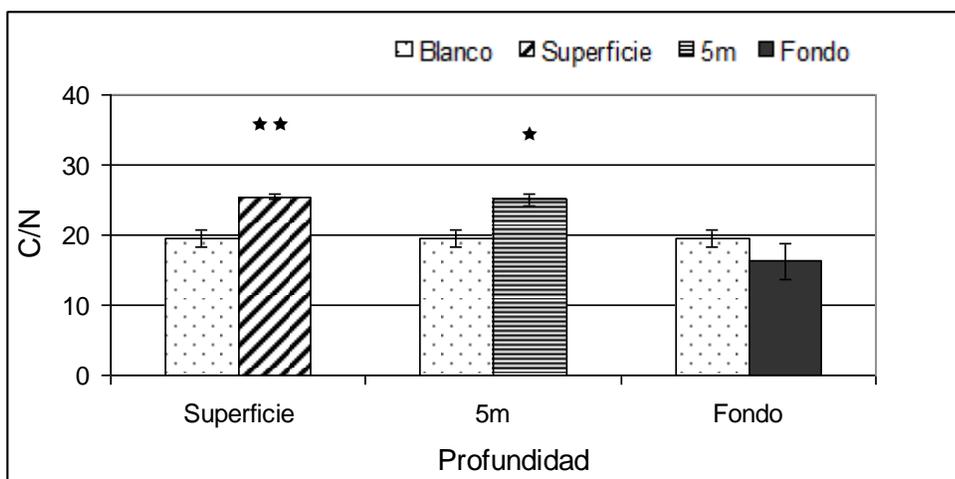


Figura 5. Porcentaje de C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para toda la semana. Los valores son medias  $\pm$  EE. Prueba T (\*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ ).

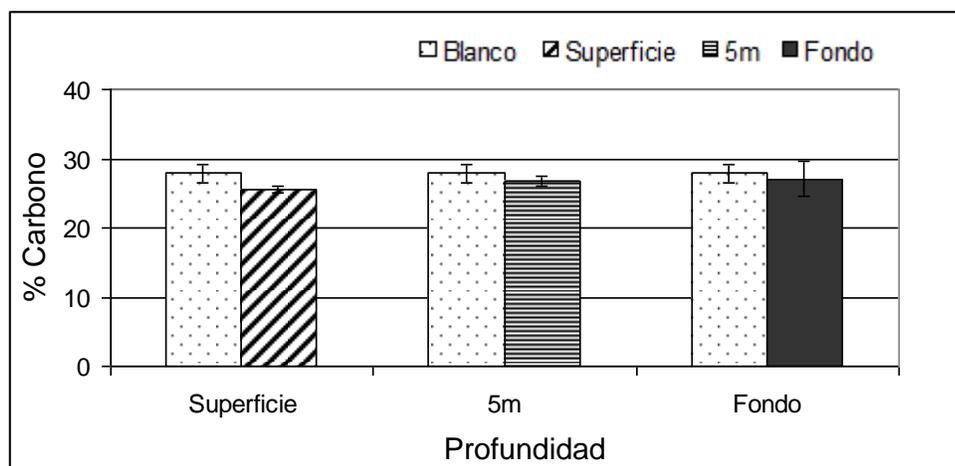
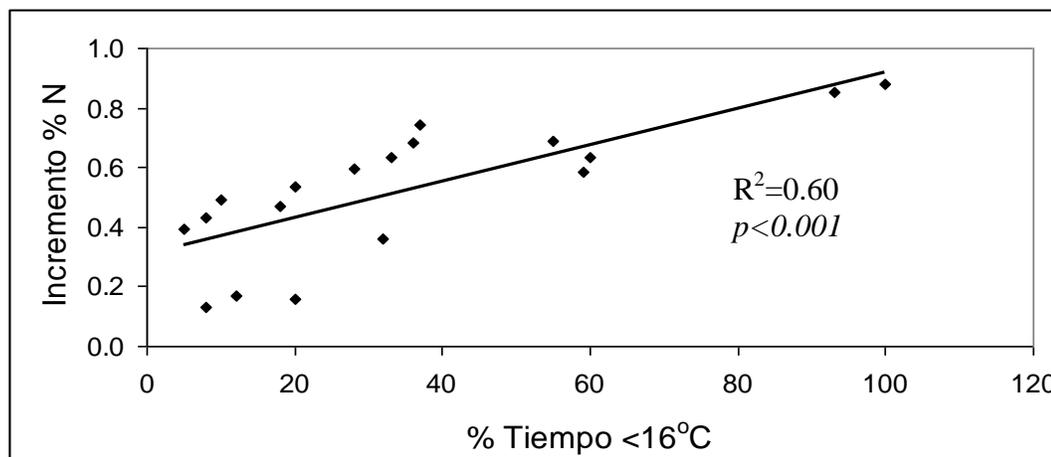


Figura 6. Porcentaje de carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para toda la semana. Los valores son medias  $\pm$  EE. Prueba T (\*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ ).

#### IV.2.2 Nitrógeno en el tejido de las algas en periodos de 12 horas

Se observa que existe una relación positiva y significativa entre el incremento de nitrógeno en el tejido de las algas y el porcentaje de tiempo durante el cual la

temperatura fue menor a 16 °C durante periodos de 12 horas en el día y la noche (Figura 7).



**Figura 7. Relación entre el incremento de nitrógeno en el tejido y el porcentaje de temperatura menor a 16 °C en periodos de 12 horas. n=18.**

#### *IV.2.2.1 Nitrógeno en el tejido en periodos de 12 horas durante el día*

Para los periodos de 12 horas durante el día, hubo un aumento significativo en el nitrógeno del tejido de las algas en el fondo en comparación con el blanco para los días 11, 12, 14, 15 y 16 de agosto y a 5m para el día 12 de agosto (Apéndice 1, Tabla V; Figura 8a). Estas diferencias están asociadas a pulsos en los cuales la temperatura del agua estuvo por debajo de 16 °C (Figura 8b) y también a aumentos significativos de la razón C/N de las algas en el fondo para los días 11, 12, 14, 15 y 16 de agosto y a 5m para el día 12 de agosto (Apéndice 1, Tabla VI; Figura 9). Hubo un aumento significativo en el carbono de las algas del fondo para los días 11 y 14 de agosto (Apéndice 1, Tabla VII; Figura 10).

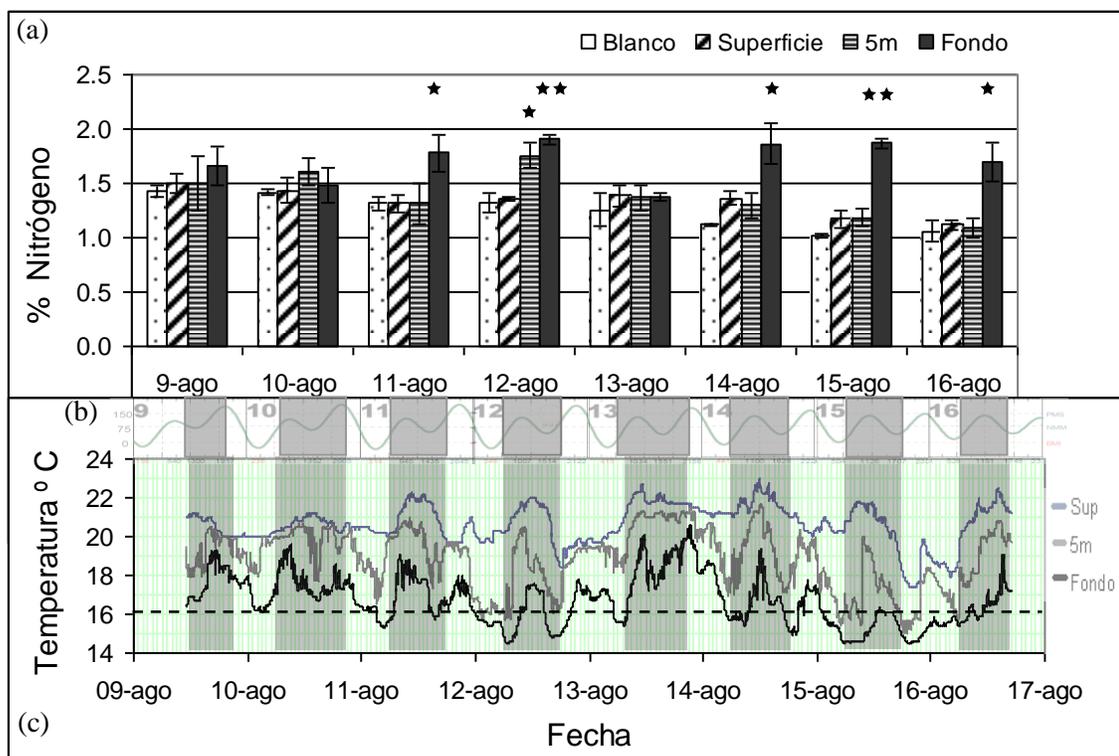


Figura 8. (a) Porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante el día. Comparaciones a posteriori para cada fecha con prueba de Tukey después de una ANOVA significativa ( $\star p < 0.05$ ,  $\star\star p < 0.01$ ,  $\star\star\star p < 0.001$ ). Los valores son medias  $\pm$  EE. (b) Curva de marea (cm). (c) Serie de temperatura para la superficie, 5m y fondo. Las franjas sombreadas corresponden al período en el que estuvieron las algas en el mar. La línea punteada horizontal demarca el umbral de 16 °C.

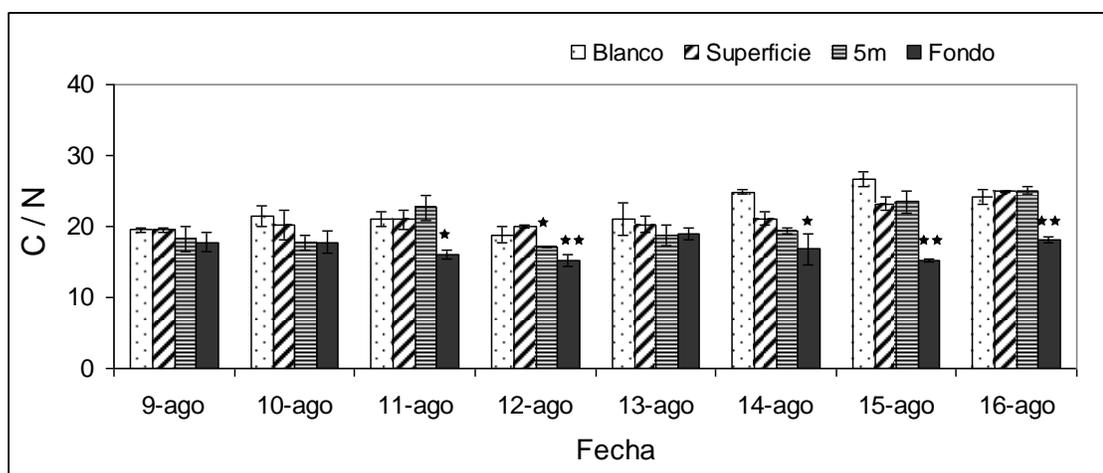


Figura 9. Razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante el día. Los valores son medias  $\pm$  EE. Prueba T ( $\star p < 0.05$ ,  $\star\star p < 0.01$ ,  $\star\star\star p < 0.001$ ).

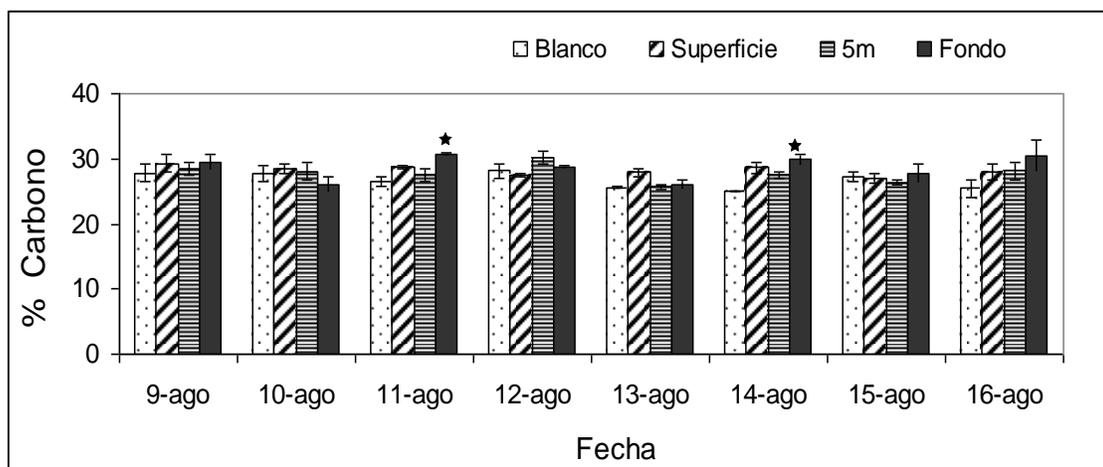


Figura 10. Porcentaje de carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante el día. Los valores son medias  $\pm$  EE. Prueba T (★  $p < 0.05$ , ★★  $p < 0.01$ , ★★★  $p < 0.001$ ).

#### IV.2.2.2 Nitrógeno en el tejido en periodos de 12 horas durante la noche

Para los periodos de 12 horas durante la noche, se observó un aumento significativo en el contenido de nitrógeno en el tejido de las algas en el fondo en comparación con los blancos para las noches del 9 al 15 de agosto y a 5m para las noches del 14 y 15 de agosto (Apéndice 1, Tabla VIII; Figura 11a). Estas diferencias están asociadas a pulsos en los cuales la temperatura del agua estuvo por debajo de 16 °C (Figura 11b) y también a una disminución significativa de la razón C/N de las algas en el fondo para las noches del 9 al 12 y del 14 al 15 de agosto y a 5m para las noches del 14 y 15 de agosto (Apéndice 1, Tabla IX; Figura 12). El Carbono no presentó diferencias significativas (Apéndice 1, Tabla X; Figura 13).

