CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE ENSENADA, BAJA CALIFORNIA



PROGRAMA DE POSGRADO EN CIENCIAS EN ECOLOGÍA MARINA

Distribución espacial de la abundancia y biomasa del nano y microfitoplancton en respuesta a las condiciones oceanográficas registradas en la capa de mezcla bajo condiciones de invierno en el Golfo de México.

Tesis

Para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de

Maestro en Ciencias Presenta:

Karla Sidón Ceseña

Ensenada, Baja California, México 2015 Tesis defendida por

Karla Sidón Ceseña

y aprobada por el siguiente Comité

Dr. José Rubén Lara Lara Codirector de tesis Dr. Juan Carlos Herguera García Codirector de tesis

Dra. Lorena Patricia Linacre Rojas Miembro del Comité M. C. Vicente Ferreira Bartrina Miembro del Comité

Dr. José Martín Hernández Ayón Miembro del Comité

Dr. David Alberto Rivas Camargo Coordinador del Posgrado en Ecología Marina Dr. Jesús Favela Vara Director de Estudios de Posgrado Resumen de la tesis de **Karla Sidón Ceseña**, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de Maestro en Ciencias en Ecología Marina.

Distribución espacial de la abundancia y biomasa del nano y microfitoplancton en respuesta a las condiciones oceanográficas registradas en la capa de mezcla bajo condiciones de invierno en el Golfo de México

Resumen aprobado por:

Biol. Mar. Karla Sidón Ceseña

Con el objetivo de evaluar los patrones de la abundancia, diversidad, estructura de tamaños y biomasa del microfitoplancton en respuesta a las condiciones oceanográficas encontradas en la capa de mezcla en el Golfo de México en condiciones de invierno, se analizaron 164 muestras a profundidades discretas de la columna de agua en 33 estaciones obtenidas durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3. Las diatomeas presentaron una abundancia máxima de 6, 420 cél. L-1, aunque en promedio la abundancia de las diatomeas fue menor que la abundancia de los dinoflagelados. La mayoría de las longitudes de células de diatomeas se encontraron en un rango entre 50 a 200µm, sin embargo, se encontraron células de hasta 800 µm de longitud. El aporte máximo de biomasa de las diatomeas fue de 1.5 µg C L⁻¹. Las diatomeas se acumularon en la picnoclina en la zona norte del área de estudio (Latitud 25) y al sur en Bahía Campeche (Latitud 20). Los dinoflagelados presentaron una abundancia máxima 3, 780 cél. L-1, mientras que el rango de longitud de la mayoría de las células se observó entre 30 a 100 µm. Esto indica que las células de los dinoflagelados fueron más pequeñas en comparación con las diatomeas, sin embargo el aporte de biomasa de dinoflagelados fue mayor que el de las diatomeas, con un aporte máximo de hasta 14.55 µg C L⁻¹. Los dinoflagelados presentaron un patrón de distribución espacial opuesto al de las diatomeas, las mayores abundancias se encontraron sobre todo en la zona central, zona influenciada por giros anticiclónicos, generalmente entre los 10 a 50m de profundidad, dentro de la capa de mezcla y por encima de la nutriclina. El género Gymnodinium representó al 54% y Gyrodinium representó al 23% del total de los dinoflagelados observados en este trabajo, observación que implica que el 77% del total de los dinoflagelados son mixotróficos. Los nanoflagelados fueron aún más abundantes que las diatomeas y dinoflagelados y el promedio de la abundancia fue de 1, 718 Cél/L. Los valores más altos de abundancia de los nanoflagelados, se encontraron entre los 10 y 50 m de profundidad, y se observó una tendencia en los valores a aumentar asociado al hundimiento de la isopicna de 25.5 hasta o por debajo de los 100m. Los resultados de este trabajo sugieren que durante las condiciones de invierno la región más oceánica del Golfo de México, región influenciada por los remolinos anticiclónicos que se desprenden de la corriente de Lazo, y al norte de Yucatán, el mayor aporte de biomasa del fitoplancton por encima de la base de la capa de mezcla tiende a ser mayormente por dinoflagelados mixotróficos, los cuales constituyen en promedio un 50% de la biomasa total de los dinoflagelados.

Palabras clave: Microfitoplancton, Abundancia, Biomasa, Estructura de Tamaños, Condiciones de Invierno, Giros ciclónicos/anticiclonicos.

Abstract of the thesis presented by **Karla Sidón Ceseña** as a partial requirement to obtain the Master of Science degree in Marine Ecology.

Distribución espacial de la abundancia y biomasa del nano y microfitoplancton en respuesta a las condiciones oceanográficas registradas en la capa de mezcla bajo condiciones de invierno en el Golfo de México

Abstract by:

Biol. Mar. Karla Sidón Ceseña

In this work we assess the microphytoplankton size structure and abundance patterns responses to the oceanographic conditions within the mixed layer in the Gulf of México during late winter of 2013. We analyzed 164 seawater samples at discrete depths in the water column from 33 stations during XIXIMI-3 cruise. On average the abundance of diatoms was lower than the abundance of dinoflagellates, a maximum abundance of 6,420 diatoms L⁻¹ was observed in one station. The median diatom cell length was found to range between 50 to 200 µm long, however, cells of length up to 800 microns were occasionally found. The maximum contribution of diatom biomass was 1.5 μ g C L¹. Diatoms were observed to accumulate in the pychocline at latitude 25°N, and in the Campeche Bay around 20°N to the south. Dinoflagellates showed a maximum abundance of 3,780 cel. L⁻¹, the lengths of most cells observed ranged between 30 to 100 µm, indicating that cell lengths of dinoflagellate cells were smaller compared to diatoms, however the input of dinoflagellate biomass was higher than that of diatoms with a maximum contribution of 14.7 µg C L⁻¹. Dinoflagellates show an opposite pattern to diatoms, their highest abundances were found mainly in the central zone, strongly influenced by anticyclonic eddies, between 10 to 50 m depth within the mixed layer and above the nutricline. The genus Gymnodinium represented 54% and Gyrodinium represented 23% of all dinoflagellates observed in this work. This observation indicates that 77% of total heterotrophic dinoflagellates are mixotrophic. The late winter nanoflagellates were even more abundant than diatoms and dinoflagellates and their average abundance was 1,718 cells L⁻¹, the highest values were found between 10 and 50 m depth. The nanoflagellates showed increase abundances in locations where the 25.5 isopycnal sank to or below 100m. The results of this study suggest that during winter conditions in the deep water region of the Gulf of Mexico, a region influenced by the anticyclonic eddies shed by the Loop Current and the northern winds, the ecological web structure of microphytoplankton in the mixed layer tends to be more heterotrophic, due to the greater contribution of mixotrophic dinoflagellate biomass, which constitute on average 50% of the total biomass.

Keywords: Microphytoplankton, Abundance Biomass, Size structure, Winter conditions, Cyclonic/anticyclonic eddies.

Dedicatoria

A Esperanza

Agradecimientos

AL CICESE y al Departamento de Ecología Marina por aceptarme como estudiante en el posgrado.

Al CONACYT por otorgarme la beca para el estudio de maestría con número de CVU 474503.

Al Dr. José Rubén Lara Lara por todo el apoyo y disposición durante este proceso de mucho aprendizaje siempre.

Al Dr. Juan Carlos Herguera por todo el apoyo y cuestionamientos que tienen siempre el objetivo de enriquecer el trabajo.

Al Comité revisor, a la Dr. Lorena Patricia Linacre Rojas, al M. C. Vicente Ferreira Bartrina y al Dr. Martín Hernández Ayón, por revisar este documento y por sus observaciones, los cuales enriquecieron el contenido de este trabajo y por ende apoyaron a mejorarlo.

A la Ocean. Carmen Bazán Guzmán, por todo el apoyo con el laboratorio, por siempre apoyar con la mejor disposición, sin su apoyo este trabajo no hubiera sido posible.

Al Dr. Víctor Camacho Ibar del Instituto de Investigaciones Oceanográficas de la UABC por proporcionarme los datos de nutrientes de la campaña XIXIMI-3.

AI M. C. Vicente Ferreira, por facilitarme los datos de CTD y su asesoría con el programa de ODV.

A la Dr. Lorena Linacre por contagiarme el entusiasmo y gusto por este tema de investigación, además de motivarme siempre en este proceso.

A Elizabeth Farías por orientar en todo momento con la mejor disposición y una sonrisa.

A los compañeros del posgrado, siempre se aprende de las personas.

A mi mamá, mis hermanos y mis niños, por siempre estar.

A Benjamín, tu siempre te llevas la peor parte ya es la segunda tesis que estas a mi lado, siempre ahí para levantarme cuando veo todo oscuro. Gracias mi amor, algún día le contaremos a Esperanza cuando hacía la tesis de maestría y ella venia en camino, ustedes dos son lo mejor de mi día a día.

Contenido

Página

Resumen español. Resumen inglés Dedicatoria Agradecimientos Lista de Figuras Lista de Tablas	i ii iV Vii X
Capítulo 1. Introducción	1
1 1 El fitoplancton y el carbono en el ecosistema	2
1 2 Procesos físicos y la estructura del fitoplancton	3
1.3 Antecedentes	5
1 4 Justificación	8
1 5 Hinótesis	9
1.6 Objetivo General	10
1 6 1 Objetivos Particulares	10
Capítulo 2. Materiales v Métodos	11
2.1 Área de estudio	11
2.2 Trabajo en campo	13
2.3 Análisis de Laboratorio	13
2.3.1 Análisis de nutrientes	13
2.3.2 Análisis de fitoplancton	14
2.3.3 Análisis de identificación del microfitoplancton	14
2.4 Cálculo de la densidad de células del fitoplancton	15
2.5 Análisis de la diversidad de la comunidad	15
2.6 Estimación de la biomasa del nano y microfitoplancton	16
2.7 Capa de Mezcla	18
2.8 Gráficas	19
Capítulo 3.Resultados	20
3.1 Condiciones ambientales	20
3.1.1 Altimetría de la superficie del mar	20
3.1.2 Distribución de la temperatura	22
3.1.3 Distribución de la salinidad	23
3.1.4 Distribución del oxígeno	23
3.1.5 Distribución de la Fluorescencia	25
3.1.6 Distribución de fluorescencia en la base de la CDM	26
3.1.7 Máximo de fluorescencia y capa de mezcla	27
3.1.8 Profundidad de la capa de mezcla	28
3.1.9 Nutrientes	32
3.2 Estructura de la comunidad	35
3.2.1 Abundancia de diatomeas	35

Contenido (continuación)

3.2.2 Diversidad de las diatomeas	37
3.2.3 Abundancia de dinoflagelados	38
3.2.4 Diversidad de los dinoflagelados	42
3.2.5 Abundancia de nanoflagelados	43
3.3 Estructura de Tamaño	45
3.3.1Tamaño de células de diatomeas	45
3.3.2 Tamaño de células de dinoflagelados	46
3.4 Análisis de la biomasa del microfitoplancton en el Golfo de México	47
3.4.1 Biomasa de diatomeas	47
3.4.2 Biomasa de dinoflagelados	48
3.4.3 Biomasa de los nanoflagelados	49
3.4.4 Aporte de carbono por grupo del microfitoplancton	51
Capítulo 4. Discusión	54
Capítulo 5. Conclusiones	60
Capítulo 6. Recomendaciones	62
Lista de referencias	63
Anexo I	69
Anexo II	70

Lista de figuras

Figura

Pagina

1	Grupos funcionales del fitoplancton. a) dinoflagelado del género <i>Ceratium</i> , b) nanoflagelado autótrofo del género <i>Pyramimonas</i> ,c) diatomea penada <i>Rhizosolenia</i> y c) diatomea central <i>Thalassiosira</i> . (Imágenes b y c tomadas de <u>http://planktonnet.awi.de/</u>)	2
2	Estructura pelágica según las condiciones de nutrientes y turbulencia (modificado de Cullen y colaboradores 2002)	4
3	Relación entre fitoplancton, nutrientes y turbulencia (Tomado de Margalef (1978) modificado por Flores y Sierro 2013)	4
4	Estaciones donde se colectaron las muestras del nano y microfitoplancton en el Golfo de México	10
5	Muestra cómo se consideró el ancho y el largo de las células analizadas	15
6	Anomalías de la altura de la superficie del mar en el Golfo de México a finales de invierno. Los colores de verde a rojo indican levantamiento y tono azul indica hundimiento de la superficie del mar: a) 20 de febrero del 2013, b) 2 de marzo del 2013 y c) 10 de marzo del 2013	19
7	Anomalía de la isopicna 25.5, lo cual coincide con las estructuras de remolinos ciclónicos y anticiclónicos	20
8	Distribución de la temperatura (⁰ C) en el Golfo de México durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3. a) 10m, b) 50m	21
9	Distribución de la salinidad en la campaña XIXIMI-3 en el Golfo de México durante finales de invierno. a) 10m,b) 50m	22
10	Distribución del oxígeno (ml/L) durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 durante finales de invierno. a) 10m, b) 50m y c) 75m	23
11	Distribución de la fluorescencia en unidades relativas durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 durante finales de invierno. a) 10m, b) 50m y c) 75m	24
12	Valor de fluorescencia (isolineas y barra de color) en unidades relativas en la isopicna 25.5 [kg/m ³]	25

Lista de figuras (continuación)

Figura

13	Máximo de fluorescencia y la base de la capa de mezcla (línea blanca isolínea de anomalía de densidad (Kg/m ³). a) Fluorescencia línea 25 ⁰ N y b) Fluorescencia línea 20 ⁰ N	26
14	Base de la capa de mezcla. a) Muestra en el eje x la anomalía de la densidad <i>in situ</i> y en eje y la frecuencia de Brunt- Vaísala [ciclos h ⁻¹], b) muestra eje y la profundidad (m) y en el eje y la derivada en función de la profundidad de la anomalía de la densidad <i>in situ</i> c) muestra la sección de la distribución de la anomalía de la densidad <i>in situ</i> de 0 a 150 db en la latitud 25 ^o N.	27
15	Base de la capa de mezcla. a) Muestra en el eje x la anomalía de la densidad <i>in situ</i> y en eje y la frecuencia de Brunt- Vaísala [ciclos h ⁻¹], b) muestra eje y la profundidad (m) y en el eje y la derivada en función de la profundidad de la anomalía de la densidad <i>in situ</i> c) muestra la sección de la distribución de la anomalía de la densidad <i>in situ</i> de 0 a 150 db en la latitud 20 ⁰ N.	28
16	Base de la capa de mezcla. a) Muestra en el eje x la anomalía de la densidad <i>in situ</i> y en eje y la frecuencia de Brunt- Vaísala [ciclos h ⁻], b) muestra eje y la profundidad (m) y en el eje y la derivada en función de la profundidad de la anomalía de la densidad <i>in situ</i> c) muestra la sección de la distribución de la anomalía de la densidad <i>in situ</i> de 0 a 150 db en la latitud 23 ⁰ N	29
17	Distribución vertical de la frecuencia Brunt-Vaisala durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno (isolíneas blancas representan la anomalía de la densidad potencial σ (kg/m ³). a) Latitud 25, b) Latitud 23 y c) Latitud 20	30
18	Distribución vertical del Nitrito/Nitrato μ M/ durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno (isolínea blanca representa la nutriclina en 1 μ M. a) Latitud 25, b) Latitud 23 y c) Latitud 20.	32
19	Distribución vertical del silicato µM durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno. a) Latitud 25, b) Latitud 23 y c) Latitud 20	33
20	Distribución de la abundancia de las diatomeas durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno. a) 10m, b) 50m y c) 75m.	34

