

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

Dr. Gilberto Gaxiola Castro

Director del Comité

Dr. Javier Helenes Escamilla

Miembro del Comité

Dra. Elizabeth Orellana Cepeda

Miembro del Comité

Dr. Helmut Maske Rubach

Miembro del Comité

Dr. Asdrubal Martínez Díaz de León

Miembro del Comité

Dr. Helmut Maske Rubach

Jefe del Departamento de
Ecología Marina

Dr. Luis Alberto Delgado Argote

Director de Estudios de Posgrado

Octubre de 2001

CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA
Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE ENSENADA

DIVISIÓN DE OCEANOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA

**ECOFISIOLOGIA DE DINOFLAGELADOS PRODUCTORES
DE MAREAS ROJAS
EN LA BAHIA DE TODOS SANTOS**

TESIS

Que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de **MAESTRO EN CIENCIAS** en **ECOLOGÍA MARINA** presenta:

JOSÉ LUIS PEÑA MANJARREZ

Ensenada, Baja California, México. Octubre de 2001.

RESUMEN de la Tesis de **JOSE LUIS PEÑA MANJARREZ**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de **MAESTRO EN CIENCIAS** en **ECOLOGÍA MARINA**, Ensenada, Baja California, México. Octubre de 2001.

**ECOFISIOLOGIA DE DINOFLAGELADOS PRODUCTORES DE
MAREAS ROJAS EN LA BAHIA DE TODOS SANTOS**

Resumen aprobado por:

Dr. Gilberto Gaxiola Castro
Director de Tesis

Durante invierno de 1999 y la primavera del 2000 se realizaron muestreos mensuales de variables fisicoquímicas y biológicas en la columna de agua y sedimentos para estudiar los eventos de marea roja en la Bahía de Todos Santos. Por primera vez en esta área se determinaron cualitativa y semicuantitativamente las abundancias relativas de quistes de dinoflagelados que forman paredes de dinosporina. Se identificaron 18 especies de quistes de hábitat nerítico templado y templado-frío, correspondientes principalmente a las familias Gonyaulacaceae y Congruentidaceae. La distribución de los quistes está confinada a la franja costera en profundidades menores de 25 m, asociados a sedimentos finos y medios, funcionando como semilleros de los florecimientos recurrentes de primavera y verano. Se identificaron 42 especies de dinoflagelados en su forma planctónica, pertenecientes a las familias Dinophysiaceae, Oxyphysaceae, Gymnodiniaceae, Polikrikaceae, Ceratiaceae, Gonyaulacaceae, Pyrocystaceae, Calciodinellaceae, Protoperidiniaceae y Prorocentraceae, las cuales representan cinco ordenes de la división Pyrrophyta. Lingulodinium polvedrum Stein (Dodge) fue la especie más abundante en los sedimentos y columna de agua de la bahía y es la especie dominante durante los florecimientos de primavera y verano en la bahía. El factor determinante para el inicio de los florecimientos es la temperatura. La irradiancia y los nutrientes nitrogenados contribuyen en la continuación y fase estacionaria de los eventos de marea roja.

Palabras clave: ecofisiología, dinoflagelados, quistes, florecimientos, marea roja,

Bahía Todos Santos.

ABSTRACT of the Thesis of **JOSE LUIS PEÑA MANJARREZ**, presented as partial requeriment to obtain the **MASTER IN SCIENCES** degree in **MARINE ECOLOGY**. Ensenada, Baja California, México. October of 2001.

ECOPHYSIOLOGY OF DINOFLAGELLATES WHICH PRODUCE RED TIDES IN THE TODOS SANTOS BAY

Abstract aprobed by:

Dr. Gilberto Gaxiola Castro
Director de Tesis

From winter of 1999, to spring of 2000 the water column and sediments of Todos Santos Bay were monitored to get information on the physical-chemical and biological variables related to red tide events in the area. Relative abundances of dinoflagellate cysts with dinosporin walls were determined qualitatively and quantitatively for the first time in this area. Eighteen neritic species of dinoflagellate cysts, characteristic of temperate to temperate-cool regions were identified from sediments, mainly from the Gonyaulacaceae, and Congruentidiaceae families. The cysts were concentrated in the coastal zone, at depths less than 25 m, associated with fine sediments. Forty two planktonic dinoflagellate species were identified, belonging to the Dinophysiaceae, Oxyphysaceae, Gymnodiniaceae, Polykrikaceae, Ceratiaceae, Gonyaulacaceae, Pyrocystaceae, Calciodinellaceae, Protoperidiniaceae and Prorocentraceae families, representing five orders of the Pyrrophyta división. In all samples Lingulodinium polyedrum (Stein) Dodge was the more abundant species in the sediments and the water column, and was the dominant species during the spring and summer red tides in the bay. Temperature was the main factor determining the blooms initiation. Irradiance and nitrogenated nutrients contribute to the continuity and the stationary phase of the red tides events.

key words: ecophysiology, dinoflagellates, cyst, blooms, red tides, Todos Santos Bay

CONTENIDO

	Página
I. INTRODUCCIÓN	1
I.1. Objetivos	11
I.2. Hipótesis de trabajo	11
II. MATERIALES Y METODOS	12
II.1. Área de estudio	12
II.2. Procedimientos	17
III. RESULTADOS	26
III.1. Temperatura	26
III.2. Salinidad	29
III.3. Luz	32
III.3.1. Irradiancia	32
III.3.2. Atenuación vertical de la luz	43
III.4. Clorofila <i>a</i>	44
III.5. Nutrientes	45
III.5.1. Nitratos + Nitritos ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$)	45
III.5.2. Amonio (NH_4^+)	48
III.5.3. Fosfatos (PO_4^{3-})	50

III.5.4. Silicatos Si(OH) ₄	51
III.5.5. Nutrientes durante los florecimientos de dinoflagelados	52
III.6 Células vegetativas	56
III.7. Quistes de dinoflagelados	73
IV. DISCUSIÓN	83
V. CONCLUSIONES	98
LITERATURA CITADA	101

LISTA DE FIGURAS

FIGURA .		PÁGINA
1	Localización de las estaciones de muestreo dentro de la Bahía de Todos Santos, durante noviembre de 1999 y enero-junio del 2000. La nomenclatura utilizada para designar las estaciones es: El Sauzal (SZ), Las Rosas (LR), Punta Morro (PM), Marina Coral (MC), Papagayo (PG), Exterior del Puerto (PE), Interior del Puerto (PI), Arroyo el Gallo (AG), Playa Hermosa (PH), Fuerza Aérea (FA), Playa Mona Lisa (ML), Boca del Estero (BE), Punta Banda (PB). Las estaciones C1 y A5 tienen la nomenclatura empleada en el crucero de prospección preliminar realizado en septiembre de 1999 Las estaciones fueron georeferenciadas con un posicionador global por satélite (GPS) y se ubicaron en el mapa utilizando el programa <i>Arc-view</i> , en el Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica y Procesamiento de Imágenes del Departamento de Geología de la División de Ciencias de la Tierra del CICESE.	13
2	Curvas de calibración y ecuaciones de regresión utilizadas para la determinación de nutrientes por medio del autoanalizador.	23
3	Perfiles verticales de temperatura para: El Sauzal (SZ), Las Rosas (LR), Marina Coral (MC), Puerto Interior (PI), Estación C1, Punta Banda (PB) y Estación A5, obtenidos en noviembre de 1999 y mensualmente durante el periodo enero a junio del 2000. La gráfica	

- h muestra la temperatura promedio mensual de la superficie del mar en una área de 10° x10° en la región de la Bahía de Todos Santos para el periodo noviembre de 1999 a diciembre del 2000 (datos obtenidos de la página de NOAA: www.pfeg.noaa.gov/products/GTS). 28
- 4 Perfiles verticales de salinidad para: El Sauzal (SZ), Las Rosas (LR), Marina Coral (MC), Puerto Interior (PI), Estación C1, Punta Banda (PB) y Estación A5, obtenidos en noviembre de 1999 y mensualmente durante el periodo enero a junio del 2000. 31
- 5 Promedios mensuales de horas luz desde la salida hasta la puesta del sol en la región de la Bahía de Todos Santos, en el periodo noviembre de 1999 a octubre del 2000. (datos del Departamento de Aplicaciones Astronómicas del Observatorio Naval de los Estados Unidos – <http://aa.usno.navy.mil/data/docs/EarthSeasons.html>–). 32

FIGURA		PÁGINA
6	Perfiles de irradiancia para la estación Puerto Interior (PI) en noviembre de 1999. 6a) irradiancia PAR. El área sombreada muestra una rápida atenuación vertical de la irradiancia, lo cual posiblemente corresponda al efecto de sombra producido por la embarcación. 6b) irradiancia espectral para las 5 longitudes de onda del perfilador. Se indican la hora y el porcentaje de cobertura por nubes en el momento en que fueron obtenidos los perfiles.	33
7	Perfiles de E_{PAR} ($\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$) y de irradiancia espectral en cinco longitudes de onda del espectro visible (412, 443, 490, 510 y 555 nm) para las estaciones Marina Coral (a y b), Punta Banda (c y d), Puerto Interior (e y f) y El Sauzal (g y h) en enero del 2000. Se indica la hora y el porcentaje de cobertura por nubes en el momento de la medición. El área sombreada en la figura 7a muestra un posible efecto de sombra producido por la embarcación, se descarta la atenuación por células o por nubes.	37
8	Perfiles de E_{PAR} ($\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$) y de irradiancia espectral en cinco longitudes de onda del espectro visible (412, 443, 490, 510 y 555 nm), para las estaciones A5 (a y b); C1 (c y d); Las Rosas (e y f); Punta Banda (g y h) en febrero del 2000. Se indica la hora y el porcentaje de cobertura por nubes en el momento de la medición.	38
9	Perfiles de E_{PAR} ($\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$) y de irradiancia espectral en cinco bandas del espectro visible (nm), para las estaciones C1 (a y b); Punta Banda (c y d); D4 (e y f); Las Rosas (g y h) en marzo del 2000. Se indica la hora y el porcentaje de cobertura por nubes en el momento en que fueron obtenidos los perfiles. El área sombreada en la figura 9g muestra un posible efecto de sombra producido por la embarcación, se descarta la atenuación por células o por nubes.	39
10	Perfiles de E_{PAR} ($\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$) y de irradiancia espectral en cinco bandas del espectro visible (nm), para las estaciones Punta Banda (a y b); Boca del Estero (c y d); Fuerza Aérea (e y f); C1 (g y h) en mayo del 2000. Se indica la hora y el porcentaje de cobertura por nubes en el momento en que fueron obtenidos los perfiles	40
11	Perfiles de E_{PAR} ($\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$) y de irradiancia espectral en cinco bandas del espectro visible (nm), para las estaciones A5 (a y b); Boca del Estero(c y d); C1 (e y f) y Fuerza Aérea (g y h) en junio del 2000. Se indica la hora y el porcentaje de cobertura por nubes en el momento en que fueron obtenidos los perfiles. El área sombreada en la figura 11c muestra un posible efecto de sombra producido por	

la embarcación, se descarta la atenuación por células o por nubes. 41

FIGURA		PÁGINA
12	Perfiles de E_{PAR} ($\mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$) y de irradiancia espectral en cinco bandas del espectro visible (nm), para las estaciones Las Rosas (a y b); Marina Coral (c y d); Punta Morro (e y f) y El Sauzal (g y h) en junio del 2000. Se indica la hora y el porcentaje de cobertura por nubes en el momento de la medición.	42
13	Concentración de clorofila <i>a</i> (mg m^{-3}) en noviembre de 1999 y en el periodo enero-junio del 2000: a) Sauzal, b) Las Rosas, c) Marina Coral, d) Puerto Interior, e) Estación C1, f) Estación A5 y g) Punta Banda. En h) se presenta la concentración de clorofila <i>a</i> , determinada el 20 de junio durante la proliferación de <i>L. polyedrum</i> en las estaciones Punta Morro (PM), Boca del Estero (BE) y Fuerza Aérea (FA). La escala en d) es diferente debido a que en la estación Puerto Interior (PI) en mayo, la concentración de clorofila <i>a</i> fue de 61.7 (mg m^{-3}).	45
14	Variación en la concentración de nutrientes inorgánicos disueltos en el agua de mar superficial en noviembre de 1999 y durante el periodo enero-junio del 2000 para las estaciones; a) Sauzal, b) Las Rosas, c) Marina Coral, d) Puerto Interior, e) Estación C1, f) Estación A5 y g) Punta Banda. para. Los análisis se realizaron con el autoanalizador SKALAR (SANplus SYSTEM II) del I.I.O de la U.A.B.C.	47
15	Correlación entre la concentración de amonio (NH_4) estimado espectrofotométricamente y la determinación con el autoanalizador de nutrientes. Los datos de la gráfica son para todas las profundidades. Para obtener la recta de regresión Los puntos encerrados en círculo (•), fueron considerados como “outliers”.	49
16	Variación en la concentración (μM) de nutrientes inorgánicos disueltos a diferentes profundidades durante los florecimientos de dinoflagelados en abril y mayo-junio del 2000 para algunas estaciones dentro de la Bahía Todos Santos. La figura 16a presenta los valores obtenidos en abril, los números entre paréntesis indican la profundidad del segmento integrado desde la superficie. La figura 16b corresponde a mayo y muestra los valores obtenidos en los segmentos integrados de 0 a 3 m. En la figura 16c se presentan las concentraciones de nutrientes para las muestras de agua superficial obtenidas en junio del 2000. En la figura 16d se grafican los valores de concentración de nutrientes en el mes de junio para las muestras tomadas a 2.0 m en las estaciones C1, LR, MC, A5, BE y FA. En las estaciones restantes se indica la profundidad de la muestra	55

integrada desde la superficie.

FIGURA		PÁGINA
17	Figura 17. Célula vegetativa de <i>Lingulodinium polyedrum</i> . Se indica la tabulación de las placas con el sistema Taylor-Evitt y su equivalente (entre paréntesis) del sistema Kofoidiano.	59
18	Logaritmo de la abundancia de células por litro (log No. cel·l ⁻¹) para las cinco especies de dinoflagelados recurrentes (Lp = <i>L. polyedrum</i> , Pg = <i>Prorocentrum gracile</i> , Pm = <i>Prorocentrum micans</i> , Cf = <i>Ceratium furca</i> , St = <i>Scrippsiella trochoidea</i>) y quistes temporales de <i>L. polyedrum</i> (Q) en la columna de agua, en noviembre de 1999 para el segmento de 0 a 3 m. Se incluyen los conteos de 3 a 6 m para las estaciones Las Rosas (LR) y Punta Banda (PB).	60
19	Logaritmo de la abundancia de células por litro (log No. cel·l ⁻¹) para las cinco especies de dinoflagelados recurrentes (Lp= <i>L. polyedrum</i> , Pg= <i>Prorocentrum gracile</i> , Pm= <i>Prorocentrum micans</i> , Cf= <i>Ceratium furca</i> , St= <i>Scrippsiella trochoidea</i>) y quistes temporales de <i>L. polyedrum</i> (Q) en la columna de agua, en enero y febrero de 2000 para el segmento de 0 a 3m. Para El Sauzal (SZ) y Marina Coral (MC) no se presentan los gráficos ya que el número de células por litro fue menor de 1000.	61
20	Logaritmo de la abundancia de células por litro (log No. cel·l ⁻¹) para las cinco especies de dinoflagelados recurrentes (Lp= <i>L. polyedrum</i> , Pg= <i>Prorocentrum gracile</i> , Pm= <i>Prorocentrum micans</i> , Cf= <i>Ceratium furca</i> , St= <i>Scrippsiella trochoidea</i>) y quistes temporales de <i>L. polyedrum</i> (Q) en la columna de agua de la bahía, en marzo de 2000 para el segmento de 0 a 3 m. También se presentan los segmentos de 0 a 6 m para el Puerto Interior (PI) y el de 0 a 18 m para Punta Banda (PB).	62
21	Logaritmo de la abundancia de células por litro (log No. cel·l ⁻¹) para las cinco especies de dinoflagelados recurrentes (Lp= <i>L. polyedrum</i> , Pg= <i>Prorocentrum gracile</i> , Pm= <i>Prorocentrum micans</i> , Cf= <i>Ceratium furca</i> , St= <i>Scrippsiella trochoidea</i>) y quistes temporales de <i>L. polyedrum</i> (Q) en la columna de agua durante abril del 2000. Las muestras corresponden al segmento integrado de 0 a 3 m. Para la estación C1 se presentan las abundancias en la superficie. Para el Arroyo el Gallo (AG) y Playa Mona Lisa se presentan las muestras integradas de 0 a 9 m. Para Playa Hermosa (PH) se cambió la escala a 10 ⁷ ya que presentó una abundancia de ~ 2'250,000 cel l ⁻¹ .	63

FIGURA		PÁGINA
22	Logaritmo de la abundancia de células por litro ($\log \text{No. cel} \cdot \text{l}^{-1}$) para las cinco especies de dinoflagelados recurrentes (Lp= <i>L. polyedrum</i> , Pg= <i>Prorocentrum gracile</i> , Pm= <i>Prorocentrum micans</i> , Cf= <i>Ceratium furca</i> , St= <i>Scrippsiella trochoidea</i>) y quistes temporales de <i>L. polyedrum</i> (Q) en la columna de agua durante el día 8 de mayo del 2000. Las muestras corresponden al segmento integrado de 0 a 3 m. Para las estaciones Playa Hermosa (PH), Boca del Estero (BE) y A5, se cambió la escala a 10^7 ya que presentaron abundancias de $\sim 9'900,000 \text{ cel l}^{-1}$, $11'000,000 \text{ cel l}^{-1}$ y $4'500,000 \text{ cel l}^{-1}$ respectivamente	64
23	Logaritmo de la abundancia de células por litro ($\log \text{No. cel} \cdot \text{l}^{-1}$) para las cinco especies de dinoflagelados recurrentes (Lp= <i>L. polyedrum</i> , Pg= <i>Prorocentrum gracile</i> , Pm= <i>Prorocentrum micans</i> , Cf= <i>Ceratium furca</i> , St= <i>Scrippsiella trochoidea</i>) y quistes temporales de <i>L. polyedrum</i> (Q) en la superficie del agua durante le mes de junio del 2000. Para la estación Punta banda (PB) se presentan las abundancias en la muestra integrada de 0 a 3 m. En la estación Boca del Estero (BE) se cambió la escala ya que la abundancia de células fue de $\sim 11 \cdot 10^6$ células l ⁻¹ .	65
24	Distribución superficial de células de dinoflagelados durante las proliferaciones de <i>L. polyedrum</i> . En 24a, el inicio de la proliferación el 6 de abril del 2000 a las 10:00 hrs. b) durante mayo y junio, la proliferación cubrió más de la mitad de la bahía y se extendió por la costa hasta Playas de Tijuana. c) Cobertura superficial el 17 de mayo del 2000 a las 12:00 y c) a las 17 hrs. El esfuerzo del viento sobre la superficie del mar concentró las células hacia la costa intensificando el color. Para estimar la cobertura superficial se utilizaron los datos obtenidos con el posicionador por satélite portátil, siguiendo el contorno de la línea de la mancha, posteriormente se ubicaron en un mapa de la bahía utilizando el programa <i>Arc-view</i> en el laboratorio de Sistemas de Información Geográfica y Procesamiento de Imágenes del Departamento de Geología de la División de Ciencias de la Tierra del CICESE. Cada cuadro en la retícula de los mapas representa una área de una milla náutica cuadrada (ca. 3.43 km^2)	67
25	Especies de dinoflagelados abundantes durante el periodo de muestreo. <i>Ceretium furca</i> mostrando los cuernos antapicales claramente divergentes (a,by c). En (c) se distingue una célula de <i>L. polyedrum</i> junto con dos células de <i>C. furca</i> (obtenida en la muestra superficial de la estación Punta Banda, marzo del 2000). Las figuras (d, e y k) muestran a <i>Prorocentrum gracile</i> . En (f) se aprecia a <i>P.</i>	

	<i>micans</i> y <i>P. gracile</i> en una aparente relación mixotrófica. Las figuras (g,h,i y j) muestran a <i>P. micans</i> . Las figuras (l, m y n) corresponden a <i>Scripsiella trochoidea</i> . Las figuras a, b, d, e, g, h, i y l, fueron obtenidas de Fukuyo (2000). Las figuras f, j, k, m y n, corresponden a la muestra de superficie de la estación Las Rosas de junio del 2000.	69
FIGURA		PÁGINA
26	Proliferación de células de <i>L. polyedrum</i> durante los eventos de marea roja en abril, mayo y junio de 2000.	70
27	Diferentes estadios de desarrollo de <i>L. polyedrum</i> en el medio natural desde la etapa planctónica hasta la formación de los quistes temporales y los quistes de resistencia	72
28	Quistes de <i>L. polyedrum</i> encontrados en los sedimentos de la Bahía de Todos Santos. Se distingue la gran variedad de los procesos característicos de esta especie. Todas la fotografías fueron obtenidas con 400x. Las escalas gráficas representan 20 μ M.	76
29	Quistes de resistencia de dinoflagelados en los sedimentos de la Bahía de Todos Santos para las especies <i>Brigantedinium majusculum</i> , <i>Spiniferites bentorii</i> y <i>Operculodinium centrocarpum</i>	77
30	Quistes de resistencia de dinoflagelados en los sedimentos de la Bahía de Todos Santos para las especies <i>Quinquecuspis concreta</i> , <i>Algidasphaeridium minutum</i> , <i>Operculodinium jandunchenei</i> , <i>Selenopemphix nephroides</i> , <i>S. quanta</i> y <i>Polykrikos</i> cf. <i>kofoidii</i> .	78
31	Quistes de resistencia de dinoflagelados en los sedimentos de la Bahía de Todos Santos para las especies <i>Protoperidinium americanum</i> , <i>Polysphaeridium zoharyi</i> , <i>Achomosphaera</i> sp y <i>Ataxodinium choane</i> .	79
32	Quistes de resistencia de dinoflagelados en los sedimentos de la Bahía de Todos Santos para las especies <i>Protoperidinium nudum</i> , <i>Halodinium minor</i> , <i>Lejeunecystasabrina</i> y <i>Votadinium calvum</i> .	80
33	Variación en la concentración total de quistes de celulosa en la columna de agua (0-3 m) y quistes de resistencia en los sedimentos para las siete estaciones de muestreo en el periodo noviembre/99 a junio/00.	81
34	Quistes temporales de celulosa formados por <i>Scripsiella trochoidea</i>	

		15
	y <i>Prorocentrum micans</i> , que presentaron una alta abundancia durante los florecimientos de <i>L. polyedrum</i> .	82
35	Magnitud (m·s ⁻¹) y dirección del viento que incidió sobre la superficie del mar en la Bahía de Todos Santos, en distintos periodos del 2000, obtenidos en registros continuos de 167 horas. a) desde las 00:00 del 12 de febrero hasta las 23:00 del 18 de febrero, b) desde las 00:00 del 25 de marzo hasta las 23:00 del 03 de marzo y c) desde las 00:00 del 01 de abril hasta las 23:00 del 07 de abril (fecha de inicio del primer evento de marea roja). Los datos fueron proporcionados por la estación meteorológica del I. I. O. de la U. A. B. C., ubicada en Punta Morro a 10 m sobre el nivel del mar	88
FIGURA		PÁGINA
36	Magnitud (m·s ⁻¹) y dirección del viento que incidió sobre la superficie del mar en la Bahía de Todos Santos, en distintos periodos del 2000, obtenidos en registros continuos de 167 horas. a) desde las 00:00 del 08 de abril hasta las 23:00 del 14 de abril, b) desde las 00:00 del 01 de mayo hasta las 23:00 del 07 de mayo (fecha de inicio del segundo evento de marea roja) y c) desde las 00:00 del 19 de junio hasta las 23:00 del 25 de junio (fecha de disipación del segundo evento de marea roja). Los datos fueron proporcionados por la estación meteorológica del I. I. O. de la U. A. B. C., ubicada en Punta Morro a 10 m sobre el nivel del mar.	89
37	Gráfico con escala log-log de la concentración de clorofila <i>a</i> (mg · m ⁻³) contra el coeficiente de atenuación para la irradiancia descendente K_d (λ) en el intervalo espectral de 412, 443, 490, 510, 555 y 565 nm, durante las condiciones de marea roja en todas las estaciones dentro de la Bahía de Todos Santos. Se presentan los valores de la regresión (r^2). (en todos los gráficos n = 34).	97

LISTA DE TABLAS

TABLA		PAGINA
I	Especies de dinoflagelados (células vegetativas) observados en la Bahía Todos Santos durante el periodo de noviembre de 1999 a junio del 2000.	56
II	Distribución y abundancia de especies de quistes de dinoflagelados que forman paredes de resistencia y que fueron identificados en los sedimentos superficiales de la Bahía de Todos Santos durante el	

periodo de noviembre de 1999 a junio del 2000.