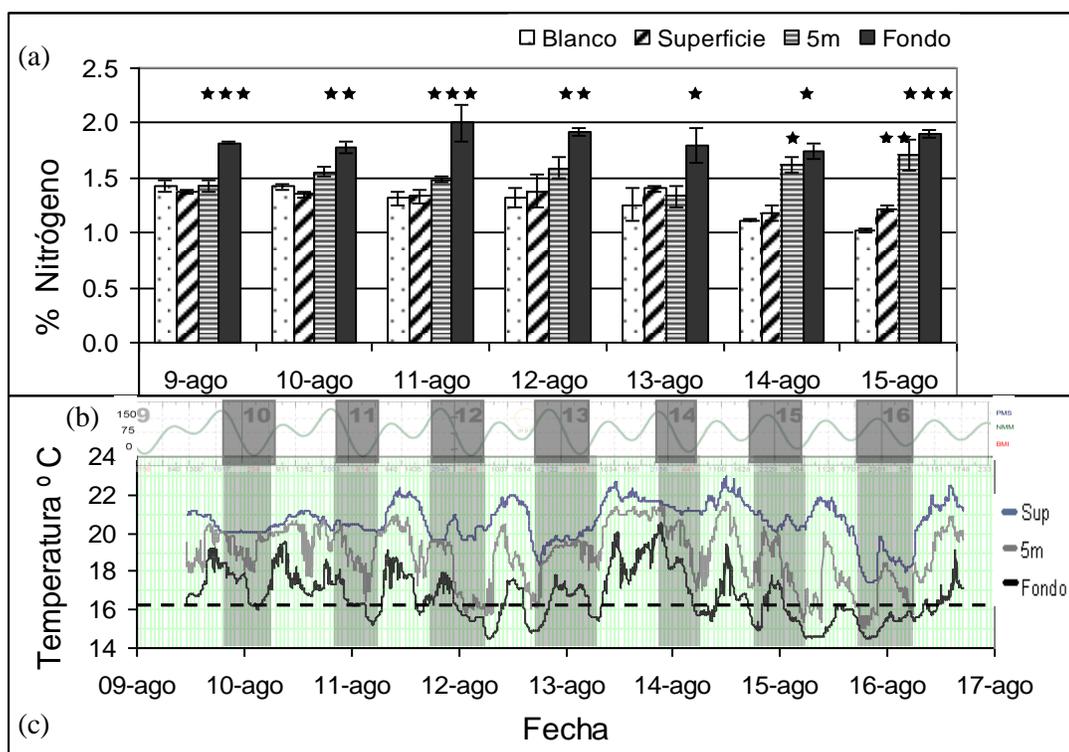


Figura 11. (a) Porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante la noche. Comparaciones a posteriori para cada día usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa (★  $p < 0.05$ , ★★  $p < 0.01$ , ★★★  $p < 0.001$ ). Los valores son medias  $\pm$  EE. (b) Curva de marea (cm). (c) Serie de temperatura para la superficie, 5m y fondo. Las franjas sombreadas corresponden al período en el que estuvieron las algas en el mar. La línea punteada horizontal demarca el umbral de 16 °C.

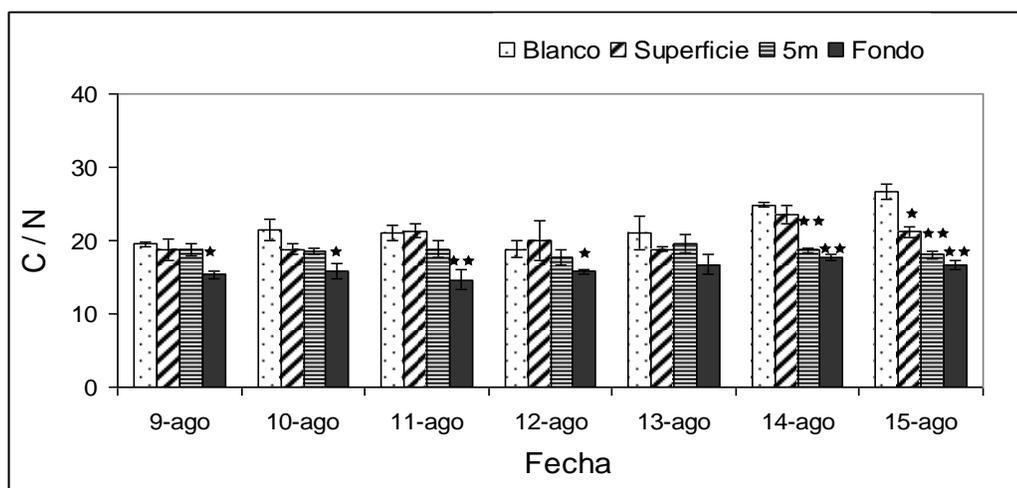


Figura 12. Razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante la noche. Los valores son medias  $\pm$  EE. Prueba T (★  $p < 0.05$ , ★★  $p < 0.01$ , ★★★  $p < 0.001$ ).

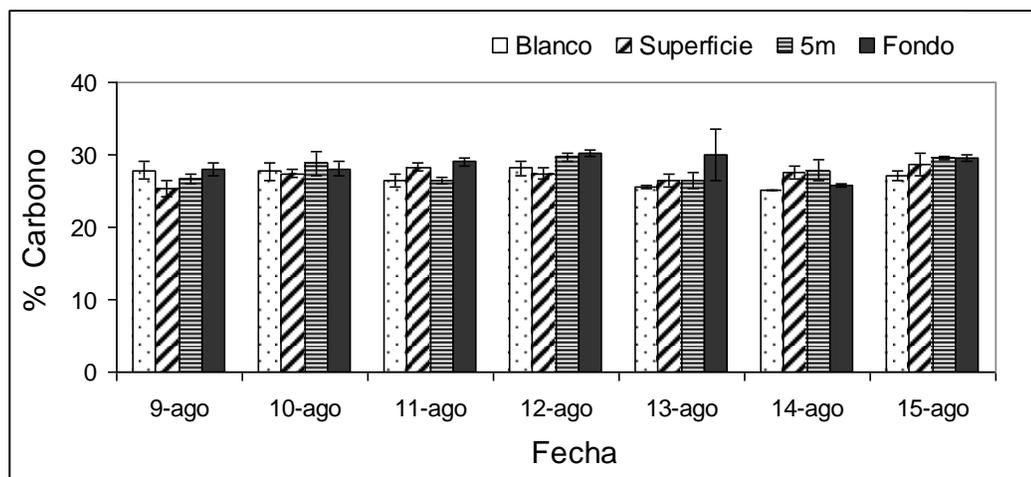


Figura 13. Porcentaje de carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante la noche. Los valores son medias  $\pm$  EE. Prueba T ( $\star$   $p < 0.05$ ,  $\star\star$   $p < 0.01$ ,  $\star\star\star$   $p < 0.001$ ).

#### IV.2.3 Nitrógeno en el tejido de las algas en periodos de 6 horas

Se observa que existe una relación positiva y significativa entre el incremento de nitrógeno en el tejido de las algas y el porcentaje de temperatura del agua menor a  $16^{\circ}\text{C}$  durante periodos de 6 horas (Figura 14).

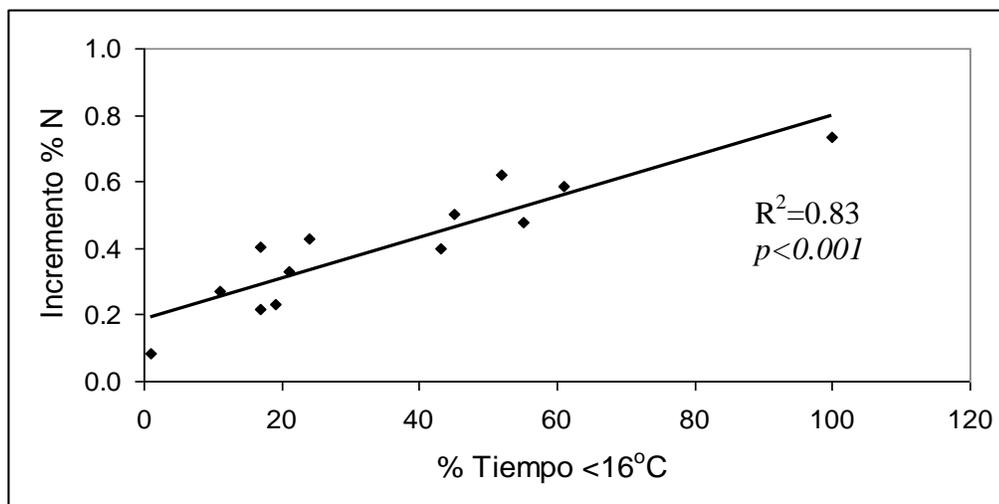
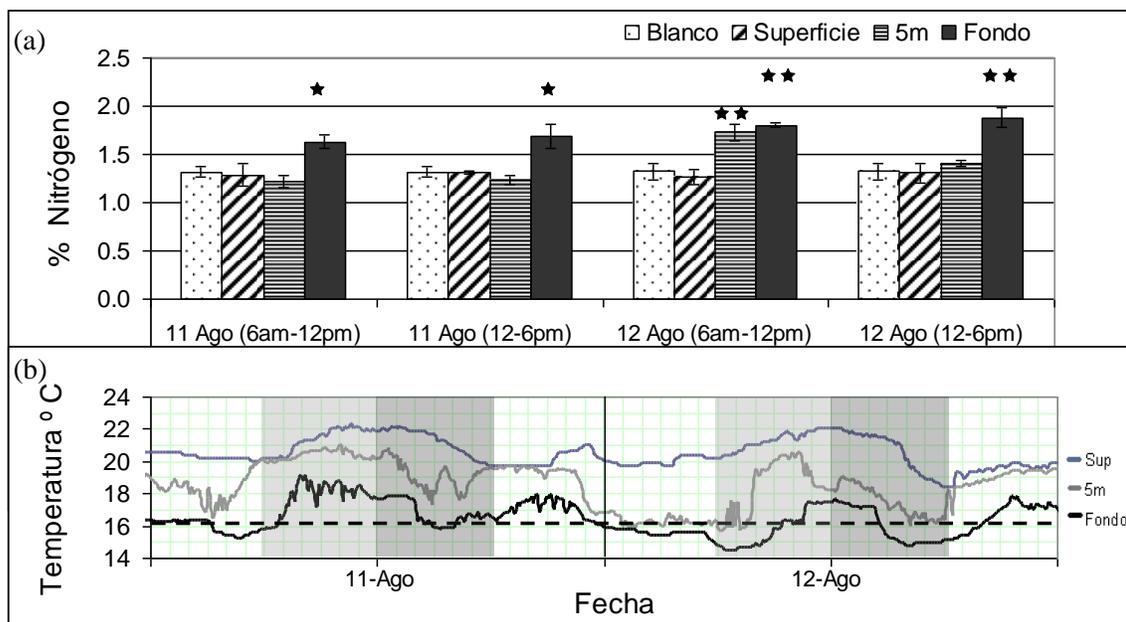


Figura 14. Relación entre el incremento de nitrógeno en el tejido y el porcentaje de temperatura menor a  $16^{\circ}\text{C}$  en periodos de 12 horas.  $n=13$ .

Para los periodos de 6 horas, se observó un aumento significativo en el contenido de nitrógeno en el tejido de las algas en el fondo en comparación con los blancos para los días 11,12, 14, 15 y 16 de agosto y a 5m para los días 12 y 15 de agosto (Apéndice 1, Tabla XI; Figuras 15a y 16a). Estas diferencias están asociadas a pulsos en los cuales la temperatura del agua estuvo por debajo de 16 °C (Figuras 15b y 16b) y también a una disminución significativa de la razón C/N de las algas en el fondo para las noches del 9-12 y 14-15 de agosto y a 5m para las noches del 14 y 15 de agosto (Apéndice 1, Tabla XII; Figuras 17 y 18). El carbono de las algas en el fondo presentó un aumento significativo el día 14 de agosto entre 6 am y 12 pm y una disminución significativa en la superficie el día 15 de agosto entre 12 y 6 pm (Apéndice 1, Tabla XIII; Figuras 19 y 20).



**Figura 15. (a) Porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 6 horas de los días 11 y 12 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa (★  $p < 0.05$ , ★★  $p < 0.01$ , ★★★  $p < 0.001$ ). Los valores son medias  $\pm$  EE. (b) Serie de temperatura para la superficie, 5m y fondo. Las franjas sombreadas corresponden al período en el que estuvieron las algas en el mar. La línea punteada horizontal demarca el umbral de 16 °C.**

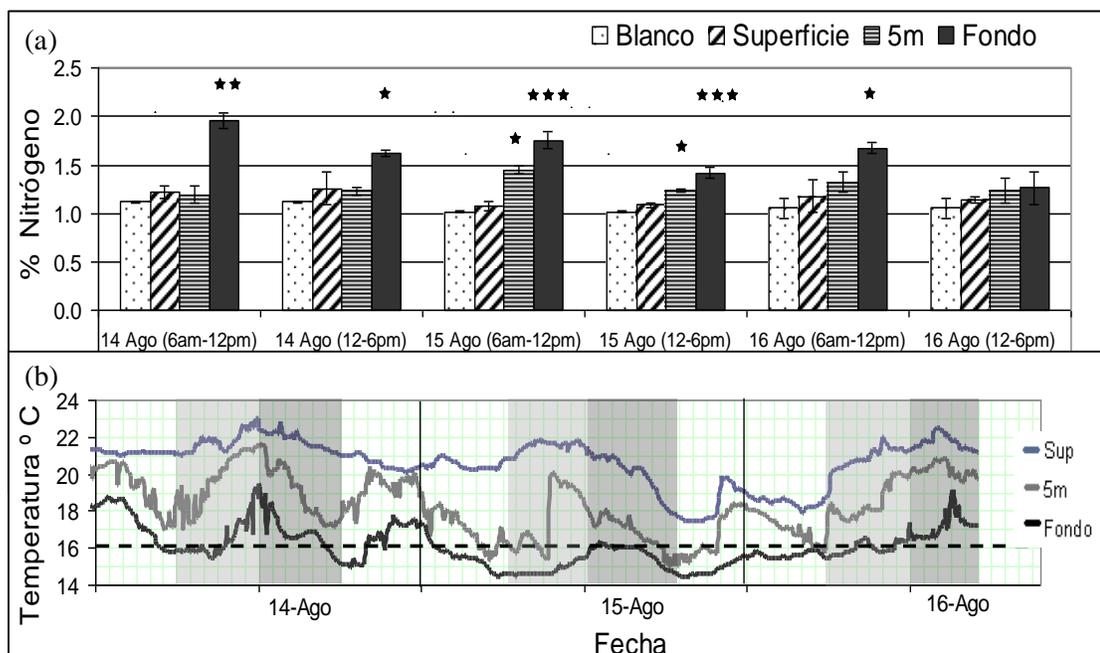


Figura 16. (a) Porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 6 horas de los días 14 y 15 y 16 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa ( $\star p < 0.05$ ,  $\star\star p < 0.01$ ,  $\star\star\star p < 0.001$ ). Los valores son medias  $\pm$  EE. (b) Serie de temperatura para la superficie, 5m y fondo. Las franjas sombreadas corresponden al período en el que estuvieron las algas en el mar. La línea punteada horizontal demarca el umbral de 16 °C.