Lista de figuras (continuación)

Figura		Pagina
21	Distribución vertical de la abundancia de las diatomeas durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno. a) Latitud 25, b) Latitud 23 y c) Latitud 20	35
22	Abundancia relativa de los géneros de diatomeas más abundantes en el GM durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno	36
23	Distribución de la abundancia de dinoflagelados durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno. a) 10m, b) 50m y c) 75m.	38
24	Distribución vertical de la abundancia de dinoflagelados durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno. a) Latitud 25° N, b) Latitud 2°N y c) Latitud 20° N.	39
25	Abundancia relativa de los géneros de dinoflagelados más abundantes en el GM durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno.	40
26	Abundancia relativa de los géneros de dinoflagelados en Latitudes que corresponden al norte (Latitud 25) al centro (Latitud 23) y sur (Latitud 20) del GM durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno.	41
27	Distribución de la abundancia de los nanoflagelados en el Golfo de México durante finales de invierno. a) 10m, b) 50m y c) 75m	43
28	Distribución vertical de la abundancia de los nanoflagelados durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno en: a) Latitud 250 N, b) Latitud 20N y c) Latitud 200 N	44
29	Distribución de la frecuencia de tamaños de diatomeas del GM a finales de invierno	45
29	Distribución de la frecuencia de tamaños de dinoflagelados del GM a finales de invierno	46
30	Distribución de la biomasa (μ g C l ⁻¹) de las diatomeas con el valor de la mediana del biovolumen, durante finales de invierno en el Golfo de México. A) 10m, b) 50m y c) 75m	47

Lista de figuras (continuación)

Figura

Pagina

31	Distribución de la biomasa (μ g C l ⁻¹) de los dinoflagelados durante finales de invierno en el Golfo de México. A) 10m, b) 50m y c) 75m	51
32	Distribución de la biomasa μ g C l ⁻¹ de los nanoflagelados durante finales de invierno en el Golfo de México. A) 10m, b) 50m y c) 75m	48
33	Aporte de biomasa por grupo funcional de fitoplancton a los 50m en a) Latitud 25 ^o N, b) Latitud 23 ^o N y c) Latitud 20 ^o N (eje secundario indica la biomasa aportada por los dinoflagelados línea naranja)	50
34	Aporte de biomasa por grupo funcional de fitoplancton a los 50m en a) Latitud 25 ^o N, b) Latitud 23 ^o N y c) Latitud 20 ^o N (eje secundario indica la biomasa aportada por los dinoflagelados línea naranja)	51
35	Aporte relativo al promedio de la biomasa por género más abundante de las diatomeas	53

Lista de Tablas

Tabla		Pagina
1	Ecuaciones de las formas geométricas utilizadas para calcular el biovolumen de las células respecto a su forma propuesto por Hillebrand <i>et al.</i> , (1999)	16
2	Número de diatomeas y dinoflagelados medidos (n), la mediana de biovolumen en (μ^3) y la cantidad de carbono por célula en μ g C cel ⁻¹ .	17
3	Diversidad de Shannon (H´) y riqueza (S) de las diatomeas en 3 regiones del área de estudio	37
4	Diversidad de Shannon (H´) y riqueza (S) de los dinoflagelados en 3 regiones del área de estudio	42
4	Número de mediciones (n), el promedio, la mediana, la desviación estándar (±DE) y el máximo y mínimo del tamaño de célula de las diatomeas	45
5	Número de mediciones (n), el promedio, la mediana, la desviación estándar (±DE) y el máximo y mínimo del tamaño de célula de los dinoflagelados.	46
6	Biomasa de las diatomeas con el valor de la mediana del biovolumen, el promedio, la mediana la desviación estándar (±DE) y el valor máximo y mínimo de la biomasa en μ g C l ⁻¹	48
7	Biomasa de los dinoflagelados con el valor de la mediana del biovolumen, el promedio, la mediana la desviación estándar (\pm DE) y el valor máximo y mínimo de la biomasa en µg C l ⁻¹	49
8	Biomasa de los nanoflagelados con el valor de la mediana del biovolumen, el promedio, la mediana la desviación estándar (\pm DE) y el valor máximo y mínimo de la biomasa en µg C l ⁻¹	50
9	Biomasa del microfitoplancton total con el valor de la mediana del biovolumen, el promedio, la mediana la desviación estándar (\pm DE) y el valor máximo y mínimo de la biomasa en µg C l ⁻¹	53

Capítulo 1. Introducción

Los organismos fotosintéticos más abundantes en el océano lo constituyen el grupo del fitoplancton, estos organismos unicelulares de $0.2 a 100\mu$ de tamaño, mediante la energía solar son los responsables de transformar el carbono inorgánico en compuestos orgánicos, lo que les confiere ser el primer nivel de la red trófica en el océano.

Las diatomeas son un componente importante del microfitoplancton, su rango de tamaño va desde los 2 mm como la especie *Ethmodiscus rex* de aguas cálidas de los grandes giros subtropicales, hasta tamaños por debajo de las 2µ de longitud. Este grupo se distingue por presentar frustulas (caparazón) de ópalo biogénico (Lalli y Parson, 1997). Se encuentran en aguas ricas en nutrientes, en aguas superficiales de los trópicos, en latitudes subpolares y sitios de surgencias costeras (Williams y Follows, 2011).

Los dinoflagelados son otro componente importante del microfitoplancton, este grupo puede o no tener cloroplastos, por lo que existen especies fotosintéticas (40-60%), mixotróficas y heterótrofas. Los hábitat en los que se desarrollan son muy variados, y presentan una gran diversidad en aguas tropicales (Taylor *et al.*, 2007). Además este grupo se caracteriza por causar lo que comúnmente se conoce como mareas rojas (Lalli y Parson, 1997).

Las comunidades de nanoflagelados marinos tienen un importante vínculo en la red alimenticia microbiana, los nanoflagelados heterótrofos y mixotróficos consumen bacterias y picofitoplancton, proporcionando un vínculo esencial en la transferencia de carbono a niveles tróficos superiores y junto con los nanoflagelados autótrofos son el mayor recurso de alimento para los omnívoros de mesozooplancton Legendre y Rassoulzadegan, 1995; Safi y Hall, 1997). Estas comunidades comúnmente se encuentran asociadas con bajos niveles de biomasa (Nogueira y Figueiras, 2005; Granda y Anadón, 2008).

La composición de tamaños del fitoplancton es uno de los principales factores que controla el funcionamiento de la red alimenticia pelágica y como consecuencia afecta la

tasa de exportación de carbono de la superficie a las capas profundas del océano (Legendre y Le Févre 1991; 1995; Marañón, *et al.*, 2001; Brown *et al.*, 2008).



Figura 1. Grupos funcionales del fitoplancton. a) dinoflagelado del género *Ceratium*, b) nanoflagelado autótrofo del género *Pyramimonas*,c) diatomea penada *Rhizosolenia* y c) diatomea central *Thalassiosira*. (Imágenes b y c tomadas de <u>http://planktonnet.awi.de/</u>).

1.1 El fitoplancton y el carbono en el ecosistema

El fitoplancton solo es capaz de crecer en la superficie del océano a profundidades hasta las que penetra la luz solar. La materia orgánica creada por el fitoplancton y su detritus es respirado por otros organismos, incluyendo a las bacterias y a las arqueas; el zooplancton consume al fitoplancton y estos son consumidos por peces. Las células del fitoplancton y las pellets fecales se hunden hasta profundidades donde no se lleva a cabo la fotosíntesis, donde casi todo el carbono orgánico es respirado y se transforma en carbono inorgánico disuelto, y una parte se transfiere como carbono orgánico disuelto a la superficie del mar. Al volver esas aguas a la superficie, los organismos fotosintéticos vuelven a transformar el carbono inorgánico disuelto a carbono orgánico. Esta transferencia de carbono mediada biológicamente, aumenta el almacenamiento de carbono inorgánico disuelto en las aguas profundas del océano (Williams y Follows, 2011).

Se conoce que algunas funciones biogeoquímicas del fitoplancton están directamente relacionadas con el tamaño de célula. El picoplancton (< 2μ m) (*Prochlorococcus y Sinechococcus*) presenta una alta razón superficie-volumen (Lin *et al.*, 2014), por lo cual absorben nutrientes con alta eficiencia en condiciones limitadas de nutrientes (Rodríguez *et al.*, 2001). La biomasa producida por fitoplancton pequeño es rápidamente reciclada en el *"bucle microbiano"* en la superficie del océano (Ward, *et al.*, 2012). El nanoplancton (2- 20 µm) (cocolitofóridos) juega un papel importante en el ciclo del carbonato de calcio y en el del dimetilsulfuro (Balch et al., 1991; Holligan, 1992). Por otro lado, el microfitoplancton (> 20 µm) (Diatomeas y dinoflagelados) es considerado ser responsable de la producción primaria nueva y por contribuir sustancialmente a la exportación de carbono (Lin *et al.*, 2014). Las células grandes se hunden más rápido, por lo tanto transportan carbono al océano profundo e impulsan la bomba biológica del carbono (Ward *et al.*, 2012).

1.2 Procesos físicos y la estructura del fitoplancton

Cullen y colaboradores (2002) mencionan que los procesos físicos determinan la estructura pelágica, y que estos procesos físicos tienen una influencia directa en el crecimiento del fitoplancton y como esto afecta a la red alimenticia en el océano. Ellos explican que la turbulencia o el transporte vertical de nutrientes a las capas superficiales pueden ser causados por diferentes mecanismos físicos como son: las ondas internas, mareas, remolinos ciclónicos (mesoescala), por bombeo de Ekman y tormentas atmosféricas. Según los regímenes de turbulencia y nutrientes se puede identificar las tendencias de la estructura pelágica (Figura 2.), en condiciones de baja turbulencia y bajos nutrientes la estructura del ecosistema tiende a presentar células pequeñas, altas tasas de renovación y alta competencia por nutrientes, este tipo de condiciones está dominado generalmente por el bucle microbiano. En condiciones de altos nutrientes y alta turbulencia, las células son grandes, las biomasas son mayores y la selección es por el crecimiento rápido de las células, en este tipo de condiciones tienden a dominar las

diatomeas y el microfitoplancton (Fig. 3). Altas concentraciones de nutrientes y baja turbulencia tiende a generar condiciones que propician los florecimientos algales nocivos (FAN) (Fig. 2 y 3). Las condiciones de alta turbulencia y alto contenido en nutrientes se desarrollan en altas latitudes en las zonas llamadas HNLC (por sus siglas en inglés, son zonas de altos nutrientes bajas clorofilas) (Cullen *et al.*, 2002).



Figura 2. Estructura pelágica según las condiciones de nutrientes y turbulencia (modificado de Cullen y colaboradores 2002).



Figura 3. Relación entre fitoplancton, nutrientes y turbulencia (Tomado de Margalef (1978))

El Golfo de México (GM) es una cuenca caracterizada por aguas subtropicales en superficie. El patrón de circulación de las aguas superficiales en el Este del GM (90⁰ Longitud) está dominado por un giro anticiclónico que se desprende de la Corriente de Lazo (CL). La mayor parte del flujo de la capa superficial de la CL entra por el canal de Yucatán y sale por el estrecho de Florida. La CL no fertiliza al GM, de hecho el agua que entra en la CL son de las aguas más oligotróficas superficiales en los océanos (Continental Shelf Associates, Inc., 2000). Por otro lado, los remolinos de mesoescala cuyos efectos se han medido por encima de los 1000m, crean condiciones favorables para la productividad biológica en el Golfo de México (Jochens y DiMarco, 2008). Los remolinos de mesoescala son resultado de una inestabilidad baroclínica, que propician la inyección de nutrientes a la zona eufótica, procesos que favorecen la producción primaria y la exportación de material orgánico particulado al fondo de la cuenca (Bibby *et al.,* 2011).

El propósito de esta investigación es evaluar los patrones de distribución de la abundancia, diversidad, estructura de tamaño y biomasa en términos de carbono de la comunidad del nano y microfitoplancton, con el fin de conocer la respuesta biológica a las condiciones oceanográficas de la capa de mezcla en el Golfo de México en condiciones de invierno.

1.3 Antecedentes

Los estudios de abundancia, taxonomía y composición de tamaño de fitoplancton que se han realizado hasta la fecha el área oceánica del Golfo de México son escasos. En su mayoría los estudios de abundancia de fitoplancton se han llevado a cabo en la parte costera y sur del Golfo de México, especialmente en la Bahía de Campeche (Hernández-Becerril, *et al.*, 2008). Hernández-Becerril y colaboradores (2008) mencionan que los cocolitofóridos y las diatomeas nanoplanctónicas (5 - 20µm) fueron los grupos dominantes, con bajas abundancias de 5.3 x10³ a 1.4 x10⁵ cél. L⁻¹ en condiciones de primavera en la Bahía de Campeche.

Signoret y colaboradores (2006) observaron la variabilidad de la clorofila *a* del oeste al centro del Golfo de México (GM), ellos encontraron concentraciones de clorofila *a* entre

0.02 y 0.45 mg m⁻³, concentraciones semejantes para otras épocas y otras regiones del GM, también indican que el mayor aporte de biomasa fue nanofitoplanctonica y concluyen que la circulación oceánica determina zonas de alta concentración de clorofila *a* las que difícilmente se pueden detectar por imágenes satelitales.

Licea, *et al.*, (2011) a partir de una base de datos de 255 especies de diatomeas obtenidos de 14 cruceros oceanográficos en el sur del GM, reportaron 32 especies de diatomeas con abundancias mayores al 40%. Aunque, reportaron a los géneros más comunes a: *Chaetoceros, Thalassiosira, Nitzchia y Rhizosolenia*, las abundancias reportadas sugieren que estos géneros se encontraron ampliamente distribuidos en el sur del Golfo de México. En este trabajo, también se observó que durante temporada de nortes hubo una mayor presencia de especies (204 en total), en comparación con la temporada de lluvias (98 especies) y durante todo el año (78 especies).

