



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



**Propiedades bio-ópticas del fitoplancton en el
Pacífico Tropical Mexicano**

TESIS

**QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS
PARA OBTENER EL GRADO DE**

DOCTOR EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

PRESENTA

Ana Cristina Miranda Alvarez

Ensenada, Baja California, México

**FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS
POSGRADO EN OCEANOGRAFIA COSTERA**

**Propiedades bio-ópticas del fitoplancton en el
Pacífico Tropical Mexicano**

TESIS

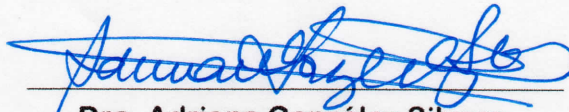
**QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS
PARA OBTENER EL GRADO DE**

DOCTOR EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

PRESENTA

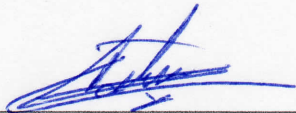
ANA CRISTINA MIRANDA ALVAREZ

Aprobada por:



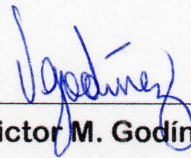
Dra. Adriana González Silvera

DIRECTORA DE TESIS



Dr. Eduardo Santamaría del Angel

SINODAL



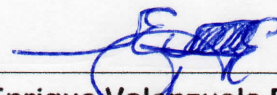
Dr. Victor M. Godínez Sandoval

SINODAL



Dr. Rafael Hernández Walls

SINODAL



Dr. Enrique Valenzuela Espinoza

SINODAL

Resumen:

Este trabajo tiene como objetivo principal el estudio de la variabilidad de la composición taxonómica y de las propiedades de absorción de luz de las comunidades fitoplanctónicas en el Pacífico tropical mexicano (PTM), en la esta región se ubica entre los 19° y 25° N y los 104° y 110°W, durante cuatro periodos de estudio (junio de 2015, marzo y septiembre de 2016 y octubre 2017). Los resultados de este trabajo se presentan en dos capítulos. El primero tuvo como finalidad evaluar la distribución espacio-temporal de la biomasa del fitoplancton así como su composición taxonómica, con base en el estudio de los pigmentos del fitoplancton medidos por cromatografía líquida de alta resolución (HPLC) y el programa de quimiotaxonomía CHEMTAX y su relación con los parámetros físicos. El segundo capítulo tuvo como objetivo determinar la variabilidad del coeficiente de absorción de luz por el fitoplancton ($a_{ph}(\lambda)$) y su relación con los grupos fitoplanctónicos presentes. Los resultados del capítulo 1 permitieron observar una composición de la comunidad fitoplanctónica en superficie caracterizada principalmente por *Prochlorococcus*, mientras que en el máximo profundo de clorofila aumentó la abundancia de grupos como diatomeas y primnesiofitas. En el capítulo 2 se presenta un modelo para estimar la contribución de dos grupos algales de gran importancia ecológica (diatomeas y *Prochlorococcus*) a partir del índice de la forma espectral (S) derivado de la relación $a_{ph}(530)/a_{ph}(470)$. Derivado de este trabajo se publicó el artículo "Phytoplankton pigments and community structure in the northeastern tropical pacific using HPLC-CHEMTAX analysis", el cual se anexa al final de este escrito.

Palabras Clave: Fitoplancton, pigmentos, CHEMTAX, coeficiente de absorción de luz, Pacífico tropical mexicano.

Dedicatoria

A mi familia por todo el apoyo, amor y confianza brindada en mi desarrollo profesional, así como personal. Por enseñarme que todo sacrificio vale la pena y darme la confianza para lograr todo lo que me propongo. Este logro también es de ustedes.

A mis compañeras y amigas Alejandra Castillo y Liz Ramírez, por todas las aventuras dentro y fuera de la escuela. Por estar siempre en las buenas y en las malas. Ustedes fueron quienes les pusieron las sonrisas a los momentos más complicados y así lograron hacerme ver lo positivo de estos momentos. Hoy las considero más que amigas, mis hermanas.

Al Dr. Eduardo Santamaría del Angel, por su amistad y siempre estar ahí cuando lo necesite en los momentos buenos y malos. Gracias por todas las oportunidades que me brindó durante todo este tiempo.

Agradecimientos

A mi comité de tesis la Dr. Adriana González Silvera, el Dr. Eduardo Santamaría del Angel, el Dr. Victor M. Godínez, el Dr. Rafael Hernández Walls y el Dr. Enrique Valenzuela por su apoyo, orientación, consejos en durante la elaboración de este trabajo, así como en mis estudios de posgrado.

A mi directora de tesis la Dra. Adriana González por todos sus consejos, sin su ayuda no hubiera sido posible finalizar este trabajo.

A CONACYT por el apoyo brindado mediante la beca otorgada (no. 446005) para la realización de mis estudios de Doctorado en Oceanografía Costera en la Facultad de Ciencias Marinas.

A la Dra. Laura Sánchez por los proyectos "Influencia de remolinos de mesoescala en hábitats de larvas de peces (con énfasis en especies comercialmente importantes) en la zona mínima de oxígeno del Océano Pacífico frente a México: efecto océano abierto e isla" (SEP-CONACyT 236864:) y el proyecto "Prueba de paradigmas sobre la expansión de la zona mínima de oxígeno: reducción del hábitat vertical del zooplancton y su efecto sobre el ecosistema pelágico mediante métodos de muestreo autónomo" (Fronteras de la ciencia-CONACyT 8662), con los cuales fue posible la toma de muestras utilizadas en este trabajo

Al grupo de POPEYE por haberme permitido ser parte de su equipo de trabajo y sentir está como una segunda casa, en particular a Alejandra Castillo, Liz Ramírez y Mary Luz Cañón Cañón, que siempre estuvieron dispuestas en ayudarme y alentarme para seguir adelante.