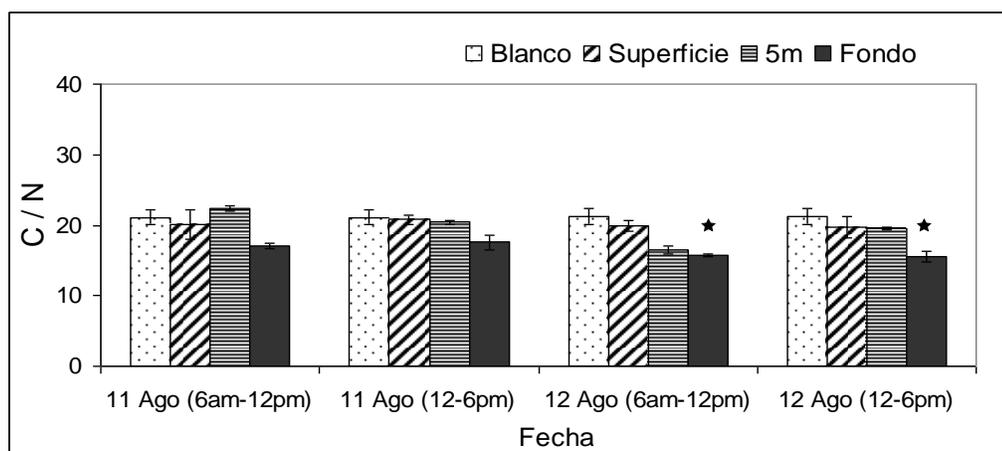
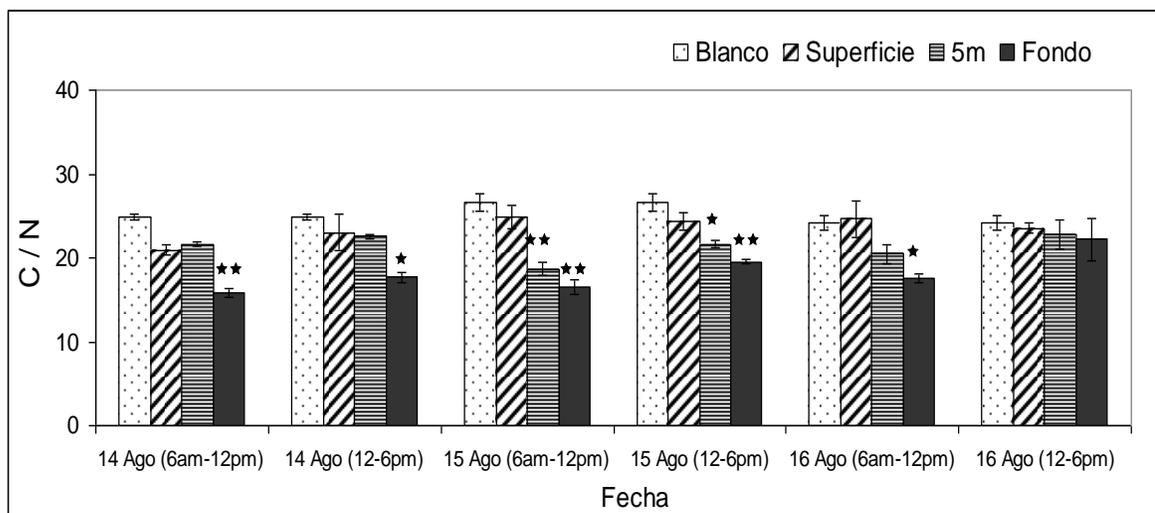
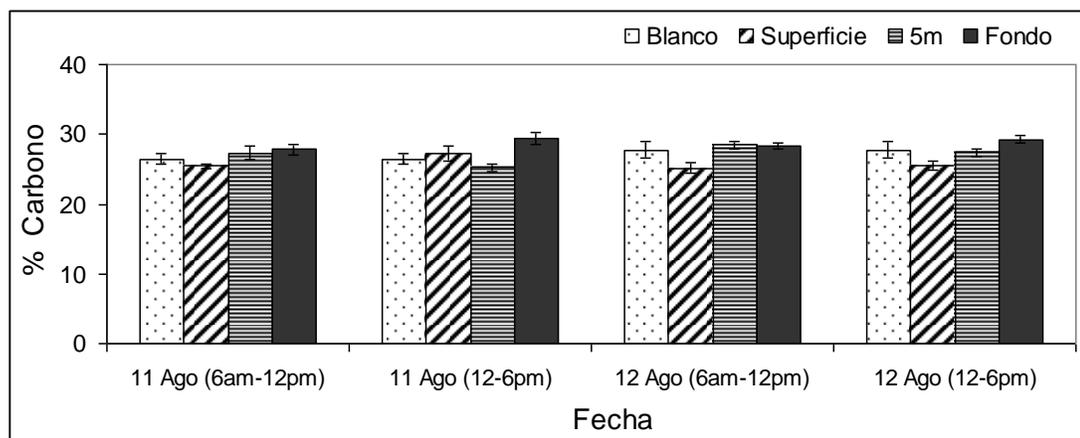


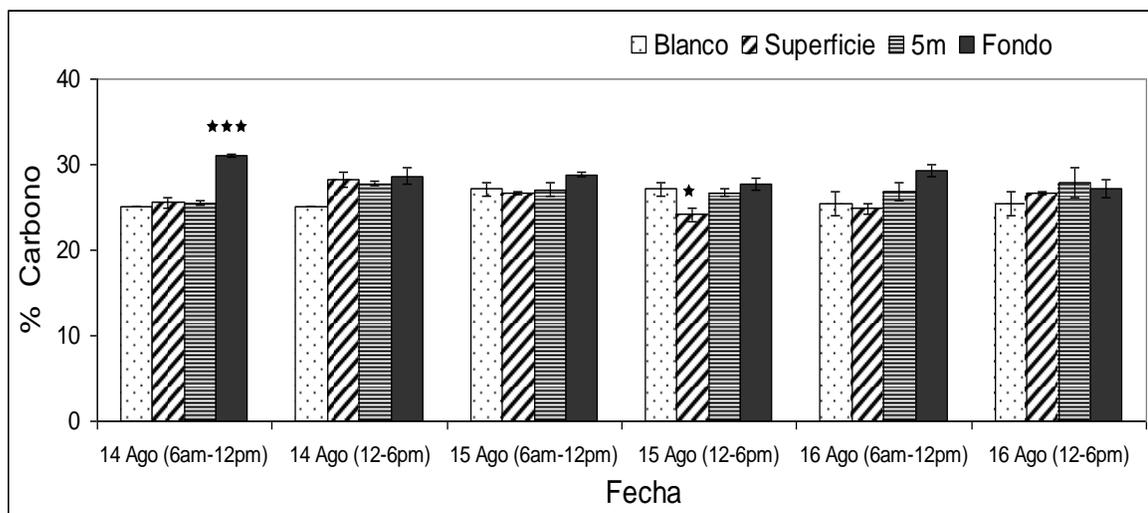
Figura 17. Razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 6 horas de los días 11 y 12 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa ( $\star p < 0.05$ ,  $\star\star p < 0.01$ ,  $\star\star\star p < 0.001$ ).



**Figura 18.** Razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 6 horas de los días 14-16 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa ( $\star p < 0.05$ ,  $\star\star p < 0.01$ ,  $\star\star\star p < 0.001$ ).



**Figura 19.** Porcentaje Carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 6 horas de los días 11 y 12 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa ( $\star p < 0.05$ ,  $\star\star p < 0.01$ ,  $\star\star\star p < 0.001$ ).

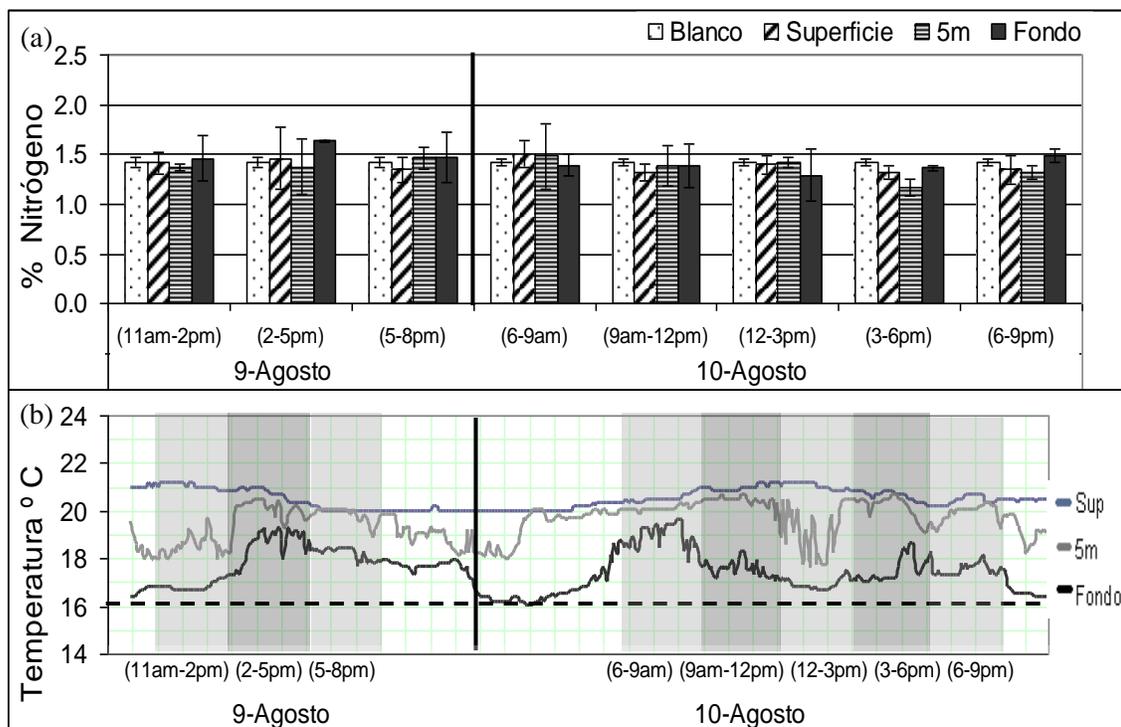


**Figura 20.** Porcentaje Carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 6 horas de los días 14-16 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa ( $\star p < 0.05$ ,  $\star\star p < 0.01$ ,  $\star\star\star p < 0.001$ ).

#### IV.2.4 Nitrógeno en el tejido de las algas en periodos de 3 horas

Durante los periodos de 3 horas para los días 9 y 10 de agosto no se observó ningún aumento significativo en el contenido de nitrógeno en el tejido de las algas en comparación con el blanco (Apéndice 1, Tabla XIV; Figura 21a), tampoco hubo ningún pulso donde la temperatura fuera menor a 16 °C (Figura 21b). Para el día 13 de agosto durante uno de los periodos de 3 horas (6-9 am) sí se observó un aumento significativo en el contenido de nitrógeno en el tejido de las algas en el fondo en comparación con el blanco (Apéndice 1, Tabla XIV; Figura 22a). Esta diferencia está asociada a un pulso durante el cual la temperatura del agua fue menor a 16 °C (Figura 22b). Al igual que el nitrógeno, la razón C/N no presentó diferencias significativas para los días 9 y 10 de agosto (Apéndice 1, Tabla XV; Figura 23) pero si hubo una disminución significativa de la razón C/N de las algas del fondo entre 6 y 9am del 13 de agosto (Apéndice 1, Tabla XV; Figura 24). El carbono no presentó diferencias significativas para los días 9 y 10 de agosto (Apéndice 1, Tabla XVI;

Figura 25) pero si hubo un aumento significativo en el carbono de las algas del fondo entre 6 y 9 am del 13 de agosto y una disminución significativa de carbono en las algas de la superficie entre 3 y 6pm del mismo día (Apéndice 1, Tabla XVI; Figura 26).



**Figura 21. (a) Porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 3 horas de los días 9 y 10 de agosto. Se hicieron comparaciones a posteriori para cada día y periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa ( $\star p < 0.05$ ,  $\star\star p < 0.01$ ,  $\star\star\star p < 0.001$ ). Los valores son medias  $\pm$  EE. (b) Serie de temperatura para la superficie, 5m y fondo. Las franjas sombreadas corresponden al período en el que estuvieron las algas en el mar. La línea punteada horizontal demarca el umbral de 16 °C.**

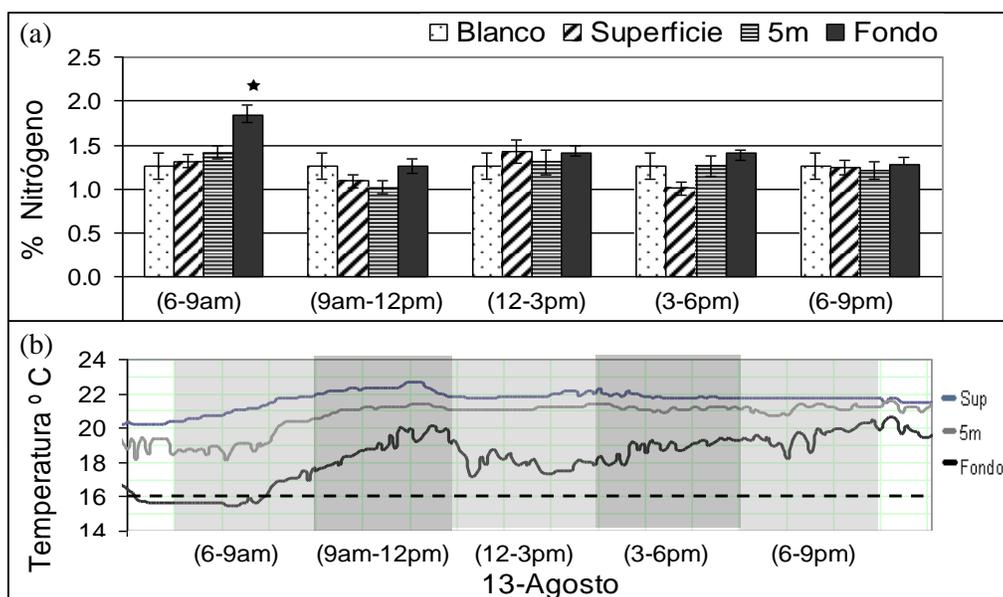


Figura 22. (a) Porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 3 horas del 13 de agosto. Se hicieron comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa (\*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ ),  $n =$  Los valores son medias  $\pm$  EE. (b) Serie de temperatura para la superficie, 5m y fondo. Las franjas sombreadas corresponden al período en el que estuvieron las algas en el mar. La línea punteada horizontal demarca el umbral de 16 °C.