Aldeco y colaboradores (2009) analizaron en la región del cañón de Campeche la relación entre los procesos hidrodinámicos de los giros y frentes con la abundancia de *Thrichodesium* y el fitoplancton, ellos reportaron que el fitoplancton asociado a *Thrichodesium* estuvo dominado por especies tropicales, principalmente dinoflagelados del género *Ceratium*.

Los trabajos más recientes sobre fitoplancton en el Golfo de México son los realizados por Lara-Lara y colaboradores (2012 y 2013), con el fin de caracterizar la composición específica de los grupos fitoplanctónicos de las aguas profundas del Golfo de México, durante las campañas oceanográficas XIXIMI-1 y XIXIMI-2. Ellos reportaron máximos de abundancias de diatomeas y dinoflagelados de 3,240 y 2080 Cél/L respectivamente. También encontraron que *Navicula* fue el género dominante de diatomeas en ambas campañas, mientras que *Gymnodinium* dominaba los dinoflagelados durante XIXIMI-1 y *Gyrodinuim* durante XIXIMI-2. Además reportaron como las mayores abundancias de fitoplancton en la región suroeste, en la bahía de Campeche, lo cual asociaron con el giro ciclónico de dicha zona.

La mayoría de los trabajos que se han realizado en el Golfo de México para determinar el aporte de biomasa del fitoplancton se han basado en el análisis de pigmentos (Quian, *et al.*, 2003; Signoret, *et al.*, 2006). Ghinaglia y colaboradores (2004) en temporada de nortes en la península de Yucatán, en 3 regiones de la península (al oeste Campeche, al norte Yucatán y al este Quintana Roo) encontraron que los espectros de la biomasa mostraban concentraciones iguales en ambientes altamente contrastantes.

1.4 Justificación

Los estudios de abundancia, composición específica y estructura de tamaño del nano y microfitoplancton proporcionan información sobre los procesos de transferencia de energía y biomasa en términos de carbono, desde productores primarios hacia niveles tróficos superiores (Martín, *et al.*, 2006). El análisis por rango de tamaños nos proporciona información sobre la magnitud de la transferencia de carbono en la comunidad del plancton, de forma que comunidades de fitoplancton en las que se observa un mayor contenido de células grandes (Ej. Diatomeas) se asocian con redes alimenticias más cortas que pueden llegar a sustentar importantes poblaciones de peces.

La variabilidad en la distribución de la biomasa de los principales grupos taxonómicos del fitoplancton bajo distintas condiciones ambientales genera el conocimiento requerido para evaluar del aporte diferencial de los principales grupos funcionales del fitoplancton a la comunidad con inportantes implicaciones para el ciclo del carbono (Huete-Ortega, et al., 2011). La composición de la comunidad del plancton afecta la eficiencia del reciclado y las tasas de exportación, ya que células más pequeñas que no biomineralizan prácticamente no se hunden y en su mayoría se consumen y reciclan dentro de la capa eufótica en la superficie de la columna de agua. Por otro lado las células de mayores tamaños como las diatomeas y los cocolitofóridos, con estructuras minerales, tienden a hundirse hacia el océano profundo con mayor facilidad debido a la mayor densidad de los componentes minerales de ópalo biogénico y carbonato de calcio, lo que implica un mayor escape al pastoreo (menor eficiencia en la transferencia trofica) dentro de la capa superficial (Williams y Follows, 2011). Este trabajo pretende establecer una línea base de la abundancia, composición por grupos y por y una estimación de la biomasa del nano y microfitoplancton en respuesta a los diferentes procesos físico-químicos que se presentan en la capa de mezcla bajo condiciones de invierno en la región de aguas profundas del Golfo de México.

1.5 Hipótesis

Basándonos en que los procesos de mesoescala pueden propiciar condiciones favorables para la productividad biológica, en el caso de los giros ciclónicos el levantamiento de las isopicnas inyecta macronutrientes a la capa de mezcla, mientras que en los giros anticiclónicos el hundimiento de las isopicnas bajo estas estructuras limita la inyección de nutrientes en la capa de mezcla, se establecen las siguientes hipótesis:

- En los giros ciclónicos el levantamiento en las isopicnas propicia una mayor abundancia de fitopláncton de mayores tamaños, debido al aumento en la concentración de nutrientes nuevos (nitrato) dentro la zona eufótica que genera condiciones favorables para el crecimiento y proliferación de especies de fitoplancton de tamaños relativamente grandes, generalmente >20 µm como son las diatomeas, lo cual se refleja también en un aumento en la biomasa del microfitoplancton.

- Alternativamente en los giros anticiclónicos el hundimiento de las isopicnas implica una limitación de los nutrientes en la capa superficial, y consecuentemente propicia condiciones favorables para especies con altas razones superficie/volumen, células de tamaños pequeños generalmente <5 μ m, lo cual se refleja en una disminución de la biomasa del microfitoplancton y un aumento relativo de la biomasa del nanofitoplancton.

1.6 Objetivo General:

Determinar los patrones espaciales de la abundancia, diversidad, estructura de tamaños y biomasa de la comunidad del nano y microfitoplancton en respuesta a las condiciones oceanográficos de la capa de mezcla en el Golfo de México durante condiciones de invierno.

1.6.1 Objetivos Particulares:

- Conocer la distribución de la abundancia, diversidad y riqueza y de los grupos característicos del microfitoplancton, diatomeas, dinoflagelados y nanoflagelados, en la capa de mezcla en el Golfo de México.
- Determinar el espectro de tamaños (I) de las diatomeas y los dinoflagelados en la capa de mezcla en el Golfo de México.
- Calcular el biovolumen del microfitoplancton, a partir de la medición del largo y ancho por célula/especie y de la aproximación a la forma geométrica más similar.
- Estimar la biomasa del microfitoplancton en términos de carbono a partir del biovolumen y abundancia celular.
- Relacionar la variabilidad de la biomasa del nano y microfitoplancton en términos de carbono con las condiciones oceanográficas (temperatura, salinidad, nutrientes) en el Golfo de México.

Capítulo 2. Materiales y Métodos

Durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 llevada a cabo entre el 19 de febrero al 10 de marzo del 2013, se determinó la abundancia, la composición específica, la estructura de tamaños y la biomasa en términos de carbono del nano y microfitoplancton en el Golfo de México. Este crucero fue parte de un proyecto multidisciplinario que tuvo como objetivo establecer una línea base de las características físicas, químicas y biológicas, además de evaluar los posibles impactos del derrame de hidrocarburos ocurrido durante el verano 2010 del pozo Macondo.

2.1 Área de estudio

El Golfo de México (GM) es una cuenca semicerrada subtropical, que se comunica con el Caribe y el Océano Atlántico a través del Canal de Yucatán al sur y al norte a través del estrecho de Florida (Continental Shelf Associates, Inc., 2000).



Figura 4. Estaciones donde se colectaron las muestras del nano y microfitoplancton en el Golfo de México.

La circulación a mayor escala en el GM está dominada por la Corriente de Lazo (CL) que une la corriente de Yucatán con la corriente de Florida, por un gran giro anticiclónico que se desprende de la corriente del Lazo y viaja hacia el oeste como una onda de Rossby y la corriente de frontera oeste (Monreal-Gómez *et al*, 2005). Por otro lado, en el GM existen tres diferentes procesos en diferentes escalas espaciales y temporales que enriquecen la capa superficial y propician condiciones favorables para la productividad biológica: surgencia topográfica estacional en el margen oriental de la plataforma de Yucatán, el frente hialino debido a la descarga del sistema Grijalba-Usumacintra y surgencias por ciclones (Monreal-Gómez *et al*, 2005; Jochen y DiMarco, 2008). La mayoría de los estudios coinciden en que el flujo de la CL es el principal forzamiento de la circulación en el golfo de México (Monreal-Gómez *et al*, 2005).

La bahía de Campeche es una zona donde se presentan persistentemente giros ciclónicos con diámetros de aproximadamente 150 km, que producen un ascenso de agua que provoca la fertilización la zona eufótica. El gran giro anticiclónico que viaja hacia el oeste al encontrarse con el talud continental, libera aproximadamente un tercio de su masa como energía y suele dar origen a dos giros ciclónicos, uno al norte y otro al sur del gran giro anticiclónico (Monreal-Gómez, *et al.*, 2004).

En la costa oriental de la península de Yucatán en primavera y verano la corriente se intensifica y la fricción con el talud continental genera una surgencia topográfica. El ancho de la plataforma al Este de la Península de Yucatán es apenas de dos kilómetros, mientras al Norte tiene doscientos cincuenta kilómetros. Esto permite que el agua de surgencia permanezca sobre la plataforma dentro de la zona eufótica por un tiempo relativamente largo (Monreal-Gómez, *et al.*, 2004).

Las masas de agua que influyen el área de estudio en las profundidades que se tomaron las muestras de fitoplancton son principalmente el Agua Subtropical Subsuperficial y el Agua Común del Golfo, las cuales se encuentran en la capa superior de los 250m. Cuando el Agua Subtropical Subsuperficial del Caribe (ASSC) se encuentra en el Golfo, esta puede transformarse por mezcla conectiva y dar origen a dos masas de agua, el Agua Subtropical Subsupercial del Golfo de México (ASSGM) y el Agua Común del México (ACGM) (Monreal-Gómez *et al*, 2005).

El ASSGM se forma dentro del Golfo durante invierno, cuando el paso de los frentes fríos atmosféricos produce una mezcla convectiva en los primeros 100 m de la columna de agua, proceso que disminuye la salinidad y la pérdida de calor latente de la capa de mezcla, transformando el agua superficial de los giros anticiclónicos que se desprenden de la Corriente de Lazo con valores de 22ºC y salinidad de 36.4 UPS (Monreal-Gómez *et al*, 2005).

2.2 Trabajo en campo

Durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 realizada entre el 19 de febrero y el 10 de marzo del 2013 a bordo del buque oceanográfico *BO/Justo Sierra* de la UNAM, se realizaron un total de 33 estaciones, en la cuales se tomaron, 164 muestras a profundidades discretas de 10, 50 y 75 m para análisis de la comunidad de fitoplancton. . Las muestras se recolectaron en botellas oscuras Nalgene (250 mL) que se llenaron hasta el hombro para permitir su homogeneización. A bordo, cada muestra fue fijada con 1 ml de Lugol-básico con un pH neutro para evitar daño en células frágiles (Throndsen, 1978). Las muestras fueron etiquetadas con la fecha, la profundidad a la que se colectaron y la estación, y se almacenaron en la oscuridad hasta su análisis en el laboratorio de Ecología de Lagunas Costeras de CICESE. Adicionalmente se realizaron perfiles de CTD complementado con sensores de oxígeno y fluorescencia en cada una de las estaciones y se colectaron muestras de agua para el análisis de nutrientes a profundidades discretas.

2.3 Análisis de Laboratorio

2.3.1 Análisis de nutrientes

El análisis de nutrientes se llevó a cabo en el Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la UABC a cargo del Dr. Víctor F. Camacho Ibar. El análisis de nitrito + nitrato y silicato se realizó utilizando un analizador de nutrientes de flujo segmentado marca Skalar,

modelo SANplus, de acuerdo a los protocolos descritos por Gordon (1993), donde el nitrito + nitrato y el ácido silicio fueron determinados de acuerdo a las modificaciones de Armstrong et al, (1967). La exactitud y precisión del análisis de nutrientes fue determinada por la repetición de mediciones de agua de mar certificada como material referente para el análisis de nutrientes MOOS-1 del National Research Council Canada ó NRC por sus siglas en inglés.

2.3.2 Análisis de fitoplancton

El análisis cuantitativo del fitoplancton se realizó siguiendo el método de Utermöhl (1958). Las muestras almacenadas de fitoplancton fueron homogenizadas manualmente durante 1 a 3 minutos, ya que durante el tiempo de almacenaje las partículas sedimentan en la botella y se forman agregados entre algas pequeñas y otras colonias o con detritus. La homogenización re-suspende y separa las partículas (Vicente, *et al.*, 2005). La submuestra se colocó en una cámara de sedimentación de 50 ml, y se consideró un tiempo de sedimentación de 3 horas por centímetro (Edler, 1979), las cámaras permanecieron 24 horas sin luz directa, a temperatura ambiente y en una superficie plana. Si las células no presentaban una distribución homogénea se repetía el procedimiento. Se contó la cámara completa ya que la densidad de algas fue baja. En la rejilla de uno de los oculares presenta una cuadricula compuesta por dos líneas paralelas horizontales. El método consiste en ir moviendo la cámara de arriba-abajo e izquierda-derecha, a la vez se cuentan los organismos cuando se encuentran entre las dos líneas (Vicente, *et al.*, 2005).

2.3.3 Análisis de identificación del microfitoplancton:

La identificación de taxones se realizó hasta nivel de género con apoyo de claves y guías: Se utilizaron las guías taxonómicas de Cupp (1938), Yamaji (1980), Tomas (1997), y las guías de identificación de diatomeas y dinoflagelados para la región sur del Golfo de México de Licea (1995).

2.4 Cálculo de la densidad de células del fitoplancton

El número de células contadas fue transformado en abundancia celular por unidad de volumen de muestra de acuerdo a la siguiente fórmula:

(1)
$$N = X^{*}[(A^{*}d)/(a^{*}v)]$$

Dónde:

N= número de células en la muestra (células/ml)

X= número total de células por campo (o número total de células de la cámara)

A= área de la cámara

v= volumen de la muestra sedimentada en la cámara

a= área del campo óptico

d= factor de dilución o de concentración (en caso de que se halla diluido o concentrado según la densidad de algas)

En este estudio se realizó el conteo de todo el fondo de la cámara, por lo que solo fue necesario dividir el número de células cuantificadas en cada muestra entre el volumen sedimentado (50 ml) y multiplicarlas por 1000 para expresar la abundancia en células L⁻¹.

2.5 Análisis de la diversidad de la comunidad:

Con el fin de realizar un análisis de la diversidad de la de la comunidad de diatomeas y dinoflagelados se calculó el índice ecológico de Shannon

Índice de diversidad de Shannon:

(2)
$$H' = -\sum_{i=1}^{n} pi \ln(pi)$$

Donde:

H'= Medida de la diversidad de la comunidad

pi= proporción de individuos hallados en la muestra-i (ni/N)

Este índice asume que los individuos son seleccionados al azar y que todas las especies están representadas en la muestra. Adquiere valores entre cero, cuando hay una sola especie, y el logaritmo de S, cuando todas las especies están representadas por el mismo número de individuos (Magurran, 1988).

La riqueza (S) de especies es el número de especies observadas en un área o un volumen (Magurran, 1988).

S= Número de especies en una unidad de muestreo definida.

2.6 Estimación de la biomasa del nano y microfitoplancton:

Mediciones del largo y ancho de las células del microfitoplancton fueron realizadas sin tomar en cuenta las prolongaciones de los organismos (Fig. 5). El microscopio tiene una gradilla donde cada unidad de ésta representa 6.7 µm para el aumento de 16X y 2.5µm para 40X. La mayoría de las mediciones se llevaron a cabo con el objetivo de 16X.