Índice	Página
Introducción General	1
Objetivos generales	6
Objetivos particulares	6
 Capítulo 1. Pigmentos fitoplanctónicos y estructura de la comunidad en el Pacífico Tropical Mexicano mediante análisis HPLC-CHEMTAX	 7
1. Introducción	9
2. Metodología	11
2.1 Muestreo y datos físicos	11
2.2 Imágenes satelitales	14
2.3 Análisis de pigmentos (HPLC)	14
2.4 Análisis CHEMTAX	15
2.5 Profundidad de la capa de mezcla (PCM) e índice de estratificación de la columna de agua (IE)	16
2.6 Análisis Estadísticos	17
3. Resultados	18
3.1 Imágenes satelitales	18
3.2 Masas de agua	21
3.3 Variables hidrográficas y concentración de <i>Chl a_f</i>	22
3.4 Biomasa y grupos fitoplanctónicos	30
a) Pigmentos y Clorofila <i>a</i>	30
b) Grupos fitoplanctónicos (CHEMTAX).....	32
4. Discusión	42
4.1 Biomasa fitoplanctónica y características hidrográficas.....	42
4.2 Distribución vertical de la biomasa del fitoplancton y composición taxonómica.....	48
5. Conclusión	55
 Capítulo 2. Variabilidad del coeficiente de absorción de luz del fitoplancton y su relación con la composición taxonómica	 57
1. Introducción	58
2. Materiales y Métodos	61
2.1 Muestreo y colecta de muestras	61
2.2 Análisis del coeficiente de absorción de luz por fitoplancton	61
2.3 Análisis estadísticos	63
3. Resultados	64
3.1 Coeficientes de absorción de luz por fitoplancton	64
3.2 Formal espectral (A).....	69
3.3 Índice espectral, S	71
3.4 Índice S y grupos fitoplanctónicos	72
4. Discusión	79

5. Conclusión	82
Literatura citada	83
Anexo	96

Lista de tablas y figuras capítulo 1

Página

Tabla 1 Abreviaturas, nombres de pigmentos del fitoplancton detectados por HPLC y grupos fitoplanctónicos que contienen cada pigmento (basado en Jeffrey et al. 1997). 4

Tabla 2 Razones iniciales de pigmento utilizadas en el análisis CHEMTAX.16

Tabla 3 Resultados del análisis de componentes principales (ACP) realizado para determinar la asociación de la concentración de Chl_a en el DCM con la PCM y el índice de estratificación (IE). En las primeras tres líneas de la tabla se indica el valor propio, la proporción de varianza explicada por cada componente y finalmente la proporción acumulativa. A continuación se muestran los componentes seleccionados (CP1 y CP2) para cada crucero. Los números en negrita indican el vector propio asociado con un CP determinado. 29

Tabla 4 Concentración de pigmentos (mg m⁻³) analizados en cada uno de los cruceros en superficie y en el DCM. 31

Tabla 5 Resultados de la prueba de Wilcoxon (Suma de rangos) realizada para evaluar las diferencias de la abundancia de grupos del fitoplancton entre la superficie y el DCM. La tabla incluye el número de datos (n) para cada profundidad, los valores críticos calculados en la superficie (T_{sup}) y el DCM (T_{DCM}), y los límites inferior (TL) y superior (TU) de los valores críticos. La hipótesis de igualdad se rechaza si T_{sup} o T_{DCM} quedan fuera del intervalo crítico (TL, TU). 38

Tabla 6 Resultados del análisis de componentes principales (ACP) aplicado a (a) determinar la asociación de grupos de fitoplancton en el DCM con la PCM y el índice de estratificación (IE) para cada crucero; (b) asociación de grupos con la temperatura y la salinidad considerando todo el conjunto de datos (todos los cruceros y profundidades). Las cifras en negrita indican el eigenvector asociado con cada CP significativo. 41

Figura 1 Área de estudio (PTM) donde se indican las estaciones muestreadas durante los cruceros. Los puntos indican la ubicación de las estaciones con datos de CTD. Los círculos grandes marcan las estaciones de donde se recolectaron muestras discretas de agua para el análisis del fitoplancton. Las estaciones en color negro indican los transectos paralelos y las amarillas muestran las estaciones perpendiculares a la línea de costa. Las letras en azul indican el nombre de los transectos y los colores de fondo la batimetría (m). 13

Figura 2 Imágenes de satélite que muestran el promedio de concentración de clorofila *a* (a, c, e, g) y temperatura de la superficie del mar (b, d, f, h) de cada periodo de muestreo. Los círculos en blanco y negro marcan la ubicación de las estaciones. En septiembre de 2016 (e, f), la flecha negra muestra la trayectoria del

huracán Newton. Ver que en octubre 2017 (g, h) el área de estudio se extendió hacia el sur 20

Figura 3 Diagramas de temperatura potencial y salinidad de datos hidrográficos hasta 100 m de profundidad para (a) junio de 2015, (b) marzo de 2016, (c) septiembre de 2016 y (d) octubre de 2017. La barra de color representa la concentración de clorofila medida por el fluorímetro del CTD ($\text{Chla}_f \text{ mg m}^{-3}$). Las líneas negras indican los intervalos termohalinos para cada masa de agua (ATS= Agua de superficie tropical, AGC=Agua del Golfo de California, ACC=Agua corriente de California, AStSs=Agua subtropical subsuperficial). Los datos entre los límites de las masas de agua corresponden a las aguas de transición. 22