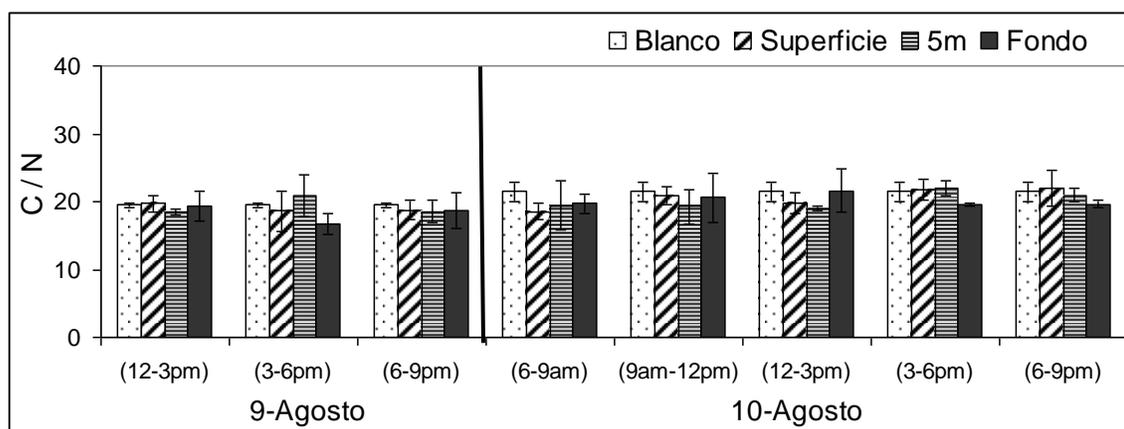
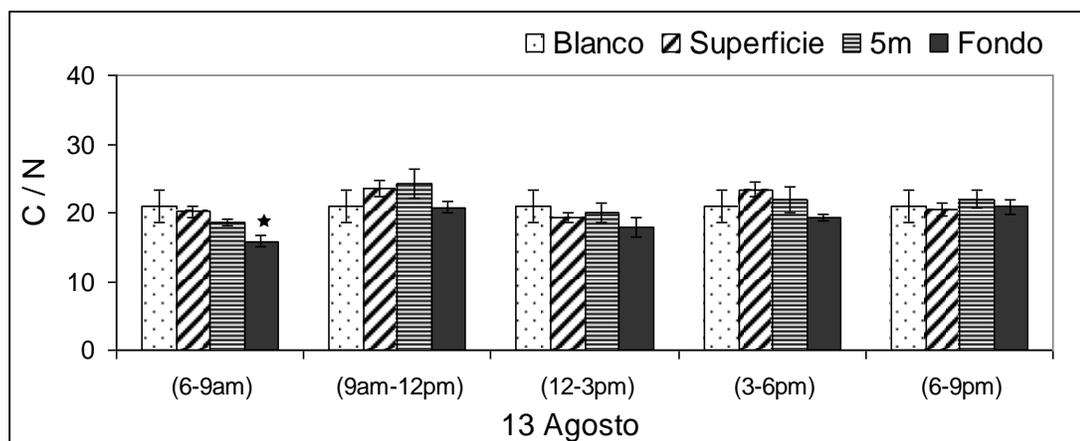
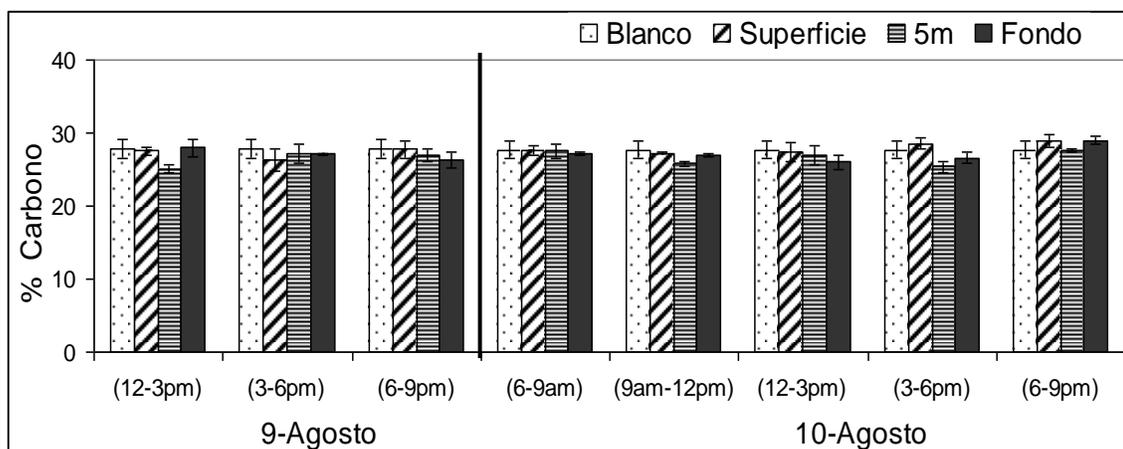


Figura 23. Razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 3 horas de los días 9 y 10 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa (★ $p < 0.05$ , ★★ $p < 0.01$ , ★★★ $p < 0.001$ ).



**Figura 24.** Razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 3 horas del 13 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa (\* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ ).



**Figura 25.** Porcentaje Carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 3 horas de los días 9 y 10 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa (\* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ ).

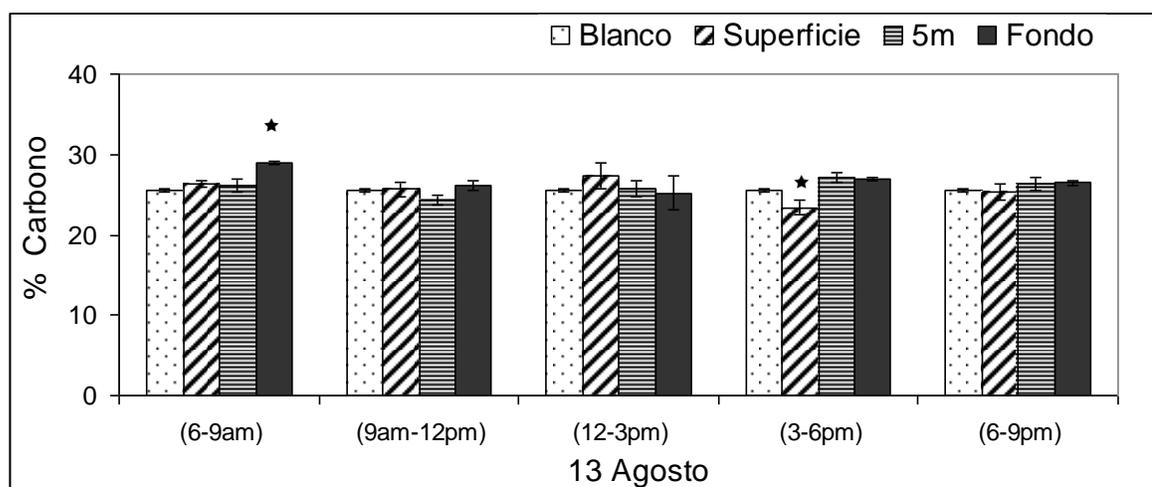


Figura 26. Porcentaje Carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco para periodos de 3 horas del 13 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada periodo usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa (★ $p < 0.05$ , ★★ $p < 0.01$ , ★★★ $p < 0.001$ ).

### IV.3 Crecimiento

#### IV.3.1 Crecimiento de las algas durante una semana

Se observan diferencias significativas en la tasa de crecimiento específico de las algas fuera de la costa (Apéndice 1, Tabla XVII). La mayor tasa de crecimiento de las algas fue en la superficie, seguida por 5m y fondo respectivamente (Figura 27).

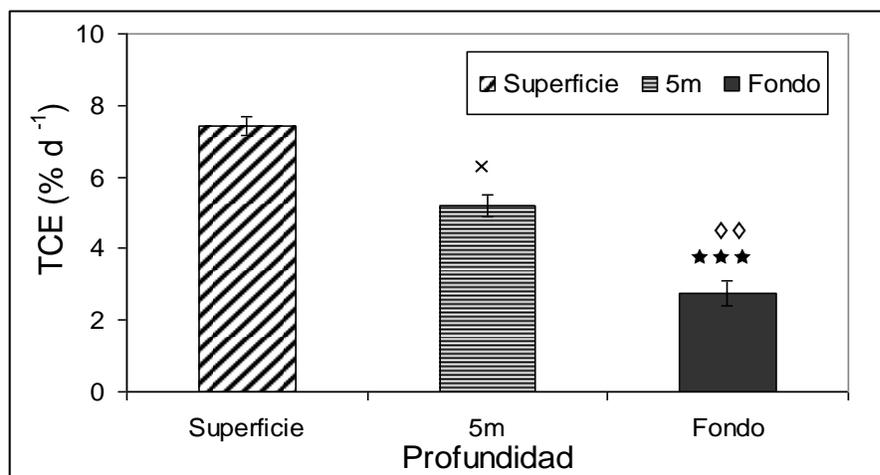


Figura 27. Tasa de crecimiento específico de las algas en la superficie, 5m y fondo para toda la semana. Comparaciones a posteriori con prueba de Tukey después de una ANOVA significativa. ★: fondo≠superficie; ◇: fondo≠5m; ×: 5m≠superficie (★  $p < 0.05$ , ★★  $p < 0.01$ , ★★★  $p < 0.001$ ). Los valores son medias  $\pm$  EE.  $n=11$ .

#### IV.3.2 Crecimiento de las algas en periodos de 12 horas

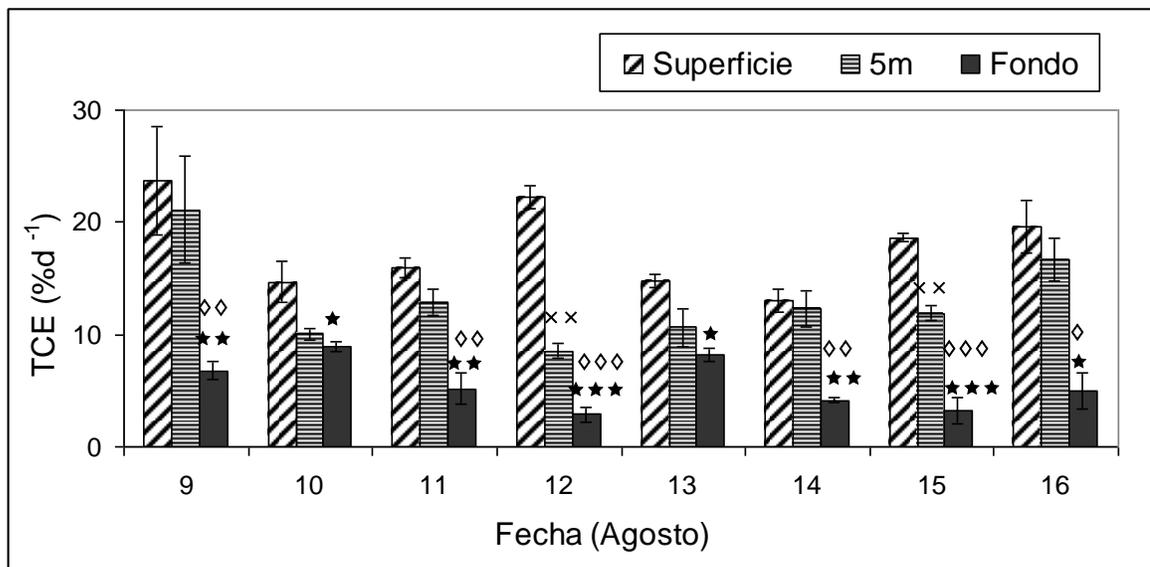
Durante los periodos de 12 horas la tasa de crecimiento específico de las algas (Apéndice 1, Tabla XVIII) no fue significativamente diferente entre el día y la noche (ANOVA,  $F_{1,40} = 1.07$ ;  $p = 0.31$ ).

Durante los periodos de 12 horas la tasa de crecimiento específico de las algas (Apéndice 1, Tabla XIX) fue significativamente diferente en la superficie, 5m y fondo (ANOVA,  $F_{2,39} = 40.25$ ;  $p < 0.001$ ).

##### IV.3.2.1 Crecimiento en periodos de 12 horas durante el día

Para los periodos de 12 horas durante los días 9-16 de agosto, se presentaron diferencias significativas en la tasa de crecimiento específico (TCE) de las algas en la superficie, 5m y fondo. (Apéndice 1, Tabla XX; Figura 28). Se observa en

general una mayor tasa de crecimiento específico para las algas en la superficie con respecto a las algas a 5m y en el fondo.



**Figura 28.** Tasa de crecimiento específico (TCE) de las algas en la superficie, 5m y fondo para periodos de 12 horas durante el día. Comparaciones a posteriori para cada fecha con prueba de Tukey después de una ANOVA significativa. ★:fondo#superficie; ◇: fondo#5m; ×: 5m#superficie (★p <0.05, ★★p <0.01, ★★★ p <0.001). Los valores son medias ± EE.

#### IV.3.2.2 Crecimiento en periodos de 12 horas durante la noche

Para los periodos de 12 horas durante las noches del 9 al 15 de agosto, se presentaron diferencias significativas en la tasa de crecimiento específico (TCE) de las algas en la superficie, 5m y fondo. (Apéndice 1, Tabla XXI). Se observa en general una mayor tasa de crecimiento específico para las algas en la superficie con respecto a las algas a 5m y en el fondo (Figura 29).