Figura 5. Muestra cómo se consideró el ancho y el largo de las células analizadas

Para obtener el volumen, este trabajo se basó en lo propuesto por Hillebrand et al (1999), aunque sólo se usaron las formulas geométricas de las formas cilíndrica, esférica y elíptica (Tabla 1), ya que Mender-Deuer y Lessar (2000) encontraron que la diferencia entre una forma simple (ej. esfera) y una forma compuesta (ej. Cilindro más 2 conos) es <1%.

En el caso de los nanoflagelados se asumió que el tamaño de todas las células medidas fue de 5µm y el biovolumen se calculó considerando que las células tenían forma esférica.

Tabla 1. Ecuaciones de las formas geotérmicas utilizadas para calcular el biovolumen de las células respecto a su forma propuesto por Hillebrand *et al.,* (1999).

Formas geométricas			
Esfera	$V = \frac{\pi}{6} \cdot d^3$		
Elíptica	$V = \frac{\pi}{6} \cdot d^2 \cdot h$		
Cilindro	$V = \frac{\pi}{4} \cdot d^2 \cdot h$		

Para conocer el contenido de carbono por célula, los datos de biovolumen se transformaron a pg C cel⁻¹ con la fórmula propuesta por Menden-Deuer y Lessar (2000) para diatomeas con un biovolumen mayor a 3000 μ^3 :

(3) pg C cel⁻¹ = $0.116 \times (Biovolumen)^{0.881}$

Dado que el carbono es significativamente más denso en dinoflagelados que en las diatomeas, se utilizó para dinoflagelados y otros protistas la fórmula:

(4) pg C cel⁻¹ = $0.216 \times (Biovolumen)^{0.939}$

Los picogramos se transformaron a microgramos, y la biomasa de cada grupo se obtuvo con la fórmula:

(5) Biomasa =
$$(\mu g \ C \ cel^{-1})(Abundancia \left(\frac{cel}{L}\right) = \mu g \ C/L$$

Se realizó un ejercicio para las diatomeas y los dinoflagelados de obtener la biomasa por nivel de profundidad para cada estación, en el cual a partir de la mediana del biovolumen obtenido de la serie de todas las mediciones realizadas en células de diatomeas y dinoflagelados, se calculó un valor único del contenido de carbono por célula utilizando la ecuación (1) ó (2) para diatomeas ó dinoflagelados, respectivamente. Posteriormente, utilizado la ecuación (3), éste valor único de carbono por célula de diatomea o dinoflagelado fue multiplicado por la abundancia de cada nivel de profundidad de cada estación, resultando en la biomasa por grupo para cada punto muestreado.

Tabla 2. Número de diatomeas y dinoflagelados medidos (n), la mediana de biovolumen en (μ^3) y la cantidad de carbono por célula en μ g C cel⁻¹.

	n	Mediana del Biovolumen (µ ³)	µg C cel⁻¹
Diatomeas	542	5,669	0.00023512
Dinoflagelados	294	11,338	0.00385
Nanoflagelados		65.45	0.0000109545

Para nanoflagelados debido a que no se tomaron mediciones se asumió un tamaño de célula de 5 µm con forma de esfera, se calculó un biovolumen (Tabla 1) y se calculó el valor de carbono por células con la ecuación para dinoflagelados y otros protistas (2).

2.7 Capa de Mezcla

La capa de mezcla se determinó calculando la derivada de la anomalía de la densidad *in situ* en función de la presión:

(6)
$$\rho(z) = \partial \rho / \partial z$$

Donde:

ρ=anomalía de la densidad in situ

z= profundidad

La base de la capa de mezcla se tomó a la profundidad donde se observó el mayor cambio de la anomalía de la densidad *in situ*.

Para conocer la isopicna donde se encontraba la base de la capa de mezcla se determinó con la frecuencia de Brunt-Vaisala:

(7)
$$N^2 = \left[\left(\frac{g}{\rho} \right) x \left(\frac{\partial \rho}{\partial z} \right) \right]$$

Donde:

g= gravedad (9.8 m s⁻²)

ρ= densidad promedio del mar

La estatificación es estable si N² >0, los valores más altos se encuentran en la picnoclína.

2.8 Gráficas

Las gráficas de isosuperficies y contornos se realizaron utilizando Ocen Data View (Schlietzner, 2014).

3.1 Condiciones ambientales

3.1.1 Altimetría de la superficie del mar

El Golfo de México es característico por la presencia de giros anticiclónicos y ciclónicos de diferentes escalas (Jochen y DiMarco, 2008), para el periodo en que se llevó a cabo la campaña oceanográfica XIXIMI-3 del 19 de febrero al 10 de marzo (finales de invierno), se observaron diferentes estructuras bien definidas a partir de imágenes satelitales de las anomalías de la altura de la superficie del mar obtenidos de: <u>http://eddy.colorado.edu/ccar/ssh/hist_gom_grid_viewer</u> (Fig. 6):







Figura 6. Anomalías de la altura de la superficie del mar en el Golfo de México a finales de invierno. Los colores de verde a rojo indican levantamiento y tono azul indica hundimiento de la superficie del mar: a) 20 de febrero del 2013, b) 2 de marzo del 2013 y c) 10 de marzo del 2013.

En la región oriental del Golfo de México se observa durante el período de estudio como la corriente del Lazo entra por el canal de Yucatán y sale por el estrecho de Florida en forma de un gran giro anticiclónico, mientras que en el Oeste se observan dos giros anticiclónicos que se desprendieron de la CL (entre 24 y 21 24°N), al noroeste (NO) se observaron dos giros ciclónicos (25°N) y al suroeste (SO) en la Bahía de Campeche se observa un giro ciclónico (Fig.6).

En la figura 7 se muestra la profundidad de la isopicna 25.5 (kg/m³), en esta gráfica pueden identificarse la influencia en la columna de agua de las estructuras anticiclónicas cuando esta isopicna se encontró a mayor profundidad y ciclónica cuando la isopicna fue somera. Se observó claramente que al noreste del área de estudio esta isopicna se encontraba a >160 m de profundad coincidiendo con el giro anticiclónico de la Corriente de Lazo, algo similar con la observación al oeste del Golfo donde la isopicna se encontró hasta 120 m de profundidad coincidiendo con el giro anticiclónico que se desprendió de la CL. En contraste con lo observado al NO del GM donde se observó el ascenso de la isopicna hasta 60 - 70 m de profundidad al igual que en el SO donde la profundidad de la isopicna se observa a los 50 m coincidiendo con el giro ciclónico de la Bahía de Campeche.





Figura 7. Anomalía de la isopicna 25.5, que coincide con las estructuras de remolinos ciclónicos y anticiclónicos.

3.1.2 Distribución de la temperatura

La temperatura de la superficie del mar en la mayor parte del GM se encontró entre los 23 y 24 °C. Para la región NE zona influenciada por la Corriente de Lazo las temperaturas fueron más altas >25 °C, al contrario a lo que sucedió en la ragión de Bahía Campeche, donde la tempratura fueron más bajas que el resto del área de estudio con temperaturas por debajo de los 22 °C.



Figura 8. Distribución de la temperatura (ºC) en el Golfo de México durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3. a) 10m, b) 50m y c) 75m de profundidad

3.1.3 Distribución de la salinidad

La salinidad en la mayor parte del GM mostró un pequeño rango de oscilación entre 36.25 a 36.5 ups (Fig. 9), sin embargo, en la parte NE zona influenciada por la CL las salinidades fueron menores en comparación con el resto del GM durante finales de invierno entre 35.6 a 36 ups, mientras que en la parte SO en la BC se encontraron entre 36.5 y 36.4 ups en las tres profundidades observadas (Fig. 9 a, b y c).



Figura 9. Distribución de la salinidad en la campaña XIXIMI-3 en el Golfo de México durante finales de invierno. a) 10m,b) 50m y c) 75m de profundidad.

3.1.4 Distribución del oxigeno

Las aguas superficiales (<75 m) del GM se observan en general bien oxigenadas, con valores >4.5 ml/L en la mayor parte de la región.(Fig. 10). A 10m de profundidad se observó que la distribución del oxígeno fue casi homogénea con valores >4.5 ml/L (Fig. 10a), mientras que a 50 y 75 m se observó en ciertas regiones una disminución del
oxígeno a valores <4.5 ml/L o incluso <3.5 ml/L, como los observados hacia la región NE del golfo y en la región de Bahía Campeche (Figs. 10b y 10 c).



Figura 10. Distribución del oxígeno (ml/L) durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 durante finales de invierno. a) 10m, b) 50m y c) 75m de profundidad.

3.1.5 Distribución de la Fluorescencia

La fluorescencia presentó valores bajos en la superficie (10m) y aumentó en algunas regiones con la profundidad (Fig. 11). A los 10m de profundidad la fluorescencia en general fue baja, con valores <0.2 (unidades relativas; Fig. 11a), a los 50m se observó un aumento de la fluorescencia, con valores >0.3 (unidades relativas) hacia el NE del GM y en la región sur de Bahía Campeche (Fig. 11b). El mismo patrón se observó a los 75m,

no obstante, el aumento de la fluorescencia se extendió hacia el oeste en la latitud 25°N (Fig. 11c)



Figura 11. Distribución de la fluorescencia en unidades relativas durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 durante finales de invierno. a) 10m, b) 50m y c) 75m.

3.1.6 Distribución de fluorescencia en la base de la capa de mezcla

Los valores de fluorescencia en la base de la capa de mezcla fueron muy heterogeneos a lo largo de las estaciones, los valores máximos se observaron hacia el NE de la región de estudio justo al borde del giro anticiclonico de la Corriente del Lazo y al sur en el giro anticiclonico de Bahía Campeche (Fig. 12). Los valores mínimos se se encontraron cuando la isopicna 25.5 [kg/m³] se localizó más profunda, como se observó en la región central del área de estudio (Fig. 12).



Figura 12. Valor de fluorescencia (isolineas y barra de color) en unidades relativas en la isopicna 25.5 [kg/m³].

Como se observó en las Figuras 7 la base de la capa de mezcla (BCM) se presentó entre las isopicnas 25 y 26 Kg/m³ razón por la que en este trabajo se tomó la BCM coincidiendo con la isopicna 25.5 Kg/m³. Los máximos de fluorescencia se encontraron entre los 50 y 100m, aunque en la latitud 25^oN en la estación 23 los máximos de fluorescencia se encontraron por encima de la base de la capa de mezcla (Fig.13a). En comparación con la línea 20 los máximos de fluorescencia se encontraron por debajo de la base de la capa de mezcla (Fig. 13b)





Figura 13. Máximo de fluorescencia y la base de la capa de mezcla (línea blanca isolínea de anomalía de densidad (Kg/m³). a) Fluorescencia línea 25^oN y b) Fluorescencia línea 20^oN.

3.1.8 Profundidad de la capa de mezcla: Latitudes 25°N, 23°n y 20°N.

Como se observó en los diferentes mapas de distribución de fluorescencia, oxígeno y temperatura, las áreas con mayor variabilidad horizontal y vertical fueron la latitud 25°N (de la estación 15 a la 24) y la latitud 20°N (las estaciones 46, 40, 41 y 42). La latitud 25 está influenciada por dos giros ciclónicos al centro, además, la estación 23 queda al borde del giro anticiclónico de la Corriente del Lazo, observaciones que implican un levantamiento de la capa de mezcla; por otro lado, la estación 24 se ubica dentro del giro anticiclónico de la CL lo cual se asocia con el hundimiento de la capa de mezcla (Fig. 14). Se observó en la sección de la latitud 25 que la profundidad de la isopicna 25.5, que anteriormente habíamos identificado como la BCM, se encuentra entre los 50 y 100m de profundidad, mientras que en la estación 24 la BCM se hunde por debajo de los 150m (Fig. 14c).



Figura 14. Base de la capa de mezcla. a) Muestra en el eje x la anomalía de la densidad *in situ* y en eje y la frecuencia de Brunt- Vaísala [ciclos h^{-1}], b) muestra eje y la profundidad (m) y en el eje y la derivada en función de la profundidad de la anomalía de la densidad *in situ* c) muestra la sección de la distribución de la anomalía de la densidad *in situ* de 0 a 150 db en la latitud 25^oN.

La latitud 20 está asociada al giro ciclónico de Campeche donde se observó un hundimiento de la capa de mezcla hacia el oeste y un levantamiento hacia el centro de esta región sur (Fig. 15). El perfil de las anomalías de la densidad *in situ* también muestra que la capa de mezcla se encuentra la isopicna 25.5 Kg/m³ similar a la observada en la latitud 25°N (Fig. 14a), en la sección de la latitud 20 se observó que la profundidad de la capa de mezcla se encuentra entre los 50m (estación 40 y 41) hasta los 100m (estación 46) (Fig. 14c).



Figura 15. Base de la capa de mezcla. a) Muestra en el eje x la anomalía de la densidad *in situ* y en eje y la frecuencia de Brunt- Vaísala [ciclos h^{-1}], b) muestra eje y la profundidad (m) y en el eje y la derivada en función de la profundidad de la anomalía de la densidad *in situ* c) muestra la sección de la distribución de la anomalía de la densidad *in situ* de 0 a 150 db en la latitud 20⁰N.

La latitud 23 se asoció al giro anticiclónico llamado Jumbo (1) que se desprendió de la corriente del Lazo y se desplazó al este hacia el centro del GM, la base de la capa de mezcla también se definió en la isopicna 25.5 [kg/m³], la profundidad de la base de la capa de mezcla se encuentra entre los 80 y por debajo de los 100m (Figura 16 b).



Figura 16. Base de la capa de mezcla. a) Muestra en el eje x la anomalía de la densidad *in situ* y en eje y la frecuencia de Brunt- Vaísala [ciclos h^{-1}], b) muestra eje y la profundidad (m) y en el eje y la derivada en función de la profundidad de la anomalía de la densidad *in situ* c) muestra la sección de la distribución de la anomalía de la densidad *in situ* de 0 a 150 db en la latitud 23⁰N.

Para observar la distribución de la picnoclina se realizaron tres secciones al norte en la latitud 25^o N, al centro en la latitud 23^o N y al sur en la latitud 20^o N. Al norte (Fig. 17a) se observó que la picnoclina se encuentra entre 50 y 100 hasta la estación 22 ya que en la estación 23 la picnoclina comienza en los primeros 10m y después en la estación 23 la picnoclina se hundió hasta los 150m. Por otro lado, en el centro (Fig.17b) la picnoclina se encontró entre los 80 y por debajo de los 100m, comparado con el sur (Fig. 17c) donde la picnoclina se distribuyó entre los 60 y 50m.