APÉNDICES

- Apéndice I. Posición de las estaciones de muestreo
114
- Apéndice II. Metodología utilizada para la determinación de los nutrientes.
115
- Apéndice III. Resultados Generales de los muestreos.
116
- Apéndice IV. Estadística Básica aplicada en el análisis de resultados
121

DEDICATORIA

A Luis y Alicia por la vida y sus enseñanzas, con el cariño y amor de siempre.

A Luis Carlos, Arturo, Francisco, Vicente, Alfredo y Ruben, por la infancia compartida y el apoyo que siempre me han demostrado.

A Lulú, Laura Carolina y Luis Armando, por estar conmigo y ser felices.

A Arturo, Gildardo, Porfirio, Mario Ramos (Chalino), Evaristo y Roberto Palacios, por su amistad.

AGRADECI MIENTOS

Al Dr. Gilberto Gaxiola Castro, quien con su característica disponibilidad para el trabajo académico aceptó la dirección de esta tesis. Su visión integral de las interacciones en el mar y su experiencia como investigador se ven reflejados en este trabajo. Gracias por su apoyo, comentarios, observaciones y paciencia.

A los miembros del comité de tesis; Dra. Elizabeth del Carmen Orellana Cepeda, Dr. Javier Helenes Escamilla, Dr. Helmut Maske Rubach y Dr. Asdrúbal Martínez Díaz de León, por su gran disponibilidad durante las revisiones del documento previo, sus comentarios y correcciones han contribuido en la elaboración de un mejor trabajo.

A los profesores del Postgrado en Ecología Marina. En particular aquellos que sin poses, pero con estilo propio, me facilitaron el reencuentro con el maravilloso mundo del conocimiento; Vicente Ferreira Bartrina, Ana María Escofet, Juan Carlos Herguera, Lucila Lares Reyes, Alma Delia Giles, Josué Alvarez Borrego, Gilberto Gaxiola Castro, Helmut Maske Rubach, Elena Solano y Javier Helenes Escamilla.

A mis compañeros y amigos del grupo de ecología 1998-2000. Adriana, Alicia, Ana, Bety, Carmen, Laura, Lorena, Maria, Marisol, Mireya, Alejandro, Benigno, Dantenoc y Emmanuel. A los Productores Primarios; Benigno, Dantenoc, Leticia y Ramón. A los Palinólogos; Aaron, Auxilio, Loira, Rosa (R.F.) y Paty.

Al personal de los departamentos de: a) Diseño gráfico, José María Domínguez Olachea y Francisco Javier Ponce Isguerra, por su apoyo en la edición de los gráficos y figuras; b) Instrumentación electrónica, Carlos Federico Flores Cabrera y Ricardo Solís Aguilar, por su ayuda en la puesta a punto de los equipos electrónicos y manejo del software de los perfiladores; c) Operación de embarcaciones, José María Robles Pacheco, Jorge Humberto Moreno Carrillo, Juan Sidón Pérez, Martín Díaz Lucero y Luis Demetrio Arce Valenzuela, quienes

apoyaron los muestreos mensuales (aun en su cumpleaños). d) Laboratorio de Ecología de Lagunas Costeras, Sila Najera Martínez y Elsa Aguirre, por su apoyo en los métodos y análisis de clorofilas.

Al Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada por ser una institución de excelencia en la investigación.

A mi *alma mater*, la Universidad Autónoma de Baja California, por las facilidades y apoyo en el uso del material y equipo en los laboratorios de Oceanografía Biológica y Química, de la Facultad de Ciencias Marinas.

A la Dirección General de Educación en Ciencia y Tecnología del Mar de la SEP, por el apoyo en la gestión y otorgamiento de los permisos para realizar los estudios de postgrado.

Al Consejo del Sistema Nacional de Educación Tecnológica, por su apoyo con la Beca para estudios de maestría a través del Convenio 98086P.

A Ing. Marco Polo Bernal Yarahuan, Ing. José Alfredo Lizárraga Díaz, y Biol. Eduardo Alfredo Zarza Meza, por los apoyos proporcionados.

Al Océano, porque además de ser el origen de la vida, es motivo de inspiración de quienes queremos conocerlo, entenderlo y algún día formar parte de él. Porque más allá de todas las cosas están los océanos.

ECOFISIOLOGÍA DE DINOFLAGELADOS PRODUCTORES DE MAREAS ROJAS EN LA BAHÍA DE TODOS SANTOS

I. INTRODUCCIÓN

De entre las aproximadamente 5000 especies de microalgas marinas (Sournia *et al.*, 1991) sólo alrededor de 300 se han reportado como productoras de florecimientos masivos y casi la cuarta parte de éstas producen toxinas (GEOHAB, 2001). En general estos eventos se conocen como “Florecimientos Algales Nocivos” (FANs), reconociendo que, un amplio número de organismos esta involucrado, algunas especies tienen efectos tóxicos en bajas densidades, no todos los FANs son producidos por microalgas y no todos ocurren como florecimientos (Hallegraeff, 1995; GEOHAB, 2001).

El impacto de este fenómeno incluye mortalidades masivas de peces (Iwasaki, 1979; Nakamura *et al.*,1996; Tomas,1998; Hallegraeff *et al.*,1998) y moluscos, tanto en el medio natural como en cultivos (Furey *et al.*,1998; Dahl *et al.*,1998; Poletti *et al.*, 1998), intoxicaciones de personas (Gómez-Aguirre y Licea, 1998; Matsuoka *et al.*,1998) y en algunos casos la muerte por el consumo de peces o moluscos contaminados (Orellana *et al.*,1998), alteraciones de la estructura trófica a través de efectos adversos sobre larvas y otros estadios del ciclo de vida de los organismos de importancia comercial (Montoya *et al.*,1998), muerte de mamíferos marinos (Landsberg y Steidinger, 1998) y aves (Work *et al.*,1993).

De acuerdo con Hallegraeff (1993), los florecimientos de algas nocivas (FAN) pueden ser de cuatro tipos:

1. - Florecimiento de especies que producen cambios de coloración en el agua, disminuyendo la visibilidad y eventualmente, bajo condiciones climáticas excepcionales, en zonas poco profundas, puede crecer una población tan densa que ocasionaría reacciones de escape y muerte de peces e invertebrados bentónicos por abatimiento del oxígeno disuelto.
2. - Florecimiento de especies que producen toxinas potentes que se acumulan en la cadena trófica y producen una variedad de enfermedades gastrointestinales y neurológicas en el hombre y otros organismos superiores.
3. - Florecimiento de especies que en la mayoría de las ocasiones, no son tóxicas para el hombre, pero sí nocivas para peces e invertebrados, especialmente en sistemas de cultivo intensivo.
4. - Florecimiento de especies que producen toxinas que son nocivas para el hombre y son transportadas por el aire en forma de aerosol hacia la costa.

La naturaleza de los florecimientos ha cambiado a escala global, pues en décadas anteriores solo algunas regiones costeras eran afectadas de manera dispersa. Actualmente, muchas regiones costeras son afectadas en grandes extensiones geográficas y en algunas ocasiones por más de una especie de microalga. Lo anterior, permite aseverar que los florecimientos han incrementado en espacio, número de especies productoras de toxinas y duración de los eventos alrededor del mundo (Smayda, 1997).

Un ejemplo de esto lo representa *Pyrodinium bahamense* var. *compressum* cuya distribución actual está limitada a aguas tropicales del Atlántico y el Pacífico Occidental y su distribución más sureña es Papua, Nueva Guinea (Matsuoka *et al.*, 1998). Sin embargo,

un estudio paleoceanográfico en sedimentos del Pleistoceno determinó la presencia de quistes de esta especie en Sydney, Australia, que corresponde a una región templada. Esto sugiere que con el efecto invernadero, estas especies podrían ampliar nuevamente su distribución geográfica (McMinn,1989).

Las zonas de surgencia se han considerado como ecosistemas en los que las diatomeas son el principal componente del fitoplancton, mientras que los florecimientos de dinoflagelados son considerados como fenómenos poco comunes y se han estudiado principalmente desde la óptica de análisis de las mareas rojas como un efecto nocivo sobre el sistema (Blasco, 1977; 1978). Sin embargo, estudios realizados en las regiones de surgencias de Perú y Baja California (Blasco, 1971; 1977; 1978) sugieren la posibilidad de que los florecimientos de dinoflagelados sean un componente normal de la productividad del fitoplancton. Además de acuerdo con Margalef (1978), los florecimientos de dinoflagelados constituyen una etapa final de la sucesión fitoplanctónica en latitudes medias.

En la región del Sur de California los reportes de los florecimientos han sido un evento común desde la primera vez que se reportaron en 1746 (Brongersma-Sanders,1957) y su ocurrencia ha sido regular desde por lo menos 1901 (Holmes *et al.*,1967). Las condiciones oceanográficas específicas que promueven el desarrollo de estos florecimientos no son completamente conocidas (Hardy,1993). Sin embargo, se conoce que la composición de las comunidades del fitoplancton está controlada por variables ambientales como luz, temperatura, nutrientes y pastoreo por zooplancton. En zonas templadas estas variables regulan la sucesión de las especies del fitoplancton en un ciclo anual, con un patrón más o

menos predecible, en el cual una de las principales características es el florecimiento de primavera dominado por diatomeas (Glibert *et al.*, 1995). Este florecimiento típicamente representa el máximo de biomasa en el ciclo anual. Hacia finales de primavera, conforme los nutrientes se agotan, ocurre una transición de la comunidad dominada por diatomeas hacia una comunidad dominada por flagelados (Margalef *et al.*, 1979).

Si estos factores son óptimos para las especies del fitoplancton, entonces el rápido crecimiento de una o varias de ellas puede conducir a un florecimiento natural. Además el enriquecimiento por nutrientes debido a las descargas agrícolas, domésticas e industriales pueden favorecer el crecimiento del fitoplancton (Orellana-Cepeda *et al.*, 1993).

El patrón de desarrollo de los florecimientos de dinoflagelados productores de mareas rojas en esta área ha mostrado variaciones muy marcadas. Antes de 1975 la especie dominante durante primavera fue *Prorocentrum micans* (Ehrenberg), mientras que los florecimientos más intensos durante finales de verano y principios de otoño estuvieron asociados con *Lingulodinium polyedrum* (Stein) Dodge (= *Gonyaulax polyedra*) (Sweeney, 1975). Los mecanismos de desarrollo se desconocen pero se postula que causas naturales como condiciones de estratificación, acopladas a disponibilidad de nutrientes por surgencias costeras, favorecen el crecimiento de una población “semilla” presente en el plancton en pequeñas concentraciones, o bien como quistes bentónicos (Gregorio y Pieper, 2000).

Desde 1975 hasta 1994 en la región del Sur de California se tuvo un *hiatus* en los florecimientos de dinoflagelados, excepto por algunos eventos muy localizados en la costa

de Los Ángeles, California, en 1976 y 1977 (Morey-Gaines, 1981). En particular 1976 ha sido considerado como el año en el cual se presentó un cambio brusco en el régimen hidroclimático que se mantuvo por más de veinte años en la región de la Ensenada del Sur de California (Minobe, 1998 y 1999).

Estas condiciones hidroclimáticas tuvieron un cambio abrupto en enero de 1995 cuando después de una intensa precipitación, siguieron vientos Santa Ana y paralelamente se desarrolló un florecimiento intenso a lo largo de toda la costa de la Ensenada del Sur de California, manteniéndose desde enero hasta abril de ese año (Gregorio y Pieper, 2000). Las densidades celulares que se presentaron en La Jolla, California, fueron mayores de dos millones de células por litro (Hayward *et al.*, 1995) encontrándose que *Lingulodinium polyedrum* fue la especie dominante. El florecimiento de *L. polyedrum* fue seguido por el florecimiento del dinoflagelado heterotrófico *Noctiluca scintillans*. Durante este florecimiento excepcional de *L. polyedrum* se midieron concentraciones de clorofila "a" superiores a los $100 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$ (Kahru y Mitchel, 1998).

Uno de los primeros trabajos sobre dinoflagelados en México fue el realizado por Osorio Taffal (1942) quien describió las características taxonómicas de las especies de *Peridinoideos* del Golfo de México y del Pacífico, incluyendo el Golfo de California. Entre los trabajos acerca de los dinoflagelados que forman parte del fitoplancton en la Bahía de Todos Santos, se encuentra el de Hernández-Becerril (1985) quien realizó un estudio taxonómico de la composición específica de dinoflagelados en el Sauzal de Rodríguez, con

énfasis en las formas colectadas con red, determinando 35 taxa principalmente de especies tecadas, destacando el género *Ceratium* con 20 especies identificadas.

Orellana-Cepeda *et al.* (1993) propusieron un modelo conceptual para el desarrollo de los florecimientos de dinoflagelados durante los veranos en la Bahía de Todos Santos. En su propuesta consideran que los vientos del oeste junto con las operaciones de dragado del puerto, son eventos que resuspenden los quistes exponiéndolos a la luz solar, a lo cual sigue una explosión reproductiva o “mancha caliente” que posteriormente es favorecida por la disponibilidad de nutrientes orgánicos e inorgánicos y la temperatura. El evento puede mantenerse por la incidencia de surgencias (producción nueva) y el reciclamiento in situ (producción regenerada) que puede ser directa o indirectamente producido por la actividad bacteriana sobre los desechos antropogénicos. En su modelo hacen énfasis en la influencia de las descargas de aguas residuales y los microcultivos, cuyo aporte de vitaminas favorece la dominancia de organismos mixotróficos, aunado a la capacidad de migración vertical que poseen los dinoflagelados (principales productores de mareas rojas en la región). La disipación sucede cuando la intensidad de los vientos rompe la estratificación y el coeficiente de difusión se incrementa sobrepasando la tasa de reproducción.

De manera general, durante los años en que no se presenta el fenómeno El Niño en la Bahía de Todos Santos, las diatomeas dominan el fitoplancton de primavera, siendo reemplazadas por los dinoflagelados hacia el verano (Orellana-Cepeda *et al.*, 1994). En estos años, llegan a colorear el agua cuando alcanzan concentraciones del orden de $10^6 \text{ cel}\cdot\text{l}^{-1}$, debido a

proliferaciones de manchas mono y biespecíficas de *Gymnodinium splendens* y *Lingulodinium polyedrum*.

López-Ramírez (1998) utilizó métodos químicos (HPLC-RP) y biológicos (bioensayo en ratón) para cuantificar las ficotoxinas en el fitoplancton y en mejillones durante eventos de mareas rojas en cuatro sitios dentro de la Bahía de Todos Santos. Encontró a *L. polyedrum* como la especie más abundante, pero no lo asoció a ninguno de los cinco grupos de toxinas identificados, los cuales durante un ciclo anual no presentaron concentraciones mayores a 30 $\mu\text{g STX eq}\cdot 100\text{ g}^{-1}$ de molusco. Además detectó un evento extraordinario de *Gymnodinium flavum* y *Heterocapsa sp.*

Montiel-Nieves (1998) durante un florecimiento de la diatomea *Thalassiosira subtilis* en la Bahía de Todos Santos, utilizó el tubo muestreador segmentado (TMS) descrito por Sutherland (1992) y modificado por Orellana *et al.* (1999) y comprobó estadísticamente que la información del número de células en muestras integradas de la columna de agua no difiere significativamente de la información proporcionada por cada segmento. Además, concluye que de la muestra integrada se obtiene información necesaria para determinar el o los causantes de una marea roja en un corto plazo, reduciéndose el número de muestras a analizar en una proporción de 6:1.

También con el uso del TMS, Banda-Bermúdez y Orellana-Cepeda (1999) realizaron un monitoreo del fitoplancton en la columna de agua y analizaron la toxicidad de los moluscos

cultivados en Rincón de Ballenas. Identificaron 46 especies de diatomeas, 26 de dinoflagelados, 3 de silicoflagelados y 1 de coccolitofóridos. Entre las especies de dinoflagelados encontradas, cinco de ellas se han reportado como nocivas. Sin embargo, los resultados de toxicidad a través de bioensayos en ratón fueron negativos debido a las bajas densidades de células presentes. Durante el año en que realizaron el estudio (1998) se presentó el fenómeno de El Niño y observaron una sucesión primaveral de diatomeas-dinoflagelados-diatomeas, sin evidenciarse cambios de color en el agua.

En la Bahía de Todos Santos los florecimientos de dinoflagelados no siguen un patrón definido en cuanto a los mecanismos que los inician y las especies que florecen. Se conoce que *L. polyedrum* es la especie recurrente que se manifiesta con mayor intensidad produciendo cambios en la coloración de la superficie del mar en grandes extensiones y permaneciendo por periodos de más de cuarenta días. Sin embargo, hipótesis como las planteadas en este trabajo aún están sin resolver.

Una alternativa para conocer más acerca del desarrollo de los florecimientos, es estudiar el ciclo de vida de las especies que los producen y las condiciones ambientales bajo las cuales su crecimiento es óptimo. Durante su ciclo de vida y como parte de su reproducción sexual, los dinoflagelados pueden producir un hipnocigoto (quiste de reposo). En muchos taxa, este quiste de reposo contiene una pared orgánica de un material similar a la esporopolenina o dinosporina (Fensome *et al.*, 1993a). Los hipnocigotos de paredes delgadas así formados se hunden y acumulan en los sedimentos de fondo, donde pueden permanecer como quistes

viales por lo menos hasta seis años (Cannon, 1993). Esta pared es fosilizable y puede recuperarse en preparaciones palinológicas.

Se estima que aproximadamente el 15% de los dinoflagelados recientes produce quistes de dinosporina (Head, 1996). Así, los quistes nos proporcionan una imagen parcial de la población original de dinoflagelados planctónicos del medio pelágico, reflejando las características físico-químicas del agua de mar en la cual se desarrollaron las células en su estadio fitoplanctónico.

Los dinoflagelados que forman quistes de resistencia han sido estudiados intensamente desde la década de los sesenta con propósitos bioestratigráficos (Stover *et al.*, 1996). Sin embargo, hasta hace poco tiempo los taxa recientes y su significado ecológico habían recibido poca atención. Por ejemplo, a principios de la década de los setenta se conocían menos de una docena de especies modernas (Tappan y Loeblich, 1970), mientras que actualmente se tienen documentadas alrededor de 100 especies en sedimentos recientes del Atlántico Norte (de Vernal *et al.*, 1992). Por otro lado, los experimentos de incubación y fisiología realizados en laboratorio han permitido establecer las relaciones entre los quistes y las tecas, ayudando a demostrar el potencial de los dinoflagelados como indicadores paleoambientales.

En lo referente al estudio de quistes de dinoflagelados en México, los trabajos se han orientado fundamentalmente a los quistes fósiles para las interpretaciones bioestratigráficas y paleoecológicas, (Helenes, 1984, 2000). Sin embargo, existen algunos estudios orientados

a documentar su distribución reciente (Martínez Hernández y Hernández-Campos, 1991). En este trabajo los autores reportan los resultados del análisis de los sedimentos Holocénicos del Golfo de California, identificando 31 morfotipos de quistes de dinoflagelados, concluyendo que la distribución cualitativa y cuantitativa de los quistes obedece a la interacción de los procesos biológicos, sedimentológicos y oceanográficos que operan simultáneamente en el Golfo de California. Estos autores concluyeron que desde el punto de vista ambiental los conjuntos de dinoflagelados encontrados en su estudio representan varios subambientes marinos cuya interpretación bioestratigráfica puede ayudar a explicar el origen y evolución del Golfo y la Península de Baja California.

El estudio de Wall (1967) realizado en núcleos obtenidos del Mar Caribe, detectó cambios cuantitativos a través del Cuaternario, con una disminución en la cantidad de quistes hasta el presente. A pesar de que el desconocimiento de la distribución actual de quistes de dinoflagelados le impidió evaluar paleoecológicamente los cambios cualitativos, asumió que la máxima abundancia de microplancton pudiera estar asociada con un clima tropical.

La elucidación acerca de la distribución espacial y temporal de los quistes de dinoflagelados en los sedimentos de la Bahía de Todos Santos, asociados con sus afinidades biológicas en la fase planctónica, es importante en la ecología de los florecimientos en esta región. Sin embargo, en el área de la Bahía de Todos Santos no se han realizado estudios acerca de la ecología y fisiología del ciclo de vida de los dinoflagelados productores de florecimientos. Por lo anterior, el presente trabajo aporta nuevos conocimientos sobre la ecofisiología de los dinoflagelados en la bahía.

I. 1. Objetivos

- 1.- Identificar los quistes de dinoflagelados presentes en los sedimentos y columna de agua de la Bahía de Todos Santos y su relación con algunas variables ambientales.

- 2.- Determinar la variabilidad espacio-temporal de la abundancia de los dinoflagelados que florecen en la Bahía de Todos Santos, durante el invierno de 1999 - primavera del 2000.

- 3.- Estudiar el efecto de las variables ambientales sobre el desarrollo y permanencia de los florecimientos de dinoflagelados en la Bahía de Todos Santos.

I. 2. Hipótesis de trabajo

Este trabajo se ha formulado con la intención de someter a prueba las siguientes hipótesis:

- 1.- Las especies de dinoflagelados que producen florecimientos en la Bahía de Todos Santos no se encuentran presentes en los sedimentos como quistes de resistencia.

