



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS



**Variabilidad Espacial y Temporal del
Coeficiente de Absorción y Pigmentos del Fitoplancton
en la Corriente de California**

**TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS**

PRESENTA:

ÓSCAR ALCIDES BAROCIO LEÓN

DIRECTOR:

DR. ROBERTO MILLÁN NÚÑEZ

SINODALES:

DR. EDUARDO SANTAMARÍA DEL ÁNGEL

DRA. ADRIANA GONZÁLEZ SILVERA

DR. CHARLES C. TREES

DR. RAFAEL HERNÁNDEZ WALLS

Ensenada, Baja California, México. Octubre de 2006

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS

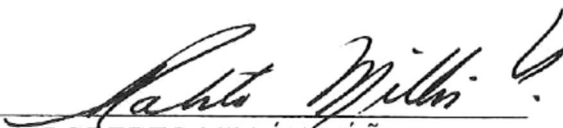
PROGRAMA DE DOCTORADO EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

TESIS QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS
PRESENTA:

OSCAR ALCIDES BAROCIO LEÓN

VARIABILIDAD ESPACIAL Y TEMPORAL DEL COEFICIENTE DE ABSORCIÓN Y
PIGMENTOS DEL FITOPLANCTON EN LA CORRIENTE DE CALIFORNIA

DIRECTOR:

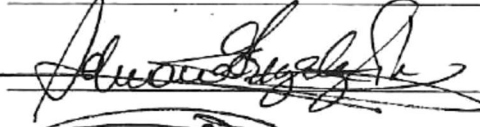

ROBERTO MILLÁN NÚÑEZ

SINODALES:

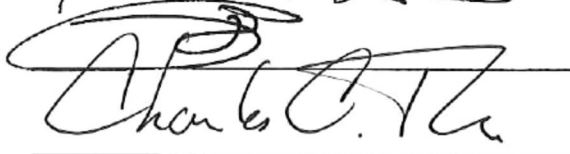
EDUARDO SANTAMARÍA DEL ANGEL



ADRIANA GONZÁLEZ SILVERA



RAFAEL HERNÁNDEZ WALLS



CHARLES C. TREES

I. AGRADECIMIENTOS.

A Roberto Millán-Núñez, Eduardo Santamaría del Ángel y Adriana González Silvera, por permitirme formar parte de su equipo de trabajo en el transcurso de mis estudios de postgrado y por brindarme todo su apoyo ante las diversas instituciones relacionadas con la beca que me ha permitido concluir mis estudios de Maestría y Doctorado.

A CONACYT por la beca otorgada (138285) para la realización de mis estudios en el programa de Doctorado de la Facultad de Ciencias Marinas e Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la UABC.

Agradezco a la Secretaría de Marina por el apoyo brindado a través de facilitar las embarcaciones oceanográficas Altair (Noviembre de 2002) y Río Suchiate (Junio y Noviembre de 2003), sin lo cual esta tesis no podría haberse realizado; y por facilitar los datos de los cruceros de Noviembre de 2002 y Junio de 2003.

A la Dra. Elizabeth Orellana Cepeda, por su apoyo en el conteo, identificación de fitoplancton y colaboración en la formulación de un artículo originado a partir de la presente Tesis.

Agradezco a los compañeros que colaboraron durante los cruceros oceanográficos, tanto de la UABC como de la Secretaría de Marina, en especial a Jorge López Calderón, por su ayuda incondicional y disposición solidaria durante todo este tiempo.

A los investigadores que fungen como sinodales de la presente tesis quienes me han apoyado en todo momento y han hecho aportes importantes a la misma.

Al personal administrativo de la Facultad de Ciencias Marinas, en especial a Angélica Arce, por su buena disposición y atención al orientarme siempre en lo referente a los trámites administrativos.

Agradezco a Israel Gradilla Martínez por su asistencia técnica para obtener las imágenes de microscopía electrónica.

II. DEDICATORIA

Al Dios Triuno, por manifestarse a través de su creación maravillosa, por la oportunidad de admirarla, y por haberme predestinado, para que fuese hecho conforme a la imagen de Su Hijo, para que El sea mi primogénito hermano.

A mi esposa Gabriela, el amor de mi vida provisto por la gracia de Dios, mi complemento y ayuda idónea.

A mis hijos Lucía y Daniel, por la motivación que recibo cada día al ver su sonrisa.

A mi madre Victoria, por su amor y ejemplo, por enseñarme a conducirme por la vida.

A mi finada abuela Berenice, por dar su vida por mis hermanos y por mí, mi segunda madre.

A mi finado padre Humberto, quien físicamente ausente, siempre estuvo presente como vivo ejemplo.

A mis hermanos Carlos y Sergio, por el confort que me brinda el saber que siempre cuento con ellos.

A mis hermanos en Cristo, por seguir la carrera de la vida junto conmigo, sabiendo que pertenecemos al mismo Cuerpo, y que Cristo en nosotros es la esperanza de gloria.

III. RESUMEN.

Durante tres cruceros oceanográficos (Noviembre 2002, Junio 2003 y Noviembre 2003) realizados en la porción Baja Californiana del Sistema de la Corriente de California (SCC), se tomaron muestras para absorción de luz por el fitoplancton, pigmentos y perfiles verticales con CTD, fluorímetro e irradiómetro, con el objeto de analizar las diferencias espaciales y temporales del coeficiente de absorción específico ($a_{ph}^*(\lambda)$) y los pigmentos fitoplanctónicos. El muestreo fue diseñado para tomar cuatro muestras en la columna de agua (superficie, arriba del máximo profundo de clorofila (MPC), en el MPC y debajo del MPC), con base al perfil de fluorescencia. Ecuación de potencia describe la relación encontrada entre la Clorofila *a* (C_{la}) y el coeficiente de absorción del fitoplancton a 440 nm ($a_{ph}(440)$) y 675 nm ($a_{ph}(675)$), similares a lo encontrado en ésta y otras regiones.

Los pigmentos fueron agrupados de acuerdo a su función en Accesorios Foto-Sintéticos (AFS) y Accesorios Foto-Protectores (AFP) con el objeto de explorar las variaciones de $a_{ph}^*(\lambda)$ de acuerdo a la foto-aclimatación de las poblaciones. Se calculó un "índice de tamaño" (IT) a partir de ciertos pigmentos bio-marcadores. Se encontró una tendencia a aumentar con la concentración de C_{la}. Las razones de AFP y AFS con la C_{la} total (C_{laT}), y AFP:AFS fueron usadas como indicadores de la foto-aclimatación. En base a las razones AFP:C_{laT} y AFS:C_{laT}, se encontró un comportamiento bien marcado en dos capas. Se clasificaron las muestras por arriba del MPC en Capa Superior (CS) y las del MPC y abajo en Capa Inferior (CI). La razón AFP:C_{laT} tendió a decrecer con la profundidad (Z) en la CS, y a permanecer baja y sin variación con Z en la CI. La razón AFS:C_{laT} aumentó con Z en ambas capas. En aguas oligotróficas claras se encontraron valores extremos tanto de AFP:C_{laT} (en la CS) como de AFS:C_{laT} (en la CI), mientras que en aguas mesotróficas y eutróficas la variación entre la CS y CI fue menor. La razón AFP:C_{laT} tuvo una tendencia a disminuir con la concentración de C_{laT} y con IT en ambas capas, aunque en la CS mucho más pronunciada por el auto-sombreado causado por el incremento en C_{laT} y de IT, que disminuyen la necesidad de foto-protección. La razón AFS:C_{laT} aumentó en la CS con la C_{laT} y con IT, y disminuyó en la CI. La foto-aclimatación se rige por el mayor beneficio para las células en cuanto a costo de aclimatación y ganancia de energía, lo cual resulta en la disminución de la proporción de AFS con el aumento de C_{laT} y de IT en la CI, donde la luz es limitante.

El coeficiente $a_{ph}^*(440)$ aumentó con AFP:AFS, por tener los AFP mayor absorción específica por peso. El incremento fue mas pronunciado en la CI que en la CS. Se presentaron valores mayores de $a_{ph}^*(\lambda)$ en aguas oligotróficas claras en superficie, disminuyendo con Z. Al diferenciar por capas, la tendencia en la CS fue a permanecer constante con Z, al compensarse la disminución en la absorción por los AFP con el amuleto de AFS, mientras que en la CI la tendencia fue a aumentar con Z, debido al incremento de la razón AFS, mientras que la proporción de AFP permanece baja y con poca variación con Z. Se detectó el efecto paquete en la disminución de $a_{ph}^*(675)$ y de la razón $a_{ph}^*(440):a_{ph}^*(675)$ con el tamaño celular (IT) y con la concentración de C_{laT}, disminuyendo a casi la mitad en poblaciones dominadas por completo por micro-fitoplancton (diatomeas y/o dinoflagelados), comparadas con poblaciones dominadas por pico y nano-fitoplancton (cianobacterias). Se estimó el índice de empaquetamiento (Q_a^*) para el crucero de Junio, mostrando que los espectros de $a_{ph}(\lambda)$ pueden ser reconstruidos a partir de las concentraciones de los pigmentos individuales. Los valores absolutos de Q_a^* deben tomarse con precaución, pero las variaciones relativas entre muestras presentaron la misma tendencia en $a_{ph}(\lambda)$ que la C_{laT} y el IT.

La variación espacial y temporal de $a_{ph}^*(\lambda)$ y de AFP y AFS está regida por forzamientos físicos que provocan mezcla y surgimiento de agua rica en nutrientes de capas inferiores del océano y por la disponibilidad de luz en la columna de agua, la cual depende de la temporada del año y del material disuelto y en suspensión. La combinación de estos factores hace que el patrón general en el área de estudio sea de presentar valores más altos de $a_{ph}^*(\lambda)$ durante la temporada fría (Noviembre) que durante la cálida (Junio); y mayores en la superficie en aguas oligotróficas claras que en el fondo, con un gradiente horizontal decreciente hacia la costa.

En los tres cruceros se encontraron remolinos de mesoescala anticiclónicos al norte o noroeste de Isla de Cedros, provocando zonas oligotróficas con aguas claras en sus centros, y mesotróficas a eutróficas en sus márgenes por surgimiento de agua.

Los resultados de pigmentos muestran la presencia generalizada de algas verdes, primnesiofitas y cianobacterias en el área de estudio. *Prochlorococcus marinus* se encontró ampliamente distribuido, sobre todo en zonas oligotróficas.

IV. ÍNDICE

	Página
I. AGRADECIMIENTOS.....	i
II. DEDICATORIA.....	ii
III. RESUMEN.....	iii
IV. ÍNDICE	iv
V. LISTA DE FIGURAS.	vi
VI. LISTA DE TABLAS.	xiii
1 INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Absorción de Luz en el Medio Acuático.....	3
1.2 El Efecto Paquete.	5
1.3 Efecto de los Pigmentos en la Absorción de Luz.	7
1.4 Los Pigmentos como Biomarcadores.	9
1.5 La Corriente de California.....	15
2 OBJETIVOS.....	21
2.1 Objetivo General.	21
2.2 Objetivos Específicos.....	21
3 MATERIAL Y METODOS.....	22
3.1 Área de Estudio.....	22
3.2 Muestreo.....	22
3.3 Coeficientes de Atenuación de Luz Difusa (K_d).....	24
3.4 Coeficientes de Absorción del Fitoplancton.....	25
3.5 Concentración de pigmentos por HPLC.	26
3.6 Conteos de Fitoplancton.....	27
3.7 Índice de Tamaño del Fitoplancton.	27
3.8 Índice de Empaquetamiento (Q_a^*).....	30
4 RESULTADOS.....	33

4.1	Variabilidad del Coeficiente de Atenuación de Luz Difusa (K_d)	34
4.2	Crucero de Noviembre 2002.....	36
4.2.1	Hidrografía.	36
4.2.2	Variabilidad Espacial de la Clorofila <i>a</i> Total y Grupos Microalgales.....	40
4.2.3	Composición Pigmentaria del Fitoplancton y su Variabilidad Espacial.	42
4.2.4	Variabilidad de las Razones Pigmentarias.....	43
4.2.5	Coeficientes de Absorción del Fitoplancton.	47
4.3	Crucero de Junio 2003.....	52
4.3.1	Hidrografía.	52
4.3.2	Variabilidad Espacial de la Clorofila <i>a</i> Total y Grupos Microalgales.....	56
4.3.3	Composición Pigmentaria del Fitoplancton y su Variabilidad Espacial.	58
4.3.4	Variabilidad de las Razones Pigmentarias.....	61
4.3.5	Coeficientes de Absorción del Fitoplancton.	64
4.3.6	Características de un Afloramiento frente a San Quintín.	70
4.3.6.1	Pigmentos Accesorios.....	70
4.3.6.2	Absorción de Luz por el Fitoplancton durante el Afloramiento.....	73
4.4	Crucero de Noviembre 2003.....	76
4.4.1	Hidrografía.	76
4.4.2	Variabilidad Espacial de la Clorofila <i>a</i> Total y Grupos Microalgales.....	78
4.4.3	Composición Pigmentaria del Fitoplancton y su Variabilidad Espacial.	80
4.4.4	Variabilidad de las Razones Pigmentarias.....	82
4.4.5	Coeficientes de Absorción del Fitoplancton.	85
4.4.6	Estructura de Tamaños de la Comunidad Fitoplanctónica y su Relación con la Clorofila <i>a</i> Total.	90
4.4.7	Índice de Empaquetamiento (Q_a^*).....	101
4.4.8	Razones de Pigmentos Fotoprotectores y Fotosintéticos y su Variación Espacial y Temporal.	105
5	DISCUSIÓN.....	110
5.1	Coeficiente de Absorción del Fitoplancton.....	112
5.2	Crucero de Noviembre de 2002.	115
5.3	Crucero de Junio de 2003	123
5.4	Crucero de Noviembre de 2003.....	134
5.5	Variabilidad Temporal.....	141
5.6	Integración de la Información.	144
6	CONCLUSIONES.....	162
7	BIBLIOGRAFÍA.....	164

V. LISTA DE FIGURAS.

	Página
Figura 1	Área de estudio mostrando la red de estaciones muestreadas con círculos negros (CDT SeaBird). Las cruces rojas indican las estaciones muestreadas en Noviembre 2002 en las que se tomaron muestras para pigmentos, coeficientes de absorción y lances con el CTD OS200 acoplado con un irradiómetro y un fluorímetro, al igual que en los cruceros subsecuentes; las equis verdes indican estaciones muestreadas durante Junio de 2003; los puntos azules indican estaciones muestreadas durante Noviembre de 2003. Las estaciones muestreadas fuera de los círculos indican muestras de superficie adicionales en las que no se realizaron lances con CTD. 23
Figura 2	Espectros <i>in vivo</i> específicos por peso asumidos para algunos pigmentos en $\text{m}^2 \text{mg}^{-1}$, derivados de su absorción individual en solventes (tomado de Bricaud <i>et al.</i> , 2004). Las curvas punteadas corresponden a pigmentos fotoprotectores y las continuas a pigmentos fotosintéticos. 32
Figura 3	Variación del coeficiente de atenuación de luz difusa (K_d , con unidades m^{-1}) en función de la concentración superficial de Clorofila a Total ($\text{Cl}a_{T_s}$). Nótese la escala logarítmica del eje X. Simbología en el recuadro. La línea de ajuste corresponde a la ecuación 22. 35
Figura 4	Temperatura durante el crucero de Noviembre de 2002 a diferentes niveles de profundidad en $^{\circ}\text{C}$: 4 m (a), 10 m (b), 25 m (c), 50 m (d), 75 m (e) y 100 m (f). 37
Figura 5	Perfiles de temperatura en $^{\circ}\text{C}$ de los transectos A a D durante Noviembre de 2002. Transecto indicado en la esquina inferior de cada perfil. Para ubicar los transectos ver figura 1. 38
Figura 6	Perfiles de temperatura en $^{\circ}\text{C}$ de los transectos E a H. Transecto indicado en la esquina inferior de cada perfil. Para ubicar los transectos ver figura 1. 39
Figura 7	Clorofila a Total ($\text{Cl}a_T$, mg m^{-3}) por HPLC durante Noviembre de 2002 a diferentes profundidades: en superficie (a), arriba del Máximo Profundo de $\text{Cl}a$ (MPC) (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (d). Los puntos negros indican las estaciones donde tuvimos muestra para esa profundidad. 41
Figura 8	Proporción de pigmentos en cada estación en las cuatro profundidades muestreadas durante Noviembre de 2002. Del centro hacia afuera: superficie, por arriba del MPC, en el MPC, por abajo del MPC. Abreviatura de los pigmentos como en la tabla 1. Estaciones indicadas en el centro de cada dona. 44

Figura 9	Distribución espacial de la razón AFP:ClaT para el crucero de Noviembre de 2002 a las cuatro profundidades muestreadas: a) superficie, b) arriba del MPC, c) en el MPC y d) abajo del MPC. Los puntos indican los datos disponibles. Barra mostrando la escala de grises.....	45
Figura 10	Distribución espacial de la razón AFS:ClaT para el crucero de Noviembre de 2002 a las cuatro profundidades muestreadas: a) superficie, b) arriba del MPC, c) en el MPC y d) abajo del MPC. Los puntos indican los datos disponibles. Barra mostrando la escala de grises.....	46
Figura 11	Espectros de absorción normalizados (A, adimensional) de las muestras que no presentaron hombros o picos de absorción importantes además de los de la Clorofila a, correspondientes a Noviembre de 2002.	48
Figura 12	Espectros de absorción normalizados (A, adimensional) de las muestras que presentaron hombros o picos de absorción importantes además de los de la Clorofila a, correspondientes a Noviembre de 2002. La línea continua resaltada corresponde al espectro promedio de los espectros que no presentaron un pico mayor al de 440 nm en $\lambda > 460$ nm. La línea punteada corresponde al promedio de los espectros que presentaron un pico mayor al de 440 en $\lambda > 460$ nm.	49
Figura 13	Interpolación del coeficiente de absorción específico del fitoplancton a 440 nm [$a_{ph}(440)$] (m^2 mg ClaT ⁻¹) en las cuatro profundidades muestreadas en Noviembre de 2002: en superficie (a), por arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (c). Los puntos negros indican las estaciones muestreadas	50
Figura 14	Interpolación del coeficiente de absorción específico del fitoplancton a 675 nm [$a_{ph}(675)$] (m^2 mg ClaT ⁻¹) en las cuatro profundidades muestreadas en Noviembre de 2002: en superficie (a), por arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (c). Los puntos negros indican las estaciones muestreadas.....	51
Figura 15	Temperatura durante el crucero de Junio de 2003 a diferentes niveles de profundidad en °C: 4 m (a), 10 m (b), 25 m (c), 50 m (d), 75 m (e) y 100 m (f).	53
Figura 16	Perfiles de temperatura en °C de los transectos A a D durante Junio de 2003. Transecto indicado en la esquina inferior de cada perfil. Para ubicar los transectos ver figura 1.....	54
Figura 17	Perfiles de temperatura en °C de los transectos E a H durante Junio de 2003. Transecto indicado en la esquina inferior de cada perfil. Para ubicar los transectos ver figura 1.....	55
Figura 18	Clorofila a Total ($mg\ m^{-3}$) estimada mediante HPLC durante Junio de 2003 a diferentes profundidades: en superficie (a), arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (d). Los puntos negros indican las estaciones donde tuvimos muestra para esa profundidad.	57

Figura 19	Proporción de pigmentos en cada estación en las cuatro profundidades muestreadas durante Junio de 2003. Del centro hacia afuera: superficie, por arriba del MPC, en el MPC, por abajo del MPC. Abreviatura de los pigmentos como en la Tabla 1. Estaciones indicadas en el centro de cada dona.....	60
Figura 20	Distribución espacial de la razón AFP:Clat para el crucero de Junio de 2003 a las cuatro profundidades muestreadas: a) superficie, b) arriba del MPC, c) en el MPC y d) abajo del MPC. Los puntos indican los datos disponibles. Barra mostrando la escala de grises.	62
Figura 21	Distribución espacial de la razón AFS:Clat para el crucero de Junio de 2003 a las cuatro profundidades muestreadas: a) superficie, b) arriba del MPC, c) en el MPC y d) abajo del MPC. Los puntos indican los datos disponibles. Barra mostrando la escala de grises.	63
Figura 22	Espectros de absorción normalizados (A, adimensional) de las muestras que no presentaron hombros o picos de absorción importantes además de los de las Clorofilas, correspondientes a Junio de 2003. La línea gruesa representa el promedio de las aquí graficadas.....	65
Figura 23	Espectros de absorción normalizados (A, adimensional) de las muestras que presentaron hombros o picos de absorción importantes además de los de las Clorofilas, correspondientes a Junio de 2003. La línea gruesa representa el promedio de las aquí graficadas. Los espectros correspondientes al afloramiento no están incluidos aquí.	66
Figura 24	Interpolación del coeficiente de absorción específico del fitoplancton a 440 nm [$a_{ph}^*(440)$] ($m^2 mg Clat^{-1}$) en las cuatro profundidades muestreadas en Junio de 2003: en superficie (a), por arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (c). Los puntos negros indican las estaciones muestreadas.	68
Figura 25	Interpolación del coeficiente de absorción específico del fitoplancton a 675 nm [$a_{ph}^*(675)$] ($m^2 mg Clat^{-1}$) en las cuatro profundidades muestreadas en Junio de 2003: en superficie (a), por arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (c). Los puntos negros indican las estaciones muestreadas.	69
Figura 26	Fotografías de algunos de los principales organismos fitoplanctónicos encontrados en el afloramiento frente a San Quintín (estaciones D1 y D2, Junio 24). (a) y (b) <i>Pseudo-nitzschia australis</i> , (c) <i>Eucampia</i> sp. y quiste temporal de dinoflagelado, (d) <i>Rhizosolenia</i> sp. <i>Pseudo-nitzschia</i> sp y quistes temporales de dinoflagelado, (e) <i>Prorocentrum micans</i> , (f) <i>Pseudo-nitzschia</i> sp., (g) <i>Cylindrotheca closterium</i> , quistes temporales de dinoflagelado, (h) <i>Pseudo-nitzschia</i> sp., (i) <i>Ceratium lineatum</i> , (j) quiste temporal de dinoflagelado y fragmento de <i>Pseudo-nitzschia</i> sp.	71

Figura 27	Espectros de absorción normalizados (A , adimensional) de las muestras correspondientes a las estaciones D1 (líneas verdes) y D2 (líneas rojas) en Junio 24 de 2003. La línea negra representa el promedio de las aquí graficadas. Simbología en recuadro.	74
Figura 28	Espectros de absorción específicos del fitoplancton [$a_{ph}(\lambda)$] en Junio 2003. Los espectros resaltados corresponden a las muestras del afloramiento frente a San Quintín (estaciones D1 y D2) y a los espectros normalizados de la figura 23.	75
Figura 29	Temperatura durante el crucero de Noviembre de 2003 a diferentes niveles de profundidad en °C: 4 m (a), 10 m (b), 25 m (c), 40 m (d), 55 m (e) y 70 m (f).	77
Figura 30	Clorofila a Total ($mg\ m^{-3}$) por HPLC durante Noviembre de 2003 a diferentes profundidades: en superficie (a), arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (d). Los puntos negros indican las estaciones donde tuvimos muestra para esa profundidad.	79
Figura 31	Proporción de pigmentos en cada estación en las cuatro profundidades muestreadas durante Noviembre de 2003. Del centro hacia afuera: superficie, por arriba del MPC, en el MPC, por abajo del MPC. Abreviatura de los pigmentos como en la Tabla 1. Estaciones indicadas en el centro de cada dona.	81
Figura 32	Distribución espacial de la razón AFP:Clat para el crucero de Noviembre de 2003 a las cuatro profundidades muestreadas: a) superficie, b) arriba del MPC, c) en el MPC y d) abajo del MPC. Los puntos indican los datos disponibles. Barra mostrando la escala de grises.	83
Figura 33	Distribución espacial de la razón AFS:Clat para el crucero de Noviembre de 2003 a las cuatro profundidades muestreadas: a) superficie, b) arriba del MPC, c) en el MPC y d) abajo del MPC. Los puntos indican los datos disponibles. Barra mostrando la escala de grises.	84
Figura 34	Espectros de absorción normalizados (A , adimensional) de las muestras que no presentaron hombros o picos de absorción importantes además de los de las Clorofilas, para Noviembre de 2003. La línea gruesa representa el promedio de las aquí graficadas.	86
Figura 35	Espectros de absorción normalizados (A , adimensional) de las muestras que presentaron hombros o picos de absorción importantes además de los de las Clorofilas, para Noviembre de 2003. La línea gruesa representa el promedio de las aquí graficadas.	87

Figura 36	Interpolación del coeficiente de absorción específico del fitoplancton a 440 nm [$a_{ph}^*(440)$] ($m^2\ mg\ Clat^{-1}$) en las cuatro profundidades muestreadas en Noviembre de 2003: en superficie (a), por arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (c). Los puntos negros indican las estaciones muestreadas.	88
Figura 37	Interpolación del coeficiente de absorción específico del fitoplancton a 675 nm [$a_{ph}^*(675)$] ($m^2\ mg\ Clat^{-1}$) en las cuatro profundidades muestreadas en Noviembre de 2003: en superficie (a), por arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (c). Los puntos negros indican las estaciones muestreadas.	89
Figura 38	Histograma de Clorofila a Total (Clat) incluyendo las muestras de los tres cruceros. Nótese el cambio de escala antes de $8\ mg\ m^{-3}$	91
Figura 39	Gráfica de la concentración de Clorofila a Total (Clat) en función de la sumatoria de los Pigmentos Diagnósticos indicados en la tabla 2 según la ecuación 8'. En el recuadro se muestran la ecuación resultante (ecuación 23), el coeficiente de determinación (R^2) y el número de datos (N).....	93
Figura 40	Diagrama ternario mostrando la proporción de la Clat que corresponde a cada uno de los grupos de tamaño de fitoplancton para los cruceros de Noviembre de 2002, Junio de 2003 y Noviembre de 2003, calculados mediante las ecuaciones 8', 9, 10 y 11. Simbología en el recuadro.....	94
Figura 41	Histograma del índice de tamaño (IT) para los tres cruceros, calculado mediante la ecuación 17, con los coeficientes de la ecuación 8'.....	95
Figura 42	Gráfica del logaritmo del índice de tamaño (IT, en μm) en función del logaritmo de la concentración de Clorofila a Total (Clat).....	97
Figura 43	Variación del índice de tamaño (IT) en μm para Noviembre de 2002 a cuatro niveles en la columna de agua: superficie (a), por arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (d). Los puntos indican las estaciones para las cuales hay datos.....	98
Figura 44	Variación del índice de tamaño (IT) en μm para Junio de 2003 a cuatro niveles en la columna de agua: superficie (a), por arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (d). Los puntos indican las estaciones para las cuales hay datos.	99
Figura 45	Variación del índice de tamaño (IT) en μm para Noviembre de 2003 a cuatro niveles en la columna de agua: superficie (a), por arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (d). Los puntos indican las estaciones para las cuales hay datos.....	100

Figura 46	Ejemplo (muestra de la estación B5 a 25 m) resaltando el efecto paquete y las bases teóricas del índice de empaquetamiento $Q_a^*(\lambda)$. El término a_{miss} se calcula solo para 440 nm, donde hay mayor variación en el espectro. La curva punteada es la calculada mediante la sumatoria de la contribución a la absorción de cada pigmento, estimada a partir de sus concentraciones y absorciones específicas, la gruesa es la medida con el método del filtro, y la línea delgada continua es la corregida al sumar el $a_{miss}(440)$ a la calculada mediante los pigmentos.	102
Figura 47	Variación de $a_{ph}^*(440)$ en función del índice de empaquetamiento $Q_a^*(440)$. La línea punteada indica el máximo valor teórico de $Q_a^*(440)$	103
Figura 48	Variación del índice de empaquetamiento $Q_a^*(440)$ en función de la concentración de ClaT. La línea punteada en $Q_a^*(440)=1$ indica el máximo valor teórico.	104
Figura 49	Gráfica de las razones de pigmentos AFS:Clat en función de la profundidad. Muestras de la Capa Superior (CS) e Inferior (CI) diferenciadas. Se graficaron las muestras de los 3 cruceros. Simbología indicada en el recuadro.....	107
Figura 50	Gráfica de las razones de pigmentos AFP:Clat en función de la profundidad. Muestras de la Capa Superior (CS) e Inferior (CI) diferenciadas. Se graficaron las muestras de los 3 cruceros. Simbología indicada en el recuadro.....	108
Figura 51	Histograma de $a_{ph}^*(440)$ en la Capa Superior (CS) (ver texto para explicación) para los tres cruceros.....	109
Figura 52	Histograma de $a_{ph}^*(440)$ en la Capa Inferior (CI) (ver texto para explicación) para los tres cruceros.....	109
Figura 53	Variación de los logaritmos de $a_{ph}(440)$ y $a_{ph}(675)$ en función del logaritmo de la concentración de Clorofila a Total (Clat) para los tres cruceros. Líneas de regresión corresponden a las ecuaciones 25 y 26. Datos de la capa superior (CS) y de la inferior (CI) diferenciados. Simbología indicada en el recuadro.....	113
Figura 54	Variación de las razones AFP:Clat (a) y AFS:Clat (b) en función de la concentración de Clat para la capa superior (CS) y para la capa inferior (CI) en Noviembre de 2002. Simbología en los recuadros.....	119
Figura 55	Variación del coeficiente específico de absorción del fitoplancton ($a_{ph}^*(440)$) en función de la razón de pigmentos accesorios foto-protectores a foto-sintéticos (AFP:AFS), diferenciando la capa superior (CS) de la capa inferior (CI) en Noviembre de 2002. Simbología en el recuadro. Tendencia de CI descrito por la ecuación 27.....	122
Figura 56	Variación de las razones AFP:Clat (a) y AFS:Clat (b) en función de la concentración de Clat para la capa superior (CS) y para la capa inferior (CI), en Junio de 2003. Simbología en el recuadro.	131

Figura 57	Variación del coeficiente específico de absorción del fitoplancton ($a_{ph}^*(440)$) en función de la razón de pigmentos accesorios foto-protectores a foto-sintéticos (AFP:AFS), diferenciando la capa superior (CS) de la capa inferior (CI) en Junio de 2003. Simbología en el recuadro. Tendencia de la CI y CS descritos por las ecuación 28 y 29, respectivamente.....	132
Figura 58	Variación de las razones AFP:Clat (a) y AFS:Clat (b) en función de la concentración de Clat para la capa superior (CS) y para la capa inferior (CI), en Noviembre de 2003. Simbología en el recuadro.	139
Figura 59	Variación del coeficiente específico de absorción del fitoplancton ($a_{ph}^*(440)$) en función de la razón de pigmentos accesorios foto-protectores a foto-sintéticos (AFP:AFS), diferenciando la capa superior (CS) de la capa inferior (CI) en Noviembre de 2003. Simbología en el recuadro. Tendencia de la CI y CS descritos por las ecuación 30 y 31, respectivamente.....	140
Figura 60	Histogramas del coeficiente específico de absorción a 440 nm para los cruceros de Noviembre 2002 (a), Junio 2003 (b) y Noviembre 2003 (c). Nótese las escalas diferentes en el eje de frecuencia.	143
Figura 61	Variación de la razón AFP:AFS en función del coeficiente de atenuación de luz difusa (K_d) diferenciando la capa superior (CS) de la capa inferior (CI). Simbología en el recuadro.	146
Figura 62	Coeficiente específico de absorción del fitoplancton a 440 nm [$a_{ph}^*(440)$] versus profundidad. Muestras de los tres cruceros incluidas para la Capa Superior (CS) y para la Capa Inferior (CI). Simbología indicada en el recuadro.	152
Figura 63	Coeficiente específico de absorción del fitoplancton a 675 nm [$a_{ph}^*(675)$] versus profundidad. Muestras de los tres cruceros incluidas para la Capa Superior (CS) y para la Capa Inferior (CI). Simbología indicada en el recuadro.	153
Figura 64	Razones AFP (a) y AFS (b) en función del índice de tamaño (IT) diferenciando las muestras de la Capa Superior (CS) y las de la Capa Inferior (CI).	155
Figura 65	Variación del tamaño celular estimado mediante el "índice de tamaño" (IT, en μm) en función de la profundidad (Z, m) diferenciando las muestras de la capa superior (CS) de las de la capa inferior (CI). Simbología en el recuadro.	158
Figura 66	Variación del $a_{ph}^*(675)$ en función del índice de tamaño (IT). Línea de tendencia para ambas capas, superficial y profunda (CS y CI).	160
Figura 67	Variación de la razón $a_{ph}^*(440) : a_{ph}^*(675)$ en función del índice de tamaño (IT). Línea de tendencia para ambas capas, superficial y profunda (CS y CI).	161

VI. LISTA DE TABLAS.

	Página
Tabla 1	Pigmentos del fitoplancton útiles como bio-marcadores diagnósticos (adaptado de Jeffrey <i>et al.</i> , 1997), su abreviatura usada en el texto y clasificación de acuerdo con su principal función: Clorofila a (Cla), Accesorios Fotosintéticos (AFS) y Accesorios Fotoprotectores (AFP)..... 12
Tabla 2	Pigmentos utilizados para estimar la proporción de los diferentes tamaños de fitoplancton, sus abreviaturas y grupos taxonómicos que los presentan (adaptado de Uitz <i>et al.</i> , 2006). 29
Tabla 3	Conteos de fitoplancton por grupo (células $L^{-1} \times 10^3$) en la estación D1 (Junio 24) y D2 (Junio 24 y 30); porcentajes en paréntesis corresponden a células menores a $50\mu m$. Coeficientes de absorción del fitoplancton específicos para Clorofila a Total (ClaT) a 440 nm [$a^*_{ph}(440)$] y 675 nm [$a^*_{ph}(675)$] en $m^2 mg^{-1}$. Razón $a^*_{ph}(440) : a^*_{ph}(675)$. Concentraciones de Clorofila a Total (ClaT), Clorofila c2 (Clc2), Fucoxantina (Fuco) y Peridinina (Perid) en $mg m^{-3}$. Razones pigmentarias Clc2:ClaT, Fuco:ClaT y Perid:ClaT..... 72
Tabla 4	Promedio de los porcentajes de Pico, Nano y Micro-fitoplancton estimados a partir de los Pigmentos Diagnósticos (PD), mediante la ecuaciones 9, 10 y 11. Índice de Tamaño (IT) estimado mediante la ecuación 17. 95

1 INTRODUCCIÓN.

La fotosíntesis es el proceso biológico en el que la energía luminosa es convertida en energía de enlaces químicos y almacenada en compuestos orgánicos. Es el proceso más importante en los ecosistemas, pues transforma la energía solar en energía disponible para toda la biota, y produce oxígeno, necesario para la respiración celular y producción de ATP (Falkowski y Raven, 1997). Para que ésta pueda llevarse a cabo, se requiere de 4 factores principales: energía en forma de radiación solar; carbono inorgánico en forma de dióxido de carbono o iones carbonato; nutrientes minerales; y agua (Kirk, 1994). Aproximadamente el 40% de la fotosíntesis de todo el planeta Tierra es efectuada en ambientes acuáticos (Falkowski y Raven, 1997).

La economía biológica de la Tierra está basada en la química del carbono (C). La vasta mayoría del carbono en la Tierra se encuentra en su forma inorgánica oxidada, ya sea como dióxido de carbono (CO_2) o sus equivalentes en forma hidratada o iónica, el bicarbonato (HCO_3^-) y el carbonato (CO_3^{2-}) (Falkowski y Raven, 1997). Al proceso de convertir el C inorgánico en orgánico a través de la fotosíntesis se le conoce como Productividad Primaria (PP).

En la actualidad una de las metas en la oceanografía es determinar y entender a escala global los procesos que controlan, a través del tiempo, la variación de los flujos de C asociados con elementos biogénicos en el océano. La determinación de la PP por parte del fitoplancton se requiere no solamente para la aplicación en estudios de la trama trófica marina, sino también para realizar cálculos concernientes a ciclos biogeoquímicos del carbón y oxígeno (Malone y Roederer, 1985). Por lo tanto, la PP juega un papel importante en el comportamiento global del ciclo biogeoquímico del C y puede ser estimada a partir de la determinación de las propiedades bio-ópticas y parámetros fotosintéticos en el océano, en conjunto con datos medidos por sensores remotos (Sosa-Ávalos, 2002).

De los factores que limitan la tasa de PP en los ecosistemas acuáticos, como son luz, nutrientes, temperatura, entre otros, el que presenta una variación más extrema en el medio acuático es la luz. Se sabe que la irradiancia decrece con la profundidad desde intensidades tan altas que pueden dañar el aparato fotosintético, hasta niveles tan bajos que no permiten realizar la fotosíntesis (Kirk, 1994). Además, la intensidad y calidad espectral de la luz varían mucho de acuerdo a las propiedades ópticas del medio. Por si eso fuera poco, la disponibilidad de luz varía también con el tiempo: tanto en el ciclo de luz diurno, como en el paso de nubes durante el día, como en los ciclos estacionales a lo largo de los años (Kirk, 1994).

La proporción en que la luz se va atenuando con la profundidad en el medio acuático es descrita por el Coeficiente de atenuación de luz difusa (K_d) (Kirk, 1994). Convencionalmente, se estima que la fotosíntesis del fitoplancton en el océano se lleva a cabo en la columna de agua hasta una profundidad donde la irradiancia corresponde al 1% de la superficial (E_0), aunque algunos autores utilizan el 0.1% de E_0 como el fondo de la zona eufótica para estimaciones de la PP integrada (Venrick *et al.*, 1973; Platt *et al.*, 1995; Longhurst *et al.*, 1995).

Como ya se mencionó, la fotosíntesis comienza con la absorción de luz y la transferencia de su energía a estructuras especiales en las células, llamados centros de reacción, donde se utiliza la energía para la separación eléctrica de cargas. Éste proceso de tres pasos – absorción, transferencia de energía, y separación primaria de cargas – constituyen las llamadas reacciones de luz de la fotosíntesis, y son en principio similares en todos los organismos fotosintéticos (Falkowski y Raven, 1997).

El entendimiento de estas reacciones de luz requiere la comprensión de la naturaleza de la luz misma, del proceso de absorción por átomos y moléculas, la relación entre la absorción de luz y la estructura molecular, y el concepto de transferencia de energía entre moléculas homogéneas y heterogéneas (Falkowski y Raven, 1997).

1.1 Absorción de Luz en el Medio Acuático.

La absorción de luz por el material particulado, incluido el fitoplancton, es una fuente importante en la variabilidad óptica de la capa superior de los océanos. Esta variabilidad tiene consecuencias en la atenuación de luz, determinación remota de la biomasa pigmentaria, PP, y calentamiento de la capa de mezcla (Sosik y Mitchell, 1995). Por estas razones y debido al aumento en el uso de sensores remotos, hay una demanda creciente del conocimiento básico de la magnitud, rango y fuente de la variabilidad de las propiedades ópticas del material particulado en la capa superficial del océano (Sosik y Mitchell, 1995). La absorción de luz debida a las partículas del agua de mar ha sido descrita (Yentsch y Phinney, 1989; Cleveland, 1995; Sosik y Mitchell, 1995) y se ha probado que la concentración de Clorofila *a* (Cla) es un factor importante en la variabilidad del coeficiente de atenuación de la luz difusa (Morel, 1988; Kirk, 1994, Lee *et al.*, 2005). La Cla es el principal pigmento que absorbe luz para la producción primaria fitoplanctónica, pero la relación entre el coeficiente de absorción de luz del fitoplancton y la concentración de Cla no es lineal, lo cual dificulta la estimación de la absorción a partir de sensores remotos. Las desviaciones de la linealidad son debidas a las propiedades ópticas del fitoplancton, como son su tamaño y forma (efecto paquete) y sus pigmentos accesorios (Morel y Bricaud, 1981; Spinrad y Brown, 1986, Bricaud *et al.*, 2004, Uitz *et al.*, 2006).

El monitoreo continuo de la Cla en la zona eufótica del océano, donde la fotosíntesis puede ocurrir por la disponibilidad de luz, es solo posible mediante observación por medio de satélites del color del océano. La reflectancia espectral del mar, al ser detectada por los sensores remotos, puede proveer una estimación de la concentración de Cla en los primeros metros de la columna de agua, siendo ésta usada comúnmente como índice de la biomasa fitoplanctónica (Uitz *et al.*, 2006). Se han comparado algoritmos empíricos y semianalíticos que estiman la productividad primaria (PP) a partir de la Cla derivada de satélites, los cuales son aplicados para toda la zona eufótica (Platt *et al.*, 1991, Bherenfeld y Falkowski, 1997). Asumir que la capa de mezcla superficial tiene una distribución homogénea de Cla

puede llevar a desviaciones en las estimaciones de productividad, dependiendo de la forma en que se distribuye la biomasa en la columna de agua (Platt *et al.*, 1991). Por esta razón, se han desarrollado modelos para estimar los perfiles de la biomasa fitoplanctónica (perfil de Cla) a partir de la Cla superficial, visible a los sensores remotos (Millán-Núñez *et al.*, 1996, 1997).

Aún conociendo la distribución de la biomasa fitoplanctónica en la columna de agua, las estimaciones de la PP pueden ser imprecisas si no se conoce la manera en que el fitoplancton, a través de sus pigmentos, absorbe la luz disponible. Además, se ha visto que la absorción de la luz por el fitoplancton no guarda una relación lineal, sino que presenta cierta variabilidad que puede ser atribuida a varios factores.

Para el análisis de la absorción de luz es práctico considerar la absorción total $[a(\lambda)]$ en términos de sus constituyentes:

$$a(\lambda) = a_w(\lambda) + a_p(\lambda) + a_s(\lambda) \quad (\text{ecuación 1})$$

donde λ es la longitud de onda, $a_w(\lambda)$ es la absorción debida al agua pura, y $a_p(\lambda)$ es la absorción por el material particulado y $a_s(\lambda)$ por el material disuelto en el agua. La absorción debida al material particulado puede descomponerse a su vez en:

$$a_p(\lambda) = a_{ph}(\lambda) + a_d(\lambda) \quad (\text{ecuación 2})$$

donde $a_{ph}(\lambda)$ representa la absorción del fitoplancto viable y $a_d(\lambda)$ la absorción por el restante material, generalmente conocido como detritus.

Ya que la concentración de pigmento es la fuente dominante en la variabilidad de la absorción particulada, y a que la Cla es el pigmento en mayor proporción en el fitoplancton, es conveniente normalizar la absorción a coeficientes de absorción específicos para describir su variabilidad:

$$a_{ph}^*(\lambda) = a_{ph}(\lambda) / (Cla) \quad (\text{ecuación 3})$$

donde $a_{ph}^*(\lambda)$ se encuentra en unidades de área por unidad masa de pigmento ($m^2 (mg\ Cla)^{-1}$) y Cla representa la concentración de clorofila *a* ($mg\ m^{-3}$).

Babin *et al.* (1993) estudiaron las consecuencias de asumir un coeficiente de absorción del fitoplancton constante en la estimación de la PP en diferentes escalas espaciales, encontrando que la PP modelada puede desviarse hasta en 24% en aguas oligotróficas en escalas grandes. Sin embargo, debido a la falta de conocimiento de cómo es que el coeficiente de absorción del fitoplancton varía en una región específica, se siguen utilizando como constante para las estimaciones de la PP. El conocimiento de la variabilidad del coeficiente de absorción específico del fitoplancton [$a_{ph}(\lambda)/Cla$] en una región en particular es de gran importancia, debido a que los sensores remotos ofrecen el potencial de conocer de manera sinóptica la biomasa fitoplanctónica y su PP, pero se requiere que la variabilidad en las propiedades ópticas del material particulado sea incorporado en los modelos y algoritmos en diversas escalas tanto espaciales como temporales (Sosik y Mitchell, 1995). Existen muchas evidencias en la literatura documentando la variabilidad de $a_{ph}^*(\lambda)$. Se ha visto que la variabilidad de $a_{ph}^*(\lambda)$ es debida principalmente a dos factores: al efecto paquete de los pigmentos y a diferencias en la pigmentación de los diferentes grupos fitoplanctónicos.

1.2 El Efecto Paquete.

El efecto paquete es un aplanamiento variable del espectro $a_{ph}^*(\lambda)$ debido a que en el agua de mar el material biológico no se encuentra disuelto, sino contenido en partículas (Duysens, 1956). Este

efecto depende del tamaño de las células y del coeficiente de absorción del material que las forma (Babin *et al.*, 1993; Briacud *et al.*, 2004). Es más extremo en células grandes y altamente pigmentadas por la atenuación de las moléculas pigmentarias circundantes. Por lo tanto, es de esperarse tener un efecto paquete relativamente mayor en aguas con alta concentración de micro-fitopláncton ($> 20 \mu\text{m}$), y menor en aguas con predominancia de pico-fitopláncton ($< 2 \mu\text{m}$). Bricaud *et al.* (2004) realizaron un análisis que demostró que en la mayoría de las situaciones, la causa dominante de las desviaciones del a_{ph} promedio versus la clorofila *a* total (ClaT) era la estructura de tamaños de la población, en vez de la composición pigmentaria. La ClaT fue definida por Trees *et al.* (2000) como la sumatoria de la clorofila *a*, el alómero de clorofila *a*, el epímero de clorofila *a* y la clorofilide *a*. Bricaud *et al.* (2004) también documentaron los errores potenciales del método del filtro al removerse compuestos que no son pigmentos durante el enjuague con metanol caliente. La mayoría de las estaciones que analizaron fueron del Atlántico Norte y del Mar Mediterráneo, algunas de la costa de surgencias del Occidente Africano y unas pocas del Pacífico ecuatorial y sub-ecuatorial.

Con el fin de poder cuantificar el efecto paquete, Morel y Bricaud (1981) implementaron un índice (Qa^*) que involucra la absorción del fitoplancton [$a_{\text{ph}}(\lambda)$] y la de sus pigmentos en solución [$a_{\text{sol}}(\lambda)$]. El valor teórico de este índice va de 0 a 1, donde 1 indicaría que no hay empaquetamiento, y mientras menor sea el valor habría mayor empaquetamiento, siendo el mayor empaquetamiento posible 0.

Las variaciones en el coeficiente de absorción por el efecto paquete se deben a fluctuaciones en la estructura de tamaños de la población y/o la concentración intracelular de los diferentes pigmentos (Bricaud *et al.*, 2004). Debido a que la máxima absorción de la mayoría de los pigmentos accesorios se localiza cerca del pico azul de la Cla (440 nm), es a esta longitud de onda donde ocurren las mayores variaciones por éste efecto (Moerl y Bricaud, 1981; Bricaud *et al.*, 1995).

El efecto paquete depende en parte de las contribuciones individuales de los diferentes pigmentos en la absorción total de luz, por lo que es importante considerar sus efectos al estudiar la absorción de luz por el fitoplancton.

1.3 Efecto de los Pigmentos en la Absorción de Luz.

Los pigmentos están siendo usados ampliamente para caracterizar el estado fisiológico, la identidad de especies y la biomasa en el medio acuático (Falkowski y Raven, 1997). Los pigmentos que “cosechan” la luz en los fotosistemas absorben la luz que incide en los cloroplastos dentro de las células. La energía absorbida tiene principalmente tres fines: (1) la asimilación de carbono vía la fotosíntesis, (2) disipación de energía en forma de fluorescencia, o (3) disipación de energía en forma de calor (Eisner *et al.*, 2003). Las células fitoplanctónicas regulan su contenido pigmentario en respuesta a cambios en la luz incidente, fenómeno conocido como foto-aclimatación (MacIntyre *et al.*, 2002).

Dentro de las células fitoplanctónicas, los principales pigmentos que absorben la radiación fotosintéticamente activa (PAR) incluyen las clorofilas, carotenoides y ficobiliproteínas. El principal papel de la Cla es absorber la luz requerida en la fotosíntesis, pero otros pigmentos, como las clorofilas *b* y *c* y varios carotenoides y ficobiliproteínas, también conocidos como pigmentos accesorios, tienen una función significativa al ampliar el espectro y la capacidad de absorción, aumentando la eficiencia. Algunos carotenoides, sin embargo, proveen protección a las células contra los efectos de altas irradiancias, las cuales pueden dañar el aparato fotosintético. Por lo tanto, los pigmentos accesorios pueden ser clasificados según su función en fotosintéticos y fotoprotectores (Kirk, 1994; Eisner *et al.*, 2003). La razón entre los pigmentos fotoprotectores y fotosintéticos ha sido utilizada como un indicador de las rutas de transferencia de energía y aclimatación de las células fitoplanctónicas (Eisner *et al.*, 2003).

La habilidad del fitoplancton para absorber la luz está directamente relacionada a la naturaleza espectral de su capacidad de cosecha de luz dada por sus pigmentos (Bergmann *et al.*, 2004). Varios autores han encontrado diferencias en la proporción de ciertos pigmentos entre muestras de superficie y de profundidad (Olson *et al.*, 1988; Bidigare *et al.*, 1989; DiTulio *et al.*, 2003; Eisner *et al.*, 2003), indicando que el contenido pigmentario y su proporción es una adaptación importante al régimen de luz. De hecho, las diferencias en la proporción de pigmentos con la profundidad se debe a la combinación de dos factores: la adaptación del fitoplancton al régimen de luz y nutrientes en conjunción con la dominancia de diferentes grupos fitoplanctónicos a diferentes profundidades de la columna de agua (Obayashi *et al.*, 2001).

Cada pigmento tiene un espectro de absorción característico. Jeffrey *et al.* (1997) hizo una compilación importante de datos sobre los pigmentos del fitoplancton, incluyendo clorofilas y sus productos de degradación y carotenoides, encontrados frecuentemente mediante HPLC en oceanografía. Proveen información de los picos de absorción en los solventes comúnmente utilizados para su extracción y análisis.

La detección de los pigmentos (clorofilas, carotenoides y biliproteínas) se basa en sus propiedades de absorción o fluorescencia, ya sea *in situ*, en forma de complejos pigmento-proteína en las células fitoplanctónicas, o extraídos por solventes. Los pigmentos pueden ser detectados utilizando espectrofotómetros, fluorómetros o microscopios en laboratorio. También pueden ser detectados por sensores instalados en aeronaves o en satélites. Existen actualmente métodos con selectividad y resolución creciente que se usan rutinariamente en oceanografía para el estudio del fitoplancton en el mar, como la cromatografía líquida de alta resolución (HPLC, por sus siglas en inglés), útil para diferenciar y cuantificar clorofilas, sus productos de degradación y carotenoides. Sin embargo, las

biliproteínas no pueden ser cuantificadas por los análisis de HPLC para determinación de clorofilas y carotenoides (Jeffrey et al., 1997), por lo que se requieren otros métodos para su determinación.

Las ficobiliproteínas son proteínas solubles en agua derivadas de cianobacterias y algas eucariontes. Estos organismos las utilizan como pigmentos accesorios para capturar la luz en el proceso fotosintético. Absorben luz en una porción del espectro visible donde ni las clorofilas ni los carotenos absorben, o absorben muy poco y, a través de la transferencia de energía por fluorescencia, pasan la energía a la clorofila *a* en los centros de reacción. Los picos de absorción máxima de estos pigmentos se localizan entre los 545 y 565 nm del espectro visible de luz.

La interpretación de datos del color del océano proveniente de satélites requiere que conozcamos el espectro de absorción *in vivo* del fitoplancton. Es usual encontrar espectros de absorción de los diversos pigmentos extraídos en solventes, pero no *in vivo*. Hoepffner y Sathyendranath (1991) determinaron la contribución individual de diferentes pigmentos al espectro de absorción *in vivo* en cultivos de algas por medio de técnicas de deconvolución de curvas Gaussianas. Bricaud et al. (2004) proveen datos de la absorción *in vivo* por unidad de masa de las clorofilas y carotenoides más importantes encontrados en comunidades fitoplanctónicas.

1.4 Los Pigmentos como Biomarcadores.

Además de influir en el espectro de absorción, algunos pigmentos del fitoplancton pueden ser considerados como bio-marcadores selectivos de ciertos grupos de microalgas (Jeffrey et al., 1997). La correspondencia quimio-taxonomica de los pigmentos determinados por HPLC puede ser utilizada para estudiar la composición de la comunidad fitoplanctónica.

De los grupos de microalgas conocidos en la actualidad, que comprenden probablemente decenas de miles de especies, se han aislado en cultivos tan solo alrededor de unas mil especies. De éstas, solo algunas pocas han sido analizadas mediante las técnicas modernas de determinación de

pigmentos. Sin embargo, Jeffrey *et al.* (1997) presenta una lista de los pigmentos de las diferentes Clases/Divisiones de microalgas, la cual ha sido utilizada como una guía para la utilidad taxonómica de los pigmentos en ecología marina (Tabla 1).

Algunos pigmentos covarían con otros o pueden ser redundantes, lo que hace que la interpretación y visualización de la información sea tediosa. Por lo tanto, se requiere la reducción de datos con el objeto de extraer solo la información relevante, especialmente con el propósito de compararla con el patrón hidrográfico general. Más aún, desde el punto de vista biogeoquímico, la estructura de tamaños de la comunidad fitoplanctónica es un parámetro más apropiado que la composición de la comunidad en sí. El fitoplancton pequeño es generalmente asociado con aguas oligotróficas pobres en nutrientes, mientras que el fitoplancton grande domina en sistemas productivos ricos en nutrientes (Vidussi *et al.*, 2001).

Como ha sido mostrado por Trees *et al.* (2000), la concentración de la clorofila *a* y la sumatoria de las concentraciones de los principales pigmentos accesorios están fuertemente correlacionadas y covarían en una manera casi lineal. Esto puede ser utilizado como una herramienta para identificar y eliminar algunos datos altamente disparados y para estimar la proporción relativa en la biomasa de diversos grupos fitoplanctónicos.

Basándose en la característica biomarcadora de algunos pigmentos, Claustre (1994) propuso un método para cuantificar la proporción relativa de diatomeas mas dinoflagelados (en conjunto nominándolos micro-plancton) en una población de microalgas, en base a la presencia de fucoxantina y/o peridinina. Su proporción es representada por la razón siguiente:

$$([Fuco] + [Peri]) / [PD] \quad (\text{ecuación 4})$$

donde "[Fuco]" y "[Peri]" representan concentraciones en mg L^{-1} y [PD] representa la sumatoria de las concentraciones de siete pigmentos diagnósticos en estas mismas unidades:

$$[\text{PD}] = [\text{Fuco}] + [\text{Peri}] + [\text{Hex}] + [\text{But}] + [\text{Alo}] + [\text{CibT}] + [\text{Zea}]$$

(ecuación 5)

Tabla 1 Pigmentos del fitoplancton útiles como bio-marcadores diagnósticos (adaptado de Jeffrey *et al.*, 1997), su abreviatura usada en el texto y clasificación de acuerdo con su principal función: Clorofila *a* (Cla), Accesorios Fotosintéticos (AFS) y Accesorios Fotoprotectores (AFP).

PIGMENTO	ABREVIATURA	CLASIFICACION	GRUPO ALGAL
Monovinil clorofila <i>a</i>	Chla	Cla	Todos los grupos excepto <i>Prochlorococcus</i>
Divinil clorofila <i>a</i>	DVChla	Cla	Cianobacterias <i>Prochlorococcus</i>
Clorofila <i>b</i>	Clb	AFS	Clorofitas, Prasinofitas, Euglenofitas
Clorofila <i>c2</i>	Clc2	AFS	Diatomeas, Dinoflagelados, Primnesiofitas, Rafidofitas y Criptofitas
Clorofila <i>c3</i>	Clc3	AFS	Primnesiofitas, Diatomeas, Crisofitas, Dinoflagelados
19'-Butanoiloxifucoxantina	But	AFS	Crisofitas, Primnesiofitas
Fucoxantina	Fuco	AFS	Diatomeas, Primnesiofitas, Crisofitas, Rafidofitas
19'-Hexanoiloxifucoxantina	Hex	AFS	Primnesiofitas
Peridinina	Peri	AFS	Dinoflagelados
Prasinoxantina	Pras	AFS	Prasinofitas
Alloxantina	Allo	AFP	Criptofitas
Diatoxantina	Diat	AFP	Diatomeas, Primnesiofitas
Diadinoxantina	Diad	AFP	Diatomeas, Dinoflagelados, Primnesiofitas, Crisofitas, Rafidofitas, Euglenofitas
Violaxantina	Viol	AFP	Clorofitas, Rafidofitas
Luteína	Lut	AFP	Clorofitas, Rodofitas
Zeaxantina	Zea	AFP	Cianobacterias (incluyendo <i>Prochlorococcus</i>) Rodófitas, Proclorofitas, Clorofitas, Estigmatofitas

Vidussi *et al.* (2001) extendieron este concepto proponiendo tres agrupamientos de estos pigmentos con el objeto de identificar tres clases de tamaño y cuantificar su proporción relativa. De esta forma, calcularon la proporción de micro-plancton mediante lo propuesto por Claustre (1994), y calcularon la proporción de nano y pico-plancton mediante las siguientes razones:

$$([Hex] + [But] + [Allo]) / [PD] \quad \text{para nano-plancton} \quad (\text{ecuación 6})$$

$$([C1bT] + [Zea]) / [PD] \quad \text{para pico-plancton} \quad (\text{ecuación 7})$$

El agrupamiento de pigmentos propuesto no necesariamente refleja el tamaño real de las comunidades fitoplanctónicas. De hecho, algunos pigmentos son compartidos por varios grupos fitoplanctónicos (por ejemplo: pequeñas cantidades de fucoxantina pueden encontrarse en algunas primnesiofitas y pelagopfitas), y algunos grupos fitoplanctónicos presentan un rango de tamaños muy amplio (por ejemplo: hay diatomeas con tallas correspondientes al nano-plancton, aunque la mayoría pertenecen al micro-plancton) (Uitz *et al.*, 2006). Sin embargo, con las reservas y precauciones debidas, es posible extraer información relevante de la comunidad fitoplanctónica a partir de los pigmentos biomarcadores.

Bricaud *et al.* (2004) y Uitz *et al.* (2006) hicieron una modificación más al método de Vidussi *et al.* (2001), descrito anteriormente, debido a que las proporciones obtenidas no eran aplicables en términos de proporción de la biomasa (ClaT). Ellos aplicaron una regresión múltiple, como la realizada por Gieskes *et al.* (1988), de la ClaT y la concentración de los siete pigmentos accesorios utilizados como biomarcadores. Las pendientes parciales de dicha regresión representan la mejor estimación de la razón entre la ClaT y los pigmentos bio-marcadores para el juego de datos utilizado. La ecuación siguiente describe dicha relación:

$$\Sigma PD_w = a [\text{Fuco}] + b [\text{Peri}] + c [\text{Hex}] + d [\text{But}] + e [\text{Allo}] + f [\text{CibT}] + g [\text{Zea}]$$

(ecuación 8)

donde los coeficientes “a” hasta “g” son determinados mediante regresión múltiple.

En contraste con la ecuación 5, ΣPD_w representa la concentración de ClaT, la cual puede ser reconstruída a partir de los siete pigmentos diagnósticos utilizados. De esta forma, el porcentaje de la ClaT asociada a cada una de las tres clases de tamaño de fitoplancton puede entonces calcularse de la siguiente manera:

$$\% \text{MICRO} = 100 (a [\text{Fuco}] + b [\text{Peri}]) / \Sigma PD_w \quad (\text{ecuación 9})$$

$$\% \text{NANO} = 100 (c [\text{Hex}] + d [\text{But}] + e [\text{Allo}]) / \Sigma PD_w \quad (\text{ecuación 10})$$

$$\% \text{PICO} = 100 (f [\text{CibT}] + g [\text{Zea}]) / \Sigma PD_w \quad (\text{ecuación 11})$$

Esta agrupación en tres clases de tamaño hace que las ecuaciones sean dependientes, pues la sumatoria de las tres debe ser 100. La ClaT asociada con cada una de las clases de tamaño puede entonces estimarse de acuerdo a las siguientes ecuaciones:

$$\text{micro-[ClaT]} = \% \text{MICRO} [\text{ClaT}] / 100 \quad (\text{ecuación 12})$$

$$\text{nano-[ClaT]} = \% \text{NANO} [\text{ClaT}] / 100 \quad (\text{ecuación 13})$$

$$\text{pico-[ClaT]} = \% \text{PICO} [\text{ClaT}] / 100 \quad (\text{ecuación 14})$$

La aplicación de esto a datos en la corriente de California es un tema aún por realizar, y pudiera proporcionar algunas claves en cuanto al entendimiento de la ecología y dinámica del fitoplancton en la región.

1.5 La Corriente de California.

El Sistema de la Corriente de California (SCC) está constituido por una corriente superficial con dirección al Ecuador llamada Corriente de California (CC), por la Subcorriente de California o Contracorriente sub-superficial de California (CU, por sus siglas en inglés) que tiene un flujo subsuperficial con dirección hacia el polo y por la Contracorriente de California (CCC) que es costera y con una estacionalidad intermitente (Durazo *et al.*, 2005). La CC es el brazo oriental del giro anticiclónico de gran escala del Pacífico Norte, y es una corriente superficial (0-300 m de profundidad) que acarrea agua hacia el ecuador todo el año a lo largo de la costa occidental de Norte América, hacia la Corriente Nor-ecuatorial, excepto en la costa (Durazo *et al.*, 2005; Lynn y Simpson, 1987). Frente a la costa de Baja California, el núcleo de la CC pasa a unos 200 Km de la costa, mientras que frente a California Central y Sur pasa a unos 300-400 Km. La velocidad promedio de la CC frente a la costa de California es típicamente menor a 25 cm s^{-1} , pero se han medido velocidades de 50 cm s^{-1} (Lynn y Simpson, 1987). El límite oeste de la CC se localiza aproximadamente a 850 – 900 Km de la costa, donde se encuentra el Frente de California, el cual divide la CC de la masa de agua Nor-Pacífico Oriental (Sverdrup *et al.*, 1942). Por su parte, la CCC es una corriente intermitente que se presenta en superficie durante otoño e invierno, con un flujo costero y estrecho en dirección al norte (Durazo *et al.*, 2005; Lynn y Simpson, 1987; Chelton, 1984).