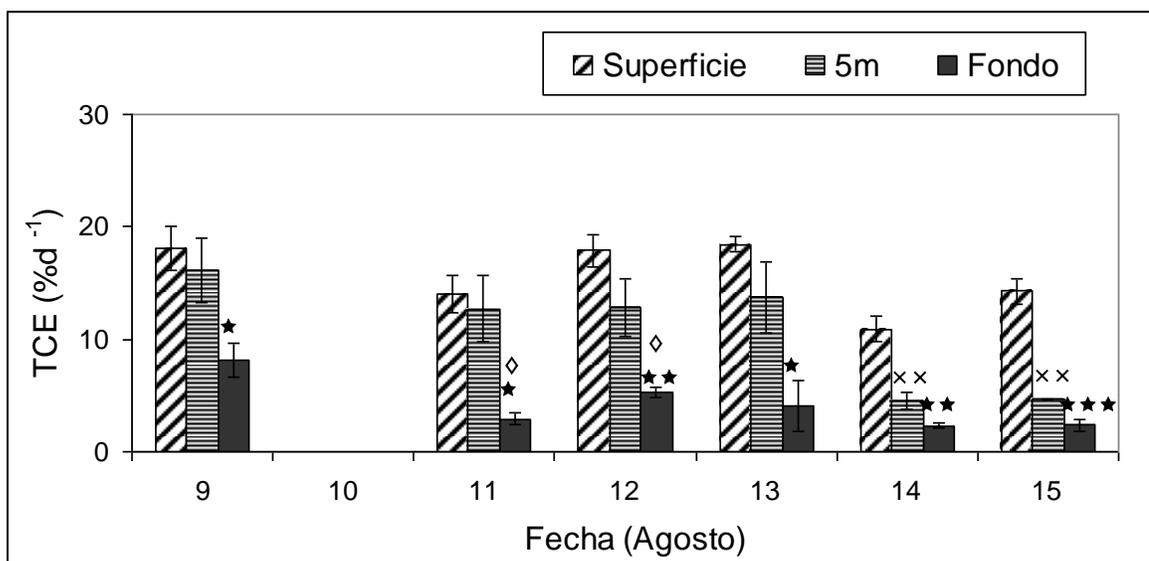
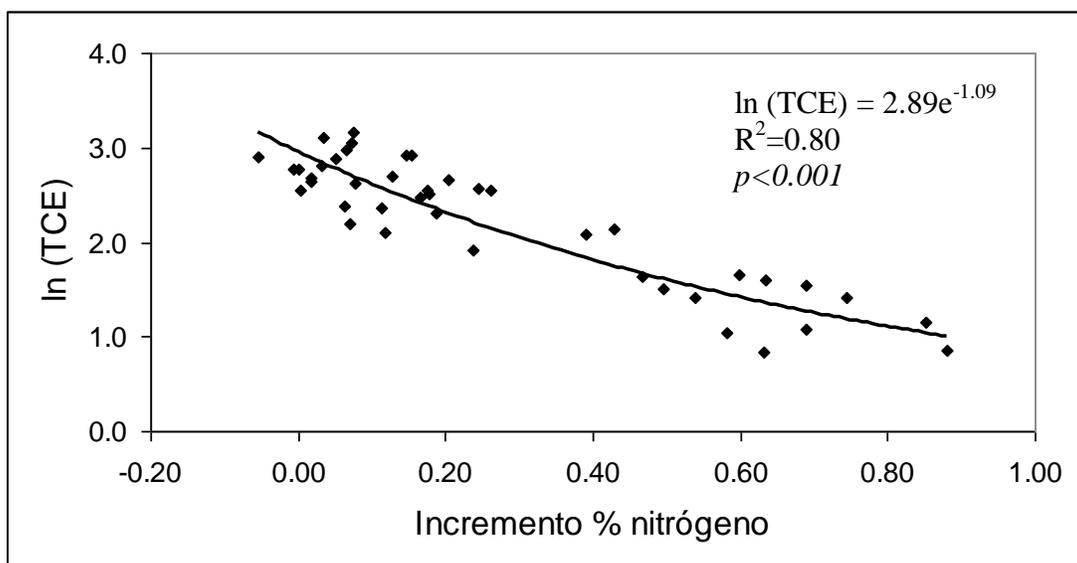


Figura 29. Tasa de crecimiento específico de las algas en la superficie, 5m y fondo para periodos de 12 horas durante la noche. No se midió TCE para el 10 de agosto. Comparaciones a posteriori para cada fecha usando la prueba de Tukey después de una ANOVA significativa. ★: fondo≠superficie; ◇: fondo≠5m; ×: 5m≠superficie (★p < 0.05, ★★p < 0.01, ★★★ p < 0.001). Los valores son medias ± EE.

#### *IV.4 Relación entre la tasa de crecimiento específico y el incremento de nitrógeno en el tejido de las algas*

Se observa que existe una relación exponencial negativa entre la tasa de crecimiento específico y el incremento de nitrógeno en el tejido de las algas durante periodos de 12 horas. Es decir, que a mayor tasa de crecimiento específico, menor es el incremento de nitrógeno en el tejido (Figura 30).



**Figura 30.** Relación entre la tasa de crecimiento específico (TCE) y el incremento de nitrógeno en el tejido de las algas en periodos de 12 horas. n=42.

## V. DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio sugieren que la macroalga oportunista, *U. lactuca*, puede aprovechar el nitrógeno transportado por ondas internas de marea hacia la zona costera en periodos cortos de tiempo. Los trasplantes de *U. lactuca* en el fondo, incrementaron su nitrógeno en el tejido hasta un 76% y 46%, en periodos de 6 y 3 horas respectivamente. Los trasplantes a 5m incrementaron su nitrógeno en el tejido hasta un 42% con respecto al contenido inicial en periodos de 6 horas cuando el pulso de agua fría estuvo por debajo de 16 °C. Esta temperatura marca la discontinuidad entre el agua por debajo y por encima de la nutriclina para la época del estudio, siguiendo la misma tendencia descrita para la zona por otros estudios (Zimmerman y Kremer, 1984; Ladah, 2003; Hernández-de la Torre *et al.*, 2003). Teniendo en cuenta el tiempo que dura el pulso de agua por debajo de esta temperatura, y su relación con la marea, se sugiere que son ondas internas de marea que aportan nitrógeno a aguas someras al levantar la nutriclina temporalmente. Estudios en proceso sugieren que en la zona costera de San Miguel la nutriclina puede ser levantada hasta 15 m en 5 minutos por ondas internas de marea (Ladah, Lavín y Filonov, comunicación personal). Los resultados obtenidos en este estudio apoyan la hipótesis de que *U. lactuca* sí puede aprovechar pulsos cortos (minutos a horas) de nitrógeno ocasionados por ondas internas de marea, con lo que se incrementa su contenido de nitrógeno total en periodos de 6 y 12 horas y probablemente en periodos de 3 horas.

Existe evidencia de que las especies pertenecientes al género *Ulva* están adaptadas para absorber y metabolizar rápidamente diferentes formas de nitrógeno inorgánico del medio (Ryther *et al.*, 1981; Hanisak, 1993), principalmente nitrato (Gómez-Pinchetti *et al.*, 1998) lo cual les permite sobrevivir en ambientes donde el

suministro de nutrientes es variable e impredecible (Littler y Littler 1980, Duke *et al.*, 1989). Debido a esto, una alta tasa de incorporación le permite a estas macroalgas aprovechar mejor los nutrientes del medio donde habitan (Phillips y Hurd, 2004). Estudios realizados en laboratorio, reportan un incremento en el contenido de nitrógeno en el tejido de *Ulva fenestrata* del 74% con respecto al inicial en experimentos de enriquecimiento de  $\text{NO}_3^-$  en un periodo de 8 días (Naldi y Wheeler, 1999) y un incremento del 20% con respecto al inicial para la misma especie en un periodo de un día (Naldi y Wheeler, 2002). En el presente estudio, el máximo incremento de nitrógeno en el tejido fue de 87% en un periodo de 12 horas de exposición durante la noche. Además, se midió una respuesta significativa en el incremento de nitrógeno en el tejido de las algas en exposición a un pulso de agua fría ( $<16^\circ\text{C}$ ) que duró menos de una hora (35 minutos). El rápido incremento de nitrógeno en el tejido de *U. lactuca* en respuesta a ondas internas puede ser debido a su adaptación a sobrevivir en una zona intermareal donde la provisión de nutrientes es intermitente y por periodos cortos.

Son muy escasos los estudios que relacionan ondas internas con respuestas biológicas en macroalgas, Leichter *et al.* (2003) sugirieron que las ondas internas representan una fuente importante de nitrato que puede ser aprovechada por la macroalga béntica *Codium isthmocladum* y reportaron un incremento de nitrógeno en el tejido desde 0.7% a 9 m hasta 1.4% a 34 m asociado con la duración de enfriamiento del agua durante ondas internas de marea. Sin embargo, a diferencia del presente estudio, no evaluaron la respuesta de las algas a los pulsos fríos ocasionados por ondas internas en la frecuencia en que éstas ocurrieron (minutos a horas), sino que tomaron muestras de tejido in situ en un periodo de 6 días y evaluaron el incremento de nitrógeno en el tejido de las algas en función de profundidad.

Adicionalmente, la incorporación de nitrógeno en macroalgas depende tanto de la concentración de fuentes de nitrógeno disponibles en el medio (Haines y Wheeler, 1978; Lobban y Harrison, 1994) como del estado de nitrógeno inicial del alga, el cual es un factor importante ya que afecta las tasas de incorporación de nitrato (Fujita, 1985; Kopczak, 1994). Los organismos de *U. lactuca* que se usaron como blancos en este estudio tuvieron porcentajes de nitrógeno en el tejido entre 1.02% y 1.43% de peso seco. Esto sugiere que las algas se encontraban limitadas por nitrógeno antes de ser trasplantadas al mar, ya que se estaban por debajo de los valores de nitrógeno crítico reportados por otros autores para este género: 2% (Hanisak, 1983; Lavery y McComb, 1991); 1.66% (Villares *et al.*, 1999) y 2.17% (Pedersen y Borum, 1996). Estudios de laboratorio demuestran que si las macroalgas tienen un bajo contenido de nitrógeno en el tejido (estado limitado para *Ulva*, <1.5% N peso seco) antes de estar expuestas a pulsos de nitrógeno, su asimilación es mucho más rápida pues tienen la capacidad de responder a deficiencias de nitrógeno aumentando su tasa de incorporación de nutrientes (Fujita, 1985; Fong *et al.*, 1994; McGlathery, 1996).

Durante este estudio se observó una disminución significativa de la razón C/N con respecto al inicial (blanco) en los periodos en los que las algas tuvieron un aumento significativo en el contenido de nitrógeno en el tejido debido a los pulsos de agua fría ocasionados por ondas internas. Este incremento en el contenido de nitrógeno en el tejido y disminución de la razón C/N también se ha reportado para *Codium isthmocladum* (Leichter *et al.*, 2003) y para *Ulva rigida* (Gómez-Pinchetti *et al.*, 1998). Esto puede explicarse debido a que la razón C/N es un índice del estado fisiológico en macroalgas (Vergara *et al.*, 1993). Esta relación presenta valores bajos cuando el nitrógeno es abundante e incrementa cuando la provisión de nitrógeno es limitada. Una disminución en la razón C/N e incremento en el contenido de nitrógeno en el tejido del alga evidencian que había nitrógeno disponible en el medio

y que las algas lo aprovecharon. También puede ser que parte del nitrógeno medido en el análisis haya estado en forma inorgánica, en vacuolas, y no fijado con carbono todavía, ya que las algas sólo fueron expuestas a fuentes de nitrógeno por periodos cortos (horas) durante los trasplantes. En este estudio no se siguió la forma en que estaba incorporado el nitrógeno, ni cuando cambió de nitrógeno inorgánico a nitrógeno orgánico, pues sólo se analizó el nitrógeno había sido absorbido del medio.

Con respecto al crecimiento, *U. lactuca* presentó en general una mayor tasa de crecimiento específico en la superficie, seguido por las algas en 5m y en el fondo respectivamente. Se sabe que la luz es uno de los factores que regula la tasa de crecimiento en macroalgas (Duke *et al.*, 1989; Lobban y Harrison, 1994; Taylor *et al.*, 2001) y este patrón puede ser explicado por la cantidad de luz que llega a cada una de las profundidades. Por otra parte, la tasa de crecimiento promedio de *U. lactuca* en la superficie en periodos de 12 horas fue en promedio de  $17.83 \pm 2.22\% \text{ d}^{-1}$  con una tasa máxima de  $23.67\% \text{ d}^{-1}$ . Estos valores son un poco más altos que lo reportado en algunos estudios para especies pertenecientes al género *Ulva* (Apéndice 1, Tabla XXII). Cabe anotar que la mayoría de estos estudios se realizaron bajo condiciones de laboratorio o en tanques al aire libre. Si embargo, los estudios realizados por Hernández *et al.* (1997) y Malta *et al.* (2002) usaron jaulas con ejemplares de *Ulva* sembradas directamente en el mar y, al igual que este estudio, reportaron altas alta tasas de crecimiento específico ( $25\% \text{ d}^{-1}$  y  $28\text{-}30\% \text{ d}^{-1}$ , respectivamente).

En este estudio se observó una relación exponencial entre la tasa de crecimiento específico y el incremento de nitrógeno en el tejido. En las algas con menor crecimiento se observa una mayor acumulación de nitrógeno en el tejido. Este patrón ha sido reportado antes para *Ulva* sp. en donde la acumulación de nitrógeno fue de

630 $\mu\text{g-atN.g peso seco}^{-1}$  cuando las tasas de crecimiento fueron bajas y altas tasas de crecimiento involucraron una disminución en el nitrógeno en el tejido (Rosenberg y Ramus, 1982). La relación obtenida en este estudio puede atribuirse al efecto del crecimiento, ya que el nitrógeno del tejido disminuye cuando el crecimiento es máximo y tiende a aumentar cuando el crecimiento es mínimo (Villares *et al.*, 1999). Se ha reportado que en ambientes con alta concentración de nutrientes *Ulva* sp. presenta un aumento de las tasas de crecimiento seguido de la acumulación de nitrógeno en el tejido y el agotamiento del nitrógeno inorgánico disuelto en el medio (Viaroli *et al.*, 1992). Las diferencias entre la incorporación de nutrientes y el crecimiento han sido reportadas para otras especies de macroalgas y representan una estrategia fundamental para aprovechar la disponibilidad de nitrógeno cuando otros factores pueden estar limitando el crecimiento, o cuando aunque las tasas de crecimiento no estén siendo limitadas, se produzcan pulsos de alto suministro de nitrógeno (Fujita *et al.*, 1989, Lavery y McComb 1991, Fong *et al.*, 1994).

## VI. CONCLUSIONES

La macroalga oportunista *U. lactuca* puede aumentar su concentración de nitrógeno en el tejido en periodos de 12 y 6 horas, y probablemente en periodos de 3 horas (no se tuvieron réplicas de este evento en este estudio), durante eventos de transporte de nutrientes por ondas internas de marea.

Los datos presentados en este estudio sugieren que los pulsos de bajas temperaturas ( $<16\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) con nutrientes  $> 1\ \mu\text{M}$  asociados a ondas internas de marea, podrían ser un mecanismo importante de transporte de nitrógeno hacia la zona costera. Este nitrógeno puede ser aprovechado por una macroalga oportunista como *U. lactuca* y probablemente por otras especies de macroalgas. Es fundamental comprender la dinámica de las ondas internas y su comportamiento en aguas poco profundas, así como cuantificar la variabilidad del transporte de nutrientes en las escalas apropiadas para poder entender el mantenimiento de ecosistemas costeros de gran importancia como es el caso de los mantos de macroalgas. En éstos, el transporte de nutrientes a aguas poco profundas ( $<20\text{ m}$ ) es fundamental para la sobrevivencia de especies como *Macrocystis pyrifera* y *Eisenia arborea* en el límite sur de su distribución (Baja California Sur). Estas especies sobreviven a altas temperaturas donde no hay nitrógeno disponible en el agua y se desconoce que mecanismo está aportando nutrientes a estas zonas. Por lo tanto, es esencial comprender y evaluar los mecanismos de alta frecuencia y sus consecuencias para estas y otras especies de macroalgas que cumplen un papel fundamental en los ecosistemas marinos.