- 2.- Los florecimientos de dinoflagelados en la Bahía de Todos Santos no son monoespecíficos.

- 3.- Las variables ambientales (luz, temperatura y nutrientes) no afectan la concentración de células durante la ocurrencia y permanencia de los florecimientos de dinoflagelados.

II. MATERIALES Y MÉTODOS.

II. 1. Área de estudio.

La Bahía de Todos Santos (Fig.1) está ubicada en el noroeste de la Península de Baja California, México ($31^{\circ} 40'$ y $31^{\circ} 56'$ N; $116^{\circ} 36'$ y $116^{\circ} 50'$ W). Está limitada al norte por Punta San Miguel, al sur por la península de Punta Banda, al este por la ciudad de Ensenada y al oeste por las Islas de Todos los Santos. La superficie aproximada de la bahía es de 116 km^2 , con cerca del 90% del fondo entre 10 y 50 metros de profundidad. El resto forma parte del angosto cañón submarino entre las Islas y Punta Banda, con profundidad máxima de 300 m (Argote *et al.*, 1991). Las isóbatas superiores a 50 m son irregulares y sólo a partir de los 15 m tienden a ser paralelas a la línea de costa, especialmente en el margen este, que está constituido por playas arenosas extendidas.

El sistema de vientos en la bahía es influenciado por las características fisiográficas de la región. Los mecanismos que los generan en el ámbito local como sinóptico, no son homogéneos en toda la bahía. Los vientos en la región de las Islas Todos Santos tienen una componente dominante del noroeste. Durante invierno soplan con la máxima intensidad de 7.5 m s^{-1} . En el inicio de primavera, se relajan hasta un mínimo de 3.3 m s^{-1} , y durante el verano soplan con una intensidad promedio de 5.4 m s^{-1} , que corresponde al doble de la intensidad que en el interior de la bahía (Pavía y Reyes, 1983). Durante otoño e invierno el sistema de brisas en la bahía es interrumpido por vientos cálidos y secos provenientes del sureste conocidos en la región como vientos “Santana”, los cuales tienen una velocidad de

hasta $12 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (Gil *et al.*,1991). Estos vientos cálidos arrastran material terrígeno y lo depositan en la bahía.

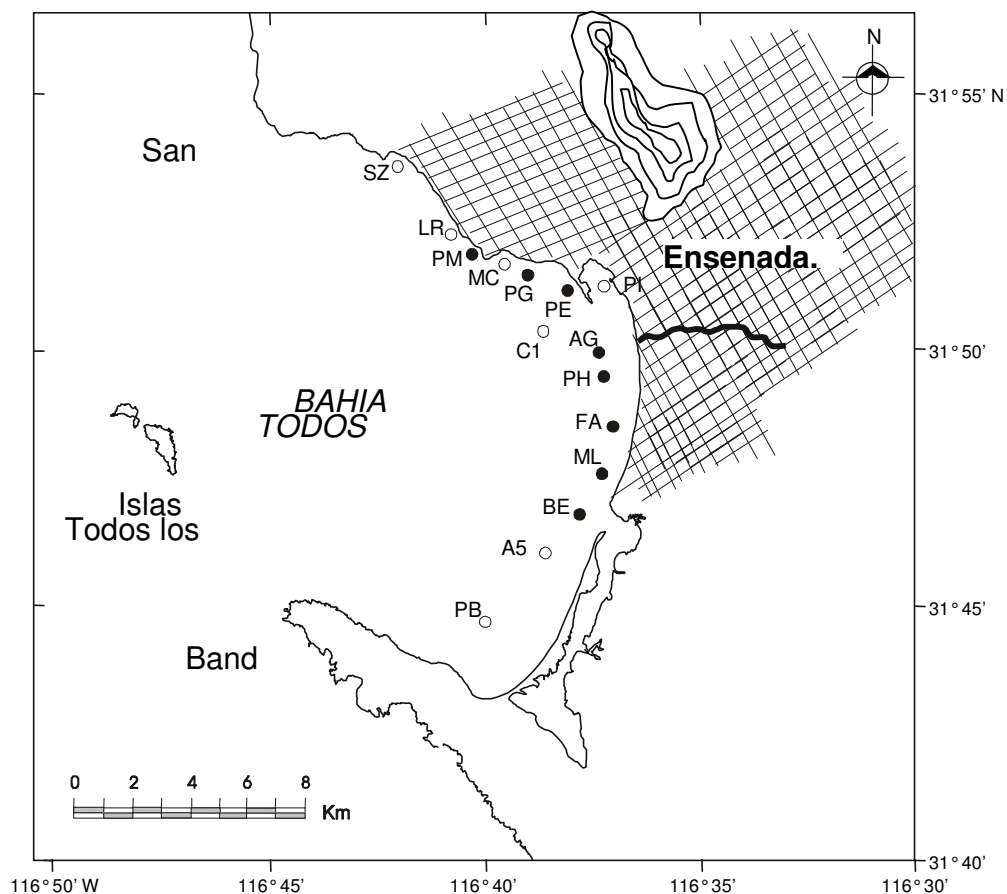


Figura 1. Localización de las estaciones de muestreo en la Bahía de Todos Santos. En las estaciones con círculo blanco (o) se obtuvieron muestras en noviembre de 1999 y en el periodo enero-junio del 2000. En las estaciones con círculo negro (●) se obtuvieron muestras durante los eventos de marea roja que se presentaron en abril y mayo-junio del 2000. La nomenclatura utilizada para designar las estaciones es: El Sauzal (SZ), Las Rosas (LR), Punta Morro (PM), Marina Coral (MC), Papagayo (PG), Exterior del Puerto (PE), Interior del Puerto (PI), Arroyo el Gallo (AG), Playa Hermosa (PH), Fuerza Aérea (FA), Playa Mona Lisa (ML), Boca del Estero (BE), Punta Banda (PB). Las estaciones C1 y A5 tienen la nomenclatura empleada en el crucero de prospección preliminar realizado en septiembre de 1999 (Apéndice 1). Las estaciones fueron georeferenciadas con un posicionador global por satélite (GPS) y se ubicaron en el mapa utilizando el programa *Arctview* en el Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica y Procesamiento de Imágenes del Departamento de Geología de la División de Ciencias de la Tierra del CICESE.

La circulación superficial de la bahía determinada a partir de la distribución horizontal de temperatura y salinidad, presenta corrientes paralelas a la costa fuertemente controladas por el esfuerzo y dirección del viento. Se han reportado velocidades desde 0.1 cm s^{-1} hasta 7.3 cm s^{-1} en el área de las Islas de Todos Santos, y de 0.04 cm s^{-1} a 5.7 cm s^{-1} en el área de Punta Banda (Argote *et al.*, 1991). También se ha reportado que la velocidad promedio de esta corriente es de $15 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ para los meses de marzo a agosto, y de $5 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ para los meses de septiembre a enero (Álvarez-Sánchez *et al.*, 1988).

El patrón residual de transporte sedimentario observado en la bahía indica una convergencia del material hacia la pendiente noroeste del cañón submarino. Sin embargo, la inferencia de esta tendencia no es lo suficientemente clara para la región central. Las trayectorias de transporte muestran una entrada de material por el cañón submarino de Todos Santos, dispersándose en todo el interior de la bahía hacia San Miguel en la zona norte, y hacia la playa municipal, El Ciprés, y el Estero de Punta Banda en la zona sur. Una trayectoria de aparente salida de material sedimentario se presenta paralela a la península de Punta Banda (Barrera-Gaona, 1998).

La salinidad superficial presenta un máximo de 33.7 en verano y un mínimo de 33.3 en invierno (Mancilla-Peraza y Martínez, 1991). En la parte oriental de las islas se ha reportado una temperatura mínima de $11.1 \text{ }^{\circ}\text{C}$ en junio y máxima de $17.4 \text{ }^{\circ}\text{C}$ en noviembre (Granados-Guzmán *et al.*, 1995). La fluctuación de estas variables con la época del año indica que la bahía está influenciada por diferentes cuerpos de agua, con lo cual se generan condiciones hidrológicas distintas, con un posible reflejo en los primeros eslabones de la

trama trófica. Por su ubicación latitudinal el balance de calor en la bahía presenta una ganancia neta en los meses de verano y una pérdida neta en los meses de invierno (Cruz-Colín, 1997).

La columna de agua se encuentra mezclada desde la superficie hasta cerca del fondo durante invierno, con estratificación máxima durante el verano. Gaxiola-Castro y Alvarez-Borrego (1984) reportan la presencia de una columna de agua estratificada desde superficie hasta 80 m en un punto cercano al Sur de las Islas de Todos los Santos.

La influencia de agua subsuperficial dentro de la bahía se origina por el transporte de agua aflorada por los eventos de surgencia (Mancilla Peraza y Martínez, 1991), los cuales se intensifican en primavera y verano (Gómez, 1983). Este aporte de nutrientes a la zona eufótica por afloramientos favorece el crecimiento de las comunidades fitoplanctónicas.

En la zona costera adyacente a la bahía se encuentran la ciudad de Ensenada y El Sauzal de Rodríguez, así como el área ejidal y desarrollo turístico de Punta Banda. Estos asentamientos humanos representan un aporte continuo de aguas residuales domésticas e industriales con alto contenido de materia orgánica, que demanda elevados consumos químico y bioquímico del oxígeno disuelto en el agua de la bahía (Peña-Manjarrez, 1987). Estos aportes afectan directamente a las poblaciones naturales del fitoplancton aumentando la biomasa (Aguirre Buenfil, 1983), así como la abundancia y clorofila del fitoplancton (Giffard Mena, 1997). El impacto ecológico que ocasiona la descarga de materia orgánica al medio marino afectó fuertemente a la biomasa fitoplanctónica (Cl *a*), registrándose

concentraciones mayores de 4 mg m^{-3} en el área de la descarga de la unidad universitaria en Punta Morro (López Ramírez, 1993), hasta altas concentraciones de 6 a 17 mg m^{-3} para la zona costera adyacente a las descargas de las plantas de tratamiento de aguas residuales domésticas (Canino Herrera, 1995).

En condiciones normales, durante el verano la concentración de *Cla* presenta un máximo de 2 mgCla m^{-3} a una profundidad del 25% de penetración de luz, mientras que la producción primaria máxima para esa época del año es $> 6.5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ a un 10% de luz (Gaxiola Castro y Alvarez Borrego, 1984). Lo cual indica que la producción principal del fitoplancton en la columna de agua se realiza preferentemente a intensidades intermedias de luz. Además, dentro de la bahía la producción del fitoplancton depende no sólo de la cantidad de luz que penetra, sino también de la profundidad de la capa de mezcla (Gaxiola Castro, 1984).

En primavera, las diatomeas son el grupo dominante en el agua superficial, mientras que en verano son los dinoflagelados (Orellana Cepeda *et al.*, 1994). Aunque durante verano la mayor abundancia de células del fitoplancton se encuentra en la profundidad del 25% de luz, predominando a esa profundidad el nanoplancton, seguido por las diatomeas y con una baja abundancia de dinoflagelados (Gaxiola Castro y Alvarez Borrego, 1984).

La concentración de nitratos varía desde valores indetectables en superficie hasta valores mayores de $5.8 \text{ } \mu\text{M}$ en la columna de agua en primavera-verano, debido probablemente a los aportes de surgencias costeras (Orellana Cepeda *et al.*, 1994), aunque los aportes antropogénicos pueden contribuir como se ha explicado en párrafos anteriores. Gaxiola

Castro y Alvarez Borrego (1984) reportaron concentraciones de nitratos con un mínimo de 4 μM y un máximo de 24 μM correspondientes al 50% y 1% de penetración de luz respectivamente. Canino-Herrera (1995) reporta que las más altas concentraciones de nitratos se encuentran en la zona costera superficial y que los nitritos no presentan un patrón bien definido, pero se registran concentraciones desde indetectables hasta 0.58 μM . Por su parte el amonio frecuentemente se encuentra en el intervalo de 0-2 μM , pero excepcionalmente se han registrado valores de 5.54 μM asociados a las descargas de aguas residuales domésticas e industriales.

II. 2. Procedimientos

En septiembre 21 al 23 de 1999 durante el crucero oceanográfico semestral de la Facultad de Ciencias Marinas de la Universidad Autónoma de Baja California, se realizó una prospección en la Bahía de Todos Santos a bordo del guardacostas “Mariano Matamoros” de la Armada de México. Se recorrieron cinco transectos, cubriendo un total de 37 estaciones en toda la bahía (Apéndice I). Se recolectaron muestras de sedimento en cada estación para conocer en forma preliminar la presencia y distribución general de quistes de dinoflagelados en esta área.

Este análisis preliminar, indicó siete estaciones siguiendo el contorno de la línea de costa entre El Sauzal y Punta Banda (Fig. 1) para las cuales se realizaron muestreos mensuales en el periodo noviembre de 1999 a junio del 2000 (excepto diciembre de 1999) para recolectar sedimentos y agua de mar. Además, se midieron: temperatura, salinidad, irradiancia,

coeficiente de atenuación vertical de la luz difusa, clorofila *a* y nutrientes inorgánicos disueltos (nitritos+nitratos, amonio, fosfatos y silicatos).

Para la búsqueda e identificación de quistes de dinoflagelados que forman paredes de dinosporina, los sedimentos fueron recolectados con una draga tipo nucleador de caja con capacidad de 3.5 dm³. Los sedimentos se conservaron a 4°C hasta su procesamiento en el laboratorio por la técnica palinológica (Wood *et al.*,1996). Se analizaron aproximadamente 10 gr de sedimento para cada muestra. Después del tratamiento ácido se tamizó para conservar la fracción entre 20 y 125 µm. La porción orgánica de esta fracción fue separada por gradiente de densidad con politungstato de sodio ($\rho=1.8 \text{ g/cm}^3$) como líquido pesado.

Con la fracción así obtenida se prepararon 75 láminas permanentes en gelatina glicerinada. Estas láminas fueron recorridas totalmente con un microscopio de luz transmitida Carl Zeiss 60662 con aumentos de 40X, 63X y 100x. La identificación se realizó utilizando los trabajos de Wall y Dale (1967), Matsuoka (1987), Matsuoka y Fukuyo (1986), Matsuoka *et al.* (1987; 1997), Fensome (1993b), Rochon *et al.* (1999) y Fukuyo (2000). Se contaron todos los quistes presentes en las muestras para calcular las abundancias relativas de cada especie y clasificarlas como raras (<5%), comunes (5-50%) y abundantes (>50%). Se obtuvieron fotografías de quistes de dinoflagelados con una cámara *Panasonic superDynamic WV-CP454* acoplada al microscopio utilizando el programa *Snappy v.3.0* para procesar las imágenes.

Se utilizó un perfilador de irradiancia y de radiancia (*Biospherical Instruments*, modelo PRR-600) con sensores sumergible y de superficie, para obtener lecturas continuas de la irradiancia espectral descendente en seis canales (412, 443, 490, 510, 555 y 665 nm) y siete canales para la radiancia ascendente (412, 443, 490, 510, 555, 665 y 683 nm) y un sensor de la irradiancia escalar para la radiación fotosintéticamente activa (PAR). El perfilador fue sumergido hasta un metro por arriba del fondo en cada estación. La combinación de la velocidad de muestreo (4 s^{-1}) y la velocidad de descenso del perfilador ($\sim 0.5 \text{ m s}^{-1}$) resultó en una densidad de muestreo de aproximadamente ocho mediciones de cada parámetro por metro de profundidad.

Los datos obtenidos por el perfilador fueron transmitidos a 9600 baudios a través del cable hidrográfico de conducción con la ayuda de un microprocesador del sistema hacia el panel de control, posteriormente, fueron transmitidos por medio de una interfase conectada al puerto serial de una computadora portátil, ahí fueron convertidos de binarios a digitales usando el programa del PRR-600. Para atenuar el "ruido" producido en la superficie, todos los datos fueron "filtrados" (promediados de tres en tres) utilizando el programa *Climlab* (Tanco y Berri, 2000) y se graficaron como perfiles continuos con el programa *SigmaPlot*.

Con una sonda sumergible, equipada con sensores de conductividad, temperatura y profundidad (CTD *Seabirds Electronics*, modelo SBE19-03) se realizaron lances verticales en cada estación hasta un metro por arriba del fondo para obtener los perfiles de temperatura, salinidad y profundidad. Este equipo se conectó a una computadora portátil utilizando el programa *TERM19*, el cual permite lecturas continuas de conductividad,

temperatura y presión en tiempo real a una razón de muestreo desde 0.5 segundos hasta 4 minutos, con memoria para almacenar 24 horas de C, T y P. Para este estudio el equipo se programó para obtener dos lecturas por segundo, en tanto que la velocidad para el descenso y recuperación del perfilador fue de $0.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ con lo cual se obtuvo una densidad de muestreo aproximada de cuatro mediciones por metro de profundidad. Los datos fueron transferidos en archivo hexadecimal (*.hex) a una computadora utilizando el programa *SEASAVE* para visualizar los datos. Además se generó un archivo de configuración para procesarlos en el programa *Excell*. Posteriormente los datos fueron filtrados (promediados de tres en tres) con el programa *Climlab* y se graficaron como perfiles continuos con el programa *SigmaPlot*.

Considerando que para agua de mar la profundidad de penetración del disco de Secchi (Z_{SD}) es inversamente proporcional al coeficiente de atenuación vertical para la irradiancia difusa (K_d), se usaron las lecturas del disco de Secchi para estimar el valor promedio del coeficiente de atenuación de luz difusa a partir de la relación: $K_d = 1.44 / Z_{SD}$ (Bustillos y Ayala Rocha, 1986; Kirk, 1994).

En cada estación se recolectaron muestras de agua con el tubo muestreador segmentado (TMS) descrito por Sutherland *et al.* (1992), modificado por Orellana *et al.* (1999) y validado estadísticamente por Montiel Nieves (1998). Dependiendo de la profundidad y las condiciones del mar en la zona de muestreo, se obtuvieron segmentos de 0-3 m, 3-6 m, 6-9 m, 9-12 m y una muestra integrada. Para cada segmento y la muestra integrada se determinaron la concentración de Cl_a , los nutrientes inorgánicos disueltos (nitratos, nitritos,

amonio, fosfatos y silicatos), la composición y abundancia de dinoflagelados en sus formas vegetativas y como quistes de celulosa.

Las muestras para el análisis de *Cla* fueron filtradas a bordo de la embarcación inmediatamente después de obtenidas. La filtración se efectuó a través de filtros GF/F de 25 mm de diámetro con poro de $\sim 0.7 \mu\text{m}$ y se mantuvieron en congelación a $-20 \text{ }^\circ\text{C}$ hasta su análisis. La clorofila *a* del fitoplancton retenida en los filtros se extrajo con acetona al 90% por un periodo de 24 horas a $4 \text{ }^\circ\text{C}$ y en la oscuridad de acuerdo con el método fluorométrico modificado por Venrick y Hayward (1984). Para cuantificarla se utilizó un fluorímetro *Turner Design* (10/005R) calibrado con un extracto puro de *Cla* (C-5753 Sigma). Las lecturas de fluorescencia se corrigieron por testigo y dilución. Los factores de calibración (*fa*) obtenidos fueron los siguientes:

Ventana	Razón (r)	Factor (fa)
Mínima sensibilidad	1.461	0.063013
3.16	1.5556	0.084728
10	1.4118	0.008254
31.6	1.3794	0.0028869

La concentración de *Cla* se calculó utilizando la ecuación de Holm Hansen *et al.* (1965):

$$Cla(\text{mg m}^{-3}) = (\text{LFC} - \text{LFAC}) (fa) (v) (V^{-1}), \text{ donde:}$$

LFC = fluorescencia corregida por testigo y dilución, LFAC = fluorescencia después de acidificar corregida por testigo y dilución, *fa* = factor obtenido en la calibración para cada una de las ventanas, *v* = volumen del extracto de clorofila de cada muestra en mililitros, *V* = volumen de la muestra filtrada en litros, *r* = razón de las lecturas sin acidificar y

acidificadas (LF/LFA) para *Chl a* libre de feopigmentos obtenida en la calibración del fluorímetro.

Para la determinación de los nutrientes se obtuvieron alícuotas de 200 ml del agua de mar filtrada durante la determinación de las clorofilas, estas alícuotas se mantuvieron a temperatura de -20°C hasta el momento del análisis en el laboratorio de Biogeoquímica Marina del Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la Universidad Autónoma de Baja California (IIO-UABC). El equipo utilizado para determinar las concentraciones de cada nutriente, fue un autoanalizador de flujo segmentado *SKALAR* (*SAN^{plus} SYSTEM II*), con cuatro canales para análisis simultáneos de nitratos + nitritos, amonio, fosfatos y silicatos. Los principios químicos en los que se fundamenta el funcionamiento del autoanalizador de nutrientes, se describen en el Apéndice II.

La concentración de los estándares utilizados en la calibración del autoanalizador de nutrientes y los límites de confianza obtenidos para la determinación fueron los que se indican a continuación:

Nutriente	$\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$	NH_4^+	PO_4^{3-}	Si(OH)_4
Límite de sensibilidad	0.1 μM	0.2 μM	0.1 μM	0.1 μM
Estándar utilizado	5 μM	1 μM	1 μM	10 μM

Las ecuaciones y curvas de calibración obtenidas para cada nutriente se presentan en la figura 2.

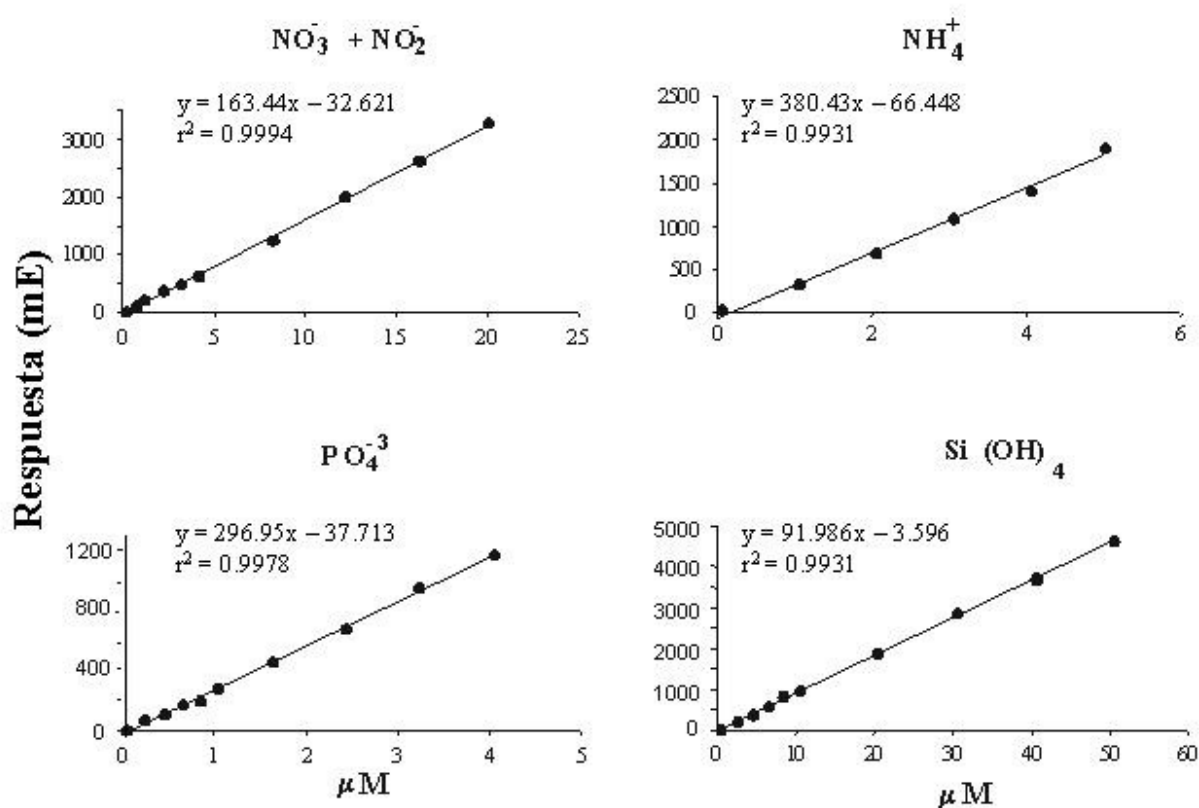


Figura 2. Curvas de calibración y ecuaciones de regresión utilizadas para la determinación de nutrientes por medio del autoanalizador SKALAR. Las unidades en el eje de las ordenadas se expresan como unidades relativas de absorbancia en mE (las lecturas en mE son directamente proporcionadas por el equipo).