La CU se localiza entre profundidades de 150 a 600 m por debajo del núcleo de la CC. Es una masa de agua con alta salinidad (>34.3), y temperaturas entre 8 y 15°C que fluye hacia el polo con un núcleo de alta velocidad a lo largo del talud continental de Norteamérica (Lynn y Simpson, 1987). Se

origina al este del Pacífico Ecuatorial (Sverdrup y Fleming, 1941; Reid *et al.*, 1958) y se extiende desde el sur de Baja California hacia el norte de Columbia Británica. Su núcleo está comúnmente localizado a 60 km fuera de la costa frente a Baja California (Lynn y Simpson, 1987).

La porción de la CC frente a Baja California es una región donde se han observado estructuras dinámicas complejas, como meandros y remolinos recurrentes de mesoescala, que tienen una influencia importante sobre procesos biológicos en la región (Aguirre-Hernández *et al.*, 2004; Soto-Mardones, 2004). Se ha visto que las regiones más dinámicas son las más productivas (Aguirre-Hernández *et al.*, 2004). Los posibles mecanismos que influyen en la generación y evolución de estas estructuras dinámicas incluyen inestabilidades barotrópicas y baroclinicas, transporte de Ekman producido por el viento, surgencias intensas y la forma irregular de la costa, entre otros (Gill, 1982; Soto-Mardones *et al.*, 2004).

Las márgenes continentales orientales, como el SCC, se caracterizan por regímenes muy productivos alimentados por surgencias, que contribuyen con una buena parte de la producción pesquera mundial de estas regiones (Kudela *et al.*, 2005). Las surgencias están muy relacionadas a los vientos prevalecientes, que son la principal fuerza que los genera (Pitcher *et al.*, 1998). En la región del SCC, se presentan surgencias costeras en una franja de unos 50 km, que acarrean agua relativamente fría, salada, rica en nutrientes y deficiente en oxígeno hacia la superficie (Lynn y Simpson, 1987). Las más intensas ocurren regularmente durante los primeros meses del año (invierno-primavera) en la porción sur, y a fines de primavera y en verano al norte de la península (Goericke *et al.*, 2004).

En los últimos años, se ha notado a nivel mundial la tendencia a incrementar la aparición de afloramientos de microalgas nocivas en zonas de surgencias (Kudela *et al.*, 2005). En el SCC, frente a Baja California (31°53'N, 116°45'W), las especies presentes más importantes por ser potencialmente productoras de Ácido Domóico (AD) son *Pseudo-nitzschia australis*, *P. multiseriata* y *P.*

pseudodelicatissima (Orellana-Cepeda et al., 2004a). Estas suelen producir afloramientos durante primavera-verano, a los pocos días del inicio de surgencias (Orellana-Cepeda et al., 2004b).

Afloramientos de dinoflagelados han sido también recurrentes durante primavera e inicios de verano en el área del Sur de California (Kahru and Mitchell, 1998, Peña-Manjarrez et al., 2001, 2005). Entre las especies que producen afloramientos más comúnmente se encuentran *Lingulodinium polyedra* y *Prorocentrum micans* (Peña-Manjarrez et al., 2001, 2005).

Una estructura oceanográfica que destaca en la parte sur del SCC es el Frente de Ensenada (Peláez y McGowan, 1986; Santamaría-del-Ángel et al., 2002), el cual es un frente detectable la mayor parte del año que presenta concentraciones de Cla regularmente superiores a 2 mg m^{-3} al norte y menores a 1 mg m^{-3} al sur (Thomas y Strub, 1990). Es causado por el límite sureño del remolino de California del Sur, en la Ensenada del Sur de California, donde la CC gira hacia el este (Lynn y Simpson, 1987), formando un frente biológico y físico (Peláez y McGowan, 1986; Haury et al., 1993). Se desarrolla con mayor fuerza desde fines de Marzo hasta principios de Julio, y muestra un desplazamiento latitudinal de cerca de 150 km a través del año (Thomas y Strub, 1990; Haury et al., 1993). El cambio abrupto regularmente se localiza al norte de la costa de Baja California y presenta una forma de M, siendo detectable entre concentraciones de Cla de 0.25 a 0.5 mg m^{-3} (Santamaria-del-Ángel et al., 2002).

El SCC es un área donde se han efectuado estudios periódicos (1951- a la fecha) desde que se estableció el programa "California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations" (CalCOFI) en 1949, el cual ha proporcionado una de las series de tiempo oceanográficas más completas y extensas del mundo (Lynn y Simpson, 1987). Aunque el programa CalCOFI sigue vigente en la actualidad, desde 1978 se dejó de muestrear regularmente la porción sur del SCC, por lo que a partir de 1997, el programa "Investigaciones Mexicanas de la Corriente de California" (IMECOCAL) continuó muestreando

trimestralmente (usualmente en enero, abril, julio y octubre) la porción de las estaciones implementadas por el programa CalCOFI frente a las costas mexicanas de Baja California (www.imecocal.cicese.mx).

Para mayor información sobre la historia y evolución del programa CalCOFI consultar Hewitt (1988).

Gracias a la información generada por estos programas, se dispone en la actualidad de una base de datos oceanográfica muy valiosa con la cual se pueden desarrollar y calibrar modelos que simulen lo que ocurre en el medio natural tanto espacial como temporalmente. Esto ha cobrado gran importancia desde el advenimiento de la Oceanografía por sensores remotos. Un ejemplo de esto se encuentra en las publicaciones de Millan-Núñez *et al.* (1996, 1997), quienes utilizaron la base de datos de CalCOFI para desarrollar un modelo que estima el perfil de Cla a partir de su concentración superficial, subdividiendo el área en regiones y subregiones, y en cuanto al tiempo, en temporada fría y cálida. Este modelo reproduce las variaciones espaciales y temporales del perfil de Cla a partir de la concentración de Cla superficial, y lo ocurrido con el Máximo Profundo de Clorofila (MPC) en la región, el cual es más somero en las subregiones costeras que en las alejadas de la costa, tendiendo a aumentar su profundidad hacia el sur. Esto es de gran utilidad para la aplicación de modelos de Productividad Primaria (PP), en los cuales es indispensable conocer la distribución de la biomasa fitoplanctónica en la columna de agua para estimaciones más cercanas a los valores medidos *in situ* (Platt *et al.*, 1988; Barocio-León, 2002).

En cuanto a $a_{ph}^*(\lambda)$, siendo otro de los factores importantes involucrados en los modelos de PP, Sosik y Mitchell (1995) reportaron valores de $a_{ph}^*(440)$ en el intervalo 0.02-0.10 m² mg⁻¹ en dos cruceros al sur de California. Más recientemente, Sosa-Avalos (2002) reportó valores promedio de $a_{ph}^*(440)$ y $a_{ph}^*(674)$ más bajos en primavera (0.047 y 0.017 m² mg⁻¹, respectivamente), y mayores en invierno (0.065 y 0.020 m² mg⁻¹, respectivamente), y valores más altos en estaciones oceánicas (0.056 y 0.016 m² mg⁻¹, respectivamente) que en la costa (0.051 y 0.016 m² mg⁻¹, respectivamente).

Millán-Núñez *et al.* (2004) reportaron valores medianos de 0.041 y $0.015 \text{ m}^2 (\text{mg Cla})^{-1}$ para $a_{ph}^*(440)$ y $a_{ph}^*(674)$ respectivamente, con diferencias significativas entre estaciones costeras y oceánicas en muestras tomadas frente a Baja California a 10 m de profundidad durante Enero-Febrero 2001. También frente a Baja California, en dos cruceros (Julio y Septiembre-Octubre 1998), Aguirre-Hernández *et al.* (2004) reportaron valores en el intervalo 0.02 - $0.11 \text{ m}^2 (\text{mg Cla})^{-1}$ para $a_{ph}^*(440)$ en la zona eufótica, con valores mayores en superficie, en aguas cálidas alejadas de la costa, y menores en muestras profundas. La hipótesis que presentan para esta distribución se basa en lo encontrado por otros autores, que han reportado la tendencia a dominar células pequeñas en aguas con bajas concentraciones de Cla, y mayor proporción de pigmentos fotoprotectores en aguas estratificadas, muy iluminadas y con limitación de nutrientes (Mitchell y Kiefer, 1988^a; Sosik y Mitchell, 1995; Bricaud *et al.*, 1995). Encontraron valores de $a_{ph}^*(440)$ menores en Octubre que en Julio por la mayor disponibilidad de nutrientes en Octubre (Aguirre-Hernández *et al.*, 2004). También reportaron que los espectros de absorción del fitoplancton presentaban hombros entre 470 y 490 nm , principalmente en muestras tomadas en el 1% de Eo (Aguirre-Hernández *et al.*, 2004), lo cual atribuyen a la presencia de *Zea*, característica de *Synechococcus* spp., pero mencionan que se requieren análisis detallados de pigmentos por HPLC para confirmar su hipótesis.

Como se constata en la información aquí presentada, a pesar de los esfuerzos realizados, quedan por dilucidar muchas incógnitas en cuanto a la variación espacial y temporal del $a_{ph}^*(\lambda)$ y los pigmentos fitoplanctónicos en la región del SCC, por lo que es necesario realizar más estudios que involucren análisis del contenido pigmentario, no solo de clorofilas y sus derivados, sino también de los pigmentos accesorios que tienen una influencia decisiva en la variabilidad del $a_{ph}^*(\lambda)$, y que pueden ser determinados con gran precisión mediante HPLC. Los estudios realizados a este respecto se han efectuado en una sola profundidad o basándose en el perfil de luz, pero hasta ahora no ha habido

estudios en los que el diseño de muestreo dependa del perfil de Cla, siendo que es la variable que comúnmente se utiliza como índice de la biomasa fitoplanctónica. Además, gran parte de la variabilidad es referida de una u otra forma a la Cla, pero no se han realizado estudios de campo que basen su estrategia de muestreo en el perfil de la misma en la columna de agua. La hipótesis del presente trabajo es que al basar la estrategia de muestreo en el perfil de Cla se podrán dilucidar ciertos patrones de variación que no se han podido detectar con las estrategias de muestreo utilizadas hasta la fecha.

2 OBJETIVOS.

2.1 *Objetivo General.*

- Estimar y describir los patrones de variación espacial y temporal del coeficiente de absorción y pigmentos del fitoplancton frente a las costas de Baja California durante 2002 y 2003 mediante una estrategia de muestreo basada en el perfil de Cla.

2.2 *Objetivos Específicos.*

- Estimar y describir patrones de variación espacial y temporal de los pigmentos del fitoplancton.
- Estimar y describir patrones de variación espacial y temporal del coeficiente de absorción del fitoplancton.
- Estimar y describir los patrones de variación espacial y temporal de los principales grupos fitoplanctónicos.

3 MATERIAL Y METODOS

3.1 *Área de Estudio.*

El área de estudio comprende la porción de la Corriente de California frente a las costas de Baja California, desde la frontera Estados Unidos - México hasta Punta Eugenia, localizada en la parte noroeste de Baja California Sur, desde la línea de costa hasta aproximadamente 200 Km mar adentro (Fig. 1).

3.2 *Muestreo.*

Se realizaron 3 cruceros oceanográficos en la porción de la Corriente de California frente a las costas del estado de Baja California. El primero se realizó del 4 al 18 de Noviembre de 2002, el segundo del 20 al 30 de Junio de 2003 y el tercero del 20 al 29 de Noviembre de 2003. El primero fue realizado a bordo del Buque Oceanográfico Alatir y los subsecuentes a bordo del Buque Oceanográfico Río Suchiate, ambos barcos pertenecientes a la Secretaría de Marina de México.

Durante los tres cruceros, se midieron los parámetros hidrográficos usuales mediante un CTD SeaBird perteneciente a la Marina en cada una de las estaciones. Estos lances proveyeron información a partir de aproximadamente los 4 metros de profundidad hasta cerca del fondo. Sin embargo, nosotros solo tomamos los datos hasta 100 metros por importarnos únicamente la zona eufótica, debido al enfoque de nuestro estudio.

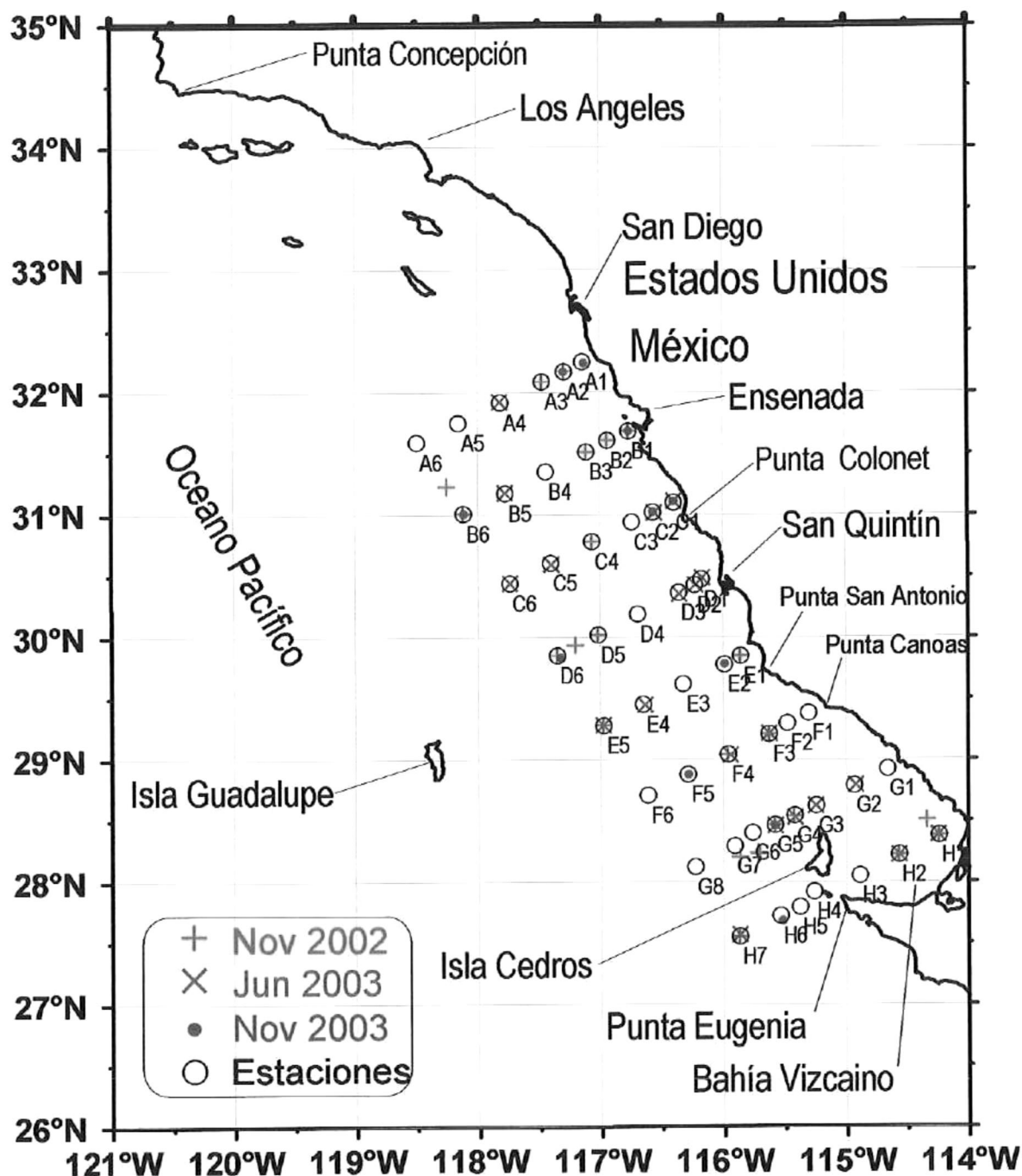


Figura 1 Área de estudio mostrando la red de estaciones muestreadas con círculos negros (CDT SeaBird). Las cruces rojas indican las estaciones muestreadas en Noviembre 2002 en las que se tomaron muestras para pigmentos, coeficientes de absorción y lances con el CTD OS200 acoplado con un irradiómetro y un fluorímetro, al igual que en los cruceros subsiguientes; las equis verdes indican estaciones muestreadas durante Junio de 2003; los puntos azules indican estaciones muestreadas durante Noviembre de 2003. Las estaciones muestreadas fuera de los círculos indican muestras de superficie adicionales en las que no se realizaron lances con CTD.

También se hicieron lances con otro CTD (Ocean Sensors OS200) equipado con Fluorímetro (Chelsea Aquatrak III) e irradiómetro (Li-Cor spherical SPQA), en las estaciones a las que llegábamos durante el día, principalmente alrededor del mediodía. Estos lances se realizaban hasta una profundidad aproximada de 80 metros, tratando de registrar a detalle el perfil de clorofila y luz en la zona eufótica.

Basados en estos perfiles, se determinaban 4 profundidades para tomar muestras discretas mediante botellas Niskin de 5 litros de capacidad. Se tomaron sub-muestras de dos litros para la determinación de absorción espectral de luz por el fitoplancton, dos litros para pigmentos por cromatografía líquida de alta resolución (HPLC, por sus siglas en inglés), y 250 mL para conteos de fitoplancton.

3.3 Coeficientes de Atenuación de Luz Difusa (K_d)

Se obtuvo el K_d para cada una de las estaciones en las que se contaba con un lance del CTD OS200, al cual iba acoplado un irradiómetro escalar (ver sección 3.2). A partir de los perfiles de luz generados mediante el irradiómetro escalar, se estimaron los coeficientes de atenuación de luz difusa (K_d , m^{-1}) al ajustar por mínimos cuadrados los datos medidos a la ecuación que describe la atenuación de la luz difusa con la profundidad (z) (Kirk, 1994):

$$K_d = \frac{-\ln\left(\frac{E_z}{E_o}\right)}{z} \quad (\text{ecuación 15})$$

Además de la medición de la luz en el perfil de agua, para cada estación muestreada se tomó nota del porcentaje de cobertura de nubes como referencia.

3.4 Coeficientes de Absorción del Fitoplancton.

Las alícuotas de 2 L para la determinación de los coeficientes de absorción del fitoplancton fueron filtradas a través de filtros Watman GF/F de 25 mm de diámetro con presión positiva. Los filtros fueron preservados en nitrógeno líquido. En el laboratorio, los filtros fueron descongelados y humedecidos con agua de mar filtrada (0.65 μm) e irradiada con luz ultra violeta (lámparas de 25 watts). Se utilizaron filtros nuevos saturados con esta misma solución como blancos. Se utilizó el método de Mitchell (1990) para medir la absorción del fitoplancton en los filtros con un Espectrofotómetro Perkin-Elmer Lambda 10, con un barrido con resolución de 1 nm, desde los 400 hasta los 750 nm, antes y después de enjuagar los filtros en dos ocasiones con metanol caliente por 15 minutos (Kishino *et al.*, 1985). Los espectros obtenidos, en unidades de densidad óptica (DO), fueron ajustados a cero en 700 nm para minimizar las diferencias entre los filtros con muestra y los blancos, asumiendo que a 700 nm la absorción es cero. La absorción del material particulado y del detritus fue determinada mediante la ecuación:

$$a(\lambda) = (2.303 S / V) (0.4068 DO + 0.368 DO^2) \quad (\text{ecuación 16})$$

donde S es el área de filtrado (en m^2), V es el volumen filtrado (m^3), 0.4068 y 0.368 son los coeficientes de corrección de la dispersión en el trayecto a través de los filtros de fibra de vidrio, particulares para el espectrofotómetro utilizado y determinados previamente.

La absorción del fitoplancton $a_{ph}(\lambda)$ se determinó por diferencia entre la absorción total del material particulado $a_p(\lambda)$ y la del material detrital no pigmentado $a_d(\lambda)$.

Los coeficientes de absorción específicos para el fitoplánton ($a^*_{ph}(\lambda)$, con unidades $\text{m}^2 (\text{mg Cla})^{-1}$) se obtuvieron al estandarizar $a_{ph}(\lambda)$ (m^{-1}) con la concentración de clorofila a total (ClaT, en mg m^{-3}) obtenida mediante HPLC, donde ClaT es la suma de las concentraciones de clorofila a, el alomero y

el epímero de la Cla, y la monovinil y divinil Cla (Trees *et al.*, 2000). Se utilizaron las absorciones en 440 y 675 nm como índices de los picos de absorción de la Cla. Para comparar la forma de las curvas de absorción, se graficó la absorción normalizada (A , adimensional), la cual se obtuvo al normalizar cada curva $a_{ph}(\lambda)$ con el máximo de absorción de la misma (generalmente a 440 nm).

3.5 Concentración de pigmentos por HPLC.

Se filtraron las alícuotas para determinación de pigmentos a través de filtros Whatman GF/F con presión positiva y se congelaron en nitrógeno líquido para preservarlos hasta su análisis en el laboratorio del Centro de Hidro-Optica y Sensores Remotos (CHORS, por sus siglas en inglés) en San Diego, California. Las clorofilas y carotenoides fueron separados mediante HPLC (Wright *et al.*, 1991) con una columna ODS-2 C18, utilizando un sistema de gradiente con tres solventes con un flujo de 1 mL min^{-1} . La separación de los pigmentos requirió 25 min, siendo detectados los picos de los pigmentos mediante un detector de absorción (ThermoQuest UV6000 scanning diode array detector), de 190 a 800 nm, con una resolución de 1 nm. Además, un detector de fluorescencia ThermoQuest FL 3000 fue utilizado para detectar y cuantificar varios productos de degradación de clorofila, que ocurren a muy bajas concentraciones. El protocolo de la NASA para HPLC fue utilizado (Bidigare y Trees, 2000). Se utilizó Cantaxantina como estándar interno para corregir los cambios en volumen durante el proceso de extracción.

La calibración del sistema fue hecha con estándares de pigmentos para determinar los factores de respuesta individual de los mismos. Las concentraciones de los estándares fueron determinadas o verificadas espectrofotométricamente utilizando coeficientes de absorción de la literatura (Latasa *et al.*, 1996; Jeffrey *et al.*, 1997).

Se clasificaron las estaciones de acuerdo a la concentración de ClaT en superficie, en oligotróficas ($<0.02 \text{ mg m}^{-3}$), mesotróficas (>0.02 y $< 2.0 \text{ mg m}^{-3}$) y eutróficas ($>2.0 \text{ mg m}^{-3}$).

3.6 *Conteos de Fitoplancton.*

Las muestras para conteos de fitoplancton fueron almacenadas en botellas Nalgene de polietileno de alta densidad color ámbar y preservadas agregando 1 mL de Lugol ácido por cada 100 mL de muestra. Se utilizó la técnica de Utermöhl (1958) para estimar la abundancia fitoplanctónica mediante un microscopio invertido de contraste de fases Seizz IM. Diferentes volúmenes de muestra fueron sedimentados, de acuerdo con la abundancia de fitoplancton. Por lo general, se utilizaron columnas de 100 y 50 mL para las muestras alejadas de la costa, y columnas de 50, 25 y 10 mL para las costeras. La clasificación taxonómica fue realizada hasta nivel de grandes grupos (Diatomeas, Dinoflagelados, Silicoflagelados y nanoflagelados), solo llegando a nivel de género o especie en casos particulares cuando se detectaba el predominio en número de algún grupo en especial. No se contaron todas las muestras, sino aquellas con particularidades en su composición pigmentaria o en su espectro de absorción.

3.7 *Índice de Tamaño del Fitoplancton.*

Para cada una de las muestras de los 3 cruceros, se calculó el índice de tamaño según lo propuesto por Vidussi *et al.* (2001) con las modificaciones propuestas por Bricaud *et al.* (2004), quienes utilizaron 7 pigmentos diagnósticos para estimar la proporción de pico-fitoplancton, nano-fitoplancton y micro-fitoplancton, y calcularon con esto un índice de tamaño. La Tabla 2 muestra los pigmentos utilizados y su significancia taxonómica.

La concentración de los pigmentos enlistados en la Tabla 2 fue utilizada para estimar el porcentaje de biomasa, en términos de ClaT, con que cada clase de tamaño contribuye a la biomasa total. Para esto se considero la sumatoria de las concentraciones de estos 7 pigmentos (ΣPD) como el 100% de la biomasa en términos de ClaT, mediante las ecuaciones 12, 13, 14 y 15. Los coeficientes de la "a" a la "g" fueron calculados mediante una regresión múltiple (Bricaud *et al.*, 2004; Uitz *et al.*, 2006), y

representan la proporción en la que contribuye la concentración de cada PD para la estimación de la ClaT a partir de su sumatoria.

Una vez obtenidos los porcentajes para cada grupo de tamaño, se asignó una medida considerada como estándar para cada clase de tamaño con el objeto de calcular el índice de tamaño (IT), el cual pretende ser un valor representativo que indique el tamaño de las células en una muestra (Bricaud *et al.*, 2004). En nuestro caso asignamos 50 μm al micro-fitoplancton, 5 μm al nano-fitoplancton y 1 μm al pico-fitoplancton. Con esto, el IT se calculó mediante la siguiente ecuación:

$$\text{IT} = [50 \mu\text{m} (\% \text{Micro}) + 5 \mu\text{m} (\% \text{Nano}) + 1 \mu\text{m} (\% \text{Pico})] / 100\%$$

(ecuación 17)

donde la sumatoria de los porcentajes de las tres clases de tamaño es igual a 100%.

Tabla 2 Pigmentos utilizados para estimar la proporción de los diferentes tamaños de fitoplancton, sus abreviaturas y grupos taxonómicos que los presentan (adaptado de Uitz *et al.*, 2006).

Pigmento	Abreviatura	Grupos que lo presentan	Clasificación de Tamaño
Zeaxantina	Zea	Cianobacterias y proclorofitas	Pico-fitoplancton
Clorofila <i>b</i> Total	ClbT	Flagelados verdes y proclorofitas	Pico-fitoplancton
19' hexanoiloxifucoxantina	Hex	Cromofitas	Nano-fitoplancton
19' butanoiloxifucoxantina	But	Cromofitas	Nano-fitoplancton
Alloxantina	Allo	Criptofitas	Nano-fitoplancton
Fucoxantina	Fuco	Diatomeas	Micro-fitoplancton
Peridinina	Peri	Dinoflagelados	Micro-fitoplancton

La Clorofila *b* Total (ClbT) es la sumatoria de la Clb mas la divinil Clb.

3.8 Índice de Empaquetamiento (Q_a^*)

Se calculó el índice de empaquetamiento para las muestras del crucero de Junio 2003 aplicando la aproximación sugerida por Bricaud *et al.* (2004), la cual parte de la siguiente ecuación:

$$Q_a^*(\lambda) = a_{ph}(\lambda) / a_{sol}(\lambda) \quad (\text{ecuación 18})$$

donde Q_a^* es definida como la razón entre el coeficiente de absorción del fitoplancton medido, $a_{ph}(\lambda)$, y el coeficiente de absorción del mismo material en solución, $a_{sol}(\lambda)$. Este índice decrece desde 1 (sin efecto paquete) hasta 0 (el máximo efecto paquete posible). El coeficiente de absorción $a_{sol}(440)$ (en m^{-1}) se obtuvo al sumar las contribuciones individuales de todos los pigmentos, mediante la relación:

$$a_{sol}(440) = \sum C_i a_{sol,i}^*(440) + a_{miss}(440) \quad (\text{ecuación 19})$$

donde los coeficientes individuales $a_{sol,i}^*(440)$ son los coeficientes de absorción específicos por peso de cada pigmento individual (en $m^2 \text{ mg}^{-1}$) a 440 nm, y C_i son las concentraciones de los mismos (en mg m^{-3}); y $a_{miss}(440)$ es un término calculado empíricamente para compensar los errores sistemáticos en el método del filtro durante la extracción con metanol, al no ser extraídos todos los pigmentos (Bricaud *et al.*, 2004):

$$a_{miss}(440) = 0.0525 [\text{Chl}a]^{0.855} \quad (\text{ecuación 20})$$

Los valores para $a_{sol,i}^*(440)$ fueron tomados del trabajo de Bricaud *et al.* (2004), el cual proporciona los espectros de absorción de los principales pigmentos fitoplanctónicos en agua, al ajustar la escala de los mismos en solventes de acuerdo a lo propuesto por Goericke y Repeta (1993) y

recorriendo la posición de los máximos a la posición de sus absorciones *in vivo*, como en el trabajo de Bidigare *et al.* (1990) (Fig. 2).

De esta manera, se calcularon los índices de empaquetamiento a 440 nm:

$$Q_a^*(440) = a_{ph}(440) / a_{sol}(440) \quad (\text{ecuación 21})$$

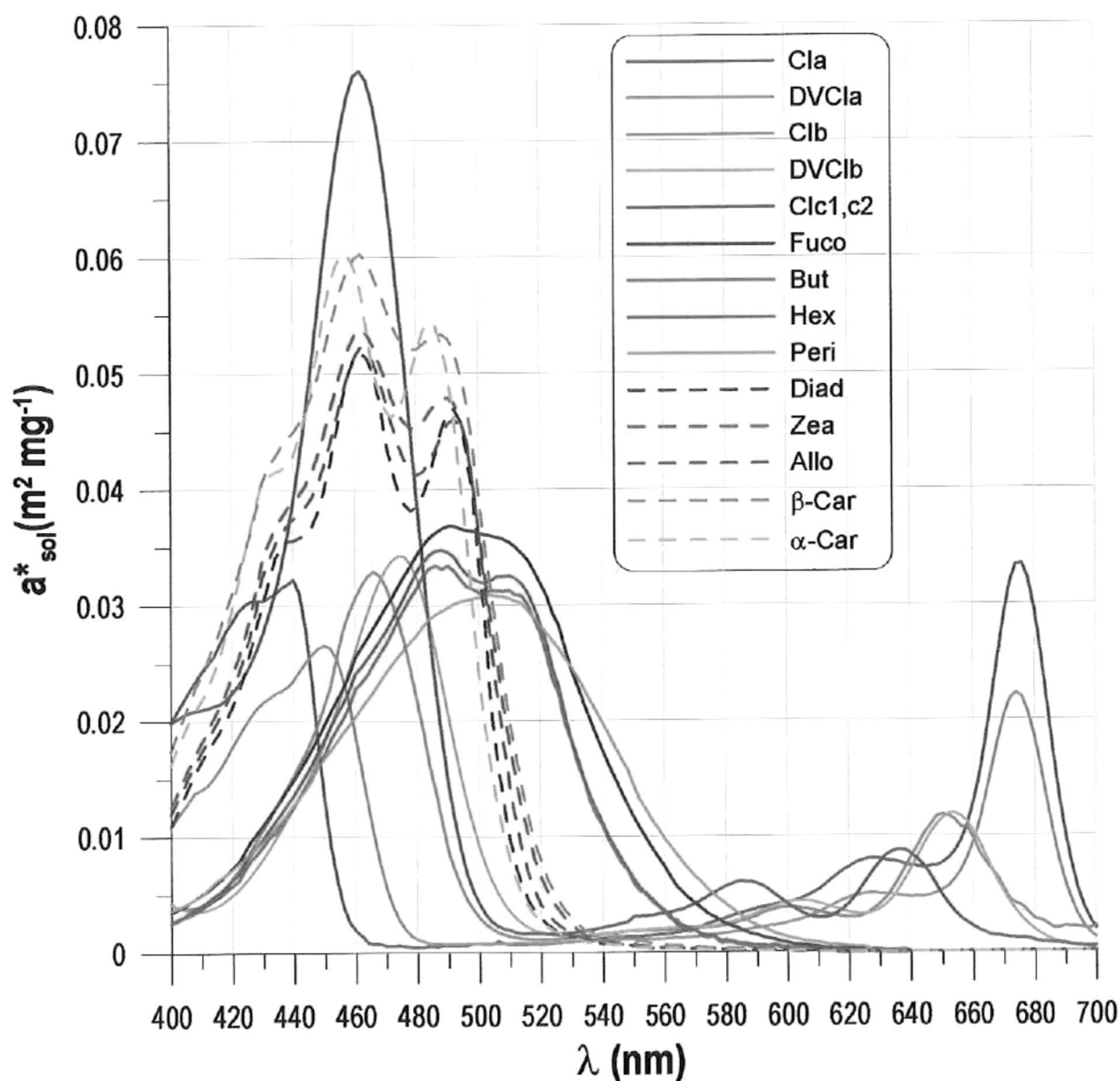


Figura 2 Espectros *in vivo* específicos por peso asumidos para algunos pigmentos en $\text{m}^2 \text{mg}^{-1}$, derivados de su absorción individual en solventes (tomado de Bricaud *et al.*, 2004). Las curvas punteadas corresponden a pigmentos fotoprotectores y las continuas a pigmentos fotosintéticos.

4 RESULTADOS.

Se presentará primeramente la variabilidad de la luz en la columna de agua para los tres cruceros en conjunto (sección 4.1), para luego presentar los resultados de cada uno de los cruceros de manera separada (secciones 4.2 a 4.4). Finalmente se presentará una serie de resultados para los tres cruceros en conjunto (secciones 4.5 a 4.7) para dar pie a discutir algunos aspectos de importancia encontrados en relación a la proporción pigmentaria, el uso de la misma para inferir la estructura de tamaños de la población fitoplanctónica y el efecto paquete. Para simplificar, en lo subsiguiente se referirá a condiciones oligotróficas cuando se trate de estaciones donde la concentración superficiales de ClaT (ClaT_s) sea menor a 0.2 mg m⁻³, condiciones mesotróficas de 0.2 a 2 mg m⁻³, y eutróficas para mayores de 2 mg m⁻³. También se clasificaron las muestras de acuerdo al perfil de ClaT, siendo las tomadas en superficie y por arriba del MPC las pertenecientes a la Capa Superior (CS) y las tomadas en el MPC y por debajo de éste las de la Capa Inferior (CI). El motivo de esto se explica en la sección 4.7.

Durante Noviembre de 2002, 9 estaciones fueron oligotróficas, 11 mesotróficas y 2 eutróficas. Durante Junio de 2003, 1 estación fue oligotrófica, 6 mesotróficas y 5 eutróficas. Durante Noviembre de 2003, 4 estaciones fueron oligotróficas, 7 mesotróficas y ninguna eutrófica. Las estaciones en las que no se cuenta con muestra superficial no están incluidas en esta descripción, aunque los datos correspondientes a las otras tres profundidades muestreadas se incluyen en las gráficas y análisis subsecuentes en los que la clasificación aplicada los incluya.

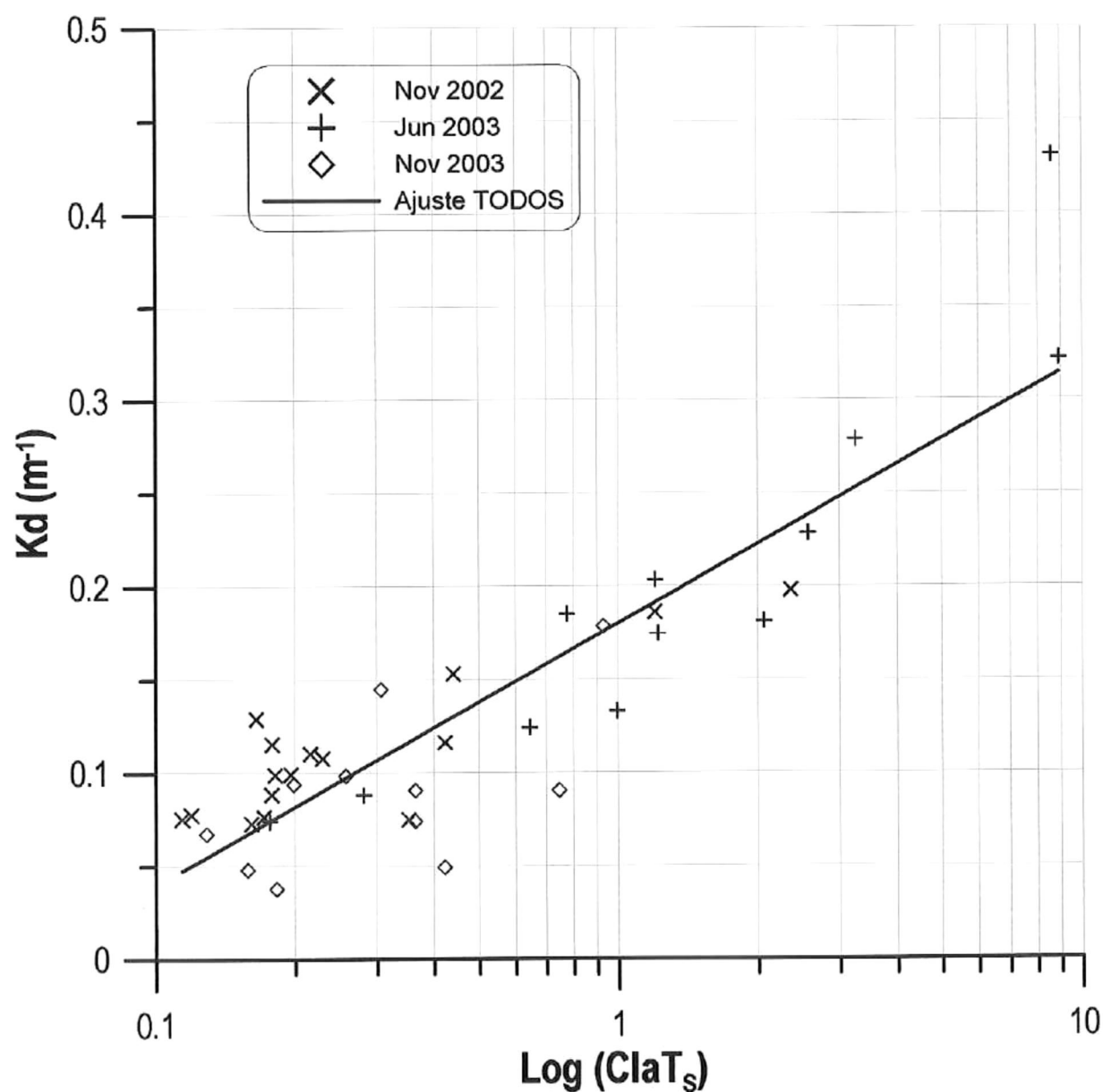
4.1 Variabilidad del Coeficiente de Atenuación de Luz Difusa (K_d)

Los perfiles de luz (E , $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) obtenidos mediante el irradiómetro escalar acoplado al CTD OS200 permitieron estimar el K_d para cada estación, excepto para aquellas en las cuales solo se tomó una muestra superficial. Los valores de irradiancia justo por debajo de la superficie del mar (E_0) estuvieron en el intervalo 80-2358 $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Se buscó encontrar alguna relación entre el K_d y la concentración ClaT_s o la concentración de ClaT en el MPC. El K_d resultó tener una mayor relación con la ClaT_s , descrita por la ecuación:

$$K_d = 0.061 \ln (\text{ClaT}_s) + 0.18 \quad (R^2 = 0.79, N = 39) \quad (\text{ecuación 22})$$

lo cual se observa en la Figura 3.

El crucero de Junio de 2003 fue en el que hubo mayor cobertura de nubes (promedio de 76%) mientras que ambos cruceros realizados en Noviembre tuvieron una cobertura de nubes de alrededor del 30-35% en promedio.



4.2 *Crucero de Noviembre 2002.*

Este crucero fue realizado del 4 al 17 de Noviembre de 2002 a bordo del Buque Oceanográfico Altair, de la Secretaría de Marina.

4.2.1 Hidrografía.

La temperatura superficial presentó una tendencia a ir incrementando hacia el sur y al alejarse de la costa (Fig. 4), y la termoclina fue más somera hacia el norte y hacia la costa (Figs. 5 y 6). Se observaron condiciones de surgencia a lo largo de casi toda la costa norte de Baja California. Las temperaturas superficiales más bajas se registraron entre Ensenada y San Quintín (alrededor de 15°C). La pendiente de las isothermas en la región costera muestran una clara evidencia de la surgencia (Figs. 5 y 6). Se presentaron dos albercas de agua más calida ($> 18^{\circ}\text{C}$), una aproximadamente a 90 Km frente a Punta San Antonio, y la otra en Bahía Vizcaíno, ambas relacionadas con giros anticiclónicos (Fig. 4), cuyo efecto se observa claramente en los transectos F y H hasta los 50 m de profundidad (Fig. 6d). La isoterma de 14°C resultó ser un buen indicador de la profundidad de la termoclina.

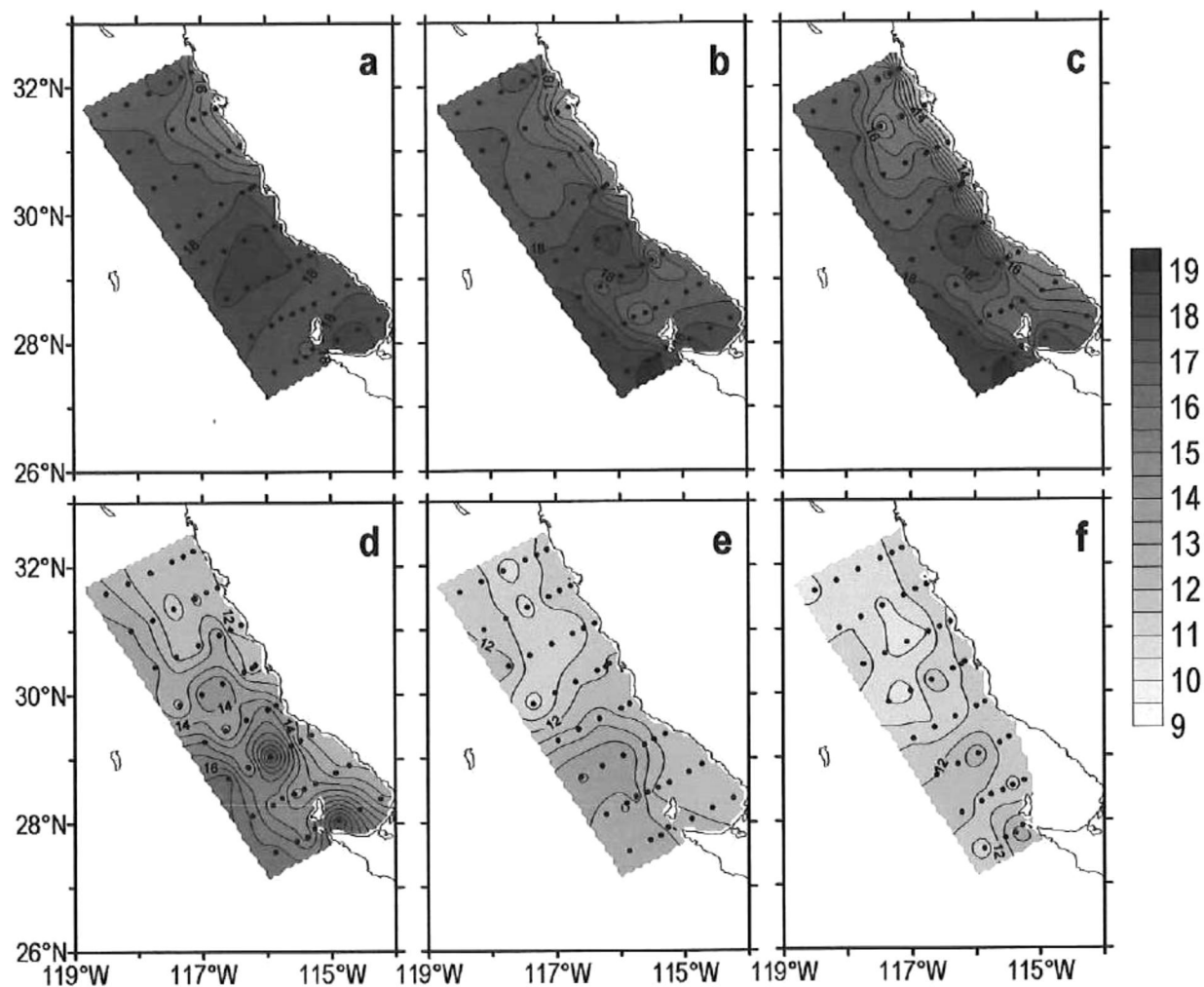


Figura 4 Temperatura durante el crucero de Noviembre de 2002 a diferentes niveles de profundidad en °C: 4 m (a), 10 m (b), 25 m (c), 50 m (d), 75 m (e) y 100 m (f).

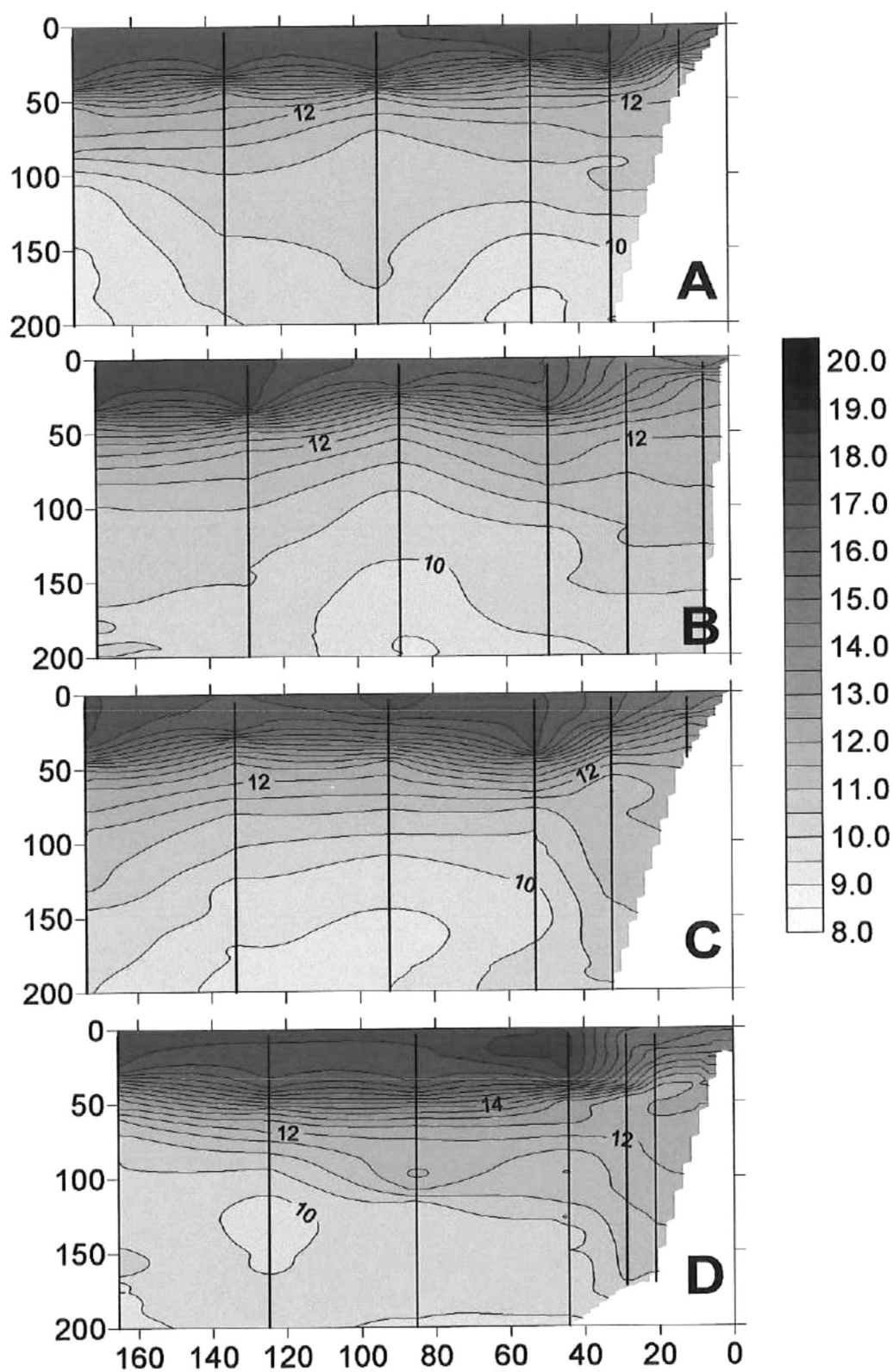


Figura 5 Perfiles de temperatura en $^{\circ}\text{C}$ de los transectos A a D durante Noviembre de 2002. Transecto indicado en la esquina inferior de cada perfil. Para ubicar los transectos ver figura 1.

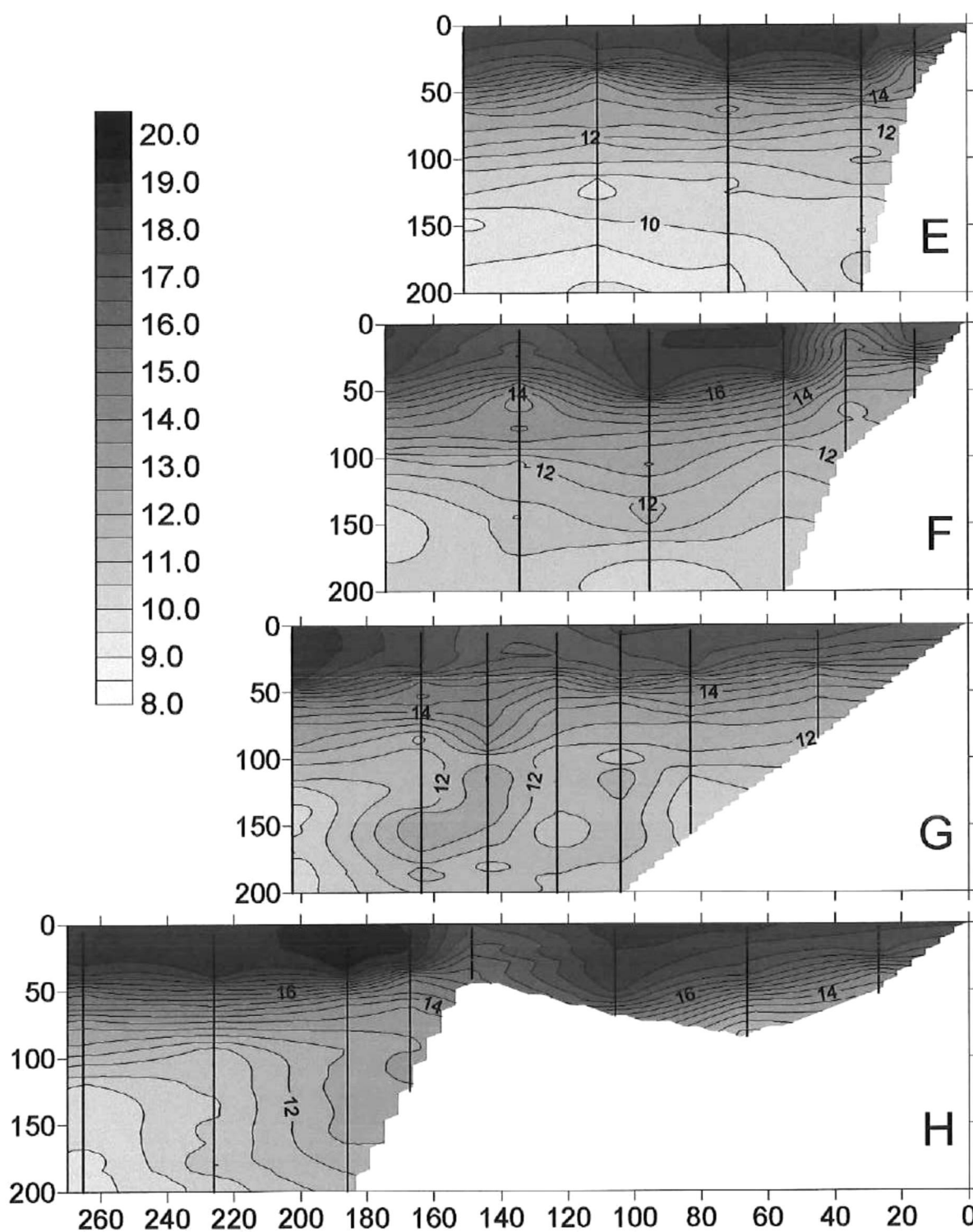


Figura 6 Perfiles de temperatura en $^{\circ}\text{C}$ de los transectos E a H. Transecto indicado en la esquina inferior de cada perfil. Para ubicar los transectos ver figura 1.

4.2.2 Variabilidad Espacial de la Clorofila *a* Total y Grupos Microalgales.

El intervalo de concentración de la ClaT_s se restringió prácticamente a condiciones oligotróficas y mesotróficas (Fig. 7).

La tendencia general fue la de tener condiciones mesotróficas cerca de la costa y oligotróficas mar adentro. Solo hubo dos estaciones con ClaT superficial mayor a 2.0 mg m⁻³ (eutróficas). Una corresponde a la estación B2, relacionada a la condición de surgencia encontrada entre Ensenada y San Quintín (Figs. 4, 5 y 7). Esta presentó una concentración de ClaT_s de 2.35 mg m⁻³ y un MPC somero (11 m), con ClaT de 2.47 mg m⁻³. En los conteos al microscopio de esta estación hubo un claro dominio de diatomeas, específicamente del género *Nitzschia*. Fue también la estación que presentó la mayor concentración de Fuco (0.38 mg m⁻³), indicadora de diatomeas. También tuvo relativamente alta proporción de Hex, indicadora de primnesiofitas, y Chlb, indicadora de algas verdes (Fig. 8). La segunda estación eufótica fue la 4. Esta estación fue una de las muestreadas únicamente en superficie y se localiza al noroeste de la Isla de Cedros (cerca del transecto G, Fig. 1). Esta estación presentó una concentración de ClaT_s de 2.28 mg m⁻³ y también estuvo dominada por *Nitzschia* spp., como también lo evidenció la relativamente alta concentración de Fuco (0.35 mg m⁻³, Fig. 8). Esta estación se encontró relacionada a una parcela de agua con temperatura superficial relativamente baja, de alrededor de 16.5°C (Fig. 6), la cual parece estar relacionada al borde del giro anticiclónico localizado frente a Punta San Antonio e influenciado por la topografía de la isla.

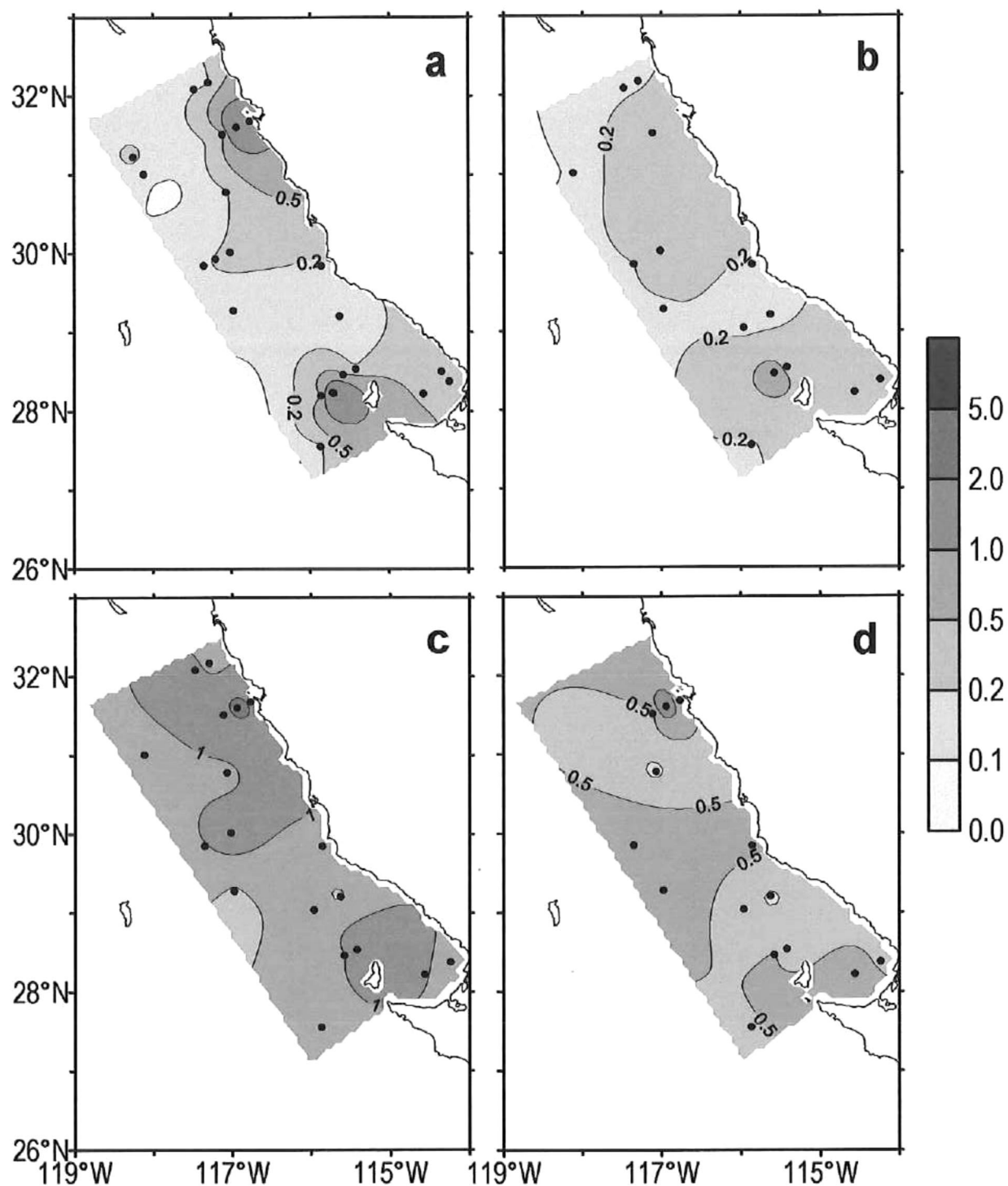


Figura 7 Clorofila a Total (ClaT, mg m^{-3}) por HPLC durante Noviembre de 2002 a diferentes profundidades: en superficie (a), arriba del Máximo Profundo de Cla (MPC) (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (d). Los puntos negros indican las estaciones donde tuvimos muestra para esa profundidad.

4.2.3 Composición Pigmentaria del Fitoplancton y su Variabilidad Espacial.

Algunos de los pigmentos determinados por el análisis de HPLC fueron utilizados como marcadores diagnósticos de algunos grupos de microalgas y clasificados de acuerdo a su función en accesorios fotosintéticos (AFS) y accesorios fotoprotectores (AFP) (Jeffrey *et al.*, 1997; Bricaud *et al.*, 2004). La Tabla 1 muestra la clasificación de los pigmentos y los grupos microalgales correspondientes. La Figura 8 muestra a detalle la abundancia relativa de cada pigmento en cada estación y profundidad. En esta sección solo se resaltarán algunos detalles relevantes de la misma

Los pigmentos AFP sobresalientes por encontrarse en casi todas las estaciones en proporciones importantes fueron Zea y Diad. Presentaron la tendencia a decrecer con la profundidad. Algunas estaciones presentaron proporciones bajas de otros pigmentos AFP, como Viola, Allo y Diat (Fig. 8).

Los pigmentos AFS que dominaron en la mayoría de las muestras fueron Clb y Hex. La Clb tuvo particularmente una mayor proporción en las muestras tomadas por debajo del MPC en los transectos F, G y H, correspondientes a la porción sur del área de estudio, de Punta Canoas hacia el sur (Fig. 1) La Hex se presentó de manera generalizada en toda el área de estudio en más o menos las mismas proporciones, con la tendencia a incrementar con la profundidad (Fig. 8). Lo mismo ocurrió con la Clc2 y Clc3. La Fuco se encontró presente en bajas proporciones en casi todas las muestras, excepto en las estaciones muestreadas en el transecto B, C y las cercanas a la costa del H, en las que se presentaron condiciones eutróficas o mesotróficas (Figs. 7 y 8).

Se encontraron proporciones de DVCl_a relativamente elevadas en casi toda el área de estudio, con excepción de las estaciones eutróficas y mesotróficas frente a la Bahía de Ensenada (B1 y B2) y a algunas localizadas dentro de Bahía Vizcaino (H2) y cerca de la Isla de Cedros (estaciones 3 y 4, Fig.

8). No hubo una clara tendencia en cuanto al aumento o disminución de este pigmento con la profundidad (Fig. 8).

4.2.4 Variabilidad de las Razones Pigmentarias

En general, los AFP tendieron a decrecer con la profundidad, mientras que los AFS tuvieron un patrón inverso. Las razones AFP:ClaT tuvieron en general valores menores que las razones AFS:ClaT.

Las máximas razones AFP:ClaT (> 0.4) fueron encontradas en la CS, en las muestras de superficie de las estaciones B6, C4 y E5, y en las muestras por arriba del MPC alejadas de la costa, con excepción de las estaciones E1 y F3, cercanas a la costa y con valores alrededor de 0.4. En la CS también se registraron valores bajos de la razón AFP:ClaT en estaciones muy localizadas, correspondientes a estaciones eutróficas y mesotróficas (aquellas frente a Ensenada, dentro de Bahía Vizcaíno y cercanas a Isla Cedros, al noreste, Fig. 9a y 9b).

Todas las muestras de la CI, que comprende las muestras del MPC y las que se encuentran por debajo del mismo, presentaron razones AFP:ClaT baja, de 0.01 a 0.18, con poca variabilidad dentro de esta capa (Fig. 9c y 9d).

Las máximas razones AFS:ClaT (> 1.2) se encontraron en la CI, con la tendencia a encontrarse en estaciones alejadas de la costa (Fig. 10). La mínima se encontró en la superficie de la estación eutrófica 4, al noreste de Isla Cedros, sin un patrón aparente en la CS, mas que de presentar los valores mayores de esta capa (> 0.7) en Bahía Vizcaíno.(Fig. 10a y 10b).