Figura 4 Ubicación de las estaciones (a, e), índice de estratificación (IE, °C), temperatura (°C) y perfiles de Chla_f (mg m^{-3}) para los transectos A (b, c, d) y B (f, g, h) en junio de 2015. La línea discontinua marca la profundidad de la PCM; las flechas negras indican las estaciones donde se tomó la muestra para la medición de la concentración de pigmentos, y los puntos blancos indican la profundidad de toma de la muestra representativa de la DCM. 23

Figura 5 (a) Ubicación de las estaciones, (b) índice de estratificación (IE °C), (c) temperatura (°C) y (d) perfiles de Chla_f (mg m^{-3}) para el transecto A en marzo de 2016. La línea discontinua marca la profundidad de la PCM; las flechas negras indican las estaciones donde se tomó la muestra para la medición de la concentración de pigmentos, y los puntos blancos indican la profundidad de toma de la muestra representativa de la DCM. 24

Figura 6 Ubicación de las estaciones (a, e), índice de estratificación (IE °C), temperatura (°C) y perfiles de Chla_f (mg m^{-3}) para los transectos A (b, c, d) y C (f, g, h) en septiembre de 2016. La línea discontinua marca la profundidad de la PCM; las flechas negras indican las estaciones donde se tomó la muestra para la medición de la concentración de pigmentos, y los puntos blancos indican la profundidad de toma de la muestra representativa de la DCM. 26

Figura 7 Ubicación de las estaciones (a, e, i, m), índice de estratificación (IE °C), temperatura (°C) y perfiles de Chla_f (mg m^{-3}) para los transectos A (b, c, d), D (f, g, h), E (j, k, l) y F (n, ñ, o) en octubre de 2017. La línea discontinua marca la profundidad de la PCM; las flechas negras indican las estaciones donde se tomó la muestra para la medición de la concentración de pigmentos, y los puntos blancos indican la profundidad de toma de la muestra representativa de la DCM. 28

Figura 8 Contribución porcentual de cada grupo de fitoplancton en junio de 2015 para el transecto A en la superficie (a) y el DCM (c), y el transecto B en la superficie (b) y el DCM (d). Las barras de color corresponden a grupos enumerados en la leyenda. Los círculos verdes indican la concentración de Chla (mg m^{-3} , eje derecho). 33

Figura 9 Contribución porcentual de cada grupo de fitoplancton en marzo de 2016 para el transecto A en la superficie (a) y el DCM (b). Las barras de color corresponden a grupos enumerados en la leyenda. Los círculos verdes indican la concentración de Chla (mg m^{-3} , eje derecho). 34

Figura 10 Contribución porcentual de cada grupo de fitoplancton en septiembre de 2016 para el transecto A en la superficie (a) y el DCM (c), y el transecto C en la superficie (b) y el DCM (d). Las barras de color corresponden a grupos enumerados en la leyenda. Los círculos verdes indican la concentración de Chla (mg m^{-3} , eje derecho). 35

Figura 11 Contribución porcentual de cada grupo de fitoplancton en octubre de 2017 para el transecto A en la superficie (a) y el DCM (e), el transecto D solo en el DCM (f), el transecto E en la superficie (e) y el DCM (g), y el transecto F en la superficie (d) y en el DCM (h). Las barras de color corresponden a grupos enumerados en la leyenda. Los círculos verdes indican la concentración de Chla (mg m^{-3} , eje derecho). 37

Lista de tablas y figuras capítulo 2

Tabla 1 Intervalos de variación (mínimo y máximo), promedio y mediana (m^{-1}) de $a_{\text{ph}}(440)$ y $a_{\text{ph}}(675)$ para cada crucero y profundidad. 65

Tabla 2 Coeficiente de correlación de Spearman (r_s) determinado para la relación entre S y cada uno de los grupos fitoplanctónicos, donde r_{Scal} es el coeficiente calculado, r_{Scrit} es el valor crítico y n el número de datos. Los coeficientes se consideran significativos si $r_{\text{Scal}} > r_{\text{Scrit}}$ 73

Tabla 3 Prueba de Fisher (F) para probar la significancia de los modelos lineales y exponenciales, donde el modelo es considerado significativo si $F_{\text{cal}} > F_{\text{crit}}$ 76

Tabla 4 Relación de modelos significativos, ajuste y validación. 78

Figura 1 Coeficiente absorción $a_{\text{ph}}(440)$ (m^{-1}) medidos en junio 2015 (a, b), marzo (c) y septiembre 2016 (d, e) y octubre 2017 (f, g, h, i), en superficie (barras azules) y en el DCM (barras verdes). 66

Figura 2 Coeficiente absorción $a_{\text{ph}}(675)$ medidos en junio 2015 (a, b), marzo (c) y septiembre 2016 (d, e) y octubre 2017 (f, g, h, i), en superficie (barras azules) y en el DCM (barras verdes). 67

Figura 3 Variación de $a_{\text{ph}}(440)$ y $a_{\text{ph}}(675)$ en función de la concentración de la clorofila a total (ChlaT) para los cuatro periodos de estudio. Se indica la ecuación de ajuste y el coeficiente de determinación (R^2). Se agrega como referencia comparativa las relaciones de Barocio-León et al. (2006), a_{ph}