La concentración de amonio para las muestras de enero a junio también se determinó (en el laboratorio de Química Analítica de la Facultad de Ciencias Marinas de la Universidad Autónoma de Baja California) por el método espectrofotométrico (Koroleff, 1983) utilizando un espectrofotómetro HACH, modelo DR/4000 U, con celdas de cuarzo de 1 cm. Las muestras se conservaron en frío para su análisis antes de tres horas de concluido el muestreo. Amonio se refiere a la suma de los iones amonio (NH_4^+) y amoniaco (NH_3). El

límite de detección del método fue de aproximadamente 0.05 μM . Para compensar la variación por salinidad, las soluciones estándar de trabajo se diluyeron con agua de mar filtrada. Para obtener buena precisión y exactitud se evitó la contaminación durante la toma de muestra y el procedimiento analítico.

Las muestras para análisis de composición y abundancia del fitoplancton se recolectaron con el tubo muestreador segmentado (TMS). Se colocaron en botellas de plástico oscuro (Nalgene) y fueron fijadas con solución de Lugol-acetato, en la cual el yodo actúa como agente preservador y el ácido acético proporciona un pH adecuado para la conservación de las estructuras de los dinoflagelados (Thronsen, J., 1978). Durante su traslado las muestras se mantuvieron a 4°C y protegidas de la luz solar. Una vez en el laboratorio se colocaron en la oscuridad a temperatura ambiente hasta su análisis.

Para sedimentar las células se utilizaron cámaras de 5, 10 y 50 ml, considerando un tiempo de sedimentación de 3 horas por cada centímetro de altura de la cámara (Margalef 1969). La identificación a nivel género y especie se efectuó con un microscopio binocular *Wild Heerbrugg* M20EB, utilizando los trabajos de Wood (1968), Taylor (1976), Balech (1979), Dodge (1985), Sournia (1986), Orellana Cepeda (1971, 1999 y 2001), Licea *et al.* (1995), Tomas (1997) y Fukuyo (2000). El conteo se realizó por el método de Utermöhl (1958) utilizando un microscopio invertido *Leica* DM IRB, contando por transectos hasta un mínimo de 400 células ó el total de la cámara. El conteo de células en muestras provenientes de los florecimientos de abril, mayo y junio se realizó en un microscopio

Bausch & Lomb modelo Zalplan con sistema de contraste de fases (400X), utilizando cámaras Sedgewich-Rafter de un mililitro de capacidad. Las fotografías de células vegetativas de dinoflagelados fueron obtenidas con una cámara *Sony* acoplada al microscopio *Leica DM IRB*, utilizando el procesador de imágenes *Snappy v. 4.0*.

Con el uso del posicionador global por satélite (GPS) durante los eventos de marea roja se determinó el área de cobertura de la “mancha” dentro de la Bahía de Todos Santos, esto se realizó mediante un registro georeferenciado continuo de la posición en el sitio donde se percibía el cambio en el color de la superficie del mar, siguiendo el contorno de la “mancha”. Con los datos obtenidos se elaboró un mapa de las “manchas” utilizando el programa *Arc-view* en el laboratorio de Sistemas de Información Geográfica y Procesamiento de Imágenes del Departamento de Geología de la División de Ciencias de la Tierra del CICESE.

Estas “manchas” se insertaron en un mapa de la Bahía de Todos Santos construido con la misma escala, posteriormente con el programa *Corel Draw v. 9.0* se realizó la selección de color que representara la mejor aproximación al tono observado durante los eventos de marea roja en la superficie del mar dentro de la Bahía de Todos Santos, finalmente se calculó el área aproximada de la mancha dividiendo la bahía en una cuadrícula de un minuto de longitud por un minuto de latitud, considerando que cada cuadro en la retícula obtenida representa un área de una milla náutica cuadrada (3.429904 km²).

III. RESULTADOS

Los resultados de clorofila *a* (mg m^{-3}), nutrientes (μM), temperatura ($^{\circ}\text{C}$), profundidad del disco de Secchi (m), coeficiente de atenuación vertical de la luz (K_d), concentración de células para las cinco especies de dinoflagelados que presentaron mayor abundancia y quistes de *L. polyedrum* en la columna de agua durante el periodo de muestreo, profundidad a la cual se obtuvo cada muestra en las diferentes estaciones y el día juliano en que se realizó el muestreo se presentan en el Apéndice III.

III. 1. Temperatura

En los perfiles verticales de temperatura, para cada estación de muestreo (Fig. 3), se identifica la variación de las características en la estructura térmica para las diferentes estaciones dentro de la bahía durante el periodo de estudio. Se presentó mayor variabilidad en las estaciones que se encuentran más comunicadas con el exterior de la bahía; con un máximo gradiente vertical (8.0°C) en mayo (Fig. 3f) en la estación Punta Banda. La temperatura superficial mínima se presentó en el invierno con un valor de 13.9°C para la misma estación, mientras que la temperatura superficial máxima se detectó durante el verano en las estaciones que se encuentran protegidas por espigones, con valores de 21.6°C en la Marina Coral (MC) y en el puerto de El Sauzal (SZ) en junio.

En enero la columna de agua presentó valores homogéneos de temperatura, con registros entre 13.9°C (Fig. 3f) y 14.5°C (Fig. 3d) en superficie, con un ligero gradiente vertical y valores en el fondo entre 13.7°C (Fig. 3a) y 14.2°C (Fig. 3d). La temperatura promedio en

superficie para todas las estaciones fue de 14.2 °C, coincidiendo con el valor reportado para la bahía en enero de 1995 por Cruz-Colín (1997).

Durante febrero y marzo la temperatura se incrementó en la bahía alcanzando valores de 16.4 °C en superficie en la estación A5 (Fig. 3g), disminuyendo hasta los 11.0 °C a una profundidad aproximada de 18.0 m en las estaciones mas profundas (Fig. 3f) y a 13.7 °C en las estaciones someras (Fig. 3a). En este periodo se inició la formación de la termoclina estacional que se distingue ligeramente entre los 12 a 15 m de profundidad en la estación C1 (Fig. 3e) y aproximadamente a 10.0 m para Punta Banda (Fig. 3f). En el resto de las estaciones la columna de agua continuó bien mezclada.

En abril la temperatura se incrementó definiendo claramente el inicio de la termoclina a una profundidad de 4.0 a 8.0 m por lo menos en las estaciones en las que logramos obtener el perfil de temperatura, como se muestra en los perfiles de las estaciones C1 y Punta Banda (PB), con valores superficiales de ~17.0°C (Figs. 3e y 3f). En la parte inferior de esta termoclina se registraron temperaturas de 14.0 °C a una profundidad ~12.0 m en C1 y hasta 11.0 °C en PB a una profundidad de 20.0 m.

Durante mayo, la temperatura continuó en ascenso hasta alcanzar valores de 18.0 a 19.0 °C en superficie. Para este mes el gradiente vertical de temperatura fue más acentuado con respecto al mes de abril, presentándose la termoclina estacional entre los 4.0 a 6.0 m con temperaturas de ~16.0 °C a esa profundidad y descendiendo hasta los 11.0 °C en su límite inferior (Figs. 3d, a 3g).

En junio se registraron los máximos de temperatura en este estudio, con valores de 21.6 °C en superficie. Se detectó también la mayor estratificación en la columna de agua y la presencia de una capa de agua caliente entre 2.0 y 3.0 m de profundidad (Fig. 3f), con registros de 20.0 a 21.6 °C. Debajo de esta capa cálida se ubicó la termoclina estacional entre los 5.0 a 7.0 m con temperaturas de 18.0 °C a 19.0 °C en la parte superior, disminuyendo hasta ~12.0 °C en el fondo.

III. 2. Salinidad

Al igual que la temperatura, los valores de salinidad en la bahía también presentaron variación estacional (Fig. 4), aunque los gradientes vertical y estacional fueron de menor magnitud con respecto a los gradientes de temperatura. En la superficie, los valores mínimos con promedio de 33.52 se presentaron durante los meses de enero, febrero y marzo (final de invierno y principio de primavera). Mientras que los valores máximos en la superficie fueron registrados en junio (principios de verano) con promedio de 33.80.

En el agua de fondo se registró un mayor gradiente que en la superficie. Los valores en esta agua de fondo oscilaron desde mínimos de 33.58 en las estaciones someras para el mes de

febrero del 2000 en la estación Puerto Interior (PI –Fig. 4a–) y máximos de 34.23 y 34.30 en las estaciones mas profundas (C1 y PB -Figs. 4e y 4f -) en mayo del 2000.

Durante los meses de invierno (enero y febrero) las concentraciones de salinidad fueron más estables en la columna de agua, coincidiendo con la estabilidad de la temperatura tanto en superficie como en fondo. La homogeneidad de estas variables confirmó la mezcla vertical para ese periodo. En general la salinidad en invierno fue baja, con un valor máximo de 33.93 para el agua de fondo en la estación A5 (Fig. 4g) y mínimo de 33.52 en el agua superficial de la estación MC (Fig. 4c).

Los valores de salinidad en superficie se incrementaron con el aumento de la temperatura, para alcanzar sus máximos en mayo y junio, coincidiendo con las temperaturas máximas registradas en la superficie del agua, lo cual puede producir calentamiento y evaporación, incrementando en consecuencia la salinidad superficial.

La máxima salinidad registrada en el agua de fondo fue de 34.49 en la estación Punta Banda (Fig. 4g), asociada con la temperatura mas baja registrada para el agua de fondo en el mes de mayo para esa estación (Fig. 3f), lo cual sugiere el aporte de agua fría de alta salinidad proveniente del fondo.

III. 3. Luz

III. 3. 1. Irradiancia

Los valores máximos de la irradiancia fotosintéticamente activa (E_{PAR}) que llegó a la superficie del mar en la región de la Bahía de Todos Santos se detectaron en el periodo primavera-verano. En la figura 5, se presenta el promedio mensual de horas luz desde la salida hasta la puesta del sol en la región de la Bahía de Todos Santos para el periodo noviembre de 1999 a octubre del 2000. Ahí se observa que para diciembre (representativo de invierno) se tuvo un promedio de 10.07 horas de luz, mientras que en marzo (representativo de primavera) aumentó a 11.93 horas de luz y el máximo se presentó en junio con duración de 14.11 horas de luz en junio (representativo de verano).

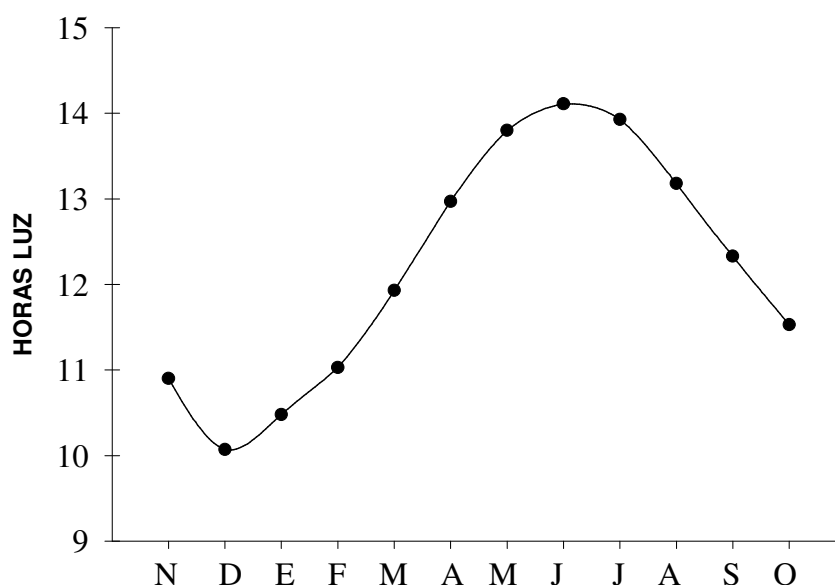


Figura 5. Promedios mensuales de horas luz desde la salida hasta la puesta del sol en la región de la Bahía de Todos Santos, en el periodo noviembre de 1999 a octubre del 2000. (datos del Departamento de Aplicaciones Astronómicas del Observatorio Naval de los Estados Unidos – <http://aa.usno.navy.mil/data/docs/EarthSeasons.html>–).

En general los perfiles de la E_{PAR} obtenidos con el PRR-600 mostraron mucha variación asociada fundamentalmente con la hora del día y la cobertura por nubes. En noviembre, debido a las condiciones del mar y altura del oleaje, solamente se obtuvo el perfil de E_{PAR} para la estación del Puerto Interior (PI), la cual presentó un valor de $1,227.76 \mu E m^{-2} s^{-1}$ a 1.0 m de profundidad (Fig. 6a), con una rápida atenuación de forma que a los 2.0 m de profundidad llegó solo el 60% de la irradiancia superficial. Esta rápida atenuación puede corresponder a un efecto de sombra producido por el movimiento de la embarcación debido a los fuertes vientos, no puede atribuirse a una alta concentración de células ya que los conteos para esa estación fueron normales. Después de los 2.0 m la atenuación fue menor llegando sólo $476.86 \mu E m^{-2} s^{-1}$ (38 %) de la E_{PAR} de superficie a los 6.0 m.

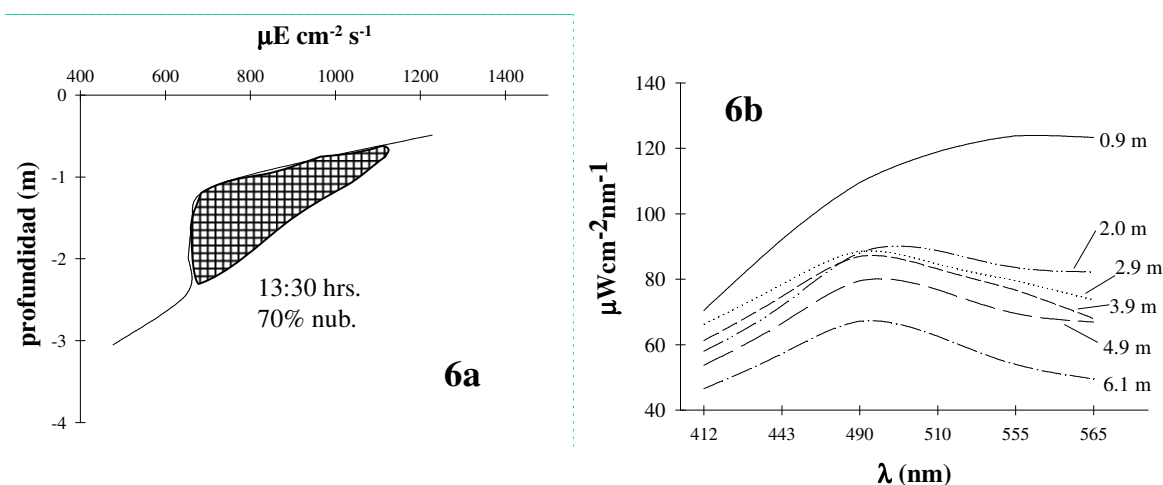


Figura 6. Perfiles de irradiancia para la estación Puerto Interior (PI) en noviembre de 1999. 6a) irradiancia PAR. El área sombreada muestra una rápida atenuación vertical de la irradiancia, lo cual posiblemente corresponda al efecto de sombra producido por la embarcación. 6b) irradiancia espectral para las 5 longitudes de onda del perfilador. Se indican la hora y el porcentaje de cobertura por nubes en el momento en que fueron obtenidos los perfiles.

Para la irradiancia a diferentes longitudes de onda (E_λ), la mayor intensidad cerca de la superficie fue de $123.30 \mu\text{W cm}^{-2} \text{ nm}^{-1}$ a 1.0 m de profundidad para E_{565} , que fue atenuada mas rápidamente que las otras E_λ , llegando el 60 % de E_{565} a 2.0 m (Fig. 6b). La atenuación a profundidades mayores fue menor, por lo que a 6.0 m se recibieron $49.51 \mu\text{W cm}^{-2} \text{ nm}^{-1}$ (~40 %). La atenuación para las otras longitudes de onda (E_{412} , E_{443} , E_{490} , E_{510} y E_{555}) fue menor que la atenuación de E_{565} . La atenuación promedio para estas longitudes de onda fue del 50% de la irradiancia medida en superficie (Fig. 6b).

En enero del 2000 la E_{PAR} en superficie varió entre $155 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ y $1400 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Figs. 7a, 7c, 7e y 7g), dependiendo de la hora del día y la nubosidad. La atenuación de la E_{PAR} fue mayor en los primeros 2.0 m, en donde se atenuó mas del 50 % del valor de superficie. En profundidades mayores de dos metros, la E_{PAR} continuó atenuándose y presentó valores menores del 4% a 18.0 m de profundidad en la estación Punta Banda (Fig. 7c), mientras que en la estación Puerto Interior se atenuó totalmente (Fig. 7e) con valores cercanos a $0.0 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ cerca del fondo.

La irradiancia espectral (E_λ) en enero (Figs. 7b, 7d, 7f, y 7h) presentó valores máximos de $95.0 \mu\text{W cm}^{-2} \text{ nm}^{-1}$ para E_{565} en la estación Marina Coral (MC) y de $18.0 \mu\text{W cm}^{-2} \text{ nm}^{-1}$ en el Puerto Interior (PI). Ambos máximos corresponden nuevamente a la misma longitud de onda (E_{565}), en la que se presentaron los máximos durante el mes de noviembre, presentando un patrón de atenuación similar para las longitudes de onda menores, pero en este caso la E_{565} que llegó al fondo alcanzó valores cercanos a $0.0 \mu\text{W cm}^{-2} \text{ nm}^{-1}$.

Aunque los valores en superficie para la E_{PAR} variaron desde mínimos de $40 \mu E m^{-2} s^{-1}$ en mayo (Fig. 10e) hasta máximos de $1800 \mu E m^{-2} s^{-1}$ en marzo (Fig. 9a), la forma de las curvas de atenuación con respecto a la profundidad fue similar en todos los meses del estudio, presentando forma de curva exponencial inversa.

Esta energía fue rápidamente atenuada en la capa superficial, dependiendo de la turbidez de la columna de agua. El 50% de atenuación de la E_{PAR} se presentó en promedio a los 2.0 m de profundidad para las estaciones más someras y cercanas a la costa, mientras que las zonas más abiertas presentaron atenuación del 50 % a una profundidad promedio de 4.0 m. Los valores mínimos de irradiancia estuvieron siempre cerca de cero en el fondo de cada estación y solamente para Punta Banda en mayo (Fig. 10 a) y PI en enero (Fig. 7e) se atenuó el 100% de la E_{PAR} en la columna de agua.

Los perfiles verticales de la E_{λ} en febrero (Fig. 8) y marzo (Fig. 9) mostraron la misma tendencia que en noviembre (Fig. 6) y enero (Fig. 7), con la máxima intensidad superficial para la E_{565} y una rápida atenuación en las capas superiores. La E_{565} máxima fue de $60 \mu W cm^{-2} nm^{-1}$ para la estación A5 en febrero (Fig. 8b) y de $118 \mu W cm^{-2} nm^{-1}$ para la estación C1 en marzo (Fig. 9b).

En todos los perfiles la menor irradiancia en cualquier profundidad correspondió a E_{412} , con valores de $\sim 70 \mu W cm^{-2} nm^{-1}$ en noviembre para la estación Puerto Interior (PI) a las 13:21 hrs., con 70 % de cobertura por nubes (Fig. 6b), $70 \mu W cm^{-2} nm^{-1}$ en enero y marzo para las

estaciones Marina Coral (Fig. 7b) a las 12:45 hrs., con 5 % de cobertura por nubes y Las Rosas (Fig. 9h) a las 11:00 hrs., con cobertura del 70 % respectivamente y $105.62 \mu\text{W cm}^{-2} \text{ nm}^{-1}$ para la estación Punta Morro en junio a las 13:20 hrs., con 10 % de cobertura por nubes (fig. 12f).

En general, los valores mínimos superficiales para todas las longitudes de onda se registraron en mayo y junio durante los eventos de marea roja. En particular para E_{412} durante el mes de mayo, los valores mínimos se registraron en las estaciones Boca del Estero (Fig. 10d) con valor de $0.91 \mu\text{W cm}^{-2} \text{ nm}^{-1}$ a una profundidad de 2.7 m y Fuerza Aérea (Fig. 10f) con valor de $1.61 \mu\text{W cm}^{-2} \text{ nm}^{-1}$ a una profundidad de 1.5 m. Estas estaciones presentaron las concentraciones más altas de células vegetativas, con valores de $\sim 10 \times 10^6 \text{ cel l}^{-1}$. Los valores máximos de E_{412} para junio correspondieron a las estaciones Fuerza Aérea (Fig. 11h) con valor de $16.92 \mu\text{W cm}^{-2} \text{ nm}^{-1}$ a 1.4 m de profundidad y Punta Morro (Fig. 12f) con valor de $105.62 \mu\text{W cm}^{-2} \text{ nm}^{-1}$ a una profundidad de 1.5 metros.

Durante los eventos de marea roja, los perfiles presentaron una tendencia diferente; la E_{565} presentó menor atenuación en las capas superficiales y un alto porcentaje de la irradiancia a esta longitud de onda penetró a capas inferiores. Por otro lado, las bandas de menor longitud de onda fueron mas rápidamente atenuadas en las primeras capas, llegando a valores de cero para la E_{412} cerca de la superficie y valores de irradiancia muy cercanos a cero para las otras bandas (Figs. 11 y 12).