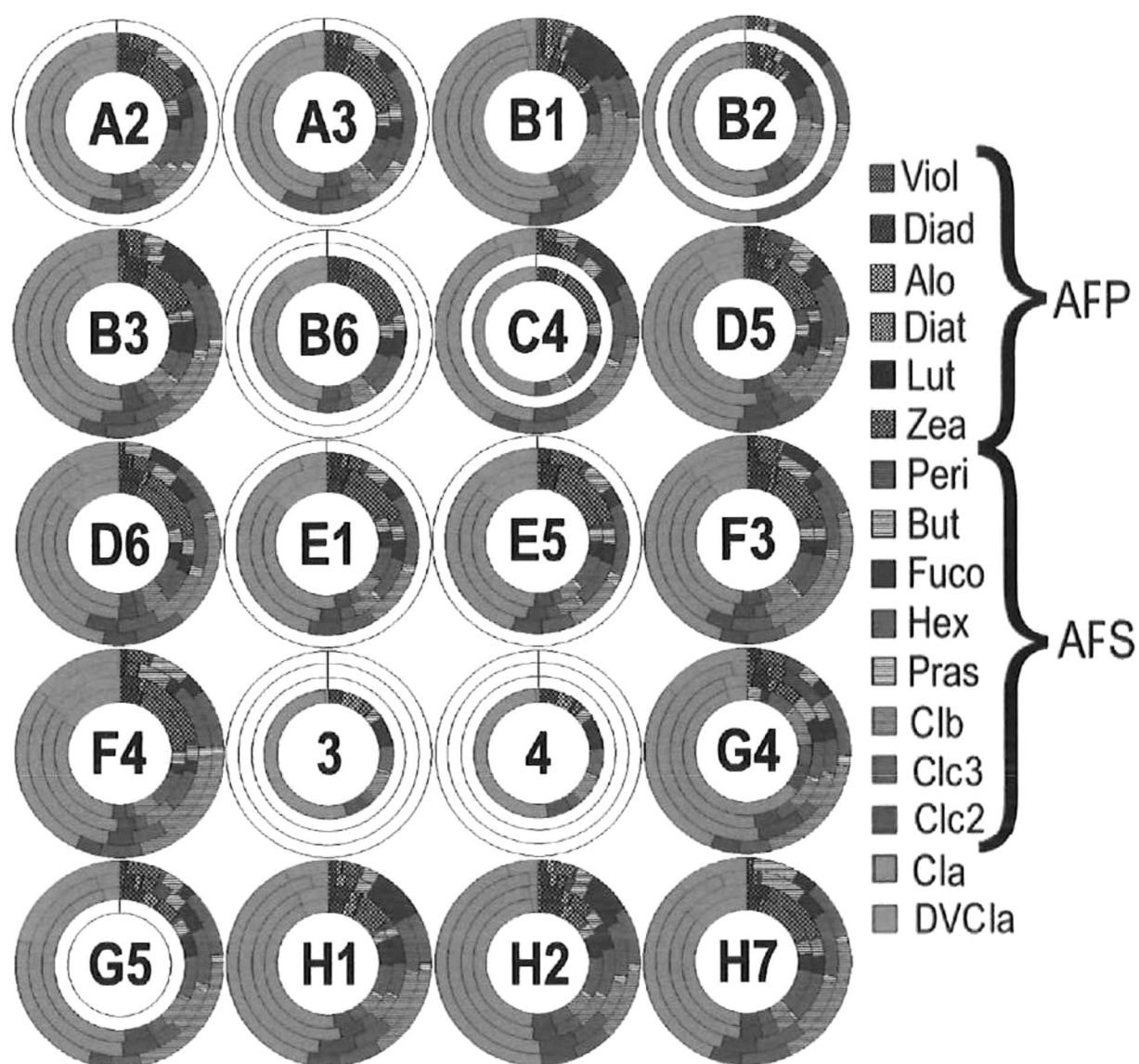


Figura 8 Proporción de pigmentos en cada estación en las cuatro profundidades muestreadas durante Noviembre de 2002. Del centro hacia afuera: superficie, por arriba del MPC, en el MPC, por abajo del MPC. Abreviatura de los pigmentos como en la tabla 1. Estaciones indicadas en el centro de cada dona.

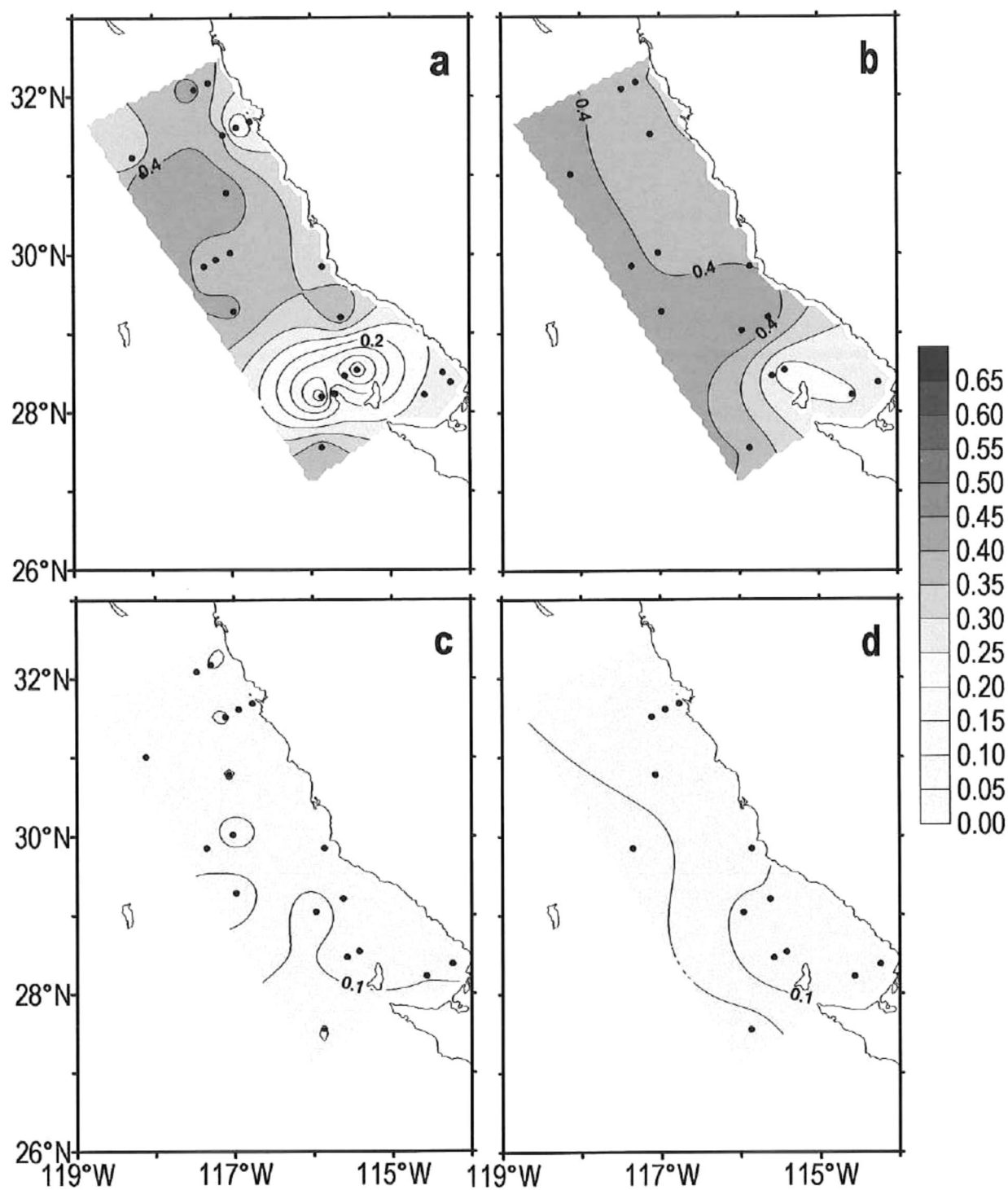


Figura 9 Distribución espacial de la razón AFP:ClaT para el crucero de Noviembre de 2002 a las cuatro profundidades muestreadas: a) superficie, b) arriba del MPC, c) en el MPC y d) abajo del MPC. Los puntos indican los datos disponibles. Barra mostrando la escala de grises

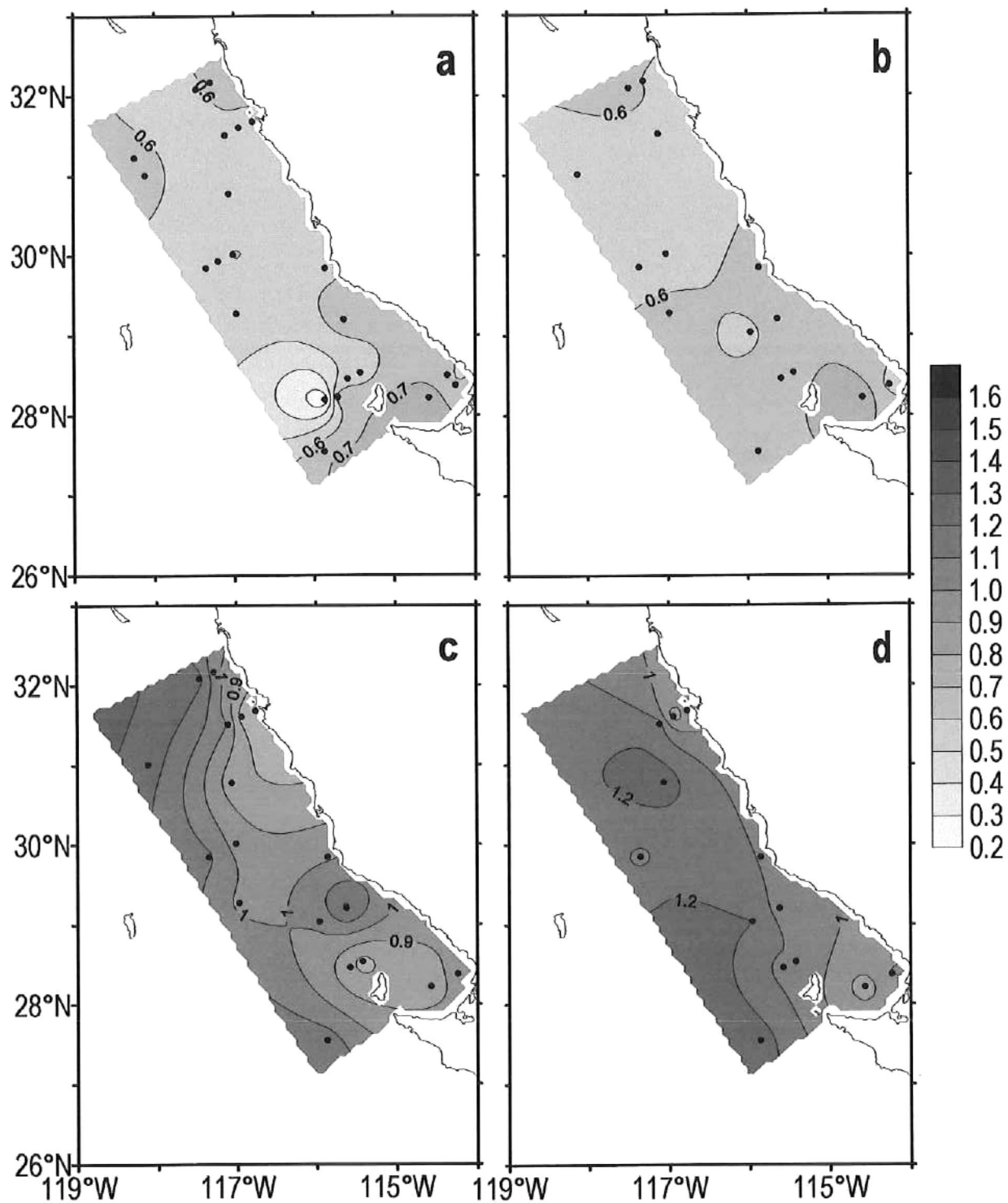


Figura 10 Distribución espacial de la razón AFS:Clat para el crucero de Noviembre de 2002 a las cuatro profundidades muestreadas: a) superficie, b) arriba del MPC, c) en el MPC y d) abajo del MPC. Los puntos indican los datos disponibles. Barra mostrando la escala de grises.

4.2.5 Coeficientes de Absorción del Fitoplancton.

La forma de los espectros de absorción estuvo en general dominada por la forma del espectro de la Cla, con un pico máximo alrededor de 440 nm y uno menor a 675 nm (Fig. 11). Algunos de los espectros presentaron también hombros importantes entre 450 y 480 nm, e incluso algunos de estos llegando a ser picos de la misma magnitud o mayores que el de 440 nm, por lo que se muestran por separado para resaltar estos detalles (Fig. 12). De los espectros con hombros marcados o picos en $\lambda > 460$ nm (Fig. 12), solo 6 de 25 corresponden a muestras de la CS, cuyas muestras presentan altas razones AFP:ClaT. El resto de los espectros (19), corresponde a muestras de la CI, en las cuales se presentaron altas razones AFS:ClaT.

La Zea fue, por ejemplo, el pigmento en mayor proporción, después de la Cla, en la muestra superficial de la estación A3 (Fig. 8), siendo la causante de que el espectro de esta muestra se uno de los que tienen un pico localizado alrededor de 470 nm (Fig. 12). La Clb fue el pigmento en mayor proporción, después de la Cla, en las muestras más profundas de las estaciones D6, F3 y F4 (Fig. 8), siendo la causante de los picos localizados alrededor de 467 nm en los espectros de estas muestras (Fig. 12).

Los coeficientes de absorción específicos a 440 nm [$a^*_{ph}(440)$] se encontraron dentro del intervalo 0.025-0.281 $m^2\ mg^{-1}$, con media 0.133 $m^2\ mg^{-1}$, mientras que los correspondientes a 675 nm [$a^*_{ph}(675)$] variaron entre 0.014-0.087 $m^2\ mg^{-1}$ y media 0.038 $m^2\ mg^{-1}$. Las Figuras 13 y 14 muestran una idea general de la variabilidad espacial, tanto horizontal como vertical de $a^*_{ph}(440)$ y $a^*_{ph}(675)$ a 4 diferentes niveles de la columna de agua.

En general, los valores más bajos de $a^*_{ph}(440)$ estuvieron asociados a los espectros con hombros o picos importantes entre 450 y 500 nm, graficados en la Figura 12. Todas estas muestras

tuvieron valores de $a^*_{ph}(440)$ por debajo del promedio ($0.133 \text{ m}^2 \text{ mg}^{-1}$) durante este crucero. Las razones $a^*_{ph}(440): a^*_{ph}(675)$ presentaron la tendencia a ser menores en estas mismas muestras (Fig. 12).

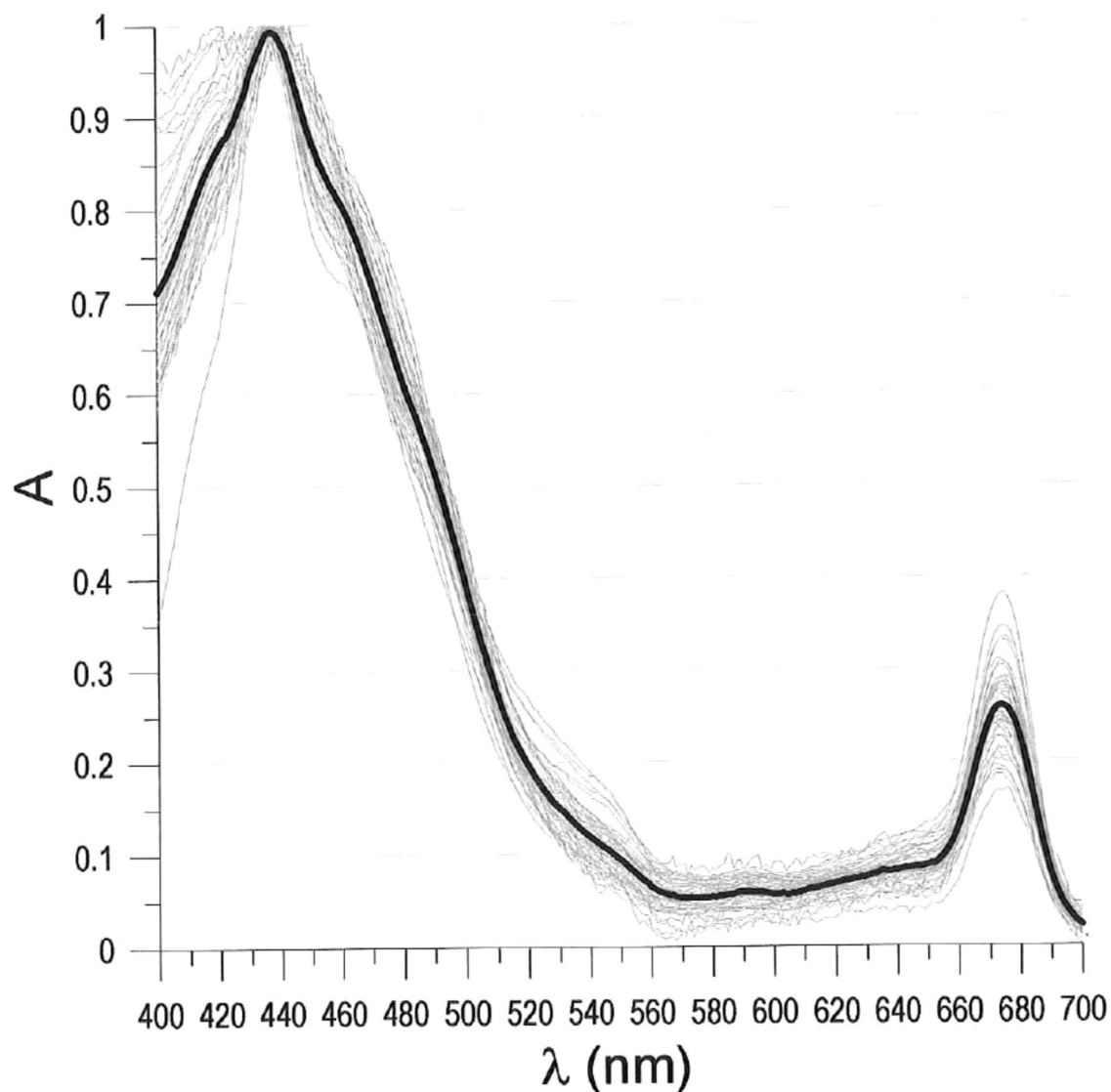


Figura 11 Espectros de absorción normalizados (A , adimensional) de las muestras que no presentaron hombros o picos de absorción importantes además de los de la Clorofila a , correspondientes a Noviembre de 2002.

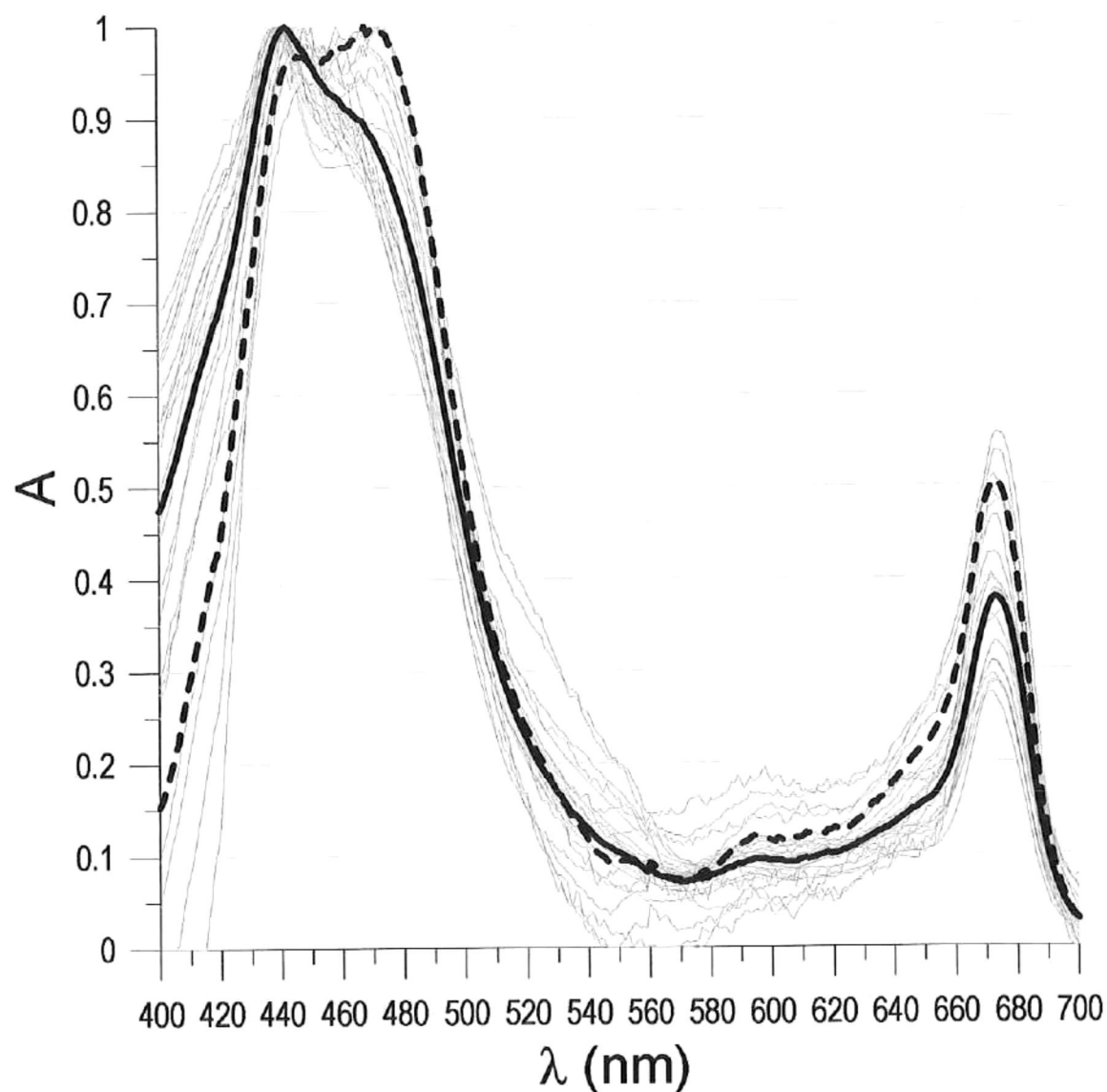


Figura 12 Espectros de absorción normalizados (A , adimensional) de las muestras que presentaron hombros o picos de absorción importantes además de los de la Clorofila a , correspondientes a Noviembre de 2002. La línea continua resaltada corresponde al espectro promedio de los espectros que no presentaron un pico mayor al de 440 nm en $\lambda > 460$ nm. La línea punteada corresponde al promedio de los espectros que presentaron un pico mayor al de 440 en $\lambda > 460$ nm.

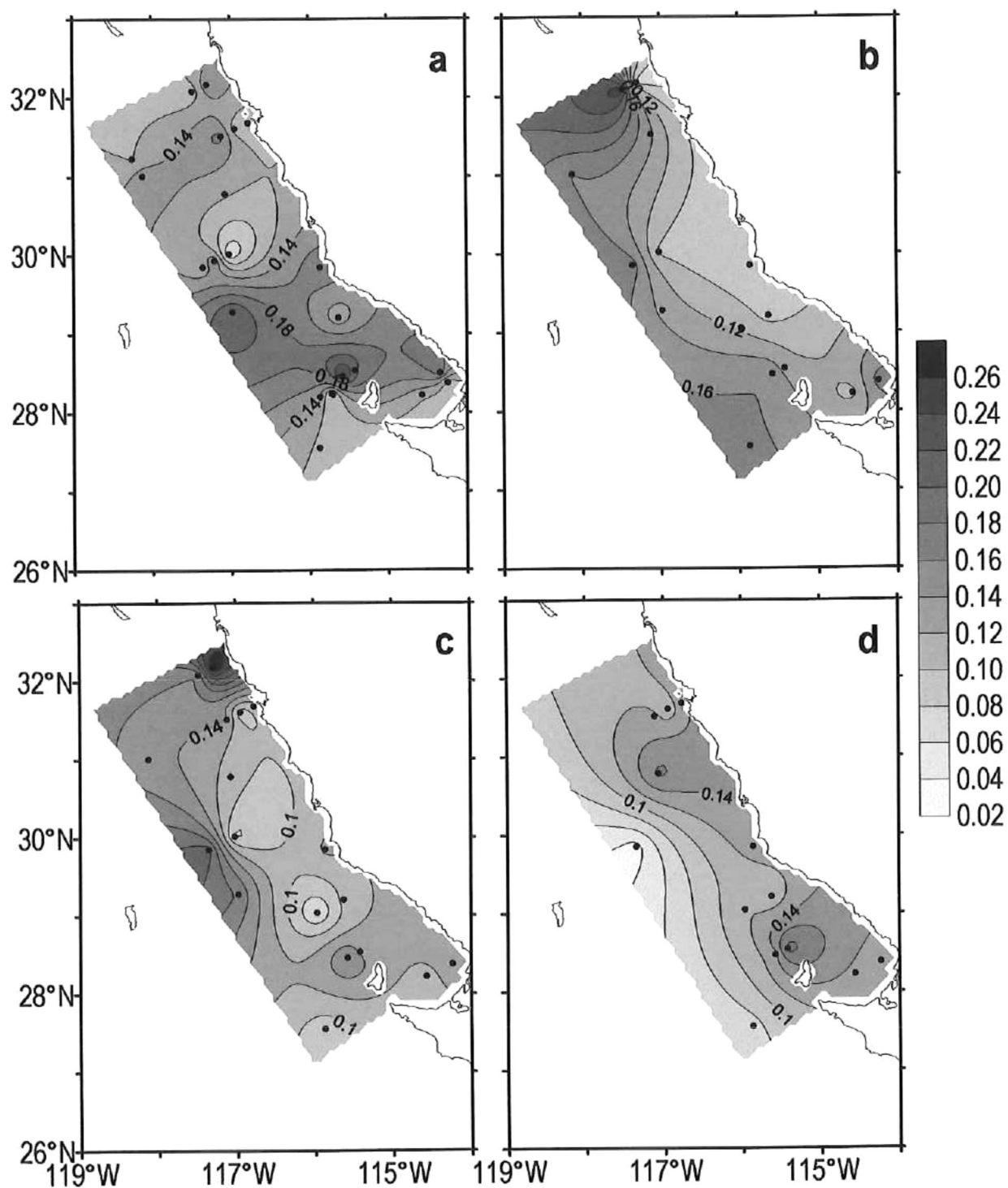


Figura 13 Interpolación del coeficiente de absorción específico del fitoplancton a 440 nm [$a_{ph}^*(440)$] ($m^2 \text{ mg ClaT}^{-1}$) en las cuatro profundidades muestreadas en Noviembre de 2002: en superficie (a), por arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (d). Los puntos negros indican las estaciones muestreadas

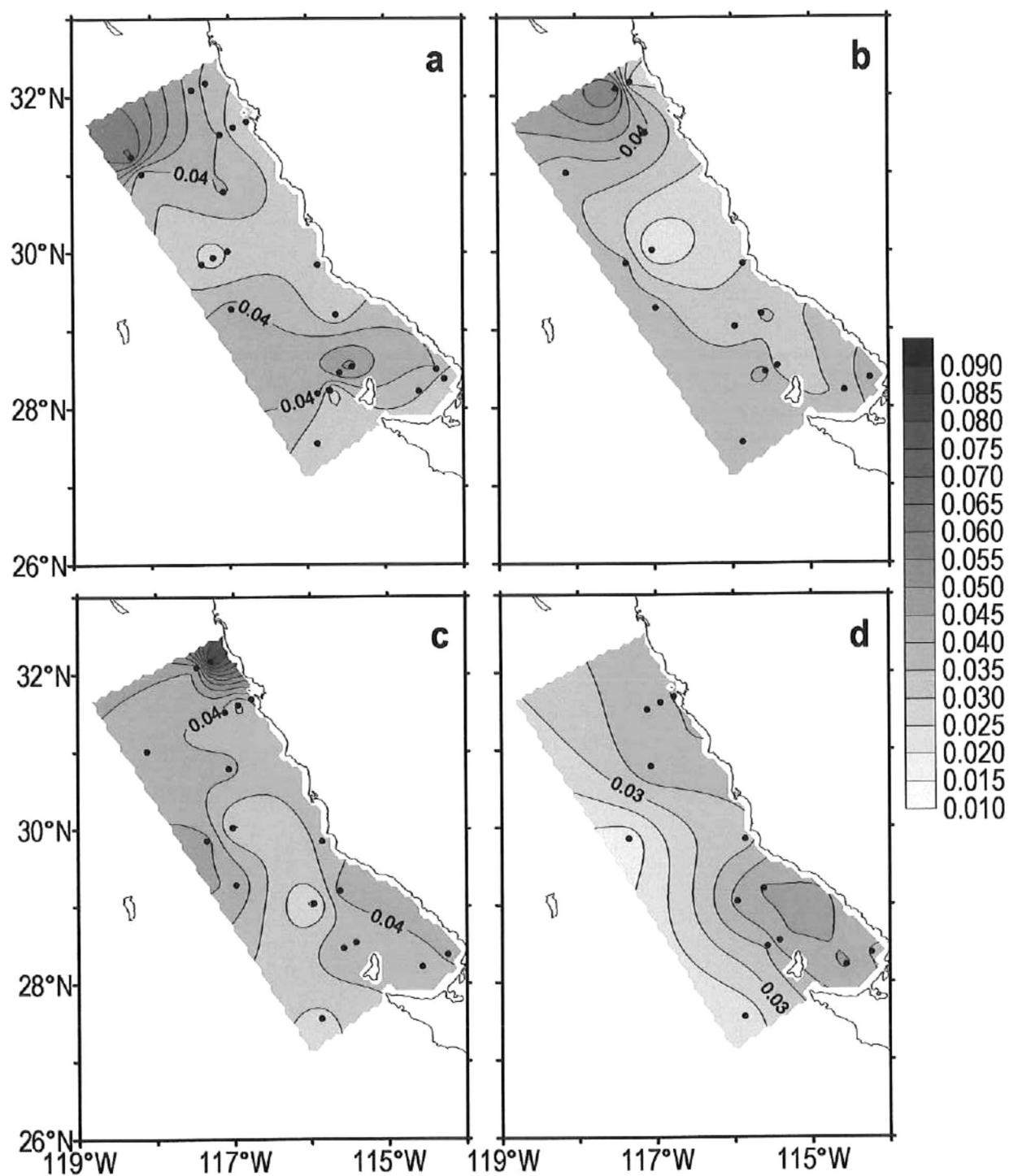


Figura 14 Interpolación del coeficiente de absorción específico del fitoplancton a 675 nm [$a_{ph}^*(675)$] ($m^2 mg Clat^{-1}$) en las cuatro profundidades muestreadas en Noviembre de 2002: en superficie (a), por arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (d). Los puntos negros indican las estaciones muestreadas.

4.3 *Crucero de Junio 2003.*

Este crucero fue realizado del 20 al 30 de Junio de 2003 a bordo del Buque Oceanográfico Río Suchiate, de la Secretaría de Marina. Durante este crucero se encontró un afloramiento de fitoplancton en las estaciones D1 y D2, frente a la costa de San Quintín. La estación D1 fue muestreada dos veces, una el día 24 de Junio y la otra el 30 de Junio, al ir en nuestro trayecto de regreso al puerto de Ensenada. En la muestra del 30 de Junio se encontró que el afloramiento había disminuido considerablemente (de una concentración de ClaT_s de 8.88 mg m⁻³ en Junio 24, a 2.58 mg m⁻³ en Junio 30). Durante la mayor parte de este crucero los días estuvieron muy nublados.

4.3.1 *Hidrografía.*

La temperatura superficial tuvo la tendencia general a presentar mayores valores hacia la parte suroeste de la zona de estudio. Se presentaron condiciones de surgencia a lo largo de toda la costa, siendo estas más marcadas entre San Quintín y Punta Canoas (Figs. 15, 16 y 17). La termoclina tuvo la tendencia a ser mas profunda hacia el sur y al alejarse de la costa. La presencia de un remolino anticiclónico al suroeste de Ensenada provocó un centro localizado de baja temperatura superficial (estación B5, 15.0°C), una capa de mezcla bastante homogénea hasta aproximadamente 22 m de profundidad y un gradiente de temperatura muy marcado en la termoclina en esa estación (Figs. 15^a, 15b, 15c y 16B). En contraste, un centro de agua cálida localizado en la estación A2, cercano a la costa, mostró temperaturas superficiales similares a las encontradas en la zona alejada de la costa en la porción sur del área de estudio (entre 18 y 18.5°C) hasta aproximadamente 15 m de profundidad (Figs. 15^a, 15b y 16^a).

En la franja costera donde hubo condiciones de surgencia, la temperatura superficial varió entre 12.5 y 14°C, encontrándose las temperaturas superficiales más bajas frente a Punta Canoas, en el transecto F (Figs. 15 y 17). En la zona suroeste del área de estudio, en los transectos F y G, se presentó un remolino anticiclónico que provocó una capa de mezcla homogénea hasta 40 m, con efectos notorios

en los perfiles de temperaturas hasta más de 200 m de profundidad (Figs. 16F y 16G), el cual aparentemente contribuyó al surgimiento de agua en las costas tanto de la península como de Isla Cedros.

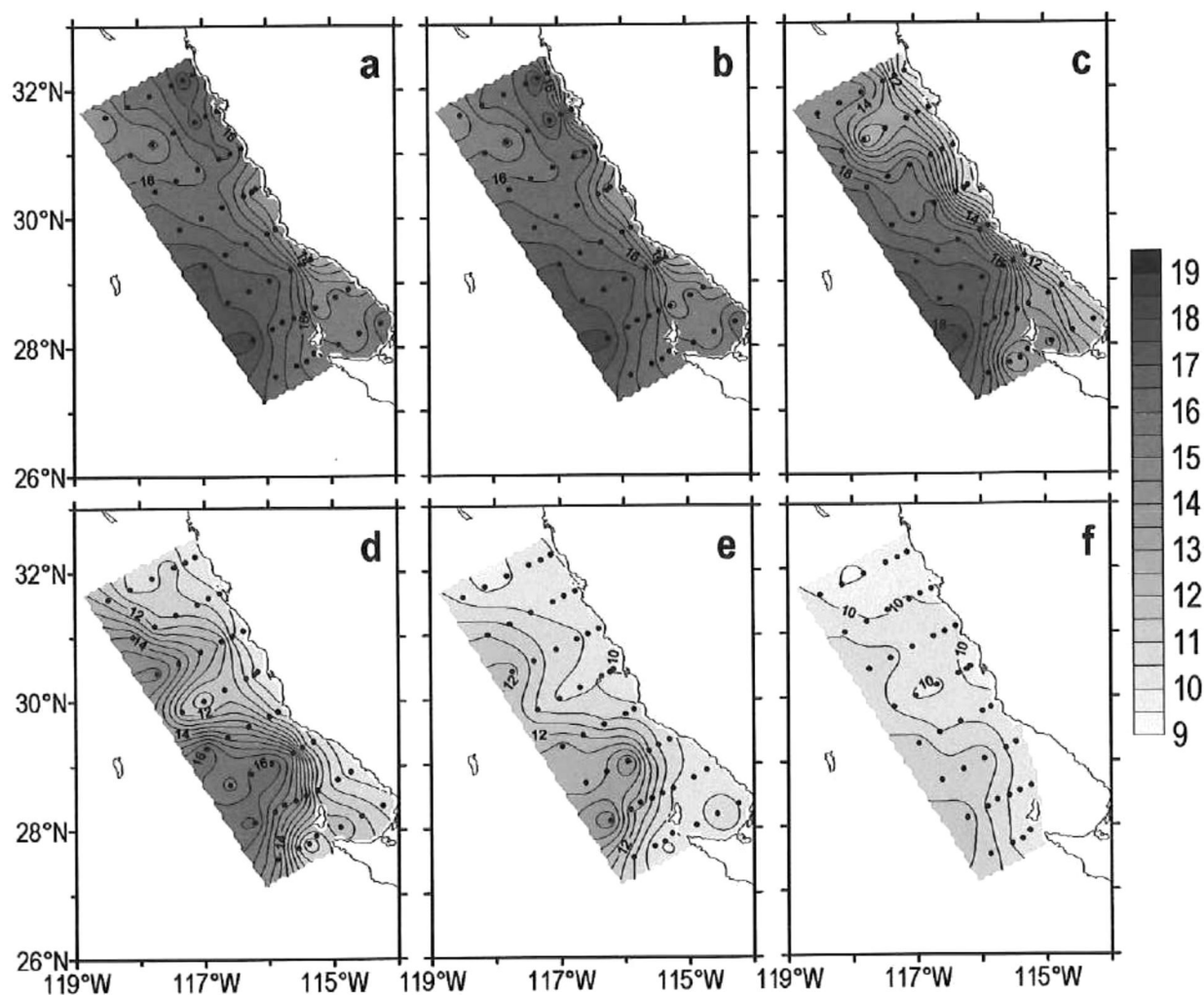


Figura 15 Temperatura durante el crucero de Junio de 2003 a diferentes niveles de profundidad en °C: 4 m (a), 10 m (b), 25 m (c), 50 m (d), 75 m (e) y 100 m (f).

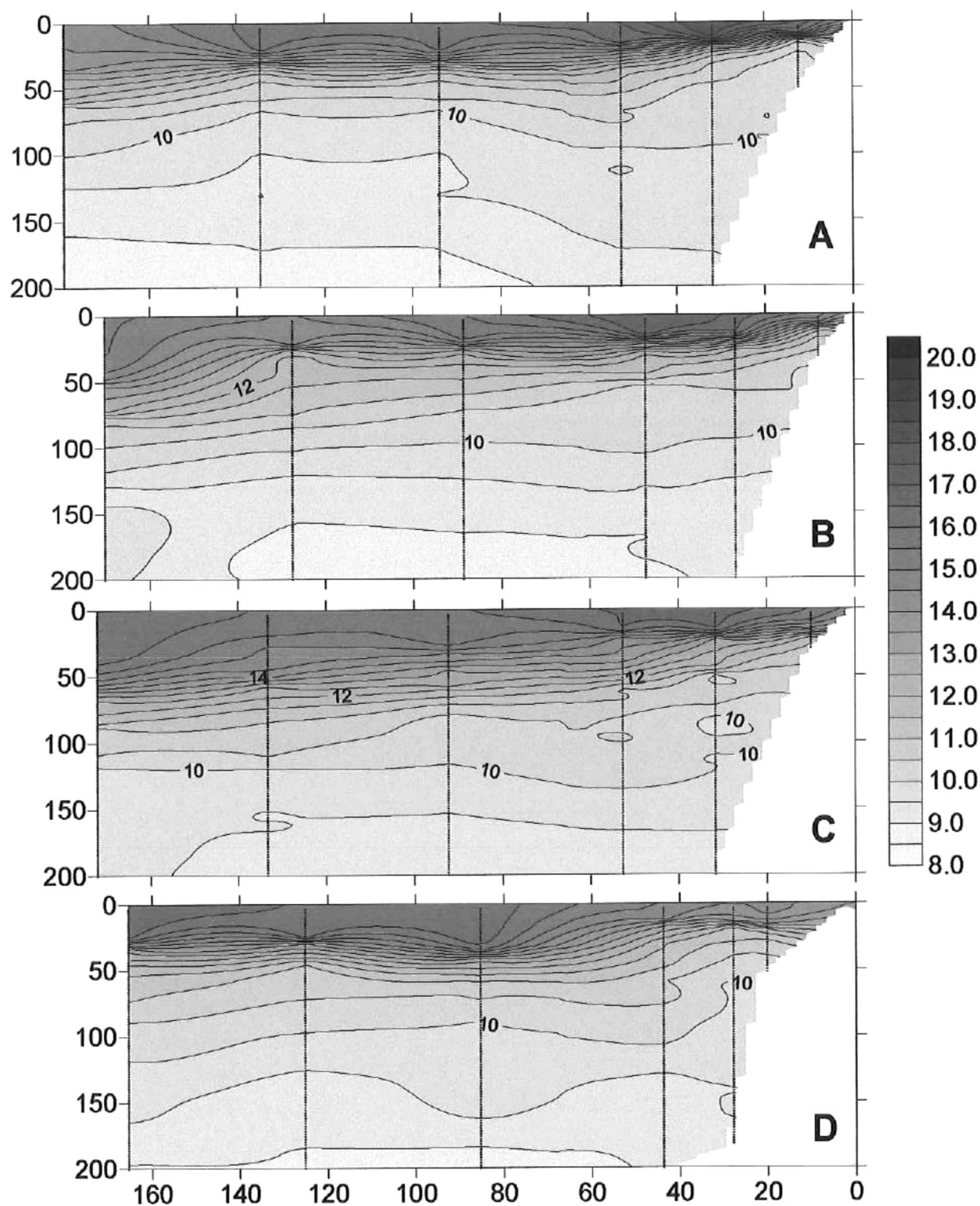


Figura 16 Perfiles de temperatura en $^{\circ}\text{C}$ de los transectos A a D durante Junio de 2003. Transecto indicado en la esquina inferior de cada perfil. Para ubicar los transectos ver figura 1.

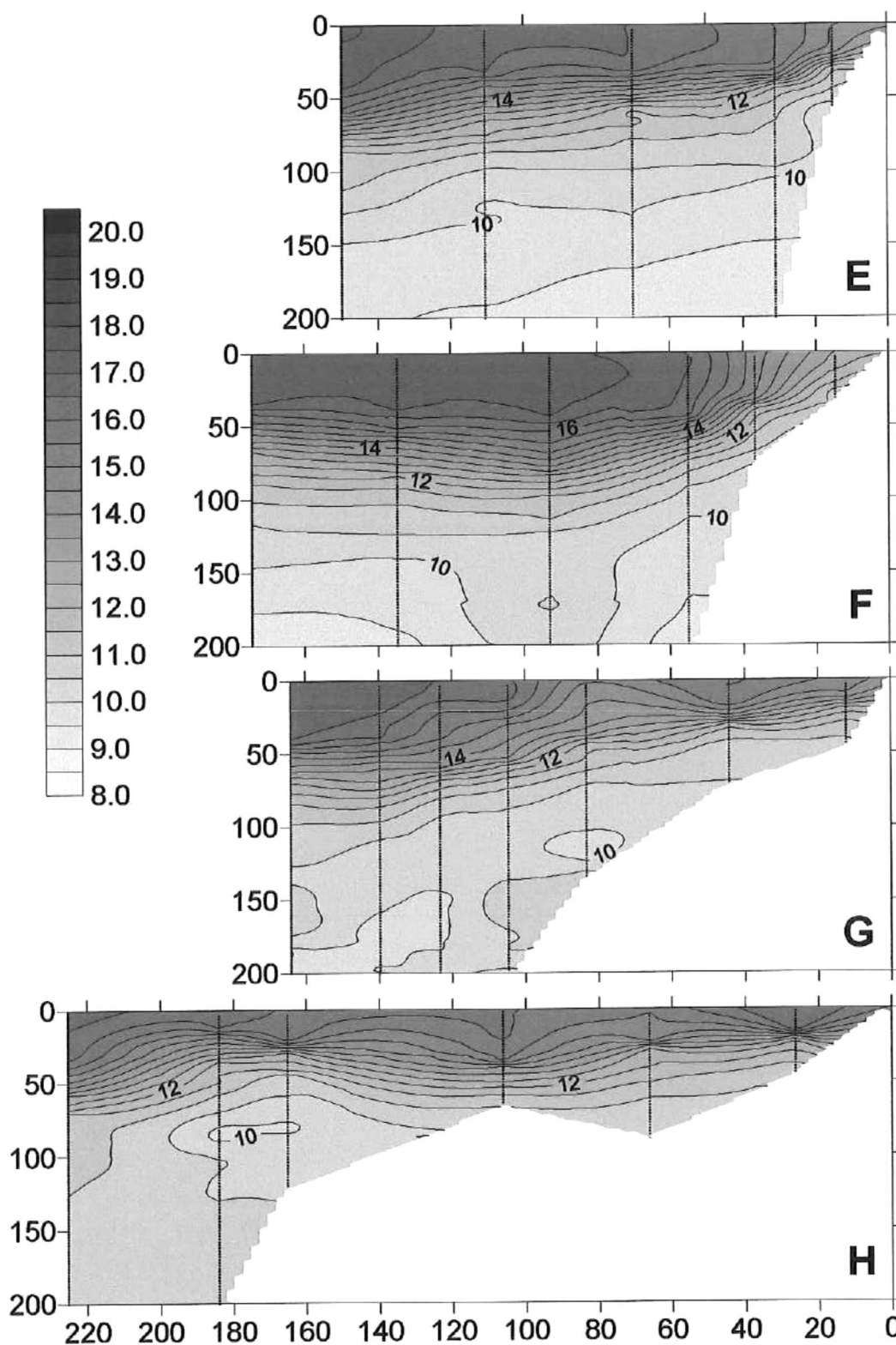


Figura 17 Perfiles de temperatura en $^{\circ}\text{C}$ de los transectos E a H durante Junio de 2003. Transecto indicado en la esquina inferior de cada perfil. Para ubicar los transectos ver figura 1.

4.3.2 Variabilidad Espacial de la Clorofila *a* Total y Grupos Microalgales.

La ClaT tuvo la tendencia general de presentar mayores concentraciones cerca de la costa, sobre todo en la franja de surgencias, y menores al alejarse de la misma (Fig. 18). De las 21 estaciones muestreadas, 6 fueron oligotróficas, 10 mesotróficas y 5 eutróficas. La clasificación trófica de las estaciones en las que no se contaba con datos de HPLC fue realizada en base al perfil de fluorescencia y de acuerdo la concentración de Cla estimada mediante el mismo y corroborada por los datos de HPLC para las demás profundidades. Las mayores concentraciones de ClaT se encontraron en las estaciones costeras frente a San Quintín (estaciones D1 y D2), donde se presentó un afloramiento de fitoplancton importante, con valores máximos de ClaT en la estación D2, siendo en superficie de 8.88 mg m^{-3} y de 10.13 mg m^{-3} en el MPC. Este afloramiento estuvo dominado por quistes temporales de dinoflagelados y por diatomeas penadas del género *Pseudo-nitzschia*. Los detalles sobre el afloramiento se presentarán en la sección 4.3.6.

Concentraciones de ClaT elevadas fueron también encontradas en Bahía Vizcaíno ($> 2 \text{ mg m}^{-3}$). Los organismos que predominaron en estas estaciones en los conteos al microscopio fueron diatomeas, mayormente centrales.

A la altura del transecto F se ve una intrusión de agua con baja concentración de ClaT hacia la costa que llega hasta la estación F3 (Fig. 18b, 18c y 18d). Esta intrusión no se observa en la superficie (Fig. 18a) por no contar con datos para esa profundidad en el transecto F.

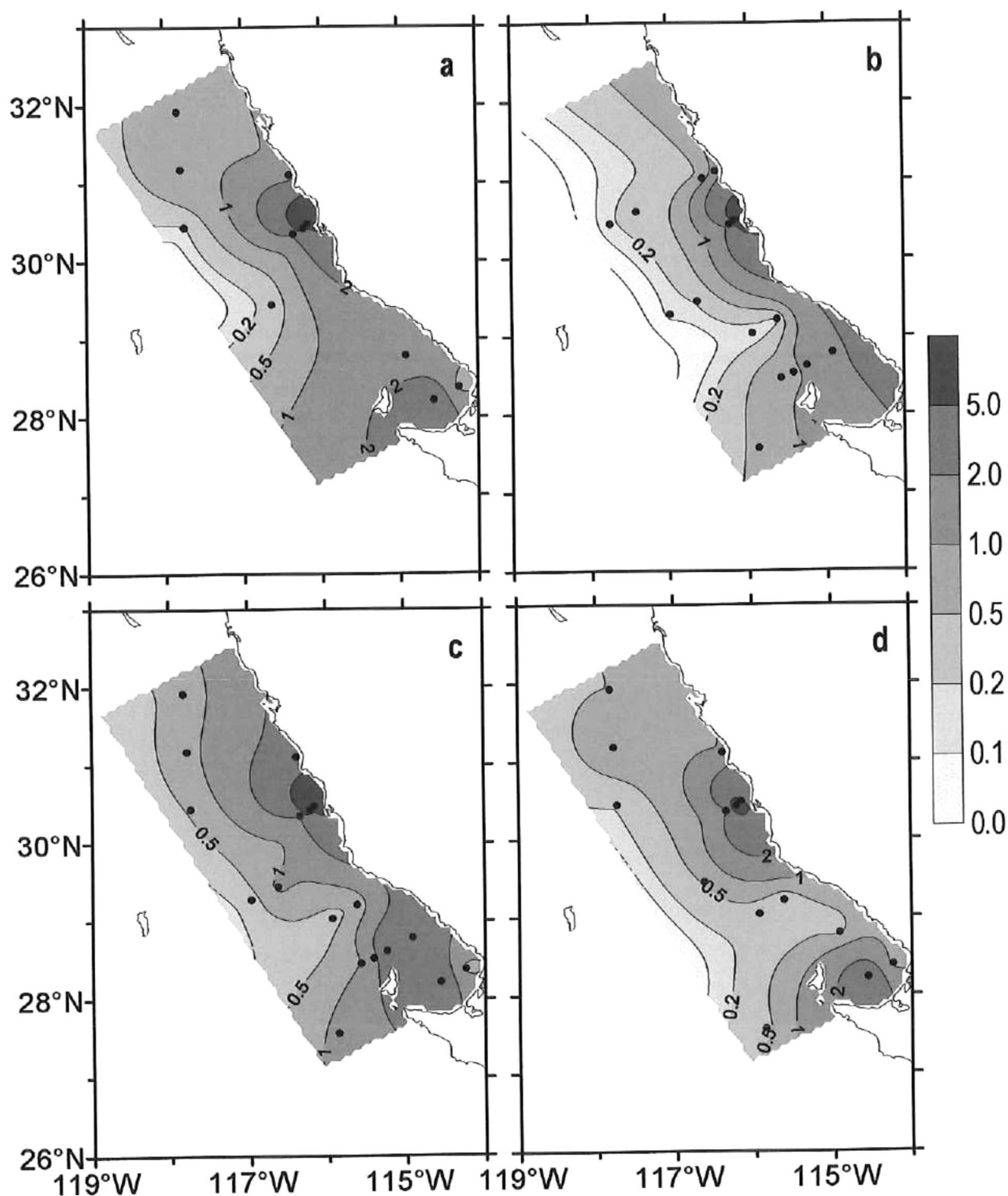


Figura 18 Clorofila *a* Total (mg m^{-3}) estimada mediante HPLC durante Junio de 2003 a diferentes profundidades: en superficie (a), arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (d). Los puntos negros indican las estaciones donde tuvimos muestra para esa profundidad.

4.3.3 Composición Pigmentaria del Fitoplancton y su Variabilidad Espacial.

En general, se encontró una tendencia de los pigmentos accesorios fotoprotectores a decrecer con la profundidad, y de los fotosintéticos a aumentar con la misma (Fig. 18). La suma de los pigmentos accesorios fotosintéticos fue casi siempre mayor a la de los fotoprotectores, con excepciones en muestras por encima del MPC en las estaciones C6, E4, E5, F3 y F4.

De entre los pigmentos accesorios fotoprotectores, los que se encontraron con mayor proporción fueron la Diadinoxantina y la Zeaxantina, y en un caso aislado la Alloxantina, indicadora de Criptofitas (estación G2 por debajo del MPC).

Hubo una gran variabilidad en cuanto a los pigmentos accesorios fotosintéticos dominantes entre diferentes muestras (Fig. 19). La proporción de la Clorofila c total (ClcT), correspondiendo a la sumatoria de sus diferentes tipos (c1, c2 y c3), fue más o menos constante en todas las muestras, con cierta tendencia a aumentar con la profundidad. Fuera de las estaciones correspondientes al afloramiento frente a San Quintín, las proporciones de Peridina fueron bajas en toda el área de estudio. La Fucoxantina fue un pigmento con alta proporción en las estaciones del afloramiento (D1 y D2) y en las localizadas cerca y dentro de Bahía Vizcaíno. La 19' Hexanoilfucoxantina estuvo presente con una proporción más o menos importante en toda el área de estudio, excepto en las muestras del afloramiento, donde, prácticamente estuvo ausente. Dentro de Bahía Vizcaíno su proporción fue comparativamente baja al resto de las estaciones, pero en la estación más costera (H1) se encontró una proporción similar a la encontrada fuera de la Bahía. La Clb fue un pigmento presente también en prácticamente toda el área de estudio, excepto en las estaciones del afloramiento, donde su proporción fue mínima. Presentó una tendencia bastante clara de aumentar con la profundidad. En algunas muestras tuvo incluso una proporción similar a la Cla (estación F3, Fig. 19).

La DVCl_a presentó fuertes variaciones, presentándose altas proporciones en las estaciones alejadas de la costa, principalmente desde el transecto C hasta el F. En las estaciones donde tuvo mayores proporciones presentó la tendencia a decrecer con la profundidad, con ciertas excepciones, como en la estación H7, en la que la muestra de mayor profundidad fue la que tuvo la mayor proporción de DVCl_a.

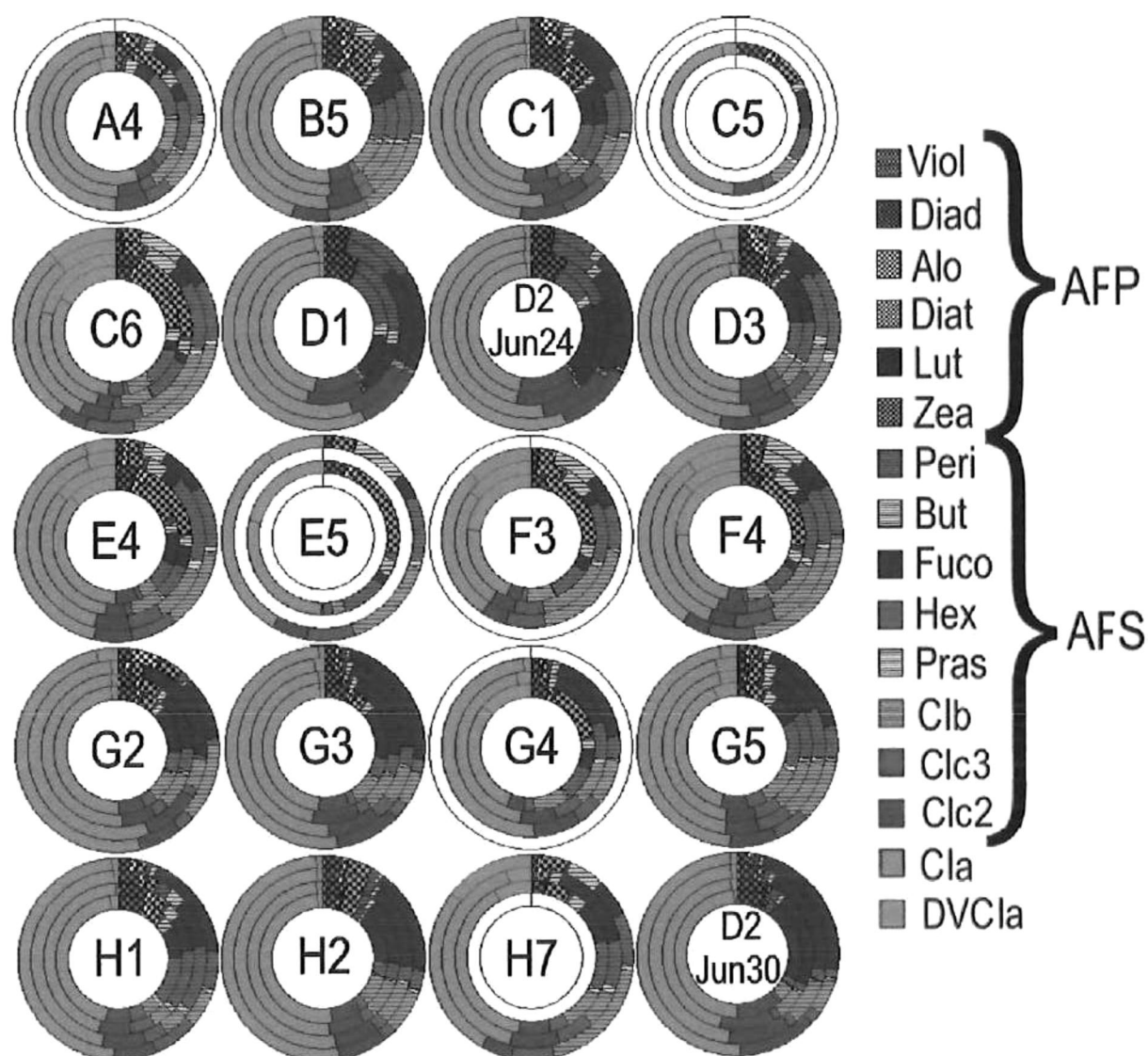


Figura 19 Proporción de pigmentos en cada estación en las cuatro profundidades muestreadas durante Junio de 2003. Del centro hacia afuera: superficie, por arriba del MPC, en el MPC, por abajo del MPC. Abreviatura de los pigmentos como en la Tabla 1. Estaciones indicadas en el centro de cada dona.

4.3.4 Variabilidad de las Razones Pigmentarias.

En general, los AFP tendieron a decrecer con la profundidad, mientras que los AFS tuvieron un patrón inverso (Figs. 20 y 21), al igual que en el crucero de Noviembre 2002. Las razones AFP:ClaT tuvieron en general valores bastante más bajos que las razones AFS:ClaT, excepto en las muestras por arriba del MPC de las estaciones E5 y F3 y F4, en las que hubo las mayores proporciones de Zea de este crucero (Fig. 19). Las máximas razones AFP:ClaT se encontraron en la CS en estas estaciones (> 0.55), con la tendencia a aumentar al alejarse de la costa. Esto se puede ver con mayor claridad en las muestras tomadas arriba del MPC (Fig. 20b). Las menores razones AFP:ClaT se encontraron en las muestras del MPC y por debajo del mismo, en donde presentó valores bastante homogéneos para toda el área de estudio (Figs. 20c y 20d). En la CS, las menores razones se encontraron en las estaciones del afloramiento frente a San Quintín (estaciones D1 y D2) y dentro de Bahía Vizcaíno (Figs. 20^a y 20b).

Las mayores razones AFS:ClaT fueron encontradas en las muestras del MPC y por debajo de éste (Fig. 21), principalmente en estaciones lejanas a la costa. Las estaciones F3 y F4 presentaron razones altas AFS:ClaT a pesar de encontrarse relativamente cercanas a la costa. Las menores razones fueron encontradas en la CS, en las estaciones lejanas a la costa (< 0.6). La razón AFS:ClaT presentó la tendencia a presentar valores extremos en estaciones alejadas de la costa: en la CS los valores fueron muy bajos, y en la CI los valores fueron muy elevados. Las estaciones costeras presentaron menor variación entre las muestras de la CS y la CI, aunque mantuvieron la tendencia a aumentar sus valores con la profundidad (Fig. 21).

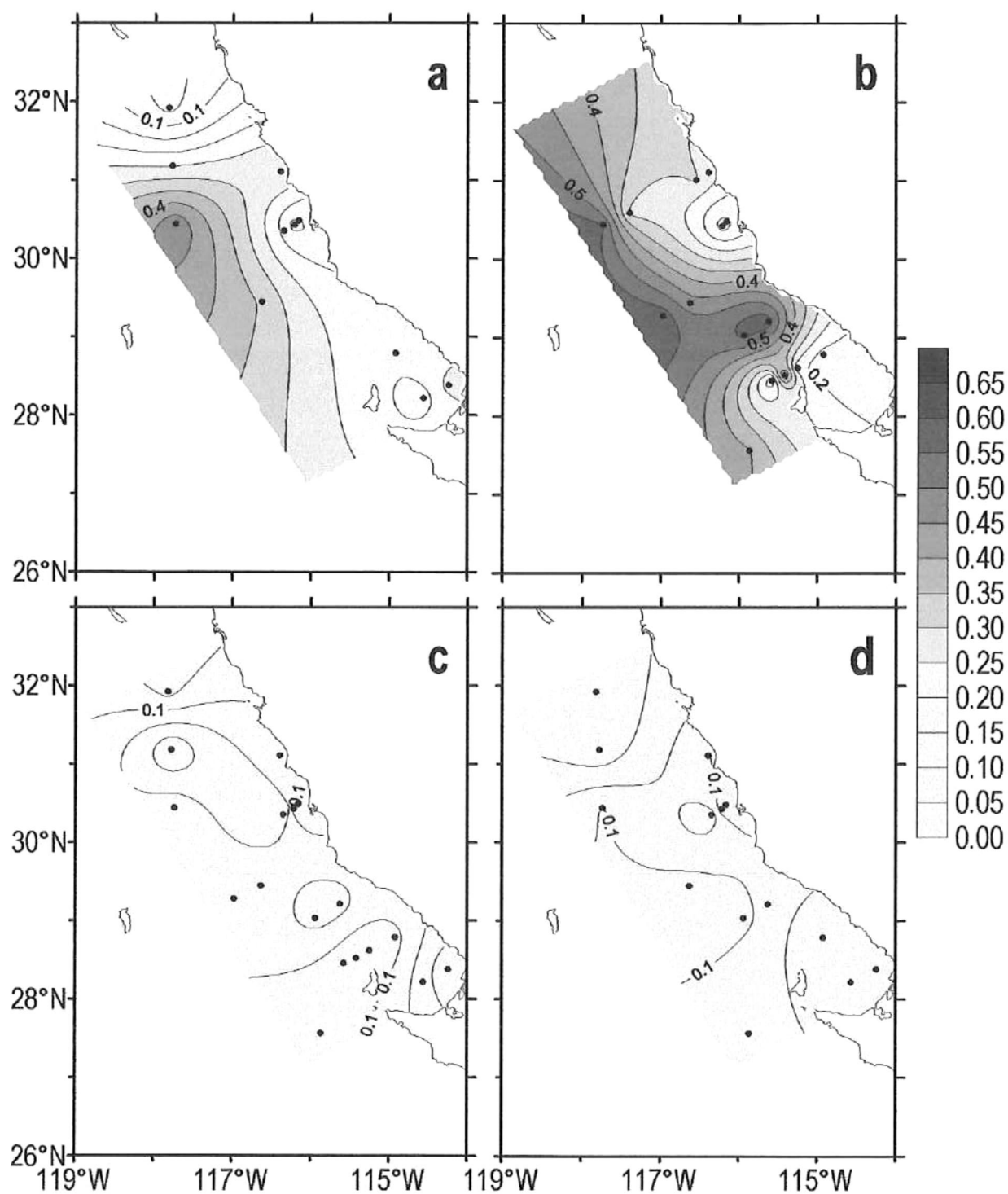


Figura 20 Distribución espacial de la razón AFP:Clat para el crucero de Junio de 2003 a las cuatro profundidades muestreadas: a) superficie, b) arriba del MPC, c) en el MPC y d) abajo del MPC. Los puntos indican los datos disponibles. Barra mostrando la escala de grises.