Figura 17. Distribución vertical de la frecuencia Brunt-Vaisala durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno (isolíneas blancas representan la anomalía de la densidad potencial σ (kg/m³). a) Latitud 25, b) Latitud 23 y c) Latitud 20.

3.1.9 Nutrientes

Los datos discretos de nitritos + nitratos μ M fueron escasos en la capa de mezcla y muestran en general muy bajas concentraciones para los primeros 100 m de la columna de agua, con la excepción de la región sur en Bahía Campeche donde el ascenso de agua profunda genera un "bombeo" nutrientes dentro del giro ciclónico a la superficie (50-70m) con valores de hasta 12 μ M a los 75 m. Este patrón también se observa al norte a los 75 m de profundidad en la zona de los dos giros ciclónicos, con concentraciones entre los 0.5 hasta los 2.5 μ M. En las demás estaciones (ej. línea 23°N) en la columna de agua por encima de los 100m las concentraciones fueron bajas de 0 a 0.5 μ M de nitrito + nitrato (Fig. 17). La nutriclina se definió en la concentración de nitrito + nitrato de 1 [μ m], la cual coincide con el patrón de distribución de la isopicna 25.5 [kg/m³] (picnoclina) en las 3 secciones observadas.



Figura 18. Distribución vertical del Nitrito/Nitrato μ M/ durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno (isolínea blanca representa la nutriclina en 1 μ M. a) Latitud 25, b) Latitud 23 y c) Latitud 20.

Los silicatos tendieron a aumentar por debajo de la capa de mezcla al igual que el nitrito + nitrato, aunque como se observa en la figura (19) en la latitud 23 se observó en la superficie de los 0 a 60m un aumento con concentraciones entre 2 y 3 [μ M], al igual que en la estación 42 de la latitud 20 al sur del GM las concentraciones aumentaron en la superficie con valores mayores a 6 [μ M].



Figura 19. Distribución vertical del silicato μ M durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno. a) Latitud 25, b) Latitud 23 y c) Latitud 20.

3.2 Estructura de la comunidad

3.2.1 Abundancia de diatomeas

La abundancia de las diatomeas presentó una variación espacial bien marcada, con un máximo de 6,420 Cél/L al E de la región de estudioa los 10m de profundidad (Fig. 20a), sin embargo el promedio de las abundancias fue mucho menor de 653 Cél/L. En general los valores de abundancia de las diatomeas fueron bajos, con valores entre las 500 - 1000 Cél/L (Fig. 19). Al centro se observaron aumentos de abundancia >1000 Cél/L en la latitud 23ºN así como en la latitud 21, por otro lado al sur se observaron aumentos con magnitudes >1000.



Figura 20. Distribución de la abundancia de las diatomeas durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno en : a) 10m, b) 50m y c) 75m de profundidad.

La tendencia de la distribución vertical de las diatomeas como se observa en la figura 21 en la latitud 25, 23 y 20 fue que la abundancia de las diatomeas fue mayor por debajo de la base de la capa de mezcla de los 50 a 75m



Figura 21. Distribución vertical de la abundancia de las diatomeas durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno. a) Latitud 25, b) Latitud 23 y c) Latitud 20.

Se identificaron un total de 42 géneros de diatomeas, aunque, los géneros más abundantes fueron *Navicula* con un 28%, seguida de *Nitzchia* con un 11% y *Thalassionema* con un 10%, y con un 20% 31 géneros poco abundantes (GPA) con menos del 2% de abundancia relativa, y los grupos de diatomeas centrales y penales son células que no se lograron identificar hasta género, esto indica que los género dominantes de diatomeas tendieron a ser del tipo penales en el GM durante finales de invierno (Fig. 22).



Figura 22. Abundancia relativa de los géneros de diatomeas más abundantes en el GM durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno.

3.2.2 Diversidad de las diatomeas

La diversidad de las diatomeas fue de media a alta con valores de 1.5 a 3.5 bits ind⁻¹ (Fig.23), los valores altos se presentaron en la estación 23 al NE del GM y en la parte central a los 50m con valores entre 3 y 3.5 bits ind⁻¹(Fig. 23b), ese mismo patrón se observó a los 75m aunque con valores de diversidad un poco más bajos entre 2.5 a 3 5 bits ind⁻¹ (Fig. 23 c). Por otro lado la riqueza de géneros de diatomeas (Fig. 24) en general fue alta en la zona norte en la latitud 25^oN presentando valores de riqueza >8 géneros, y los valores aumentaron a los 50m >10 géneros (Fig. 24b).

			Diatomeas	5		
		H			S	
Norte	16	20	23	16	20	23
10	2.3	2.7	3.2	8	5	6
50	3.2	3.2	3.4	11	11	12
75	2.9	3.1		9	13	
Centro	3B	3	44	3B	3	44
10	3.2	2.2	2.5	5	3	5
50	3.5	1.7	3.0	6	6	5
75	3.4	2.9	2.6	4	6	8
Sur	40	41	42	40	41	42
10	2.4	2.6	1.9	6	1	8
50	2.6	1.9	3.1	4	7	4
75	3.0	1.5	2.2	5	3	4

Tabla 3. Diversidad de Shannon (H´) y riqueza (S) de las diatomeas en 3 regiones del área de estudio.

3.2.3 Abundancia de dinoflagelados

La abundancia de los dinoflagelados fue heterogénea (Fig. 24), el valor máximo fue de 3, 780 Cél/L en la región sur a los 50m (Fig. 25b), aunque, el promedio de la abundancia de dinoflagelados fue de 1, 010 Cél/L, sus abundancias son mayores que el de las diatomeas. El patrón de distribución de los dinoflagelados fue diferente al de las diatomeas. A los 10m de profundidad (Fig. 25a) las mayores abundancias se presentaron a los 22ºN hacia la región central con densidades >2000 Cél/L. A los 50 m de profundidad (Fig. 25b) las mayores densidades se observan en la latitud 25ºN en la estación 21 con valores de 2,500 Cél/L, en la latitud 22ºN la mayor abundancia fue en la estación 7 con valores de 3, 000 Cél/L A los 75m (Fig. 25c) se observó una disminución de la abundancia con valores máximos de 1,250 Cél/L en la estación 7



Figura 23. Distribución de la abundancia de dinoflagelados durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno en: a) 10m, b) 50m y c) 75m de profundidad.

En general la distribución vertical de los dinoflagelados (Figura. 26) tendió a presentar mayores abundancias por encima de la capa de mezcla de los 10m hasta los 50m y disminuir la abundancia por debajo de los 75.



Figura 24. Distribución vertical de la abundancia de dinoflagelados durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno en: a) Latitud 25⁰ N, b) Latitud 2⁰N y c) Latitud 20⁰ N.

Se identificaron un total de 32 géneros de dinoflagelados, el más abundante fue el género *Gymnodinium* con un 54%, *Gyrodinium* con un 22% y *Oxytoxum sp.* 7%, por las proporciones puede observarse que el género *Gymnodinum* domino sobre los demás géneros en el GM (Fig. 27).



Figura 25. Abundancia relativa de los géneros de dinoflagelados más abundantes en el GM durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno.

Como se observa en las latitudes 25, 23 y 20 (Figura. 28) los géneros *Gymnodinium* y *Gyrodinum* fueron los géneros dominantes en el norte, centro y sur del GM, del total por estación estos géneros tendieron a representar entre el 60 y 80% de la composición total de géneros. Solo en la estación 41 de la latitud 20 *Gyrodinium* fue sustituido por *Protoperidinum*. Se observó al norte una mayor dominancia de Gymnodinium, mientras al sur abundancias relativas entre *Gymnodinium* y *Gyrodinium* fueron más proporcionadas.







Figura 26. Abundancia relativa de los géneros de dinoflagelados en Latitudes que corresponden al norte (Latitud 25) al centro (Latitud 23) y sur (Latitud 20) del GM durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno.

3.2.4 Diversidad de los dinoflagelados

La diversidad de los dinoflageladas fue baja con valores <2.5 bit ind⁻¹, los valores máximos se encontraron de 2. a 2.5 bit ind⁻¹ en la estación16 a los 150m, en todas las demás estaciones los valores de diversidad se encontraron entre 1 y por debajo de 2 5 bit ind⁻¹. Los valores altos de la riqueza de dinoflagelados se encontraron en la región norte en la latitud 25⁰N a los 10m de profundidad donde se observaron valores >10 géneros. A los 50m la riqueza disminuyo en la región norte, sólo se observó un aumento con un valor de riqueza 13 géneros en la estación 20. A los 75m en general la riqueza de géneros disminuyo con <8 géneros, los máximos se encontraron al igual que los 10 y 50m en la zona norte y en el suroeste del GM.

Dinoflagelados								
		H		S				
Norte	16	20	23	16	20	23		
10	2.1	1.8	1.8	11	11	12		
50	2.5	2.0	2.6	9	13	8		
75	2.2	2.1		7	7			
Centro	3B	3	44	3B	3	44		
10	1.6	1.4	1.5	5	3	5		
50	1.8	2.1	1.2	6	6	8		
75	1.9	2.1	1.8	4	6	7		
Sur	40	41	42	40	41	42		
10	2.1	0.0	1.9	4	1	7		
50	1.6	1.8	1.8	5	3	4		
75	1.6	1.6	1.8	3	6	4		

Tabla 4. Diversidad de Shannon (H´) y riqueza (S) de los dinoflagelados en 3 regiones del área de estudio.

3.2.5 Abundancia de nanoflagelados

La abundancia de los nanoflagelados (Fig. 31) fue mayor respecto a las diatomeas y a los dinoflagelados, el valor promedio de la abundancia de los nanoflagelados a finales de invierno fue de 1, 718 Cél/L, mientras que el valor máximo de abundancia fue de 9,840 Cél/L a los 100m en la estación 47. Al observar los mapas de distribución de la abundancia a los 10m se observó que los máximos se encontraron al extremo oeste y este al norte del área de estudio con valores de abundancia de 3,420 y 5,620 Cél/L respectivamente, estas dos estaciones se ubican en la sección de la latitud 25°N. A los 50m los valores máximos de abundancia se encontraron al igual que a los 10m de profundidad en la sección de la latitud 25°N (estación 16 y 24) con valores de 3,340 y 2,860 Cél/L respectivamente, mientras que a los 75m se observan abundancias tendieron a disminuir con valores de abundancia de 3,860 Cel/L.



Figura 27. Distribución de la abundancia de los nanoflagelados en el Golfo de México durante finales de invierno en: a) 10m, b) 50m y c) 75m de profundidad.

La distribución vertical de los nanoflagelados (Figura. 32) en general tendió a ser alta en toda la columna de agua cuando la picnoclina se encontraba a mayor profundidad como se observa en la sección de la Latitud 25 °N, aunque este patrón no se observó en la sección central influenciada por un remolino anticiclónico. Al sur (Latitud 20) se observó un aumento en superficie de 0 a 10m y otro aumento a los 75m.







Figura 28. Distribución vertical de la abundancia de los nanoflagelados durante la campaña oceanográfica XIXIMI-3 a finales de invierno en: a) Latitud 25⁰ N, b) Latitud 2⁰N y c) Latitud 20⁰ N.

3.3 Estructura de Tamaño

3.3.1Tamaño de células de diatomeas

Las diatomeas presentaron un amplio espectro de tamaño (Fig. 33), desde células <20 μ m hasta células >200 μ m las cuales se clasifican dentro del microfitoplancton, el 70% de un total de 542 mediciones se encontró en el rango entre 20 a 140 μ m. El promedio de longitud fue de 118 μ m, la desviación estándar fue 131 μ m y el máximo fue de 837.5 μ m así como la mínima de 13.4 μ m (Tabla. 3).



Figura 29. Distribución de la frecuencia de tamaños de diatomeas del GM a finales de invierno.

Tabla 4. Número de mediciones (n), el promedio, la mediana, la desviación estándar (\pm DE) y el máximo y mínimo del tamaño de célula de las diatomeas en µm.

n	Promedio	Mediana	± DE	Max	Min
542	118.0	77.1	131.0	837.5	13.4

3.3.2 Tamaño de células de dinoflagelados

Los tamaños de células de los dinoflagelados se encontraron en el rango de tamaño del microfitoplancton de 20 a 200 μ m (Fig. 34), sin embargo, el 92% se encontró en un rango de tamaños entre los 20 a 100 μ m. El número total de mediciones de la longitud de células de dinoflagelados que se realizó fue de 294 células, con un promedio de tamaño de células de 47.2 μ m, una desviación estándar de 25.1 μ m, el tamaño máximo registrado fue de 180.9 μ m y el mínimo de 20.1 μ m (Tabla 4).



Figura 30. Distribución de la frecuencia de tamaños de dinoflagelados del GM a finales de invierno.

Tabla 5. Número de mediciones (n), el promedio, la mediana, la desviación estándar (±DE) y el máximo y mínimo del tamaño de célula de los dinoflagelados en µm.

n	Promedio	Mediana	± DE	Max	Min
294	47.2	40.2	25.1	180.9	20.1

Para los nanoflagelados se asumió una longitud de $5\mu m$ con forma de esfera y así se obtuvo el biovolumen.

3.4 Análisis de la biomasa del microfitoplancton en el Golfo de México

3.4.1 Biomasa de diatomeas

Al calcular la biomasa de las diatomeas con la mediana del biovolumen (Tabla. 2), se observó que la distribución de la biomasa conserva el patrón de la abundancia, el promedio de la biomasa fue de 0.15 μ g C l⁻¹ (Tabla. 5). La distribución espacial de la biomasa de las diatomeas presentó valores entre 0.0047 y 1.5 μ g C l-1 en la mayor parte del GM, el valor máximo se presentó a los 10m hacia el NE de la región de estudio (Fig. 35a) con 1.5 μ g C l-1, lo que coincidió con el valor máximo de abundancia. Lo mismo ocurrió a los 50 y 75m (Fig. 35 a y b) la distribución de la biomasa fue un reflejo de la abundancia.



Figura 31. Distribución de la biomasa (μ g C l⁻¹) de las diatomeas con el valor de la mediana del biovolumen, durante finales de invierno en el Golfo de México. A) 10m, b) 50m y c) 75m

Tabla 6. Biomasa de las diatomeas con el valor de la mediana del biovolumen, el promedio, la mediana la desviación estándar (±DE) y el valor máximo y mínimo de la biomasa en µg C l⁻¹.

	Promedio	Mediana	DE (±)	Máx.	Mín.
Diatomeas	0.1542	0.1129	0.0911	1.5095	0.0047

3.4.2 Biomasa de dinoflagelados

La biomasa de los dinoflagelados (Fig. 36) presentó valores más elevados comparado con las diatomeas y los nanoflagelados, el valor máximo fue de 14.5 µg C l⁻¹ (Tabla 6). Los valores altos de biomasa se presentaron a los 10m en la zona central entre la latitud 23 y 21⁰ N a los 10m, a los 50m la distribución espacial I de la biomasa también se distribuyó como un reflejo de la abundancia, los valores altos de biomasa en superficie coincidieron con los valores altos de abundancia (Fig. 36 a, b y c)



Figura 32. Distribución de la biomasa (µg C l⁻¹) de los dinoflagelados durante finales de invierno en el Golfo de México en: a) 10m, b) 50m y c) 75m de profundidad.