III. 3. 2. Atenuación vertical de la luz

En las estaciones estudiadas, la profundidad de penetración del disco de Secchi presentó valores extremos entre 0.5 m y 8.0 m, con coeficientes de atenuación vertical de la luz difusa (K_d) entre 2.88 m^{-1} y 0.18 m^{-1} , respectivamente. Estos valores están en estrecha relación con la abundancia de células en la parte superior de la columna de agua.

Los registros más bajos de atenuación vertical de la luz difusa se presentaron en el periodo noviembre-febrero, con penetración del disco de Secchi entre 2.0 m y 8.0 m, para los cuales corresponden valores de K_d de 0.18 y 0.72 m^{-1} respectivamente. Estos valores se presentaron cuando la abundancia de células de dinoflagelados en el segmento de 0.0 m a 3.0 m, también fue bajo y en consecuencia la columna de agua fue más clara.

Por otro lado, la mayor atenuación vertical de la luz difusa correspondió a las más altas abundancias de células de dinoflagelados en las primeras capas de la columna de agua, las cuales se presentaron durante los eventos de marea roja de abril y mayo-junio. Las mediciones más bajas de penetración de la luz en ese periodo fueron de 0.5 m, con un K_d de 2.88 m^{-1} en las estaciones donde las abundancias fueron $\sim 1.0 \times 10^7$ células por litro. La penetración de la irradiancia aumentó ligeramente a 0.9 m con un K_d de 1.60 m^{-1} cuando la abundancia disminuyó a valores entre 5×10^6 y 7×10^6 células por litro.

En general las estaciones más costeras presentaron mayor atenuación vertical de la luz difusa con respecto a las estaciones más alejadas de la costa, sin considerar la hora del día en las determinaciones (Apéndice III).

III. 4. Clorofila *a*

La concentración superficial de clorofila *a* presentó gran variación en espacio y tiempo dentro de la bahía para el periodo de estudio (Fig.13). En los meses de noviembre a marzo no se presentaron proliferaciones de dinoflagelados y la concentración de clorofila *a* se registró en el intervalo entre 0.95 mg m^{-3} y 9.68 mg m^{-3} , con promedio de 3.91 mg m^{-3} . Para ese periodo, las estaciones Marina Coral, Puerto Interior y Punta Banda registraron concentraciones de clorofila *a* cercanos a 10 mg m^{-3} (Figs. 13c, 13d y 13g), mientras que el resto de las estaciones presentaron valores menores de 5 mg m^{-3} . Esta característica fue diferente para los meses de enero a marzo, cuando en todas las estaciones la concentración de clorofila *a* fue menor de 5 mg m^{-3} .

En contraste, cuando se presentaron las proliferaciones de dinoflagelados en abril y mayo-junio, la concentración de clorofila *a* en la superficie fue mayor con valores en el intervalo entre 1.01 mg m^{-3} y 61.76 mg m^{-3} , con promedio de 13.99 mg m^{-3} para todas las estaciones donde se realizó el muestreo.

Por otro lado, las concentraciones de este pigmento fotosintético aumentaron en el primer florecimiento registrado en abril, alcanzando valores máximos de 22.78 mg m^{-3} en la estación Puerto Interior (Fig. 13d). En el florecimiento de mayo las concentraciones fueron aun mayores, llegando a valores de 45.50 mg m^{-3} y de 61.76 mg m^{-3} en la misma estación PI. En junio, las máximas concentraciones de clorofila *a* fueron de 25.57 mg m^{-3} y 39.04 mg m^{-3} en las estaciones BE y FA respectivamente (Fig. 13h).

III. 5. Nutrientes

III. 5. 1. Nitratos + Nitritos ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$)

La concentración de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ presentó alta variabilidad en todas las estaciones, sin embargo es posible resaltar dos tendencias generales. La primera es que las estaciones protegidas por estructuras como espigones y rompeolas (SZ, MC y PI) presentaron concentraciones mínimas en el mes de noviembre con valores de 1.64 μM , 1.12 μM y 1.54 μM de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ respectivamente. En enero y febrero la concentración de estos nutrientes aumentó hasta 4.71 μM y 3.68 μM en las estaciones SZ y MC. En marzo presentaron un nuevo descenso y la concentración fue casi constante hasta junio con promedio de 1.30 μM , excepto en la estación SZ que en junio alcanzó una concentración máxima de 9.47 μM (Figs. 14a y 14c). La estación PI presentó mayor variación con dos incrementos bien definidos, el primero en enero alcanzando 4.59 μM y el segundo en marzo con 4.08 μM , después se mantuvo constante con promedio de 0.78 μM , para aumentar ligeramente en junio a 1.01 μM (Fig.14d).

La segunda de estas tendencias se encontró en las estaciones más comunicadas con el exterior de bahía (Las Rosas, Estación C1, Estación A5 y Punta Banda), en ellas se presentaron valores entre 1.54 μM y 1.85 μM en noviembre (Figs. 14b, e, f y g). En fechas posteriores se distingue una disminución en las estaciones C1 y PB, con valores mínimos de (1.06 μM y 0.70 μM) en febrero. Mientras que las estaciones LR y A5 presentaron un aumento en enero.

Además de las variaciones particulares de cada estación, en general se presentaron dos pulsos de altas concentraciones de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$, uno en abril y otro en junio. Los valores máximos se midieron en junio con concentraciones de $9.47 \mu\text{M}$ y $6.47 \mu\text{M}$ en las estaciones Sauzal (SZ) y Punta Banda (PB).

III. 5. 2. Amonio (NH_4^+)

La concentración promedio de amonio determinado con el autoanalizador fue de $1.85 \mu\text{M}$, mientras que para el amonio estimado espectrofotométricamente (Koroleff, 1983) el promedio fue de $1.22 \mu\text{M}$. La determinación de amonio con el autoanalizador mostró una alta correlación con el método espectrofotométrico ($r = 0.8399$, $r^2 = 0.7055$, con $\alpha = 0.05$) para valores de concentración en el intervalo de $0.2 \mu\text{M}$ a $12.0 \mu\text{M}$ (Fig. 15).

Los valores de concentración de amonio que aquí se reportan corresponden a los obtenidos con el autoanalizador. Estos fueron 29% más altos que los obtenidos por el método espectrofotométrico, lo cual posiblemente se debió al tiempo de almacenamiento de las muestras. Sin embargo, ambos métodos no presentaron diferencias significativas en sus medias ($p > 0.05$).

La concentración de amonio presentó una variación similar a los $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$, pero con valores en el intervalo de $0.31 \mu\text{M}$ a $4.73 \mu\text{M}$. Sin embargo fuera de este intervalo se presentaron dos valores extremos, el primero de $12.64 \mu\text{M}$ en junio para la estación Boca del Estero (BE), el cual podemos considerar como anormal a pesar de haber coincidido con una alta abundancia de células de dinoflagelados ($\sim 9320 \cdot 10^3$ células l^{-1}). El segundo en la

estación Puerto Interior (PI) en enero del 2000 con $9.76 \mu\text{M}$ de amonio, mientras que la concentración de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ para esa misma estación fue de $4.59 \mu\text{M}$ (Fig. 14d).

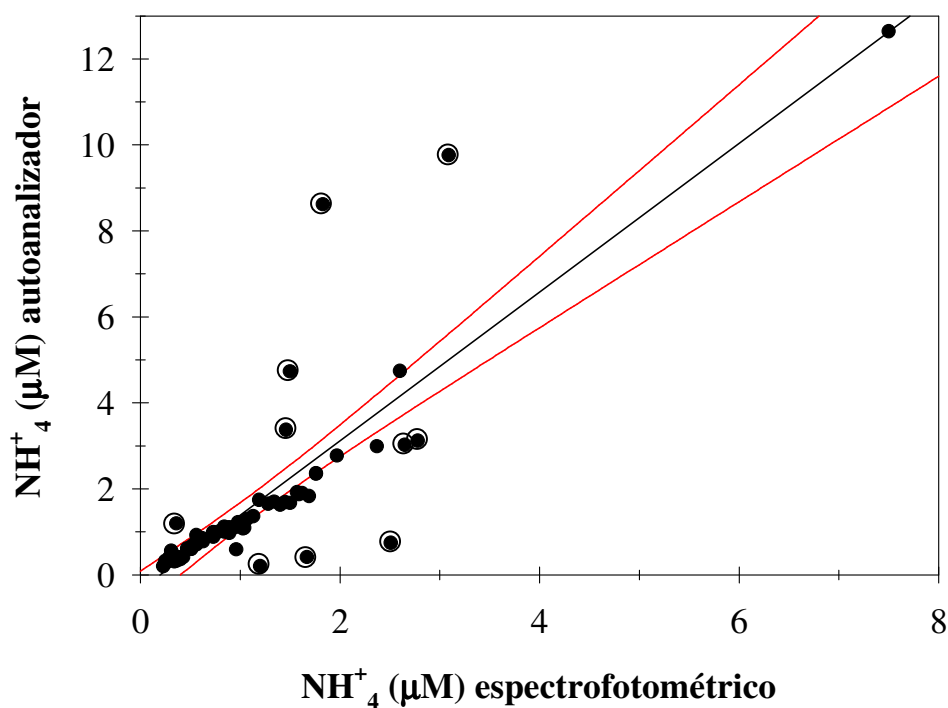


Figura 15. Correlación entre la concentración de amonio (NH_4^+) estimado espectrofotométricamente y la determinación con el autoanalizador de nutrientes. Los datos de la gráfica son para todas las profundidades. Para obtener la recta de regresión Los puntos encerrados en círculo (\odot), fueron considerados como “outlayers”.

En las áreas protegidas la concentración de amonio fue más alta que en el resto de las estaciones que tienen mayor comunicación con el exterior de la bahía, excepto en la estación C1, que sin estar asociado a una alta abundancia de células de dinoflagelados en febrero presentó un valor extremo de $8.62 \mu\text{M}$ (Fig. 14e).

III. 5. 3. Fosfato (PO_4^{3-})

Las concentraciones de fosfatos inorgánicos disueltos (PO_4^{3-}) en el agua superficial de la bahía fueron más bajas que las concentraciones de los otros nutrientes (Fig. 14). En el periodo de este estudio, se registró un promedio de $0.67 \mu\text{M}$ con valores en el intervalo entre $0.28 \mu\text{M}$ y $1.52 \mu\text{M}$. De forma general, puede observarse que la concentración de este nutriente no presentó variaciones muy acentuadas y se mantuvo en valores menores de $1.0 \mu\text{M}$, excepto un solo valor de $1.52 \mu\text{M}$ que fue la concentración máxima registrada para la estación Sauzal (SZ) durante febrero (Fig. 14a).

En marzo se presentaron los valores mínimos superficiales en todas las estaciones con concentraciones entre $0.36 \mu\text{M}$ y $0.89 \mu\text{M}$, sin encontrarse alguna asociación con la temperatura o la salinidad. Sin embargo, para la muestra integrada de la estación Punta Banda (PB) en el segmento de $0.0 - 18.0 \text{ m}$, se registró el valor más alto con una concentración de $1.19 \mu\text{M}$ (Fig. 14f), asociado a una disminución de la temperatura subsuperficial ($11.6 \text{ }^\circ\text{C}$) y un aumento de la salinidad (33.9) a esa profundidad lo cual sugiere un aporte de agua subsuperficial en ese periodo.

A pesar de que las variaciones en la concentración son pequeñas con el cambio de estación, pueden percibirse dos aumentos en todas las estaciones. El primero en abril cuando se alcanzaron valores de $1.19 \mu\text{M}$ y el segundo en junio con valores máximos de $1.45 \mu\text{M}$ en superficie para la estación BE (Fig. 16c).

III. 5. 4. Silicatos Si (OH)₄

Las concentraciones de silicatos Si (OH)₄ presentaron la mayor variación estacional que el resto de los nutrientes. En general las concentraciones más bajas se registraron en noviembre, pero aumentaron durante el invierno para alcanzar valores máximos en enero y febrero. Durante marzo y abril en el inicio de primavera presentaron un descenso muy marcado pero un nuevo incremento se presentó en junio a principios del verano (Fig. 14).

En el periodo de muestreo para todas las estaciones la concentración de silicatos fue más elevada que la concentración de otros nutrientes, en promedio fue 4.7 veces mayor que la concentración de nitratos + nitritos (NO₃⁻ + NO₂⁻), 7.1 veces mayor que la concentración de amonio NH₄⁺ y 13 veces mayor que la concentración de los fosfatos (PO₄³⁻). La concentración de silicatos presentó valores en el intervalo de 1.12 μM a 17.62 μM, con un promedio de 8.71 μM. En general las concentraciones más altas de silicatos fueron registradas en las estaciones donde las abundancias de células de dinoflagelados también fueron altas.

La variabilidad de los silicatos en las estaciones protegidas por estructuras y espigones no mostró diferencias con respecto a las estaciones que se encuentran más comunicadas con el exterior de la bahía. Los valores extremos se registraron en marzo y junio para las estaciones LR (12.92 μM y 13.02 μM) y A5 (9.17 μM y 11.15 μM) (Figs. 14b y 14f), mientras que para la estación PI el valor extremo fue de 13.45 μM en enero (Fig. 14d).

Al igual que los otros nutrientes, los silicatos presentaron mayores concentraciones en las muestras integradas y en segmentos subsuperficiales.

III. 5. 5. Nutrientes durante los florecimientos de dinoflagelados.

Las concentraciones de nutrientes en las estaciones donde se presentaron florecimientos de dinoflagelados no mostraron una tendencia clara en su variabilidad. En abril los $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ y los silicatos presentaron concentraciones de $13.28 \mu\text{M}$ y $13.63 \mu\text{M}$ respectivamente en el segmento integrado de 0-18 m en la estación PB (Fig. 16a), donde la abundancia de células de dinoflagelados fue de $0.71 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$. Por otro lado, en las estaciones donde se presentaron las mayores abundancias de células durante el florecimiento, la concentración de silicatos se mantuvo alta mientras que los $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ presentaron concentraciones menores, desde $0.40 \mu\text{M}$ en la estación Arroyo El Gallo (AG) para el segmento 0-3 m, hasta $2.3 \mu\text{M}$ en la estación ML en el segmento de 0-3 m (Fig. 16a). Esto sugiere el consumo de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ por parte de los dinoflagelados, permaneciendo los silicatos aparentemente sin ser consumidos.

El amonio y los fosfatos presentaron concentraciones de $0.41 \mu\text{M}$ y $1.19 \mu\text{M}$ respectivamente en la estación PB en el segmento de 0-18 m. Estos valores estuvieron asociados a una baja abundancia de células de dinoflagelados ($\sim 0.71 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$). Cuando la abundancia de células de dinoflagelados fue mayor, por ejemplo en la estación PG en el segmento 0-3 m ($\sim 172 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$), aumentó la concentración de amonio ($1.16 \mu\text{M}$) y los fosfatos disminuyeron ($0.42 \mu\text{M}$) (Fig.16a).

En mayo para la estación PM la abundancia de células de dinoflagelados en el segmento de 0-3 m, fue de $\sim 5.88 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ y las concentraciones de nutrientes presentaron valores de; $0.1 \mu\text{M}$ ($\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$), $0.40 \mu\text{M}$ (NH_4^+), $0.63 \mu\text{M}$ (PO_4^{3-}) y $10.34 \mu\text{M}$ [$\text{Si}(\text{OH})_4$] (Fig. 16b). En las otras estaciones para los segmentos de 0-3 m la concentración de [$\text{Si}(\text{OH})_4$] fue menor, mientras que las formas nitrogenadas y los fosfatos presentaron concentraciones mayores, coincidiendo con un aumento en la abundancia de células de dinoflagelados. En general, para este mes las concentraciones de NH_4^+ fueron mayores cuando $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ disminuyeron su concentración y se encontraron asociados a una abundancia relativamente alta de células de dinoflagelados.

Para el mes de junio, en la superficie se presentaron las mayores abundancias de células de dinoflagelados, aparentemente sin un patrón general en la variabilidad de la concentración de nutrientes (Fig. 16c). Excepto en la estación Boca del Estero (BE) donde se presentó la mayor abundancia de células ($\sim 9320 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$) asociada a una concentración de amonio de $12.64 \mu\text{M}$. Los [$\text{Si}(\text{OH})_4$] en esta misma estación presentaron un valor de $14.38 \mu\text{M}$. En ambos casos las concentraciones de estos nutrientes fueron las más altas encontradas durante todo el periodo de estudio. Las concentraciones de $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ y PO_4^{3-} también fueron altas con valores de $3.44 \mu\text{M}$ y $1.45 \mu\text{M}$ respectivamente, lo cual hace suponer que en esa estación existían las condiciones para el crecimiento poblacional de los dinoflagelados sin limitación por nutrientes.

Por otro lado, en la estación SZ se presentó un comportamiento inverso al anterior con una abundancia de células de dinoflagelados de $\sim 5.3 \cdot 10^3$ cel l^{-1} . Las concentraciones de nutrientes fueron de: $9.47 \mu M$ ($NO_3^- + NO_2^-$), $1.22 \mu M$ (NH_4^+), $0.85 \mu M$ (PO_4^{3-}) y $12.42 \mu M$ [$Si(OH)_4$]. El resto de las estaciones no presentaron un comportamiento definido y si una gran variabilidad en las concentraciones de nutrientes y en la abundancia de células de dinoflagelados asociada.

En la figura 16d se muestra la variabilidad de los nutrientes durante el florecimiento de dinoflagelados de junio en diferentes profundidades de los segmentos de la columna de agua y para 2.0 m. La concentración de $Si(OH)_4$ se mantuvo alta excepto en la estación MC donde presentaron un valor de $0.91 \mu M$. Al igual que los $Si(OH)_4$, los otros nutrientes fueron bajos $0.55 \mu M$ ($NO_3^- + NO_2^-$), $0.60 \mu M$ (NH_4^+), $0.85 \mu M$ (PO_4^{3-}). Los segmentos de mayor profundidad: A5 (0-9 m), PB (0-18 m) y FA (0-18 m) presentaron abundancias de dinoflagelados del orden de 10^5 células l^{-1} y las concentraciones de nutrientes fueron mayores que en las muestras de 2.0 m donde los conteos de dinoflagelados fueron del orden de 10^6 células l^{-1} .

III. 6. Células vegetativas

Se identificaron 42 especies de dinoflagelados (células vegetativas) pertenecientes a las familias *Dinophysiaceae* (4spp.), *Oxyphysaceae* (1sp.), *Gymnodiniaceae* (5spp.), *Polikrikaceae* (2spp.), *Ceratiaceae* (7spp.), *Gonyaulacaceae* (4spp.), *Pyrocystaceae* (1sp.), *Calciodinellaceae* (1sp.), *Protoperidiniaceae* (15spp.) y *Prorocentraceae* (2spp.), las cuales representan cinco ordenes de la división Pyrrophyta (Tabla I).

Tabla I. Especies de dinoflagelados (células vegetativas) observados en la Bahía Todos Santos durante el periodo de noviembre de 1999 a junio del 2000.

DINOPHYSIALES (Lindemann)

Dinophysiaceae Stein

Dinophysis Ehrenberg

D. acuminata Claparède et Lachmann

D. caudata Saville-Kent

D. fortii Pavillard

D. tripos Gourret

Oxyphysaceae Sournia

Oxyphysis Kofoid

O. oxytoxoides Kofoid

GONYAULACALES (F. J. R. Taylor)

Ceratiaceae Lindemann

Ceratium Schrank

C. dens Ostenfeld et Schmidt

C. falcatum (Kofoid) Jörgensen

C. furca (Ehrenberg) Claparède et Lachmann

C. fusus (Ehrenberg) Dujardin

C. lineatum (Ehrenberg) Cleve

C. pentagonum (Gourret) Jörgensen

C. tripos (O. F. Müller) Nitzsch

Gonyaulacaceae (Lindemann)

Gonyaulax (Diesing)

G. grindleyi (Reinecke)

G. spinifera (Claparède et Lachman) Diesing

G. verior Sournia

Lingulodinium

L. polyedrum (Stein) Dodge

Pyrocystaceae Schütt

Pyrocystis (Murray)

P. lunula Schütt

GYMNODINIALES (Lemmermann)

Gymnodiniaceae Lankester

Amphidinium Claparède et Lachmann

Amphidinium sp.

Cochlodinium Schütt

C. polykrikoides Margalef

Gymnodinium Stein

G. sanguineum Hirasaka

Gyrodinium Kofoid et Swezy

G. lachryma (Meunier) Kofoid et Swezy

G. spirale (Bergh) Kofoid et Swezy

Polykrikaceae Kofoid et Swezy

Pheopolykrikos (Chatton) emend. Matsuoka et Fukuyo

P. hartmannii (Zimmerman) Matsuoka et Fukuyo

Polykrikos Bütschli

P. schwartzii Bütschli

PERIDINIALES (Haeckel)

Calciodinellaceae F. J. R. Taylor

Scrippsiella Balech ex Loeblich III

S. trochoidea (Stein) Loeblich III

Protopteridiniaceae F. J. R. Taylor

Protopteridium Bergh

P. claudicans (Paulsen) Balech

P. conicum (Gran) Balech

P. crassipes (Kofoid) Balech

P. depressum (Bailey) Balech

P. divergens (Ehrenberg) Balech

P. leonis (Pavillard) Balech

P. oblongum (Aurivillius) Parke et Dodge

P. oceanicum (Vanhöffen) Balech

P. pallidum (Ostenfeld) Balech

P. pentagonum (Gran) Balech

P. subinerme (Paulsen) Loeblich III

P. sp. cf. P. angusticollis Abé

P. sp. cf. P. pacificum Kofoid et Michener

P. sp. cf. P. spinulosum Schiller

P. sp. cf. P. minutum (Kofoid) Loeblich III

PROROCENTRALES (Lemmermann)

Prorocentraceae Stein

Prorocentrum Ehrenberg

P. gracile Schütt

P. micans Ehrenberg

En los conteos celulares de dinoflagelados se encontró que la especie más abundante en espacio y tiempo fue *L. polyedrum* (Fig.17). Las densidades celulares de esta especie en todas las estaciones variaron entre 10^3 cel l^{-1} y 10^5 cel l^{-1} (excepto en el Sauzal donde el valor fue menor de 10^3 cel l^{-1}) durante noviembre de 1999 (Fig. 18), enero, febrero (excepto en Las Rosas y Puerto Interior) (Fig. 19) y marzo del 2000 (Fig. 20). Los máximos valores en densidad celular aumentaron hasta $2.2 \cdot 10^6$ cel l^{-1} durante los primeros días de abril del 2000 (4 al 12 de abril) en la estación Playa Hermosa (PH) donde se detectó el primer evento de marea roja (Fig. 21). En ese mes se percibió un aumento en la temperatura superficial de la Bahía Todos Santos, desde valores menores a 16°C registrados en marzo del 2000, hasta valores en el intervalo ($16.5^\circ\text{C} < T < 17.30^\circ\text{C}$) registrados en abril del mismo año, lo cual corresponde al inicio en la formación de la termoclina estacional y la estratificación en la columna de agua (Fig. 3).