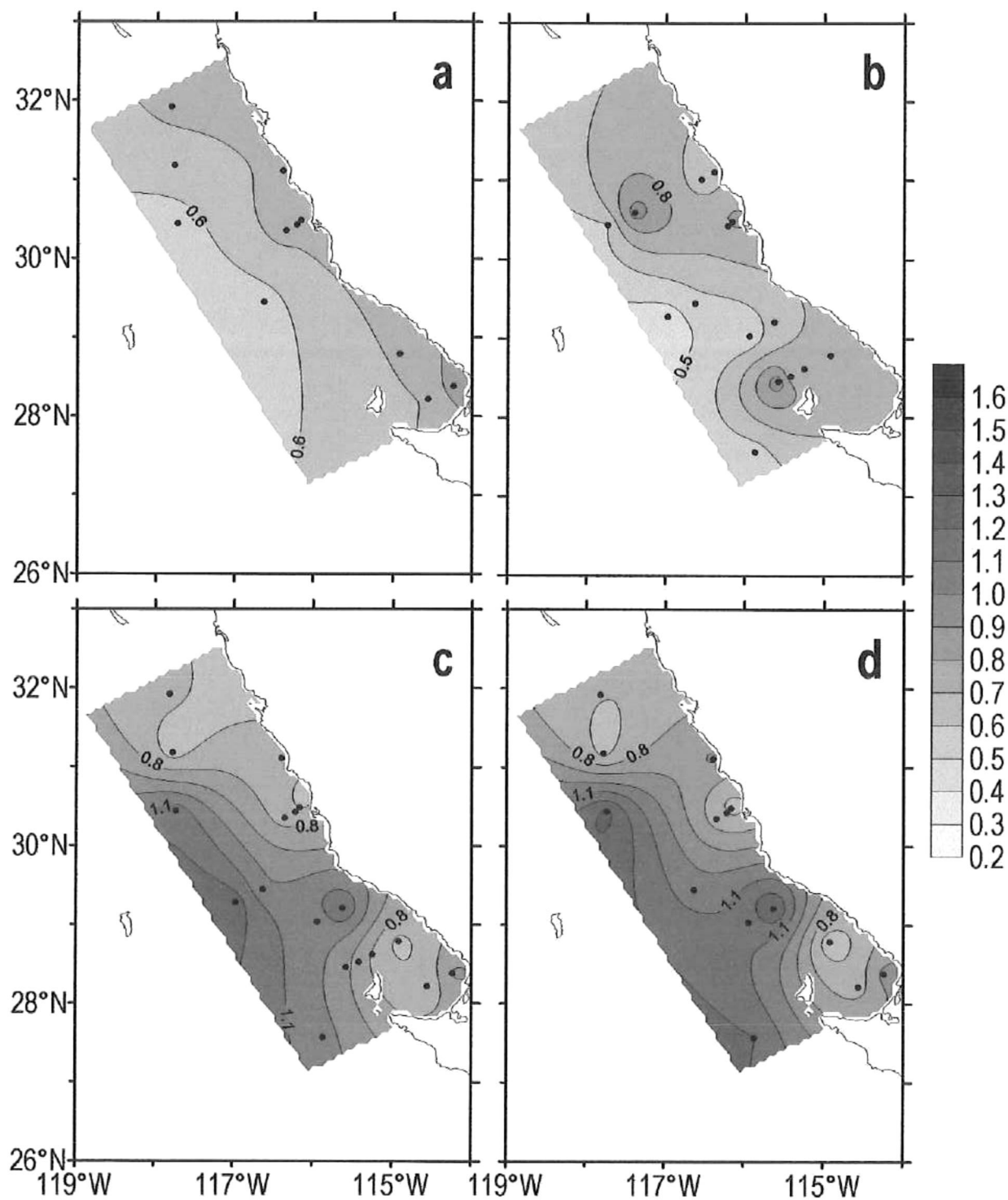


Figura 21 Distribución espacial de la razón AFS:Clat para el crucero de Junio de 2003 a las cuatro profundidades muestreadas: a) superficie, b) arriba del MPC, c) en el MPC y d) abajo del MPC. Los puntos indican los datos disponibles. Barra mostrando la escala de grises.

4.3.5 Coeficientes de Absorción del Fitoplancton.

Los espectros de absorción del fitoplancton presentaron una mayor variación en su forma durante Junio de 2003 que en Noviembre de 2002. En general, presentaron su pico de absorción máxima típicamente a 440 nm y un pico menor a 675 nm (Fig. 22). Algunas muestras también presentaron hombros o picos importantes alrededor de 465 y/o de 485 y/o 545 nm (Fig. 23). En especial, las muestras correspondientes al afloramiento frente a San Quintín fueron notablemente diferentes y se describen en la sección 4.2.6; no están incluidas en las Figuras 22 y 23. Del resto de las muestras, las que presentaron hombros y/o picos importantes entre 440 y 500 nm fueron en su mayoría aquellas de la CI que presentaron valores altos en sus razones AFS:Cl_aT, como la estación B5 en su muestra más profunda (40 m) con un pico localizado en 460 nm de igual magnitud al de 440 nm, correspondiente a su alta proporción de Cl_b y Cl_cT (Fig. 19). La estación F4 en sus muestras del MPC (70 m) y por debajo de éste (80 m), con hombros muy pronunciados localizado alrededor de 473 nm, correspondiente al efecto combinado de altas proporciones de DVCl_a, Cl_b, Cl_cT y Hex (Fig. 19). También se encontraron algunas muestras de la CS con hombros importantes. Una de ellas fue la estación G2 en su muestra superficial, que presentó un hombro marcado alrededor de 463 nm, correspondiente al efecto combinado de Cl_cT, Cl_b, Hex, Fuco, Zea y Diad (Fig. 19).

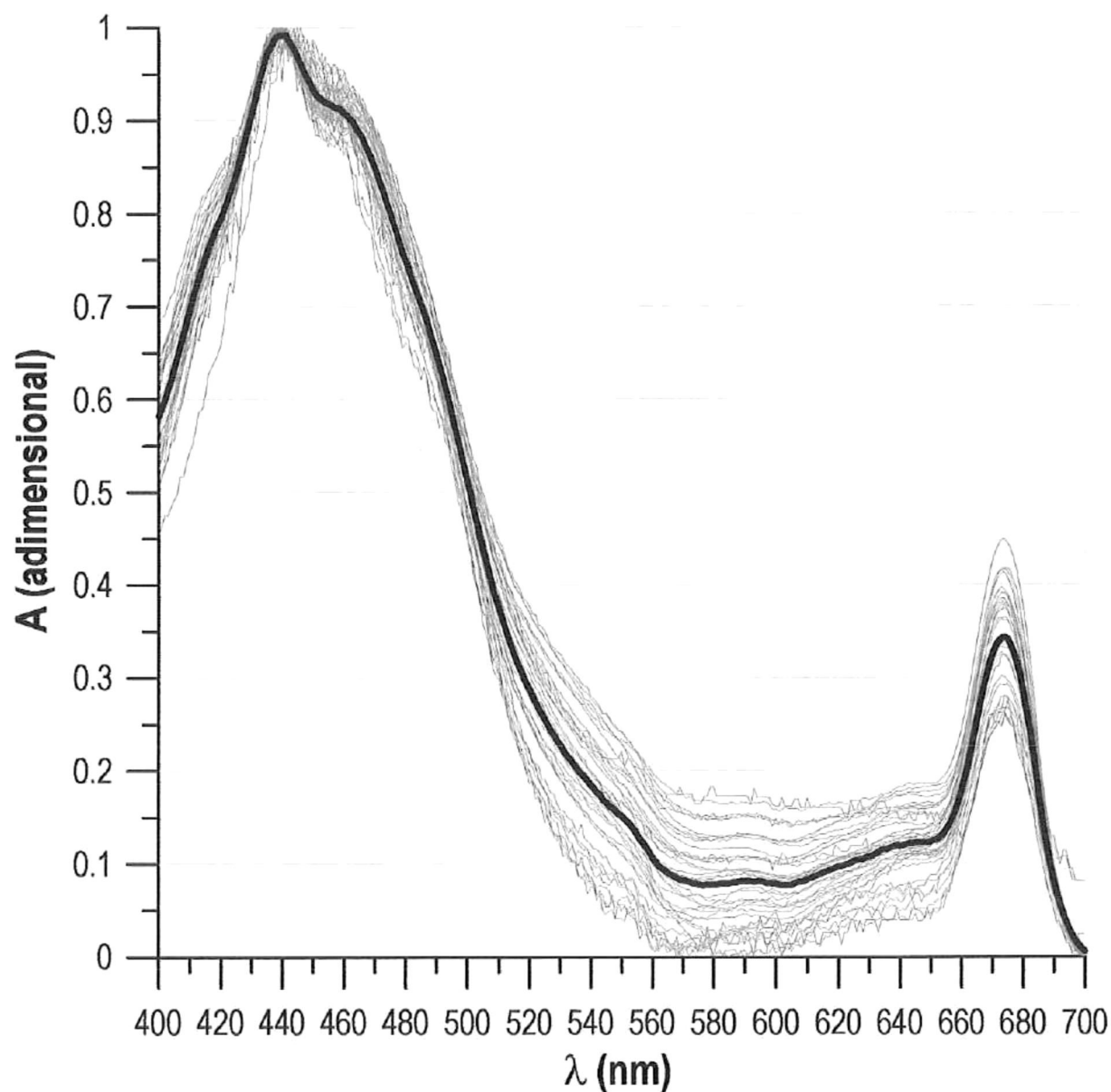


Figura 22 Espectros de absorción normalizados (A, adimensional) de las muestras que no presentaron hombros o picos de absorción importantes además de los de las Clorofilas, correspondientes a Junio de 2003. La línea gruesa representa el promedio de las aquí graficadas.

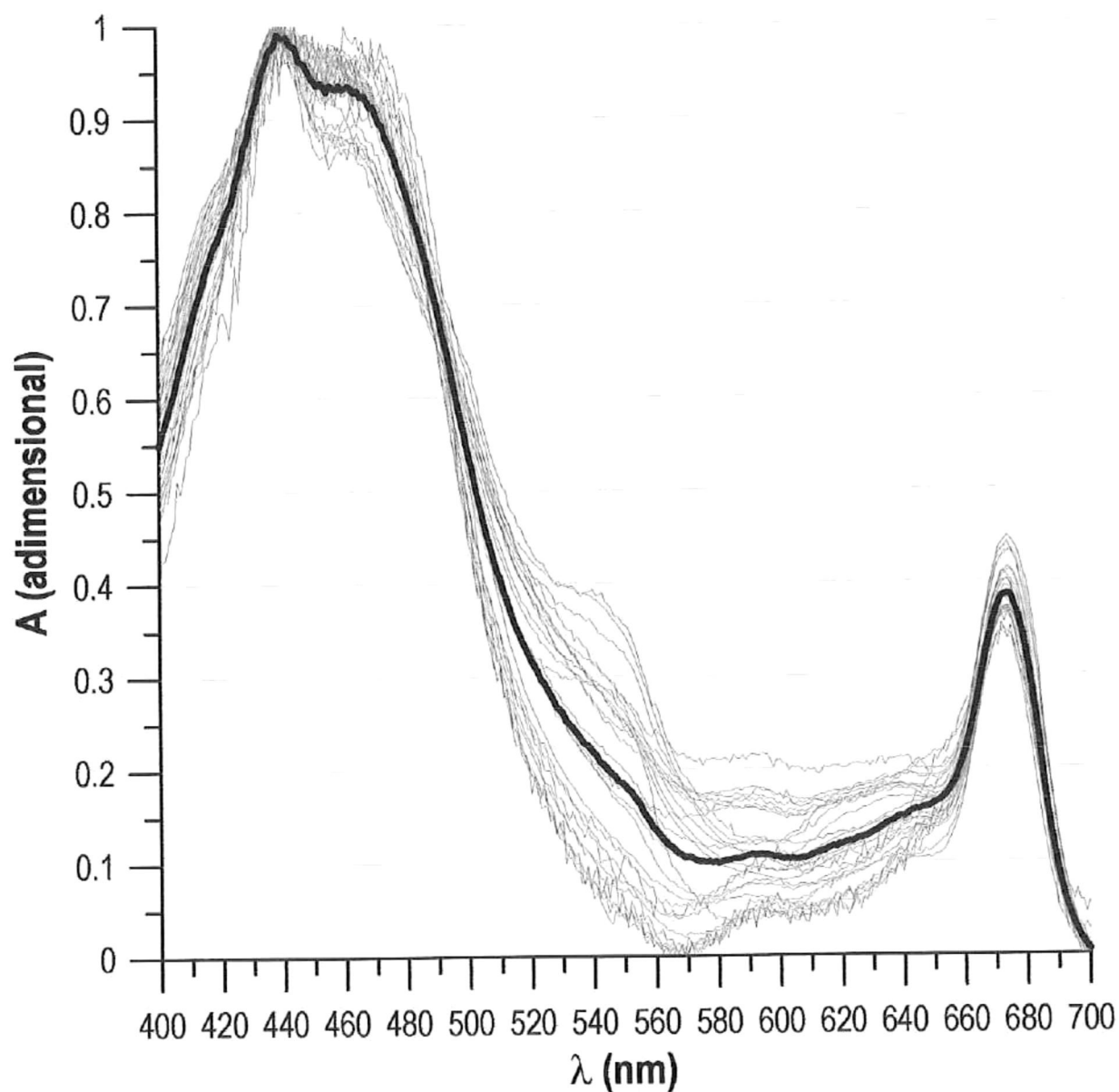


Figura 23 Espectros de absorción normalizados (A , adimensional) de las muestras que presentaron hombros o picos de absorción importantes además de los de las Clorofilas, correspondientes a Junio de 2003. La línea gruesa representa el promedio de las aquí graficadas. Los espectros correspondientes al afloramiento no están incluidos aquí.

Los coeficientes de absorción específicos del fitoplancton a 440 nm [$a_{ph}^*(440)$] variaron en el intervalo 0.019-0.140 m² mg⁻¹, con media en 0.075 m² mg⁻¹, mientras que a 675 nm [$a_{ph}^*(675)$] el intervalo fue 0.009- 0.045 m² mg⁻¹, con media 0.027 m² mg⁻¹ (Figs. 24 y 25). Los $a_{ph}^*(440)$ presentaron sus máximos valores en las muestras tomadas por arriba del MPC, en estaciones alejadas de la costa al noreste de la zona de estudio (Fig. 24b). Valores relativamente altos se presentaron también en las estaciones E4, F3 y F4 a este mismo nivel de la columna de agua (Fig. 24b). Los menores valores de $a_{ph}^*(440)$ fueron encontrados en las estaciones del afloramiento frente a San Quintín (D1 y D2), en todas las profundidades (Fig. 24). También se encontraron valores bajos en el MPC de la estación G3, al norte de Isla Cedros, y en la estación costera C1 (Fig. 24c). Por debajo del MPC los menores valores se encontraron en las estaciones del afloramiento y en la estación H1, dentro de Bahía Vizcaíno (Fig. 24d).

Los valores para $a_{ph}^*(675)$ presentaron menor variación que los de $a_{ph}^*(440)$ (Fig. 25). El valor máximo para $a_{ph}^*(675)$ en Junio 2003 se presentó en la muestra de 10 m de la estación C5 (0.045 m² mg⁻¹). A la profundidad del MPC, los valores máximos se encontraron en estaciones alejadas de la costa de los transectos E y F (Fig. 25c), mientras que los mínimos se encontraron en la parte noreste de la zona de estudio, y en estaciones del transecto G, al norte de Isla Cedros (Fig. 25c). La escala de las Figuras 24 y 25 es la misma usada para las Figuras 13 y 14 (correspondientes a Noviembre de 2002) para facilitar la comparación entre cruceros.

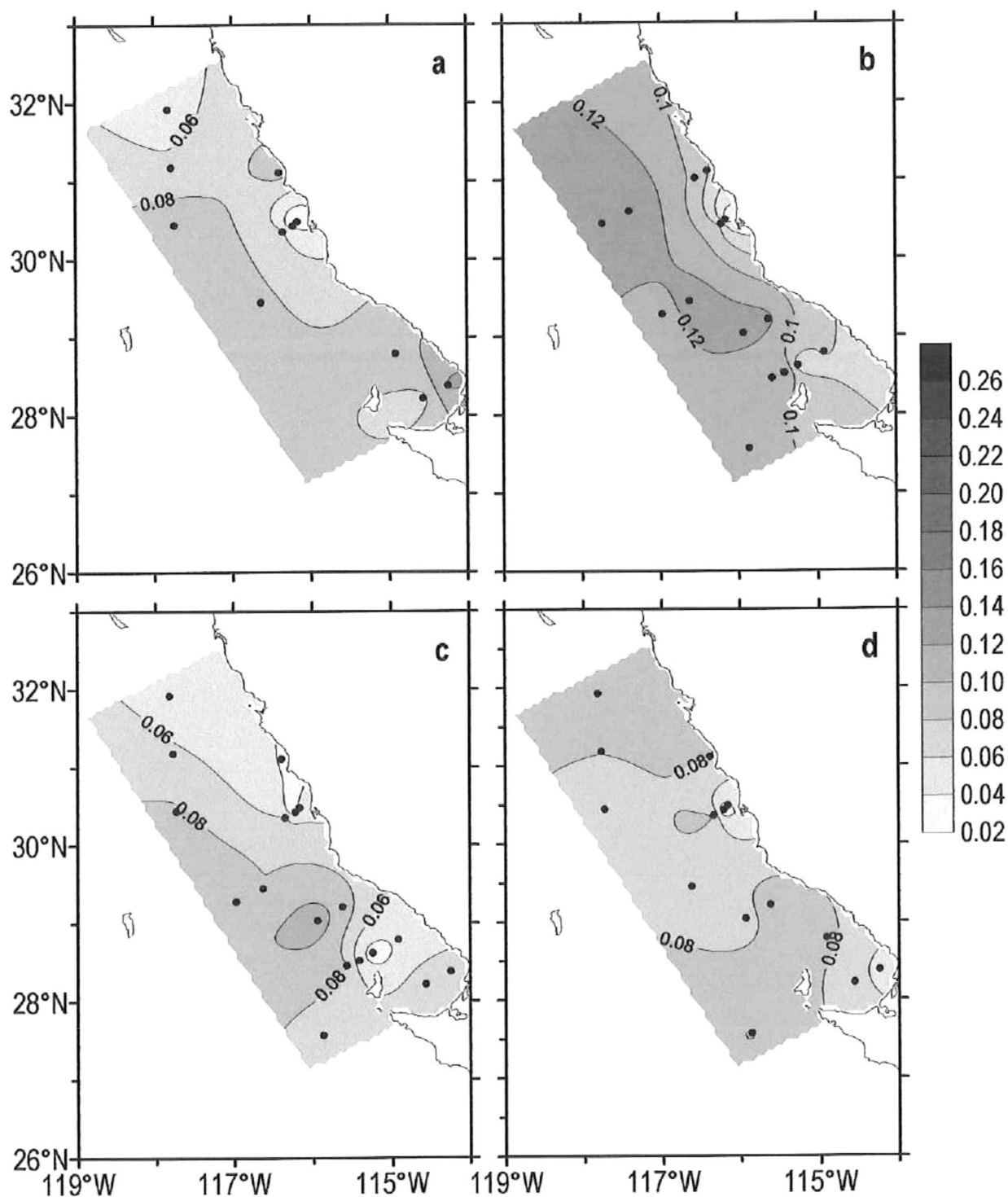


Figura 24 Interpolación del coeficiente de absorción específico del fitoplancton a 440 nm $[a_{ph}^*(440)]$ ($m^2 mg C l^{-1}$) en las cuatro profundidades muestreadas en Junio de 2003: en superficie (a), por arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (d). Los puntos negros indican las estaciones muestreadas.

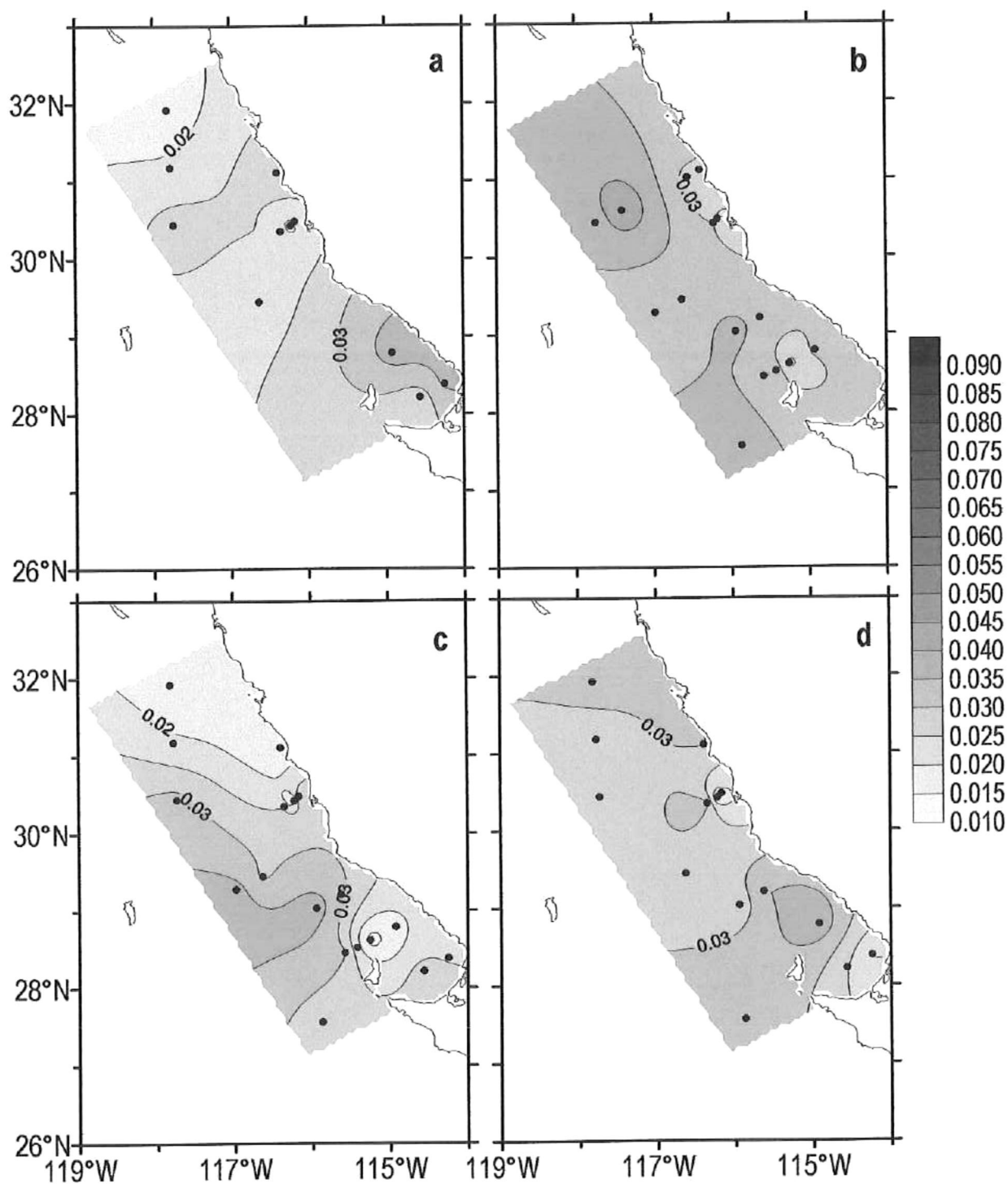


Figura 25 Interpolación del coeficiente de absorción específico del fitoplancton a 675 nm $[a_{ph}^*(675)]$ ($m^2 mg Clat^{-1}$) en las cuatro profundidades muestreadas en Junio de 2003: en superficie (a), por arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (d). Los puntos negros indican las estaciones muestreadas.

4.3.6 Características de un Afloramiento frente a San Quintín.

El afloramiento encontrado frente a San Quintín durante el crucero realizado en Junio 2003 estuvo dominado principalmente por quistes temporales de dinoflagelados de redondos a ovoides (10-15 μm de diámetro) seguido por la diatomea *Pseudo-nitzschia. australis* (Fig. 26). Otros géneros también estuvieron presentes, como *Thalassiosira*, *Leptocylindrus*, *Cylindrotheca* y *Nitzschia*. En la estación D1 el número de quistes temporales de dinoflagelados por litro sobrepasó en 1 orden de magnitud al de diatomeas totales (Tabla 3). También estuvieron presentes algunos dinoflagelados de vida libre, como *Prorocentrum micans* y *P. gracile*, *Protoperidinium* spp., *Amphidinium* spp., *Akashiwo sanguinea* y *Gymnodinium* spp., pero con una abundancia relativa muy pequeña en comparación a los quistes temporales y diatomeas (Tabla 3, Fig. 26)

4.3.6.1 Pigmentos Accesorios.

Los pigmentos accesorios dominantes en el afloramiento fueron Clc2, Fuco, Peri y Diad (Fig. 19). En la estación D1 la Peri fue el principal pigmento accesorio en las muestras de superficie y 5 m, mientras que las muestras de 10 y 15 m de profundidad estuvieron dominadas por Fuco. La estación D2 estuvo dominada por Fuco en todas las profundidades durante los dos muestreos realizados, uno el 24 de Junio y el otro el 30 de Junio, pero hubo un notable decremento en la cantidad de Peri y un aumento en la Clb del 24 al 30 de Junio. La Clc2 estuvo presente en proporciones similares en todas las muestras, tanto en las del afloramiento como en las demás del mismo crucero, con la tendencia a incrementar con la profundidad. Ambas estaciones del afloramiento (D1 y D2) presentaron proporciones similares de Diadi, con la tendencia a disminuir con la profundidad. Las proporciones de pigmentos accesorios encontradas concuerdan con los conteos al microscopio. Los resultados de pigmentos y conteos indican que los quistes temporales de dinoflagelados contienen una cantidad importante de Peri.

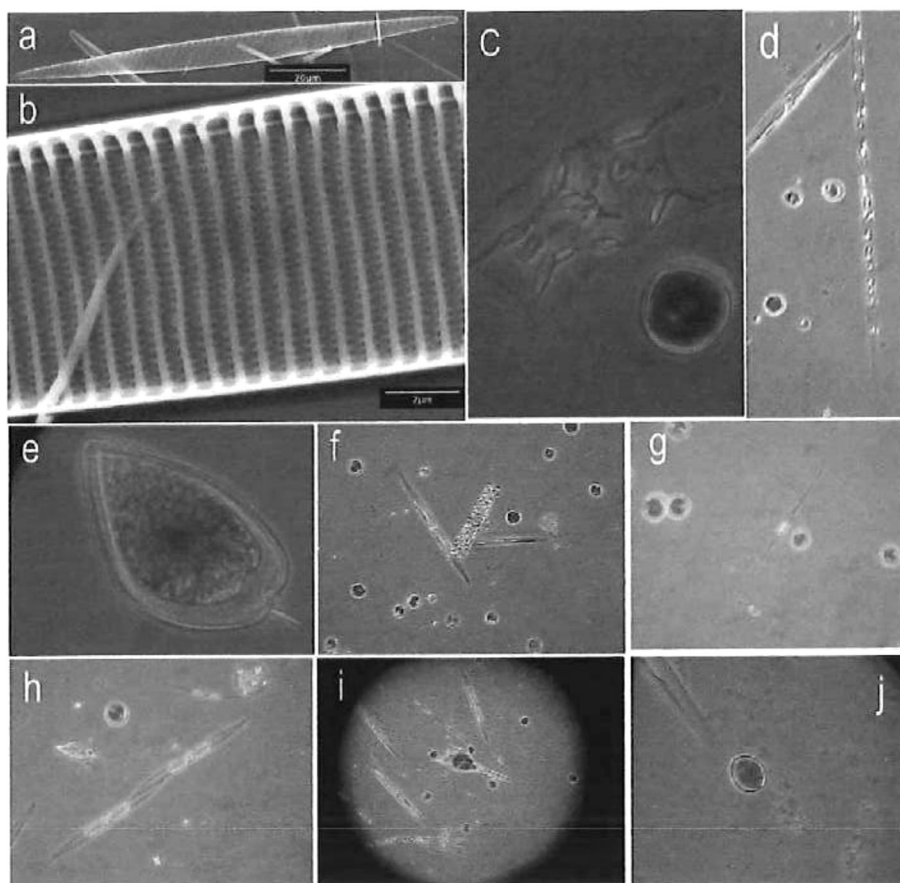


Figura 26 Fotografías de algunos de los principales organismos fitoplanctónicos encontrados en el afloramiento frente a San Quintín (estaciones D1 y D2, Junio 24). (a) y (b) *Pseudo-nitzschia australis*, (c) *Eucampia* sp. y quiste temporal de dinoflagelado, (d) *Rhizosloenia* sp. *Pseudo-nitzschia* sp y quistes temporales de dinoflagelado, (e) *Prorocentrum micans*, (f) *Pseudo-nitzschia* sp., (g) *Cylindrotheca closterium*, quistes temporales de dinoflagelado, (h) *Pseudo-nitzschia* sp., (i) *Ceratium lineatum*, (j) quiste temporal de dinoflagelado y fragmento de *Pseudo-nitzschia* sp.

Tabla 3 Conteos de fitoplancton por grupo (células $L^{-1} \times 10^3$) en la estación D1 (Junio 24) y D2 (Junio 24 y 30); porcentajes en paréntesis corresponden a células menores a $50\mu m$. Coeficientes de absorción del fitoplancton específicos para Clorofila *a* Total (ClaT) a 440 nm [$a^*_{ph}(440)$] y 675 nm [$a^*_{ph}(675)$] en $m^2 mg^{-1}$. Razón $a^*_{ph}(440) : a^*_{ph}(675)$. Concentraciones de Clorofila *a* Total (ClaT), Clorofila *c2* (Clc2), Fucoxantina (Fuco) y Peridina (Perid) en $mg m^{-3}$. Razones pigmentarias Clc2:ClaT, Fuco:ClaT y Perid:ClaT.

	ESTACIÓN D1 (Junio 24)				ESTACIÓN D2 (Junio 24)				ESTACIÓN D2 (Junio 30)			
	1 m	5 m	10 m	15 m	1 m	5 m	10 m	15 m	1 m	10 m	15 m	20 m
Diatomeas Totales (% < $50\mu m$)	548.2 (54%)	618.4 (72%)	690.2 (39%)	423.8 (22%)	958.45 (68%)	1505.9 (10%)	2970.3 (5%)	2002.3 (21%)	655.0 (5%)	539.3 (21%)	488.8 (10%)	622.4 (17%)
Dinoflagelados Totales (% < $50\mu m$)	7.2 (44%)	16.4 (79%)	20.7 (19%)	6.8 (47%)	6.5 (46%)	3.2 (69%)	5.5 (27%)	2.8 (73%)	124.5 (100%)	30.5 (92%)	51.0 (98%)	85.2 (100%)
Quistes de Dinoflagelados	3,868.1	4,025.2	2,576.5	2,002.8	2,750.0	3,075.0	4,175.0	2,975.0	187.5	38.3	87.5	65.2
Silicoflagelados	0.2	0.6	0.3	0.4	0.5	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
TOTALES	4,979.9	5,296.3	3,998.9	2,864.7	4,681.0	6,094.0	10,126.9	6,985.9	1,747.6	1,178.9	1,168.1	1,481.6
$a^*_{ph}(440)$	0.0220	0.0284	0.0455	0.0417	0.0227	0.0187	0.0186	0.0199	0.0433	0.0794	0.0673	0.0494
$a^*_{ph}(675)$	0.0221	0.0221	0.0221	0.0221	0.0221	0.0221	0.0221	0.0221	0.0221	0.0221	0.0221	0.0221
$a^*_{ph}(440) : a^*_{ph}(675)$	0.99	1.28	2.06	1.88	1.03	0.84	0.84	0.90	1.96	3.59	3.04	2.23
ClaT	8.59	8.08	8.65	4.62	8.88	10.13	7.94	8.37	2.56	2.21	3.08	4.08
Clc2	1.88	1.80	1.65	0.79	2.05	2.33	1.69	1.62	0.45	0.44	0.59	0.87
Fuco	1.77	1.64	2.56	1.23	2.75	3.28	2.49	2.70	0.87	0.76	1.07	1.63
Peri	2.49	2.59	1.35	0.87	1.37	1.97	1.09	0.99	0.10	0.08	0.07	0.06
Clc2/ClaT	0.22	0.22	0.19	0.17	0.23	0.23	0.21	0.19	0.18	0.20	0.19	0.21
Fuco/ClaT	0.21	0.20	0.30	0.27	0.31	0.32	0.31	0.32	0.34	0.34	0.35	0.40
Peri/ClaT	0.29	0.32	0.16	0.19	0.15	0.19	0.14	0.12	0.04	0.04	0.02	0.02

4.3.6.2 Absorción de Luz por el Fitoplancton durante el Afloramiento

Las curvas espectrales de absorción de luz por el fitoplancton en el afloramiento (estaciones D1 y D2 del 24 de Junio) fueron muy diferentes a las del resto de las estaciones de este crucero (Figs. 22, 23 y 27). Las curvas de absorción de las muestras de superficie y 5 m de la estación D1 presentaron un desplazamiento de sus picos de absorción máximos de 440 nm a 480-500 nm (Fig. 27). Otra peculiaridad de estos espectros del afloramiento fue que presentaron una razón $a_{ph}(440):a_{ph}(675)$ notablemente menor al resto de las muestras. El espectro de absorción de la muestra de 10 m fue diferente a las muestras más someras, presentando el máximo a los 465 nm, y la muestra más profunda (15 m) tuvo dos máximos, uno a 465 y el otro a 440 nm.

Los espectros de absorción de las muestras de la estación D2 en Junio 24 de 2003 son muy parecidos a los de las 2 muestras más profundas de la estación D1, presentando su máxima absorción a los 465 nm, con hombros a los 440 y 490 nm. Su razón $a_{ph}(440):a_{ph}(675)$ fue también relativamente baja (Tabla 3, Fig. 27).

Las muestras de esta misma estación (D2) del día 30 de Junio son muy diferentes a las del día 24, y muy similares al del resto de las estaciones de este crucero, y está incluida en la Figura 22. La razón $a_{ph}(440):a_{ph}(675)$ fue mayor con respecto a la del día 24 de Junio (Tabla 3).

Los coeficientes de absorción específica en las muestras del afloramiento se encontraron entre los más bajos de todo el crucero (Fig. 28) siendo de 0.0186 a 0.0455 $m^2\ mg^{-1}$ para $a_{ph}^*(440)$, y de 0.0092 a 0.0294 $m^2\ mg^{-1}$ para $a_{ph}^*(675)$ (Tabla 3).

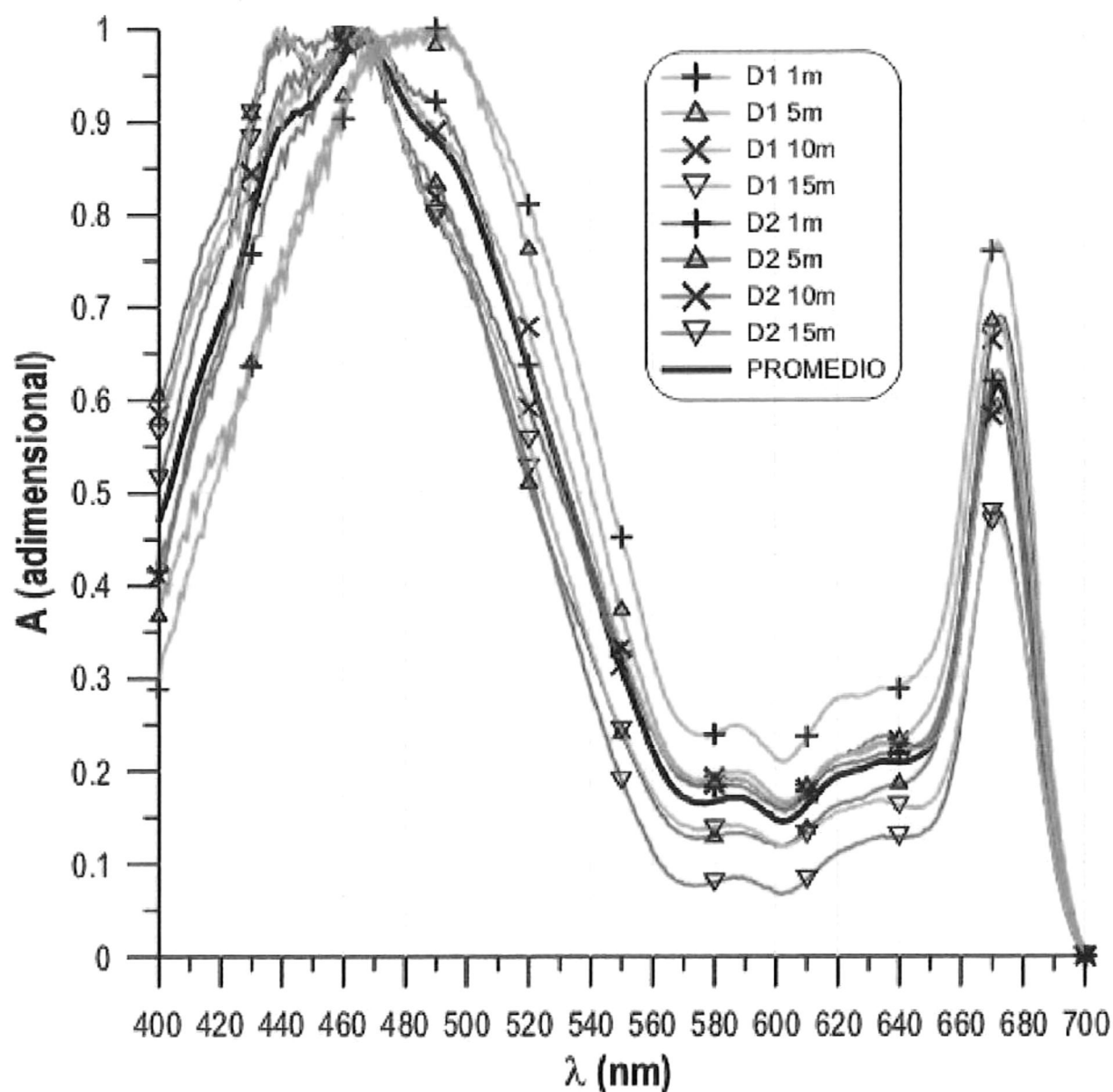


Figura 27 Espectros de absorción normalizados (A, adimensional) de las muestras correspondientes a las estaciones D1 (líneas verdes) y D2 (líneas rojas) en Junio24 de 2003. La línea negra representa el promedio de las aquí graficadas. Simbología en el recuadro.

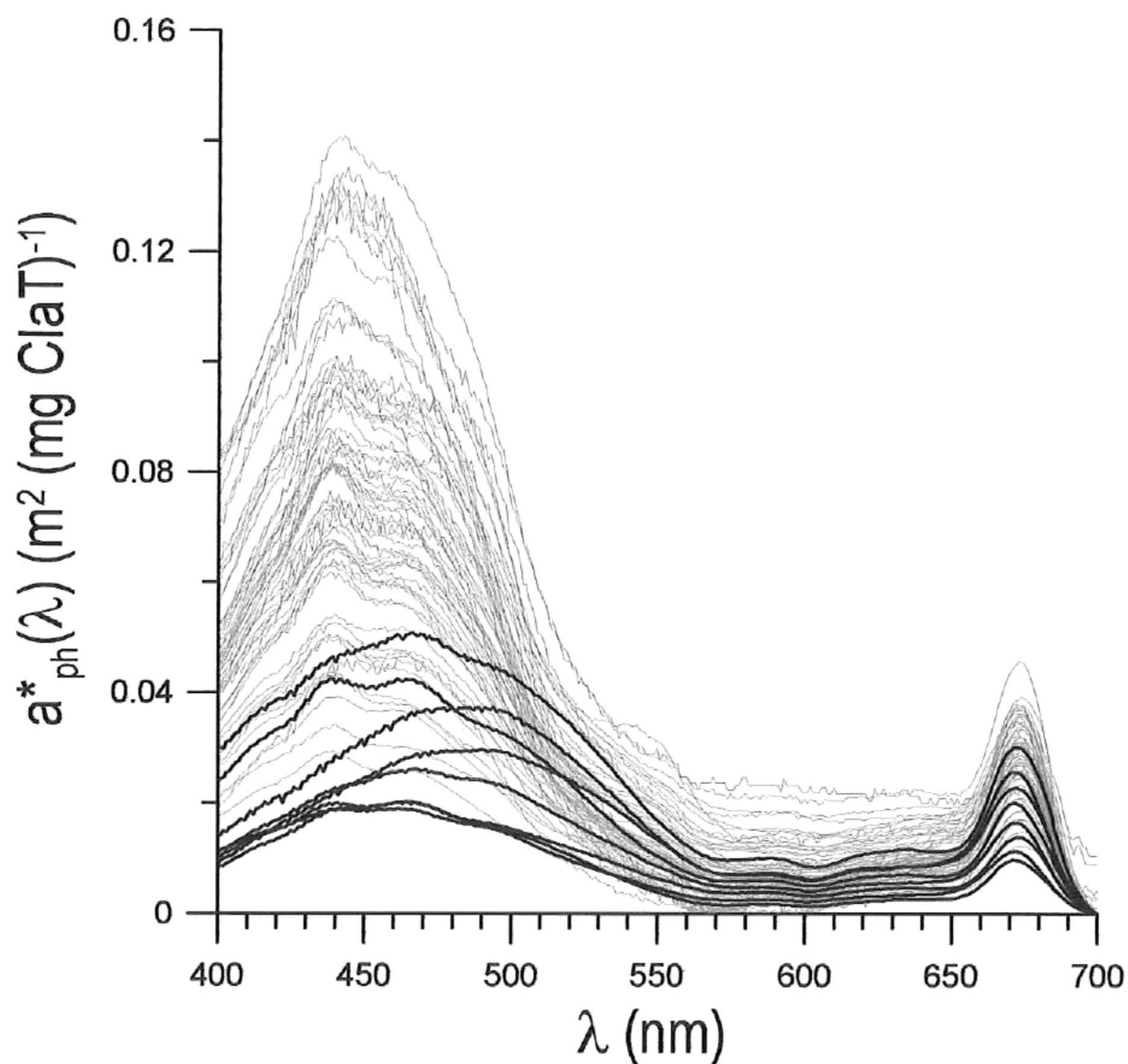


Figura 28 Espectros de absorción específicos del fitoplancton [$a_{ph}^*(\lambda)$] en Junio 2003. Los espectros resaltados corresponden a las muestras del afloramiento frente a San Quintín (estaciones D1 y D2) y a los espectros normalizados de la figura 23.

4.4 Crucero de Noviembre 2003.

Este crucero fue realizado del 20 al 29 de Noviembre de 2003 a bordo del Buque Oceanográfico Río Suchiate, de la Secretaría de Marina.

4.4.1 Hidrografía.

Para este crucero, no contamos con los datos del CTD de la Secretaría de Marina. Fueron solicitados formalmente por escrito, como ellos lo indicaron, pero nunca recibimos respuesta. Por este motivo, lo aquí descrito se basa en la información arrojada por el CTD OS200 del grupo "Phytoplankton Ecology Team" (POPEYE), de la Facultad de Ciencias Marinas de la UABC, con el cual se tuvo cobertura sólo en las estaciones donde se tomaron muestras discretas para fitoplancton, pigmentos y absorción (Fig. 1). Estos datos muestran una tendencia de presentar las menores temperaturas en la franja costera, en la parte noreste del área de estudio, y a ir aumentando hacia el suroeste (Fig. 29). Las temperaturas superficiales de las estaciones costeras de los transectos A, B y C muestran la presencia de aguas relativamente frías (14-17 °C) indicando la presencia de una surgencia débil desde la frontera México-USA hasta aproximadamente Punta Colonet. En capas más profundas, se observa un aparente hundimiento de agua a la altura de los transectos E, F y G, a aproximadamente 125 Km de la costa (Fig. 29d y 29e).

Durante este crucero no se tuvo la oportunidad de muestrear dentro de Bahía Vizcaíno y se cuenta con muy pocos datos a 70 m (Fig. 29F).

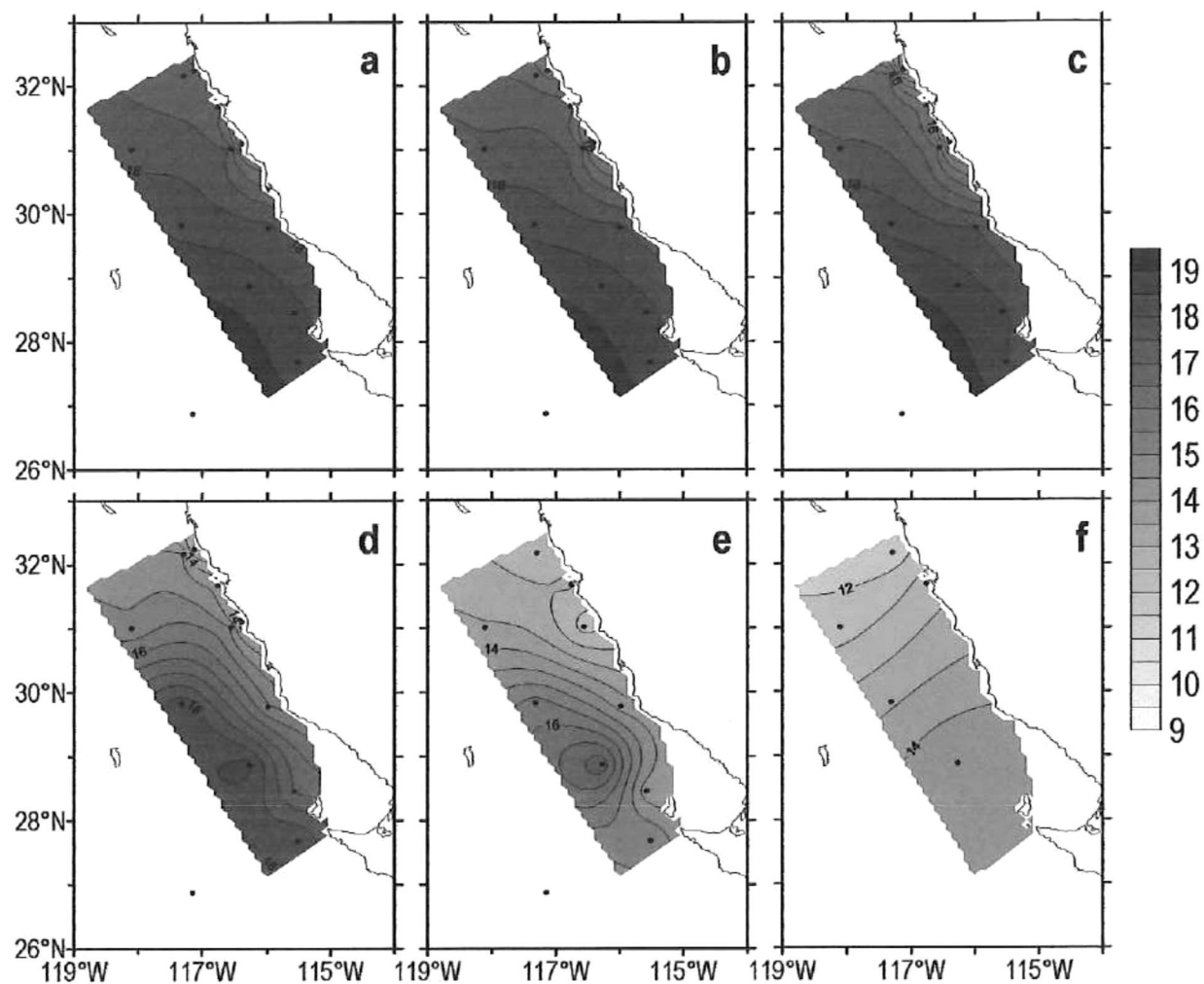


Figura 29 Temperatura durante el crucero de Noviembre de 2003 a diferentes niveles de profundidad en °C: 4 m (a), 10 m (b), 25 m (c), 40 m (d), 55 m (e) y 70 m (f).

4.4.2 Variabilidad Espacial de la Clorofila *a* Total y Grupos Microalgales.

Durante este crucero prevalecieron condiciones de ClaT superficial de bajas a medias. De las 11 estaciones muestreadas 4 fueron oligotróficas y 7 mesotróficas, aunque ninguna tuvo una concentración superficial de ClaT mayor a 1 mg m^{-3} . El promedio superficial de ClaT fue de 0.34 mg m^{-3} . El máximo valor superficial (0.93 mg m^{-3}) se encontró en la zona de surgencia débil, frente a Punta Colonet (Fig. 30). Otra estación que sobresalió por su concentración alta en relación a las concentraciones encontradas en este crucero, fue la H6 frente a Punta Eugenia (0.74 mg m^{-3} , Fig. 30a). De hecho, en esta estación el máximo de Cla se encontró inusualmente en la superficie. Fuera de estos dos puntos, todos los valores superficiales de ClaT estuvieron por debajo de 0.5 mg m^{-3} . Los valores máximos encontrados en el MPC estuvieron en la zona de surgencia leve frente a Punta Colonet (1.66 mg m^{-3}) y en la franja costera entre esta punta y la frontera México-USA, con valores alrededor de 1 mg m^{-3} (Fig. 30c).

Como ya se mencionó, no se cuenta con datos dentro de Bahía Vizcaino. Para este crucero no tuvimos la oportunidad de realizar los conteos al microscopio, por lo que solo se cuenta con información de pigmentos por HPLC y de absorción. La comunidad fitoplanctónica se infiere del contenido pigmentario en la siguiente sección.

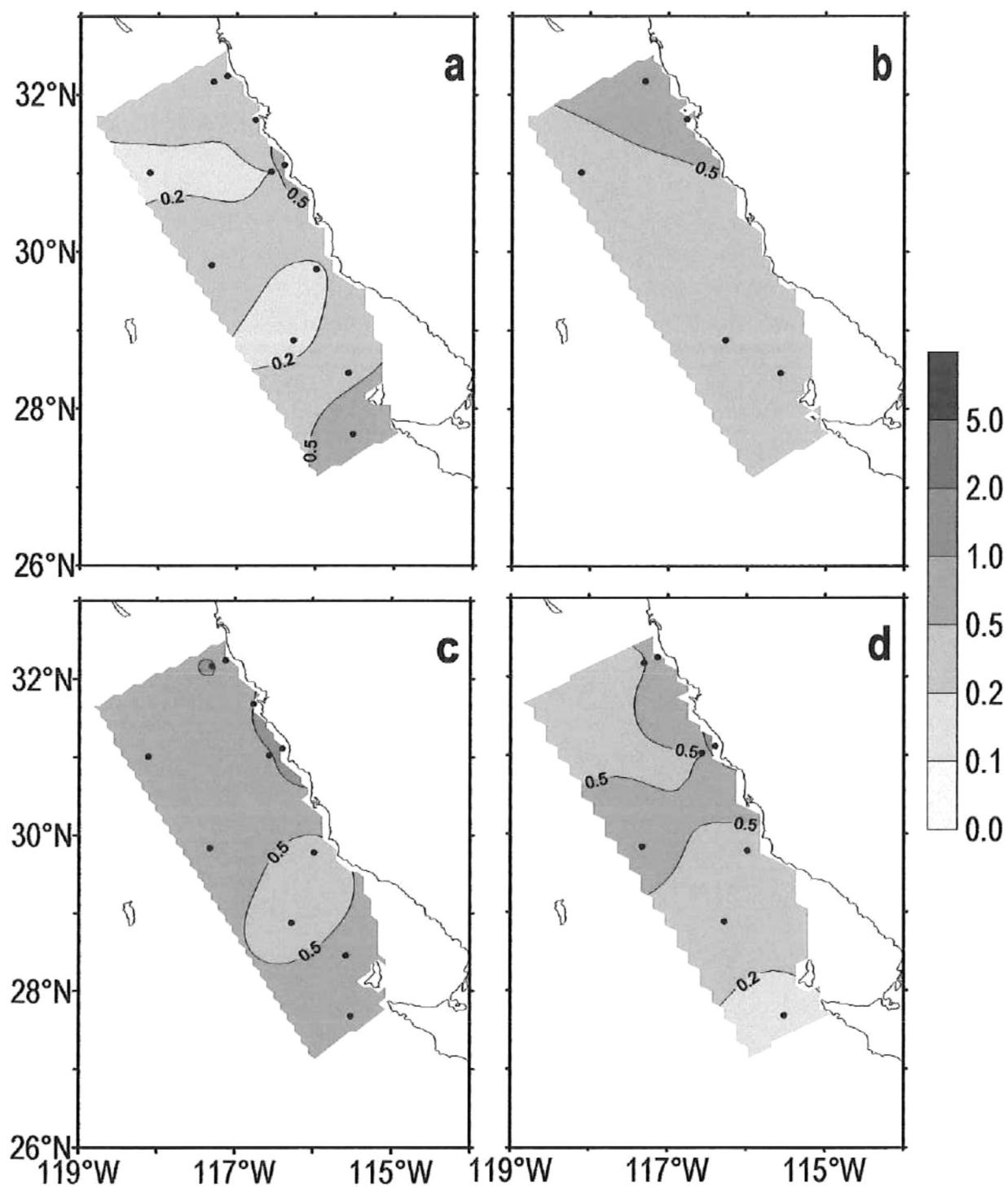


Figura 30 Clorofila *a* Total (mg m⁻³) por HPLC durante Noviembre de 2003 a diferentes profundidades: en superficie (a), arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (d). Los puntos negros indican las estaciones donde tuvimos muestra para esa profundidad.

4.4.3 Composición Pigmentaria del Fitoplancton y su Variabilidad Espacial.

En general, se encontró una tendencia de los pigmentos AFP a decrecer con la profundidad, y de los AFS a aumentar con la misma, como en los cruceros anteriores (Fig. 31). La suma de los pigmentos AFS fue casi siempre mayor a la de los AFP, con excepción de la muestra de superficie de la estación E2, la cual presentó una alta proporción de Zea y de DVCl_a (Fig. 31).

De entre los pigmentos AFP, la Zea fue la que se encontró en mayores proporciones, seguida por la Diad. Ambos pigmentos presentaron la tendencia a disminuir con la profundidad y se encontraron en todas las muestras de este crucero (Fig. 31).

Los pigmentos AFS presentaron la tendencia general a aumentar de proporción con la profundidad, siendo el principal de ellos en este crucero la Clb, la cual fue el pigmento dominante en la mayoría de las estaciones, excepto en las muestras superficiales (Fig. 31). La Fucoxantina fue baja en general, presentando una importancia relativa alta solo en estaciones aisladas. La estación C1 presentó altas proporciones de Fucoxantina en todas sus muestras, menos en la de superficie. La estación B1 también presenta proporciones importantes de Fucoxantina en el MPC y por debajo del mismo. La Hex estuvo presente en todas las muestras de este crucero en proporciones similares, presentando una leve tendencia a aumentar con la profundidad. La ClcT estuvo también presente en proporciones similares en todas las muestras, con una clara tendencia a aumentar con la profundidad.

La DVCl_a se encontró en proporciones importantes en todas las muestras, excepto en la estación costera C1 y en las muestras correspondientes al MPC y debajo del mismo de la estación B1 (Fig 31). Se encontró en mayores proporciones en las muestras alejadas de la costa (B6, D6 y F5) y en la estación costera C2. En las estaciones alejadas de la costa presentó la tendencia a disminuir con la profundidad, mientras que en las costeras no presentó un patrón definido, disminuyendo con la profundidad en ciertas estaciones (B1), aumentando en otras (H6), presentando un comportamiento

mixto en otras (A1, A2, C2) y manteniéndose igual en toda la columna de agua en otras mas (G5) (Fig.

31)

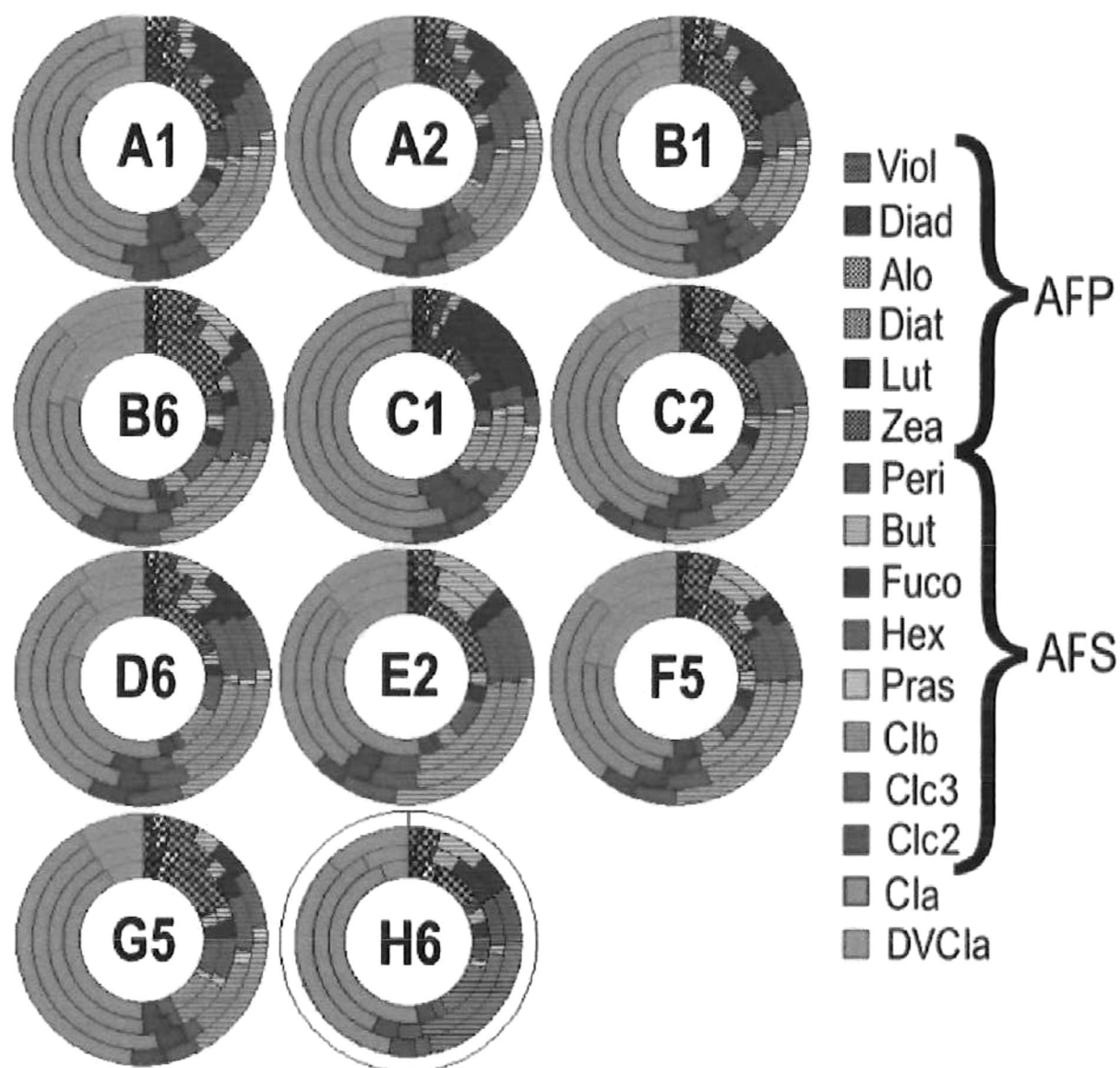


Figura 31 Proporción de pigmentos en cada estación en las cuatro profundidades muestreadas durante Noviembre de 2003. Del centro hacia afuera: superficie, por arriba del MPC, en el MPC, por abajo del MPC. Abreviatura de los pigmentos como en la Tabla 1. Estaciones indicadas en el centro de cada dona.

4.4.4 Variabilidad de las Razones Pigmentarias.

En general, los AFP tendieron a decrecer con la profundidad, mientras que los AFS tuvieron un patrón inverso (Figs. 32 y 33), al igual que en los dos cruceros anteriores (Nov. 2002 y Jun. 2003). La razón AFS:ClaT fue siempre mayor a la razón AFP:ClaT, excepto en la muestra superficial de la estación E2 (Fig. 31).

Los valores de AFP:ClaT estuvieron en el intervalo 0.05-0.47, con media 0.19. El valor máximo se encontró en aguas superficiales alejadas de la costa, en la estación F5, aunque se encontraron también valores elevados (> 0.4) en dos estaciones costeras (C2 y E2, Fig. 32). Los valores de AFP:ClaT fueron disminuyendo con la profundidad, y a partir del MPC los valores fueron muy homogéneos y menores a 0.16, con excepción de la estación H6, en la que inusualmente el máximo de ClaT se encontró en superficie y tuvo una razón AFP:ClaT de 0.3 (Fig. 32).

Los valores de AFS:ClaT estuvieron en el intervalo 0.44-1.59, con media 0.90. La tendencia general fue a disminuir con la profundidad. Los mayores valores se encontraron por debajo del MPC, justo en las mismas estaciones donde se encontraron los máximos valores de la razón AFP:ClaT en superficie (estaciones E2, C2 y F5, Figs. 32^a y 33d). El valor más bajo AFS:ClaT se encontró en la estación E2, en superficie (0.44, Fig 33^a). En el MPC, hubo cierta tendencia a haber valores mayores al alejarse de la costa, con la excepción de la estación costera E2 ya mencionada (Fig. 33c).