Tabla 7. Biomasa de los dinoflagelados con el valor de la mediana del biovolumen, el promedio,	la
mediana la desviación estándar (±DE) y el valor máximo y mínimo de la biomasa en µg C l-1.	

	Promedio	Mediana	DE (±)	Máx.	Mín.
Dinoflagelados	3.8928	3.7730	1.9107	14.5530	0.0770

3.4.3 Biomasa de los nanoflagelados

La biomasa de los nanoflagelados (Fig. 37) en contraste con su patrón de abundancias, fue más baja comparada con las diatomeas y los dinoflagelados, el valor promedio fue de 0.0189 μ g C l⁻¹ (Tabla 7). A los 10m se observaron los valores máximos en las estaciones 16 y 24 con valores de 0.04 y 0.1 μ g C l⁻¹ reflejando el patrón de sus abundancias (Fig. 37a). El mismo patrón se observó a los 50m de profundidad aunque los valores de biomasa de nanoflagelados disminuyeron con la profundidad hasta valores entre 0.02 y 0.0007 μ g C l⁻¹, mientras que, a los 75m se observaron mayores en la región sur.



Figura 33. Distribución de la biomasa μ g C l⁻¹ de los nanoflagelados durante finales de invierno en el Golfo de México en: a) 10m, b) 50m y c) 75m de profundidad.

Tabla 8. Biomasa de los nanoflagelados con el valor de la mediana del biovolumen, el promedio, la mediana la desviación estándar (±DE) y el valor máximo y mínimo de la biomasa en μ g C l⁻¹.

	Promedio	Mediana	DE (±)	Máx.	Mín.
Nanoflagelados	0.0189	0.0160	0.0144	0.1078	0.0007

3.4.4 Aporte de carbono por grupo del microfitoplancton

Observamos que las variaciones en el aporte de biomasa por grupo, mientras que los dinoflagelados aportan entre 1 hasta 14.55 μ g C/L, las diatomeas aportan entre 0.05 hasta 1.5 μ g C/L y los nanoflagelados que van desde los 0.05 hasta 0.2 μ g C/L. El aporte relativo de biomasa de los dinoflagelados en promedio es del 95% del total (Tabla 10).



Figura 34. Aporte de biomasa por grupo funcional de fitoplancton a los 50m en a) Latitud 25^oN, b) Latitud 23^oN y c) Latitud 20^oN (eje secundario indica la biomasa aportada por los dinoflagelados línea naranja).



Figura 34. Continua.

El aporte relativo al promedio (0.15 μ g C l⁻¹) de la biomasa de los géneros más abundantes destacan en las diatomeas el género *Navicula* (0.04 μ g C l⁻¹), *Nitzchia* (0.017 μ g C l⁻¹) y Thalassionema (0.014 μ g C l⁻¹) los cuales aportan al promedio un 49%, además 34 géneros su aporte relativo es menor del 2% a la biomasa promedio (Fig. 35). Por otro lado los dinoflagelados, los géneros con mayor aporte relativo al promedio (3.8 μ g C l⁻¹) en todo el área de estudio fueron los géneros *Gyrodinium* (0.56 μ g C l⁻¹) y *Gymnodinium* (1.41 μ g C l⁻¹) los cuales juntos aportan un promedio relativo de la biomasa en un 50% (Fig. 40).



Figura 35. Aporte relativo del promedio de la biomasa por género más abundante de las diatomeas.



Figura 36. Aporte relativo del promedio de la biomasa por género más abundante de los dinoflagelados.

La biomasa total del microfitoplancton (diatomeas, dinoflagelados y nanoflagelados) (Tabla. 8) presentó un promedio de 4.03 μ g C l⁻¹ con un máximo de 14.7 y un mínimo de 0.12 μ g C l⁻¹.

Tabla 9. Biomasa del microfitoplancton total con el valor de la mediana del biovolumen, el promedio, la mediana la desviación estándar (±DE) y el valor máximo y mínimo de la biomasa en µg C l⁻¹.

	Promedio	Mediana	DE (±)	Máx.	Mín.
Biomasa total	4.0355	3.8913	1.9345	14.7434	0.1294
Biomasa totai	4.0555	2.0912	1.9545	14.7434	0.129

Capítulo 4. Discusión

Generalmente el Golfo de México se ha considerado por diversos autores como oligotrófico (Melo, *et al.*, 2000; Signoret, *et al.*, 2006), aun teniendo en cuenta la importancias de los remolinos de mesoescala que generan las condiciones favorables para la productividad biológica en el Golfo de México (Jochens y DiMarco, 2008). La inestabilidad baroclínica, genera una perturbación física en la que los macronutrientes pueden ser "bombeados" a la zona eufótica, proceso que favorece la producción primaria y su exportación al fondo (Falkowski *et al.*, 1998; Oschlies y Garcon, 1998; Bibby *et al.*, 2008). El transporte de aguas ricas en nutrientes a la superficie en el centro en los remolinos ciclónicos y a la periferia en remolinos anticiclónicos (Cullen, *et al.*, 2002), favorecen la inyección de nutrientes en la capa de mezcla superficial y consiguientemente la productividad biológica de estas aguas.

La variabilidad en las concentraciones de nutrientes en la superficie y la distribución de pigmentos están controladas por el desplazamiento vertical de las isopicnas asociadas a los campos de mesoescala (McGilicuddy, et al., 1999). Anteriormente en este estudio se estableció que la isopicna 25.5 delimitaba la base de la capa de mezcla y se observó que al acercarse esta isopicna a profundidades entre los 50 y 75 m siempre estaba acompañado de un aumento en la abundancia de células de diatomeas en la columna de agua (Fig. 37). En general para este estudio observamos que la tendencia de las abundancias de las diatomeas fue a acumularse en la picnoclina debido al peso de la frústulas de las diatomeas, las cuales tienden a hundir a las células, este patrón es observado por lo menos al noreste de la región de estudio y al sur en Bahía de Campeche (Fig.20 y Fig. 17). La somerización de capa de mezcla representada por la isopicna 25.5 en el borde del giro anticiclónico al NE de la región de estudio, está ligada con el aumento de abundancia de diatomeas, aun considerando que la concentración de nutrientes fue relativamente baja (<0.25 µM). Desconocemos la duración del aporte de nutrientes asociada a la formación del remolino, su intensidad, y el movimiento (Benítez-Nelson y McGillicuddy, 2008), por lo que no podemos cuantificar la importancia de estos factores, sin embargo conocemos que las diatomeas son organismos de tipo oportunista, tienden a crecer rápidamente cuando los recursos (nutrientes y luz) son abundantes (Williams y Follows, 2011), por lo que inferimos que posiblemente esta población de diatomeas creció en un período en el que los nutrientes eran más abundantes y que fueron colectados cuando esta población iba declinando en importancia.

En el caso de Bahía Campeche, bajo la influencia de un giro ciclónico, se observó que la capa de mezcla se elevó hasta los 50 m de profundidad, mientras que los valores máximos de abundancia de diatomeas (hasta >2000 Cél/L) y fluorescencia (> 0.3 unidades relativas) se observaron a los 75 m (Fig. 13b). Estos máximos en abundancia de diatomeas a los 75 m pueden estar relacionados a altos valores de nitrito/nitrato, ya que la nutriclina (~1 µM) coincide aproximadamente con la base de la capa de mezcla (~isopicna de 25.5 kg/m3), donde bajo ésta, los nutrientes incrementan sus concentraciones (Fig. 18c). El mismo patrón de la abundancia fue observado con la biomasa, registrándose valores $\leq 0.1 \ \mu g \ C \ l^{-1}$ en superficie hasta concentraciones ≥ 0.4 μ g C l⁻¹ a los 75m. Por tanto, en este giro ciclónico la abundancia y la biomasa de las diatomeas aumentan en paralelo a la concentración de nutrientes y la composición de especies también cambia con la profundidad. En esta zona la especie más abundante en superficie de los 10 m hasta por encima de los 50 m fue Rhizosolenia sp., género de diatomea gigante con alta capacidad de regular la flotabilidad, es un género típico de zonas oligotróficas el cual tiene la capacidad de migrar en la vertical por debajo de la nutriclina para obtener los nutrientes necesarios (McKey, et al., 2000), además, por encima de la nutriclina contiene una cianobacteria endosimbionte *Richelia intracellularis*. la cual es capaz de fijar nitrógeno atmosférico y transformarlo en una forma más disponible como amonio, esta simbiosis entre la diatomea y la cianobacteria se ha encontrado en todos los océanos cálidos y oligotróficos (Vaillancourt, et al., 2003; Gómez, et al., 2005). En el océano Pacífico subtropical Vaillancourt y colaboradores reportaron la ausencia de esta endosimbiosis en Rhizosolenia y Hemiaulus spp. cuando se encontraron dentro de un giro ciclónico, por lo que sugieren que altas concentraciones de nitrito+nitrato dentro la zona eufótica puede resultar en la perdida de la cianobacteria Richelia intracellularis (Vaillancourt, et al., 2003). En contraste con los géneros observados a los 75 m donde la diatomea más abundante fue Navicula sp. esta es una diatomea bentónica de ambientes de manglar, con requerimientos altos de sílice (Martinéz-Lopéz, et al., 2003). La estructura vertical en el área de Bahía Campeche se

caracterizó por una alta estratificación en la superficie por encima de los 50m y una baja concentración de nutrientes menores a $1(\mu M)$ (Figura. 18a), lo que explica la baja abundancia de diatomeas en superficie y la presencia de células grandes y ligeras, como *Rhizosolenia, Hemialus sp.,* especies de células ligeramente "silificadas" (Brown *et al.,* 2008), comparado por debajo de los 50m donde se encontraron géneros como *Chaetoceros, Thalassiosira, Thalasionema, Psuedo-nitzschia* y *Leptocilindrus* las cuales son células que pueden florecer en aguas frías, turbulentas y ricas en nutrientes (Falkowski y Woodhead, 1992; Thomas *et al.,* 2013).

Para la parte central del GM, área influenciada por giros anticiclónicos las abundancias de las diatomeas fueron bajas menores a 1500 Cél/L, aunque, los tamaños de células fueron mayores 100μm, mientras que la riqueza y la diversidad fue mayor para dicha zona entre los 50 y 75m, comparado con el giro de Bahía de Campeche la riqueza y la diversidad disminuyen con la profundidad, lo que implica una mayor dominancia con la profundidad. Hernández-Becerril y colaboradores (2008) describen valores de 0.9 a 5 bit ind⁻¹ para el mes de abril en la zona de BC, valores altos comparados con los de este estudio ya que en Bahía Campeche los valores altos fueron de 2 a 3 bit ind⁻¹ de los 10 a los 50m y 1 bit ind⁻¹ a los 75m.

En contraste con las diatomeas los dinoflagelados presentaron las mayores abundancias sobre todo en la zona central (zona influenciada por giros anticiclónicos), entre los 10 a 50m de profundidad, por encima de la capa de mezcla, de la nutriclina y la picnoclina, esto puede deberse probablemente a los hábitos alimenticios de los dinoflagelados ya que pueden ser fotosintéticos, mixotróficos y heterótrofos (Taylor *et al.*, 2008). El promedio de su abundancia fue de 1, 010 Cél/L, mayor que el valor promedio de la abundancia de las diatomeas, mientras que los valores de diversidad fueron más bajos que las diatomeas con valores 0.7 a 2.5 bit ind⁻¹ y valores de riqueza de 3 a 8 géneros (Figura. 28 y 29). Estas observaciones implican que hubo una mayor dominancia de dinoflagelados para finales de invierno en este trabajo comparado con las diatomeas sobretodo en la zona central y por encima de los 50m en la zona sur de Bahía de Campeche.

El género Gymnodinium representó al 54% y Gyrodinium representó al 23% de la abundancia total de los dinoflagelados observados en este trabajo, esto reveló que el 77% de la abundancia total de los dinoflagelados son mixotróficos. Similar a lo registrado en éste estudio, Lara-Lara y colaboradores (2012) reportaron para la misma zona de estudio como especies dominantes a Gymnodinium durante condiciones de invierno (noviembre 2010) y Gyrodinuim durante condiciones de verano (julio 2011). Especies relativamente grandes de Gymnodinium se alimentan y crecen con una amplia variedad de presas, incluyendo taxas de fitoflagelados y diatomeas céntricas con rangos de tamaños entre los 7-50 µm (Hansen 1992), al igual que Gyrodinuim que también se ha reportado que puede alimentarse de células de diatomeas grandes, cadenas de diatomeas, dinoflagelados, otros flagelados y ciliados (Jakobsen y Hansen, 1997; Saito et al., 2006). Los tamaños más frecuentes de los dinoflagelados (Fig. 34) se encontraron entre los 40 y 60 µm de longitud de los 0 a los 100m de profundidad, mientras que los tamaños más grandes (>200 µm) de las diatomeas se encontraron entre los 10 a 50m de profundidad al sur en Bahía Campeche y entre los 10 y 50m al norte de Yucatán. Gymnodinium sp y Protoperidinium sp, se conocen por consumir organismos más grandes que ellos mismos, como diatomeas, además, al norte del Golfo de México Strom y Strom (1996) encontraron que Gyrodinium fue un componente importante del microzooplancton y lo observaron ingerir cadenas de diatomeas. El amplio espectro de presas de *Gymnodinium* y la habilidad de persistir bajo condiciones de baja abundancia de sus presas sugiere que estos protistas son capaces de sobrevivir bajo un amplio rango de condiciones en el océano, y por lo tanto aumentar su abundancia durante un florecimiento de diatomeas (Sherr y Sherr, 2007). Las bajas abundancias observadas de diatomeas (>500 Cél/L), con tallas >200 µm, en Bahía Campeche a los 10 y 50m y al norte de Yucatán a los 50m, se pueden interpretar en términos de la importancia del pastoreo de microzooplancton en este caso por Gyrodinium y Gymnodinuim como factor limitante para la acumulación de diatomeas menores a 200 µm por encima de la base de la capa de mezcla.