(440)=0.0802*ChlaT^{0.6901} y a_{ph} (675)=0.0285*ChlaT^{0.8432} (línea negra) y de Bricaud et al. (2004), a_{ph} (440)=0.0654*ChlaT^{0.728} (línea verde). 68

Figura 4 Forma espectral (A) en superficie (a, c, e, g) y DCM (b, d, f, h) para los cuatros periodos de estudio (junio 2015, marzo 2016, septiembre 2016 y octubre 2017). 70

Figura 5 Índice espectral S en superficie (barras amarillas) y en el DCM (barras negras), para los cuatro periodos de estudio (junio 2015, marzo y septiembre 2016, octubre 2017). 71

Figura 6 Variación de S (puntos negros) en relación a la contribución de los grupos fitoplanctónicos en cada muestra. En el eje x se indican las estaciones tanto de superficie como del DCM, donde la letra al final del nombre de la estación (S o D) representa la profundidad de la muestra (S para superficie o D para el DCM). Los datos se ordenaron de izquierda a derecha de acuerdo al valor de S en orden creciente. 72

Figura 7 Variación de la contribución de diatomeas (a), *Prochlorococcus* (b) y cianobacterias (c) a la Chla en función del índice espectral S. Se indica la línea de regresión ajustada, y las ecuaciones del modelo lineal ajustado. 74

Figura 8 Variación de la contribución de diatomeas (a), *Prochlorococcus* (b) y cianobacterias (c) a la Chla en función del índice espectral S. Se indica la línea de regresión ajustada, y las ecuaciones del modelo exponencial ajustado. 75

Figura 9 Comparación entre la proporción del grupo fitoplanctónico determinado a partir del CHEMTAX (*in situ*) y la proporción estimada por los modelos lineales. Se indica el error cuadrático medio (RMSE), el BIAS y el número de datos (n). 77

Figura 10 Comparación entre la proporción del grupo fitoplanctónico determinado a partir del CHEMTAX (*in situ*) y la proporción estimada por los modelos exponenciales. Se indica el error cuadrático medio (RMSE), el BIAS y el número de datos (n). 78

Lista de abreviaturas

HPLC	Cromatografía líquida de alta resolución (por sus siglas en inglés)
DCM	Máximo profundo de Clorofila <i>a</i> (por sus siglas en inglés)
ZMO	Zona de mínimo de oxígeno
PTM	Pacífico tropical mexicano
GC	Golfo de California
ATS	Agua Tropical Superficial
AGC	Agua del Golfo de California
ACC	Agua de la Corriente de California
AStSs	Agua Subtropical Subsuperficial
TSM	Temperatura superficial del mar
IE	Índice de estratificación
PCM	Profundidad de la capa de mezcla
Chla	Concentración de clorofila <i>a in situ</i>
ChlaT	Clorofila <i>a</i> Total (Clorofila <i>a</i> + Divinil Clorofila <i>a</i>)
Chla_f	Concentración de clorofila <i>a</i> derivada por fluorímetro
Chla_{sat}	Concentración de clorofila <i>a</i> derivada por imágenes satelitales
S	Índice de la forma espectral
λ	Longitud de onda (nm)
a_{ph} (λ)	Coeficiente de absorción de luz del fitoplancton
a_{ph} (440)	Coeficiente de absorción de luz del fitoplancton a 440 nm
a_{ph} (675)	Coeficiente de absorción de luz del fitoplancton a 675 nm
a_{ph} (470)	Coeficiente de absorción de luz del fitoplancton a 470 nm
a_{ph} (530)	Coeficiente de absorción de luz del fitoplancton a 530 nm
ChlaT	Clorofila <i>a</i> Total
r_s	Coeficiente de correlación de Spearman
R²	Coeficiente de determinación
PFTs	Grupos funcionales del fitoplancton (por sus siglas en inglés)

Introducción General

En los océanos, la presencia y distribución del fitoplancton (composición taxonómica y biomasa) se ha utilizado como indicador de cambios oceanográficos a diferentes escalas espaciales y temporales (Gittings et al. 2019). Este se compone de microorganismos que constituyen la base de la cadena trófica pelágica (Falkowski et al. 1998; D'Costa y Naik, 2019), por lo tanto, su variabilidad afecta a todo el ecosistema acuático (Calijuri et al. 2002). A su vez, el fitoplancton juega un papel importante en el ciclo global del carbono y es responsable de casi el 50% de la productividad primaria en los océanos (Field et al. 1998; Alvain et al. 2008).

La productividad primaria se basa en la absorción de la luz solar como fuente de energía para la realización de la fotosíntesis, lo que también afecta la estructura física de la capa superficial del océano (Sathyendranath et al. 1991; Sathyendranath y Platt, 2007). En particular, la radiación fotosintéticamente activa (PAR) se encuentra entre los 400 y 700 nm de longitud de onda (λ) (Kirk, 1994), y el fitoplancton se caracteriza por presentar un máximo de absorción alrededor de los 440 nm (luz azul) y el segundo a los 675 nm (luz roja) (Wang et al. 2018).