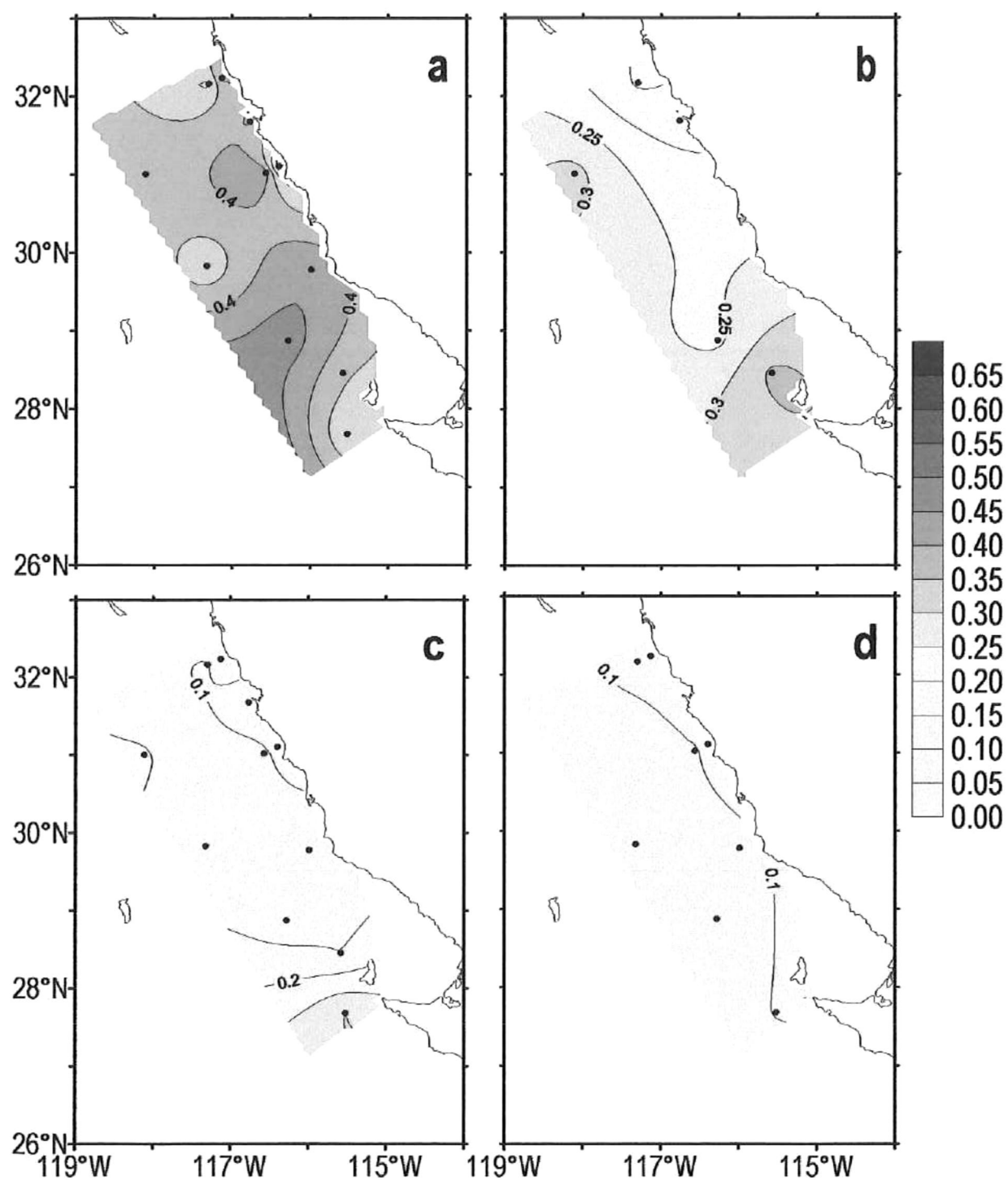


Figura 32 Distribución espacial de la razón AFP:Clat para el crucero de Noviembre de 2003 a las cuatro profundidades muestreadas: a) superficie, b) arriba del MPC, c) en el MPC y d) abajo del MPC. Los puntos indican los datos disponibles. Barra mostrando la escala de grises.

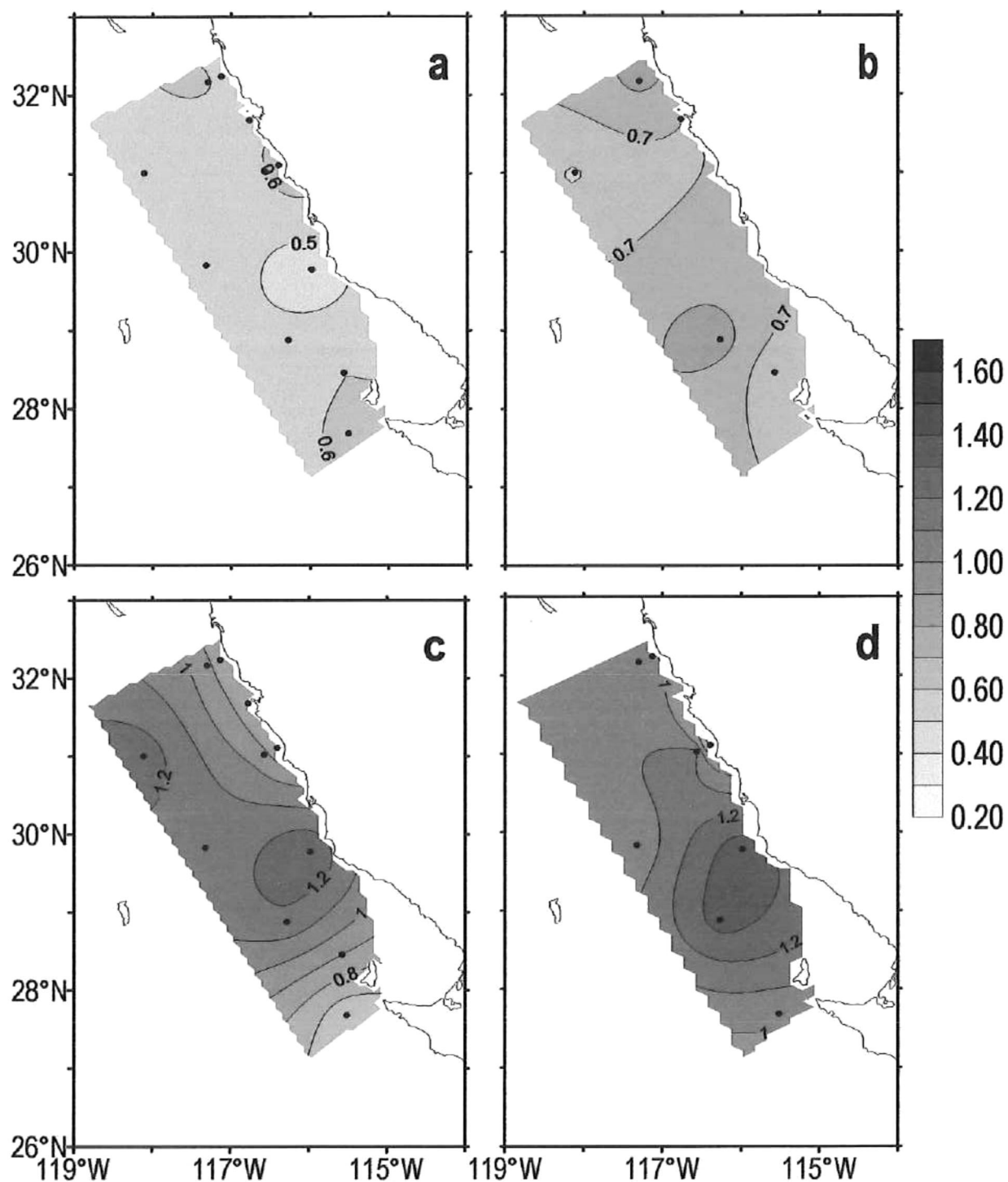


Figura 33 Distribución espacial de la razón AFS:ClaT para el crucero de Noviembre de 2003 a las cuatro profundidades muestreadas: a) superficie, b) arriba del MPC, c) en el MPC y d) abajo del MPC. Los puntos indican los datos disponibles. Barra mostrando la escala de grises.

4.4.5 Coeficientes de Absorción del Fitoplancton.

Todos los espectros de absorción de luz del fitoplancton de las muestras de este crucero presentaron sus máximos alrededor de 440 nm y un pico menor alrededor de 675 nm (Figs. 34 y 35). Algunas presentaron también hombros importantes entre 460 y 480 nm (Fig. 35). Del total de muestras de este crucero, 31 no presentaron hombros marcados (Fig. 34), y 16 si los presentaron (Fig. 35). Todas las curvas graficadas en la Figura 35 pertenecen a muestras de la CI, excepto una, que pertenece a la muestra superficial de la estación C1, que fue de las únicas en presentar mayor proporción de *Diad* que de *Zea*.

Los $a_{ph}^*(440)$ se encontraron en el intervalo 0.054-0.202 $m^2\ mg^{-1}$, con un promedio de 0.104 $m^2\ mg^{-1}$. Los valores de $a_{ph}^*(675)$ variaron entre 0.022 y 0.042 $m^2\ mg^{-1}$, con un promedio de 0.031 $m^2\ mg^{-1}$. Los valores máximos de $a_{ph}^*(440)$ fueron encontrados en la muestra superficial de la estación F5 (0.202 $m^2\ mg^{-1}$), que fue la muestra superficial con menor $ClaT$ (0.128 $mg\ m^{-3}$) y con mayor razón AFP: $ClaT$ (0.47). Los valores superficiales más bajos para $a_{ph}^*(440)$ se encontraron frente a Punta Colonet (0.054 $m^2\ mg^{-1}$, estación C1), donde se encontró también la $ClaT$ superficial más elevada de todo el crucero (Figs. 30 y 36).

Los valores de $a_{ph}^*(675)$ fueron bastante homogéneos (0.2-0.3). Los únicos valores por debajo de este intervalo se encontraron en las estaciones mesotróficas costeras entre Ensenada y San Quintín (estaciones B1 y C1), en superficie, en el MPC y por debajo de éste, y en la muestra superficial de la estación H6, en la que el máximo de Cla se dio inusualmente en superficie. Por otro lado, la única muestra con valores mayores 0.3 fue la superficial de la estación F5, que fue la muestra con menor $ClaT_s$ (0.128 $mg\ m^{-3}$) y con mayor razón AFP: $ClaT$ (0.47) en superficie.

Como en los otros cruceros, el intervalo de variación de $a_{ph}^*(440)$ fue mayor que el de $a_{ph}^*(675)$.

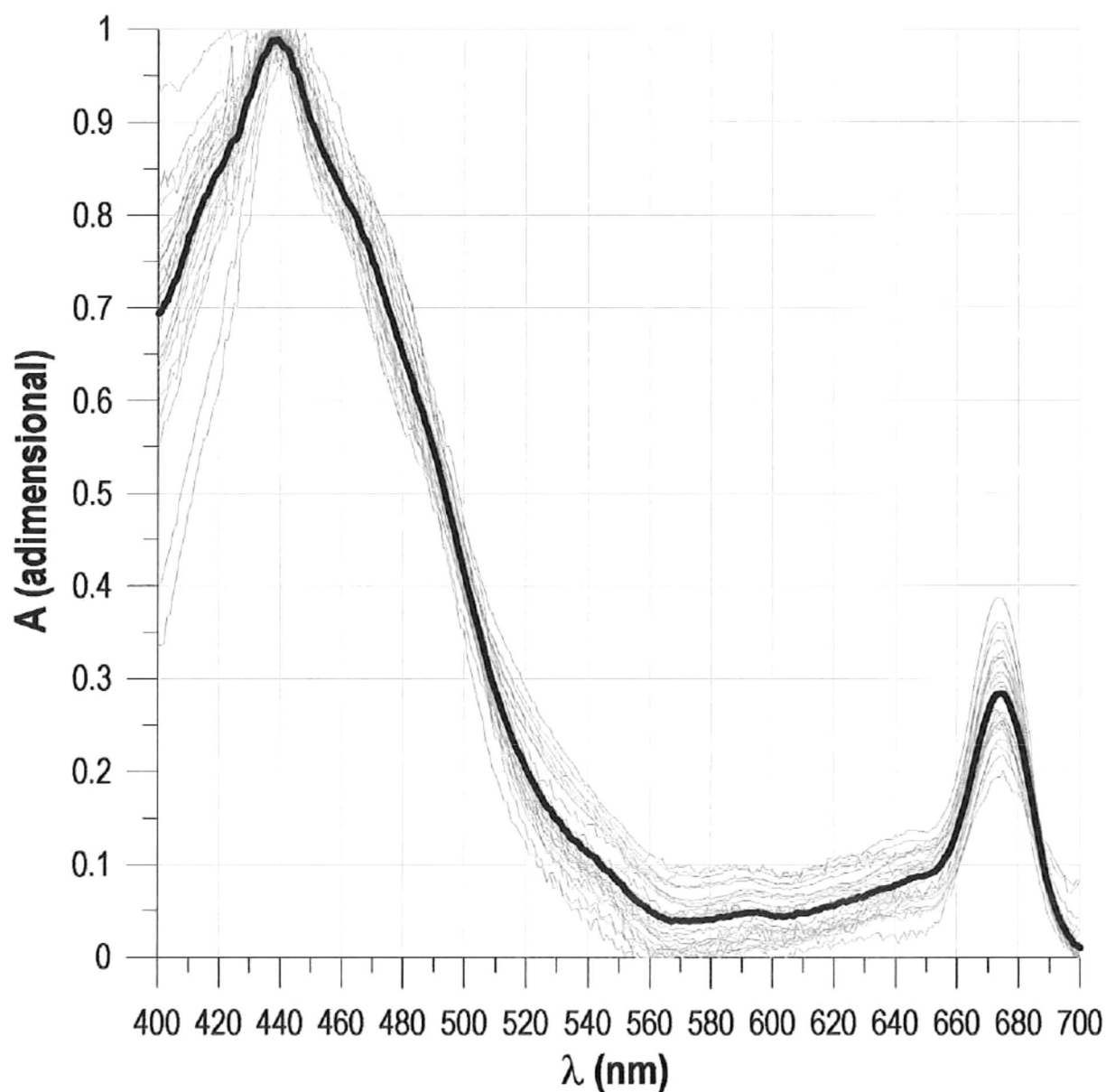


Figura 34 Espectros de absorción normalizados (A , adimensional) de las muestras que no presentaron hombros o picos de absorción importantes además de los de las Clorofilas, para Noviembre de 2003. La línea gruesa representa el promedio de las aquí graficadas.

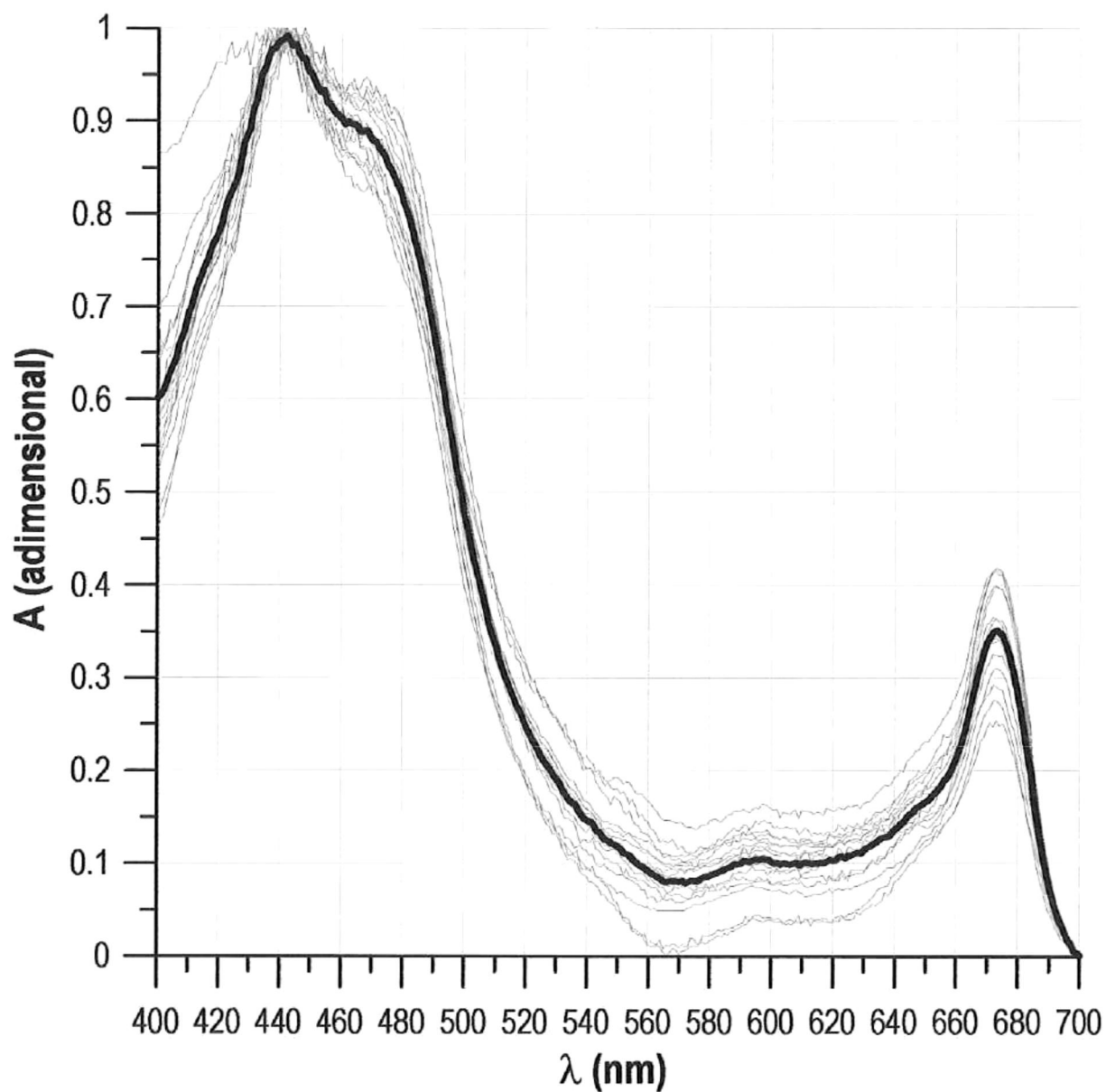


Figura 35 Espectros de absorción normalizados (A, adimensional) de las muestras que presentaron hombros o picos de absorción importantes además de los de las Clorofilas, para Noviembre de 2003. La línea gruesa representa el promedio de las aquí graficadas.

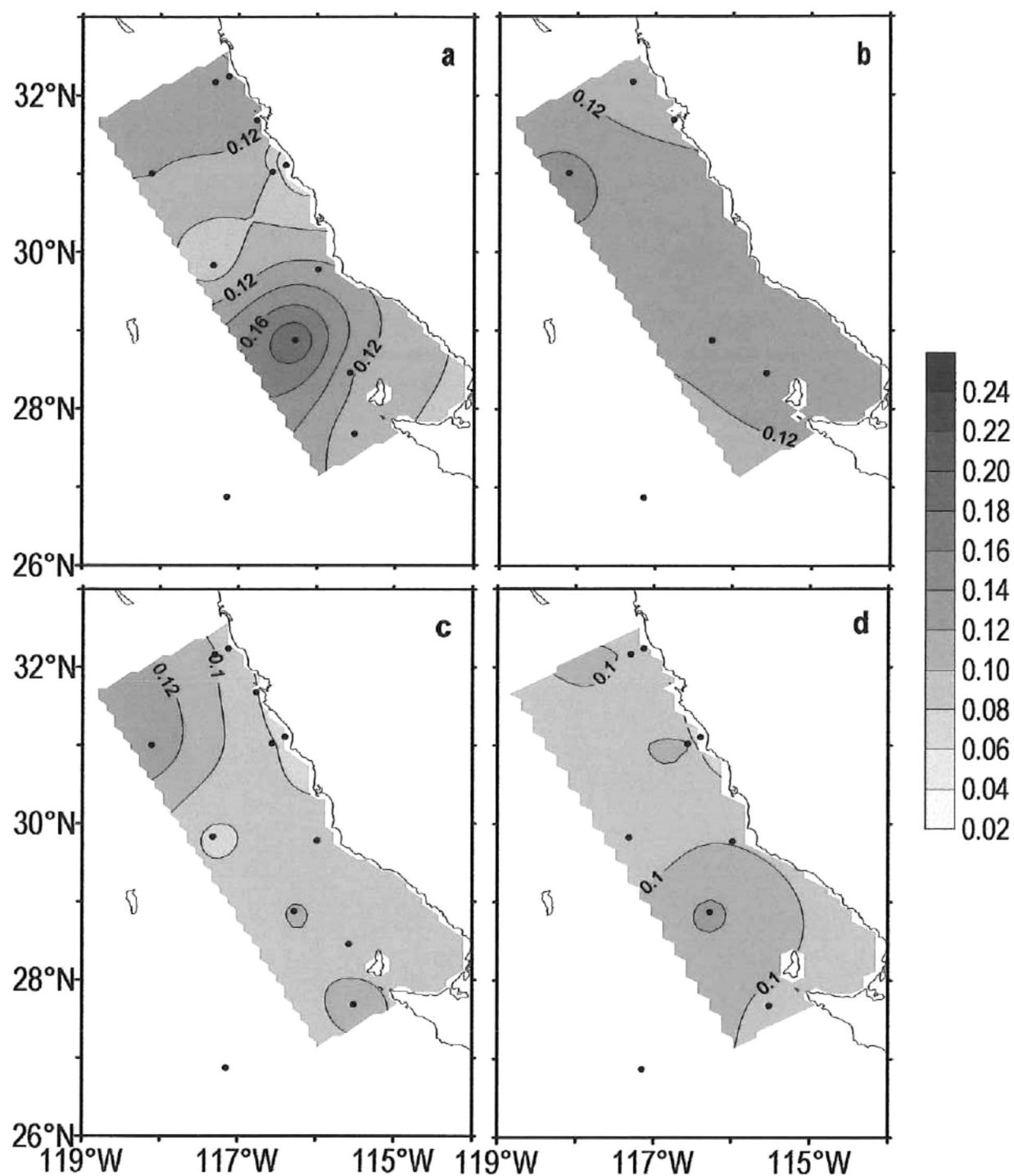


Figura 36 Interpolación del coeficiente de absorción específico del fitoplancton a 440 nm [$a_{ph}^*(440)$] ($m^2 \text{ mg C l}^{-1}$) en las cuatro profundidades muestreadas en Noviembre de 2003: en superficie (a), por arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (d). Los puntos negros indican las estaciones muestreadas.

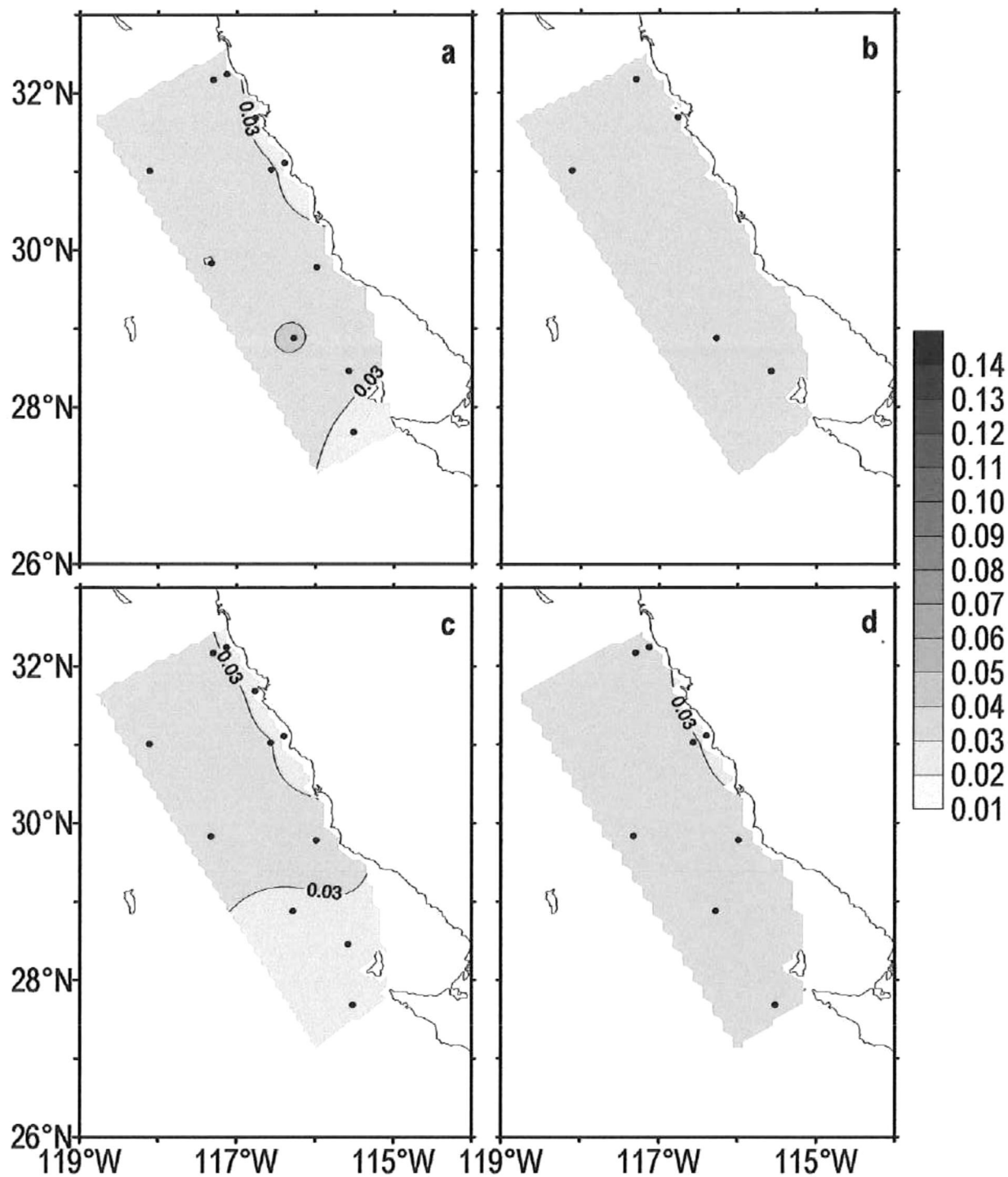


Figura 37 Interpolación del coeficiente de absorción específico del fitoplancton a 675 nm [$a_{ph}^*(675)$] ($m^2 \text{ mg Clat}^{-1}$) en las cuatro profundidades muestreadas en Noviembre de 2003: en superficie (a), por arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (d). Los puntos negros indican las estaciones muestreadas.

4.4.6 Estructura de Tamaños de la Comunidad Fitoplanctónica y su Relación con la Clorofila a Total.

En base a la concentración de ClaT, se calcularon los porcentajes correspondientes a los tres grupos de tamaño (pico, nano y microfitoplancton) según lo descrito por Bricaud *et al.* (2004) y Uitz *et al.* (2006) para los tres cruceros. La distribución de la concentración de ClaT muestra que los valores bajos (< 0.2 y $> 0.1 \text{ mg m}^{-3}$) son los más repetidos en nuestro estudio (Fig. 38), aunque por la clasificación trófica que utilizamos, hubo mayor número de estaciones mesotróficas (129), seguidas por las oligotróficas (30), y las menos numerosas fueron las eutróficas (24)

Para el cálculo de los porcentajes de micro, nano y pico-fitoplancton se tomó en cuenta que $\Sigma PD = \text{ClaT}$ y se realizó una regresión múltiple utilizando los datos de los tres cruceros con los 7 PD de la ecuación 8 (Tabla 2). Los coeficientes de la regresión fueron:

$$\begin{array}{lll} a = 2.2144 & b = 1.5768 & c = 1.1488 \\ d = 0.9128 & e = 6.8815 & f = 0.6931 \\ & g = 1.4094 \end{array}$$

quedando entonces:

$$\begin{aligned} \Sigma PD = & 2.2144 \text{ Fuco} + 1.5768 \text{ Peri} + 1.1488 \text{ Hex} + 0.9128 \text{ But} + 6.8815 \text{ Allo} + \\ & 0.6931 \text{ ClbT} + 1.4094 \text{ Zea} \\ & \text{(ecuación 8')} \end{aligned}$$

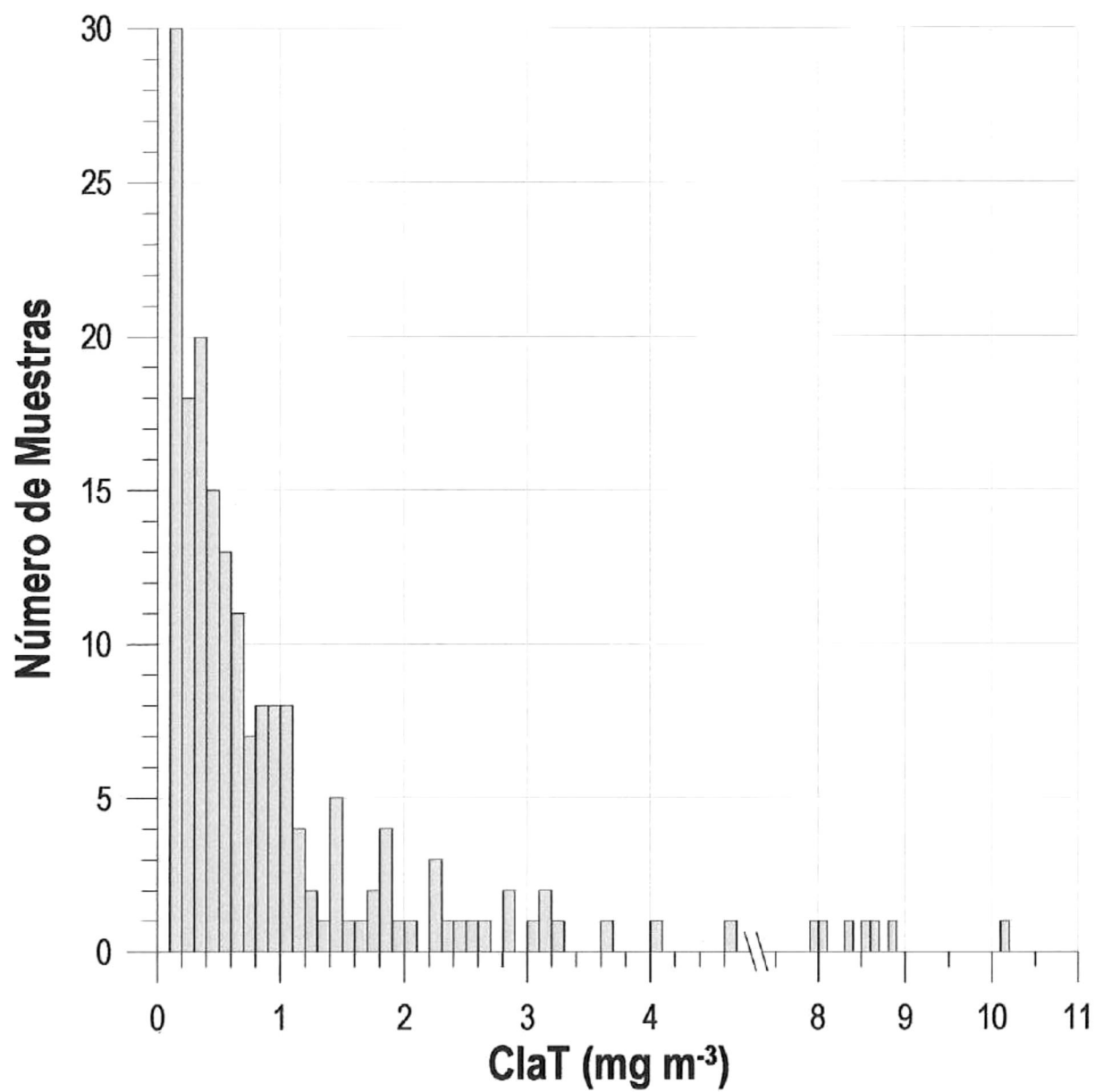


Figura 38 Histograma de Clorofila a Total (ClaT) incluyendo las muestras de los tres cruceros. Nótese el cambio de escala antes de 8 mg m^{-3} .

Tomando en cuenta que se calcula ΣPD usando los coeficientes antes mencionados, se verifica su equivalencia con la [ClaT] a través de una regresión lineal por mínimos cuadrados (Fig. 39):

$$ClaT = 0.996 \cdot \Sigma PD \quad (R^2 = 0.996, N = 183) \quad (\text{ecuación 23})$$

El coeficiente de determinación (R^2) y la pendiente de la ecuación 23 muestran que el ajuste entre ΣPD y la ClaT fue muy bueno, por lo cual se utilizó esta ecuación con los coeficientes resultantes para estimar el porcentaje de la biomasa (ClaT) correspondiente a cada uno de los tres grupos de clasificación por tamaño del fitoplancton (micro, nano y pico- fitoplancton) mediante las ecuaciones 9, 10 y 11.

La clasificación en cuanto a la contribución a ClaT correspondiente a cada clase de tamaño por crucero se muestra en la Tabla 4. El porcentaje correspondiente al micro-fitoplancton fue muy similar para los dos cruceros realizados en Noviembre (2002 y 2003) y cercano a 10 puntos menor al encontrado para Junio de 2003. En Junio el porcentaje fue decreciendo con la clase de tamaño, teniendo el pico-fitoplancton el menor porcentaje de contribución. En cambio, para los dos cruceros realizados en Noviembre, el micro-fitoplancton fue el que tuvo la menor contribución a la biomasa. La diferencia entre Noviembre de 2002 y 2003 fue que en el primero el porcentaje de contribución del nano-fitoplancton fue el mayor, mientras que en 2003 el mayor fue el pico-fitoplancton (Tabla 4).

La distribución por tamaños de manera más detallada puede apreciarse en la Figura 40 y

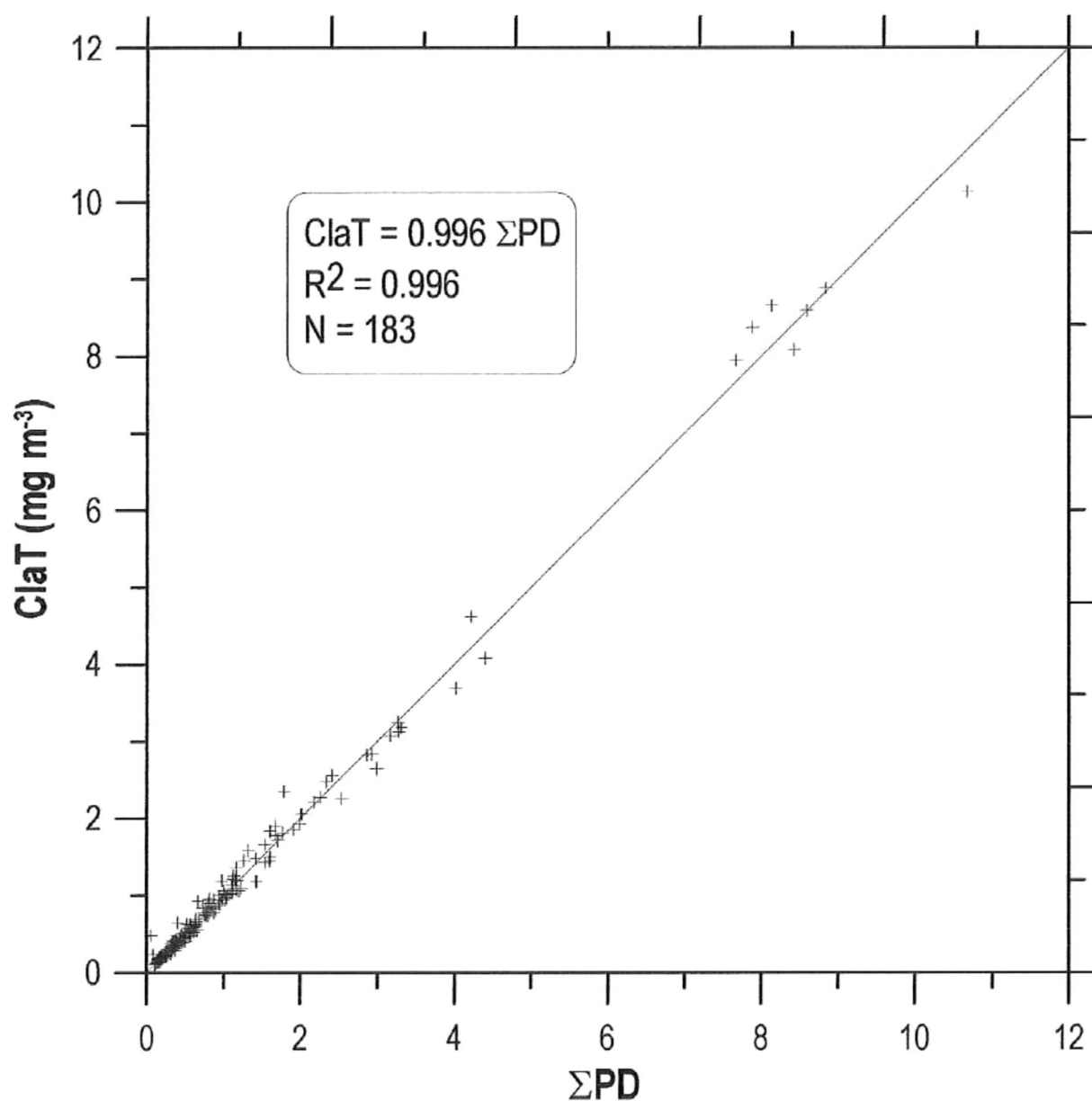


Figura 39 Gráfica de la concentración de Clorofila *a* Total (ClaT) en función de la sumatoria de los Pigmentos Diagnósticos indicados en la tabla 2 según la ecuación 8'. En el recuadro se muestran la ecuación resultante (ecuación 23), el coeficiente de determinación (R^2) y el número de datos (N).

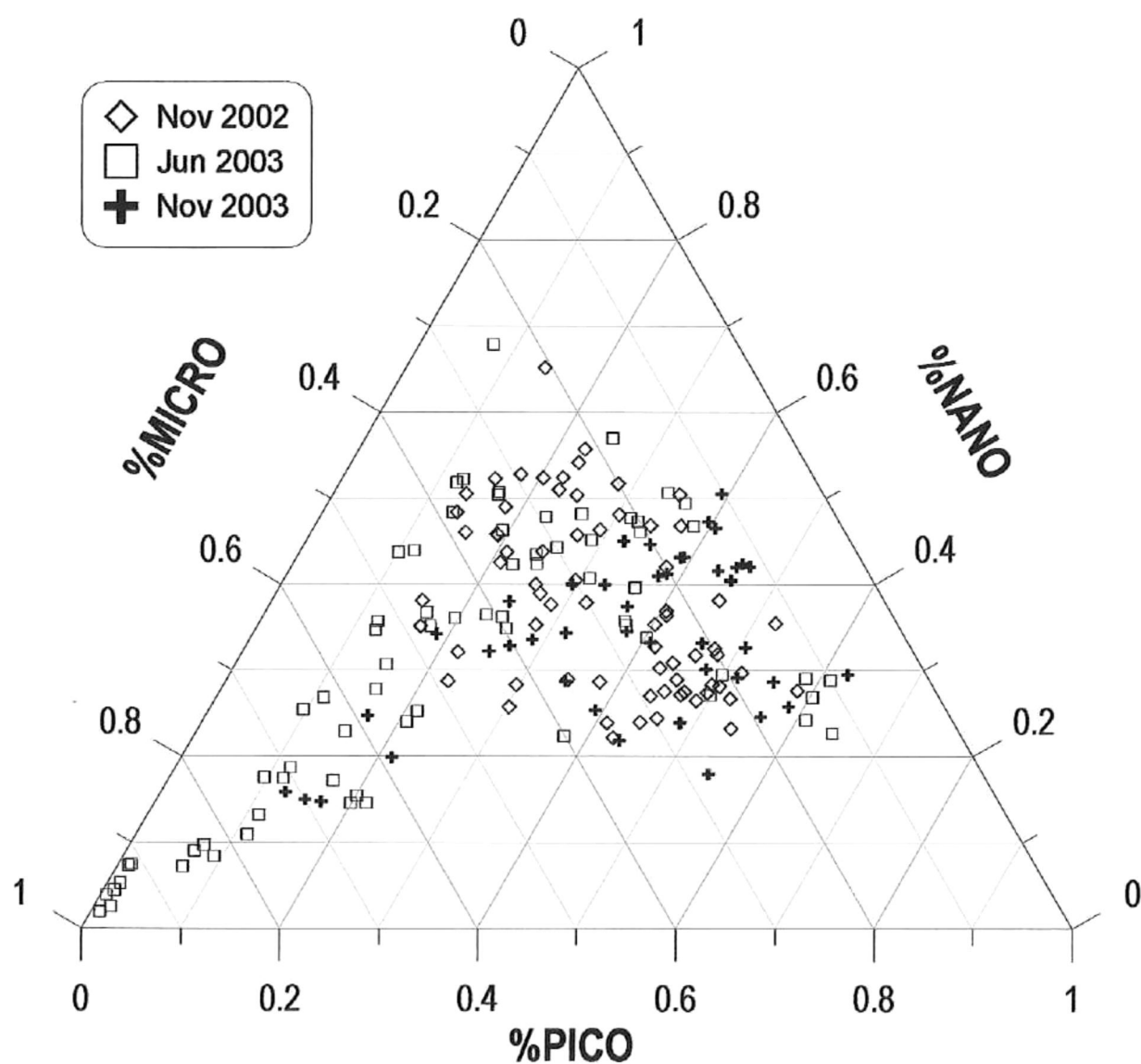


Figura 40 Diagrama ternario mostrando la proporción de la ClaT que corresponde a cada uno de los grupos de tamaño de fitoplancton para los cruceros de Noviembre de 2002, Junio de 2003 y Noviembre de 2003, calculados mediante las ecuaciones 8', 9, 10 y 11. Simbología en el recuadro.

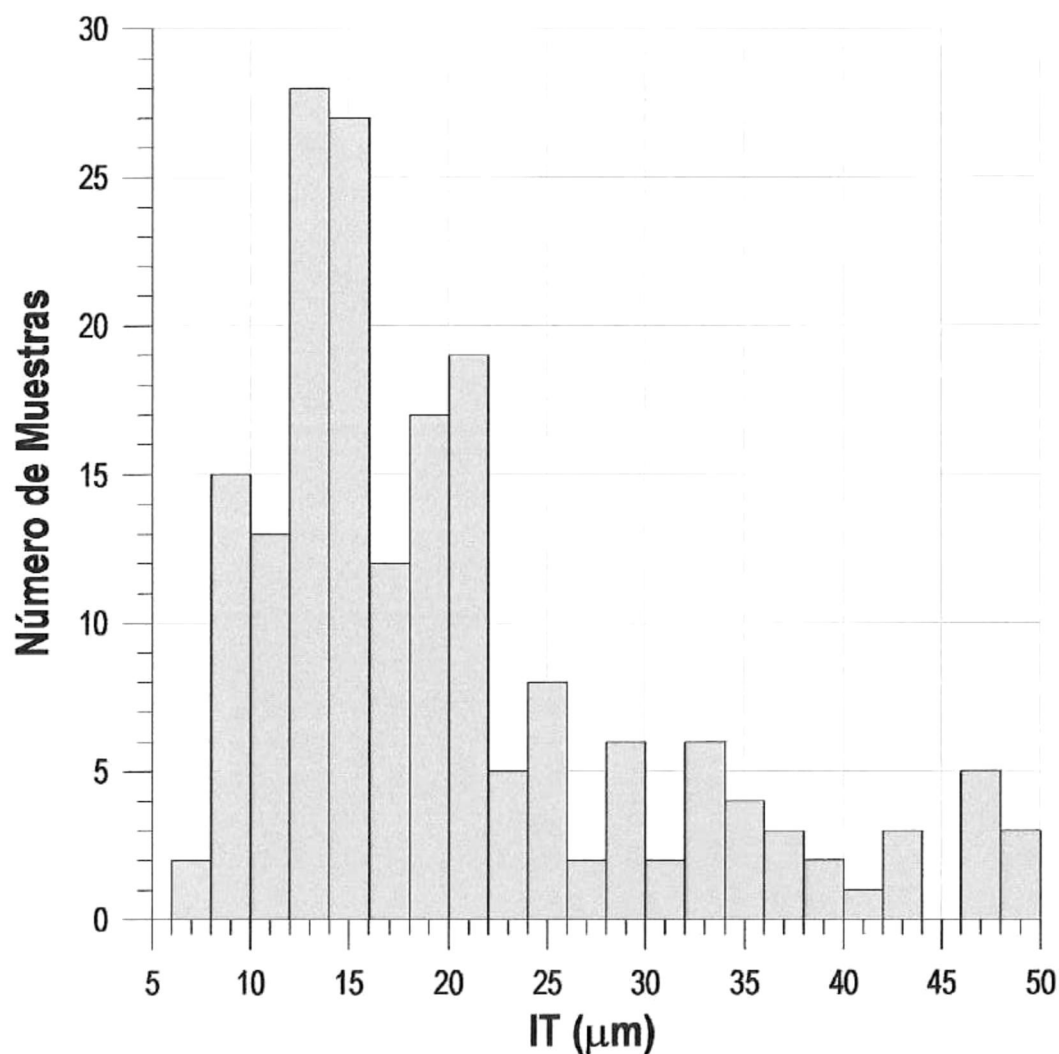


Figura 41 Histograma del índice de tamaño (IT) para los tres cruceros, calculado mediante la ecuación 17, con los coeficientes de la ecuación 8'.

Tabla 4 Promedio de los porcentajes de Pico, Nano y Micro-fitoplancton estimados a partir de los Pigmentos Diagnósticos (PD), mediante la ecuaciones 9, 10 y 11. Índice de Tamaño (IT) estimado mediante la ecuación 17.

	Nov 2002	Jun 2003	Nov 2003
%PICO	33.7	21.9	37.8
%NANO	37.9	30.4	33.6
%MICRO	28.4	47.7	28.6
IT (μm)	16.4	25.6	16.4

En Junio de 2003, las estaciones del afloramiento frente a San Quintín con dominio de quistes de Dinoflagelados y Diatomeas, presentaron casi un 100% de micro-fitoplancton como contribuyente a la biomasa (Figura 40). En el crucero de Noviembre de 2003 dominaron los tamaños más pequeños de fitoplancton, aún cuando algunas muestras costeras presentaron más del 50% de micro-fitoplancton (Fig. 40).

Aplicando estos porcentajes a la ecuación 17, se estimó el “índice de tamaño” (IT) para cada muestra. Los tamaños más representados estuvieron entre 12 y 16 μm (Fig. 41).

La dependencia del IT respecto a la ClaT resultó tener una tendencia directa en escala logarítmica (Fig. 42), mostrando que el tamaño de las células aumenta con la ClaT. Los valores más altos de IT se encontraron cercanos a la costa y en áreas de surgencias, con cierta variación en la vertical no muy clara (Figs. 43, 44, y 45).

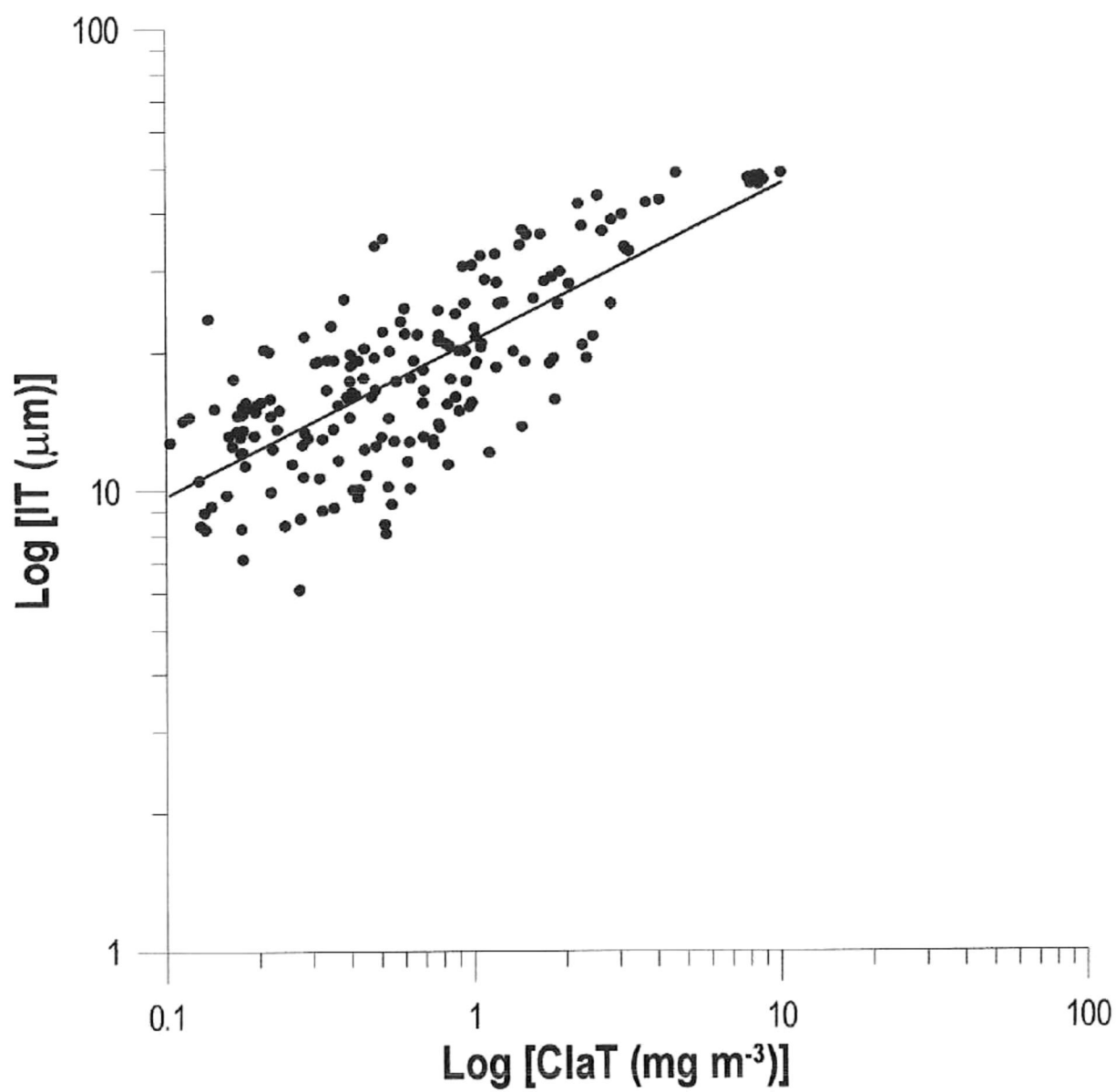


Figura 42 Gráfica del logaritmo del índice de tamaño (IT, en μm) en función del logaritmo de la concentración de Clorofila *a* Total (ClaT).

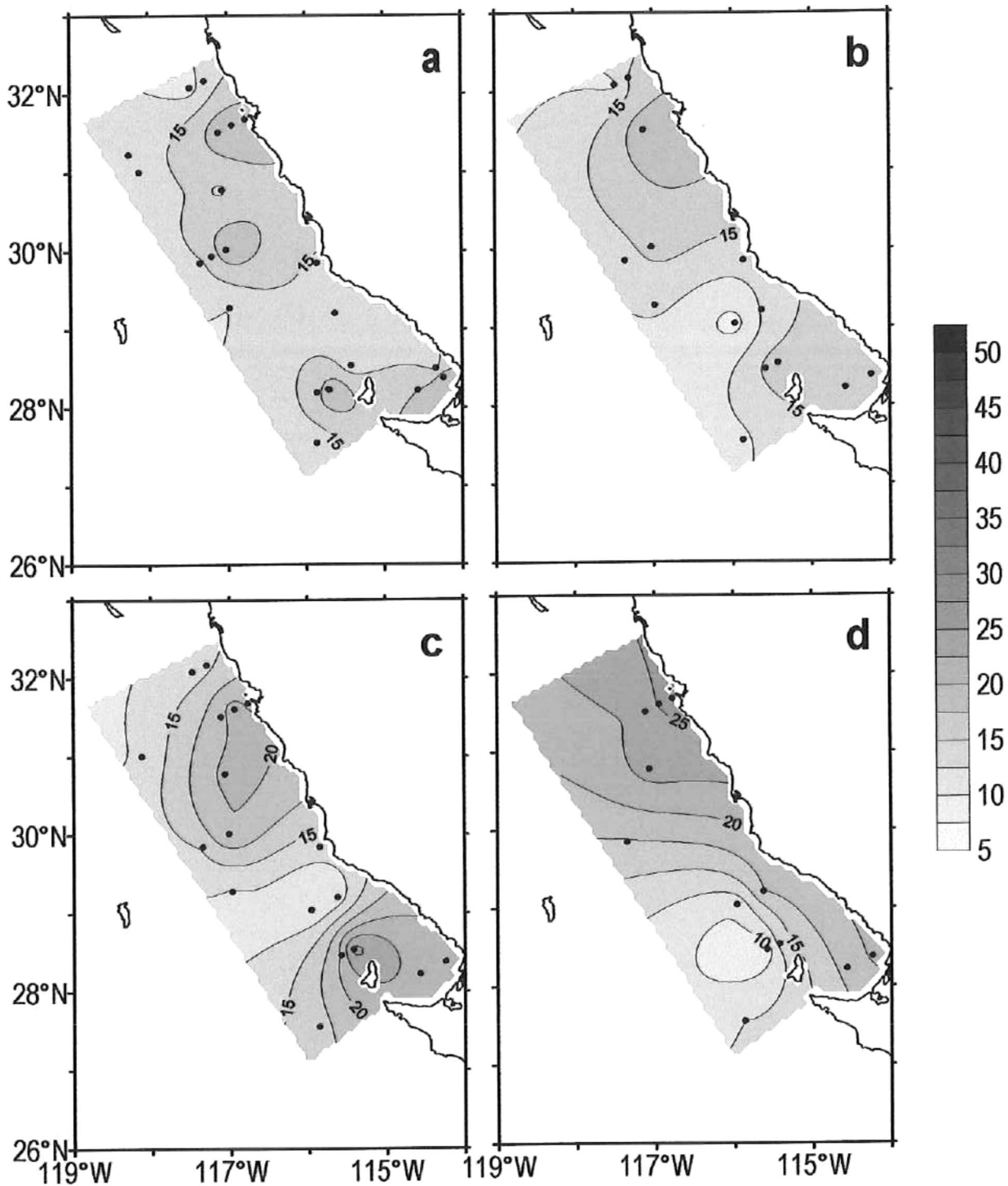


Figura 43 Variación del índice de tamaño (IT) en μm para Noviembre de 2002 a cuatro niveles en la columna de agua: superficie (a), por arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (d). Los puntos indican las estaciones para las cuales hay datos.

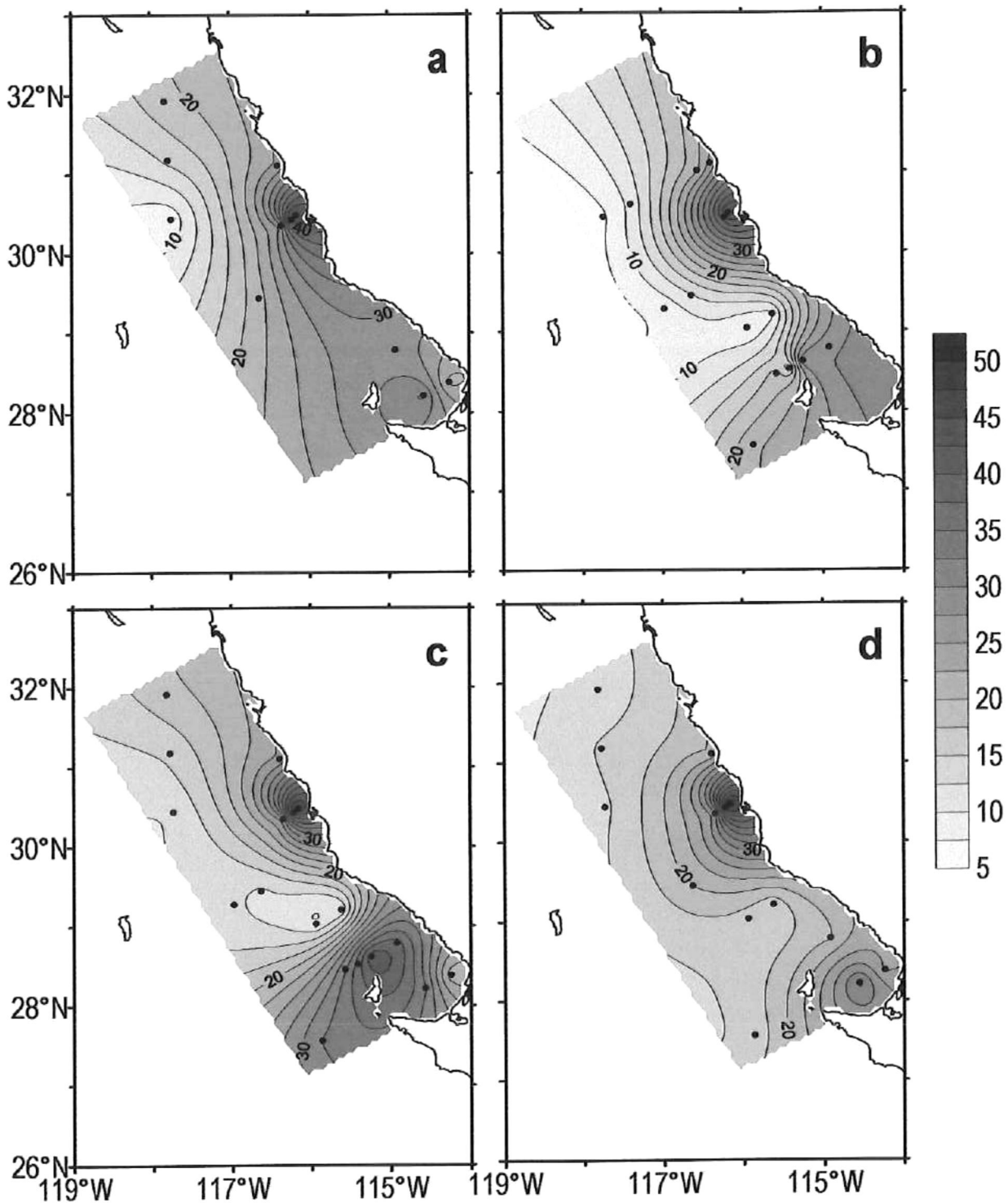


Figura 44 Variación del índice de tamaño (IT) en μm para Junio de 2003 a cuatro niveles en la columna de agua: superficie (a), por arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (d). Los puntos indican las estaciones para las cuales hay datos.

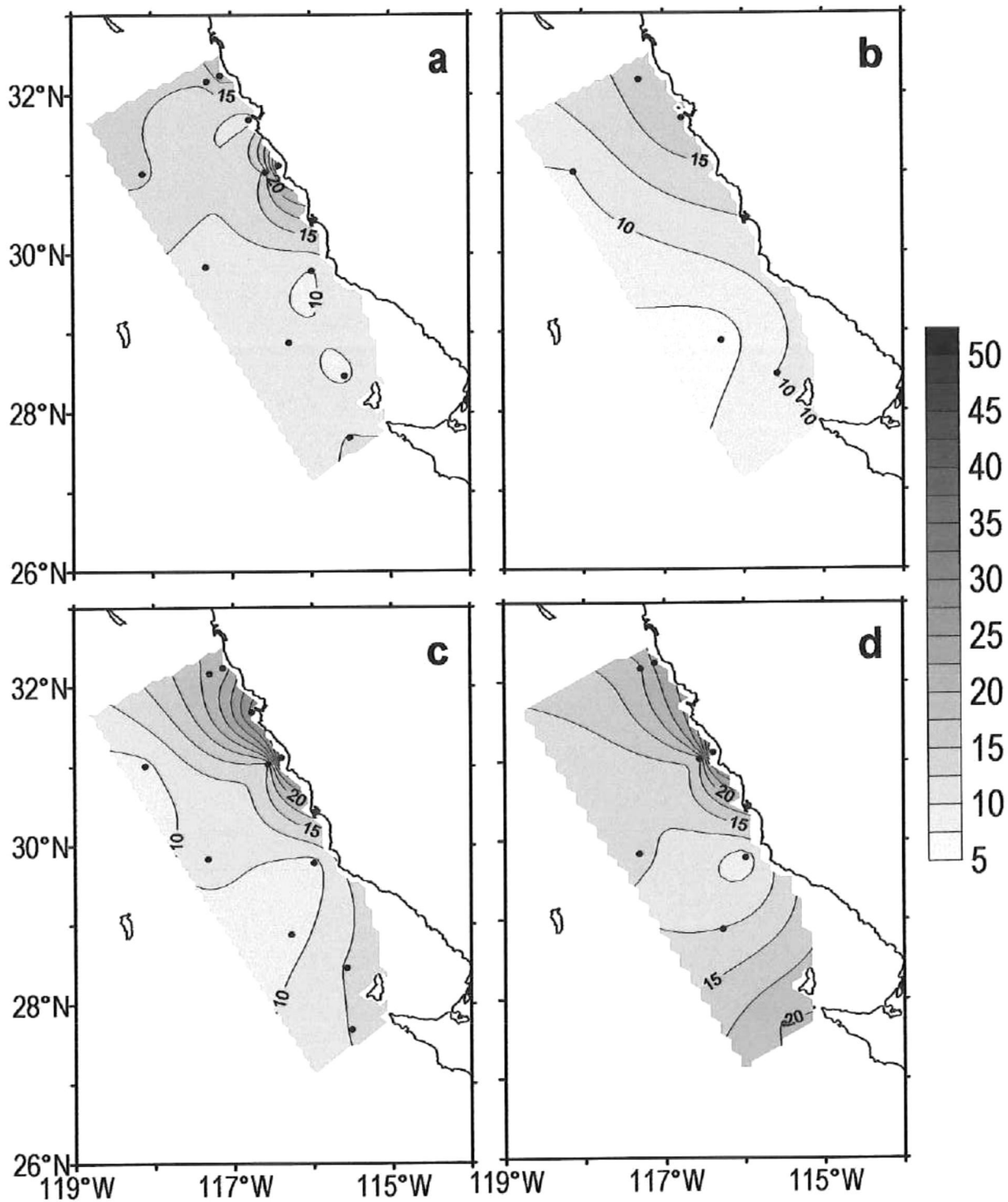


Figura 45 Variación del índice de tamaño (IT) en μm para Noviembre de 2003 a cuatro niveles en la columna de agua: superficie (a), por arriba del MPC (b), en el MPC (c) y por debajo del MPC (d). Los puntos indican las estaciones para las cuales hay datos.