La abundancia de células disminuyó a partir del 12 de abril desapareciendo el cambio de color en la superficie del agua. Sin embargo un nuevo incremento en la abundancia de células de *L. polyedrum* se presentó hacia principios de mayo, produciendo un segundo evento de marea roja que inició el 5 de mayo con conteos celulares de $600,000$ cel l^{-1} en la estación MC (Fig. 22), este segundo evento se mantuvo hasta el 22 de junio del 2000 (es decir tuvo una permanencia de 48 días) y presentó pulsos intermitentes en la abundancia de células sobre la superficie del mar. En ese periodo los conteos celulares variaron desde $282 \cdot 10^3$ cel l^{-1} en AG (ver apéndice III --AG95--) donde se percibió un ligero cambio de color en el agua, hasta $11.8 \cdot 10^6$ cel l^{-1} en donde la intensidad de la marea roja fue mayor (PH y BE) (Figs. 22 y 23).

Figura 17. Células vegetativas de *Lingulodinium polyedrum*. Se indica la tabulación de las tecas con el sistema Taylor-Evitt y su equivalente (entre paréntesis) en el sistema de Kofoed. Las figuras a, b, c y d fueron tomadas de Fukuyo (2000) sin escala gráfica. (a y b) Vista ventral mostrando el arreglo Gonyaulacoideo general. (c) Vista ventral-apical mostrando el desplazamiento del cingulo y los contactos de la primera placa apical con la primera y última precingulares. (d) Vista antapical mostrando las placas postcingulares III, IV, V y VI, y la placa antapical “Y” con arreglo sexiforme y contactos con “X” y “Z”. (e) Vista dorsal mostrando las placas postcingulares III y IV, y las precingulares 3 y 4. La flecha indica lo que parece ser una inflexión en la sutura de la placa III, lo cual correspondería a la triple unión de III, “X” y “Z”. (f) Vista polar en foco medio de la sección cingular, la flecha indica la incisión sulcal. (g) Vista antapical mostrando la placa “Y” y las postcingulares III, IV y V. (h) Vista ventral-lateral, mostrando las placas “Z”, la precingular 6 y la postcingular VI. (i) Vista dorsal-apical en foco alto, mostrando las placas apicales “Cu” y “A”, las precingulares 5, 6 y 1i. Las escalas gráficas corresponden a 10 μm .

El florecimiento de mayo-junio se mantuvo con pulsos intermitentes en la abundancia de células durante todo el periodo. Las mayores abundancias ($\geq 10^6$ cel l⁻¹) se presentaron en las estaciones Puerto Interior, Playa Hermosa, Fuerza Aérea, Mona Lisa, Boca del Estero y A5, mientras que en otras estaciones como Punta Morro y Marina Coral se presentaron abundancias en el intervalo de $500 \cdot 10^3$ cel l⁻¹ a $1 \cdot 10^6$ cel l⁻¹.

Las altas abundancias celulares se distribuyeron en parches o manchas de color rojo óxido y su ubicación dentro de la bahía varió con la hora del día, aparentemente influenciada por el viento dominante ya que durante la mañana las manchas se ubicaron en franjas de ancho aproximado entre 30 a 200 m, a una distancia de 200 a 1000 m de la línea de costa. A partir del medio día y durante la tarde, cuando el viento fue más intenso en dirección hacia la costa, las manchas se encontraron más próximas y en algunos casos junto a la línea de costa. En la figura 24 se presenta el área de la bahía que fue cubierta por la mancha de la proliferación de *L. polyedrum* durante los eventos de abril, mayo y junio del 2000.

En el segundo florecimiento la temperatura continuó en ascenso alcanzando valores máximos de 19.30 °C en mayo y 21.60 °C en junio, lo cual promovió la formación de una termoclina superficial bien definida y una clara estratificación de la columna de agua en los primeros 5.0 – 7.0 m en mayo y hasta los 10.0 – 12.0 m en junio (Fig. 3). Hacia finales de junio la intensidad del florecimiento disminuyó a abundancias celulares del orden de 10^5 cel l⁻¹, cuando la temperatura fue mayor de 21.5 °C, aun cuando la termoclina fue mas profunda y la concentración de nutrientes aumentó ligeramente (Fig. 14).

La distribución vertical de *L. polyedrum* presentó variaciones en los diferentes niveles de profundidad. La abundancia de células siempre fue mayor en la superficie o en el primer segmento (0.0 –3.0 m), disminuyendo el número de células con respecto a la profundidad. Esta característica se presentó durante todo el periodo de muestreo en todas las estaciones, excepto para la estación Las Rosas en junio del 2000, cuando se registró una concentración de $\sim 813,000 \text{ cel l}^{-1}$ a una profundidad de 2.0 m, mientras que en la superficie se registró una concentración menor de $\sim 507,910 \text{ cel l}^{-1}$.

Previo a los eventos de marea roja registrados en abril y mayo-junio del 2000, las especies *Ceratium furca*, *Prorocentrum micans*, *Prorocentrum gracile* y *Scrippsiella. trochoidea* (Fig. 25), presentaron en general lo que puede considerarse altas abundancias antes de las proliferaciones monoespecíficas de *L. polyedrum* y aun durante el inicio de estas.

Los conteos celulares para estas especies en el inicio de los florecimientos presentaron valores máximos de $\sim 144 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$, $\sim 212 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$, $\sim 193 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ y $\sim 74 \cdot 10^3 \text{ cel l}^{-1}$ respectivamente. Estas altas abundancias se presentaron de forma alternada, mostrando una marcada variación vertical para una misma estación (Figs. 18 a 23 y apéndice III). Sin embargo, el crecimiento poblacional de *L. polyedrum* siempre fue superior desplazándolas para desarrollar poblaciones eventualmente monoespecíficas durante los dos eventos de marea roja (Fig. 26).

Además de las células vegetativas de *L. polyedrum* se identificaron diferentes tipos de células que representan distintos estadios en el desarrollo morfológico de la fase vegetativa hacia la formación de quistes de reposo (Fig. 27). Dichas etapas fueron clasificadas de acuerdo a las relaciones citoplasma-teca y endofragma-perifragma, como sigue:

- i) Células vegetativas o planocigotos con una zona de separación bien diferenciada entre el citoplasma y la teca, indicando una aparente contracción del citoplasma (Fig. 27a).
- ii) Células que han perdido las tecas e inician un proceso de expansión o bien la división mitótica, se encuentran rodeadas por una membrana externa posiblemente de celulosa (Figs. 27b y 27c).
- iii) Células expandidas que muestran una clara polarización del núcleo y el inicio de la formación de dos células hijas (Figs. 27e, a 27g).
- iv) Células que contraen el citoplasma e inician un proceso de expansión dejando un gran espacio entre endofragma y perifragma (Figs. 27h a 27l).
- v) Células con el desarrollo de protuberancias globulares entre las membranas interna y externa, con tamaños entre 55 μm a 85 μm . (Figs. 27m y 27 n).
- vi) Células ameboidales con remanentes de tecas asociados al contenido citoplasmático y que presentan la formación de los procesos claramente definidos (Fig. 27o).

III. 7. Quistes de dinoflagelados

Se identificaron 18 especies de quistes de dinoflagelados que forman paredes de resistencia (dinosporina) en los sedimentos (Tabla II). Las especies identificadas corresponden a las familias *Gonyaulacaceae* (Lindemann) y *Congruentidiaceae* (Schiller) y *Polykrikaceae* (Kofoid y Swezy), de hábitat nerítico templado a templado-frío. La especie dominante fue *Lingulodinium polyedrum* (Stein) Dodge (Fig.28), con abundancia relativa de 53%. Las especies *Quinquecuspis concreta* (Reid) Harland y *Operculodinium centrocarpum* (Wall y Dale) fueron comunes en los sedimentos de la bahía, con abundancias relativas de 16% y 12%, respectivamente. El resto de las especies estuvieron representadas con abundancias relativas menores a 5% y se consideraron como especies raras (Figs. 29 y 30)

La abundancia relativa de quistes de resistencia de *L. polyedrum* en los sedimentos se mantuvo casi constante durante los meses de otoño-invierno, disminuyendo al inicio de la primavera (marzo-abril), cuando se observó el primer florecimiento de ese año (4 de abril/2000) (Fig. 33).

La concentración de quistes temporales de celulosa en la columna de agua (Fig. 33) para las estaciones Las Rosas (LR) y Punta Banda (PB) presentó valores entre $90 \cdot 10^3$ y $400 \cdot 10^3$ quistes por litro a finales de invierno (Figs. 33b y 33g), manteniéndose valores bajos para el resto de las estaciones. En todas la estaciones la concentración de quistes se incrementó a finales de abril y principios de mayo, alcanzando valores máximos de $400 \cdot 10^3$ quistes por litro en la estación Marina Coral (MC) (Fig. 33c) a mediados de mayo. Hacia finales de

mayo y principios de junio se mantuvo una tendencia similar y se observó otro florecimiento (5 de mayo/2000). Esto coincide con la presencia de las células vegetativas de *L. polyedrum* en la bahía, cuando se produjeron los dos eventos de marea roja. El primero fue de poca duración (4-12 de abril) y menor intensidad. El segundo de mayor duración (5 de mayo-22 de junio/2000) y con pulsos intermitentes de altas concentraciones.

En los dos florecimientos, la composición y abundancia de quistes de celulosa en la columna de agua presentó un predominio de *L. polyedrum*, además de una alta abundancia de quistes de *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Loeblich III y *Prorocentrum micans* (Ehrenberg) (fig. 34).

Para *L. polyedrum* se encontró un patrón estacional en la producción de quistes de resistencia con paredes de dinosporina y quistes temporales con paredes de celulosa. En la columna de agua, los diferentes morfotipos de quistes de celulosa (Fig. 27) se encontraron abundantemente durante los meses de abril a junio (primavera e inicio de verano), coincidiendo con las mayores concentraciones de células vegetativas.

En tanto que durante los meses de noviembre a febrero, cuando el estadio vegetativo fue menos abundante, se encontraron pocos quistes de celulosa en la columna de agua, pero mayores cantidades de quistes de resistencia en los sedimentos (Fig. 33).

DISCUSIÓN

Las especies de quistes de resistencia identificados en los sedimentos de la bahía integran conjuntos conocidos en áreas con condiciones ecológicas similares (Matsuoka, 1985; Rochon et al., 1999). Excepto por *Algidasphaeridium minutum*, *Polysphaeridium zohary ss. ktana* y *Achomosphaera sp*, todas son especies cuyos estadios vegetativos planctónicos corresponden a la flora de dinoflagelados descritos para las costas de la región (Kimor, 1981; Montiel, 1998; Orellana, 2000).

De las 18 especies de quistes identificadas, 9 de ellas tienen afinidad biológica con el género *Protoperidinium* de la familia *Congruentidaceae* lo cual ha sido reportado en áreas geográficas de altas concentraciones de sílice biogénico en los sedimentos superficiales, así como en áreas de alta productividad de fitoplancton tales como el Golfo de Maine, el estrecho de Dover y los alrededores de las islas japonesas (Matsuoka, 1992). Esto sugiere que el arreglo de quistes de dinoflagelados encontrados en este trabajo está estrechamente relacionado con la alta productividad de la bahía, no sólo de diatomeas y dinoflagelados sino probablemente de otros grupos fitoplanctónicos.

La mayoría de las especies de protoperidinoideos que producen quistes de reposo son no fotosintéticos y holozoicos, porque carecen de cloroplastos. De acuerdo con Gaines y Taylor (1984), algunas especies de protoperidinoideos atacan y encierran a organismos pequeños como diatomeas y otros flagelados y después de tomar algunos de sus contenidos, eliminan las partes restantes. En consecuencia, la abundancia de estos dinoflagelados está

soportada por alta productividad del fitoplancton tales como diatomeas y probablemente otros flagelados de paredes orgánicas.

Basado en esta consideración, las áreas dominadas por quistes de protopteridinoideos se dividen en dos categorías. Una de ellas está relacionada con áreas de surgencia tales como la región occidental de la Baja California de acuerdo con Blasco (1977), o también por ejemplo las regiones de Pisco en Perú y las costas oeste y suroeste de Africa. Otra división es la relacionada con los nutrientes de origen terrestre que son transportados por los ríos. Estas áreas incluyen el Golfo de Maine, el estrecho de Dover, el Golfo de México, el noreste de Japón y los alrededores de la Isla Amami en el oeste de Japón (Matsuoka, 1992).

De acuerdo con los resultados de distribución de los quistes con paredes de resistencia formadas por dinosporina (Kokinovs *et al.* 1998), pueden definirse áreas localizadas como “semilleros discretos” en la franja costera de la bahía. Estas son zonas con altas concentraciones de quistes de resistencia localizadas a profundidades menores de 25 m y asociadas a la fracción de sedimentos finos (arenas finas-limos-arcillas). Esto indica que los florecimientos locales de dinoflagelados son producidos por poblaciones de *L. polyedrum* cuyas formas de resistencia se encuentran en los sedimentos dentro de la bahía.

Además, como puede observarse en la tabla II, se encontró que la distribución de quistes de dinoflagelados en sedimentos superficiales se caracteriza por una diversidad de especies de baja a moderadamente alta, con una variación desde 2 hasta 10 taxa para una misma estación. De acuerdo con lo que se ha discutido hasta ahora, se tiene suficiente evidencia

para rechazar nuestra primera hipótesis nula (*H₀*: Las especies de dinoflagelados que producen florecimientos en la Bahía de Todos Santos no se encuentran presentes en los sedimentos como quistes de resistencia) a favor de la hipótesis alterna (*H_a*: Las especies de dinoflagelados que producen florecimientos en la Bahía de Todos Santos si se encuentran presentes en los sedimentos como quistes de resistencia).

Es posible que este patrón se presente a todo lo largo de la Ensenada del Sur de California (ESC), donde anteriormente se han reportado florecimientos masivos producidos por *L. polyedrum* (Kahru y Mitchell, 1998; Gregorio y Pieper, 2000). De ser así, podemos hablar de un “semillero regional” en el cual los quistes están concentrados en la franja costera de aguas someras. Esta zona de la ESC puede ser considerada como una “región de inicio” de los florecimientos, equivalente a las descritas por Anderson et al. (1983) y Anderson y Keafer (1985) para la zona costera del Atlántico norte.

Las proliferaciones masivas de *L. polyedrum* como una de las principales especies causantes de mareas rojas recurrentes en la bahía, están relacionadas con las altas abundancias de los quistes identificados durante todos los meses del estudio. Las mayores abundancias de quistes temporales de *L. polyedrum* (Fig. 33) en la columna de agua se presentaron en las estaciones Punta Banda (PB) y Las Rosas (LR) durante enero y febrero (finales de invierno), coincidiendo con las mayores abundancias de células vegetativas para esas estaciones en las mismas fechas.

En general, los conteos de dinoflagelados en la columna de agua presentaron abundancias de células vegetativas relativamente altas en noviembre y disminuyeron conforme avanzó el invierno (Fig. 33). El descenso de la temperatura superficial del agua de la bahía y la disminución de las horas de luz en la región pueden ser los factores limitantes para el florecimiento, induciendo a la formación de quistes de resistencia a partir de los quistes temporales, lo cual explica la disminución de quistes temporales en invierno sin que se presente el florecimiento.

Sin embargo, cuando la temperatura del agua en la superficie se incrementó en el inicio de primavera alcanzando los 17 °C, al parecer se alcanzó el límite inferior de la “ventana térmica”, favoreciendo el desenquistamiento de las estructuras de resistencia y una disminución de sus abundancias relativas en el sedimento superficial. De acuerdo con Anderson (1998) la ventana térmica varía para cada especie, por ejemplo para *A. tamarense*, varía desde 5 °C a 21 °C. Las observaciones realizadas en el medio natural durante el desarrollo de este trabajo indican que la ventana térmica para *L. polyedrum* podría ubicarse en el intervalo de 17 °C a 21.5 °C, coincidiendo con los experimentos de Kokinos y Anderson (1995) que reportan el crecimiento máximo de esta especie a los 20 °C en cultivos de laboratorio.

El desfase que presentan los valores superficiales de temperatura con respecto a los registros de la NOAA (Fig. 3h), puede deberse a que los primeros son datos locales sujetos a las variaciones diurnas y a las condiciones de menor escala, en tanto que los datos de

NOAA son de escala sinóptica y representan el promedio de las condiciones en el área de océano abierto. Sin embargo, los resultados de temperatura en este estudio, coinciden en general con los de estudios previos y sugieren que es durante el periodo de primavera-verano cuando se observan los valores extremos de temperatura. Mancilla-Peraza y Martínez (1991) detectaron durante los meses de primavera y verano las temperaturas más bajas (12 °C) en el centro de la bahía a 20 m de profundidad, en tanto que Espinoza-Carreón *et al.* (2001), reportaron las temperaturas más bajas con valores de 11 °C en junio para una profundidad de 25 m.

Las bajas temperaturas subsuperficiales en conjunto con el aumento de la salinidad en abril, sugieren que en este mes se presentó un evento de surgencia cercano al área de estudio con las características reportadas anteriormente por Espinoza-Carreón *et al.* (2001). Esta agua alcanzó la superficie del mar posiblemente favorecida por los vientos que tuvieron una intensidad promedio de 3.6 m s^{-1} durante las horas del día, cuya dirección NW fue casi constante durante ese mes (Figs. 35 y 36). Esta masa de agua subsuperficial trae consigo altas concentraciones de nutrientes.

La población inicial de *L. polyedrum* parece iniciar su crecimiento asociado con el incremento en la temperatura a mediados de primavera, cuando la estratificación es más pronunciada y hay disponibilidad de nutrientes. En ese momento la abundancia de células de dinoflagelados en el fitoplancton es baja en la superficie del agua debido quizás a que ha estado sujeta a la limitación por nutrientes.

Los perfiles de temperatura indican la presencia de estratificación desde marzo hasta por lo menos junio. Esta estratificación está claramente definida por la formación de la termoclina estacional durante primavera-verano. Los fuertes gradientes verticales de temperatura indican la presencia de la termoclina a profundidades de 4.0 a 7.0 m en abril y mayo, ubicándose en profundidades de 7.0 a 12.0 m en junio.

El calentamiento posterior de la columna de agua y la mayor estratificación durante el verano promueven el hundimiento y permanencia de la termoclina, que puede representar una barrera física para la resuspensión de los quistes. Al parecer, por debajo de los 25 m de profundidad la variabilidad estacional de temperatura ya no es afectada por los cambios locales debidos al calentamiento y la evaporación (Figs. 3e y 3f) que ocurren en superficie. La temperatura entonces puede mantener los quistes en dormancia y determinar la duración de ésta por largos periodos durante otoño e invierno después de la formación del quiste. Quizás también puede sincronizar o introducir la población de quistes para una germinación más uniforme en la primavera, e iniciar el proceso de desenquistamiento, produciendo la primera proliferación masiva durante la cual las células vegetativas formaron nuevos quistes de resistencia que se depositaron en los sedimentos. Estos quistes de resistencia podrían requerir aproximadamente un mes para madurar, tiempo durante el cual la temperatura continúa en ascenso pero dentro del intervalo óptimo para el desarrollo de esta especie. Así, la temperatura puede ser uno de los factores principales que determinan la dormancia, reposo y germinación de los quistes de especies de dinoflagelados en esta área.

Una nueva germinación de los quistes produjo otra proliferación en mayo. Para este segundo evento se mantuvieron las condiciones favorables hasta junio, con una mayor abundancia de quistes temporales (celulosa) en la columna de agua para las estaciones Puerto Interior (PI), Marina Coral (MC) y Punta Banda (PB). Las dos primeras estaciones presentan condiciones de menor dinámica de la columna de agua, por ser áreas protegidas por estructuras físicas y rompeolas.

Durante los florecimientos de abril y mayo, se encontró la presencia de células ameboidales (Fig. 27f a 27h) como las descritas por Gregorio y Pieper (2000) en el área de La Jolla, California. Estas células pueden ser hipnocigotos en “estado latente” (quistes temporales con paredes de celulosa) formados por estrés ambiental, los cuales podrían reincorporarse a la etapa vegetativa mientras las condiciones ambientales sean favorables. En algunas de estas células se observó el desarrollo de una o más paredes nuevas para convertirse en hipnocigotos o quistes de reposo, que desarrollaron procesos y probablemente sus paredes de dinosporina para sedimentarse durante un periodo de reposo obligado, después del cual pueden germinar para reproducirse por división meiótica y repetir el ciclo anual.

En las proliferaciones masivas que ocurrieron en abril y mayo-junio, se observó mayor concentración de quistes temporales (celulosa) en la columna de agua, en una proporción aproximada de 1:100,000 para las estaciones Marina Coral y Puerto Interior. Al término de estos florecimientos aumentó la abundancia relativa de quistes de resistencia (dinosporina) en los sedimentos. Debido a este incremento, podrían considerarse como quistes depositados durante este periodo.

Los factores que determinan el enquistamiento no están totalmente comprendidos, aunque algunos trabajos de laboratorio sugieren que la inducción a la reproducción sexual en algunas especies de dinoflagelados ocurre como resultado de la limitación por nutrientes, pero no hay evidencia de que la limitación *in situ* tenga el mismo efecto (Anderson *et al.*, 1980; Kremp y Heiskanen, 1999).

Generalmente, la distribución vertical de los dinoflagelados está estrechamente relacionada con los requerimientos nutricionales e intensidad luminosa. Así, durante la noche, se trasladan hacia aguas más profundas donde la fuente de nutrientes tiene mayor concentración que en la superficie, y migran hacia arriba durante el día regulando su flotabilidad positiva, logrando así maximizar la fotosíntesis (Fraga *et al.*, 1992; Watanabe *et al.*, 1995). Esta migración vertical también puede ser útil a los dinoflagelados permitiéndoles escapar de las aguas superficiales donde la presión por pastoreo es alta durante la noche (Hays, 1995).

Los estudios de laboratorio sugieren que la inducción a la reproducción sexual en algunas especies de dinoflagelados ocurre como resultado de la limitación por nutrientes (Anderson, 1980). Aunque esto no está bien documentado en estudios de campo debido a la dificultad para distinguir los gametos de las células vegetativas en las poblaciones naturales y los gametos fusionados se observan raramente. Sin embargo, en este trabajo fue posible identificar la formación de los planocigotos grandes, sin que esto coincidiera con un decaimiento obvio en la concentración de nutrientes. Además se observaron quistes nuevos

en los sedimentos y planocigotos en el plancton cuando las concentraciones de nutrientes estaban por arriba o eran equivalentes a las concentraciones superficiales encontradas al inicio del florecimiento cuando el crecimiento de las células vegetativas era muy rápido.

Puede ser que mientras la temperatura del agua superficial aumentaba durante el florecimiento, también se incrementaron las tasas de incorporación y el metabolismo de los nutrientes. Si esto fue así, las concentraciones de nutrientes que fueron suficientes para balancear el crecimiento (lento) a temperaturas “mas frías” (abril) durante el inicio del florecimiento, fueron insuficientes para mantener el crecimiento cuando la temperatura del agua y la tasa de crecimiento aumentan. Entonces puede presentarse un decaimiento en la concentración interna de nutrientes conduciendo a la limitación por nutrientes y afectando la condición de salud de la célula y promoviendo entonces la formación del quiste temporal.