El coeficiente de absorción de luz por el fitoplancton ($a_{ph}(\lambda)$) es una variable fundamental para explicar las variaciones en la reflectancia espectral del océano (Kirk, 1975; Morel, 1978; Sathyendranath y Platt, 1988) y la respuesta fotosintética del fitoplancton a la luz disponible (Platt y Jasby, 1976; Kiefer y Mitchell, 1983; Sathyendranath et al. 2001). La magnitud y la forma espectral de $a_{ph}(\lambda)$ es controlada por la biomasa, el tamaño y los grupos fitoplanctónicos presentes (Kirk y Tyler, 1986; Sathyendranath et al. 1987; Hoepffner y Sathyendranath, 1991; Ciotti

et al. 2002; Bricaud et al. 2004). En consecuencia, la medición de esta variable (a_{ph} (λ)) se ha utilizado para estudiar los cambios, composición y estructura del tamaño del fitoplancton (Sathyendranath et al. 2001; Ciotti et al. 2002; Roy et al. 2010; Organelli et al. 2013), así como la distribución y la variabilidad temporal de los sistemas acuáticos (Delgado et al. 2018). Generalmente, se observan menores valores en aguas oligotróficas, es decir aguas claras (océano abierto) y mayores valores en aguas eutróficas, es decir, aguas costeras y/o cuerpos de agua cerrados (Bricaud et al. 1995, 1998; Babin et al. 2003; Wozniak y Dera, 2007). Los valores de estos coeficientes de absorción están asociados sobre todo a la biomasa del fitoplancton, la cual a su vez se puede inferir con base en la concentración de clorofila *a* (Chl*a*, mg m⁻³) (Meler et al. 2017; Kaliraj et al. 2019; Lamont et al. 2019), debido a que es el pigmento con mayor proporción en estos organismos (Jeffrey et al. 1997).

La absorción de luz por el fitoplancton y cualquier célula vegetal se realiza por los pigmentos presentes en estas. Los pigmentos pueden clasificarse en tres tipos: (a) clorofilas (*a*, *b* y *c*), las cuales absorben la luz en las regiones azul (440–475 nm) y roja (630–675 nm) del espectro electromagnético; (b) carotenoides, los cuales absorben luz entre los 400 y 500 nm y (c) ficobiliproteínas (ficoeritrina, ficocianina y aloficocianina) las cuales absorben principalmente entre los 540 y 650 nm (Bidigare et al. 1990; Jeffrey et al. 1997; Bricaud et al. 2004; Wang et al. 2018). Las clorofilas *b*, *c* y los carotenoides fotosintéticos, funcionan como pigmentos antena, esto es transfieren la energía de la luz a la Chl*a* en los centros de reacción fotosintéticos, ayudando a captar la luz para la fotosíntesis (Müller et al. 2001). Los

carotenoides que no funcionan como pigmentos antena, actúan como pigmentos fotoprotectores. En particular, algunas xantofilas como la violaxantina, zeaxantina, diadinoxantina y diatoxantina, las cuales funcionan como mecanismos de fotoprotección, esto es disipan el exceso de luz para prevenir la fotoinhibición (Müller et al. 2001; Brunet et al. 2011; Liu et al. 2019). Por lo tanto, su abundancia relativa se puede utilizar como un indicador de procesos relacionados a la fotoaclimación (Brunet et al. 2011).

Los pigmentos, además de proporcionar información fisiológica del fitoplancton, pueden brindar información taxonómica de la comunidad fitoplanctónica (Jeffrey et al. 1997), ya que ciertos pigmentos son característicos de ciertos grupos algales (Gieskes y Kraay, 1983; Schlüter et al. 2000; Ediger et al. 2006). Por ejemplo, la divinil clorofila *a* (DVChla) es un pigmento exclusivo de *Prochlorococcus* y es considerado diagnóstico de este género de cianobacterias (Millie et al. 1993; Jeffrey et al. 1997). La alloxantina es un pigmento exclusivo de las criptofitas, así como la peridininina de los dinoflagelados. Una relación de los pigmentos característicos de las diferentes clases algales se presenta en la Tabla 1.

El tipo y la concentración de los pigmentos presentes en las comunidades del fitoplancton se pueden determinar por medio de análisis de cromatografía líquida de alta resolución (HPLC, por sus siglas en inglés). Tomando esto en consideración y con base en los pigmentos marcadores y/o diagnóstico, Mackey et al. y Wright et al. (1996), desarrollaron un programa (CHEMTAX de Chemical Taxonomy), para estimar la composición taxonómica de las comunidades fitoplanctónicas a nivel de

grupo. El CHEMTAX se presentó como una alternativa al uso de microscopios ópticos, usados de forma tradicional para evaluar la composición taxonómica del fitoplancton. En particular, su principal ventaja se basa en permitir la estimación de la contribución de aquellos grupos cuyo pequeño tamaño impide su observación al microscopio (Jeffrey et al. 1997), como son las cianobacterias y nanoflageladas.

Tabla 1 Abreviaturas, nombres de pigmentos del fitoplancton detectados por HPLC y grupos fitoplanctónicos que contienen cada pigmento (basado en Jeffrey et al. 1997).

Abreviación	Pigmento	Grupo
Chla	Clorofila <i>a</i>	Todos excepto <i>Prochlorococcus</i>
Chlc₃	Clorofila <i>c₃</i>	Primnesiofitas
Chlb	Clorofila <i>b</i>	Clorofitas
DVChla	Divinil Clorofila <i>a</i>	Prasinofitas
Fuco	Fucoxantina	<i>Prochlorococcus</i>
Peri	Peridinina	Bacillariophyta
19'But	19'Butanoyloxy fucoxantina	Primnesiofitas
19'Hex	19'Hexanoyloxy fucoxantina	Dinophyta
Allo	Alloxantina	Crisofitas,
Zea	Zeaxantina	Primnesiofitas,
Pras	Prasinoxantina	Crisofitas
		Criptofitas
		Cianobacterias,
		<i>Prochlorococcus</i> ,
		Clorofitas
		Prasinofitas

El Pacífico Tropical Mexicano (PTM) es una zona con características físicas complejas debido a su proximidad a la desembocadura del Golfo de California (GC) y la presencia de diferentes masas de agua (Portela et al. 2016). La circulación a escala estacional está dominada por la interacción del flujo sur de la Corriente de California y el flujo hacia el norte de la Corriente Costera Mexicana, asociada con una intensa actividad de mesoescala (Godínez et al., 2010; Portela et al. 2016).