## VII. PROYECCIONES A FUTURO

En este estudio el periodo más corto de exposición de *U. lactuca* en el mar fue de 3 horas. Se sugiere repetir los experimentos con esta misma especie en periodos de tiempo más cortos (menores a tres horas) y estudiar si esta macroalga puede responder a estos pulsos en periodos de exposición aún más cortos que los empleados en este estudio.

Así mismo, se sugiere replicar estos experimentos en campo con otras especies de macroalgas para ver su respuesta a los pulsos de ondas internas de marea y comparar las respuestas entre especies.

Sánchez-Barredo (2009) concluyó que la tolerancia de *Eisenia arborea* a escasos nutrientes nitrogenados en laboratorio se debe al aprovechamiento de pulsos cortos (horas); por tal motivo es recomendable hacer experimentos en campo con esta especie para saber si puede incrementar el nitrógeno de su tejido como respuesta a pulsos de ondas internas en el medio natural.

También se recomienda realizar experimentos en otras localidades, como en el límite sur de la distribución de especies como *Macrocystis pyrifera* y *Eisenia arborea* para determinar si presentan alguna respuesta a estos pulsos y si existe alguna adaptación al régimen local de nutrientes.

## VIII. APÉNDICE 1

Tabla I. Diseño experimental.

No. Anclajes	No. Muestras	Profundidad con respecto al fondo (m)	Tratamiento	Tiempo en el mar	Id. Color
3	9	Superficie (10 m)	Semana entera	8 días	Negro
		Media (5 m)	Cada día	12 horas	Verde
		Fondo (1 m)	Cada noche	12 horas	Verde
			Cada 6/3 horas	6/3 horas	Rosa

Tabla II. Prueba t-student para comparar el porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco en un periodo de una semana.

Nitrógeno	Media Blanco	Media Después	Valor T	G.L	P	n	n	p Cochran
Fondo	1.43	1.85	-4.99	3	0.02	3	2	0.85
5m	1.43	1.07	4.98	3	0.02	3	2	0.69
Superficie	1.43	1.00	8.06	4	0.001	3	3	0.16

Tabla III. Prueba t-student para comparar la razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco en un periodo de una semana.

C/N	Media Blanco	Media Después	Valor T	G.L	p	n	n	p Cochran
Fondo	19.52	18.24	2.99	3	0.06	3	2	0.85
5m	19.52	25.11	-3.98	3	0.03	3	2	0.13
Superficie	19.52	25.48	-8.16	4	0.001	3	3	0.37

Tabla IV. Prueba t-student para comparar el porcentaje de carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo en comparación con el blanco en un periodo de una semana.

Carbono	Media Blanco	Media Después	Valor T	G.L	p	n	n	p Cochran
Fondo	27.85	27.87	-0.008	3	0.99	3	2	0.85
5m	27.85	26.77	0.62	3	0.58	3	2	0.57
Superficie	27.85	25.55	1.73	4	0.16	3	3	0.18

Tabla V. Análisis de varianza de una vía del 9-16 de agosto del porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante el día.

		SS	GL	MS	F	P	p Cochran
9 Ago	Nitrógeno	0.09	3	0.03	0.36	0.79	0.24
	Error	0.67	8	0.08			
10 Ago	Nitrógeno	0.13	3	0.04	1.19	0.38	0.62
	Error	0.26	7	0.04			
11 Ago	Nitrógeno	0.52	3	0.17	3.70	0.04	0.38
	Error	0.52	11	0.05			
12 Ago	Nitrógeno	0.82	3	0.27	12.87	0.001	0.08
	Error	0.19	9	0.02			
13 Ago	Nitrógeno	0.02	3	0.01	0.27	0.85	0.48
	Error	0.19	7	0.03			
14 Ago	Nitrógeno	0.80	3	0.27	6.10	0.03	0.13
	Error	0.26	6	0.04			
15 Ago	Nitrógeno	1.20	3	0.40	31.55	< 0.001	0.45
	Error	0.09	7	0.01			
16 Ago	Nitrógeno	0.57	3	0.19	6.84	0.03	0.72
	Error	0.14	5	0.03			

Tabla VI. Análisis de varianza de una vía del 9-16 de agosto del porcentaje de la razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante el día.

		SS	GL	MS	F	p	p Cochran
9 Ago	C/N	5.47	3	1.82	0.41	0.75	0.08
	Error	35.90	8	4.49			
10 Ago	C/N	26.41	3	8.80	1.20	0.37	0.85
	Error	51.42	7	7.35			
11 Ago	C/N	83.61	3	27.87	4.76	0.02	0.64
	Error	64.45	11	5.86			
12 Ago	C/N	76.28	3	25.43	10.64	0.003	0.09
	Error	21.51	9	2.39			
13 Ago	C/N	6.71	3	2.24	0.46	0.72	0.88
	Error	33.93	7	4.85			
14 Ago	C/N	65.48	3	21.83	6.58	0.02	0.71
	Error	19.90	6	3.32			
15 Ago	C/N	190.36	3	63.45	19.88	< 0.001	0.15
	Error	22.34	7	3.19			
16 Ago	C/N	70.81	3	23.60	27.50	0.001	0.60
	Error	4.29	5	0.86			

Tabla VII. Análisis de varianza de una vía del 9-16 de agosto del porcentaje de carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante el día.

		SS	GL	MS	F	P	P Cochran
9 Ago	Carbono	4.74	3	1.58	0.36	0.78	0.99
	Error	35.01	8	4.38			
10 Ago	Carbono	10.35	3	3.45	0.86	0.50	0.87
	Error	27.98	7	3.99			
11 Ago	Carbono	37.06	3	12.35	5.44	0.01	0.11
	Error	24.99	11	2.27			
12 Ago	Carbono	14.03	3	4.68	1.92	0.20	0.09
	Error	21.90	9	2.43			
13 Ago	Carbono	8.75	3	2.91	3.20	0.09	0.57
	Error	6.38	7	0.91			
14 Ago	Carbono	30.26	3	10.09	6.06	0.03	0.17
	Error	9.98	6	1.66			
15 Ago	Carbono	2.87	3	0.96	0.40	0.75	0.33
	Error	16.61	7	2.37			
16 Ago	Carbono	25.88	3	8.63	1.53	0.31	0.92
	Error	28.15	5	5.63			

Tabla VIII. Análisis de varianza de una vía del 9-15 de agosto del porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante la noche.

		SS	GL	MS	F	P	P Cochran
9 Ago	Nitrógeno	0.38	3	0.13	31.03	< 0.001	0.09
	Error	0.03	8	0.004			
10 Ago	Nitrógeno	0.23	3	0.07	14.01	0.007	0.55
	Error	0.03	5	0.005			
11 Ago	Nitrógeno	1.05	3	0.35	13.10	< 0.001	0.21
	Error	0.29	11	0.03			
12 Ago	Nitrógeno	0.71	3	0.24	7.33	0.008	0.47
	Error	0.29	9	0.03			
13 Ago	Nitrógeno	0.36	3	0.12	5.08	0.04	0.33
	Error	0.14	6	0.02			
14 Ago	Nitrógeno	0.69	3	0.23	11.60	0.006	0.26
	Error	0.12	6	0.02			
15 Ago	Nitrógeno	1.26	3	0.42	45.20	< 0.001	0.19
	Error	0.06	6	0.001			

Tabla IX. Análisis de varianza de una vía del 9-16 de agosto del porcentaje para la razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante la noche.

		SS	GL	MS	F	P	P Cochran
9 Ago	C/N	31.02	3	10.34	4.26	0.04	0.29
	Error	19.40	8	2.42			
10 Ago	C/N	38.57	3	12.86	5.43	0.04	0.81
	Error	14.21	6	2.37			
11 Ago	C/N	96.04	3	32.01	6.55	0.008	0.93
	Error	53.77	11	4.89			
12 Ago	C/N	60.45	3	20.15	4.81	0.03	0.21
	Error	37.68	9	4.19			
13 Ago	C/N	19.00	3	6.33	1.81	0.24	0.38
	Error	20.98	6	3.50			
14 Ago	C/N	85.70	3	28.57	17.54	0.002	0.30
	Error	9.77	6	1.63			
15 Ago	C/N	133.52	3	44.51	30.43	<0.001	0.98
	Error	8.77	6	1.46			

Tabla X. Análisis de varianza de una vía del 9-16 de agosto del porcentaje de carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 12 horas durante la noche.

		SS	GL	MS	F	P	P Cochran
9 Ago	Carbono	3.44	3	1.14	0.37	0.77	0.86
	Error	24.51	8	3.06			
10 Ago	Carbono	19.82	3	6.60	2.34	0.17	0.85
	Error	16.94	6	2.82			
11 Ago	Carbono	18.03	3	6.01	2.87	0.08	0.39
	Error	23.02	11	2.09			
12 Ago	Carbono	17.90	3	5.97	2.64	0.11	0.44
	Error	20.31	9	2.26			
13 Ago	Carbono	24.06	3	8.02	2.78	0.13	0.52
	Error	17.28	6	2.88			
14 Ago	Carbono	13.70	3	4.57	1.80	0.25	0.07
	Error	15.15	6	2.52			
15 Ago	Carbono	8.96	3	2.99	1.06	0.43	0.33
	Error	16.91	6	2.82			

Tabla XI. Análisis de varianza de una vía del 11-12 y 14-16 de agosto del porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 6 horas.

		SS	GL	MS	F	P	P Cochran
11 Ago	Nitrógeno	0.31	3	0.10	5.17	0.02	0.82
(6am-12pm)	Error	0.22	11	0.02			
11 Ago	Nitrógeno	0.39	3	0.13	7.24	0.006	0.11
(12-6pm)	Error	0.20	11	0.02			
12 Ago	Nitrógeno	0.66	3	0.22	11.76	0.003	0.42
(6am-12pm)	Error	0.15	8	0.02			
12 Ago	Nitrógeno	0.72	3	0.24	10.95	0.002	0.48
(12-6pm)	Error	0.20	9	0.02			
14 Ago	Nitrógeno	0.48	3	0.16	15.11	0.002	0.32
(6am-12pm)	Error	0.07	7	0.01			
14 Ago	Nitrógeno	0.09	3	0.03	8.32	0.01	0.09
(12-6pm)	Error	0.03	7	0.004			
15 Ago	Nitrógeno	0.96	3	0.32	29.05	< 0.001	0.39
(6am-12pm)	Error	0.08	7	0.01			
15 Ago	Nitrógeno	0.25	3	0.08	27.10	< 0.001	0.20
(12-6pm)	Error	0.02	7	0.003			
16 Ago	Nitrógeno	0.69	3	0.23	12.55	0.005	0.89
(6am-12pm)	Error	0.11	6	0.02			
16 Ago	Nitrógeno	0.07	3	0.02	0.56	0.66	0.35
(12-6pm)	Error	0.28	7	0.04			

Tabla XII. Análisis de varianza de una vía del 11-12 y 14-16 de agosto de la razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 6 horas.

		SS	GL	MS	F	P	P Cochran
11 Ago	C/N	48.348	3	16.116	2.954	0.08	0.09
(6am-12pm)	Error	60.004	11	5.455			
11 Ago	C/N	26.784	3	8.928	2.317	0.13	0.22
(12-6pm)	Error	42.388	11	3.853			
12 Ago	C/N	64.915	3	21.638	8.914	0.006	0.20
(6am-12pm)	Error	19.419	8	2.427			
12 Ago	C/N	57.530	3	19.177	5.416	0.02	0.16
(12-6pm)	Error	31.866	9	3.541			
14 Ago	C/N	106.429	3	35.476	10.233	0.006	0.20
(6am-12pm)	Error	24.268	7	3.467			
14 Ago	C/N	74.708	3	24.903	5.290	0.03	0.13
(12-6pm)	Error	32.950	7	4.707			
15 Ago	C/N	185.831	3	61.944	22.987	<0.001	0.36
(6am-12pm)	Error	18.863	7	2.695			
15 Ago	C/N	71.970	3	23.990	15.079	0.002	0.54
(12-6pm)	Error	11.137	7	1.591			
16 Ago	C/N	83.565	3	27.855	6.948	0.02	0.45
(6am-12pm)	Error	24.053	6	4.009			
16 Ago	C/N	5.811	3	1.937	0.2677	0.85	0.34
(12-6pm)	Error	50.643	7	7.235			

Tabla XIII. Análisis de varianza de una vía del 11- 12 y 14-16 de agosto del porcentaje de carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 6 horas.

		SS	GL	MS	F	P	P Cochran
<b>11 Ago</b>	<b>Carbono</b>	9.84	3	3.28	1.20	0.35	0.52
<b>(6am-12pm)</b>	<b>Error</b>	30.04	11	2.73			
<b>11 Ago</b>	<b>Carbono</b>	29.07	3	9.69	3.34	0.06	0.76
<b>(12-6pm)</b>	<b>Error</b>	31.93	11	2.90			
<b>12 Ago</b>	<b>Carbono</b>	20.49	3	6.83	2.95	0.10	0.38
<b>(6am-12pm)</b>	<b>Error</b>	18.50	8	2.31			
<b>12 Ago</b>	<b>Carbono</b>	21.38	3	7.13	3.23	0.07	0.48
<b>(12-6pm)</b>	<b>Error</b>	19.86	9	2.21			
<b>14 Ago</b>	<b>Carbono</b>	69.86	3	23.29	57.03	<0.001	0.20
<b>(6am-12pm)</b>	<b>Error</b>	2.858	7	0.41			
<b>14 Ago</b>	<b>Carbono</b>	17.66	3	5.89	3.60	0.07	0.10
<b>(12-6pm)</b>	<b>Error</b>	11.45	7	1.64			
<b>15 Ago</b>	<b>Carbono</b>	8.121	3	2.70	3.54	0.08	0.21
<b>(6am-12pm)</b>	<b>Error</b>	5.351	7	0.76			
<b>15 Ago</b>	<b>Carbono</b>	21.13	3	7.04	5.08	0.03	0.93
<b>(12-6pm)</b>	<b>Error</b>	9.711	7	1.39			
<b>16 Ago</b>	<b>Carbono</b>	29.15	3	9.72	3.68	0.08	0.91
<b>(6am-12pm)</b>	<b>Error</b>	15.82	6	2.64			
<b>16 Ago</b>	<b>Carbono</b>	7.966	3	2.65	0.60	0.63	0.13
<b>(12-6pm)</b>	<b>Error</b>	30.66	7	4.38			

Tabla XIV. Análisis de varianza de una vía del 9, 10 y 13 de agosto del porcentaje de nitrógeno en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 3 horas.