Los resultados de este trabajo pueden sugerir que por lo menos para la región de aguas profundas o más oceánica del Golfo de México (zona influencia por remolinos anticiclónicos que se desprenden de la corriente de Lazo) y al norte de Yucatán, el aporte

de biomasa al sistema por encima de la base de la capa de mezcla es dado por dinoflagelados heterotróficos, ya que los dinoflagelados constituyen en promedio relativo un 95% de la biomasa total y en promedio el aporte relativo de biomasa de Gymnodinium y Gyrodinium fue de un 50%. (Fig. 38). Una implicación de estas observaciones es el alto consumo del fitoplancton por el microzooplancton, como ocurre en regiones oligotróficas como los grandes giros del Atlántico, condiciones que limitan la exportación de materia orgánica de las aguas superficiales al fondo (Ducklow y Harris, 1993). En promedio se ha estimado que el microzooplancton consume el 67% del fitoplancton producido, aunque esta proporción varía según la región, para las regiones tropicales se ha estimado en promedio un consumo del 74.5% del fitoplacton y para regiones oceánicas en un 69.6% (Calvet y Landry, 2004). Para la región del Mar de Sargazos en primavera se reportó un consumo del 71% del fitoplancton (Lessard y Murell, 1998) comparado con la región de la Corriente de California en condiciones de la La Niña reportaron una baja presión por predación por parte del microzooplancton, en este estudio reportaron en promedio que el 46% de las diatomeas producidas fue consumida por el microzooplancton, valores cercanos a lo reportado en otras regiones de surgencia y costeras (Linacre et al., 2012 y referencias incluidas).

Los nanoflagelados en condiciones de invierno fueron más abundantes que las diatomeas y dinoflagelados y el promedio de la abundancia fue de 1,718 Cél/L, registrando los valores más altos entre los 10 y 50m de profundidad. La dominancia de los nanoflagelados generalmente se observa cuando las condiciones hidrográficas limitan el desarrollo de células grandes, debido a la escases de nutrientes o luz (Cushing, 1998; Granda y Alvaréz, 2008), y se conoce que los nanoflagelados se alimentan preferentemente de células <20 μ m (pico y nanoplancton) (Sherr y Sherr, 2007). Si bien, en este estudio no se distinguió entre nanoflagelados heterótrofos, mixotróficos y autotróficos, se puede inferir de su distribución que éstos fueron en su mayoría del tipo mixotróficos y heterotróficos. Linacre (com. pers.) encontró en esta misma región de estudio, altas abundancias y biomasas de la cianobacteria *Synechococcus* spp. en el giro ciclónico cercano a la costa de Tamaulipas (estación 15), mientras que (los nanoflagelados tendieron a aumentar su abundancia y biomasa hacia el borde de este giro ciclónico (estación 16), donde la capa de mezcla se hundió hasta ~ los 100m de
profundidad, sugiriendo que los nanoflagelados podrían estar alimentándose de picoplancton de la región.

La biomasa total de las fracciones de 5-20 μ m (nanoflagelados) y 20-200 μ m (diatomeas y dinoflagelados) se encontró en un rango de 0.12-14.7 µg C L⁻¹, donde el promedio de la biomasa fue de 4.03 μg C L⁻¹ con una desviación estándar de ± 1.93. Estos valores son altos en comparación con lo reportado para regiones oligotróficas, aunque, hay que considerar que en esta investigación se están integrando los dinoflagelados mixotróficos a la biomasa total, los cuales conforman una gran proporción de la biomasa por encima de la capa de mezcla (50%), el promedio de la biomasa heterotrófica de 20-200 µm (dinoflagelados mixotróficos y los ciliados) fue de 2.03 µg C l⁻¹ y el máximo de 8.7 µg C 1⁻¹. En la región del Atlántico Norte reportan valores de biomasa del microzooplancton en promedio de 2.9 µg C l⁻¹ de los cuales el 64% fue aportado por los dinoflagelados mixotróficos-heterótrofos. La fracción de las diatomeas y los dinoflagelados mixotróficos por separado se encuentran dentro de los valores reportados para zonas oligotróficas, Pasulka y colaboradores (2013) en una serie de tiempo en la estación ALOHA reportan valores entre 0.1 y 0.3 µg C l⁻¹ para diatomeas y para protistas heterótrofos reportan valores de 2.5 a 8 µg C l⁻¹, en esta investigación las diatomeas presentaron valores de biomasa en promedio de 0.15 con un máximo de 1.5 µg C l-1 (valor máximo de la estación 23) y en el Atlántico central para la fracción del nano y microfitoplancton fotosintético los valores reportados van de 0.3 a 3.2 µ C l⁻¹ (Martín, et al., 2006; Marañón, et al., 2000; Huete-Ortega, et al., 2011), valores bajos comparados con lo reportado por ejemplo para zonas de surgencia como la Corriente de California donde reportan solo para la fracción de diatomeas hasta 40 µg C L⁻¹ (Taylor, et al., 2012). Aunque, en estos cálculos de biomasa para el Golfo de México falta incluir a la fracción del nanoplancton calcáreo (cocolitofóridos), los cuales representan para el Atlántico, según el trabajo reportado por Marañón y colaboradores (2000), entre un 2 al 10% de la biomasa total del fitoplancton (Anexo II). Las estimaciones de biomasa en este trabajo coinciden con valores de regiones oligotróficas y podrían sugerir una alta producción regenerada y muy baja producción nueva en la capa de mezcla en el GM a finales de invierno, además el aporte de biomasa por parte del microzooplancton podría sugerir también un alto pastoreo sobre el microfitoplancton en la capa de mezcla. El mayor aporte de biomasa por parte de los dinoflagelados mixotróficos también puede sugerir una pirámide trófica invertida en la capa de mezcla, opuesto al patrón general de la distribución de la biomasa de los autótrofos en los ecosistemas, la cual es en forma de pirámide , donde la biomasa de los productores primarios es mucho mayor que los consumidores. Como se ha observado en diferentes ecosistemas oligotróficos, cuando la biomasa de los heterótrofos (bacterias heterótrofas, protistas y zooplancton) es más alta en más de una orden de magnitud que la de los autótrofos en ecosistemas marinos poco productivos, existen importantes consecuencias en el funcionamiento del ecosistema, altos aportes relativos de biomasa de heterótrofos mantienen bajos niveles de biomasa de autótrofos, lo cual provoca altas tasas de renovación en los autótrofos, por lo tanto el sistema estaría dominado por células del picofitoplancton (Duarte, *et al.,* 2000).

La composición del nano y microfitoplancton bajo condiciones de invierno respondió a diferentes condiciones oceanográficas en la capa de mezcla en el Golfo de México.

- Las diatomeas tendieron a acumularse en la picnoclina, patrón que se observó como un amento de la abundancia de diatomeas (biomasa) en la base de la capa de mezcla en la región norte del GM (Latitud 25) y al sur en Bahía Campeche (Latitud 20).
- La composición de especies de diatomeas vario de forma espacial encontrando especies más ligeras como *Rhizosolenia sp.* en superficie en Bahía Campeche y en la columna de agua de la región central del área de estudio.
- La estimación de la biomasa de las diatomeas fue principalmente influenciada por la abundancia y aunque se subestimaron las células menores a 20 μm y mayores a 200 μm, la estimación de la biomasa con la mediana del biovolumen fue una buena aproximación del aporte de biomasa por parte de las diatomeas.
- Los dinoflagelados al contrario que las diatomeas, las mayores abundancias (biomasas) se encontraron por arriba de la base de la capa de mezcla, en la zona central del GM, más oligotrófica, e influenciada por giros anticiclónicos.
- Los valores diversidad y la riqueza de los dinoflagelados fueron más bajos que las diatomeas, observando una alta dominancia de los géneros *Gyrodinuim* y *Gymnodinium*.
- Los géneros Gyrodinium y Gymnodinium representaron un 77% de la abundancia total de los dinoflagelados. Estos dos géneros se caracterizan por ser heterótrofos y consumir nano y microfitoplancton, además, los dinoflagelados el aporte relativo en promedio fue del 95% del total de la biomasa del nano y microfitoplancton, de los cuales en promedio estas dos especies aportan un 50% al promedio de la biomasa de los dinoflagelados.

 Las abundancias de los nanoflagelados fueron más altas que la de las diatomeas y los dinoflagelados observando una tendencia a aumentar cuando la capa de mezcla se encontraba por debajo de los 100m. En contraste con su biomasa derivada que fue más baja que la de los dinoflagelados y diatomeas.

6. Recomendaciones

- Se recomienda realizar mediciones simultáneamente a la cuantificación de cada célula, a fin de evitar diferencias en el tipo y cantidad de especies encontradas.
- Se recomienda tomar muestras por lo menos siguiendo la isopicna donde se encuentre la base de la capa de mezcla, ya que esta varía con la profundidad dentro del GM y generalmente no se colecta.
- -Ya que los datos sugieren una compleja relación interespecifica, se recomienda analizar el pastoreo del nano y microzooplancton sobre la comunidad autótrofa.
- Para obtener completo el aporte de biomasa del nano y microfitoplancton se recomienda agregar al grupo de los cocolitofóridos.

- Aldeco, J., Monreal-Gómez, M. A., Signoret, M., Salas-de León, D. A., & Hernández-Becerril, D. U. (2009). Occurrence of a subsurface anticyclonic eddy, fronts, and Trichodesmium spp. over the Campeche Canyon region, Gulf of Mexico Ocurrencia de un giro anticiclónico, frentes y Trichodesmium spp. sobre la región del Cañón de Campeche, Golfo de México. Ciencias Marinas, 35(4), 333-344.
- Armstrong, F. A. J., Stearns, C. R., & Strickland, J. D. H. (1967, June). The measurement of upwelling and subsequent biological process by means of the Technicon Autoanalyzer® and associated equipment. In *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts* (Vol. 14, No. 3, pp. 381-389). Elsevier.
- Balch, W. M., Holligan, P. M., Ackleson, S. G., & Voss, K. J. (1991). Biological and optical properties of mesoscale coccolithophore blooms in the Gulf of Maine. *Limnology and Oceanography*, 36(4), 629-643.
- Benitez-Nelson, C. R., & McGillicuddy, D. J. (2008). Mesoscale physical–biological– biogeochemical linkages in the open ocean: an introduction to the results of the E-Flux and EDDIES programs.
- Bibby, T. S., Gorbunov, M. Y., Wyman, K. W., & Falkowski, P. G. (2008). Photosynthetic community responses to upwelling in mesoscale eddies in the subtropical North Atlantic and Pacific Oceans. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *55*(10), 1310-1320.
- Bollmann, J., Cortés, M. Y., Haidar, A. T., Brabec, B., Close, A., Hofmann, R. & Thierstein, H. R. (2002). Techniques for quantitative analyses of calcareous marine phytoplankton. *Marine Micropaleontology*, 44(3), 163-185.
- Brown, S. L., Landry, M. R., Selph, K. E., Yang, E. J., Rii, Y. M., & Bidigare, R. R. (2008). Diatoms in the desert: plankton community response to a mesoscale eddy in the subtropical North Pacific. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 55(10), 1321-1333.
- Buck KR, Chavez FP, Campbell L (1996) Basin-wide distributions of living carbon components and the inverted trophic pyramid of the central gyre of the North Atlantic Ocean, summer 1993. Aquat Microb Ecol 10:283–298.
- Calbet, A., & Landry, M. R. (2004). Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in marine systems. *Limnology and Oceanography*, *49*(1), 51-57.

- Continental Shelf Associates, Inc. 2000. Deepwater Gulf of Mexico Enviromental and socioeconomic Data Search and Literature synthesis. Volume I: Narrative Report. U.S. Departament of the Interior, Minerals Management Service, Gulf of Mexico Ocs Region New Orleans, L.A. osc study MMS 2000-049. 340.
- Cushing, D. H. (1989). A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. *Journal of Plankton Research*, *11*(1), 1-13.
- Cupp EE y Allen WE 1938 Plankton diatoms of the Gulf of California obtained by the G.Allan Hancock Pacific expedition of 1937. University of Southern California Publications. 3(5): 61-100.
- Duarte, C. M., Agustí, S., Gasol, J. M., Vaqué, D., & Vazquez-Dominguez, E. (2000). Effect of nutrient supply on the biomass structure of planktonic communities: an experimental test on a Mediterranean coastal community. *Marine Ecology-Progress Series*, 206, 87-95.
- Ducklow, H. W. y Harris, R. P. 1993. JGOFS. The North Atlantic Bloom Experiment. Edler L 1979 Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. Phytoplankton and Chlorophyll. Baltic Marine Biologists Publication No. 5. 38p.
- Falkowski, P. G., Laws, E. A., Barber, R. T., & Murray, J. W. (2003). Phytoplankton and their role in primary, new, and export production. In Ocean biogeochemistry (pp. 99-121). Springer Berlin Heidelberg.
- Falkowsky, P.G. y Woodhead, A.D. 1992. Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea. Plenum Press, N.Y. 487-501.
- Flores J.-A., and Sierro F.J. (2013) Coccolithophores. In: Elias S.A. (ed.) The Encyclopedia of Quaternary Science, vol. 2, pp. 783-794. Amsterdam: Elsevier.
- Ghinaglia, L. T., Herrera-Silveira, J. A., & Comín, F. A. (2004). Structural variations of phytoplankton in the coastal seas of Yucatan, Mexico. *Hydrobiologia*, *519*(1-3), 85-102.
- Granda, A. P., & Álvarez, R. A. (2008). The annual cycle of nanoflagellates in the Central Cantabrian Sea (Bay of Biscay). *Journal of Marine Systems*, 72(1), 298-308.
- Gordon, L. I., Jennings Jr, J. C., Ross, A. A., & Krest, J. M. (1993). A suggested protocol for continuous flow automated analysis of seawater nutrients (phosphate,

nitrate, nitrite and silicic acid) in the WOCE Hydrographic Program and the Joint Global Ocean Fluxes Study. WOCE Operations Manual, Part, 3(3), 91-1.

- Hernández-Becerril, D. U., García-Reséndiz, J. A., Monreal-Gomez, M. A., Signoret-Poillon, M., & Aldeco-Ramirez, J. (2008). Nanoplankton fraction in the phytoplankton structure in the southern Gulf of Mexico (April 2000). *Ciencias Marinas*, 34(1), 77-90.
- Hillebrand, H., Dürselen, C. D., Kirschtel, D., Pollingher, U., & Zohary, T. (1999). Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of phycology*, *35*(2), 403-424.
- Holligan, P.M. 1992. Do marine phytoplankton influence global climate?. Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea. Ed. P.G. Falkowsky: and A.D Woodhead, Plenum Press, N.Y. 487-501.
- Huete-Ortega, M., Calvo-Díaz, A., Graña, R., Mouriño-Carballido, B., & Marañón, E. (2011). Effect of environmental forcing on the biomass, production and growth rate of size-fractionated phytoplankton in the central Atlantic Ocean. *Journal of Marine Systems*, 88(2), 203-213.
- Jochens, A. E., & DiMarco, S. F. (2008). Physical oceanographic conditions in the deepwater Gulf of Mexico in summer 2000–2002. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, *55*(24), 2541-2554.
- Lalli CM, Parsons TR. 1997. Biological Oceanography: An Introduction. 2da ed., The Open University, Butterworth-Heinemann, Oxford, 314 pp.
- Lara-Lara, J. R., Bazán-Guzman, C., Cabrales-Talavera, G., Sánchez-Robles, C. y Moreles-Torres, E. 2012. Fitoplancton, Taxonomía. En: Herzka S, Herguera JC, Licea A, Sheinbaum J y Ferreira V. Establecimiento de la línea base en aguas profundas del Golfo de México en respuesta al derrame petrolero asociado a la plataforma DeepwaterHorizon. Informe final. (pp. 225-245).
- Legendre, L., & Le Fèvre, J. (1995). Microbial food webs and the export of biogenic carbon in oceans. *Aquatic Microbial Ecology*, *9*(1), 69-77.
- Legendre, L., & Rassoulzadegan, F. (1995). Plankton and nutrient dynamics in marine waters. *Ophelia*, *41*(1), 153-172.
- Licea, S., J.L. Moreno, H. Santoyo y G. Figueroa. 1995. Dinoflageladas del Golfo de California. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México D.F., México.