Además, esta región comprende una de las zonas de mínimo de oxígeno superficial (ZMO) más grandes del mundo, cuya profundidad es controlada por procesos estacionales e interanuales (Cepeda-Morales et al. 2009; Stramma et al. 2010). Los límites entre estas masas de agua y sus patrones de mezcla dan como resultado zonas frontales fuertes (salinas y térmicas) (Lavín et al. 2009; Collins et al. 2015).

La composición taxonómica del fitoplancton en el PTM ha sido poco estudiada. Hernández-Becerril y Pastén-Miranda (2015) y Santana-Vega et al. (2018) mostraron que las condiciones ambientales en esta región promueven el crecimiento de las comunidades del picoplancton, especialmente las cianobacterias *Synechococcus* y *Prochlorococcus*. Sin embargo, no se ha evaluado la contribución de otros grupos del fitoplancton y su variabilidad temporal o espacial, así como la variabilidad del coeficiente de absorción de luz por fitoplancton. Por lo cual, en este trabajo se propone estudiar la variabilidad espacio-temporal de la composición taxonómica del fitoplancton y su capacidad de absorción de luz, con base en datos obtenidos en cuatro muestreos (junio de 2015, marzo y septiembre de 2016 y octubre 2017). La tesis se estructura en dos capítulos, los cuales tienen objetivos específicos que se describen dentro de cada uno, con la presentación de una conclusión final que integra los hallazgos de ambos capítulos y la aportación al conocimiento del PTM.

Objetivo General

Evaluar la variabilidad espacial y temporal de la composición taxonómica de la comunidad del fitoplancton y del coeficiente de absorción de luz en el del Pacífico tropical mexicano.

Objetivos Específicos

Capítulo 1. Evaluar las variaciones en la composición de la comunidad fitoplanctónica en respuesta a cambios en la estructura hidrográfica de la columna de agua con base en cuatro cruceros realizados en el Pacífico tropical mexicano (Junio de 2015, Marzo y Septiembre de 2016, Octubre 2017).

Capítulo 2. Evaluar las variaciones del coeficiente de absorción de luz del fitoplancton en respuesta a los cambios en los grupos fitoplanctónicos presentes.

Capítulo 1

“Pigmentos fitoplanctónicos y estructura de la comunidad Pacífico tropical mexicano mediante análisis HPLC-CHEMTAX”

Derivado de este capítulo se publicó el artículo “Phytoplankton pigments and community structure in the northeastern tropical pacific using HPLC-CHEMTAX analysis”. En *Journal of Oceanography* DOI: 10.1007/s10872-019-00528-3 (Ver anexo).

Resumen

Este estudio tuvo como objetivo evaluar la relación entre las variaciones en la biomasa de fitoplancton, su composición taxonómica y las variables hidrográficas en el Pacífico tropical mexicano con base en datos medidos en junio de 2015, marzo de 2016, septiembre de 2016 y octubre de 2017. Datos de temperatura, salinidad y fluorescencia se recolectaron entre la superficie y los primeros 100 m de profundidad mediante un CTD. Se tomaron muestras discretas de la superficie y de la profundidad donde se observó el máximo de fluorescencia, para la medición de la concentración de pigmentos. Estos se analizaron por cromatografía líquida de alta resolución (HPLC), y la aproximación CHEMTAX se utilizó para determinar la contribución relativa a la clorofila *a* de los principales grupos taxonómicos. Los resultados analizados indican que la región estudiada se caracteriza por una distribución vertical estable de la biomasa del fitoplancton, independientemente de la estación del año (invierno, primavera, verano u otoño), donde se forma un máximo subsuperficial (clorofila-*a* y fluorescencia), el cual se localiza cercano a la base de la capa de mezcla. En la superficie, los grupos dominantes son las cianobacterias y el género *Prochlorococcus*, seguido de las primnesiofitas. En el máximo subsuperficial (DCM) hay mayor predominio de diatomeas (a pesar de la presencia también de primnesiofitas). Sin embargo, durante el crucero de primavera (junio de

2015), afectado por El Niño 2015-2016, la biomasa de fitoplancton en el DCM disminuyó notablemente junto con un aumento en la abundancia de clorofitas. Por otro lado, en septiembre de 2016 hubo un aumento inesperado en la biomasa de fitoplancton en el DCM a pesar de que la estratificación fue muy marcada, cuando las primnesiofitas constituyeron el 60% de la comunidad en la superficie, lo que se relacionó al efecto de la mezcla vertical promovida por el pase del huracán Newton. Finalmente, los resultados de este trabajo mostraron que la quimiotaxonomía (HPLC/CHEMTAX) es una herramienta clave para describir la distribución de fitoplancton a nivel de grupo en esta región y su relación con los procesos físicos.

Palabras Clave: Composición taxonómica del fitoplancton, HPLC, CHEMTAX, Pacífico tropical mexicano, El Niño 2015-2016.