		SS	GL	MS	F	p	P Cochran
9 Ago	Nitrógeno	0.01	3	0.005	0.09	0.96	0.08
(12-3pm)	Error	0.42	8	0.05			
9 Ago	Nitrógeno	0.08	3	0.03	0.22	0.88	0.29
(3-6pm)	Error	0.74	6	0.12			
9 Ago	Nitrógeno	0.01	3	0.003	0.04	0.99	0.31
(6-9pm)	Error	0.63	7	0.09			
10 Ago	Nitrógeno	0.02	3	0.008	0.12	0.94	0.35
(6-9am)	Error	0.39	6	0.06			
10 Ago	Nitrógeno	0.02	3	0.005	0.06	0.98	0.28
(9am-12pm)	Error	0.57	7	0.08			
10 Ago	Nitrógeno	0.03	3	0.01	0.14	0.94	0.15
(12-3pm)	Error	0.48	6	0.08			
10 Ago	Nitrógeno	0.10	3	0.03	2.79	0.12	0.45
(3-6pm)	Error	0.08	7	0.01			
10 Ago	Nitrógeno	0.05	3	0.02	0.60	0.63	0.41
(6-9pm)	Error	0.19	7	0.03			
13 Ago	Nitrógeno	0.59	3	0.20	7.55	0.01	0.93
(6-9am)	Error	0.18	7	0.03			
13 Ago	Nitrógeno	0.12	3	0.04	1.97	0.21	0.93
(9am.12pm)	Error	0.15	7	0.02			
13 Ago	Nitrógeno	0.05	3	0.02	0.39	0.76	0.91
(12-3pm)	Error	0.30	7	0.04			
13 Ago	Nitrógeno	0.24	3	0.08	3.33	0.09	0.67
(3-6pm)	Error	0.17	7	0.02			
13 Ago	Nitrógeno	0.01	3	0.003	0.11	0.95	0.96
(6-9pm)	Error	0.17	7	0.025			

Tabla XV. Análisis de varianza de una vía del 9, 10 y 13 de agosto de la razón C/N en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 3 horas.

		SS	GL	MS	F	P	P Cochran
<b>9 Ago</b>	<b>C/N</b>	3.023	3	1.008	0.2051	0.89	0.09
<b>(12-3pm)</b>	<b>Error</b>	39.300	8	4.913			
<b>9 Ago</b>	<b>C/N</b>	22.353	3	7.451	0.5659	0.66	0.16
<b>(3-6pm)</b>	<b>Error</b>	79.001	6	13.167			
<b>9 Ago</b>	<b>C/N</b>	1.615	3	0.538	0.0617	0.98	0.20
<b>(6-9pm)</b>	<b>Error</b>	61.060	7	8.723			
<b>10 Ago</b>	<b>C/N</b>	10.693	3	3.564	0.4199	0.74	0.73
<b>(6-9am)</b>	<b>Error</b>	50.935	6	8.489			
<b>10 Ago</b>	<b>C/N</b>	6.944	3	2.315	0.1222	0.94	0.59
<b>(9am-12pm)</b>	<b>Error</b>	132.558	7	18.937			
<b>10 Ago</b>	<b>C/N</b>	11.299	3	3.766	0.2847	0.83	0.25
<b>(12-3pm)</b>	<b>Error</b>	79.383	6	13.231			
<b>10 Ago</b>	<b>C/N</b>	11.132	3	3.711	0.972	0.46	0.32
<b>(3-6pm)</b>	<b>Error</b>	26.727	7	3.818			
<b>10 Ago</b>	<b>C/N</b>	9.319	3	3.106	0.4005	0.76	0.29
<b>(6-9pm)</b>	<b>Error</b>	54.286	7	7.755			
<b>13 Ago</b>	<b>C/N</b>	41.629	3	13.876	4.832	0.04	0.53
<b>(6-9am)</b>	<b>Error</b>	20.101	7	2.872			
<b>13 Ago</b>	<b>C/N</b>	25.854	3	8.618	1.1712	0.39	0.67
<b>(9am.12pm)</b>	<b>Error</b>	51.507	7	7.358			
<b>13 Ago</b>	<b>C/N</b>	13.200	3	4.400	0.8493	0.51	0.75
<b>(12-3pm)</b>	<b>Error</b>	36.265	7	5.181			
<b>13 Ago</b>	<b>C/N</b>	26.683	3	8.894	1.5646	0.28	0.48
<b>(3-6pm)</b>	<b>Error</b>	39.793	7	5.685			
<b>13 Ago</b>	<b>C/N</b>	3.569	3	1.190	0.2430	0.86	0.88
<b>(6-9pm)</b>	<b>Error</b>	34.263	7	4.895			

Tabla XVI. Análisis de varianza de una vía del 9, 10 y 13 de agosto del porcentaje de carbono en el tejido de las algas en la superficie, 5m y fondo, en comparación con el blanco para periodos de 3 horas.

		SS	GL	MS	F	P	P Cochran
9 Ago (12-3pm)	Carbono	16.82	3	5.61	2.04	0.19	0.56
	Error	21.98	8	2.75			
9 Ago (3-6pm)	Carbono	2.954	3	0.98	0.23	0.87	0.46
	Error	25.48	6	4.25			
9 Ago (6-9pm)	Carbono	4.45	3	1.48	0.38	0.77	0.95
	Error	27.45	7	3.92			
10 Ago (6-9am)	Carbono	10.69	3	3.56	0.42	0.74	0.73
	Error	50.93	6	8.49			
10 Ago (9am-12pm)	Carbono	5.53	3	1.84	3.22	0.09	0.08
	Error	4.01	7	0.57			
10 Ago (12-3pm)	Carbono	4.05	3	1.35	0.34	0.79	0.98
	Error	23.48	6	3.91			
10 Ago (3-6pm)	Carbono	16.27	3	5.42	2.94	0.11	0.98
	Error	12.92	7	1.85			
10 Ago (6-9pm)	Carbono	4.70	3	1.57	1.04	0.43	0.41
	Error	10.52	7	1.50			
13 Ago (6-9am)	Carbono	18.96	3	6.32	8.77	0.01	0.36
	Error	5.04	7	0.72			
13 Ago (9am.12pm)	Carbono	4.97	3	1.65	1.39	0.32	0.60
	Error	8.33	7	1.19			
13 Ago (12-3pm)	Carbono	7.25	3	2.42	0.36	0.78	0.30
	Error	47.26	7	6.75			
13 Ago (3-6pm)	Carbono	25.94	3	8.65	8.33	0.01	0.24
	Error	7.27	7	1.04			
13 Ago (6-9pm)	Carbono	2.33	3	0.78	0.54	0.67	0.28
	Error	10.12	7	1.45			

Tabla XVII. Análisis de varianza de una vía para comparar la tasa de crecimiento específico (TCE) de las algas en la superficie, 5m y fondo durante una semana.

		SS	GL	MS	F	p	P Cochran
TCE	Profundidad	32.97	2	16.48	63.25	< 0.001	0.93
	Error	1.30	5	0.26			

Tabla XVIII. Análisis de varianza de una vía para comparar la tasa de crecimiento específico (TCE) de las algas en periodos de 12 horas entre el día y la noche.

		SS	GL	MS	F	p	P Cochran
TCE		39.01	1	39.01	1.07	0.31	0.84
	Error	1455.83	40	36.39			

Tabla XIX. Análisis de varianza de una vía para comparar la tasa de crecimiento específico (TCE) de las algas en la superficie, 5m y fondo para periodos de 12 horas

		SS	GL	MS	F	p	P Cochran
TCE	Profundidad	1007.02	2	503.51	40.25	< 0.001	0.07
	Error	487.82	39	12.51			

Tabla XX. Análisis de varianza de una vía del 9-16 de agosto para comparar la tasa de crecimiento específico (TCE) de las algas en la superficie, 5m y fondo en periodos de 12 horas durante el día.

		SS	GL	MS	F	P	P Cochran
9 Ago	TCE	495.96	2	247.98	17.97	0.003	0.18
	Error	82.80	6	13.80			
10 Ago	TCE	55.71	2	27.85	7.77	0.02	0.13
	Error	21.51	6	3.58			
11 Ago	TCE	185.20	2	92.61	23.69	0.001	0.81
	Error	23.46	6	3.91			
12 Ago	TCE	599.44	2	299.72	161.16	< 0.001	0.79
	Error	11.16	6	1.86			
13 Ago	TCE	66.49	2	33.24	9.09	0.01	0.30
	Error	21.95	6	3.66			
14 Ago	TCE	138.77	2	69.38	29.25	0.001	0.16
	Error	11.86	5	2.37			
15 Ago	TCE	359.94	2	179.97	99.35	< 0.001	0.33
	Error	10.87	6	1.81			
16 Ago	TCE	247.10	2	123.55	14.72	0.01	0.48
	Error	33.57	4	8.39			

Tabla XXI. Análisis de varianza de una vía del 9, 11-15 de agosto para comparar la tasa de crecimiento específico (TCE) de las algas en la superficie, 5m y fondo en periodos de 12 horas durante la noche.

		SS	GL	MS	F	P	P Cochran
9 Ago	TCE	168.46	2	84.23	5.91	0.04	0.70
	Error	85.49	6	14.25			
11 Ago	TCE	219.93	2	109.96	9.45	0.01	0.18
	Error	69.79	6	11.63			
12 Ago	TCE	241.38	2	120.69	13.87	0.005	0.14
	Error	52.23	6	8.70			
13 Ago	TCE	249.20	2	124.60	8.78	0.02	0.24
	Error	70.93	5	14.19			
14 Ago	TCE	104.06	2	52.03	24.18	0.002	0.46
	Error	10.76	5	2.15			
15 Ago	TCE	234.00	2	117.00	60.68	< 0.001	0.07
	Error	9.64	5	1.93			

**Tabla XXII. Tasa de crecimiento específico (TCE) para especies pertenecientes al género *Ulva*.**

<b>Especie</b>	<b>TCE (%d<sup>-1</sup>)</b>	<b>Referencia</b>	<b>Condiciones</b>
<i>Ulva lactuca</i>	17	Este estudio	Siembra en el mar
<i>Ulva lactuca</i>	9.3	Fujita,1985	Cultivo en laboratorio
<i>Ulva</i> spp	12	Fujita <i>et al.</i> , 1989	Cultivo en tanques al aire libre
<i>Ulva lactuca</i>	7-14	Pedersen y Borum, 1996	Cultivo en laboratorio
<i>Ulva rigida</i>	12-16	Gómez-Pinchetti <i>et al.</i> , 1998	Cultivo en tanques
<i>Ulva rotundata</i>	25	Hernández <i>et al.</i> , 1997	Siembra en el mar
<i>Ulva curvata</i>			
<i>Ulva</i> spp	28-30	Malta <i>et al.</i> , 2002	Siembra en el mar

## REFERENCIAS

- Bakun, A. 1990. Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. *Science*. 247: 198-201 p.
- Bakun, A y S.J. Weeks. 2004. Greenhouse gas buildup, sardines, submarine eruptions and the possibility of abrupt degradation of intense marine upwelling ecosystems. *Ecol. Lett.* 7: 1015-1023 p.
- Bruland, K.W., E.L. Rue y G.J. Smith. 2001. Iron and macronutrients in California coastal upwelling regimes: Implications for diatom blooms. *Limnol. Oceanogr.* 46: 1661-1674 p
- Buckee, G.K., 1994. Determination of total nitrogen in barley, malt and beer by Kjeldahl procedures and the Dumas Combustion Method. *J. Inst. Brewing* 100: 57-64 p.
- Cohen, I y A. Neori. 1991. *Ulva lactuca* biofilters for marine fishpond effluents. *Bot. Mar.* 34: 475-482 p.
- Duke, C.S., R.W. Litaker y J. Ramus. 1989. Effects of temperature, nitrogen supply, and tissue nitrogen on ammonium uptake rates of the chlorophyte seaweeds *Ulva curvata* and *Codium decortatum*. *J. Phycol.* 25(1): 113-120 p.
- Eppley, R., E. Renger y W. Harrison. 1979. Nitrate and phytoplankton production in southern California coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* 24: 495-509 p.
- Filonov, A.E. 2000. Internal tide and tsunami waves in the continental shelf of the Mexican western coast. *Oceanogr. East. Pacific.* 1: 31-45 p.
- Fong, P., R.M. Donohoe y J.B. Zedler. 1994. Nutrient concentration in tissue of the macroalga *Enteromorpha* as a function of nutrient history: an experimental evaluation using field microcosms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 106: 273-281 p.
- Fujita, R.M. 1985. The role of nitrogen status in regulating transient ammonium uptake and nitrogen storage by macroalgae. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 92: 283-301 p.
- Fujita, R.M., P.A. Wheeler y R.L. Edwards. 1989. Assessment of macroalgal nitrogen limitation in a seasonal upwelling region. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 53: 293-303 p.
- Gan, J y R.G. Ingram. 1992. Internal hydraulics, solitons and associated mixing in a stratified sound. *J. Geophys. Res.* 97: 9669-9688 p.

Gaxiola-Castro, G., S. Alvarez Borrego., S. Najera-Martínez, A. Zirino. 2002. Efecto de las Ondas Internas en el fitoplancton del Golfo de California. *Cienc. Mar.* 28(3): 297-309 p.

Gerard, V.A. 1982. Growth and utilization of internal nitrogen reserves by the giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, in a low nitrogen environment. *Mar. Biol.* 66: 27-35 p.

Goericke, R., E. Venrick., T. Koslow., W.J. Sydeman., F.B. Schwing., S. Bograd., W.T. Peterson., R. Emmet., J.R. Lara-Lara., G. Gaxiola-Castro., J. Gómez-Valdez., K.D. Hyrenbach., R.W. Bradley., M.J. Weise., J.T. Harvey; C. Collins y N.C.H. Lo. 2007. The state of the California Current, 2006-2007: regional and local processes dominate. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Investi. Rep.* 45: 27-59 p.

Gómez-Pinchetti, J.L.G., E.C. Fernandez., P.M. Diez y G.G. Reina. 1998. Nitrogen availability influences the biochemical composition and photosynthesis of tank-cultivated *Ulva rigida* (Chlorophyta). *J. Appl. Phycol.* 10: 383–389 p.