4.4.7 Índice de Empaquetamiento (Q_a^*)

Se estimó el $Q_a^*(440)$ para todas las muestras del crucero de Junio de 2003 mediante la ecuación 21. La Figura 46 muestra gráficamente lo que $Q_a^*(\lambda)$ pretende mostrar numéricamente. Se encontró una buena relación entre $Q_a^*(440)$ y $a_{ph}^*(440)$, tendiendo a haber el mayor empaquetamiento en las muestras con menor $a_{ph}^*(440)$ (Fig. 47). La ecuación que describe la relación entre $Q_a^*(440)$ y $a_{ph}^*(440)$ en nuestros datos es:

$$a_{ph}^*(440) = 0.1225 Q_a^*(440) - 0.0126 \quad (R^2 = 0.943, N = 72) \quad (\text{ecuación 24})$$

El $Q_a^*(440)$ presentó la tendencia a decrecer con la ClaT de manera logarítmica (Fig. 48), aunque con una gran dispersión.

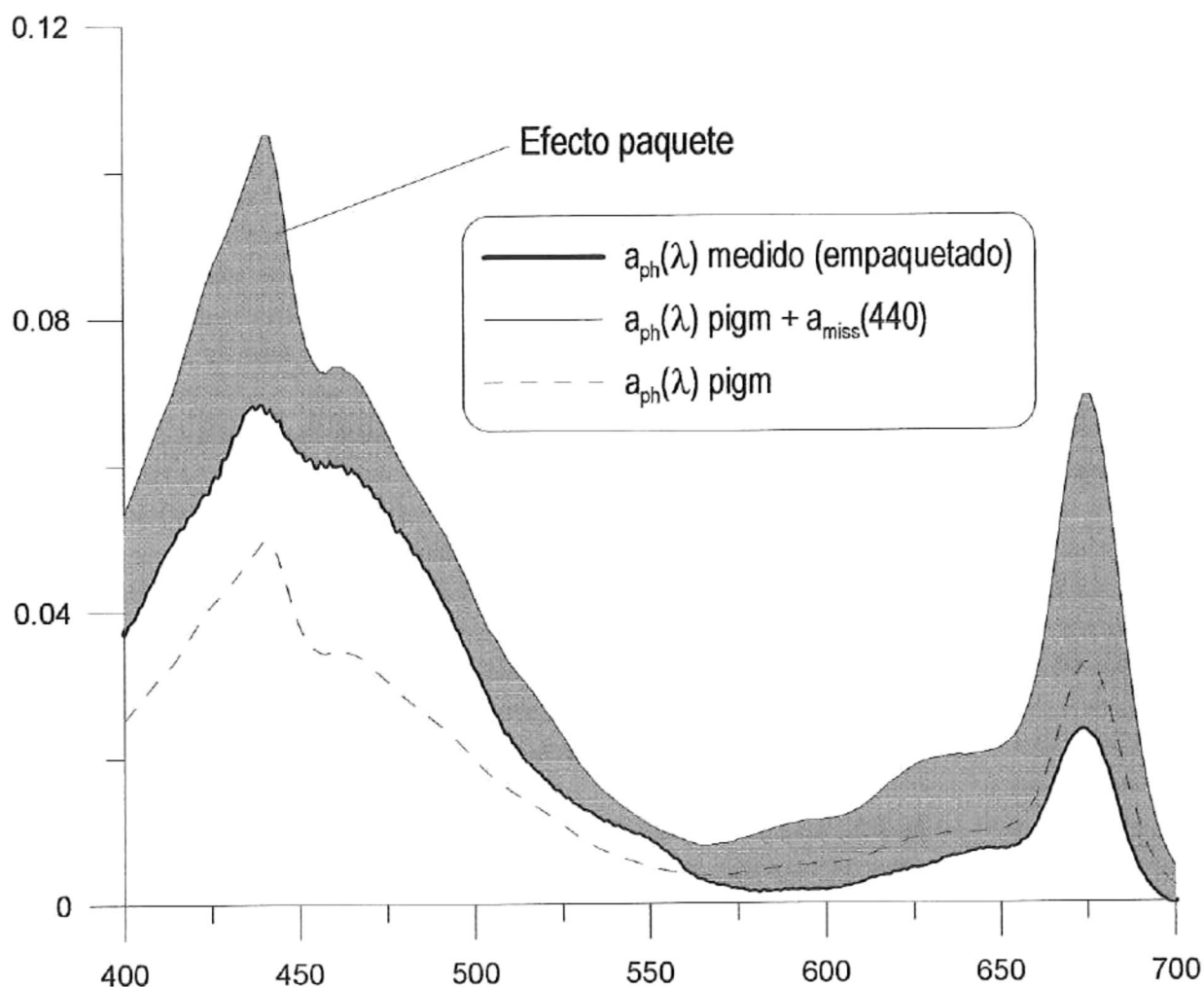


Figura 46 Ejemplo (muestra de la estación B5 a 25 m) resaltando el efecto paquete y las bases teóricas del índice de empaquetamiento $Qa^*(\lambda)$. El término a_{miss} se calcula solo para 440 nm, donde hay mayor variación en el espectro. La curva punteada es la calculada mediante la sumatoria de la contribución a la absorción de cada pigmento, estimada a partir de sus concentraciones y absorciones específicas, la gruesa es la medida con el método del filtro, y la línea delgada continua es la corregida al sumar el $a_{miss}(440)$ a la calculada mediante los pigmentos.

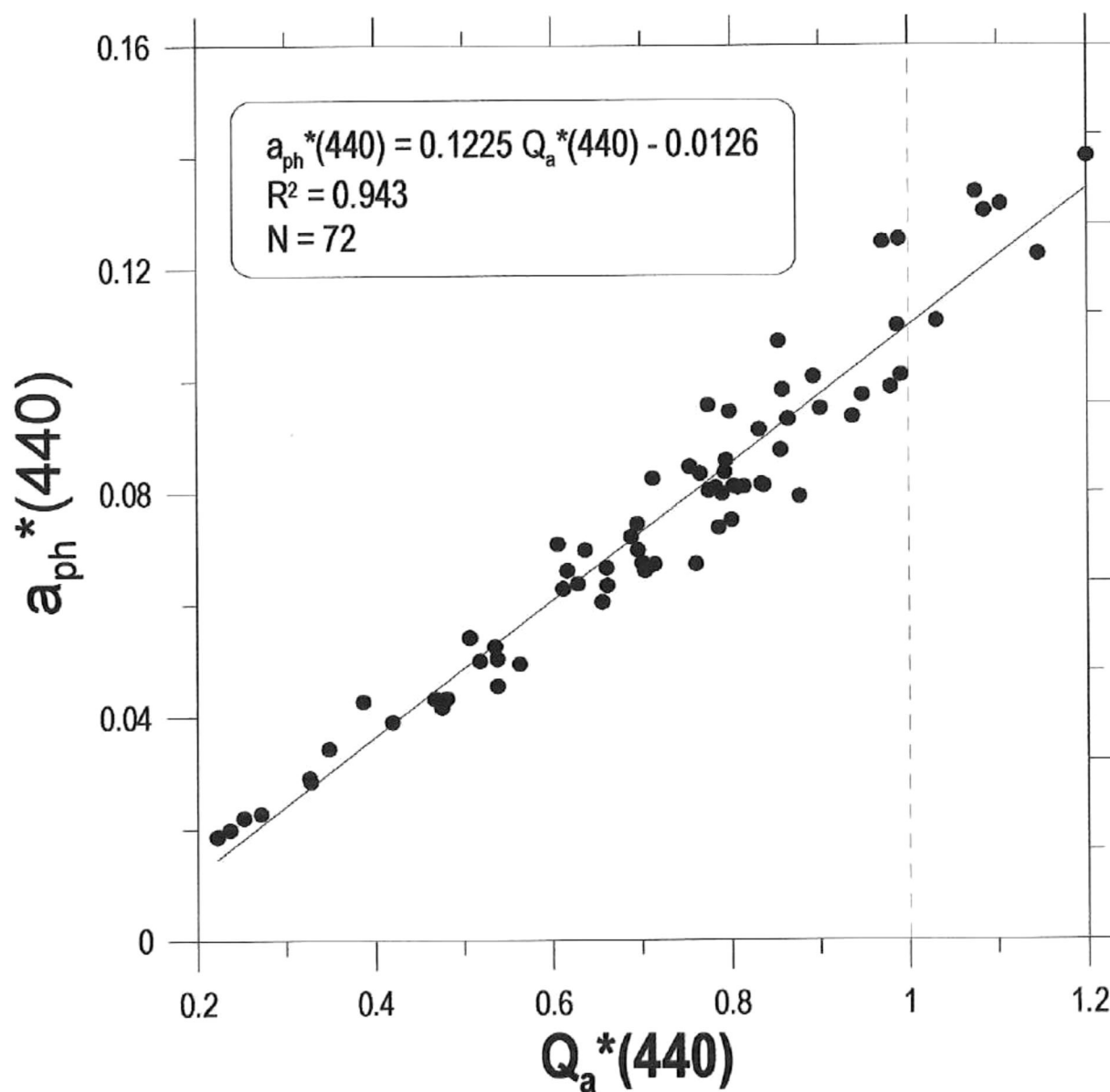


Figura 47 Variación de $a_{ph}^*(440)$ en función del índice de empaquetamiento $Q_a^*(440)$. La línea punteada indica el máximo valor teórico de $Q_a^*(440)$.

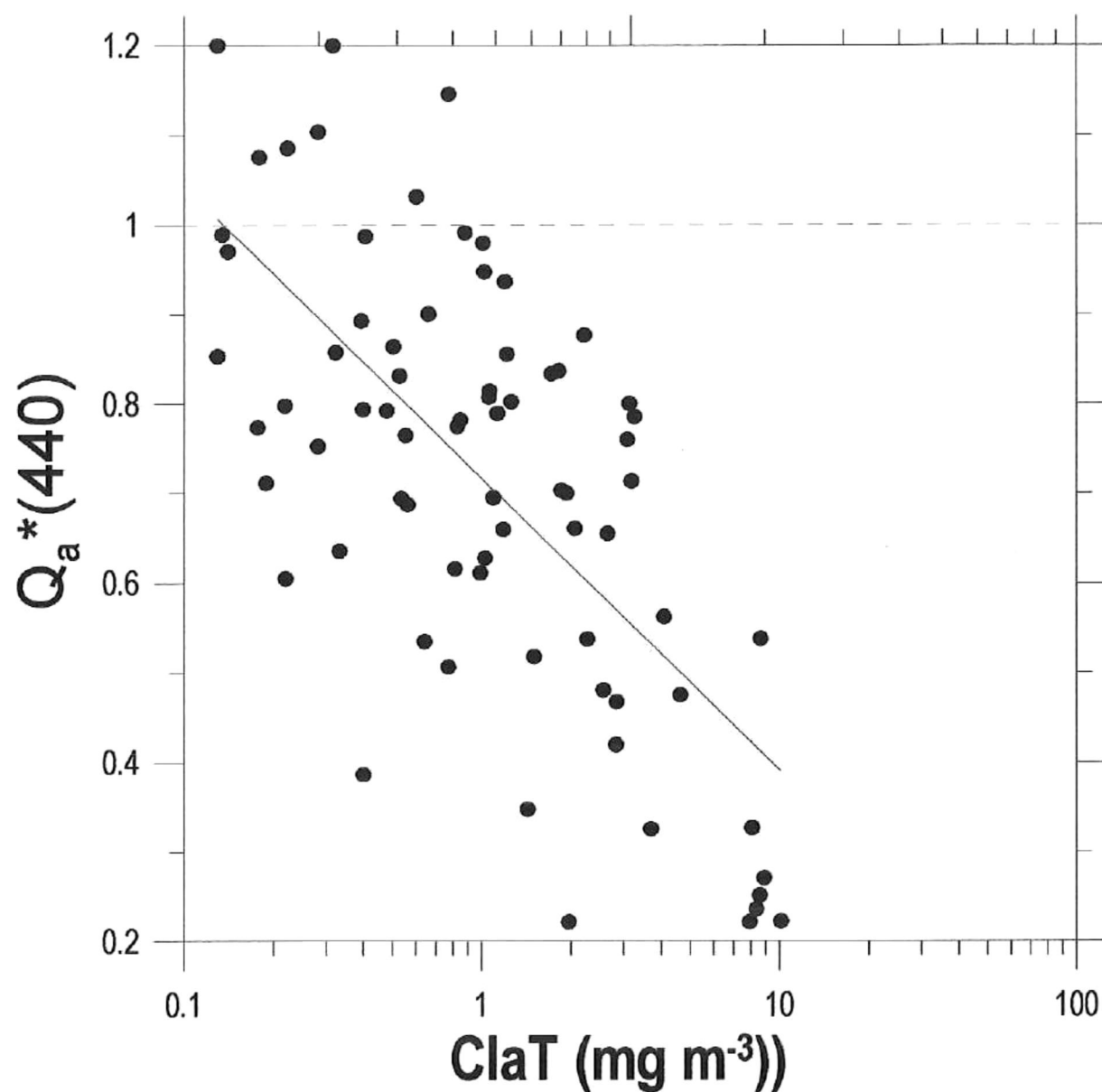


Figura 48 Variación del índice de empaquetamiento $Q_a^*(440)$ en función de la concentración de ClaT. La línea punteada en $Q_a^*(440)=1$ indica el máximo valor teórico.

4.4.8 Razones de Pigmentos Fotoprotectores y Fotosintéticos y su Variación Espacial y Temporal.

En esta sección se hace una recapitulación de lo relevante en cuanto a cada uno de los pigmentos en particular tomando en cuenta los 3 cruceros, para luego abordar las razones pigmentarias.

La Clb fue un pigmento presente en proporciones importantes en los tres cruceros en prácticamente todas las muestras. Las únicas excepciones fueron las estaciones del afloramiento frente a San Quintín durante Junio de 2003 (estaciones D1 y D2 en Junio 24, Fig. 19), en las cuales los principales pigmentos AFS fueron Fuco, Peri y Clc2. En especial, en el crucero de Noviembre de 2003 la Clb fue el pigmento AFS encontrado en mayor proporción en prácticamente todas las muestras (Fig. 31). Otro pigmento AFS consistentemente presente en los tres cruceros fue la Clc2, aunque en proporciones relativamente bajas.

La Hex fue otro de los pigmentos AFS presentes en proporciones consistentes en todas las muestras, con excepción de las del afloramiento de Junio 2003 (Fig. 18). Presentó la tendencia a incrementar con la profundidad.

La But es otro pigmento de los considerados AFS que estuvo presente en casi todas las muestras, aunque en proporciones bajas, aumentando su proporción con la profundidad. En general, presentó mayor proporción en las estaciones de los transectos E, F y H.

La Pras fue el pigmento AFS en menores proporciones de los enlistados en la Tabla 1. Este pigmento tuvo poca importancia en estos muestreos (Figs. 7, 18 y 30).

De entre los AFP analizados, el que se encontró en mayores concentraciones fue la Zea. Se encontraron excepciones en muestras costeras relacionadas a zonas de surgencias, donde el AFP en mayor proporción fue la Diad.

Los demás AFP se encontraron en proporciones demasiado bajas. La Allo, un pigmento AFP, tuvo pequeñas proporciones en algunas muestras costeras (Figs. 7, 18 y 30).

Los pigmentos agrupados como fotosintéticos (AFS) mostraron una tendencia general a aumentar con la profundidad de manera lineal (Fig. 48), mientras los fotoprotectores (AFP) tuvieron la tendencia a decrecer con la profundidad, presentando una variación muy amplia en las muestras tomadas arriba del MPC (Fig. 49). En las muestras tomadas en el MPC y por debajo de éste, la tendencia de los AFP fue a permanecer constantemente bajos y sin mucha variación con la profundidad. Esto dio la pauta para clasificar las muestras en dos capas de acuerdo a las condiciones de luz a las que se encuentra adaptado: la Capa Superior (CS), que comprende las muestras de superficie y tomadas por arriba del MPC, y la Capa Inferior (CI), comprendiendo las muestras tomadas en el MPC y por debajo del mismo. Esta clasificación hace que algunas muestras costeras de la CI se encuentren a profundidades muy someras, y algunas de la CS de estaciones alejadas de la costa se encuentren a profundidades relativamente grandes, pero nos provee de una herramienta para estudiar la diferencia entre poblaciones aclimatadas a altas y bajas irradiancias, siendo la profundidad del MPC el límite que define ambas en todo momento.

En lo subsecuente, se referirá a la CS y CI de acuerdo a esta clasificación, por lo que habrá que tenerla en mente.

Se graficaron histogramas de $a_{ph}^*(440)$ para cada una de las capas con las muestras de los tres cruceros para tratar de encontrar diferencias entre ambas (Figs. 50 y 51). La moda para la CS se encontró entre 0.12 y 0.13 $m^2\ mg^{-1}$ y para la CI entre 0.08 y 0.09 $m^2\ mg^{-1}$.

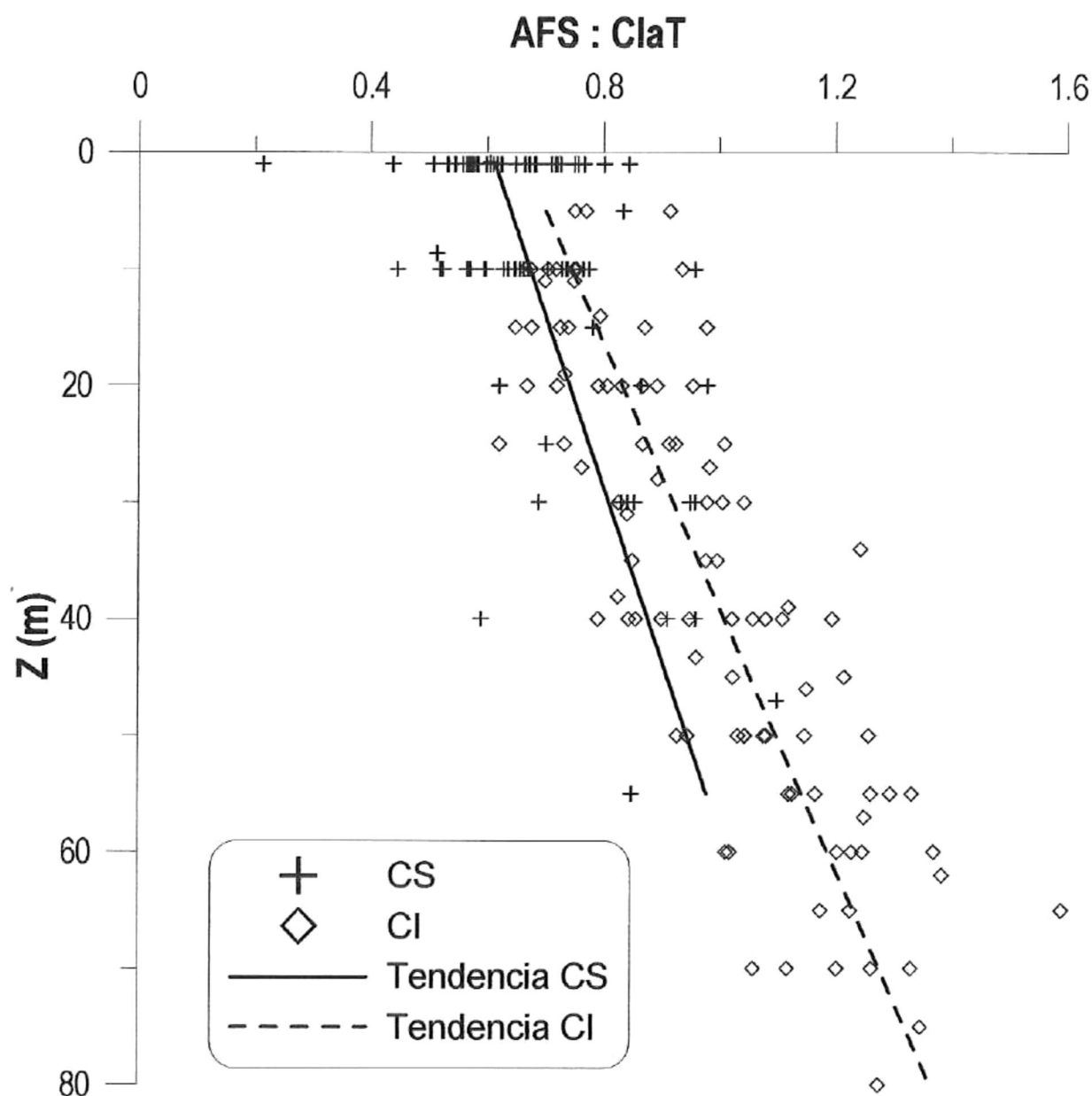


Figura 49 Gráfica de las razones de pigmentos AFS:Clat en función de la profundidad. Muestras de la Capa Superior (CS) e Inferior (CI) diferenciadas. Se graficaron las muestras de los 3 cruceros. Simbología indicada en el recuadro.

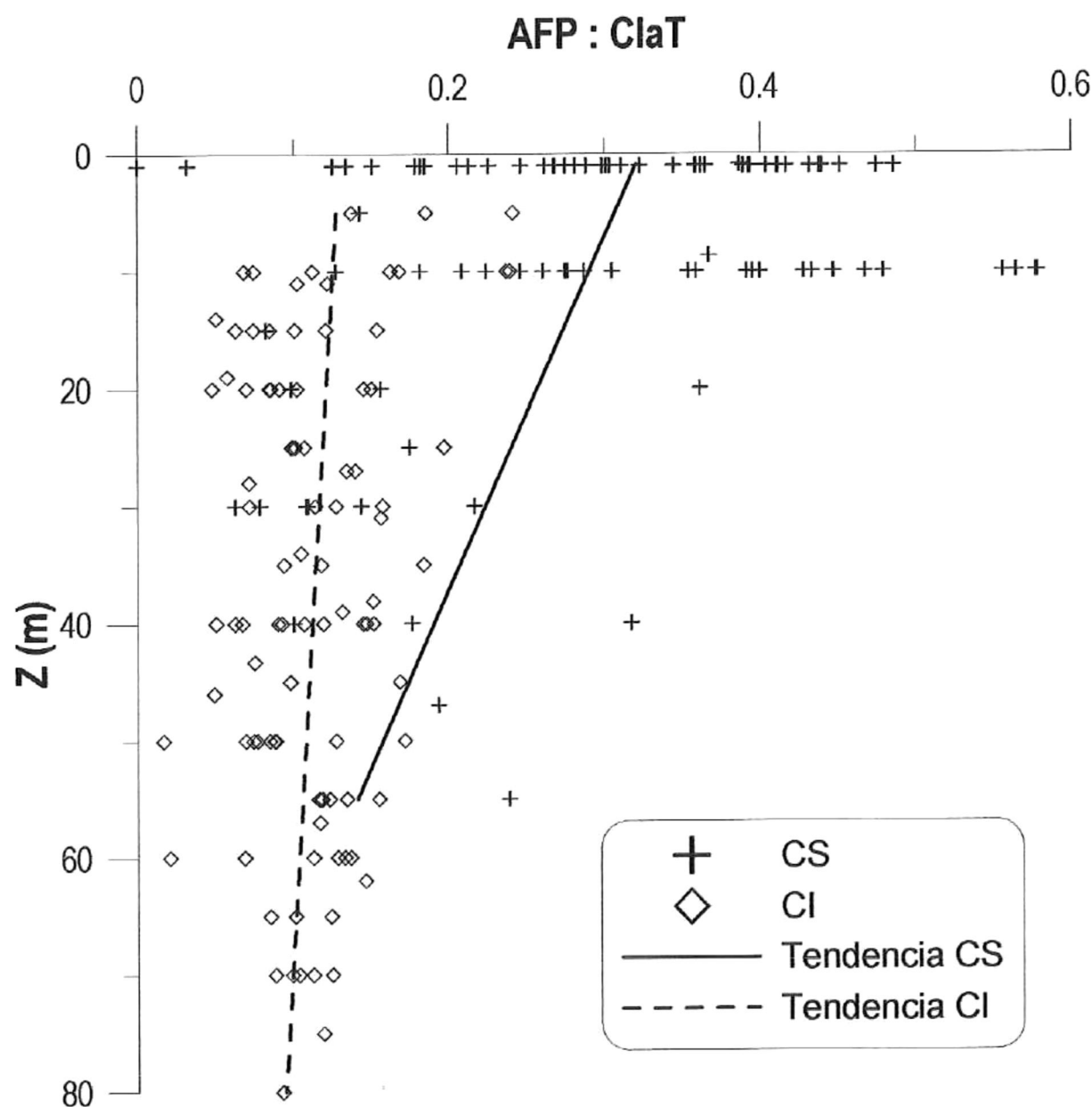


Figura 50 Gráfica de las razones de pigmentos AFP:Clat en función de la profundidad. Muestras de la Capa Superior (CS) e Inferior (CI) diferenciadas. Se graficaron las muestras de los 3 cruceros. Simbología indicada en el recuadro.

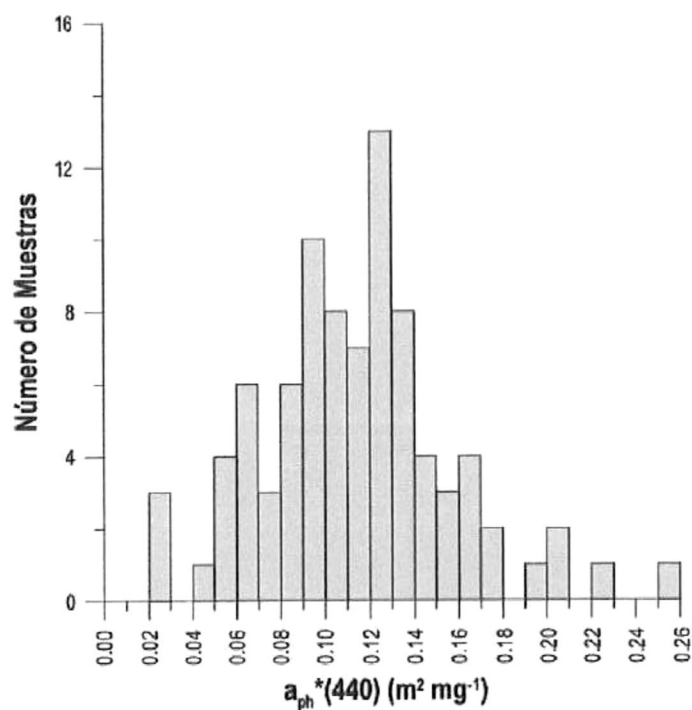


Figura 51 Histograma de $a_{ph}^*(440)$ en la Capa Superior (CS) (ver texto para explicación) para los tres cruceros.

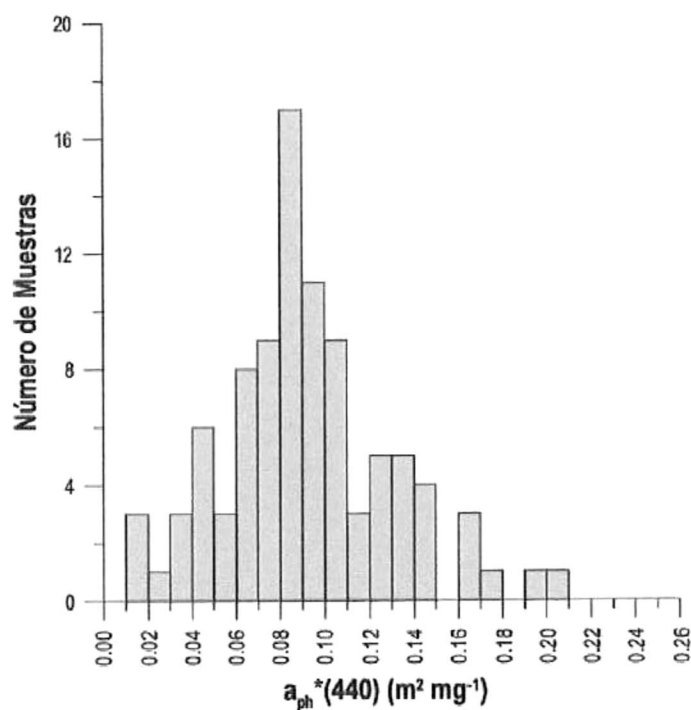


Figura 52 Histograma de $a_{ph}^*(440)$ en la Capa Inferior (CI) (ver texto para explicación) para los tres cruceros.

5 DISCUSIÓN.

La porción de la Corriente de California (CC) localizada frente a las costas de Baja California, ha sido objeto de estudio a través de un programa de cruceros realizados desde 1949, a partir del establecimiento del programa CalCoFI (Lynn y Simpson, 1987). Desde 1997 el muestreo de la porción correspondiente a aguas mexicanas del Sistema de la Corriente de California (SCC) quedó a cargo del programa "Investigaciones Mexicanas en la Corriente de California" (IMECOCAL), el cual adoptó la red de estaciones de CalCoFI para dar seguimiento a la información generada por éste, con los mismos protocolos de muestreo y análisis (www.imecocal.cicese.mx).

De los tres dominios en que Lynn y Simpson (1987) clasificaron al SCC, nuestra área de estudio se restringe al dominio costero y parte del dominio de transición, el cual se localiza aproximadamente a 200 km frente a las costas de Baja California y coincide con el núcleo de la CC (Fig. 1). El dominio oceánico queda afuera por completo de nuestra área de estudio, pues va desde aproximadamente 400 km de la costa hasta el Frente de California, localizado a aproximadamente 850-900 km de la costa, el cual es una frontera marcada entre la masa de agua del SCC y la masa de agua Nor-Pacífico Oriental (Sverdrup *et al.*, 1942).

Una característica común en el SCC es la presencia de un máximo profundo de clorofila (MPC) (Hayward *et al.*, 1995). La profundidad y concentración de Cla en éste máximo varía de la costa hacia fuera (Hayward *et al.*, 1995; Millán-Núñez *et al.*, 1996), generalmente encontrándose en la porción superior de la nitraclina, donde la concentración de nitratos es cercana a 1.0 μM (Hayward *et al.*, 1995). En nuestra área de estudio, la profundidad a la que se encuentra el MPC incrementa de la costa hacia afuera y del norte hacia el sur (Millán-Núñez *et al.*, 1997). Esto es de relevancia debido a que la estrategia de muestreo se basó en el perfil de ClaT, en especial en la ubicación del MPC en la columna

de agua, donde éste se tomó como el límite entre la Capa Superior (CS) e Inferior (CI) (ver explicación en Sección 4.7, Fig. 50).

En cuanto a la estacionalidad, en base a la temperatura superficial del mar (TSM), el área de estudio presenta dos periodos estadísticamente distinguibles al año: la temporada fría, de Enero a Junio, y la cálida, de Julio a Diciembre (Millán-Núñez *et al.*, 1996). Los cruceros fueron realizados en los meses de Noviembre (2002 y 2003), en la temporada fría, y en Junio (2003), en la temporada cálida, esperando evaluar las diferencias estacionales en la composición pigmentaria y en $a_{ph}^*(\lambda)$.

Primeramente se discute la variación del coeficiente de absorción del fitoplancton $a_{ph}(\lambda)$ en relación a la concentración de Clorofila a Total (Clat), para posteriormente evaluar la influencia de los factores propios de las poblaciones fitoplanctónicas y ambientales a la absorción de luz debida al fitoplancton. Se trata la variación espacial en cada uno de los cruceros, para luego describir la variación temporal e integrar la información de los tres.

5.1 Coeficiente de Absorción del Fitoplancton

En general, la concentración de Cla es más elevadas cerca de la costa que en mar abierto, debido a procesos de aporte y advección de nutrientes en estas zonas. Además, el máximo de Cla en la columna de agua se encuentra por lo general a cierta profundidad, y no en la superficie, denominándolo con el término "máximo profundo de Cla" (MPC)(Hayward *et al.*, 1995).

Ya se mencionó que en nuestra área de estudio, el MPC es más somero en la costa que en mar abierto, y aumenta su profundidad de norte a sur (Millán-Núñez *et al.*, 1996). Esto es relevante debido a que la Cla es el principal pigmento en el fitoplancton marino y absorbe la mayor proporción de luz que es canalizada hacia la fotosíntesis (Jeffrey *et al.*, 1997). El coeficiente de absorción del fitoplancton ($a_{ph}(\lambda)$) aumenta en función de la ClaT de acuerdo a una función de potencia (Bricaud *et al.*, 1995, 1998, 2004)(Fig. 53). Debido a que los picos de absorción de la Cla se localizan en 440 y 675 nm (Bricaud, *et al.*, 2004, Fig. 2), los coeficientes de absorción a estas longitudes de onda son generalmente utilizados como índices de la absorción del luz por el fitoplancton. En nuestro caso, utilizando los datos de los tres cruceros, se encontraron las siguientes relaciones de $a_{ph}(\lambda)$ a 440 y 675 nm en función de la ClaT:

$$a_{ph}(440) = 0.0802 \text{ ClaT}^{(0.6901)} \quad (R^2 = 0.793, N=195) \quad (\text{ecuación 25})$$

$$a_{ph}(675) = 0.0285 \text{ ClaT}^{(0.8432)} \quad (R^2 = 0.919, N=195) \quad (\text{ecuación 26})$$

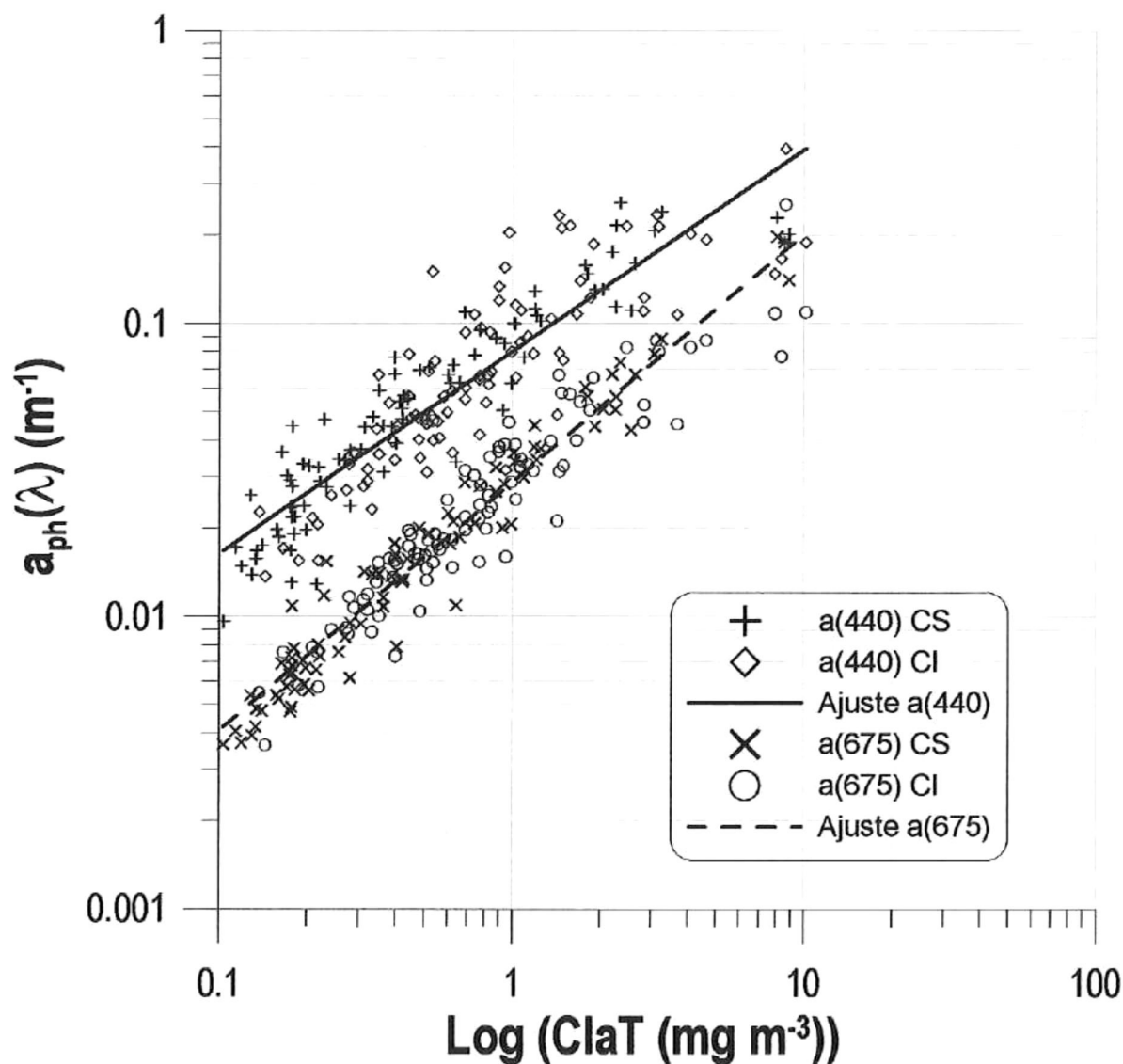


Figura 53 Variación de los logaritmos de $a_{ph}(440)$ y $a_{ph}(675)$ en función del logaritmo de la concentración de Clorofila a Total (ClaT) para los tres cruceros. Líneas de regresión corresponden a las ecuaciones 25 y 26. Datos de la capa superior (CS) y de la inferior (CI) diferenciados. Simbología indicada en el recuadro.

Es notorio que el coeficiente de determinación (R^2) es más elevado para 675 nm (ecuación 26) que para 440 nm (ecuación 25). Esto puede ser debido a que los carotenoides presentan sus picos de absorción más cerca del pico azul de absorción de la Cla (440 nm).

La Figura 2 (tomada de Bricaud, *et al.*, 2004) muestra que los pigmentos Accesorios Foto-Protectores (AFP) tienen dos picos de absorción, ambos entre 450 y 490 nm. De los pigmentos Accesorios Foto-Sintéticos (AFS), los carotenos presentan sus máximos picos de absorción entre 480 y 520 nm; en cambio, las clorofilas presentan dos picos de absorción, uno en la banda azul, entre 430 y 480, y el otro en la banda roja, entre 630 y 680. Los picos de absorción de los carotenos se localizan mucho más próximos al pico azul de la Cla (440 nm) que al pico rojo (675 nm), por lo que la variabilidad en $a_{ph}(\lambda)$ causada por ellos a 440 nm es mucho mayor que a 675 nm (Fig. 53).

La ecuación que describe el ajuste para $a_{ph}(440)$ (ecuación 25), es muy similar a las presentadas en varios estudios previos, tanto de la zona de estudio (Sosa-Ávalos, 2002), como de otras regiones (Bricaud *et al.*, 1996, 1998 y 2004). Esto a pesar de que el número de datos es muy reducido en nuestro caso, mostrando una relación ubicua, aunque con pequeñas variaciones por las condiciones preponderantes de cada región en particular.

Los exponentes en las ecuaciones 25 y 26 (pendientes de las rectas de la Fig. 53) muestran que la razón $a_{ph}(440):a_{ph}(675)$ va disminuyendo con el aumento de la ClaT. Esta tendencia ha sido encontrada con anterioridad (Bricaud *et al.*, 1995; Dupouy *et al.*, 1997) y se le ha relacionado con el efecto paquete y/o con cambios en la composición pigmentaria, e incluso ha sido utilizada como un indicador, ya sea en la razón azul:rojo, como usualmente se refieren a la razón $a_{ph}(440):a_{ph}(675)$, o su inverso (rojo:azul) (Bricaud *et al.*, 1995). Dupouy *et al.* (1997) menciona que la razón azul:rojo es también un indicador de la proporción de AFP.

El efecto paquete es un aplanamiento variable del espectro $a_{ph}^*(\lambda)$ debido a que en el agua de mar el material biológico no se encuentra disuelto, sino contenido en partículas (Duysens, 1956). Este efecto depende del tamaño de las células y del coeficiente de absorción del material que las forma (Morel y Bricaud, 1981; Sathyendranath *et al.*, 1987; Babin *et al.*, 1993; Bricaud *et al.*, 2004). En sí, es la disminución de la eficiencia con que la luz es absorbida por unidad de Cla en el espectro visible. Los diferentes pigmentos accesorios tienen influencia también en el efecto paquete (Nelson *et al.*, 1993; Bricaud *et al.*, 2004). Por lo hasta aquí expuesto, se ha optado utilizar $a_{ph}^*(440)$ para estudiar el efecto de la composición pigmentaria en $a_{ph}^*(\lambda)$ y $a_{ph}^*(675)$ para estudiar el efecto paquete.

Se exploraron las variaciones en el coeficiente de absorción en cada uno de los cruceros por separado, con el objeto de estudiar la variación espacial, y se integraron los tres cruceros para estudiar la variación temporal y tratar de definir patrones.

5.2 Crucero de Noviembre de 2002.

El crucero realizado durante Noviembre de 2002 cae en la clasificación de temporada fría descrita por Millán-Núñez *et al.* (1996). Durante este crucero se encontraron condiciones de surgencia a lo largo de la costa de Baja California, principalmente frente a Ensenada, lo que provocó que en la estación B1 se encontrara el máximo valor de ClaT de este crucero. El área estuvo dominada por condiciones oligotróficas en las estaciones alejadas de la costa y mesotróficas en la región costera, con excepción de los transectos E y F, los cuales estuvieron influenciados por un remolino anticiclónico (Figs. 4 y 6).

Los remolinos anticiclónicos presentan una rotación a favor a las manecillas del reloj y en los casos en que son afectados por la rotación terrestre (geostróficos), producen una elevación de la superficie del océano en su centro, que decrece radialmente hacia su borde. El desnivel genera un hundimiento de agua en su centro que resulta en una depresión de la termoclina y un engrosamiento de

la capa superficial (Duxbury *et al.*, 2000). Tradicionalmente estos remolinos se asocian con temperaturas cálidas (Kitano 1975; Smith y Baker 1985; Van Aken *et al.* 2003; López-Calderón, 2005), aunque éstas no siempre son mayores a las de sus alrededores (Morrow *et al.* 2003), y con bajas densidades fitoplanctónicas (Van Aken *et al.* 2003; López-Calderón, 2005).

El remolino anticiclónico encontrado en los transectos E y F (Fig. 7a) presentó las características descritas, provocando una alberca de agua más cálida en el centro y un margen de agua de menor temperatura surgida de capas inferiores para remplazar el agua hundida, lo cual fue muy notorio en la isóbata 50 (Fig. 4d y 6E). Dicho remolino también provocó un surgimiento de agua en la porción oeste de la Isla Cedros, región donde también se encontraron concentraciones de ClaT correspondientes a condiciones mesotróficas (Fig. 7a).

Se sabe que el surgimiento de agua de capas inferiores del océano usualmente provocan afloramiento costeros de fitoplancton, generalmente dominados por diatomeas y/o dinoflagelados (Kudela *et al.*, 2005). La advección de agua fría, rica en nutrientes, desde capas más profundas del océano hacia la superficie los detona (Goericke *et al.*, 2004).

Las condiciones de surgencia frente a la costa de Ensenada favorecieron el desarrollo de diatomeas, como se observó por el dominio del género *Nitzschia* en los conteos de fitoplancton y por la presencia de *Fuco* en proporciones mayores en las estaciones B1, B2 y B3 que en el resto.

Otras estaciones con alta proporción de *Fuco* fueron las localizadas dentro de Bahía Vizcaino (H1 y H2), una zona somera rica en plancton (Aguirre-Hernández, 2004). En los conteos al microscopio se comprobó que en estas estaciones dominó una población de diatomeas centrales de varios géneros, sin alguno que dominara en particular. Los análisis por HPLC revelan que además de diatomeas, se encontraban otros grupos de microalgas, evidenciado por las proporciones de Hex, indicadora de primnesiofitas, Clb, indicadora de algas verdes, Clc2 y c3 presentes en diversos grupos (Tabla 1, Fig. 8).

Desgraciadamente, una de las limitantes prácticas de los conteos de fitoplancton mediante microscopio invertido es que el aumento máximo con el cual es posible realizarlos (400X), no permite identificar con certeza células menores a aproximadamente 5µm. En consecuencia, buena parte del nano-plancton y el total de pico-plancton se omiten en estos conteos.

Esta es una de las razones por las que la quimiotaxonomía del fitoplancton ha cobrado gran importancia a partir de la implementación de las metodologías modernas de HPLC. Gracias a ello, es posible inferir los grupos presentes aún cuando no se hayan observado o identificado al microscopio (Jeffrey *et al.*, 1997; Aguirre-Hernández *et al.*, 2004; Millán-Núñez *et al.*, 2004; Bricaud *et al.*, 2004).

De las proporciones pigmentarias encontradas, se infiere una presencia generalizada de algas verdes (C1b) y primnesiofitas (Hex) (Tabla 1, Fig. 8); y en algunas estaciones, sobre todo en las oligotróficas, la presencia de la cianobacteria *Prochlorococcus* sp.(DVC1a, Fig. 8). El grupo de las cianobacterias (Zea), (Tabla 1) también tuvo una presencia generalizada, aunque en las estaciones eutróficas y mesotróficas su proporción fue menor (Fig. 8).

La clasificación de los pigmentos en Accesorios Foto-Sintéticos (AFS) y Accesorios Foto-Protectores (AFP) ha sido utilizada por varios autores (Claustre *et al.*, 1994; Moline, 1998; Eisner *et al.*, 2003; Bricaud *et al.*, 2004), quienes han utilizado razones pigmentarias como indicadores del estado de foto-aclimatación del fitoplancton, mostrando que pueden ser potencialmente utilizadas para evaluar cambios en las condiciones de luz y de mezcla (Claustre *et al.*, 1994; Moline, 1998; Eisner *et al.*, 2003).

En nuestro caso, las razones AFP:C1aT, AFS:C1aT y AFP:AFS resultaron brindar información relevante respecto a la adaptación del fitoplancton a diferentes condiciones ambientales (Fig. 54).

Durante el crucero de Noviembre de 2002, en las estaciones de la CS, se observó una clara tendencia a encontrar razones bajas AFP:C1aT en las estaciones con mayores concentraciones de C1aT

(mesotróficas y eutróficas). Por el contrario, razones altas fueron encontradas en condiciones oligotróficas (Fig. 9). La razón AFP:ClaT presentó una marcada tendencia a disminuir con la ClaT en esta capa (Fig. 54a). La CI presentó la tendencia a tener la misma razón AFP:ClaT al aumentar la ClaT (Fig. 54a).

Esto muestra la importancia de dividir en al menos dos capas la columna de agua para estudios del estado de foto-aclimatación del fitoplancton, presentándose tendencias totalmente diferentes entre las muestras de la CS, adaptadas a regímenes luminosos muy variables, y las de la CI, adaptadas a regímenes de luz más homogéneos en cuanto al tiempo, pero de continua restricción de luz.

Las irradiancias en la CS pueden llegar a valores por arriba de $2000 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (ver sección 4.1), por lo que a bajas concentraciones de ClaT se hace necesaria la presencia de una alta proporción de AFP. Al aumentar la concentración de ClaT el efecto paquete cobra importancia, pues además de haber mayor concentración de ClaT, el tamaño de las células tiende a aumentar con ésta (Fig. 42). En consecuencia, las células disminuyen su proporción de AFP por no necesitar fotoprotección (Fig. 54a)

La razón AFS:ClaT, en cambio, tuvo la tendencia a permanecer sin variación con la ClaT en la CS, mientras que en la CI disminuyó marcadamente con ésta (Fig. 54b). Esto mostró que el fitoplancton foto-aclimatado a altas irradiancias (CS) no necesitó aumentar su eficiencia fotosintética, pues la luz no fue limitante. Por otra parte, el fitoplancton foto-aclimatado a bajas irradiancias (CI), tuvo la tendencia a disminuir su proporción de AFS al aumentar la ClaT. Esto es totalmente opuesto a lo que podría esperarse si consideramos que al haber restricción de luz, la tendencia debería ser a aumentar la proporción de AFS para aumentar la eficiencia en absorción.

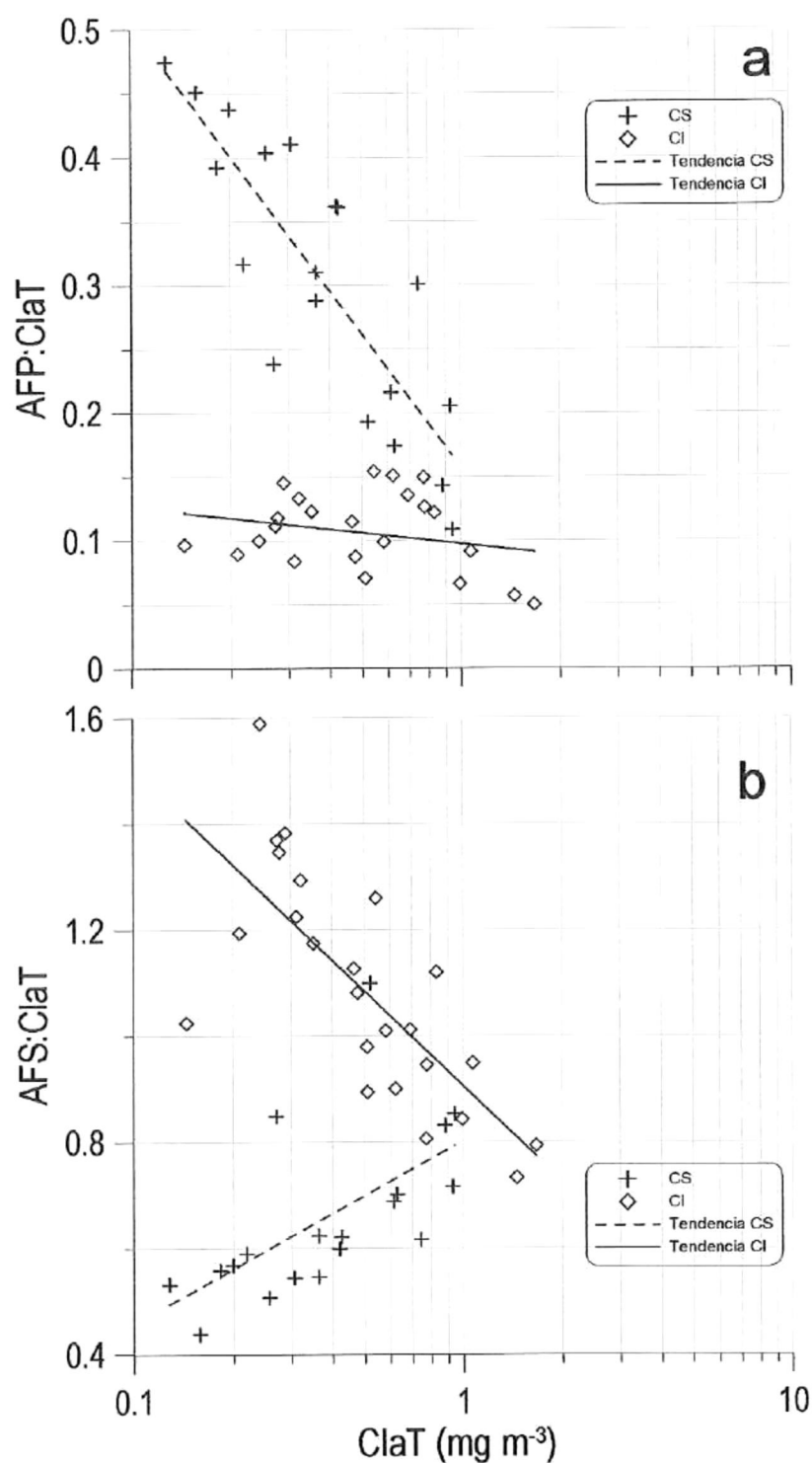


Figura 54 Variación de las razones AFP:ClaT (a) y AFS:ClaT (b) en función de la concentración de ClaT para la capa superior (CS) y para la capa inferior (CI) en Noviembre de 2002. Simbología en los recuadros.

La explicación a esto no es tan evidente y debe ser que los siguientes factores contribuyen a aumentar el efecto paquete:

- 1) La tendencia de las células a ser más grandes al aumentar la ClaT (Fig. 42)
- 2) En condiciones de limitación de luz, a partir de un cierto nivel de ClaT el aumento de la razón AFS:ClaT no es conveniente para la economía energética de las células.

Las células altamente pigmentadas y de mayor tamaño son las que presentan mayor efecto paquete (Babin *et al.*, 1993; Briacud *et al.*, 2004). Por lo tanto, al buscar el fitoplancton eficientizar la energía, resulta mayor el costo energético al aumentar la proporción de AFS que la ganancia obtenida por su contribución a la absorción de luz, pues ésta es limitada. En consecuencia, las células obtienen mayor ganancia energética (o menor pérdida) al disminuir la razón AFS. Es decir, el costo de fotoaclimatación, combinado con el grado de limitación de luz depende del tamaño celular (Hudson y Morel, 1993; Finkel *et al.*, 2004).

Respecto a $a_{ph}^*(\lambda)$, los valores a 440 nm se encontraron dentro del intervalo 0.025-0.281 $m^2 mg^{-1}$, con media 0.133 $m^2 mg^{-1}$, mientras que los de $a_{ph}^*(675)$ variaron entre 0.014 y 0.087 $m^2 mg^{-1}$, con media 0.038 $m^2 mg^{-1}$. Como ya se mencionó, los pigmentos AFP y AFS presentan sus picos máximos de absorción más próximos a 440 que a 675 nm, por lo que su efecto tiene una mayor influencia en $a_{ph}^*(440)$ que en $a_{ph}^*(675)$. Por esta razón, graficamos la razón AFP:AFS versus $a_{ph}^*(440)$ (Fig. 54), diferenciando las muestras de ambas capas (CS y CI). Esta gráfica proveyó información importante, ya que mostró la tendencia de $a_{ph}^*(440)$ a incrementar con la razón AFP:AFS en la CI, lo cual está descrito por la ecuación:

$$a_{ph}^*(440)_{CS} = 1.082 \text{ AFP:AFS} \quad (R^2=0.87, N=31) \quad (\text{ecuación 27})$$

Esto indica que, aparentemente, la composición pigmentaria tiene mayor peso en las variaciones de $a_{ph}^*(440)$ en la CI, aumentando drásticamente $a_{ph}^*(440)$ con el incremento de la razón AFP:AFS. Como en la CS no se encontró tendencia alguna de la variación de $a_{ph}^*(440)$ con la razón AFP:AFS, es muy probable que en esta capa tengan mayor peso otros factores, como pueden ser el tamaño celular y el contenido de Cla por célula, lo que se presenta en la sección 5.6.

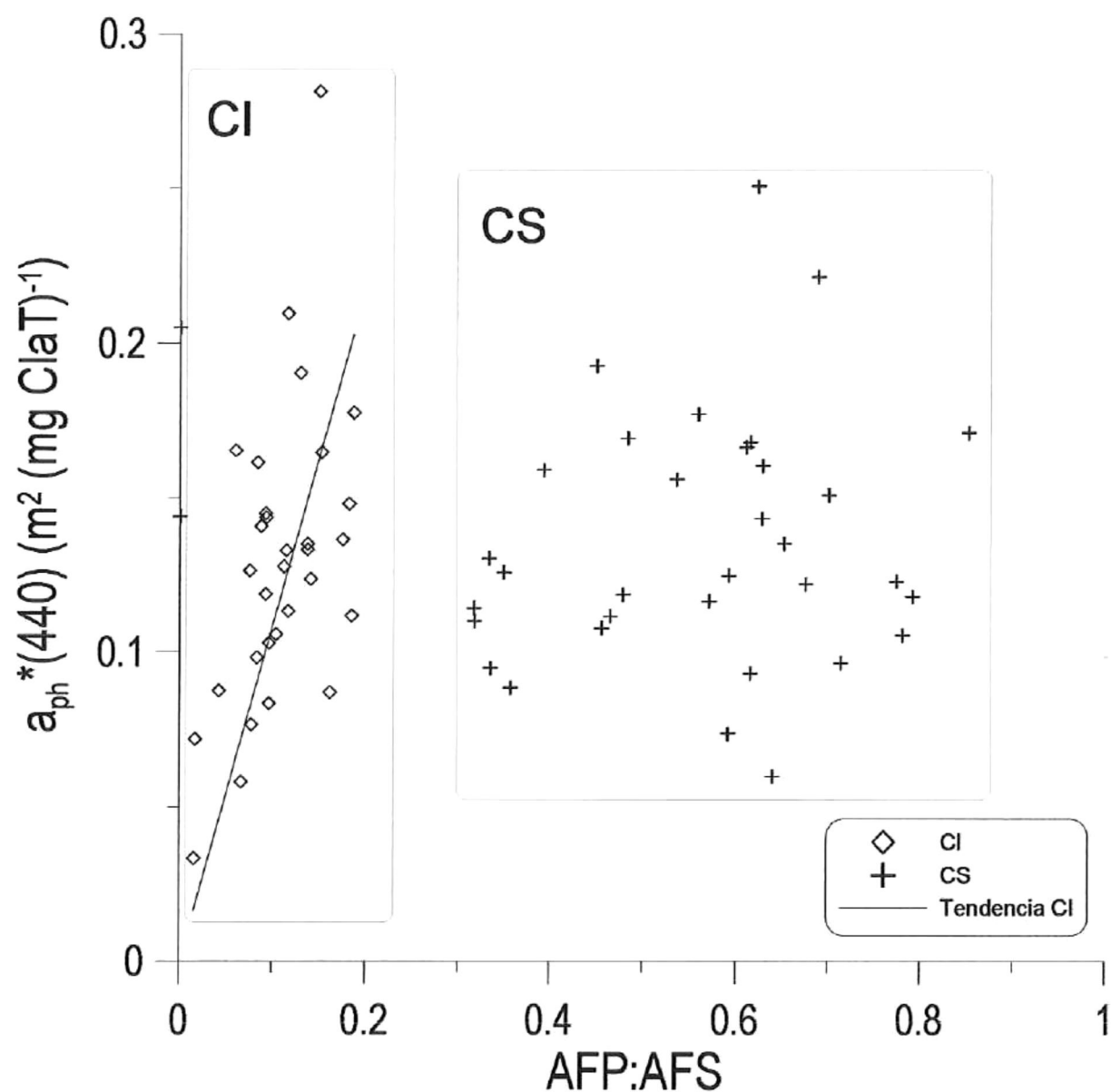


Figura 55 Variación del coeficiente específico de absorción del fitoplancton ($a_{ph}^*(440)$) en función de la razón de pigmentos accesorios foto-protectores a fotosintéticos ($AFP:AFS$), diferenciando la capa superior (CS) de la capa inferior (CI) en Noviembre de 2002. Simbología en el recuadro. Tendencia de CI descrito por la ecuación 27.

5.3 Crucero de Junio de 2003

El crucero realizado en Junio de 2003 cae en la clasificación de temporada cálida propuesto por Millán-Núñez *et al.* (1996). En este crucero dominaron las condiciones mesotróficas y eutróficas, presentándose estaciones oligotróficas sólo alejadas de la costa y en el transecto F hasta estaciones relativamente cercanas a la costa (hasta la estación F4, Figs. 17F y 18).

Los afloramientos de fitoplancton provocados por surgencias usualmente están dominados por diatomeas y/o dinoflagelados (Kudela *et al.*, 2005). Debido a la advección de agua rica en nutrientes desde capas más profundas del océano hacia la superficie (Goericke *et al.*, 2004), donde la luz no es un factor limitante (Kirk, 1994) los afloramientos pueden ocurrir. Este fue el caso del afloramiento encontrado frente a San Quintín (estaciones D1 y D2), donde se encontró un afloramiento dominado por quistes temporales de dinoflagelados y diatomeas del género *Pseudo-nitzschia* (*P. australis*), que han sido reportadas como tóxicas en la región del Alto Golfo de California (Ochoa *et al.*, 1997) y en otras regiones (Fryxell y Hasle, 2003). La información disponible no mostró que hubiera incidentes de tipo toxicológico por la presencia de este afloramiento en la región.

Durante el verano de 2003, Goericke *et al.* (2004) reportaron concentraciones altas de Cla cerca de la costa entre Ensenada y Punta Baja, atribuyéndolo a condiciones de surgencia, lo cual concuerda con lo encontrado en nuestro muestreo. Ha habido recurrentes afloramientos de dinoflagelados durante primavera y principios de verano en el área sur de California y Baja California en los últimos años (Kahru y Mitchell, 1998; Peña-Manjarrez *et al.*, 2001, 2005). Las estaciones del afloramiento (D1 y D2, Figs. 18 y 19) tuvieron bajas TSM (~ 14.5 °C) y presentaron altas proporciones de Peri, indicadora de dinoflagelados, y de Fuco, indicadora de diatomeas. En el resto de las estaciones muestreadas durante Junio de 2003 la proporción de Peri fue baja (Fig. 19).

Los organismos con mayor abundancia en los conteos al microscopio, sin embargo, fueron quistes temporales de dinoflagelados, y no dinoflagelados vegetativos, lo cual mostró que los quistes temporales eran de reciente formación (Anderson, 1980) (Tabla 3), pues su razón Peri:Clat fue similar a la encontrada por Valenzuela *et al.* (2005) en cultivos monoespecíficos del dinoflagelado *Amphidinium carteri* sometido a diferentes regímenes de luz y nutrientes.