1. Introducción

El fitoplancton juega un papel fundamental en los ecosistemas acuáticos porque son indicadores de procesos ecológicos y biogeoquímicos (Sieburth et al. 1978). En particular, este absorbe el 48% del carbono total de la atmósfera, por lo tanto juega un papel clave en el ciclo biogeoquímico de este elemento (Guidi et al. 2009). Por otro lado, la composición taxonómica del fitoplancton determina en gran medida la estructura trófica del ecosistema pelágico y la transferencia de materia orgánica a través de otros niveles tróficos o hacia regiones más profundas del océano (Finkel et al. 2010). Las variaciones en la composición taxonómica del fitoplancton están determinadas por factores físico-químicos como la profundidad de la capa de mezcla (PMC), la turbulencia, la temperatura, la luz y los nutrientes (Hall y Paerl, 2011; Kheireddine et al. 2017), los cuales pueden variar tanto horizontal como verticalmente. En particular, el océano se puede dividir en una capa de mezcla superficial y una capa estratificada más profunda (Hooker et al. 2000). En general, el crecimiento del fitoplancton tiende a estar limitado por los nutrientes en la capa de mezcla superficial y por la luz en la capa profunda. El grado de estratificación vertical de la columna de agua determinará la distribución de estos factores físico-químicos (por ejemplo luz y nutrientes), que a su vez determinan la distribución vertical de los grupos de fitoplancton, es decir, su composición taxonómica, de acuerdo con la adaptación específica y estrategias de cada especie (Barnett et al. 2019). Si se consideran las predicciones de aumento en la estratificación oceánica debido al calentamiento del océano (Carton et al. 2005), es

de suma importancia evaluar sus efectos sobre la distribución de la biomasa de fitoplancton y la diversidad de especies en la columna de agua.

Como se mencionó anteriormente, el Pacífico tropical mexicano (PTM) es una zona con características físicas complejas debido a su proximidad a la desembocadura del Golfo de California (GC) y la presencia de diferentes corrientes que transportan aguas superficiales y subsuperficiales (Portela et al. 2016). En esta zona se encuentran distintas masas de agua en los primeros 100 m de la columna de agua, incluidas aguas superficiales del agua tropical superficial (ATS), agua del Golfo de California (AGC), agua de la Corriente de California (ACC) y el agua subtropical subsuperficial (AStSs) (Lavín et al. 2006; Godínez et al. 2010; Portela et al. 2016). Por esta razón, el PTM se considera como una zona de transición, con intervalos termohalinos fuera de estas cuatro masas de agua (Godínez et al. 2010; Kurczyn et al. 2012; Portela et al. 2016; Morales et al. 2018), donde se esperan cambios en la composición taxonómica de la comunidad de fitoplancton.

Durante el 2015 a 2016 se desarrolló un fuerte evento ENSO (El Niño 2015-2016) en el Pacífico ecuatorial (Jacox et al. 2016), que causó anomalías positivas de temperatura a lo largo del noreste del Océano Pacífico (Cavole et al. 2016; Di Lorenzo y Mantua, 2016; Sánchez-Velasco et al. 2017). Las consecuencias biológicas de este evento se observaron principalmente en California y Baja California (Cavole et al. 2016; Ohman, 2018). En el PTM, el estudio de Sánchez-Velasco et al. (2017) mostró su influencia en la distribución de larvas de peces. Estos autores reportaron un cambio en la composición de especies de larvas durante el evento ENSO, aunque no observaron variaciones significativas en el

número total de las mismas. Mientras tanto, su distribución vertical se modificó debido a los cambios en la estructura térmica de la columna de agua y el aumento de la capa subóxica. Sin embargo, durante junio de 2015, cuando el evento fue más fuerte, todas las especies de larvas fueron más abundantes en la capa de mezcla superficial, por lo que los autores sugieren que existe una adaptabilidad de las especies tropicales a estos períodos prolongados de calentamiento de los océanos. Por otro lado, observaron una disminución en la biomasa del fitoplancton y destacaron la necesidad de evaluar las variaciones en su composición taxonómica para obtener una mejor comprensión de la respuesta de las larvas de peces y los niveles tróficos más altos a los eventos de calentamiento del océano en esta y otras regiones del Océano Pacífico.

Como se mencionó anteriormente, la composición taxonómica del fitoplancton en el PTM ha sido poco estudiada. Por esta razón, este trabajo propone evaluar la distribución temporal y espacial de la biomasa del fitoplancton y la composición de la comunidad, utilizando quimiotaxonomía (CHEMTAX), y su relación con diferentes variables físicas, así como por el reciente evento climático El Niño 2015-2016.

2. Materiales y Métodos

2.1 Muestreo y datos físicos

Se realizaron cuatro cruceros oceanográficos en la región ubicada entre los 19° y 25° N y los 104° y 110° W (Fig. 1): del 3 al 15 de junio de 2015 (primavera), del 1 al 8 de marzo de 2016 (invierno), del 13 al 23 de septiembre de 2016 (verano) y del 28 de octubre a 03 de noviembre de 2017 (otoño). En cada estación, se

obtuvieron perfiles verticales utilizando un CTD Sea Bird 9 Plus equipado con un sensor de fluorescencia. Todos los cruceros incluyeron un transecto en común que va desde la boca del Golfo de California hasta Cabo Corrientes (transecto A, Fig. 1). Las estaciones de septiembre también incluyen un transecto oceánico (transecto C), las estaciones de junio incluyeron un transecto intermedio (transecto B), mientras que en octubre se incluyeron tres transectos al sur del área de estudio (transecto D, E y F). Los datos reportados en este trabajo corresponden a la capa superficial de hasta 100 m de profundidad.