Otra posibilidad es que se presente una limitación por micronutrientes, por ejemplo, estrés por hierro (Doucette *et al.*, 1989) o vitaminas, que en este estudio no fueron medidos.

De acuerdo a nuestros resultados, la abundancia y composición de la producción de quistes durante el ciclo anual, parece estar relacionada con las concentraciones de nutrientes *in situ* ya que cuando la concentración de nutrientes disminuye, aumenta la abundancia de quistes debido posiblemente a que la disponibilidad de nutrientes induce a la reproducción sexual y en consecuencia limita la producción de quistes de reposos de los dinoflagelados.

Es interesante comparar esta posible relación con los resultados que algunos autores (Kremp & Heiskanen, 1999) han obtenido en el laboratorio al disminuir la concentración de nutrientes para inducir el enquistamiento, ya que por primera ocasión se estaría aportando evidencia de que la limitación *in situ* tenga el mismo efecto.

Una mayor tasa de enquistamiento puede estar determinada por la variación de la concentración de nutrientes en la bahía. Sin embargo, es necesario realizar mayores estudios en esta área, durante un período más largo y con experimentación de campo y laboratorio para probar esta hipótesis.

En especies de dinoflagelados que producen quistes con paredes de carbonato de calcio (quistes calcáreos) tales como *Scrippsiella rotunda*, *Pentaparsodinium tyrrhenicum* y *Calciodinellum operosum*, se ha demostrado que el enquistamiento está determinado principalmente por la temperatura y por la duración del día-luz (Sgrosso *et al.*, 2001). En este estudio se observó que la irradiancia favoreció el florecimiento de *L. polyedrum*. Lo anterior se demuestra al comparar la E_{PAR} de invierno con la E_{PAR} de primavera-verano del 2000, en ambos casos con condiciones de cielo despejado y durante las primeras horas del amanecer, se registraron valores de $150 \mu E m^2 s^{-1}$ a $800 \mu E m^2 s^{-1}$ (Figs. 6 a 8) para el invierno y valores de $400 \mu E m^2 s^{-1}$ a $1200 \mu E m^2 s^{-1}$ (Figs. 9 a 12) para primavera-verano.

Además la E_{PAR} que incidió en la superficie del agua presentó mayor atenuación vertical en los meses de invierno posiblemente por una mayor turbulencia en la capa subsuperficial del

agua que al resuspender partículas y materia orgánica puede limitar la penetración de luz a capas más profundas. Por otro lado, la atenuación vertical de la E_{PAR} durante los meses de primavera fue menor, posiblemente debido a una mayor estratificación de la columna de agua, permitiendo que la luz llegue a mayores profundidades. El incremento de la E_{PAR} y la disminución en el coeficiente de atenuación vertical pueden entonces haber favorecido los florecimientos de abril y mayo-junio del año 2000.

En relación con la irradiancia espectral (E_{λ}), durante los florecimientos, se pudo apreciar un incremento en la absorción de las longitudes de onda de 412 a 510 nm. Esto puede ser el resultado de la absorción por la materia orgánica y por los pigmentos de las células de *L. polyedrum* que contiene clorofilas a y c₂, betacaroteno, peridinina, fucoxantina y sus derivados (Tomas, 1997) que presentan espectros de absorción con máximos en el azul, verde y amarillo, aproximadamente en los 443, 490 y 510 nm (Farabee, 2001). En los perfiles de E_{λ} de las estaciones BE, FA y C1 de mayo y junio (Figs. 10 y 11) se observó que la irradiancia en este intervalo espectral (412 a 510 nm) tiene una penetración máxima de 3.0 m. En las estaciones donde no se presentó evento de marea roja, la $E_{412-510}$ en este intervalo llegó a profundidades de 18 m y hasta 40 m (Figs. 7d y 9f).

La luz de longitudes de onda en 555 y 565 nm presentaron atenuación similar al resto de las otras longitudes de onda durante invierno. Sin embargo, durante los eventos de marea roja de primavera y verano la atenuación vertical de estas longitudes de onda fue menor, lo cual sugiere que durante las proliferaciones masivas la alta concentración de células con las

mismas características bio-ópticas absorbieron principalmente en las longitudes de onda menores. Esta absorción puede estar relacionada con las altas concentraciones de clorofila encontradas durante los eventos de marea roja.

La relación entre la concentración de clorofila *a* y el coeficiente de atenuación difusa para la irradiancia descendente $K_d(\lambda)$ en el intervalo espectral de 412 a 565 nm, durante las condiciones de marea roja (Fig. 37) no presentó un comportamiento que pueda describirse fácilmente por un ajuste lineal ($r^2 < 0.2$) en el plano log-log. Sin embargo, se distingue una ligera relación para K_{412} , K_{443} y K_{490} , pero con el aumento en la longitud de onda esta relación tiende a desaparecer. En contraste, para las condiciones normales en el área de la Corriente de California, Mitchell y Kahru (1998) determinaron valores de $r^2 \sim 0.80$ para la relación log-log de la concentración de clorofila *a* con K_{412} y K_{443} .

El análisis de regresión indicó que el coeficiente de correlación múltiple es diferente a la suma de los coeficientes de correlación parciales por lo cual se confirma la dependencia multifactorial en el inicio y desarrollo de los florecimientos de *L. polyedrum*. Los factores que presentaron un mayor valor de r^2 fueron la temperatura y el coeficiente de atenuación vertical. El análisis de varianza confirmó que la temperatura y la luz son las variables físicas que más aportan al modelo de regresión, en tanto que el amonio y los nitratos + nitritos fueron los nutrientes más importantes ya que los silicatos y los fosfatos no presentan una influencia clara en los florecimientos.

V. CONCLUSIONES

En referencia a la primera hipótesis nula, se concluye que existe suficiente evidencia para afirmar que la franja costera de aguas someras con sedimentos finos es un área de concentración de quistes de resistencia y funciona como semillero para la formación de mareas rojas de *L. polyedrum* en la Bahía de Todos Santos, ya que presentó la mayor abundancia relativa tanto en la columna de agua como en los sedimentos.

La distribución de quistes de dinoflagelados en los sedimentos superficiales de la Bahía de Todos Santos, se caracteriza por una diversidad de especies de baja a moderadamente alta, con una variación desde 2 hasta 10 taxa para una misma estación, con una probabilidad mayor o igual al 30% ($p \geq .30$) de encontrar por lo menos una especie de quiste de dinoflagelado con paredes de resistencia en los sedimentos de la Bahía de Todos Santos en cualquier época del año.

La diversidad de especies que componen los conjuntos de dinoflagelados en la Bahía de Todos Santos, está representada por 42 taxa cuyas abundancias y proporciones relativas varían durante el año en función de las variables ambientales. Sin embargo, durante primavera y verano, la mayoría de las especies de dinoflagelados son desplazadas por la ocurrencia de los grandes florecimientos casi monoespecíficos de *L. polyedrum*. Sin embargo para rechazar o aceptar nuestra segunda hipótesis nula es necesario aumentar el tamaño de la muestra para obtener los procedimientos de prueba que sean válidos, por lo cual es recomendable establecer estudios de composición por especies durante los florecimientos.

Con respecto a las variables ambientales, se rechaza la tercera hipótesis nula, aceptando en consecuencia la hipótesis alterna (*H_a*: Las variables ambientales afectan la abundancia de células durante los florecimientos de dinoflagelados) ya que se encuentra suficiente evidencia acerca de la influencia que representan la luz, la temperatura y los nutrientes sobre la ocurrencia y permanencia de los florecimientos de *L. polyedrum*. Se concluye que la ventana térmica para esta especie en condiciones naturales dentro de la Bahía de Todos Santos se ubica entre los 17.0 y 21.5 °C.

Los quistes de resistencia se forman cuando se presentan las condiciones adversas de temperatura (frío), mientras que los quistes de celulosa se producen cuando los hipnocigotos se encuentran dentro de la ventana térmica para el crecimiento de esta especie. El intervalo de tiempo en que se produjeron los dos florecimientos sugiere un proceso de maduración de los quistes de resistencia de *L. polyedrum* de aproximadamente un mes.

El florecimiento de *L. polyedrum* está determinado por la interacción multifactorial de las variables físicas, químicas y biológicas que se presentan en la bahía. Sin embargo, podemos concluir que los factores físicos determinantes son la temperatura y la irradiancia, en tanto que el factor químico son las formas nitrogenadas de nutrientes.

Los altos valores en la concentración de clorofila *a* durante los eventos de marea roja sugieren la posibilidad de que los florecimientos de dinoflagelados, en particular *L. polyedrum*, contribuyen en gran medida a la productividad del ecosistema dentro de la

bahía, por lo cual es recomendable que sean considerados en los modelos de producción del ecosistema.

Aunque la temperatura, la duración del día y la concentración de nutrientes pueden ser los factores determinantes para inducir el enquistamiento y desenquistamiento de *L. polyedrum*, es necesario continuar estudios de este tipo con mayor intensidad y por mas tiempo.

LITERATURA CITADA.

- Aguirre-Buenfil, L. A. 1983. Biomasa e índice pigmentario (D430-D665) del fitoplancton en zonas afectadas por descargas orgánicas en la Bahía de Todos Santos, Baja California (febrero-diciembre de 1982). Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Marinas. U.A.B.C. Ensenada, B. C. 64 pp.
- Alvarez-Sánchez, L. G., R. Henández y R. Durazo. 1988. Patrones de deriva de los trazadores lagrangeanos en la Bahía de Todos Santos. *Ciencias Marinas*, 14:135-162.
- Anderson, D. M. 1998. Physiology and Bloom Dynamics of Toxic *Alexandrium* species, with emphasis on life cycle transitions. En: Anderson, D. M., A. D. Cembella y G. M. Hallegraeff (eds.). *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*. Springer-Verlag, Berlin. 29-48 p.
- Anderson, D. M., S. W. Chisholm y C. J. Watras. 1983. The importance of life cycle events in the population dynamics of *Gonyaulax tamarensis*. *Mar. Biol.*, 76: 179-190.
- Anderson, D. M., B. A. Keafer. 1985. Dinoflagellate cyst dynamics in coastal and estuarine waters. En: Anderson, D. M., A. W. White y D. G. Baden, (eds.). *Toxic dinoflagellates. Proc. 3rd Intn'l. Conf.*, Elsevier, New York. 219-224 p.
- Anderson, D. M., S. W. Chisholm y C. J. Watras. 1983. The importance of life cycle events in the population dynamics of *Gonyaulax tamarensis*. *Mar. Biol.*, 76: 179-190.
- Anderson, D. M., Y. Fukuyo y K. Matsuoka. 1995. Cyst methodologies. En: Hallegraeff, G. M., D. M. Anderson y A. D. Cembella. (eds.). *Manual on Harmful Marine Microalgae. IOC Manuals and Guides No. 33*. UNESCO. Paris. 229-249 p.
- Argote, E., M. L., F. J. Gavidia y A. Amador. 1991. Wind-induced circulation in Todos Santos Bay, B. C., México. *Atmósfera*, 4:101-115.
- Balech, E. 1979. Dinoflagelados; Campaña Oceanográfica Argentina, Islas Orcadas 06/75. Armada de Argentina, Servicio de Hidrografía Naval, Buenos Aires. 76 pp.
- Banda-Bermúdez, L. y E. Orellana-Cepeda. 1999. Fitoplancton durante un ciclo de producción de mejillones en Rincón de Ballenas. *Memorias de la X Reunión Nacional de la Sociedad Mexicana de Planctología A.C.*, Mazatlán. 66 pp.
- Barrera-Gaona, J. A. 1998. Patrón de dispersión de sedimentos en la Bahía de Todos Santos, B.C. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Marinas, U.A.B.C., Ensenada, B.C. 54 pp.

- Bates, S. S., D. L. Garrison y R. A. Horner. 1998. Bloom dynamics and physiology of domoic-acid-producing *Pseudo-nitzschia* species. En: Anderson, D. M., A. D. Cembella y G. M. Hallegraeff (eds.). *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*, Springer-Verlag, Berlin. 267-292 p.
- Blackburn, S.I., G.M. Hallegraeff y C. J. Bolch. 1989. Vegetative reproduction and sexual life cycle of the toxic dinoflagellate *Gymnodinium catenatum* from Tasmania, Australia. *J. Phycol.*, 25: 577-590.
- Blasco, D. 1971. Composición y distribución del fitoplancton en la región norte de las costas peruanas. *Invest. Pesq.*, 35: 61-112.
- Blasco, D. 1977. Red tide in the upwelling region of Baja California. *Limnol. Oceanogr.*, 22:255-263.
- Blasco, D. 1978. Observations on the diel migration of marine dinoflagellates off the Baja California coast. *Mar. Biol.*, 46: 41-42.
- Bricelj, V. M. y S. E. Shumway. 1998. An overview of the occurrence and transfer kinetics of paralytic shellfish toxins in bivalve molluscs. En: Reguera, B., J. Blanco, M. L. Fernández y T. Wyatt (eds.). *VIII International Conference on Harmful Algae*. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission-UNESCO, Santiago de Compostela. 431-436 p.
- Brongersma-Sanders, M. 1957. Mass mortality in the sea. En: Hedgpeth, J. W. (ed.). *Treatise on Marine Ecology and Paleoecology*, (I): 941-1010. Mem. 67. Geological Society of America. New York.
- Bustillos, J. I. y B. Ayala-Rocha. 1986. Relación entre la lectura del disco de Secchi vs penetración de luz en el Pacífico frente a Baja California. *Primera Reunión Nacional de la SOMPAC*, Mazatlán.
- Canino-Herrera, R. 1995. Clorofila "a" y nutrientes en la zona costera de la Ensenada del Sur de California y su relación con las condiciones fisicoquímicas. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, B.C. 109 pp.
- Cannon, J. A. 1993. Germination of the toxic dinoflagellate, *Alexandrium minutum*, from sediments in the Port River, South Australia. En: Smayda, T.J., y Y. Shimizu (eds.). *Toxic Phytoplankton Blooms in the Sea*. Elsevier Science Publisher B. V.
- Cortés-Altamirano R. 1998. *Las Mareas Rojas*. AGT, S.A., primera edición. México. 161 pp.

- Cruz-Colín, M. E. 1997. Variabilidad de temperatura del mar en la Bahía de Todos Santos, B. C., México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Marinas. U.A.B.C. Ensenada, B. C. 98 pp.
- Dahl, E., B. Edvardsen y W. Eikrem. 1998. Chrysochromulina blooms in the Skagerrak after 1998. En: Reguera, B., J. Blanco, M. L. Fernández y T. Wyatt (eds.). VIII International Conference on Harmful Algae. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission-UNESCO, Santiago de Compostela. 104-105 p.
- De Vernal, A., L. Londeix, P. J. Mudie, R. Harland, M.-T. Morzadeck-Kerfourn, J.-L. Turon y J. H. Wrenn. 1992. Quaternary organic-walled dinoflagellate cysts of the North Atlantic Ocean and adjacent seas: ecostratigraphy and biostratigraphy. En: Head, M. J. y J. H. Wrenn (eds.). Neogene and Quaternary dinoflagellate cysts and acritarchs. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation. Dallas, Texas. 289-328 p.
- Dodge, J. D. 1985. Atlas of dinoflagellates. A Scanning Electron Microscope Survey. Blackwell Scientific Publications, London. 119 p.
- Doucette, G. J., A. D. Cembella y G. L. Boyer. 1989. Cyst formation in the red tide dinoflagellate *Alexandrium tamarense* (Dinophyceae): effects of iron stress. *J. Phycol.*, 25: 721-731.
- Ellegaard, M., N. F. Christensen, Ø. Moestrup. 1993. Temperature and salinity effects on growth of a non-chain-forming strain of *Gymnodinium catenatum* (Dinophyceae) established from a cyst from recent sediments in the Sound (Oresund), Denmark. *Jour. Phycol.*, 29: 418-426.
- Espinosa-Carreón, T. L. 1996. Productividad primaria y su relación con algunas variables bio-ópticas en la Bahía de Todos Santos, Baja California, México. Tesis de Maestría, CICESE. Ensenada, B. C. 157 pp.
- Espinosa-Carreón, T. L., G. Gaxiola-Castro, J. M. Robles-Pacheco y S. Nájera-Martínez. 2001. Temperatura, salinidad, nutrientes y clorofila a en aguas costeras de la Ensenada del Sur de California. *Ciencias Marinas*, 27: 1-26.
- Farabee, M. J. 2001. Photosynthesis. En: Farabee, M. J. (ed.). An On-Line Biology Book. <http://gened.emc.maricopa.edu/bio/bio181/BIOBK/BioBookTOC.html>
- Fensome, R. A., F. J. R. Taylor, G. Norris, W. A. S. Sarjeant, D. I. Wharton y G. L. Williams. 1993a. A classification of living and fossil dinoflagellates. *Micropaleontology* (special publication), 7: 351 pp.
- Fensome, R. A., H. Gocht, L. E. Stover y G. L. Williams. 1993b. The Eisenack catalog of fossil dinoflagellates. New series. E. Schweizerbart'schem Verlagsvushhandlung (Nagele u.Overmiller), Vol. 2. Stuttgart, pp. 829-1461.

- Flynn, J. K. 1998. Physiology of Toxic Microalgae With Special Emphasis on Toxic Production; Construction of Dynamic Models. En: Reguera, B., J. Blanco, M. L. Fernández y T. Wyatt (eds.). VIII International Conference on Harmful Algae. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission-UNESCO, Santiago de Compostela. 315-320 p.
- Fraga, F., F. F. Perez, F. G. Figueras y A. F. Rios. 1992. Stoichiometric variations of N, P, C and O₂ during a *Gymnodinium catenatum* red tide and their interpretation. Mar. Ecol. Prog. Ser., 87: 123-134.
- Fukuyo, Y. 2000. Atlas of Dinoflagellates (ver. 1.0/ CD-ROM). Intergubernamental Oceanographic Comisión (ed.). IOC and HAB project of WESTPAC/IOC. Ministry of Education, Science, Sports, and Culture of Japan.
- Furey, A., K. J. James e I. R. Sherlock. 1998. First reports of paralytic shellfish poisoning toxins in the Republic of Ireland. En: Reguera, B., J. Blanco, M. L. Fernández y T. Wyatt (eds.). VIII International Conference on Harmful Algae. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission-UNESCO, Santiago de Compostela, 70-71 p.
- Gains, G. y F. J. R. Taylor. 1984. Extracellular digestión in marine dinoflagellates. J. Plankton Res. 6: 1057-1061.
- García-Córdova, J. 1983. Variaciones hidrográficas y eventos de surgencia frente a Punta Colonet, Baja California, en julio de 1980. Tesis de licenciatura. U. A. B. C. Ensenada, B. C., 116 pp.
- Gaxiola-Castro, G. 1984. Productividad primaria y algunos parámetros de la relación fotosíntesis-luz en el fitoplancton marino. Tesis de Maestría. CICESE, Ensenada, B. C. 127 pp.
- Gaxiola-Castro, G. y S. Alvarez Borrego. 1984. Relación fotosíntesis-irradiación en el fitoplancton de aguas costeras del noroeste de Baja California. Ciencias Marinas, 10: 53-66.
- GEOHAB, 2001. Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms, Science Plan. P. Glibert y G. Pitcher (eds.). SCOR and IOC, Baltimore and Paris, 86 pp.
- Giffard-Mena, I. 1997. Variación del fitoplancton con relación a las aguas residuales en la Bahía de Todos Santos, B. C. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Marinas U.A.B.C., Ensenada, B.C. 53 pp.
- Gil, S. E., S. Larios, R. Blanco y O. Delgado. 1991. Rapidez y dirección del viento en la Bahía de Todos Santos, B. C. Reporte Técnico de datos. Instituto de Investigaciones Oceanológicas, U.A.B.C., Ensenada, B. C.,

Glibert, P. M., D. J. Conley, T. R. Fisher, L. W. Harding Jr y T. C. Malone. 1995. Dynamics of the 1990 winter/spring bloom in Chesapeake Bay. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 122: 27-43.

Gómez-Aguirre, S. y S. Licea. 1998. Blooms of *Pyrodinium bahamense* (Dinophyceae) in Coastal Lagoons of the Southern Gulf of Mexican Caribbean. En: Reguera, B., J. Blanco, M. L. Fernández y T. Wyatt (eds.). VIII International Conference on Harmful Algae Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission-UNESCO, Santiago de Compostela. 61-62 p.

Gómez, V. J. 1983. Estructura hidrográfica promedio frente a Baja California. *Ciencias Marinas* 9: 75-86.

Granados-Guzmán, A., R. Hidalgo-González y S. Alvarez-Borrego. 1995. Variabilidad temporal de la temperatura en las Islas Todos Santos y San Jerónimo, Baja California, durante mayo de 1992 a marzo de 1993. Informe técnico CTECT9501. Comunicaciones académicas. Serie Ecología CICESE. 24 pp.

Gregorio, E. D. y R. E. Pieper. 2000. Investigations of red tides along the Southern California Coast. *Bull. Southern California Acad. Sci.*, 99: 147-160.

Hallegraeff, G.M. 1993. A review of harmful algal blooms and their apparent global increase. *Phycol.*, 32: 79-99.

Hallegraeff, G. M. 1995. Harmfull Algal Blooms: A Global Overview. En: Hallegraeff, G. M., D. M. Anderson, y A. D. Cembella (eds.). *Manual on Harmful Marine Microalgae*. Intergovernmental Oceanographic Commission, Manuals and Guides No. 33. UNESCO, Paris. 1-22 p.

Hallegraeff, G. M., B. L. Munday, D. G. Baden y P. L. Whitney. 1998. *Chatonella marina* Raphidophyte bloom associated with mortality of cultured bluefin tuna (*Thunnus maccoyii*) in south Australia. En: Reguera, B., J. Blanco, M. L. Fernández and T. Wyatt (eds.). VIII International Conference on Harmful Algae. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission-UNESCO, Santiago de Compostela. 635 p.

Hallegraeff, G. M. 1998. Concluding remarks on the Autoecology of Harmful Algal Blooms. En: Anderson, D. M., Cembella, A. D. y Hallegraeff, G. M. (eds.). *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*. Springer-Verlag, Berlin. 371-378 p.

Hardy, J. T. 1993. Phytoplankton. En: M. D. Dailey, D. J. Reish y J. W. Anderson (eds.). *Ecology of the Southern California Bight*. University of California Press, Berkeley. 233-265 p.

Hays, G. C. 1995. Ontogenetic and seasonal variation in the diel vertical migration of the copepods *Metridia lucens* and *Metridia longa*. *Limnol. Oceanogr.*, 40: 1461-1465.