Se sabe que los quistes temporales de dinoflagelados tienen una gran importancia ecológica, pues pueden ser detonadores de afloramientos al reestablecerse las condiciones ambientales (Matsuoka y Fukuyo, 2000). El término “quiste” se usa para referirse a células inmóviles que carecen de flagelos. Los dinoflagelados producen dos tipos de quistes, los temporales y los bentónicos (Matsuoka y Fukuyo, 2000; Anderson *et al.*, 2003).

En este caso, los quistes encontrados fueron temporales. Una buena descripción de quistes de dinoflagelados es provista por Anderson *et al.* (2003), quienes mencionan que éstos se forman cuando células vegetativas móviles son expuestas a condiciones desfavorables, como daño mecánico o cambios repentinos de temperatura o salinidad. Son células protoplásticas redondas a ovoides, liberadas por la ruptura de sus tecas. Inicialmente, el contenido celular es igual al de las células vegetativas, pero con el tiempo, forman gránulos de almidón y los pigmentos se descomponen y cambian su distribución celular (Anderson, 1980).

Cuando las condiciones vuelven a ser favorables, los quistes temporales se reestablecen para formar células vegetativas móviles. El intervalo de enquistamiento les permite sobrevivir a fluctuaciones ambientales de corto plazo. En la mayoría de las especies planctónicas, éste estadio no está relacionado al ciclo reproductivo. Sin embargo, algunas especies lo utilizan para la reproducción asexual (Anderson *et al.*, 2003).

En un estudio reciente (1999-2000) sobre dinoflagelados y sus quistes en la Bahía de Todos Santos, frente a Ensenada, Peña-Manjarrez *et al.* (2005) encontraron que los quistes temporales de dinoflagelados son producidos durante la fase de crecimiento exponencial en los afloramientos de la zona, y que la especie que en los últimos años ha producido afloramientos recurrentes en la región es *Lingulodinium polyedrum*. También encontraron grandes cantidades de quistes bentónicos cerca de la costa, en aguas someras, por lo que consideran el área de la Bahía Todos Santos como un semillero de *L. polyedrum* para futuros afloramientos cuando las condiciones ambientales sean propicias.

Basado en lo anterior, se puede inferir que los quistes de dinoflagelados encontrados durante el afloramiento en Junio 24 de 2003 frente a San Quintín, pudieran ser de *L. polyedrum*. También es muy probable, por la razón Peri:Clat, similar al de células vegetativas (Valenzuela *et al.*, 2005), que los quistes fueran de reciente formación.

En los conteos al microscopio, no se observaron dinoflagelados vegetativos en abundancia, ni en las muestras del 24 de Junio, ni en las del 30 de Junio. De hecho, no hubo una especie de dinoflagelado que dominara claramente sobre otras en los conteos al microscopio de esta estación (D2). En Junio 30, se encontraron todavía condiciones eutróficas en la estación D2, pero habiendo disminuido la concentración de Clat considerablemente (de 8.88 en superficie el 24 de Junio a 2.56 mg m⁻³ el 30 de Junio). La población encontrada en este segundo muestreo fue totalmente diferente, pues la densidad celular bajó a la mitad o más. Dominaron las diatomeas en lugar de los quistes temporales de dinoflagelados, y la diatomea dominante no fue *Pseudo-nitzschia australis* (Tabla 3).

Se intentó recurrir a imágenes satelitales de MODIS/Aqua y SeaWiFS para ver la evolución del afloramiento. Las imágenes disponibles muestran que el afloramiento incrementó en concentración de Clat y en extensión el 25 de Junio, pero no hay imágenes con datos disponibles para el periodo 26 – 30

de Junio. Nuestras notas de campo muestran también una cobertura de nubes abundante durante este crucero, con una cobertura promedio de 75%.

En cuanto a las estaciones oligotróficas, por otro lado, destaca el giro anticiclónico localizado en el transecto F. Dicho remolino provocó condiciones oligotróficas en su centro (estación F4, Figs. 15 y 17F), y mesotróficas y eutróficas en sus márgenes, en la costa de Baja California e Isla Cedros (Fig. 15, 17F y 18).

Los remolinos ciclónicos causan hundimiento de agua en su centro, provocando una capa de mezcla más profunda, y surgimiento de agua en sus márgenes, que tiende a reponer la masa perdida en superficie con agua de capas inferiores (Duxbury *et al.*, 2000; López-Caldrón, 2005). Esto se puede observar en el perfil del transecto F (Fig. 17F). Las estaciones más cercanas a la costa de este transecto (F1 y F2) no fueron muestreadas, pero la información de temperatura evidencia un surgimiento importante de agua relativamente fría (~ 13.5 °C en superficie) en estas estaciones (Fig. 15). De hecho, son las TSM más bajas para éste crucero.

Las estaciones cercanas a Isla Cedros, al norte y noroeste, también presentaron temperaturas relativamente bajas (~ 15.5 - 14.5 °C en superficie), debidas por surgimiento de agua en el margen del remolino anticiclónico mencionado. Esta condición causó que se encontraran condiciones mesotróficas en ésta región, con concentraciones de ClaT de entre 1 y 2 mg m⁻³, y con proporciones elevadas de Fuco, indicadora de diatomeas (estaciones G2 y G3, Figs. 18 y 19).

Otra área con condiciones de mesotróficas a eutróficas fue Bahía Vizcaino, donde también se encontraron proporciones elevadas de Fuco y el MPC se encontró muy somero (5 m, estación H1) o en superficie (estación H2, Fig. 18), pues fue una región con una capa bien mezclada hasta poco antes de 20 m de profundidad, lo cual observamos incluso en los perfiles de fluorescencia de las estaciones H2 y H3 (datos no mostrados), presentando una concentración homogénea de Cla en toda esta capa. La

termoclina fue muy marcada, encontrándose aproximadamente entre 18 y 20 m. Varios estudios han reportado que esta bahía es propicia para el desarrollo de fitoplancton (Aguirre-Hernández *et al.*, 2004; Millán-Núñez *et al.*, 2004), incluso durante eventos importantes de El Niño, como el de 1997-98 (Lavaniegos *et al.*, 2003).

En cuanto a las razones pigmentarias, altos valores para AFP:ChlT fueron encontrados en aguas oligotróficas de la CS, alejadas de la costa, y en las estaciones coincidentes con el remolino anticiclónico ya descrito (estaciones F3 y F4), al igual que en el crucero de Noviembre de 2002. La capa superior mezclada en estas estaciones fue relativamente profunda durante Junio 2003 (~50 m) similar a las condiciones encontradas en aguas alejadas de la costa en otros transectos (Fig.17). El principal pigmento AFP fue la Zea, indicadora de cianobacterias, lo cual evidenció una proporción importante de este grupo en aguas oligotróficas durante verano (Fig. 19, estaciones C6, E4, E5, F3, F4 y H7 y Fig. 20). Se ha propuesto la hipótesis de que cianobacterias fijadoras de nitrógeno pueden incluso producir afloramientos en aguas claras, cálidas y oligotróficas, alejadas de la costa de Baja California (Kahru y Mitchell, 2002). Las cianobacterias, y en especial *Prochlorococcus* sp., son organismos de gran importancia en áreas bastas de los océanos con aguas oligotróficas claras (Moore *et al.*, 1995).

Se sabe que *Prochlorococcus marinus* (Chisholm *et al.*, 1992) es ubicua en toda la columna de agua en océanos tropicales y subtropicales y que contribuye substancialmente a la biomasa fotosintética y a la producción primaria (Chisholm *et al.*, 1988; Campbell *et al.*, 1994; Goericke y Welschmeyer, 1993). Posee un arreglo pigmentari único, que incluye a la DVChl como principal pigmento de cosecha de luz, y Divinil Chl (DVChlb), Zea, α -Caroteno y un pigmento parecido a la Chlc, como pigmentos accesorios principales (Goericke y Repeta, 1992). Parece estar particularmente adaptada a crecer con baja luz, como se ha determinado en estudios de laboratorio (Partensky *et al.*, 1993) y por la distribución encontrada en el campo (Moore *et al.*, 1995).

En nuestro estudio, se encontraron las mayores proporciones de DVCl_a en estaciones oligotróficas claras, coincidiendo con altas proporciones de Zea en la CS, indicando la presencia de *Prochlorococcus*. Las muestras de la CI que tuvieron altas proporciones de DVCl_a presentaron también altas proporciones de Cl_b. La Cl_b no fue diferenciada, por lo que es probable que buena parte de ella sea DVCl_b, proveniente de *Prochlorococcus*.

Las razones AFS:Cl_aT más elevadas fueron encontradas en la CI, en estaciones oligotróficas. A diferencia, las razones más elevadas en la CS fueron encontradas en las estaciones eutróficas y mesotróficas (Figs. 19 y 21). Las estaciones oligotróficas presentaron valores extremos, tanto de razones AFP:Cl_aT (en la CS), como de AFS:Cl_aT (en la CI) (Figs. 20 y 21).

Se encontraron ciertas diferencias en cuanto al patrón de las razones pigmentarias respecto al crucero de Noviembre de 2002 (Figs 54 y 56). La tendencia de la razón AFP:Cl_aT fue a disminuir con la concentración de Cl_aT de manera muy marcada (Fig. 56a), al igual que en Noviembre de 2002 (Fig. 54a), pero en la CI fue diferente, pues la tendencia de AFP:Cl_aT no fue a permanecer sin variación con la Cl_aT, sino a disminuir también (Figs 54a y 56a).

La diferencia entre la tendencia de AFP:Cl_aT en Noviembre de 2002 y Junio de 2003 es atribuible a la diferencia en condición trófica, reflejada en sus intervalos de concentración de Cl_aT. El de Junio 2003 fue mucho más amplio (0.13-10.13 mg m⁻³, Fig. 18), teniendo dos órdenes de magnitud entre la concentración mínima y máxima, mientras que en Noviembre de 2002 el intervalo fue 0.10-2.47 mg m⁻³ (Fig. 7). Como un mecanismo de foto-aclimatación a altas irradiancias, las células tienden a aumentar su razón AFS:Cl_aT (Falkowski y Raven, 1997). Esto ocurre en el medio natural en aguas superficiales. Sin embargo, el efecto paquete aumenta con la concentración de Cl_a (Fig. 48) (Nelson *et al.*, 1993; Mitchell y Kiefer, 1988; Sosik y Mitchell 1995). Por lo tanto, la asociación de bajos AFP:Cl_aT con las altas concentraciones de Cl_aT encontradas en Junio 2003 en aguas costeras de la CS, se debe a la

foto-aclimatación, a condiciones restringidas de luz debidas a altas densidades celulares (Tabla 2) y tamaño celular grandes (Fig. 42), que incrementan el efecto paquete (Fig. 48).

Para la razón AFS:Cl_aT, la tendencia en Junio de 2003 fue a aumentar con la Cl_aT en la CS (Fig. 56b), a diferencia de Noviembre de 2002, donde esta razón se mantuvo con una tendencia sin variación en esta capas (Fig. 54b). La foto-aclimatación al régimen de luz y nutrientes se refleja en las proporciones pigmentarias de AFP y AFS (Falkowski y Raven, 1997). Generalmente hay un efecto compensatorio, en el que al aumentar AFS:Cl_aT, disminuye AFP:Cl_aT (Bricaud, *et al.*, 2004). El aumento de la razón AFS:Cl_aT se explica por el efecto compensatorio de lo explicado en el párrafo anterior, lo cual también concuerda con la relación ubicua encontrada por Trees *et al.* (2000) entre la Cl_aT y la sumatoria de los pigmentos accesorios. Al haber disponibilidad de luz, y aumentar el efecto paquete con la Cl_aT (Bricaud, *et al.*, 1995, 1998, 2004; Nelson *et al.*, 1993), las células incrementan su razón AFS:Cl_aT como un mecanismo de foto-adaptación, para aprovechar la luz disponible (Fig. 56a).

En la CI la tendencia fue inversa a la CS, decreciendo bruscamente la razón AFS:Cl_aT con el incremento de Cl_aT. Esto demuestra que la limitación por luz en esta capa es tal, que no es conveniente para las células incrementar su razón AFS:Cl_aT al aumentar la concentración de Cl_aT. Si incrementaran AFS:Cl_aT, aumentarían el autosombreado, y por consecuencia el efecto paquete, gastando más energía que la que obtendrían al incrementar esta razón. Las células siempre tienden a un estado de ganancia energética, lo cual implica no es conveniente para las células que la energía gastada en los procesos de funcionamiento metabólico sea mayor que la ganada a través de la fotosíntesis (Falkowski y Raven, 1997).

En condiciones de limitación de luz, las células fitoplanctónicas deben tender hacia un punto de equilibrio energético, en el que obtengan la ganancia máxima posible. La respuesta para lograr este punto de equilibrio energético depende de la disponibilidad de luz y nutrientes (Falkowski y Raven,

1997). En nuestro caso, por no contar con datos de nutrientes, estamos basando la explicación únicamente en la disponibilidad de luz. Sería necesario realizar muestreos similares que incluyan análisis de nutrientes para ver el efecto que estos tienen en las respuestas del fitoplancton como mecanismo de adaptación al medio. En el caso del crucero de Junio de 2003, el fitoplancton de la CI debe lograr el punto de equilibrio energético al disminuir la razón AFS:ChlT como mecanismo de foto-aclimatación.

Como ya se mencionó, las razones pigmentarias inciden de manera directa en las variaciones de $a_{ph}^*(\lambda)$. El coeficiente $a_{ph}^*(440)$ tuvo cierta variación en función de la razón AFP:AFS en ambas capas, a diferencia del crucero de Noviembre 2002, en el que solo la CI presentó la tendencia a aumentar con la razón AFP:AFS (Figs. 55 y 57). Las ecuaciones que describe la tendencia para cada capa en Junio 2003 son:

$$a_{ph}^*(440)_{CS} = 0.05 \text{ AFP:AFS} + 0.057 \quad (R^2 = 0.43, N=35) \quad (\text{ecuación 28})$$

$$a_{ph}^*(440)_{CI} = 0.28 \text{ AFP:AFS} \quad (R^2 = 0.71, N=32) \quad (\text{ecuación 29})$$

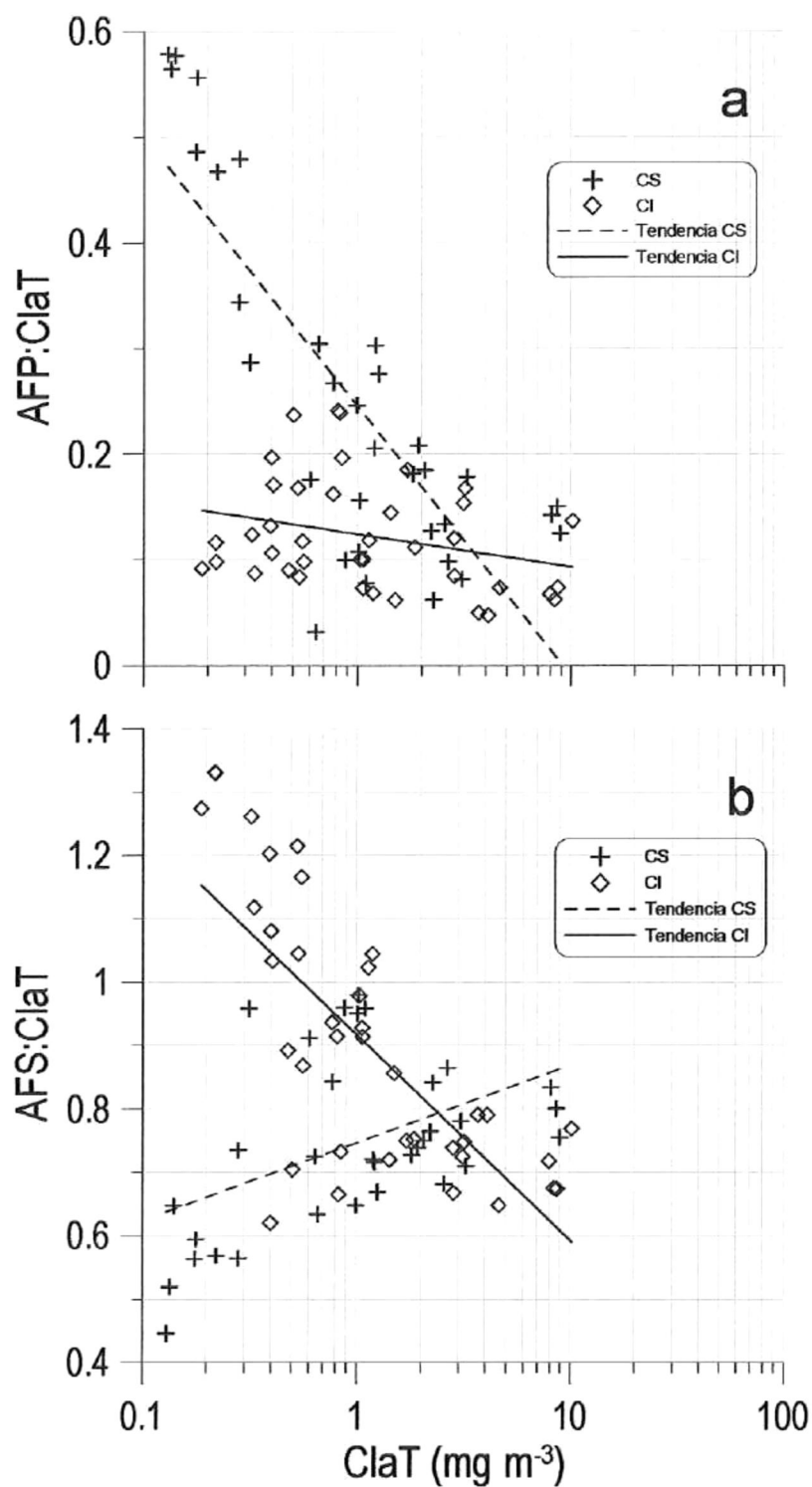


Figura 56 Variación de las razones AFP:Clat (a) y AFS:Clat (b) en función de la concentración de Clat para la capa superior (CS) y para la capa inferior (CI), en Junio de 2003. Simbología en el recuadro.

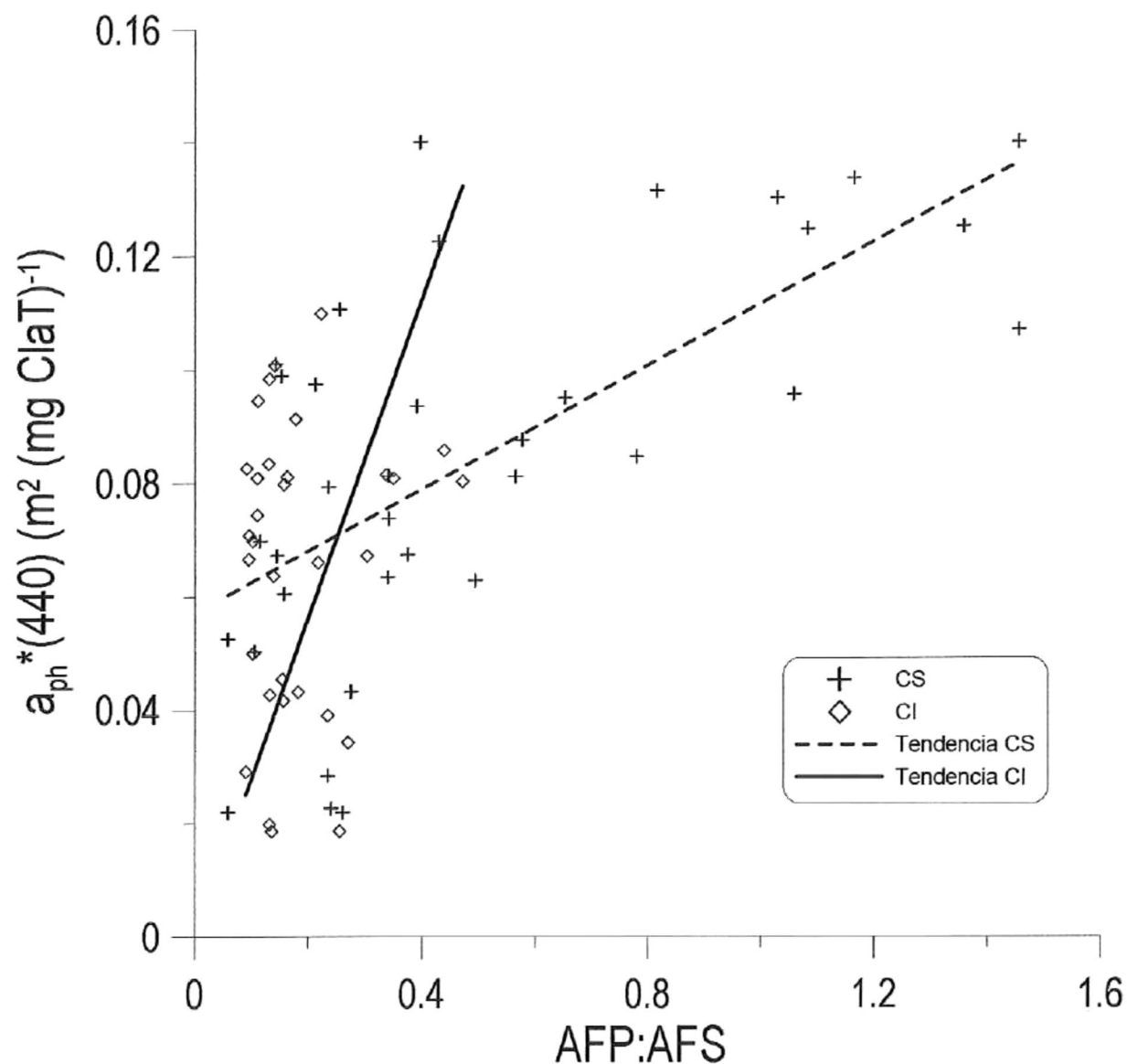


Figura 57 Variación del coeficiente específico de absorción del fitoplancton ($a_{ph}^*(440)$) en función de la razón de pigmentos accesorios foto-protectores a foto-sintéticos (AFP:AFS), diferenciando la capa superior (CS) de la capa inferior (CI) en Junio de 2003. Simbología en el recuadro. Tendencia de la CI y CS descritos por las ecuación 28 y 29, respectivamente.

Las pendientes de las ecuaciones 28 y 29 muestran que en la CI, los cambios en la razón AFP:AFS tienen un mayor impacto en la variación de $a_{ph}^*(440)$. Falkowski y Raven (1997), entre otros, mencionan la tendencia a incrementar la cantidad de Cla por célula (Cla/cel) en condiciones de limitación de luz. Por otro lado, se sabe que el aumento de Cla incrementa el efecto paquete (Fig. 48) (Nelson *et al.*, 1993; Sosik y Mitchell, 1995). Por lo tanto, las células de la CI, al estar foto-aclimatadas a bajas irradiancias, deben presentar valores elevados de Cla/cel, siendo más susceptibles a presentar cambios en $a_{ph}^*(440)$ al variar su razón AFP:AFS.

Los pigmentos AFP tienen mayor absorción por peso (mg) que los AFS (Fig. 2) (Bricaud *et al.*, 2004). Esta debe ser la razón por la que la tendencia de $a_{ph}^*(440)$ es a incrementarse en proporción directa a AFP:AFS.

5.4 *Crucero de Noviembre de 2003*

El crucero efectuado en Noviembre de 2003 brinda la oportunidad de estudiar diferencias interanuales al compararlo con el de Noviembre de 2002. Estos dos cruceros caen en la clasificación de temporada fría descrita por Millán-Núñez *et al.* (1996) para la zona de estudio. Durante este crucero se muestreó un número de estaciones considerablemente menor a los anteriores, tan solo 12, y no se cuenta con los datos del CTD de la Secretaría de Marina, en el que se basaron las descripciones hidrográficas de los cruceros anteriores. Sin embargo, se presenta y discute aquí la información hidrográfica recopilada mediante el CTD del grupo "Phytoplankton Ecology Team" (POPEYE), además de los datos de pigmentos y absorción de luz, contribuyendo a la base de datos de propiedades bio-ópticas de la región.

La temperatura superficial del mar (TSM) presentó la tendencia a incrementar hacia el sureste del área de estudio, presentando una franja de surgencias costeras al noreste con las menores TSM (Fig. 29). Nótese que las interpolaciones de temperatura para Noviembre de 2002 (Fig. 4) y Junio de 2003 (Fig. 15) fueron realizadas para las mismas isóbatas, pero para el crucero de Noviembre de 2003 (Fig. 29) las profundidades son distintas. Esto debido a que los lances realizados con el CTD OS200 fueron hasta aproximadamente 70-80 m, mientras que los del CTD SeaBird de la Secretaría de Marina cubría toda la columna de agua (hasta cerca del fondo marino).

Durante este crucero la TSM mínima fue de 15.1°C y se localizó en la estación C1 en la franja costera, que presentó condiciones de surgencia. La TSM máxima fue de 18.7°C, y se localizó en la estación F5, relacionada nuevamente con un remolino anticiclónico de mesoescala. En Noviembre de 2002 se detectó un remolino en esta misma zona, pero centrado en la estación E5, y en Junio de 2003 centrado en la estación F4. Esta parece ser una característica frecuente al norte de Isla Cedros.

El remolino en Noviembre de 2003 fue evidente en las temperaturas de las isóbatas 40 y 55 m (Fig. 29d y 29e) con hundimiento de agua cálida en la estación F5. Por la escasez de datos no es posible observar esto en las interpolaciones de temperatura de otras profundidades (Fig. 29). También en estas isóbatas (40 y 55 m) es donde es más notoria la condición de surgencia en la costa norte de Baja California, desde la frontera México-USA hasta Punta Colonet, similar a Noviembre de 2002.

Los valores más altos de ClaT se encontraron en la franja costera de surgencias y en la zona aledaña a Isla Cedros, y los menores en el remolino anticiclónico al norte de esta isla, al igual que en Noviembre de 2002.

Hay una recurrencia en la aparición de remolinos anticiclónicos de mesoescala en esta zona y se ha sugerido que éstos están relacionados con la tendencia de la CC de seguir el contorno de la costa (Soto-Mardones, 2004). En nuestros datos hidrográficos, tanto de Noviembre 2002 (Figs. 5 y 6), como de Junio de 2003 (Figs. 16 y 17), se notan ciertos detalles en la estructura de los perfiles de temperatura (isotermas de 8 a 10°C) que sugieren la influencia de la Contracorriente sub-superficial de California (CU) cerca de la costa, a aproximadamente a 120 – 150 m de profundidad. Este pudiera ser un factor que favorezca la formación de los giros de mesoescala en la región. Soto-Mardones *et al.* (2004) mencionan que la CU está relacionada con la formación de remolinos fuera de Punta Eugenia. No se cuenta con la información necesaria para generar perfiles interpolados de temperatura para Noviembre de 2003.

En cuanto a los pigmentos, el AFS dominante en Noviembre de 2003 fue la Clb, indicadora de algas verdes (Tabla 1, Fig. 31). Las estaciones superficiales fueron las que presentaron menores proporciones de Clb, con una clara tendencia a aumentar con la profundidad. La presencia de Fuco en las estaciones costeras A1, B1 y C1 mostró que, como en los casos de los cruceros pasados, las diatomeas son las que dominan cuando prevalecen condiciones de surgencia en la región. El grupo de

las primnesiofitas se encontró de una manera generalizada en toda el área de estudio, evidenciado por la presencia de Hex con proporciones muy homogéneas. La única estación donde su importancia fue notoriamente menor fue la C1 en la que dominaron las diatomeas. Se han reportado especies de este grupo de microalgas (*Emiliana huxleyi*) como dominantes en el SCC (Ziveri *et al.*, 1995; Venrick, 1998), y específicamente durante verano en la zona del Frente de Ensenada (Venrick, 2000).

La Clc2 y c3 estuvieron también en proporciones similares en todas las muestras, como en los cruceros pasados. Estos pigmentos se han encontrado en diversos grupos de micro algas; la Clc2 en criptofitas, diatomeas, dinoflagelados, primnesiofitas, crisofitas y rafidofitas y la Clc3 en primnesiofitas y crisofitas (Jeffrey *et al.*, 1997) por lo que es difícil atribuir su presencia a algún grupo en específico. Este tipo de clorofila, sin embargo, es de importancia en la variación de $a_{ph}^*(\lambda)$, pues presenta una absorción específica por peso muy alta (Fig. 2) (Bricaud *et al.*, 2004).

De entre los pigmentos AFP, la Zea fue el pigmento de se encontró en mayores proporciones en todas las muestras, con excepción de la estación C1 en la que la Diad fue el pigmento AFP dominante. Aunque la Diad puede encontrarse en varios grupos de microalgas, la dominancia de Fuco como pigmento AFS indica que su presencia es mayormente debida a las diatomeas.

Por otro lado, la DVCl_a, exclusiva de la cianofita *Prochlorococcus marinus*, se encontró en proporciones importantes en las estaciones alejadas de la costa (Fig. 31, estaciones B6, D6, F5), y también en algunas costeras en menor proporción (Fig. 31, estaciones A1, A2, B1, C2, G5 y H6). Las únicas estaciones donde la DVCl_a presentó proporciones muy bajas fue la estación costera C1, y en las muestras de la CI de la estación B1, mostrando la amplia distribución de esta cianobacteria en la zona de estudio, sobre todo en áreas oligotróficas. Estudios previos con análisis de HPLC habían ya confirmado la presencia de *Prochlorococcus* en el área de estudio (Millán-Núñez *et al.*, 2004).

Los pigmentos AFP son lo que presentan sus picos en esta banda de longitudes de onda, sin embargo, con base en los resultados anteriormente descritos, se sabe que las proporciones de AFP tienden a ser muy bajas en esta capa, y que más bien los AFS son los que juegan un papel importante en ambientes con limitación de luz (Fig. 49). De los AFS presentes en estas muestras, los carotenos presentan sus picos de absorción máxima entre 480 y 520 nm (Fig. 2), por lo que aparentemente no son los causantes principales de los hombros entre 460 y 480 nm. Las diferentes tipos de Clb y Clc, sin embargo, presentan sus picos de máxima absorción justo en este intervalo del espectro, e incluso, la Clc1, c2 es la que presenta la mayor absorción por mg de pigmento (Bricaud *et al.*, 2004), por lo cual, aunque su proporción fue relativamente baja, su contribución relativa a la absorción es de importancia.

Estos dos tipos de clorofila estuvieron presentes en proporciones importantes en muchas de las muestras (Fig. 31), y tendieron a aumentar su proporción con la profundidad, por lo que los hombros en estos espectros (Fig. 35) deben ser causados por los diferentes tipos de clorofila *b* y *c*.

A diferencia de la forma de los espectros de absorción normalizados por la ClaT (A, adimensional) de Noviembre de 2002 (Figs. 11 y 12), en este crucero no hubo muestras que presentaran sus máximos picos de absorción a longitudes de onda notoriamente diferentes a los de la Cla (Figs. 34 y 35). Los espectros con hombros más marcados entre 460 y 480 nm pertenecen a muestras de la Cl.

El valor máximo de la razón AFP:Clat se encontró en el remolino anticiclónico localizado en la estación F5, en superficie (Fig. 32^a). El patrón de distribución de las razones AFP: Clat y AFS:Clat fue similar a los cruceros pasados, con valores extremos en aguas oligotróficas o alejadas de la costa, tendiendo a presentar los mayores valores de AFP:Clat en la superficie y los mayores valores AFS:Clat en las muestras más profundas, por debajo del MPC (Figs. 32 y 33).

La variación de las razones pigmentarias tuvo una tendencia similar a Noviembre de 2002, con algunas diferencias (Fig. 58). La razón AFP:Clat presentó la tendencia a decrecer con la profundidad en

ambas capas (CS y CI), aunque en la CI esta tendencia fue menos pronunciada (Fig. 58^a). A diferencia, en la CI durante Noviembre de 2002 esta razón tuvo la tendencia a no cambiar con la concentración de ClaT (Fig. 54a).

La razón AFS:ClaT en la CS presentó la tendencia a aumentar con la concentración de ClaT, mientras que en la CI presentó la tendencia inversa (Fig. 58b). A diferencia, en la CS durante Noviembre de 2002 esta razón tuvo la tendencia a no cambiar con la concentración de ClaT (Fig 54b). En este detalle, el crucero de Noviembre de 2003 y el de Junio de 2003 presentan más similitud, pues en Junio de 2003 se presentó este mismo patrón de tendencias (Fig. 56), solo que debido a las condiciones tróficas más elevadas en Junio 2003 el intervalo de ClaT es mucho más amplio.

Los valores de $a_{ph}^*(440)$ tuvieron nuevamente la tendencia a aumentar con la razón AFP:AFS en la CI (Fig. 59). La CS, al igual que en Noviembre de 2002 presentó mucha dispersión en $a_{ph}^*(440)$ en función de esta razón pigmentaria, sin embargo, se puede notar cierta tendencia a aumentar también, aunque con una pendiente mucho menor que en la CI (Fig. 59). La ecuación que describe la tendencia en la CI es:

$$a_{ph}^*(440)_{CI} = 0.87 \text{ AFP:AFS} \quad (R^2=0.89, N=24) \quad (\text{ecuación 30})$$

$$a_{ph}^*(440)_{CI} = 0.05 \text{ AFP:AFS} + 0.092 \quad (R^2=0.20, N=19) \quad (\text{ecuación 31})$$

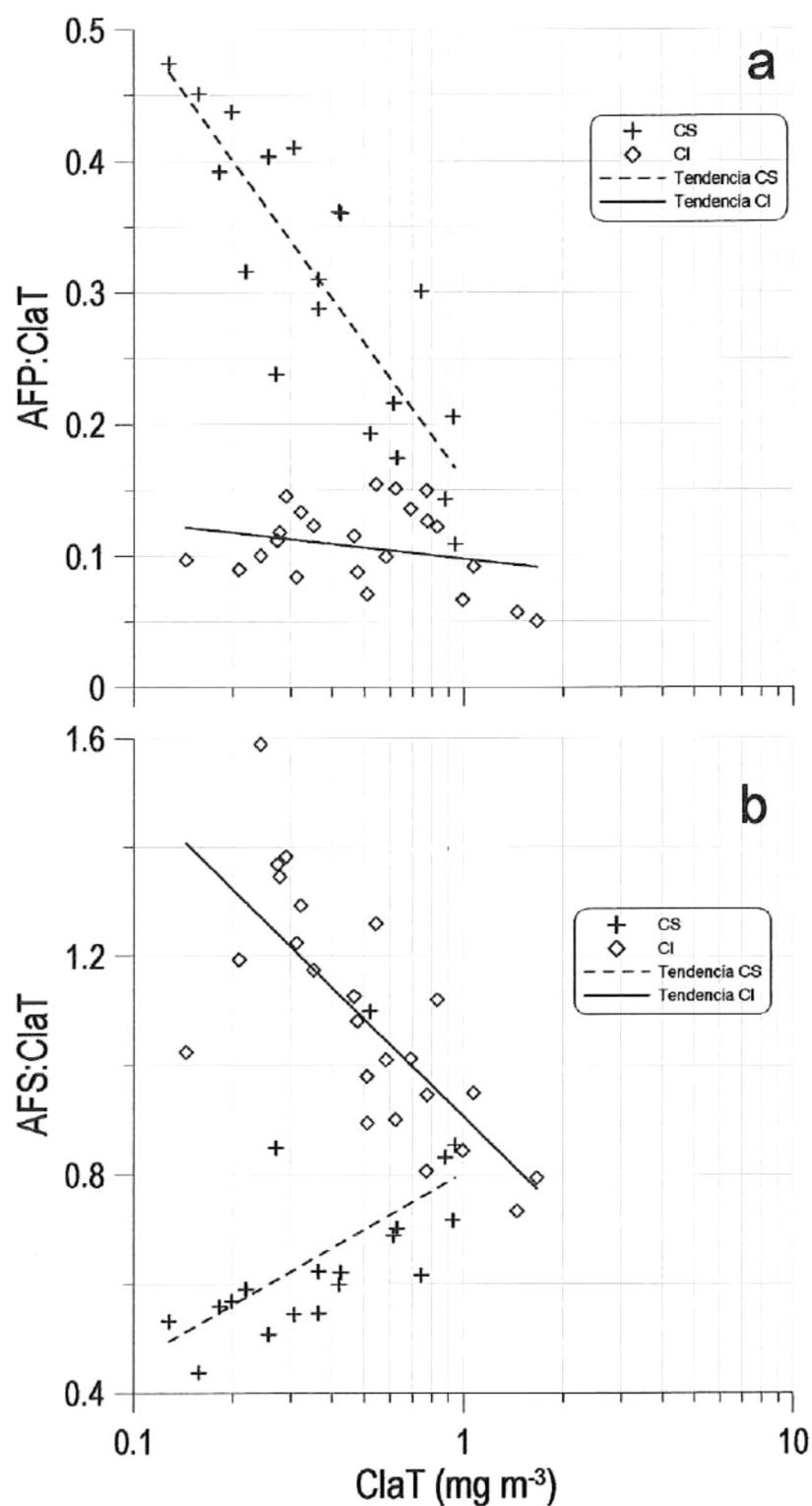


Figura 58 Variación de las razones AFP:Clat (a) y AFS:Clat (b) en función de la concentración de Clat para la capa superior (CS) y para la capa inferior (CI), en Noviembre de 2003. Simbología en el recuadro.

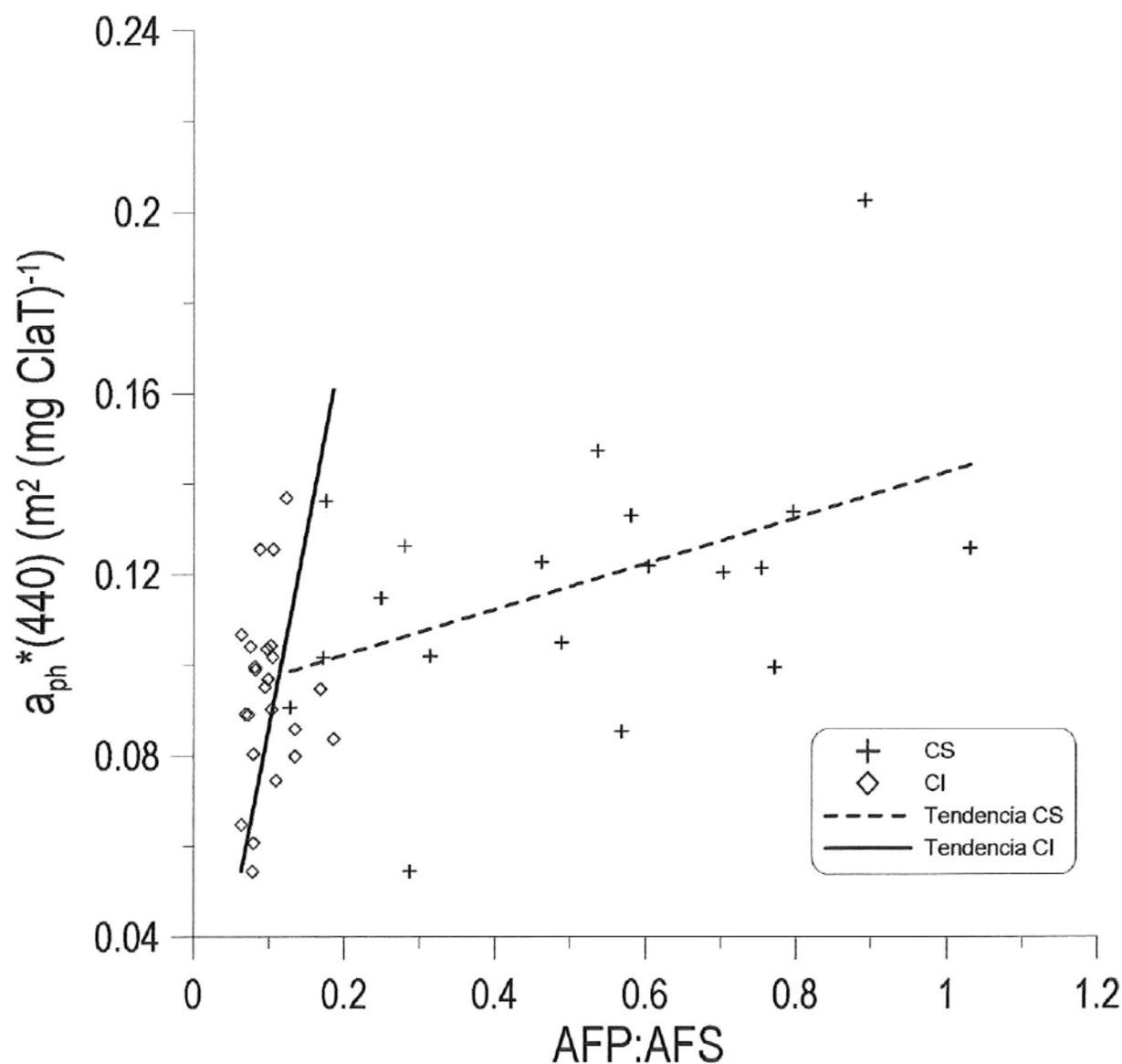


Figura 59 Variación del coeficiente específico de absorción del fitoplancton ($a_{ph}^*(440)$) en función de la razón de pigmentos accesorios foto-protectores a foto-sintéticos ($AFP:AFS$), diferenciando la capa superior (CS) de la capa inferior (CI) en Noviembre de 2003. Simbología en el recuadro. Tendencia de la CI y CS descritos por las ecuación 30 y 31, respectivamente.

5.5 Variabilidad Temporal.

De acuerdo a la temporalidad detectada por Millán-Núñez *et al.* (1996) en base a la TSM, los cruceros que fueron realizados en Noviembre (2002 y 2003) corresponden a la temporada cálida y el de Junio (2003) a la temporada fría. En cuanto a su condición trófica, los dos cruceros efectuados en el mes de Noviembre fueron similares, con intervalos de concentración de ClaT de 0.10-2.47 mg m⁻³ y 0.13 a 1.66 mg m⁻³, con medias de 0.63 y 0.53 mg m⁻³ para 2002 y 2003 respectivamente. El de Junio de 2003, en cambio tuvo un intervalo de 0.13-10.13 mg m⁻³, con media de 1.96 mg m⁻³.

La profundidad del máximo profundo de Cla (MPC) fue más somero durante Junio en las estaciones costeras que en los cruceros del mes de Noviembre. Las estaciones alejadas de la costa no tuvieron tendencia a presentar diferencias en la profundidad del MPC, encontrándose regularmente entre 40 y 70 m.

En cuanto a las poblaciones fitoplanctónicas, de acuerdo a las proporciones de los pigmentos bio-marcadores (Tabla 1) y a los conteos realizados al microscopio, se encontró la tendencia a presentar mayores proporciones de diatomeas y dinoflagelados durante Junio que en Noviembre. El afloramiento encontrado en Junio en las estaciones D1 y D2 (Fig. 18), frente a San Quintín, causó que esta tendencia fuera más pronunciada.

En cuanto al coeficiente $a_{ph}^*(440)$, la mediana se centró entre 0.10 y 0.11 m² mg⁻¹ para ambos cruceros de Noviembre (Fig. 60a y 60c), mientras que para Junio estuvo entre 0.08 y 0.09 m² mg⁻¹ (Fig. 60b). La mayor dispersión se encontró en Noviembre de 2002.

La tendencia a encontrar valores menores de $a_{ph}^*(440)$ en Junio que en Noviembre concuerda con lo encontrado por Sosa-Avalos (2002), quien reporta valores promedio mayores para invierno que para verano (0.065 y 0.052 m² mg⁻¹, respectivamente). Esta tendencia se da por presentarse, en

general, células de mayor tamaño durante los meses en que usualmente se presentan las surgencias costeras, primavera y principios de verano (Goericke *et al.*, 2004) (Fig. 40, Tabla 3).

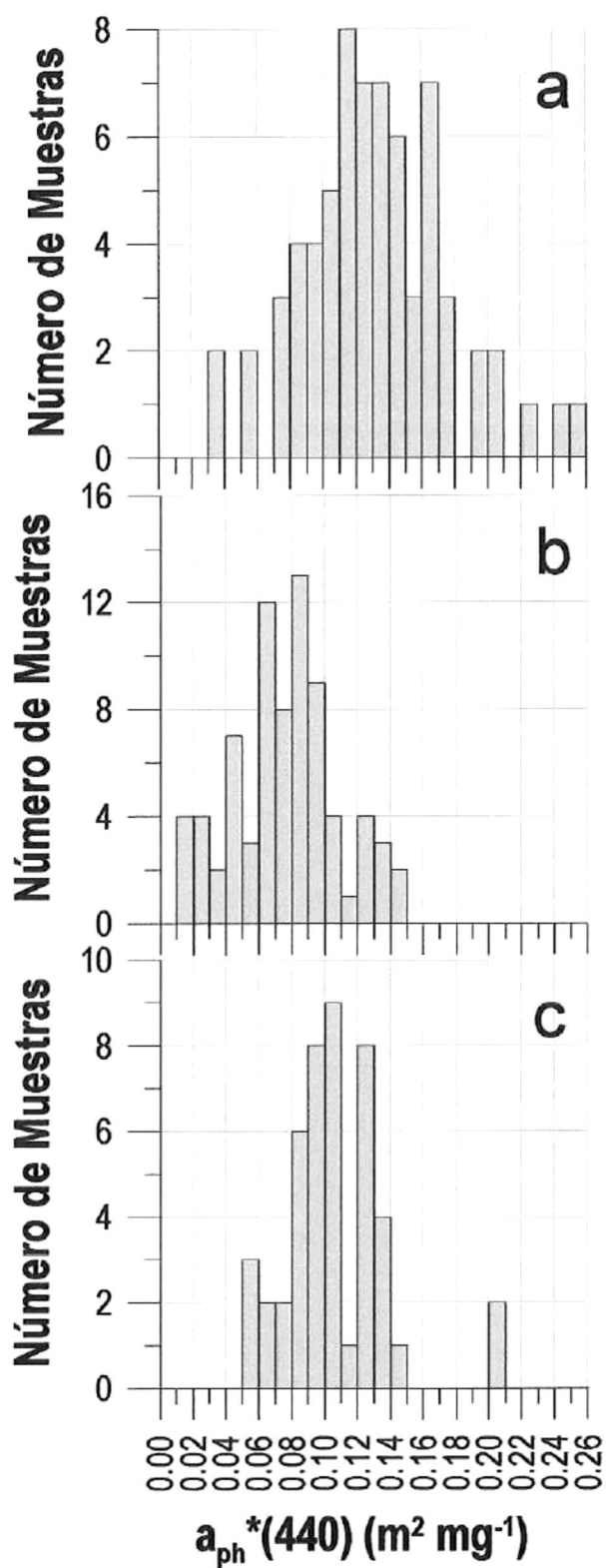


Figura 60 Histogramas del coeficiente específico de absorción a 440 nm para los cruceros de Noviembre 2002 (a), Junio 2003 (b) y Noviembre 2003 (c). Nótese las escalas diferentes en el eje de frecuencia.

5.6 Integración de la Información.

En este trabajo se trató de entender cómo afectan los pigmentos accesorios en la variación espacial y temporal de la absorción de luz en la región. Con este objeto, se clasificaron los pigmentos de acuerdo a su función en Accesorios Foto-Sintéticos (AFS) y Accesorios Foto-Protectores (AFP). Las razones AFS:ClaT, AFP:ClaT y AFP:AFS se utilizaron como índices de la adaptación del fitoplancton a las condiciones ambientales, integrando los datos de los tres cruceros. Al graficar las razones en función de la profundidad, se observó una clara tendencia a incrementar la razón AFS:ClaT y el patrón inverso para la razón AFP:ClaT (Figs. 49 y 50), indicando que la composición pigmentaria está estrechamente relacionada a la profundidad, y por lo tanto al régimen de luz (Kirk, 1994; Falkowski y Raven, 1997; Eisner *et al.*, 2003; Bricaud *et al.*, 1995, 1998, 2004).

Fue notorio que el aumento de AFS:ClaT con la profundidad sigue una tendencia lineal (Fig. 49), y que la razón AFP:ClaT sigue una tendencia mas bien tipo logarítmica, similar a la de la atenuación de luz en la columna de agua (Fig. 50). Esto es hasta cierto punto fácilmente explicable, debido a que la necesidad de fotoprotección sólo se da en los primeros metros de la columna de agua (Kirk, 1994; Falkowski y Raven, 1997), en lo que hemos denominado capa superior (CS).

Las razones AFP:ClaT presentan una gran variabilidad en la CS (Fig. 50), que es atribuible a que en esa capa es donde ocurren los cambios de intensidad luminosa más drásticos (Kirk, 1994). Ésta es la base para la clasificación por capas que efectuamos, con una CS con gran variabilidad en sus razón AFP:ClaT, y una CI, con razones AFP:Cla bajas, pero con menor variabilidad, debido a que los AFP nos son requeridos al haber limitación en el campo de luz (Fig. 50).

En cambio, la razón AFS:ClaT no presenta una tendencia en dos capas, sino un aumento gradual con la profundidad, siendo éste paulatino desde la superficie hasta las muestras más profundas (80 m) (Fig. 49). Esto se explica por la necesidad del fitoplancton de aumentar su capacidad receptora

de luz debido a su atenuación con la profundidad y a los cambios que también se dan en la calidad espectral de la misma (Kirk, 1994; Falkowski y Raven, 1997). Además, el fitoplancton existente en la columna de agua atenúa la luz en mayor proporción a las longitudes de onda de los picos de absorción de la Cla, disminuyendo la disponibilidad de luz a estas longitudes de onda.

En los mapas de distribución espacial de las razones pigmentarias (Figs. 9, 10, 20, 21, 32 y 33) se corrobora la tendencia al incremento de la razón AFS:ClaT con la profundidad y lo inverso para la razón AFP:ClaT y además se encontró la tendencia a encontrar las razones más elevadas en aguas oligotróficas. Aparentemente, en aguas con mayor estratificación y menor influencia de procesos costeros, la adaptación del fitoplancton en cuanto a composición pigmentaria a diferentes regímenes de luz puede llevarse a cabo, lo que en aguas costeras puede ser retardado por la menor estratificación y una capa de mezcla más somera y dinámica, lo que provoca cambios más drásticos en el régimen de luz a que el fitoplancton es sometido e impidiendo una aclimatación completa a cierto régimen de luz (Falkowski y Raven, 1997)).

Los valores extremos de AFP, AFS y sus razones pigmentarias, se encontraron en aguas oligotróficas con coeficientes de atenuación de luz difusa (K_d) bajos, siendo la diferencia entre la CS y la CI muy grande. Por el contrario, en aguas eutróficas con valores de K_d elevados, la diferencia entre las razones de la CS y la CI fue muy poca (Fig. 61)

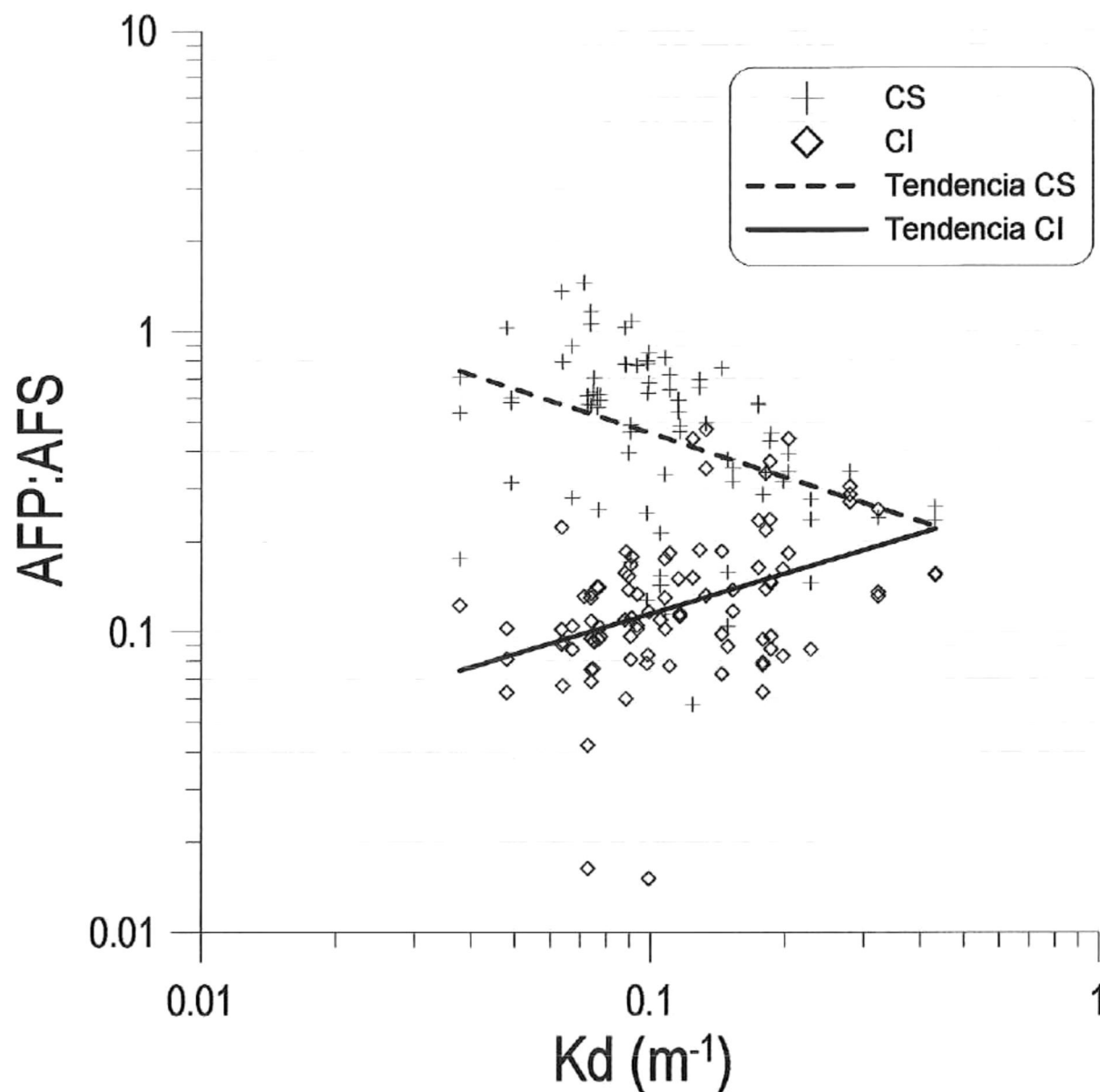


Figura 61 Variación de la razón $AFP:AFS$ en función del coeficiente de atenuación de luz difusa (K_d) diferenciando la capa superior (CS) de la capa inferior (CI). Simbología en el recuadro.

En cuanto a los pigmentos individuales, de entre los AFS, fue notorio que las mayores proporciones de Fuco y Peri estuvieron relacionadas a estaciones costeras con predominio de Diatomeas y Dinoflagelados respectivamente. Éstas coincidieron con concentraciones altas de ClaT, en la mayoría de los casos asociados a procesos costeros de surgencias o de advección de agua de capas inferiores hacia la superficie por remolinos. Se ha visto que estos procesos son recurrentes en la región.

Los remolinos anticiclónicos encontrados parecen estar asociados a la tendencia de la CC de seguir la forma de la costa (Soto-Mardones *et al.*, 2004) y/o a las variaciones en flujo y localización de la CU (Lynn y Simpson, 1987; Durazo *et al.*, 2005).

La región de Bahía Vizcaino fue también una zona donde se encontró predominio de diatomeas y razones Fuco:ClaT altas, tanto en Noviembre 2002 como en Junio 2003 (Figs. 8 y 19). Las condiciones tróficas encontradas en Bahía Vizcaino concuerdan con la afirmación del trabajo de Aguirre-Hernández *et al.*, (2004), el cual menciona que esta bahía es un lugar propicio para el desarrollo de fitoplancton.

Otro pigmento que mostró una importancia alta fue la Clb, la cual fue más abundante en los cruceros realizados en Noviembre que en el de Junio, pero que presentó en general proporciones altas, indicando la amplia distribución de microalgas verdes (Jeffrey *et al.*, 1997) en el área de estudio, excepto en estaciones eutróficas con dominio de dinoflagelados y/o diatomeas. Además, junto con la Clc2 y c3, mostró ser uno de los pigmentos causantes de hombros importantes en muestras de la Cl en todos los cruceros, pues tuvo la tendencia a aumentar con la profundidad (Figs. 8, 19 y 31).

La Hex también se encontró distribuida ampliamente en toda el área de estudio, mostrando una presencia generalizada de primnesiofitas, excepto en estaciones eutróficas con dominio de diatomeas y/o dinoflagelados. Además de Hex, la Clc3 es un pigmento característico de las primnesiofitas (Jeffrey *et al.*, 1997), la cual se encontró presente en prácticamente todas las muestras, aunque en proporciones

bajas (Figs. 8, 19 y 31), excepto en las del afloramiento de Junio 2003 frente a San Quintín, donde ni Hex ni Clc3 fueron de importancia (Fig. 19).

Entre las primnesiofitas se encuentran los cocolitofóridos, organismos cubiertos con placas de carbonato de calcio llamados cocolitos (Brown y Yoder, 1994; Tomas, 1997; Dickey y Falkowski, 2002; Alvain *et al.*, 2005). Estos son de relevancia desde el punto de vista bio-óptico, por las características que les da su cubierta de carbonato de calcio, que hace posible su detección por sensores remotos (Brown y Yoder, 1994; Dickey y Falkowski, 2002; Alvain *et al.*, 2005). Los cocolitos provocan una mayor dispersión de luz, siendo una posible causa de errores en la medición de $a_{ph}(\lambda)$ (Dickey y Falkowski, 2002). A altas concentraciones causan que el agua se vea de un color blanco lechoso (Dickey y Falkowski, 2002).

La importancia de los cocolitofóridos se puede resumir en los siguientes factores: (1) su efecto en la química del agua (alcalinidad y ΣCO_2); son capaces de fijar C e incrementar el nivel de pCO_2 en la capa superficial; (2) su papel en los ciclos biogeoquímico (ej. Las razones de calcificación de los cocolitofóridos afectan los flujos de CO_2 entre el océano y la atmósfera y el hundimiento de cocolitos acarrea C hacia el fondo; (3) su efecto en el clima (liberan dimetilsulfuro (DMS), siendo una fuente importante de núcleos para la condensación de nubes sobre los océanos); (4) su impacto en el efecto de radiación térmica; y (5) su dominio local en imágenes de sensores remotos (Brown y Yoder, 1994; Dickey y Falkowski, 2002).

Debido a las proporciones de Hex encontradas, los cocolitofóridos pudieran ser una fuente de variación importante en el $a_{ph}(\lambda)$ (Finkel e Irwin, 2001) en el área de estudio y requiere de un estudio detallado para ver la magnitud en que éstos afectan las mediciones bio-ópticas en la región.

De entre los pigmentos AFP, los que tuvieron importancia en los muestreos fueron Zea, de manera generalizada, y Diad, en casos aislados donde predominaron las diatomeas (Figs. 8, 19 y 31).

La Zea es un pigmento característico de cianobacterias (Jeffrey *et al.*, 1997). En el área de estudio se ha atribuido su presencia a la cianobacteria *Synechococcus* sp (Millán-Núñez *et al.*, 2004). A esta cianofita se le ha atribuido la presencia de valores altos de $a_{ph}^*(\lambda)$ en aguas profundas, con bajos niveles de luz (Aguirre-Hernández *et al.*, 2004). Es clara la presencia generalizada de cianobacterias en el área de estudio inferida por la distribución y proporción de Zea que se ha encontrado.

En cuanto a la variación de $a_{ph}^*(\lambda)$, el crucero con mayor variabilidad fue el de Noviembre de 2002, mientras que la menor en Noviembre de 2003, siendo los valores bajos en general en este último. En estudios recientes se ha reportado la tendencia a presentar valores relativamente bajos en el área de Bahía Vizcaíno (Millán-Núñez *et al.*, 2004), lo cual no fue evidente en nuestros datos. Se encontraron mas bien valores muy variables, tanto bajos como altos en Noviembre 2002 (Fig. 13) y en Junio 2003 (Fig. 24). Durante el crucero de Noviembre de 2003 no se muestreó dentro de Bahía Vizcaíno.

En el área de IMECOCAL se han reportado diferencias significativas en $a_{ph}^*(\lambda)$ entre muestras costeras y alejadas de la costa (Sosa-Avalos, 2002; Aguirre-Hernández *et al.*, 2004; Millán-Núñez *et al.*, 2004). Aguirre-Hernández *et al.* (2004) encontró valores mayores en aguas superficiales alejadas de la costa y valores menores en muestras profundas. Sosa-Avalos (2002) reportó valores promedio de $a_{ph}^*(440)$ y $a_{ph}^*(674)$ más bajos en primavera (0.047 y 0.017 $m^2 \text{ mg Cl}^{-1}$, respectivamente) y más altos en invierno (0.065 y 0.020 $m^2 \text{ mg Cl}^{-1}$, respectivamente), y mayores en estaciones oceánicas, habiendo mayor variabilidad en primavera. Se han asociado los valores más altos con células pequeñas, como cianofitas y proclorofitas (Sosa-Avalos, 2002; Aguirre-Hernández *et al.*, 2004; Millán-Núñez *et al.*, 2004).

Al graficar nuestros datos de $a_{ph}^*(\lambda)$ a 440 y 675 nm versus la profundidad (Figs. 62 y 63) no pudimos ver claramente esta tendencia, pero al diferenciar las muestras de la CS de las de la CI, se observó que en la CI la tendencia del $a_{ph}^*(\lambda)$ es ir aumentando con la profundidad, lo cual fue más

marcada a 440 nm que a 675 nm. En la CS hubo mucha variabilidad, pero la tendencia fue más bien a no aumentar ni disminuir con la profundidad (Figs. 62 y 63).