- Licea, S., Zamudio, M. E., Moreno-Ruiz, J. L., & Luna, R. (2011). A suggested local regions in the Southern Gulf of Mexico using a diatom database (1979-2002) and oceanic hidrographic features.
- Lin, J., Cao, W., Wang, G., & Hu, S. (2014). Satellite-observed variability of phytoplankton size classes associated with a cold eddy in the South China Sea. *Marine pollution bulletin*, *83*(1), 190-197.
- López, A. M., Beltrones, D. A. S., & Silverberg, N. (2004). Transporte de diatomeas bentónicas sobre la plataforma continental en frente de la parte sur de la Península de Baja California.
- Magurran, A. E. 1988. Diversidad ecológica y su medición. Ed. VEDRÂ. Barcelona, España. 200.
- Marañón, E., Holligan, P. M., Varela, M., Mouriño, B., & Bale, A. J. (2000). Basin-scale variability of phytoplankton biomass, production and growth in the Atlantic Ocean. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 47(5), 825-857.
- Marañón, E., Holligan, P. M., Barciela, R., González, N., Mouriño, B., Pazó, M. J., & Varela, M. (2001). Patterns of phytoplankton size structure and productivity in contrasting open-ocean environments. *Marine Ecology Progress Series*, 216(216), 43-56.
- González, N. M., Müller-Karger, F. E., Estrada, S. C., Pérez de Los Reyes, R., Río, I. V., Pérez, P. C., & Arenal, I. M. (2000). Near-surface phytoplankton distribution in the western Intra-Americas Sea: The influence of El Niño and weather events. *Journal of Geophysical Research: Oceans (1978–2012)*, 105(C6), 14029-14043.
- Lessard, E. J., & Murrell, M. C. (1998). Microzooplankton herbivory and phytoplankton growth in the northwestern Sargasso Sea. *Aquatic Microbial Ecology*, *16*(2), 173-188.
- Linacre, L., Landry, M. R., Cajal-Medrano, R., Lara-Lara, J., Hernandez-Ayon, J., Mouriño-Pérez, R. R., ... & Bazán-Guzmán, C. (2012). Temporal dynamics of carbon flow through the microbial plankton community in a coastal upwelling system off northern Baja California, Mexico. *Marine Ecology Progress Series*, 461, 31-46.
- Menden-Deuer, S., & Lessard, E. J. (2000). Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms, and other protist plankton. *Limnology and Oceanography*, *45*(3), 569-579.

- McGillicuddy, D. J., Johnson, R., Siegel, D. A., Michaels, A. F., Bates, N. R., & Knap, A. H. (1999). Mesoscale variations of biogeochemical properties in the Sargasso Sea. *Journal of Geophysical Research: Oceans (1978–2012)*, *104*(C6), 13381-13394.
- Monreal-Gomez, M.A., Salas de León, D.A., y Velasco-Mendoza, H. 2005. En: Caso, M., Pisanty, L. y Ezcurra, E. (Eds.). Diagnóstico ambiental del Golfo de México. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales (pp. 47-68).
- Nogueira, E., & Figueiras, F. G. (2005). The microplankton succession in the Ría de Vigo revisited: species assemblages and the role of weather-induced, hydrodynamic variability. *Journal of Marine Systems*, *54*(1), 139-155.
- Pasulka, A. L., Landry, M. R., Taniguchi, D. A., Taylor, A. G., & Church, M. J. (2013). Temporal dynamics of phytoplankton and heterotrophic protists at station ALOHA. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography,93, 44-57.
- Oschlies, A., & Garçon, V. (1998). Eddy-induced enhancement of primary production in a model of the North Atlantic Ocean. *Nature*, *394*(6690), 266-269.
- Paterson, H. L., Knott, B., & Waite, A. M. (2007). Microzooplankton community structure and grazing on phytoplankton, in an eddy pair in the Indian Ocean off Western Australia. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 54(8), 1076-1093.
- Qian, Y., Jochens, A. E., Kennicutt Ii, M. C., & Biggs, D. C. (2003). Spatial and temporal variability of phytoplankton biomass and community structure over the continental margin of the northeast Gulf of Mexico based on pigment analysis. *Continental Shelf Research*, 23(1), 1-17.
- Saito, H., Ota, T., Suzuki, K., Nishioka, J., & Tsuda, A. (2006). Role of heterotrophic dinoflagellate Gyrodinium sp. in the fate of an iron induced diatom bloom. *Geophysical Research Letters*, *33*(9).
- Safi, K. A., & Hall, J. A. (1997). Factors influencing autotrophic and heterotrophic nanoflagellate abundance in five water masses surrounding New Zealand. *New Zealand journal of marine and freshwater research*, *31*(1), 51-60.
- San Martin, E., Harris, R. P., & Irigoien, X. (2006). Latitudinal variation in plankton size spectra in the Atlantic Ocean. Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 53(14), 1560-1572.

Schlitezner, R. 2006. Ocen Data View.

- Sherr, E. B., & Sherr, B. F. (2007). Heterotrophic dinoflagellates: a significant component of microzooplankton biomass and major grazers of diatoms in the sea. *MARINE ECOLOGY-PROGRESS SERIES-*, *352*, 187.
- Signoret, M., Aldeco, J., & Barreiro, M. T. (2006). Variabilidad de perfiles de clorofila a obtenidos por fluorescencia natural en el oeste y centro del Golfo de México en junio de 1999 Variability of chlorophyll a profiles obtained by natural fluorescence in the west and center Gulf of Mexico in June 1999.*Hidrobiológica*, 16(3), 221-232.
- Signoret, M., Bulit, C., & Pérez, R. (1998). Patrones de distribución de clorofila ay producción primaria en aguas del Golfo de México y del Mar Caribe. *Hidrobiológica*, 8(2), 81-88.
- Strom, S. L., & Strom, M. W. (1996). Microplankton growth, grazing, and community structure in the northern Gulf of Mexico. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 130(1), 229-240.
- Sweeney, E. N., McGillicuddy, D. J., & Buesseler, K. O. (2003). Biogeochemical impacts due to mesoscale eddy activity in the Sargasso Sea as measured at the Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS). Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography, 50(22), 3017-3039.
- Taylor, F. J. R., Hoppenrath, M., & Saldarriaga, J. F. (2008). Dinoflagellate diversity and distribution. *Biodiversity and Conservation*, *17*(2), 407-418.
- Tomas, C.R. 1997. Identifying Marine Phytoplankton. Florida Departament of Enviromental Protection Florida Marine Research Institute. 857 pp.
- Thomas, L. C., Padmakumar, K. B., Smitha, B. R., Devi, C. A., Nandan, S. B., & Sanjeevan, V. N. (2013). Spatio-temporal variation of microphytoplankton in the upwelling system of the south-eastern Arabian Sea during the summer monsoon of 2009. *Oceanologia*, 55(1), 185-204.
- Throndsen, J., 1978. Preservation and storage. En: Sournia, A. (Ed.), Phytoplankton Manual. Monographs on Oceanographic Methodology, UNESCO, Vol. 6. Paris, 69 – 74 pp.
- Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkmmoung der quantitiven phytoplankton-methodik. Mitt.Internat. Verein. Limnol. 9: 1-38.
- Vaillancourt, R. D., Marra, J., Seki, M. P., Parsons, M. L., & Bidigare, R. R. (2003). Impact of a cyclonic eddy on phytoplankton community structure and photosynthetic competency in the subtropical North Pacific Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 50(7), 829-847.

- Vicente, E., de Hoyos, C., Sánchez, P. y Cambra, J. 2005. Protocolos de muestreo y análisis para fitoplancton. Confederación hidrográfica de Ebro con asistencia técnica de URS, 43pp.
- Yamaji, I. 1980. Ilustrations of the marine plankton of japan. Hoikusha publishing. 288 pp
- Williams, R.G. y Follows, M.J. 2011. Ocean Dynamics and the Carbon Cycle. Cambridge University Press, 416 pp.
- Ward, B. A., Dutkiewicz, S., Jahn, O., & Follows, M. J. (2012). A size-structured food-web model for the global ocean. *Limnology and Oceanography*, *57*(6), 1877-1891.

Anexo 1. Tabla de géneros de diatomeas y dinoflagelados identificados durante la campaña XIXIMI-3 del 19 de febrero al 10 de marzo. (*) Indica diatomeas centrales

Diatomeas	Dinoflagelados
Actinoptychus Ehrenberg 1843*	Akashiwo G.Hansen & Moestrup
Achanthes Bory de Saint-Vincent, 1922	2000
Asteromphalus Ehrenberg (vide Boyer 1927)*	Alexandruim Halim 1960
Auliscus Ehrenberg 1843*	Amphidinium Claparède &
Azpeitia M, Peragallo en Tempere & Peragallo*	Lachmann 1859
Bacteriastrum Shadbolt 1854*	Ceratium Schrank 1793
Cerataulina H. Peragallo ex Schütt 1896	Cochlodinium Schütt 1896
Chaetoceros Ehrenberg 1844*	Dinophysis Ehrenberg 1839
Coscinodiscus Ehrenberg 1839 emend. Hasle &	Glenodinium Ehrenberg 1836
Sims 1986*	Goniodoma Stein 1883
Cylindrotheca Rabenhorst 1859	Gonyaulax Diesing 1866
Dactyliosolen Castracane 188*	Gymnodinium Stein 1878
Ditylum J. W. Bailey ex L. W. Bailey 1861*	Gyrodinium kofoid & Swezy 1921
Eucampia Ehrenberg 1839*	Heterocapsa Stein 1883
Fragilaria Lingbye 1819	Karenia G.Hansen & Ø.Moestrup,
Fragilariopsis Hustedt in Schmidt emend. Hasle	2000
1993	Katodinium Fott 1957
Grammatophora Ehrenberg 1840*	Lingulodinium Stein 1883
Guinardia H. Peragallo 1892*	Nematodinium Kofoid & Swezy 1921
Gyrosigma Hassal 1845	Ornithocercus Stein 1883
Haslea Simonsen 1974	Ostreopsis Johs.Schmidt 1901
Hemiaulus Heiberg 1863*	Oxyphysis Kofoid 1926
Leptocylindrus Cleve 1889*	Oxytoxum Stein 1883
<i>Lioloma</i> Hale gen. nov.	Pentapharsodinium Indelicato &
Lithodesmium Ehrenberg 1839*	Loeblich III 1956
Manguinea Paddock 1988	Podolampas Stein 1883
Melosira C. A. Agardh 1824*	Polykrikos Bütschli 1873
Navicula directa (W. smith) Ralfs Pritchard	Pronoctiluca Fabre- Domergue 1889
Nitzschia Hassal 1845	Prorocentrum Ehrenberg 1833
<i>Odontella</i> (Lynghbye) C. A. Agardh 1832	Protoperidinium Bergh 1881
Pleurosigma W. Smith 1852	Pyrocystis Murray ex Haeckel 1899
Proboscia Sundström 1986*	Pyrophacus Stein 1883
Pseudosolenia calcar-avis	Scrippsiella Balech ex Loeblich III
Pseudo-nitzschia H. Peragallo en H. & M.	1965
Peragallo	Torodinium Kofoid & Swezy 1921
Planktoniella Schütt 1892*	Warnowia Lindemann 1928
Rhizosolenia Brightwell 1858*	
Skeletonema Greville 1865*	
Synedra F. J. R. Taylor 1967	
Thalassionema Grunow ex. Meresschkowsky	
1902	
Thalassiosira Cleve 1873 emend. Hasle 1973*	
Thalassiothrix Cleve & Grunow 1880	

Anexo II

Metodología para cocolitofóridos

El método Utrmöhl no es un método óptimo para el análisis de la comunidad de los cocolitofóridos ya que es un método exclusivo para microscopio de luz, además se ha sugerido que durante el tiempo de sedimentación de la muestra en algunas especies se disuelven sus placas (e.j. *Florispahera profunda*). El análisis óptimo del nanoplancton calcáreo es con microscopio de luz polarizada o con microscopio electrónico de barrido.

El primer detalle es el método de filtrado, se recomienda filtrar en un sistema de filtrado en línea ya que el filtrar en embudo al ir agregando el agua remueve el material que va quedando en el filtro, y para una óptima estimación de la densidad de células el material tiene que quedar distribuido de forma homogénea sobre la membrana de filtración.

El volumen sugerido para filtrar también depende del diámetro del filtro, la zona y la estación del año.

Estación	Área eutrófica	Área oligotrófica
Arriba de la termoclina estacional		
Primavera	1-2	2-4 I
Verano	1.4	6-8 I
Otoño	1-4	6-8 l
Invierno	1-2	4-6 l
Debajo de la termoclina estacional		
Primavera	1-2	10
Verano	1-4	10
Otoño	1-4	10
Invierno	1-2	10

Tabla 7. Volumen a filtrar según la zona con filtros de 47 mm de diámetro sugerido por Bollmann *et al.,* 2001.

Se recomienda filtrar sobre una membrana de filtración de 47 mm ya que el material gelatinosos y el material particulado atascan el filtro reducen el área efectiva de filtración.

Además debido al poco espacio y el tiempo durante las campañas oceanográficas se recomienda fijar las muestras con formaldehído más hexametilentetramina, borato de sodio o carbonato de sodio (Trondsen, 1978).

El método de rutina para la estimación de la densidad de células de cocolitofóridos es con microscopio de luz polarizada, se filtra sobre membranas de filtración de celulosa de tamaño de poro de 0.8 μ m (Milipore) ya que este filtro se trasparenta con aceite de inmersión.

El método para microscopio electrónico de barrido es con membranas de filtración de policarbonato de tamaño de poro de 0.8 µm (Nucleopore) ya que esta membrana es plana y permite identificar con mayor facilidad a los especímenes más pequeños y a los holococolitos,

El filtrar sobre membranas de celulosa permite hacer análisis tanto en microscopio de luz polarizada como en microscopio electrónico de barrido (MEB), por otro lado las membranas de policarbonato son exclusivas para MEB.