- Hayward, T. L., D. R. Cayan, P. J. S. Franks, R. J. Lynn, A. W. Mantyla, J. A. McGowan, P. E. Smith, F. S. Schwing y E. L. Venrick. 1995. The state of the California Current in 1994-1995: a period of transition. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep., 36: 19-39.
- Head, M. J. 1996. Modern dinoflagellate cyst and their biological affinities. En: Jansonius, J. y D. C. McGregor (eds.). Palynology: Principles and Applications. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation. Dallas, Texas. 3: 1197-1248.
- Helenes, J. 1983. Evaluation of Jurassic-Cretaceous Dinoflagellates in the *Ascodinium-Ovoidinium* Complex. Micropaleontology. 29: 255-266.
- Helenes, J. 1984. Dinoflagellates from Cretaceous to early tertiary rocks of the Sebastian Vizcaino Basin, Baja California, México. En: Frizzel, V. A. (ed.). Geology of the Baja California Peninsula: Pacific section S.E.P.M. 39: 89-106.
- Helenes, J. 2000. *Exochosphaeridium alisitose n. sp.* a new gonyaulacoid dinoflagellate from the Albian of Baja California, México., Micropaleontology. 46: 135-142.
- Hernández-Becerril, D.U. 1985. Dinoflagelados en el fitoplancton del puerto de El Sauzal, Baja California. Ciencias Marinas. 11: 65-91.
- Holm Hansen, O., C. J. Lorenzen, R. W. Holmes y J. D. H. Strickland. 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer. 30: 3-15.
- Holmes, R.W., Williams P. M. y Eppley R. W. 1967. Red water in La Jolla Bay, 1964-1966. Limnol. Oceanogr., 12: 503-512.
- Iwasaki, H. 1979. The Physiological characteristics of neritic red-tides flagellates. En: Taylor and Seliger (eds.). Toxic Dinoflagellates Blooms. Elsevier North Holland, Inc. 95-100 pp.
- Kahru, M. y G. Mitchel. 1998. Spectral reflectance and absorption of a massive red tide off southern California. J. Geophys. Res., 103: 21601-21609.
- Kimor, B. 1981. Seasonal and bathymetric distribution of thecate and nonthecate dinoflagellates off La Jolla, California. CalCOFI Invest. Rep., 22: 126-134.
- Kirk, J. T. O. 1994. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press. 2nd Ed. New York. 509 pp.
- Kokinos, J. P. y D. M. Anderson. 1995. Morphological development of resting cysts in cultures of the marine dinoflagellate *Lingulodinium polyedrum* (= *L. machaerophorum*). Palynology, 19: 143-166.

- Kokinos, J. P., T. I. Eglinton, M. A. Goñi, J. J. Boon, P. A. Martoglios y D. M. Anderson. 1998. Characterization of a highly resistant biomacromolecular material in the cell wall of a marine dinoflagellate resting cyst. *Org. Geochem.* 28: 265-288.
- Koroleff, F. 1983. Determination of ammonia. En: Grasshof, K., M. Ehrhardt y K. Kremling (eds.). *Methods of Seawater Analysis*. Verlag Chemie, Germany. 150-156 p.
- Landsberg, J. H. y K. A. Steidinger. 1998. A historic review of *Gymnodinium breve* implicated in mass mortalities of the manatee (*Trichechus manatus latirostris*) in Florida, USA. En: Reguera, B., J. Blanco, M. L. Fernández y T. Wyatt (eds.). VIII International Conference on Harmful Algae. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission-UNESCO, Santiago de Compostela. 97-100 p.
- Legrand, A. M. 1998. Ciguatera toxins: Origin, transfer through the food chain and toxicity to humans. En: Reguera, B., J. Blanco, M. L. Fernández y T. Wyatt (eds.). VIII International Conference on Harmful Algae. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission-UNESCO, Santiago de Compostela. 39-43 p.
- Licea, S., J. L. Moreno, H. Santoyo y G. Figueroa. 1995. Dinoflageladas del Golfo de California. UABCS, SEP-FOMES, PROMARCO. 165 pp.
- López-Ramírez, P. E. 1993. Variaciones diurnas de algunos efectos producidos por la descarga de material orgánico introducido por la U.A.B.C. Unidad Ensenada, en la línea de costa cercana al efluente, durante noviembre de 1992. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias marinas, U.A.B.C., Ensenada, B. C.
- López-Ramírez, P. E. 1998. Determinación de la presencia de ficotoxinas en fitoplancton y moluscos bivalvos. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Marinas, U.A.B.C. 92 pp.
- MacLean, J. L. 1993. Developing Countries Aquaculture and Harmful Algal Blooms. En: Pullin, R. S. V., H. Rosenthal y J. L. MacLean (eds.). *Environment and Aquaculture in Developing Countries*. ICLARM Conf. Proc. 31: 252-284.
- Mancilla-Peraza, M. y G. M. Martínez. 1991. Variación estacional de la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en la Bahía de Todos Santos, B. C. México (marzo de 1986 a junio de 1987). *Rev. Inv. Cient.* 2:33-45.
- Mann, K. H. y J. R. N. Lazier. 1996. *Dynamics of Marine Ecosystems: Biological-Physical Interactions in the Oceans*. 2nd. Ed. Blackwell Science. 394 pp.
- Margalef, R. 1969. Counting. En: R. A. Vollenweider, J. F. Talling y D. F. Westlake (eds.). *A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments including a chapter on bacteria*. London International Biological Programme. (IBP Handbk 12), Blackwell Scient. Publ., Oxford. 7-14 p.

- Margalef, R. 1978. Sampling design; Some examples. En: Sournia, A. (Ed.). *Phytoplankton Manual*. UNESCO, Paris. 17-31 p.
- Margalef, R. 1978. Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta*, 1: 493-509.
- Margalef, R., M. Estrada y D. Blasco. 1979. Functional morphology of organisms involved in red tides, as adapted to decaying turbulence. En: D. L. Taylor y H. H. Seliger (eds.). *Toxic Dinoflagellates Blooms*. Elsevier North Holland, New York. 89-94 p.
- Martínez-Hernández, E. y H. Hernández-Campos. 1991. Distribución de Quistes de Dinoflagelados y Acritarcas en Sedimentos Holocénicos del Golfo de California. Instituto de Geología. UNAM. México. *Paleontología Mexicana*. 57: 132 pp.
- Matsuoka, K. 1985. Organic-walled dinoflagellate cysts from surface sediments of Nagasaki Bay and Sensaki Bay, west Japan. *Bull. Fac. Lib. Arts, Nagasaki University, Natural Science*. 25: 21-115.
- Matsuoka, K. 1987. Organic-walled dinoflagellate cysts from surface sediments of Akkeshi Bay and Lake Saroma, North Japan. *Bull. Fac. Lib. Arts, Nagasaki University, Natural Science*. 28: 35-123.
- Matsuoka, K. 1992. Species diversity of modern dinoflagellate cysts in surface sediments around the Japanese Islands. En: Head, M. J. y J. H. Wrenn (eds.). *Neogene and Quaternary dinoflagellate cysts and acritarch*. Am. Assoc. Strat. Palynologists Found. Dallas, Texas. 33-53 p.
- Matsuoka, K. y Y. Fukuyo. 1986. Cyst and motile morphology of colonial dinoflagellate *Phaeopolikrikos hartmannii* (Zimmermann) comb. nov. *J. Plankton Res.*, 8: 811-818.
- Matsuoka, K., J. P. Bujak y T. Shimazaki. 1987. Late Cenozoic dinoflagellate cysts biostratigraphy from the west coast of northern Japan. *Micropaleontology*. 33: 214-229.
- Matsuoka, K., A. McMinn y J. H. Wrenn. 1997. Restudy of the holotype of *Operculodinium centrocarpum* (Deflandre y Cookson) Wall (Dinophyceae) from the Miocene of Australia, and the taxonomy of related species. *Palynology*. 21: 19-33.
- Matsuoka, K., Y. Fukuyo, D. P. Praseno y Q. Adnan. 1998. *Pyrodinium bahamense* cysts in surface sediments of Jakarta Bay and off Ujung Pandang, Indonesia. En: Reguera, B., J. Blanco, M. L. Fernández y T. Wyatt (eds.). *VIII International Conference on Harmful Algae*. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission-UNESCO, Santiago de Compostela. 63 p.

- Mc Minn, A. 1989. Late Pleistocene Dinoflagellate cysts from Botany Bay, New South Wales, Australia. *Micropaleontology*. 35: 1-9.
- Minobe, S. 1998. Bidecadal and Pentadecadal Climate Oscillations over the North Pacific and North America. En: Holloway, G., P. Muller y D. Henderson (eds.). *Biotic Impacts of extratropical climate variability in the Pacific Proceedings 'Aha Huliko' a Hawaiian Winter Workshop*. Univ. of Hawaii at Manoa. Jan. 25-29. NOAA. 5-14 p.
- Minobe, S. 1999. Resonance in bidecadal and pentadecadal climate oscillations over the North Pacific: Role in climate regime shifts. *Geophys. Res. Lett.*, 26: 855-858.
- Mitchel, B. G. y D. A. Kiefer. 1988. Chlorophyll "a" specific absorption and fluorescence excitation spectra for light-limited phytoplankton. *Deep Sea Res.*, 35: 639-663.
- Montiel-Nieves, M. 1998. Composición fitoplanctónica en la columna de agua en muestras colectadas con tubo muestreador segmentado. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Marinas, U.A.B.C. Ensenada, 39 pp.
- Montoya, N. G., M. I. Reyero, R. Akselman, J. M. Franco y J. I. Carreto. 1998. Paralytic Shellfish Toxins in the anchovy *Engraulis anchoita* from the argentinian coast. En: Reguera, B., J. Blanco, M. L. Fernández y T. Wyatt (eds.). *VIII International Conference on Harmful Algae*. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission-UNESCO, Santiago de Compostela. 72-73 p.
- Morey-Gaines, G. 1981. The ecological role of dinoflagellate blooms in the Los Angeles-Long Beach Harbor. Ph. D. Dissertation. Department of Biological Sciences. University of Southern California. Los Angeles. USC Sea Grant Publication No. USCSG-TD-01-81.
- Nakamura, Y., S. Shin-ya y J. Huromi. 1996. Development and collapse of a *Gymnodinium mikomotoi* red tide in the Seto Inland Sea. *Aquatic Microbial Ecology* 10: 131-137.
- NOAA. 2001. National Marine Fisheries Service. Temperature Anomaly at the Sea Surface. Pacific Fisheries Environmental Group. Pacific Grove, California.
- Nuzzo, L. y M. Montessoro. 1999. Different excystment patterns in two calcareous cyst-producing species of the dinoflagellate genus *Scrippsiella*. *J. Plankton Res.*, 21: 2009-2018.
- Orellana-Cepeda, E. 1971. Sistemática (*Dinoflagellatae*) y distribución del fitoplancton marino en una área del Pacífico Sud-oriental (Operación Oceanográfica "Marchile VII" Marzo 1968). Universidad Católica de Valparaíso. 92 pp.
- Orellana-Cepeda, E., L. A. Morales-Zamorano y N. Castro-Castro. 1993. A conceptual model of coastal red tides off Baja California. En: *Sixth International Conference on Toxic Marine Phytoplankton*. Nantes. 152 p.

- Orellana-Cepeda, E., L. A. Morales-Zamorano, J. Serrano-Esquer y Z. E. Carrillo Hernández. 1994. Fitoplancton de Bahía Todos Santos. En: Memorias del X Symposium Internacional de Biología Marina. U.A.B.C.- S.C.M.I.- U.A.B.C.S. 161 pp.
- Orellana-Cepeda, E., E. Martínez-Romero, L. Muñoz-Cabrera, P. López-Ramírez, E. Cabrera-Mancilla, y C. Ramírez-Camarena. 1998. Toxicity Associated with Blooms of *Pyridinium bahamense* var. *compressum* in Southwestern México. En: Reguera, B., J. Blanco, M. L. Fernández y T. Wyatt (eds.). VIII International Conference on Harmful Algae. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission-UNESCO, Santiago de Compostela. 60 p.
- Orellana-Cepeda, E. L. Banda Bermúdez y L.A. Morales Zamorano. 1999. Una alternativa rápida de monitoreo de fitoplancton nocivo en cultivos de mejillón. IV Congreso Latinoamericano de Malacología. Coquimbo, Chile.
- Orellana-Cepeda, E. 1999. Reporte Técnico del proyecto “Impacto Ambiental de las Mareas Rojas”. U.A.B.C., Co.Na.CyT. 123 pp.
- Orellana-Cepeda, E. 2001. Base de datos del fitoplancton en la Bahía de Todos Santos, B.C., Reporte Técnico del Proyecto Co.Na.Bio.
- Osorio-Taffal, B. F. 1942. Notas sobre algunos dinoflagelados planctónicos marinos de México, con descripción de nuevas especies. En: Anales del Instituto Politécnico Nacional, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. México, D.F. 435-447 p.
- Pavia, E. y S. Reyes. 1983. Variaciones espaciales y estacionales del viento superficial en la Bahía de Todos Santos, Ciencias Marinas. 9:151-167.
- Peña-Manjarrez, J. L. 1987. Contribución al Estudio de Fuentes de Contaminación por Materia Orgánica y sus Aportes a la Bahía de Todos Santos, B. C. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias Marinas, U.A.B.C., Ensenada. 71 pp.
- Poletti, R., K. Cettul, F. Bovo, A. Milandri, M. Pompei y R. Frate. 1998. Distribution of toxic dinoflagellates and their impact on shellfish along the northwest Adriatic coast. En: Reguera, B., J. Blanco, M. L. Fernández y T. Wyatt (eds.). VIII International Conference on Harmful Algae. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission-UNESCO, Santiago de Compostela. 88-90 p.
- Reynolds, C. S. y T. J. Smayda. 1998. Principles of species selection and a community assembly in the phytoplankton: further explorations of the Mandala. En: Reguera, B., J. Blanco, M. L. Fernández y T. Wyatt (eds.). VIII International Conference on Harmful Algae. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission-UNESCO, Santiago de Compostela. 8-10 p.

- Rochon, A., A. De Vernal, J. L. Turon, J. Matthiessen y M. J. Head. 1999. Distribution of recent dinoflagellate cysts in surface sediments from the North Atlantic Ocean and adjacent seas in relation to sea-surface parameters. *Am. Assoc. Stratigr. Palynologists Found. Cont. Ser.* 35: 142 pp.
- Rytter, H. G., 1978. Using the inverted microscope. En: Sournia, A. (ed.). *Phytoplankton Manual*. UNESCO, Paris 191-196 p.
- Shunway, S. E., H. P. Van Egmond, J. W. Hurst y L. L. Bean. 1995. Management of Shelfish Resources. En: Hallegraeff, G. M., D. M. Anderson, y A. D. Cembella (eds.). *Manual on Harmful Marine Microalgae*. Intergovernmental Oceanographic Commission, Manuals and Guides No. 33. UNESCO, Paris. 443-461 p.
- Smayda, T. J. 1990. Novel and nuisance phytoplankton blooms in the sea: Evidence for a global epidemic. En: Granéli, E., B. Sundström, L. Edler y D. M. Anderson (eds.). *Toxic Marine Phytoplankton*. Elsevier, Amsterdam. 29-40 pp.
- Smayda, T. J. 1997. Harmful Algal Blooms: Their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. *Limnol. Oceanogr.*, 42: 1137-1153.
- Sosik, H. M. y B. G. Mitchell. 1995. Light absorption by phytoplankton, photosynthetic pigments and detritus in the California Current System. *Deep-Sea Res.*, 42: 1717 – 1748.
- Sournia, A., M. J. Chretiennot-Dinet y M. Ricard. 1991. Marine phytoplankton: How many species in the world ocean?. *J. Plankton Res.*, 13: 1093-1099.
- Sournia, A. 1978. *Phytoplankton manual*. UNESCO, Paris. 337 pp.
- Sournia, A. 1986. *Atlas du Phytoplancton Marin*. Vol. 1. *Cyanophycées, Dictyochophycées, Dinophycées et Raphidophycées*. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique, Paris. 219 pp.
- Stanford, B.H. y W.E. Esaias. s/a. An Overview of the SeaWiFS Project. NASA Goddard Space Flight Center. 7 pp.
- Stover, L. E., H. Brinkhuis, S. P. Damassa, L. De Verteuil, R. J. Helby, E. Monteil, A. D. Partridge, A. J. Powell, J. B. Riding, M. Smelror y G. L. Williams. 1996. Mesozoic-Tertiary dinoflagellates, acritarchs and prasinophytes. En: Jansonius, J., and D. C. McGregor (eds.). *Palynology: Principles and Applications*. Vol. 2. Am. Assoc. Stratigr. Palynologists Found. Dallas, Texas. 641-750 p.
- Sutherland, T. F., C. Leonard y F. J. R. Taylor. 1992. A segmented pipe sampler for integrated profiling of the upper water column. *J. Plankton Res.*, 14: 915 - 923.

- Sweeney, B. M. 1975. Red tides I have known. En: LoCicero, V. R. (ed.). Proceedings of the First International Conference on Toxic Dinoflagellate Blooms. Mass. Sci. Tech. Found. Wakefield. 225-234 p.
- Tanco, R. y G. Berri. 2000. Climlab versión 1.1. International Research Institute for Climate Prediction.
- Tappan, H. y Loeblich A. R. Jr. 1970. Geobiologic implications of fossil phytoplankton evolution and time-space distribution. En: Kosanke, R. M., y A. T. Cross. (eds.). Palynology of the late Cretaceous and early Tertiary. Geol. Soc. Am. Special paper, 127: 247-340.
- Taylor, F. J. R. 1976. Dinoflagellates from the International Indian Ocean Expedition. A report on material collected by the R. V. "Anton Bruñi" 1963-1964. En: Melchior, H. (ed.). Bibliotheca Botánica, Stuttgart. 234 pp.
- Tomas, C. R. (ed.). 1997. Identifying Marine Phytoplankton. Academic Press. San Diego. 858 pp.
- Tomas, C. R. 1998. Blooms of potentially harmful *raphidophycean* flagellates in Florida coastal waters. En: Reguera, B., J. Blanco, M. L. Fernández y T. Wyatt (eds.). VIII International Conference on Harmful Algae. Xunta de Galicia and Intergovernmental Oceanographic Commission-UNESCO, Santiago de Compostela. 101-103 p.
- Thronsen, J. 1978. Phytoplankton preservation and storage. En: Sournia, A. (ed.). Phytoplankton manual. UNESCO, Paris. 69-74 p.
- Utermöhl, H. (1958). Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodik. Verh., Int. Ver. Limnol., 9: 1-38.
- Venrick, E. L. y T. L. Hayward. 1984. Determining chlorophyll on the 1984 Calcofi surveys. Calcofi Rep. 25: 74-79
- Wall, D. y B. Dale. 1967. The resting cysts of modern marine dinoflagellates and their palaeontological significance. Rev. Palaeobotany and Palynology, 2: 349-354.
- Watanabe, M., K. Kohara y T. Kimura. 1995. Generation of a *Chaettonella antiqua* bloom by imposing a shallow nutricline in a mesocosm. Limnol. Oceanogr., 40: 1447-1460.
- Wood, F. E. J. 1968. Dinoflagellates of the Caribbean Sea and Adjacent Areas. University of Miami. 143 pp.
- Wood, G. D., A. M. Gabriel y J. C. Lawson. 1996. Palynological Techniques-Processing and Microscopy. En: Jansonius, J. y D. C. McGregor (eds.). Palynology: principles and applications. Am. Assoc. Stratigr. Palynologists Found. 1: 29-50 p.

Work, T. M., A. M. Beale, L. Fritz, M. A. Quilliam, M. Silver, K. Buck y J. L. C. Wright. 1993. Domoic acid intoxication of brown pelicans and cormorants in Santa Cruz, California. En: Smayda, T. J. y Y. Shimizu (eds.). Toxic phytoplankton blooms in the sea. Elsevier, New York. 3: 643-649.

Apéndice I.- Posición de las estaciones que fueron recorridas durante el crucero preliminar en septiembre de 1999 para analizar los sedimentos en la búsqueda de quistes de dinoflagelados. Las estaciones con clave alfanumérica fueron referenciadas con el GPS del Guardacostas "Mariano Matamoros" de la Armada de México. Las estaciones con un asterisco (*) fueron referenciadas con el GPS a bordo de la lancha "Atenea" del CICESE. Las estaciones con doble asterisco (**) fueron incluidas en los muestreos cuando se presentaron los florecimientos de abril y mayo-junio del 2000.

ESTACION	LATITUD NORTE	LONGITUD OESTE	ESTACION	LATITUD NORTE	LONGITUD OESTE
A1	31.82	116.637	E1	31.846	116.653
A2	31.804	116.64	E2	31.86	116.666
A3	31.769	116.65	E3	31.873	116.671
A4	31.766	116.655	E4	31.858	116.689
A5	31.765	116.684	E5	31.866	116.708
B1	31.822	116.651	E6	31.875	116.726
B2	31.83	116.664	E7	31.883	116.745
B3	31.791	116.692	E8	31.889	116.766
B4	31.764	116.717	E9	31.905	116.808
B5	31.782	116.726	E10	31.921	116.842
C1	31.831	116.651	PB*	31.734	116.701
C2	31.825	116.668	E1	31.846	116.653
C3	31.818	116.708	PI*	31.833	116.623
C4	31.802	116.744	C1*	31.833	116.651
C5	31.763	116.811	PG*	31.842	116.653
C6	31.754	116.809	MC*	31.861	116.659
D1	31.838	116.658	PM*	31.865	116.673
D2	31.841	116.678	LR*	31.871	116.679
D3	31.841	116.715	SZ*	31.892	116.700
D4	31.831	116.815	FA**	31.793	116.642
D5	31.816	116.868	ML**	31.778	116.648
D6	31.819	116.867	PH**	31.821	116.625

Apéndice II.- Principios químicos en los que se fundamenta el funcionamiento del autoanalizador (SKALAR) utilizado en la determinación de los nutrientes.

- **Método para nitratos y nitritos**

- Para el análisis de nitratos, la muestra de agua de mar se pasa por una columna de cadmio, donde el nitrato es reducido a nitrito, después es disociado con sulfanilamida y asociado a la N-1-Naftiletildiamina para formar un compuesto con color característico que pasa por una celda de 15 mm y es medido espectrofotométricamente a 450 nm.

- **Método para fosfatos**

- A una muestra de agua de mar se le agrega molibdato de amonio acidificado, con lo cual se produce el ácido fosfomolibdico, a éste se le adiciona sulfato de hidracina para reducirlo y producir el ácido fosfomolibdoso (compuesto de color azul), que es medido espectrofotométricamente a 820 nm.

- **Método para silicatos**

- Bajo condiciones ácidas, el silicato disuelto en el agua de mar reacciona con el molibdato de amonio para formar ácido silicomolibdico, este es reducido con ácido ascórbico a azul de Prusia, el cual es medido a 810 nm. Se agrega ácido oxálico para la evitar interferencia de los fosfatos.

- **Método para amonio**

- El amonio se determina por la reacción de Berthelot, en la cual el ácido hipocloroso y el fenol, reaccionan con el ión amonio en solución alcalina para formar el azul de indofenol. La medición se hace a 640 nm.