Aparentemente, lo encontrado se contradice lo encontrado por Sosa-Avalos (2002) y Aguirre-Hernández *et al.* (2004), pero al realizar histogramas de $a_{ph}^*(440)$ para ambas capas (CS y CI) por separado, es notorio que más del 50% de las muestras de la CS se encontraron en el intervalo 0.09-0.14 $m^2\ mg^{-1}$, mientras que para la CI más del 50% estuvo entre 0.06 y 0.11 $m^2\ mg^{-1}$, notoriamente más bajo (Figs. 45 y 46), concordando con lo reportado anteriormente (Sosa-Avalos, 2002; Aguirre-Hernández *et al.*, 2004).

Esto también se ve en las rectas correspondientes a las tendencias lineales de ambas capas para $a_{ph}^*(440)$ y $a_{ph}^*(675)$, las cuales muestran que los valores en la CS (línea continua de figuras 62 y 63) tuvieron la tendencia a ser mayores que en la CI (línea discontinua de mismas figuras), aunque en la CS en sí la tendencia de $a_{ph}^*(\lambda)$ sea de permanecer sin grandes cambios con la profundidad, y la CI tenga la tendencia a ir aumentando con la profundidad.

Se ha demostrado que la razón AFS:ClaT aumentan con la profundidad (Fig. 49), incrementando la eficiencia en la absorción y fomentando mayor absorción por mg de ClaT (Kirk, 1994; Falkowski y Raven, 1997). Mientras tanto, en la CS las razones AFP:ClaT son elevadas en los primeros 10 m (Fig. 50), dando así valores altos de $a_{ph}^*(\lambda)$, aunque esto provoque un decremento en la eficiencia fotosintética, pero evitando el posible daño al brindar fotoprotección (Falkowski y Raven, 1997). Esto debido a que los pigmentos AFP no canalizan la energía absorbida hacia la fotosíntesis, sino que absorben el exceso de excitación en condiciones de luz alta, evitando la foto-inhibición (van der Staay, 1992; Post *et al.*, 1993; Falkowski y Raven, 1997).

A esto se suma el hecho de que la luz en la superficie es más rica en cuanto a calidad y cantidad por no haber sido atenuada por una columna de agua muy grande (Kirk, 1994), y porque los

carotenos pertenecientes al grupo de los AFP tienen una mayor absorción específica por unidad de peso que los AFS, con excepción de la Clc1-c2 (Bricaud *et al.*, 2004) (Fig. 2). Entonces tenemos que en la CS se encuentran valores elevados de $a_{ph}^*(\lambda)$ (Figs. 62 y 63), no habiendo una variación notoria en éste con la profundidad dentro de esta capa debido a altas razones AFP:Clat arriba del MPC (Fig. 50), y al efecto compensatorio entre la disminución de AFP con la profundidad y el aumento de AFS con la misma. En el MPC y por debajo de él, $a_{ph}^*(\lambda)$ aumenta con la profundidad (Figs. 62 y 63) debido al incremento en la razón AFS:Clat, mientras que la razón AFP:Clat permanece prácticamente constante y muy baja en esta capa (Figs. 49 y 50).

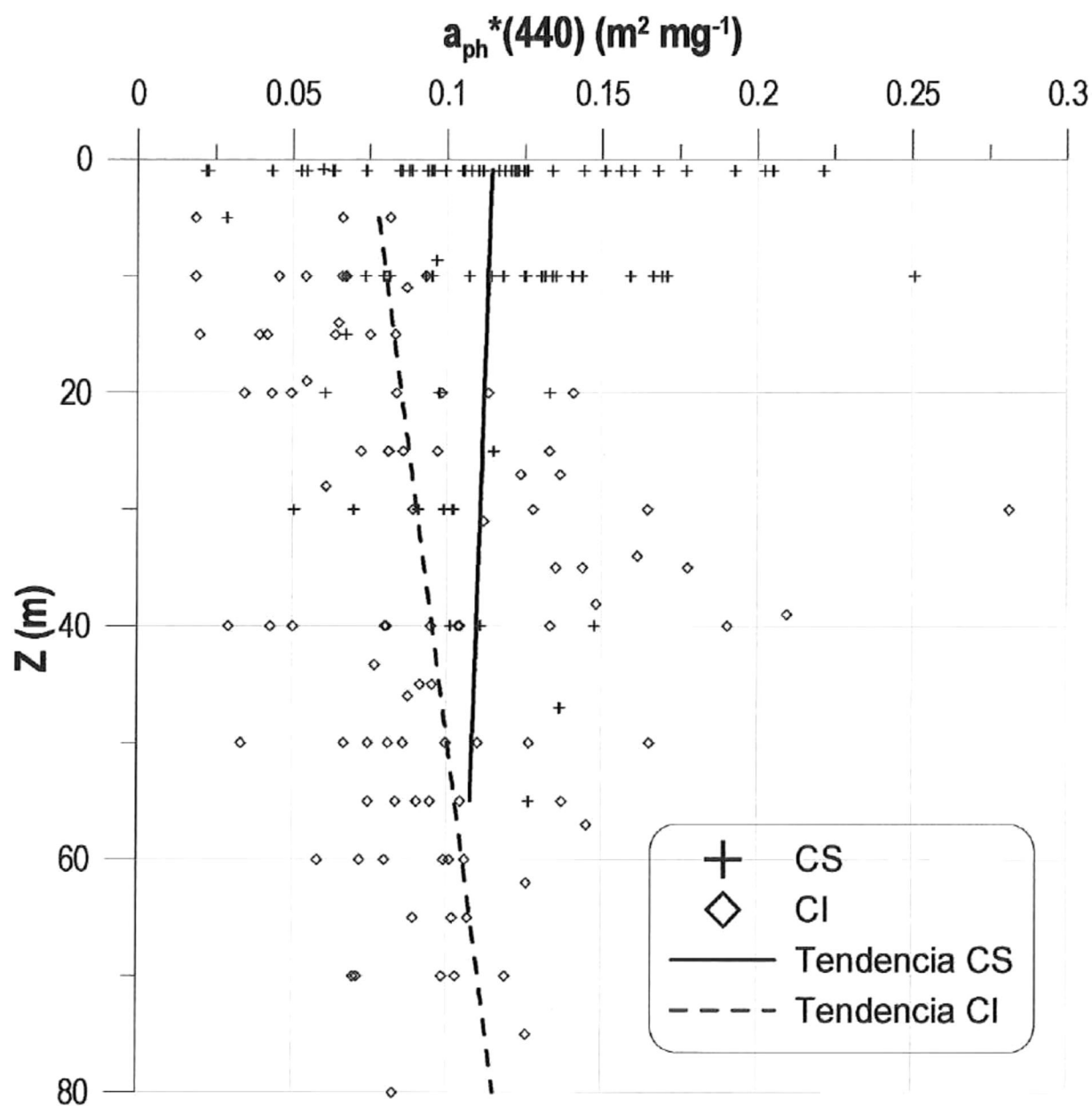


Figura 62 Coeficiente específico de absorción del fitoplancton a 440 nm [$a_{ph}^*(440)$] versus profundidad. Muestras de los tres cruceros incluidas para la Capa Superior (CS) y para la Capa Inferior (CI). Simbología indicada en el recuadro.

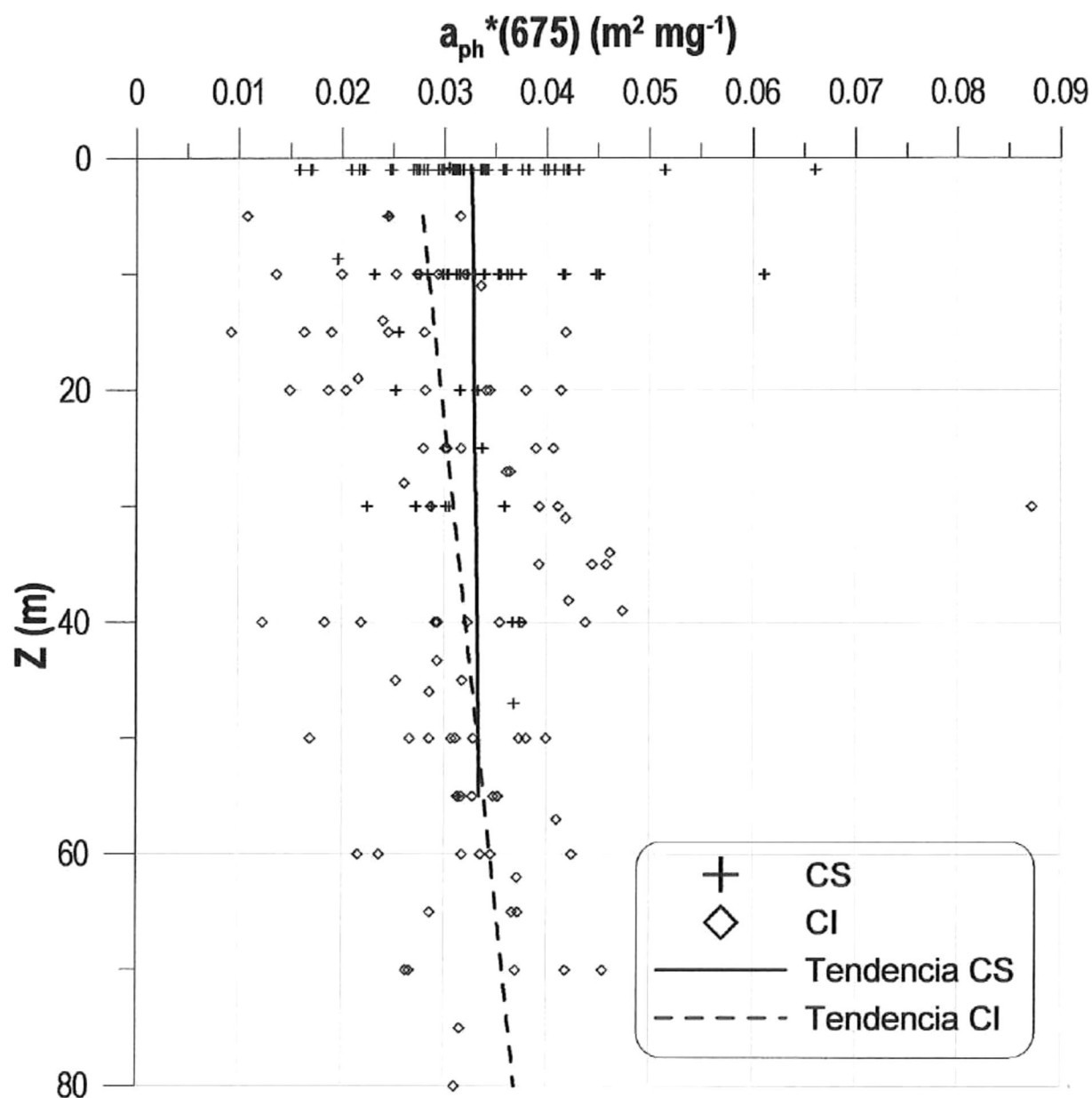


Figura 63 Coeficiente específico de absorción del fitoplancton a 675 nm [$a_{ph}^*(675)$] versus profundidad. Muestras de los tres cruceros incluidas para la Capa Superior (CS) y para la Capa Inferior (CI). Simbología indicada en el recuadro.

En todo lo considerado hasta aquí no se ha hablado sobre el efecto paquete, pero sabemos que este aumenta con el tamaño celular (Fig. 42) y con la concentración de ClaT (Figs. 47 y 48) (Morel y Bricaud, 1981; Sathyendranath *et al.*, 1987; Nelson *et al.*, 1993; Flakowski y Raven, 1997), y por lo tanto, de pigmentos accesorios (Trees *et al.*, 2000). Sin embargo, es de hacerse notar que el 82% de nuestras muestras tuvieron una concentración de ClaT menor a 1.5 mg m^{-3} (Fig. 38).

Además de alta concentración de pigmentos, otro factor importante al considerar el efecto paquete es el tamaño de las células (Morel y Bricaud, 1981; Sathyendranath *et al.*, 1987; Nelson *et al.*, 1993). El índice de tamaño (IT) que se estimó a partir de ΣPD (Bricaud *et al.*, 2004; Uitz *et al.*, 2006) mostró una tendencia a aumentar con la ClaT sin una diferenciación por capas (Fig. 42). Sin embargo, las razones AFP:ClaT y AFS:ClaT sí mostraron tendencias importantes respecto al tamaño de las células (Fig. 64).

La razón AFP:ClaT en la CS tendió a decrecer bruscamente con el tamaño de las células (Fig. 64a), mientras que la razón AFS:ClaT tendió a incrementar moderadamente (Fig. 64b). En la CI, ambas razones tendieron a decrecer moderadamente con el tamaño de las células (Fig. 64). El decremento brusco de la razón AFP:ClaT en la CS puede explicarse por el hecho de que el tamaño de las células aumenta con la ClaT (Falkowski y Raven, 1987) (Fig. 42), y que a mayor ClaT y tamaño el auto-sombreado hace que las células no necesiten de mecanismos de foto-protección, y en cambio tiendan a aumentar ligeramente la razón AFS:ClaT para compensar el auto-sombreado (Falkowski y Raven, 1997).

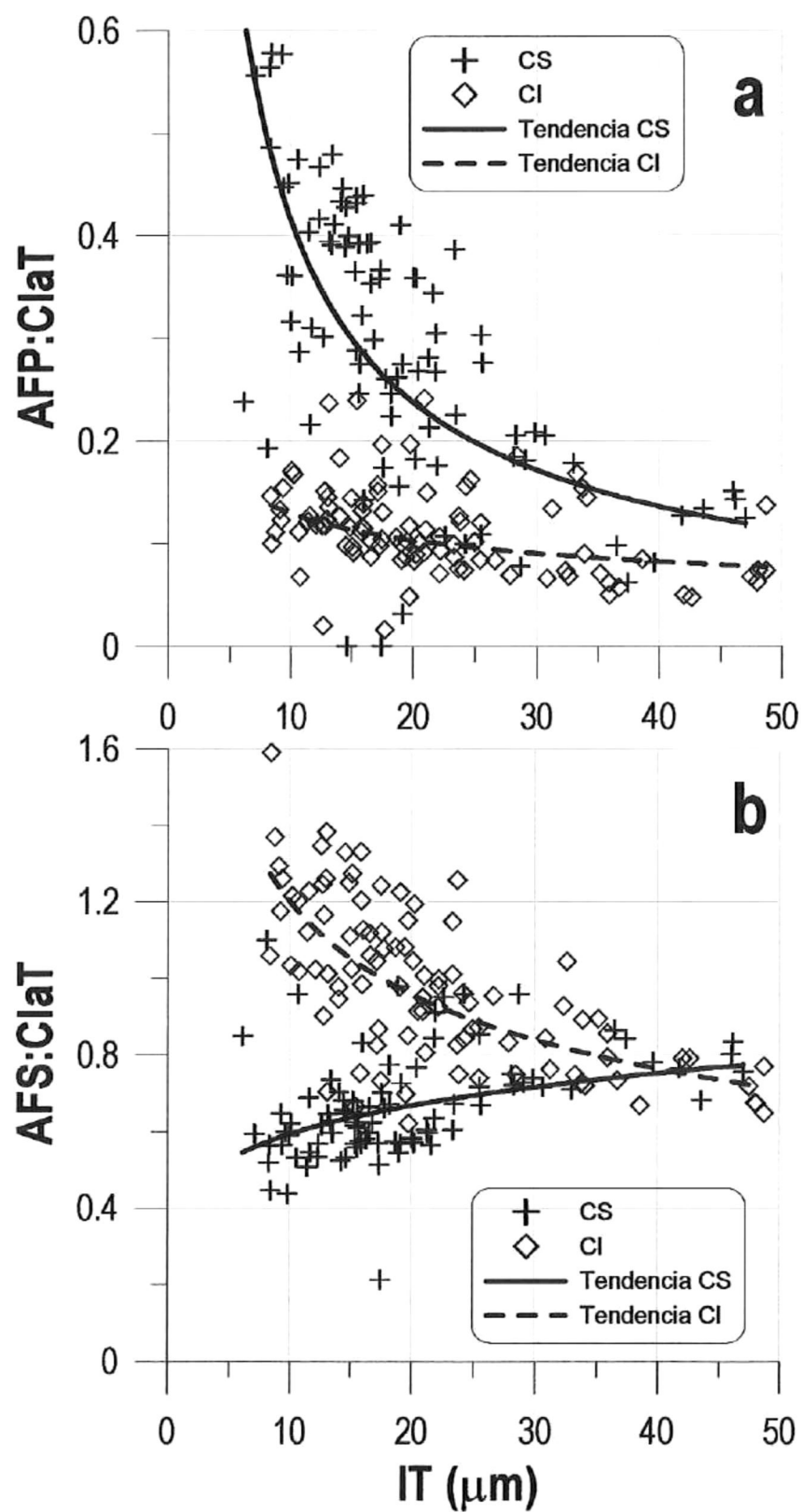


Figura 64 Razones AFP (a) y AFS (b) en función del índice de tamaño (IT) diferenciando las muestras de la Capa Superior (CS) y las de la Capa Inferior (CI).

La razón AFP:ClaT en la CI es ya baja de por sí en las muestras con los IT más bajos, y sigue decreciendo ligeramente con el aumento de éste (Fig.64a), debido a que no es necesaria la fotoprotección a esas profundidades donde la luz es más bien limitante. El entendimiento de la fluctuación de la razón AFS:ClaT en función de IT en la CI (Fig. 64b), sin embargo, no es tan obvio. Debe haber un cierto equilibrio entre el aumento en la proporción de AFS para compensar la baja en calidad y cantidad de luz y el auto-sombreado producido por el aumento de estos mismos pigmentos con el aumento de tamaño en las células (Nelson *et al.*, 1993; Falkowski y Raven, 1997). El costo de la fotoaclimatación (aumento de proporción de AFS) no debe compensar el incremento en la absorción debido a la limitación de luz (Falkowski y Raven, 1997; Finkel *et al.*, 2004), resultando en una tendencia a disminuir ligeramente la proporción de AFS con el IT (Fig. 64b).

Una explicación más sencilla, que no descarta la hipótesis propuesta, sino que la complementa, es que se encontró que el tamaño de las células (IT) presenta la tendencia a decrecer con la profundidad en la CI (Fig. 65). De cualquier forma, habría que aumentar la base de datos de campo y realizar algunos experimentos en laboratorio para tratar de comprender mejor estos mecanismos de equilibrio costo-beneficio en donde se involucra el tamaño celular, el contenido de Cla por célula, la proporción de pigmentos accesorios, la densidad celular (células por volumen) y la intensidad luminosa.

El efecto paquete resultó tener similar influencia en ambas capas, disminuyendo linealmente $a_{ph}^*(675)$ con el IT (Fig. 66). Al tener tanto los AFP como los AFS sus picos de absorción alrededor de los 440 nm, es más apropiado evaluar las variaciones en la absorción a los 675 nm para estimar el efecto paquete (Nelson *et al.*, 1993; Bricaud *et al.*, 2004). El efecto paquete puede observarse también en la razón $a_{ph}(440) : a_{ph}(675)$ (Fig. 67) (Bricaud *et al.*, 1995; Dupouy *et al.*, 1997).

Tomando esto en cuenta, se realizó el ejercicio de estimar el “índice de empaquetamiento” a 440 nm ($Q_a^*(440)$) de la forma descrita por Bricaud *et al.*, (2004), utilizando las ecuaciones 19, 20 y 21. Éste índice explicó el 93% de la variabilidad de $a_{ph}^*(440)$ para el crucero de Junio de 2003 (Fig. 47). Sin embargo, algunos valores estimados de Q_a^* resultaron ser mayores a 1, lo cual no es posible debido a la concepción misma de este índice (ver sección 3.8).

El intervalo de valores de Q_a^* debe estar entre 0 y 1, indicando la unidad que no hay empaquetamiento, y siendo este mayor al disminuir el valor de Q_a^* . Haber encontrado valores arriba de 1 se debe a la manera en que el término $a_{miss}(440)$ fue estimado por Bricaud *et al.* (2004). Esto se hizo de manera empírica con 14 datos de la parte noroeste del Mar Mediterráneo, comparando la absorción a 440 nm de los extractos con metanol y los espectros reconstruidos a partir del contenido pigmentario (Fig. 2). Para mayores detalles consultar el Apéndice A en Bricaud *et al.* (2004).

El término $a_{miss}(440)$ fue estimado con un número de muestras muy limitado, de un área con condiciones totalmente diferentes a las de la CC. Es recomendable estimar el término $a_{miss}(440)$ con muestras tomadas en nuestra área de estudio y poder estimar $Q_a^*(440)$ de forma más precisa, considerando que este índice es una variable importante para explicar las variaciones en $a_{ph}^*(\lambda)$. Sería también recomendable estimarlo para 675 nm, por los motivos ya explicados de evaluar el efecto paquete a esta longitud de onda. Sin embargo, al tomar $Q_a^*(440)$ como un valor relativo, es de gran utilidad para identificar las muestras con un efecto paquete severo, como las del afloramiento de Junio en las estaciones D1 y D2, en nuestro caso, y las muestras donde el efecto paquete es menor, en nuestro caso, zonas oligotróficas claras con valores de IT bajos. El 62.3% de las muestras tuvieron un IT correspondiente a nano-fitoplancton o menor ($<20 \mu m$) (Fig. 52), por lo que en la mayoría el efecto paquete es reducido.

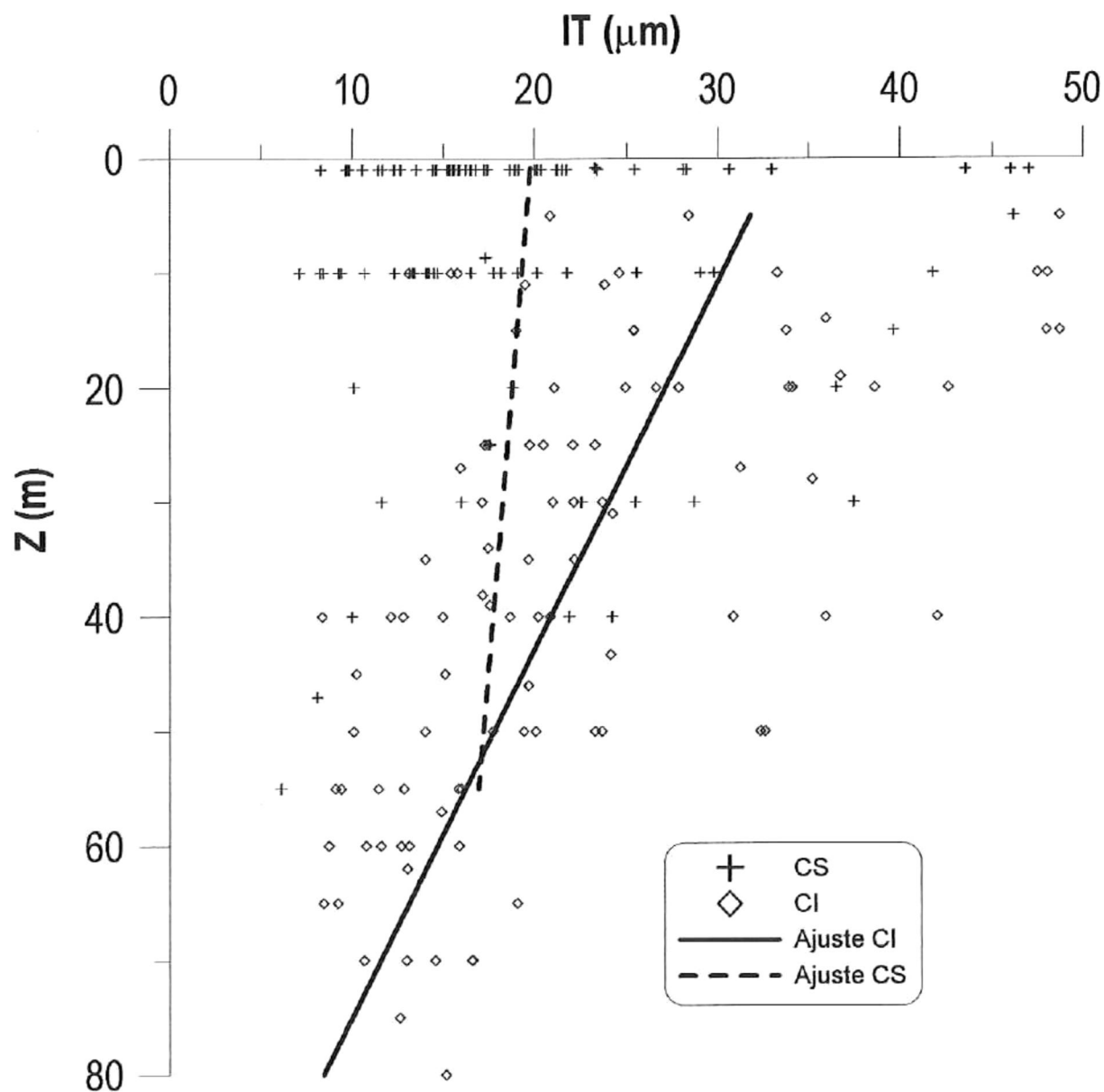


Figura 65 Variación del tamaño celular estimado mediante el “índice de tamaño” (IT, en μm) en función de la profundidad (Z, m) diferenciando las muestras de la capa superior (CS) de las de la capa inferior (CI). Simbología en el recuadro.

El IT es sólo una medida del “tamaño más representativo” de la población, donde se esperaría que el coeficiente de absorción fuera equivalente entre una población con representación de diversos tamaños y otra en la que el tamaño de todas las células fuera igual al IT estimado para esta misma.

Recapitulando, a partir de las tendencias encontradas, la combinación de una serie de factores, como son: (1) tamaño, forma y material celular; (2) proporción de pigmentos AFS y AFP; (3) régimen de luz y nutrientes; y (4) estado de foto-aclimatación de las células; está íntimamente acoplado con la variabilidad del $a_{ph}^*(\lambda)$, resultando en que se presenten en general mayores valores en la superficie, en aguas oligotróficas claras, con bajos K_d y altas razones AFP:ClaT, y menores en muestras localizadas en el máximo de Cla y por debajo de éste, donde hay restricción de luz y altas razones AFS:ClaT.

En aguas mesotróficas a eutróficas con altos valores de K_d , la tendencia es a presentar menor proporción de AFP y aumento de AFS en superficie, y en el MPC y por debajo de éste la disminución tanto de AFP como de AFS, provocando menor variabilidad de $a_{ph}^*(\lambda)$ con la profundidad, y valores menores que en aguas oligotróficas claras. La tendencia a encontrar menores proporciones de AFP de aguas oligotróficas a eutróficas ya había sido reportada por otros autores (Bricaud *et al.*, 1995; Allali *et al.*, 1997; Dupouy *et al.*, 1997). En el caso de Dupouy *et al.* (1997) encontraron una tendencia similar a la encontrado en este trabajo para el SCC, pero en aguas del Pacífico ecuatorial.

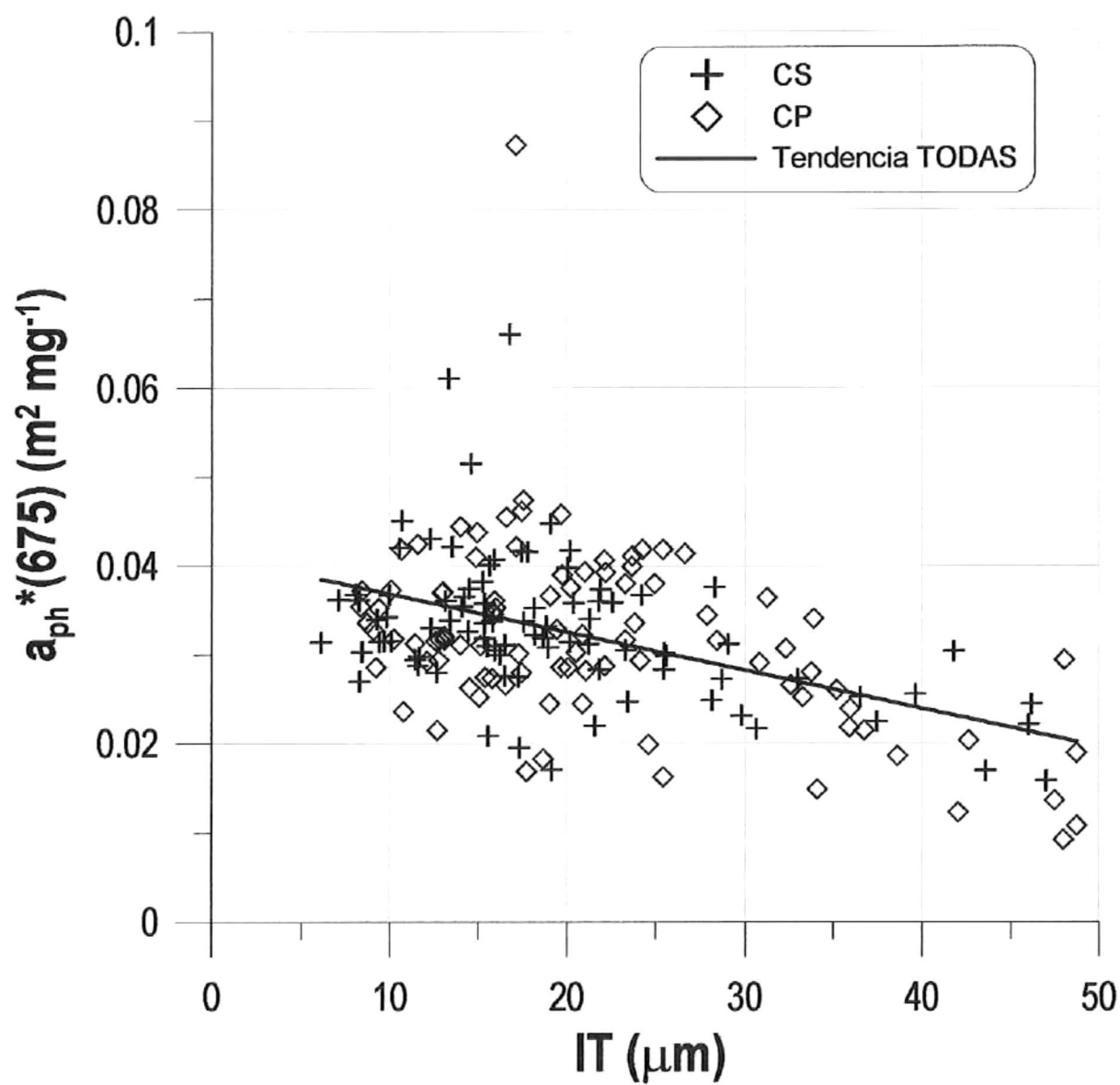


Figura 66 Variación del $a_{ph}^*(675)$ en función del índice de tamaño (IT). Línea de tendencia para ambas capas, superficial y profunda (CS y CI).

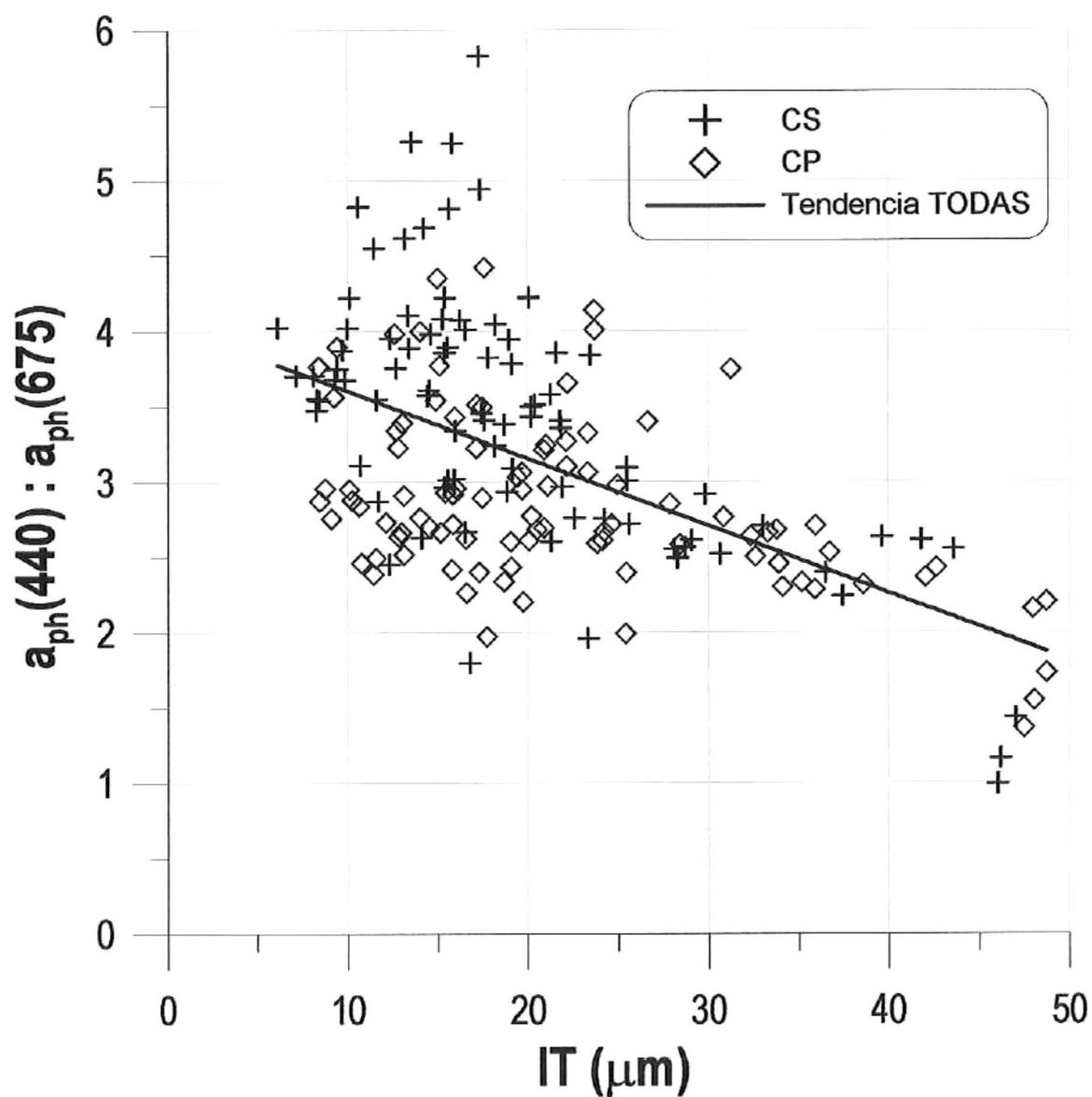


Figura 67 Variación de la razón $a_{ph}(440) : a_{ph}(675)$ en función del índice de tamaño (IT). Línea de tendencia para ambas capas, superficial y profunda (CS y CI).

6 CONCLUSIONES.

Con base a la proporción de pigmentos Accesorios Foto-Sintéticos (AFS) y Accesorios Foto-Protectores (AFP), se diferencian dos capas en la columna de agua que reflejan el estado de aclimatación del fitoplancton al régimen de luz.

Los valores extremos de las razones de ambos grupos de pigmentos (AFP y AFS) con la Clorofila a Total (ClaT) se encontraron en aguas oligotróficas claras, con valores bajos del coeficiente de atenuación de luz difusa (K_d). Los pigmentos AFS presentan una tendencia a aumentar con la profundidad (Z) en ambas capas (la superior (CS) y la inferior (CI)), mientras que los AFP se concentran principalmente en la CS del océano, disminuyendo con Z , y en la CI presentan proporciones siempre bajas. Estas tendencias son debidas a la foto-aclimatación del fitoplancton reflejada en las razones de pigmentarias AFP:ClaT, AFS:ClaT y AFP:AFS, que muestran un efecto compensatorio en la variación de $a_{ph}^*(\lambda)$ con la profundidad en la CS, pero resulta en valores mayores de $a_{ph}^*(\lambda)$ en superficie debido a que la absorción específica por peso es mayor en los AFP que en los AFS.

El tamaño de las células aumenta con la concentración de ClaT, encontrándose células de mayor tamaño en zonas de surgencias costeras. Por lo tanto, $a_{ph}^*(\lambda)$ presentó una clara tendencia a decrecer con el aumento del tamaño celular, debido al efecto paquete, y por lo tanto es menor en aguas costeras que alejadas de la costa.

El $a_{ph}^*(\lambda)$ presenta la tendencia general a decrecer con la profundidad, siendo esto más marcado en aguas oligotróficas claras, con bajos K_d . Sin embargo, en la CI la tendencia de $a_{ph}^*(\lambda)$ es a incrementarse debido al aumento en la proporción de AFS, los cuales aumentan la capacidad de absorción de luz, mientras que en la CS la tendencia de $a_{ph}^*(\lambda)$ no presentó variación con la profundidad, por no haber limitación de luz y por el efecto compensatorio entre AFP y AFS.

De manera general, el $a_{ph}^*(\lambda)$ aumenta con las proporciones AFP:ClaT y AFS:ClaT a bajas concentraciones de ClaT hasta un cierto nivel de máxima absorción. A partir de este punto, al incrementarse la concentración de ClaT, comienza a darse el efecto paquete por el auto-sombreado, además de que las células fitoplanctónicas tienden a ser de mayor tamaño con el aumento de la ClaT. El contenido pigmentario es el resultado de los mecanismos de aclimatación en las células fitoplanctónicas, para producir el mayor beneficio posible al menor costo.

Los grupos fitoplanctónicos dominantes en afloramientos costeros debidos a surgimiento de agua de capas inferiores del océano, ya sea surgencias costeras o remolinos de mesoescala, son diatomeas y dinoflagelados. Sin embargo, evidenciado por las proporciones de pigmentos encontrados, algas verdes, primnesiofitas y cianobacterias se encuentran presentes en mayores proporciones que estos grupos en la mayor parte del área de estudio.

La cianobacteria *Prochlorococcus* sp se encontró consistentemente presente en zonas oligotróficas durante los tres cruceros, y en Bahía Vizcaíno durante Noviembre de 2002, mostrando su amplia distribución en el área de estudio.

7 BIBLIOGRAFÍA.

- Aguirre-Hernández, E., G. Gaxiola-Castro, S. Nájera-Martínez, T. Baumgartner, M. Kahru y B.G. Mitchell. 2004. Phytoplankton absorption, photosynthetic parameters, and primary production off Baja California: summer and autumn 1998. *Deep-Sea Research II*, 51: 799-816.
- Allali, K., A. Bricaud, H. Claustre. 1997. Spatial variations in the chlorophyll-specific absorption coefficient of phytoplankton and photosynthetically active pigments in the equatorial Pacific. *Journal of Geophysical Research*, 102: 12413-12423.
- Alvain, S., C. Moulin, Y. Dandonneau y F.M. Bréon. 2005. Remote sensing of phytoplankton groups in case 1 waters from global SeaWiFS imagery. *Deep-Sea Research I*, 52: 1989-2004.
- Anderson, D.M. 1980. Effects of temperature conditioning on development and germination of (*Gonyaulax tamarens* Dinophyceae) hypnozygotes. *Journal of Phycology*, 16: 166-172.
- Anderson, D.M., Y. Fukuyo y K. Matsuoka. 2003. Cyst methodologies. En: *Manual on Harmful Marine Microalgae*. Editado por: Hallegraeff, G.M., D.M. Anderson y A.D. Cembella. UNESCO Publishing. Paris. 793 pp.
- Babin, M., J.C. Theriault, L. Legendre y A. Condal. 1993. Variations in the specific absorption coefficient for natural phytoplankton assemblages: Impact on estimates of primary production. *Limnology and Oceanography* 38 (1): 154-177.
- Barocio-León, O.A. 2002. Variación espacial y temporal de la producción primaria del fitoplancton en la Corriente de California a partir de imágenes del CZCS. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias Marinas / Instituto de Investigaciones Oceanológicas, UABC. 61 pp.
- Behrenfeld, M.J. y P.G. Falkowski. 1997. A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models. *Limnology and Oceanography*, 42(7): 1479-1491.
- Bergman, T., G. Fahnenstiel, S. Lohrenz, D. Millie y O. Schofield. 2004. Impacts of a recurrent resuspension event and variable phytoplankton community composition on remote sensing reflectance. *Journal of Geophysical Research*, 109: C10S15.

- Bidigare, R.R., O. Schofield y B.B. Prézelin. 1989. Influence of zeaxanthin on quantum yield of photosynthesis of *Synechococcus* clone WH7803 (DC2). *Marine Ecology Progress Series*, 56:177-188.
- Bidigare, R.R., M.C. Kennicutt II y M.E. Ondrusek. 1990. Novel chlorophyll-related compounds in marine phytoplankton: distributions and deochemical implications. *Energy & Fuels*, 4: 635-657.
- Bidigare, R.R. y C.C. Trees. 2000. HPLC phytoplankton pigments: sampling, laboratory methods, and quality assurance procedures. p. 154-16. In *Ocean Optics Protocols for Satellite Ocean Color Sensor Validation*, Revision 2, Chapter 4, editado por G.S. Farigion y J.L. Muller. NASA TM 2000-209966, Goddard Space Flight Center, Greenbelt, MD.
- Bricaud, A., M. Babin, A. Morel y H. Claustre. 1995. Variability in the chlorophyll-specific absorption coefficients of natural phytoplankton: Analysis and parameterization. *Journal of Geophysical Research* 100: 13321-13332.
- Bricaud, A., A. Morel, M. Babin, K. Allali, and H. Claustre. 1998. Variations of light absorption by suspended particles with chlorophyll a concentration in oceanic (case 1) waters: Analysis and implications for bio-optical models. *Journal of Geophysical Research* 103: 31033-31044.
- Bricaud, A., H. Claustre, J. Ras y K. Oubelkheir. 2004. Natural variability of phytoplanktonic absorption in oceanic waters: Influence of the size structure of algal populations. *Journal of Geophysical Research* (109): C11010.
- Brown C.W. y J.A. Yoder. 1994. Coccolithophorid blooms in the global ocean. *Journal of Geophysical Research*, 99(C4): 7467-7482.
- Campbell, L., H.A. Nolla y D. Vault. 1994. The importance of *Prochlorococcus* to community structure in the Central North Pacific ocean. *Limnology and Oceanography*, 39(4): 954-961.
- Chisholm, S.W., S.L. Frnakel, R. Goericke, R.J. Olson, B. Palenik, J.B. Waterbury, L. West-Hohnsrud y E.R. Zettler. 1992. *Prochlorococcus marinus* nov. gen. nov. sp.: a marine prokaryote containing divinyl chlorophyll *a* and *b*. *Arch. Microbiol.*, 157: 297-300.
- Chisholm, S.W., R.J. Olson, E.R. Zettler, R. Goericke, J.B. Waterbury y N.A. Welschmeyer. 1988. A novel free living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature* 334: 340-343.

- Claustre, H., P. Kerherve, J.C. Marty y L. Prieur. 1994. Phytoplankton photoadaptation related to some frontal physical processes. *Journal of Marine Systems*, 5: 251-265.
- Cleveland, J.S. 1995. Regional models for phytoplankton absorption as a function of chlorophyll *a* concentration. *Journal of Geophysical Research* 100: 13333–13344.
- Chelton, D.B. 1984. Seasonal variability of alongshore geostrophic velocity off central California. *Journal of Geophysical Research*. 89: 3473-3486.
- Dickey, T.D. y P.G. Falkowski. 2002. Solar energy and its biological-physical interactions in the sea. En: *The Sea*, Vol 12: 401-440. Editado por A.R. Robinson, J.J. McCarthy y B.J. Rothschild. John Wiley & Sons. Nueva York.
- DiTullio, G.R., M.E. Geesey, D.R. Jones, K.L. Daly, L. Campbell W. O. Smith Jr. 2003. Phytoplankton assemblage structure and primary productivity along 170°W in the South Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 255:55-80.
- Dupouy, C., J. Neveux y J.M. André. 1997. Spectral absorption coefficient of photosynthetically active pigments in the ecuatorial Pacific Ocean (165°E – 150°W). *Deep-Sea Research II*, 44(9-10): 1881-1906.
- Durazo, R., G. Gaxiola-Castro, B. Lavaniegos, R. Castro-Valez, J. Gómez-Valdés y A.D.S. Mascarenhas. 2005. Condiciones oceanográficas frente a la costa occidental de Baja California, 2002-2003: influencia de un El Niño débil y del incremento de agua subártica. *Ciencias Marinas*, 31(3): 537-552.
- Duxbury, A.C., A.B. Duxbury y K.A. Sverdrup. 2000. *An Introduction to the World's Oceans*. 6a. Edición. McGraw-Hill. 528 pp.
- Duysens, L.M.N. 1956. The flattening effect of the absorption spectra of suspensions as compared to that of solutions. *Biochem. Biophys. Acta* 19: 1-12.
- Eisner, L.B., M.S. Twardowski, T.J. Cowles y M.J. Perry. 2003. Resolving phytoplankton photoprotective:photosynthetic carotenoid ratios on fine scales using in situ spectral absorption measurements. *Limnology and Oceanography* 48(2): 632-646.
- Falkowski, P.G. y J.A. Raven. 1997. *Aquatic photosynthesis*. Blackwell Science. Massachusetts, USA. pp. 375.

- Finkel, Z.V. y A.J. Irwin. 2001. Light absorption by phytoplankton and the filter amplification correction: cell size and species effects. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 259: 51-61.
- Finkel, Z.V., A.J. Irwin y O. Schofield. 2004. Resource limitation alters de $\frac{3}{4}$ size scaling of metabolic rates in phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 273: 269-279.
- Fryxell, G.A. y G.R. Hasle. 2003. Taxonomy of harmful diatoms. 465-509. En: Hallegraeff, G.M., D.M. Anderson y A.D. Cembella (Eds.). *Manual of harmful marine microalgae*. UNESCO Publishing. pp. 793.
- Gieskes, W.W.C., G.W. Kraay, A. Nontji, D. Setiapermana y Sutomo. 1988. Monsoonal alternation of a mixed and a layered structure in the phytoplankton of the euphotic zone of the Banda Sea (Indonesia): A mathematical analysis of algal pigment fingerprints. *Neth. J. Sea Res.*, 22(2): 123-137.
- Gill, A.E., 1982. Atmosphere-Ocean Dynamics. *International Gophysics series*, 30: 421-428.
- Goericke, R. y Repeta D.J. 1993. Chlorophylls *a* and *b* and divinyl chlorophylls *a* and *b* in the open subtropical North Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 101: 307-313.
- Goericke, R. y N.A. Welschmeyer. 1993. The marine prochlorophyte *Prochlorococcus* contributes significantly to phytoplankton biomass and primary production in the Sargasso Sea., *Deep-Sea Research*, 40: 2283-2294.
- Goericke, R., E. Venrick, A. Mantyla, S. Bograd, F.B. Schwing, A. Huyer, R.L. Smith, P.A. Wheeler, R. Hooft, W.T. Peterson, G. Gaxiola-Castro, J. Gómez-Valdez, B.E. Lavaniegos, K.D. Hyrenbach y W.J. Sydeman. 2004. The state of the California Current, 2003-2004: a rare "normal" year. *CalCOFI Reports*, 45, 27-59.
- Haury, L.R., E. Venrick, C.L. Fey, J.A. McGowan y P.P. Niler. 1993. The Ensenada Front: July 1985. *CalCOFI Reports*, 34: 69-88.
- Hayward, T.L., D.R. Cayan, P.J.S. Fanks, R.J. Lynn, A.W. Mantyla, J.A. McGowan, P.E. Smith, F.B. Schwing y E.L. Venrick. 1995. The state of the California Current in 1994-1995. *CalCOFI Reports*, 35: 19-35.

- Hewitt, R.P. 1988. Historical review of the oceanographic approach to fisheries research. California Cooperative Fisheries Investigations Report, 29:27-41.
- Hoepffner, N. y S. Sathyendranath. 1991. Effect of pigment composition on absorption properties of phytoplankton. Marine Ecology Progress Series, 73: 11-23.
- Hudson, R.J.M. y F.M.M. Morel. 1993. Trace metal transport by marine microorganisms: implications of metal coordination kinetics. Deep-Sea Research Part A, 40(1): 129-150.
- Jeffrey, S.W., R.F.C. Mantoura y S.W. Wright. 1997. Phytoplankton pigments in oceanography: guidelines and modern methods. UNESCO Publishing. Paris. 661 pp.
- Kahru, M. y B.G. Mitchell. 1998. Spectral reflectance and absorption of a massive red tide off southern California. Journal of Geophysical Research, 103(C10): 21601-21609.
- Kahru, M. y B.G. Mitchell. 2002. Influence of the El Niño-La Niña cycle on satellite-derive primary production in the California Current. Geophysical Research Letters, 29(17): 1846-
- Kishino, M., N. Takahashi, N. Okami y S. Ichimura. 1985. Estimation of the spectral absorption coefficients of phytoplankton in the sea. Bulletin Marine Sciences, 37: 634-642.
- Kitano, K., (1975). Some properties of the warm eddies generated in the confluence zone of the Kuroshio and Oyashio Currents. Journal of Physical Oceanography, 5: 245-252.
- Kirk, J.T.O. 1994. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge. 401 pp.
- Kudela, R., G. Pitcher, T. Probyn, F. Figueiras, T. Moita y V. Trainer. 2005. Harmful algal blooms in coastal upwelling systems. Oceanography, 18(2), 184-197.
- Latasa M., R.R. Bidigare, M.E. Ondrusek y M.C.II Kennicut. 1996. HPLC analysis of algal pigments: a comparison exercise among laboratories and recommendations for improved analytical performance. Marine Chemistry, 51: 315-324.
- Lavaniegos, B.E., G. Gaxiola-Csatro, L.C. Jiménez-Pérez, M.R. Gonzalez-Esparza, T. Baumgartner y J. Garia-Cordova. 2003. 1997-98 El Niño efectos on the pelagic ecosystem of the California Current off Baja California, Mexico. Geofisica Internacional, 42(3): 483-494.

- Lee, Z.P., M. Darecki, K.L. Carder, C.O. Davis, D. Stramski y W.J. Rhea. 2005. Diffuse attenuation coefficient of downwelling irradiance: An evaluation of remote sensing methods. *Journal of Geophysical Research*, 110: C022017.
- Longhurst A., S. Sathyendranath, T. Platt y C. Caverhill. 1995. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *Jour. Plank. Res.* 17(6): 1245-1271.
- López-Calderón, J.M. 2005. Variabilidad anual e interanual de la clorofila-a (SeaWiFS) y el viento superficial (QuikSCAT) en el Alto Golfo de California: su circulación y asociación. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Marinas, UABC. 62 pp.
- Lynn, R.J. y J.J. Simpson. 1987. The California Current System: The seasonal variability of its physical characteristics. *Journal of Geophysical Research*. 92(C2): 12947-12966.
- MacIntyre H.L., T.M. Kana, J. Anning, R. Geider. 2002. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria. *Journal of Phycology*, 38:17-38.
- Malone, T. F. y J. G. Roederer. 1985. Global change. En: Malone y Roederer (eds). Cambridge University Press, New York.
- Matsuoka, K. y Y. Fukuyo (2000): Technical guide for modern dinoflagellate cysts study. WESTPAC-HAB/WESTPAC/IOC, pp. 77.
- Millán-Núñez, E., M.E. Sieracki, R. Millán-Núñez, J.R. Lara-Lara, G. Gaxiola-Castro, C.C. Trees. 2004. Specific absorption coefficient and phytoplankton biomass in the southern region of the California Current. *Deep-Sea Research II*, 51: 817-826.
- Millán-Núñez, R., S. Álvarez-Borrego y C.C. Trees. 1997. Modeling the vertical distribution of chlorophyll in the California Current System. *Jour. of Geoph. Res.* Vol. 102, No.C4: 8587-8595.
- Millán-Núñez, R., S. Álvarez-Borrego y C.C. Trees. 1996. Relationship between Chlorophyll maximum and surface Chlorophyll concentration in the California Current System. *CalCOFI Report* Vol.37: 241-250.
- Mitchell, B.G. y D.A. Kiefer. 1988a. Chlorophyll a specific absorption and fluorescence excitation spectra for light-limited phytoplankton. *Deep-Sea Research*, 35A: 693-663.

- Mitchell, B.G. 1990. Algorithms for determining the absorption coefficient of aquatic particulates using the quantitative filter technique (QFT). *SPIE Oceans Optics X*, 1302: 137–148.
- Moline, M.A. 1998. Photoadaptive response during the development of a coastal Antarctic diatom bloom and relationship to water column stability. *Limnology and Oceanography*, 43: 146-153.
- Moore, L.R., R. Goericke y S.W. Chisholm. 1995. Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*: influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorptie properties. *Marine Ecology Progress Series*, 116: 259-275.
- Morel, A. y A. Bricaud. 1981. Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium, and application to specific absorption of phytoplankton. *Deep-Sea Research* 28: 1375-1393.
- Morel, A. 1988. Optical modeling of the upper ocean in relation to its biogenous matter content (Case I waters). *Journal of Geophysical Research* 93: 10749-10768.
- Morrow, R., F. Fang, M. Fieus y R. Molcard. 2003. Anatomy of three warm-core Leeuwin current eddies. *Deep-See Research II*, 50: 2229-2243.
- Nelson, N.B., B.B. Prézelin y R.R. Bidigare. 1993. Phytoplankton Light absorption and the package effect in California coastal waters. *Marine Ecology Progress Series* 94: 217-227.
- Obayashi, Y., E. Tanoue, K. Suzuki, N. Handa, Y. Nojiri y C.S. Wong. 2001. Spatial and temporal variabilities of phytoplankton community structure in the northern North Pacific as determined by phytoplankton pigments. *Deep-Sea Research I*, 48: 439-469.
- Ochoa, J.L., S. Lluch-Cota, A.P. Sierra-Beltrán. 1997. Mortandad de mamíferos marinos en el alto Golfo de California en Febrero de 1997. Repórte técnico final. Secretaría de Ecología Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca (SEMARNAP) – Procuraduría Federal de Protección al Medio Ambiente (PROFEPA). México.
- Olson, R.J., S.W. Chisholm, E.R. Zettler y E.V. Armbrust. 1988. Analysis of *Synechococcus* pigment types in the sea using single and dual beam flow cytometry. *Deep-Sea Research*, 35: 425–440
- Orellana-Cepeda, E., M. Avalos-Borja, L.A. Morales-Zamorano and E. Santamaría-del-Ángel (2004a): Evidence of toxic species of *Pseudo-nitzschia* at north west coast of Mexico. *XIII International Materials Research Congress*. Cancún Quintana Roo, Mexico. pp. 26.

- Orellana-Cepeda, E., M. Avalos-Borja, C. Granados-Machuca, L.A. Morales-Zamorano, E. Santamaría-del-Ángel y J. Serrano-Esquer (2004b): Dynamics of *Pseudo-nitzschia* group in Todos Santos Bay, Baja California, México. Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms. SCOR. Viña del Mar, Chile. pp. 39.
- Partensky, F., N. Hoepffner, W.K. Li, O. Ulloa y D. Vault. 1993. Photoacclimation of *Prochlorococcus* sp. (Prochlorophyta) strains isolated from North Atlantic and the Mediterranean Sea. Plant Physiol., 101: 285-296.
- Peláez, J. y J.A. McGowan. 1986. Phytoplankton pigment patterns in the California Current as determined by satellite. Limnology and Oceanography, 31(5): 927-950.
- Peña-Manjarrez, J.L., G. Gaxiola-Castro, J. Belenes-Escamilla y E. Orellana-Cepeda. 2001. Quistes de *Lingulodinium polyedrum*, productor de mareas rojas en la Bahía de Todos Santos (invierno-primavera, 2000). Ciencias Marinas, 27(4): 543-558.
- Peña-Manjarrez, J.L., J. Helenes, G. Gaxiola-Castro y E. Orellana-Cepeda. 2005. Dinoflagellate cysts and bloom events at Todos Santos Bay, Baja California, México, 1999-2000. Continental Shelf Research, 25: 1375-1393.
- Platt, T., S. Sathyendranath, C.M. Caverhill y M.R. Lewis. 1988. Oceanic primary production and available light: further algorithms for remote sensing. Deep-Sea Research, 35: 855-879.
- Platt, T., C. Caverhill y S. Sathyendranath. 1991. Basin-scale estimates of oceanic primary production by remote sensing: The North Atlantic. Journal of Geophysical Research 96(C8): 15147-15159.
- Platt, T., S. Sathyendranath y A. Longhurst. 1995. Remote sensing of primary production in the ocean: promise and fulfillment. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 348: 191-202.
- Pitcher, G.C., A.J. Boyd, D.A. Horstman and B.A. Mitchell-Innes (1998): Subsurface dinoflagellate populations, frontal blooms and the formation of red tide in the southern Benguela upwelling system. Marine Ecology Progress Series, 172, 253-264.
- Post, A.F., I. Ohad, K.M. Warner y G.S. Bullerjahn. 1993. Energy distribution between photosystems I and II in the photosynthetic prokaryote *Prochlorothrix hollandica* involves a chlorophyll a/b antenna which associates with photosystem I. Biochim. Biophys. Acta, 1144: 374-384.

- Reid, J.L., Jr., G.I. Roden y J.G. Wyllie. 1958. Studies of the California Current System. CalCOFI Reports, 67: 2491-2497.
- Santamaría-del-Ángel, E., R. Millán-Núñez, A. González-Silvera y F. Müller-Karger. 2002. The color signature of the Ensenada Front and its seasonal and interannual variability. CalCOFI Reports, 43:155-161.
- Sathyendranath, S., L. Lazzara y L. Prieur. 1987. Variations in the spectral values of specific absorption of phytoplankton. Limnology and Oceanography, 32(2): 403-415.
- Smith, R.C. y K.S. Baker. 1985. Spatial and temporal patterns in pigment biomass in Gulf Stream warm-core ring 82B and its environs. Journal of Geophysical Research, 90(C5): 8859-8870.
- Soto-Mardones, L., A. Parés-Sierra, J. Garcia, R. Durazo y S. Hormazabal. 2004. Análisis of the mesoscale structure in the IMECOCAL region (off Baja California) from hydrographic ADCP and altimetry data. Deep-Sea Research II, 51:785-798.
- Sosa-Avalos, R. 2002. Estimación de la producción primaria frente a Baja California por sensores remotos. Tesis Doctoral. CICESE. Ensenada, B.C. pp.158.
- Spinrad, R.W. y J.F. Brown. 1986. Relative real refractive index of marine microorganisms, a technique for flow cytometric estimation. Applied Optics 25: 1930-1934.
- Sosik, H.M. y B.G. Mitchell. 1995. Light absorption by phytoplankton, photosynthetic pigments and detritus in the California Current System. Deep-Sea Research I, 42 (10): 1717-1748.
- Sverdrup, H.U. y R.H. Fleming. 1941. The waters off southern California March to July 1937. Bull. Scripps Institution of Oceanography. University of California, La Jolla, 4: 261-378.
- Sverdrup, H.U., M.W. Johnson y R.H. Fleming. 1942. The oceans, their physics, chemistry, and general biology. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J. 1087 pp.
- Tomas, C.R. 1997. Identifying marine phytoplankton. Academic Press. Londres. 858 pp.
- Thomas, A.C. y P.T. Strub. 1990. Seasonal and interannual variability of pigment concentration across a California Current frontal zone. Journal of Geophysical Research, 95:13023-13042.
- Trees, C.C., D.K. Clark, R.R. Bidigare, M.E. Ondrusek y J.L. Mueller. 2000. Accessory pigments versus chlorophyll a concentrations within the euphotic zone: a ubiquitous relationship. Limnology and Oceanography, 45(5): 1130-1143.

- Uitz, J., H. Claustre, A. Morel y B.H. Stanford. 2006. Vertical distribution of phytoplankton communities in open ocean: An assessment based on surface chlorophyll. *Journal of Geophysical Research*, 111: C08005.
- Utermöhl, H. 1958. Zur vervollkomnung der quantitativen phytoplankton metodik. *Mitt. Int. Ver. Limnol.*, 9: 1-38.
- Valenzuela, E., R. Millán-Núñez, C.C. Trees y F. Núñez-Cebrero. 2005. Efecto de la irradiación en la razón de pigmentos de *Amphidinium carteri*. XII Congreso Nacional de Ciencia y Tecnología del Mar. Mazatlán Sinaloa, México, Octubre 2005.
- Van Aken, H.M., A.K. van Veldhoven, C. Veth, W.P.M. Ruijter, P.J. Leeuwen, S.S. Drijfhout, C.P. Whittle y M. Rouault. 2003. Observations of a young Agulhas ring, Astrid, during MARE in March 2000. *Deep-Sea Research II*, 50(1): 167-195.
- Van der Staay, G.W.M. 1992. Functional localization and properties of the chlorophyll b-binding antenna in the prochlorophyte *Prochlorothrix hollandica*. PhD thesis. Univers van Amsterdam.
- Venrick, E.L., J.A. McGowan y A.W. Mantyla. 1973. Deep maxima of photosynthetic chlorophyll in the Pacific Ocean. *Fish. Bull. U.S.* 71: 41-52.
- Venrick, E.L. 1998. Spring in the California Current: the distribution of phytoplankton species, April 1993 and April 1995. *Marine Ecology Progress Series*, 167:73-88.
- Venrick, E.L. 2000. Summer in the Ensenada Front: The distribution of phytoplankton species, July 1985 and September 1988. *Journal of Plankton Research*, 22(5): 813-841.
- Vidussi, F., H. Claustre, B.B. Manca, A. Luchetta y J.C. Marty. 2001. Phytoplankton pigment distribution in relation to upper thermocline circulation in the eastern Mediterranean Sea during winter, *Journal of Geophysical Research* 106(C9): 19939-19956.
- Wright, S.W., S.W. Jeffrey, R.F. Mantoura, C.A. Llewellyn, T. Bjornland, D. Repeta y N. Welschmeyer, 1991. Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 77: 183-196.
- Yentsch, C.S. y D.A. Phinney. 1989. A bridge between ocean optics and microbial ecology. *Limnology and Oceanography* 34: 1694-1705.

Ziveri, P., R.C. Thunell y D. Rio. 1995. Seasonal changes in coccolithophore densities in the Southern California Bight during 1991-1992. *Deep-Sea Research*, 42: 1881-1903.