González, M.E. 2000. Estructura termohalina de las aguas, corrientes y ondas internas en la costa occidental de México. Tesis Doctoral. Universidad de Colima. 142 pp.

Grimshaw, R. 2001. Internal solitary waves. En: *Environmental Stratified Flows*. R. Grimshaw (ed.). Kluwer Academic, Dordrecht, 1-27 p.

Haines, K.C y P.A. Wheeler. 1978. Ammonium and nitrate uptake rates of the seaweeds *Hypnea musciformis* (Rhodophyta) and *Macrocystis pyrifera* (Phaeophyta). *J. Phycol.* 14: 319-324 p.

Hanisak, M.D. 1979. Nitrogen limitation of *Codium fragile* spp. tomentosoides as determined by tissue analysis. *Mar. Biol.* 50: 333-337 p.

Hanisak, M.D. 1983. The nitrogen relationships of marine macroalgae. En: Carpenter, E.J., D.G. Capone (eds.). *Nitrogen in the marine environment*. Academic Press, New York, 699-730 p.

Hanisak, M.D. 1993. Nitrogen release from decomposing seaweeds: species and temperature effects. *J Appl. Phycol.* 5: 175–181 p.

Harlin, M.M y J.S. Craigie. 1978. Nitrate uptake by *Laminaria longicruris* (Phaeophyceae). *J. Phycol.* 14 (4): 464-467 p.

Harrison, P.J y C.L. Hurd. 2001. Nutrient physiology of seaweeds: application of concepts to aquaculture. *Cah. Biol. Mar.* 41, 71-82 p.

Hayward, T.L., T.R. Baumgartner., D.M. Checkley., R. Durazo., G. Gaxiola-Castro., K.D. Hyrenbach., A.W. Mantyla., M.M. Mullin., T. Murphree., F.B. Schwing., P.E. Smith y M.J. Tegner. 1999. The State of the California Current, 1998-1999: Transition to cool-water conditions. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep. 40: 29-62 p.

Hernández, I., G. Peralta, G., J. Pérez-Lloréns., J.J. Vergara y F.X. Niell. 1997. Biomass and dynamics of growth of *Ulva* species in Palmones River Estuary. J. Phycol. 33: 764-772 p.

Hernández-Carmona, G., D. Robledo y E. Serviere-Zaragosa. 2001. Effect of nutrient availability on *Macrocystis pyrifera* recruitment and survival near its southern limit off Baja California. Bot. Mar. 44: 221- 229 p.

Hernández-de la Torre, B., G. Gaxiola-Castro., S. Alvarez-Borrego., J. Gómez-Valdés y S. Nájera-Martínez. 2003. Interannual variability of new production in the southern region of the California Current. Deep-Sea Res. II 50: 2423-2430 p.

Holloway, P.E. 1991. On the dissipation of internal tides. En: B.B. Parker (ed.). Tidal Hydrodynamics. John Wiley and sons, New York, 449-468 p.

Hurd, C.L. y M.J. Dring. 1991. Desiccation and phosphate uptake by intertidal furoid algae in relation to zonation. Br. Phycol. J. 26 (4): 327-333 p.

Huyer, A. 1983. Coastal upwelling in the California Current system. Prog. Oceanogr. 12: 259-284 p.

Jackson, G. A. 1977. Nutrients and production of giant kelp, *Macrocystis pyrifera*, off southern California. Limnol. Oceanogr. 22: 979-995 p.

Jears, D. 1995. Solitary internal waves in the ocean: A literature review completed as part of the internal wave contribution to Morena. UCES, Marine Science Labs, University of North Wales. Rep. U. 95 pp.

Karlberg, B y G. E. Pacey. 1989. Flow Injection Analysis. A Practical Guide. Elsevier. New York.

Kopczak, C.D. 1994. Variability of nitrate uptake capacity in *Macrocystis pyrifera* (Laminariales, Phaeophyta) with nitrate and light availability. J. Phycol. 30: 573-580 p.

Ladah, L.B. 2003. The shoaling of nutrient-enriched subsurface water as a mechanism to sustain primary productivity of Central Baja California during El Niño winters. J. Mar. Systems. 42: 145-152 p.

Lapointe, B.E. 1987. Phosphorus and nitrogen-limited photosynthesis and growth of *Gracilaria tikvahiae* (Rhodophyceae) in the Florida Keys: An experimental field study. *Mar. Biol.* 93: 561-568 p.

Lapointe, B.E., K.R. Tenore y C.J. Dawfs. 1984. Interactions between light and temperature on the physiological ecology of *Gracilaria tikvahiae* (Gigartinales, Rhodophyta). I. Growth, photosynthesis and respiration. *Mar. Biol.* 80: 161-170 p.

Lapointe, B.E., M.M Littler y D.S. Littler. 1992. Nutrient availability to marine macroalgae in siliciclastic versus carbonate-rich coastal waters. *Estuaries*. 15 (1): 75-82 p.

Lavery, P.S y A.J. McComb. 1991. Macroalgal-sediment nutrient interactions and their importance to macroalgal nutrition in a eutrophic estuary. *Estuar. Coast. Shelf. Sci.* 32, 281-296 p.

Leichter, J.J., H. Stewart y S.L. Miller. 2003. Episodic nutrient transport to Florida coral reefs. *Limnol. Oceanogr.* 48: 1394-1407 p.

Littler, M.M y D.S. Littler. 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. *Am. Nat.* 116: 25-44 p.

Loban, C.S y P.J. Harrison. 1994. *Seaweed Ecology and Physiology*. Cambridge University Press, Cambridge. 366 pp.

MacIntyre, S y R. Jellison. 2001. Nutrient fluxes from upwelling and enhanced turbulence at the top of the pycnocline in Mono Lake, California. *Hydrobiologia*. 466: 13-29 p.

Malta, E.J., J.M. Verschuure y P.H. Nienhuis. 2002. Regulation of spatial and seasonal variation of macroalgal biomass in a brackish eutrophic lake. *Helgol. Mar. Res.* 56: 211-220 p.

Mann, K.H y J.R.N. Lazier. 1996. *Dynamics of Marine Ecosystems: Biological-Physical Interactions in the Oceans*. Blackwell Science. 394 pp.

McGlathery, K.J., M.F. Pedersen y J. Borum. 1996. Changes in intracellular nitrogen pools and feedback controls on nitrogen uptake in *Chaetomorpha linum* (Chlorophyta). *J. Phycol.* 32: 393-401 p.

McPhee-Shaw, E.E., D. Siegel., L. Washburn., M. Brzezinski., J. Jones., A. Leydecker y M. Melack. 2007. Mechanisms for nutrient delivery to the inner shelf: Observations from the Santa Barbara Channel. *Limnol. Oceanogr.* 52(5): 1748-1766 p.

Naldi, M y P.A. Wheeler. 1999. Changes in nitrogen pools in *Ulva fenestrata* (Chlorophyta) and *Gracilaria pacifica* (Rhodophyta) under nitrate and ammonium enrichment. *J. Phycol.* 35: 70-77 p.

Naldi, M y P.A. Wheeler. 2002.  $^{15}\text{N}$  measurements of ammonium and nitrate uptake by *Ulva fenestrata* (Chlorophyta) and *Gracilaria pacifica* (Rhodophyta): comparison of net nutrient disappearance, release of ammonium and nitrate, and  $^{15}\text{N}$  accumulation in algal tissue. *J. Phycol.* 38: 135-144 p.

Neori, A., T. Chopin., M. Troell., A.K. Buschmann., G. Kraemer., C. Halling., M. Shpigel y C. Yarish. 2004. Integrated aquaculture: rationale, evolution and state of the art emphasizing seaweed biofiltration in modern aquaculture. *Aquaculture.* 231: 361-391 p.

Pedersen, M.F. 1994. Transient ammonium uptake in the microalga *Ulva lactuca* (Chlorophyta): Nature, regulation and the consequences for choice of measuring technique. *J. Phycol.* 30: 980-986 p.

Pedersen, M.F y J. Borum. 1996. Nutrient control of algal growth in estuarine waters. Nutrient limitation and the importance of nitrogen requirements and nitrogen storage among phytoplankton and species of macroalgae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 142: 261-272 p.

Pedersen, M.F y J. Borum. 1997. Nutrient control of estuarine macroalgae: growth strategy and the balance between nitrogen requirements and uptake. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 161: 155-163 p.

Peterson, W.T., R. Emmet., R. Goericke., E. Venrick., A.W. Mantyla., S.J. Bograd., F.B. Schwing., R. Hewitt., N.C.H. Lo., W.H. Watson., J. Barlow., M. Lowry., S. Ralston., K.A. Forney., B.E. Lavaniegos-Espejo., W.J. Sydeman., K.D. Hyrenbach., R.W. Bradley., F.P. Chávez., P. Warzybok., K. Hunter., S. Benson., M. Weise., J. Harvey., G. Gaxiola-Castro y R. Durazo-Arvizu. 2006. The state of the California current, 2005-2006: Warm in the north, cold in the south. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 47: 30-74 p.

Phillips J.C y C.L. Hurd. 2004. Kinetics of nitrate, ammonium, and urea uptake by four intertidal seaweeds from New Zealand. *J. Phycol.* 40: 534-545 p.

Pickett, M.H., B. Franklin y F.B. Schwing. 2006. Evaluating upwelling estimates off the west coasts of North and South America. *Fish. Oceanogr.* 15: 256-269 p.

Pineda J. 1991. Predictable upwelling and the shoreward transport of planktonic larvae by internal tidal bores. *Science.* 253:548-551 p.

Plata, L y A. Filonov. 2007. Marea interna en la parte noroeste de la Bahía de Banderas, México. *Cienc. Mar.* 33: 197-215 p.

Raven, P., R. Evert y S. Eichorn. 1991. Biología de las plantas I. Ed. Reverté, S.A. Barcelona.

Rosenberg, G y J. Ramus. 1982. Ecological growth strategies in the seaweeds *Gracilaria foliifera* (Rhodophyceae) and *Ulva* sp. (Chlorophyceae): Photosynthesis and antenna composition. Mar. Ecol. Prog. Ser. 8: 233-241p.

Rosenberg, G y J. Ramus. 1984. Uptake of inorganic nitrogen and seaweed surface area: volume ratios. Aquat. Bot. 19: 65-72 p.

Ryther, J. H., N. Corwin., T.A. DeBusk y L.D. Williams. 1981. Nitrogen uptake and storage by the red alga *Gracilaria tikvahiae* (McLachlan, 1979). Aquaculture. 26: 107-15 p.

Sánchez-Barredo. 2009. Incorporación de nitrato y duración de las reservas de nitrógeno en la macroalga perenne *Eisenia arborea*. Tesis de Maestría. CICESE. 45 pp.

Sandstrom, H y J.A. Elliot. 1984. Internal tide and solitons on the Scotian Shelf: A nutrient pump at work. J. Geophys. Res. 89: 6415-6426 p.

Sfriso, A. 1995. Temporal and spatial responses of growth of *Ulva rigida* C. Ag. to environmental and tissue concentrations of nutrients in the Lagoon of Venice. Bot. Mar. 38 (6): 557-573 p.

Smith, A.J., B.L. Robertson y D.R. du Preez. 1997. Influence of ammonium-N pulse concentrations and frequency, tank condition and nitrogen starvation on growth rate and biochemical composition of *Gracilaria gracilis*. J. Appl. Phycol. 8: 473-8 p.

Steffensen, D.A. 1976. The effect of nutrient enrichment and temperature on the growth in culture of *Ulva lactuca* L. Aquat. Bot. 2: 337-351 p.

Strickland, J.D., L. Solarzano y R.W. Eppley. 1970. The ecology of the plankton off La Jolla, California, in the period April through September, 1967: Part 1. General introduction, hydrography, and chemistry. Scripps Inst. Oceanogr. Bull. 17: 1-22 p.

Taylor, R., R.L. Fletcher y J. Raven. 2001. Preliminary studies on the growth of selected 'green tide' algae in laboratory culture: effects of irradiance, temperature, salinity and nutrients on growth rate. Bot. Mar. 44: 327-336 p.

Tont, S. 1976. The effect of upwelling on solar irradiance near the coast of southern California. J. Geophys. Res. 80: 5031-5034 p.

Valiela, I., J. McClelland., J. Hauxwell., P.J. Behr., D. Hersh y K. Foreman. 1997. Macroalgal blooms in shallow estuaries: controls and ecophysiological and ecosystem consequences. *Limnol. Oceanogr.* 42: 1105-1118 p.

Vergara, J.J., F.X. Niell y M. Torres. 1993. Culture of *Gelidium sesquipedale* (Clem.) Born. et Thur. in a chemostat system. Biomass production and metabolic responses affected by N flow. *J. Appl. Phycol.* 5: 405-415 p.

Viaroli, P., A. Pugnetti y I. Ferrari. 1992. *Ulva rigada* growth and decomposition processes and related effects on nitrogen and phosphorus cycles in a coastal lagoon (Sacca di Goro, Po River Delta). En: Colombo, G., I. Ferrari, I., V.U. Ceccherelli y R. Rosi (Eds.). *Marine Eutrophication and Population Dynamics*. Olsen y Olsen, Fredensborg, Denmark, 77-84 p.

Villares, R., X. Puente y A. Carballeira. 1999. Nitrogen and phosphorus in *Ulva* sp. in the Galician Rias Bajas (northwest Spain): Seasonal fluctuations and influence on growth. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 15 (1-4): 337-341 p.

Witman, J.D., J.J. Leichter., S.J. Genovese y D.A. Brooks. 1993. Pulsed phytoplankton supply to the rocky subtidal zone: influence of internal waves. *Proc. Natl Acac. Sci. USA.* 90: 1686-1690 p.

Wolanski, E y G.L. Pickard. 1983. Upwelling by internal tides and Kelvin waves at the continental shelf break on the Great Barrier Reef. *Aust. J. Mar. Fresh. Res.* 34: 65-80 p.

Zentara, S. y D. Kamykowski. 1977. Latitudinal relationships among temperature and selected plant nutrients along the west coast of North and South America. *J. Mar. Res.* 35: 321-337 p.

Zimmerman, R.C y N.J Kremer. 1984. Episodic nutrient supply to a kelp forest ecosystem in Southern California. *J. Mar. Res.* 42: 591-604 p.

Zimmerman, R. y D. Robertson. 1985. Effects of El Niño on local hydrography and growth of giant kelp *Macrocystis pyrifera*, at Santa Catalina Island, California. *Limnol. Oceanogr.* 30: 1298-1302 p.