Los datos de fluorescencia se transformaron a concentración clorofila *a* (Chl_a) con base a las ecuaciones estándar proporcionadas por el fabricante. La identificación de las masas de agua se realizó en función de la relación entre la temperatura potencial (Θ °C) y la salinidad (UPS) en diagramas T-S. Los intervalos termohalinos (temperatura, salinidad, límites de profundidad) utilizados para caracterizar las masas de agua en la región se obtuvieron de Portela et al. (2016). La concentración de Chl_a se integró en los diagramas T-S para evaluar la relación entre la distribución de biomasa de fitoplancton y las masas de agua.

Las muestras de agua de mar se recolectaron utilizando botellas Niskin a dos profundidades: en superficie y en el máximo profundo de clorofila (DCM, por sus siglas en inglés), el cual se determinó con base en el perfil de fluorescencia. Se filtró un volumen determinado de agua de mar (1.5–2 L) con luz tenue usando filtros Whatman GF/F (0.7 μm de tamaño de poro nominal y 25 mm de diámetro) con una bomba de vacío (presión <5 en Hg), los cuales se almacenaron de inmediato en nitrógeno líquido hasta su análisis posterior en el laboratorio.

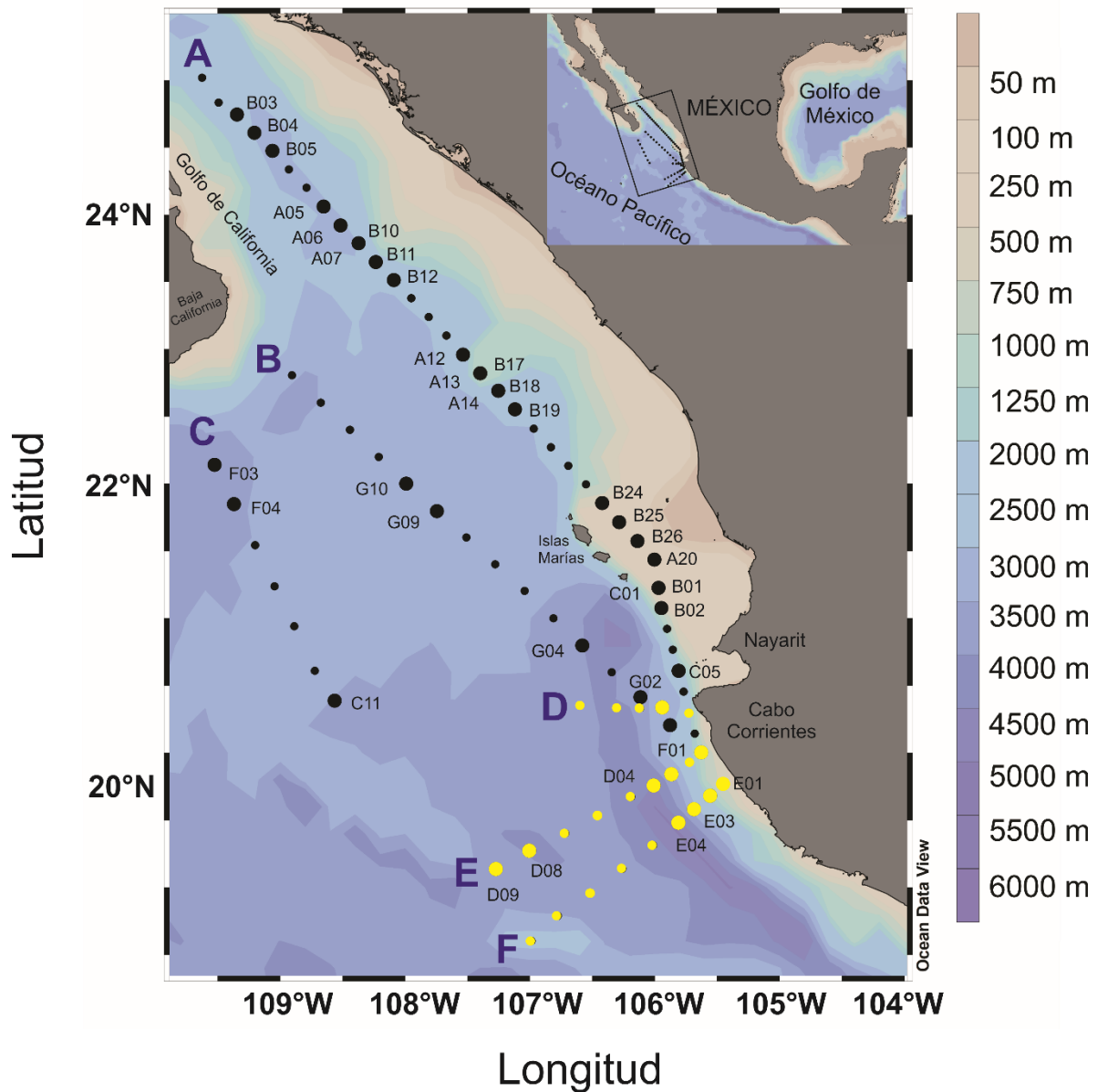


Figura 1 Área de estudio (PTM) donde se indican las estaciones muestreadas durante los cruceros. Los puntos indican la ubicación de las estaciones con datos de CTD. Los círculos grandes marcan las estaciones de donde se recolectaron muestras discretas de agua para el análisis del fitoplancton. Las estaciones en color negro indican los transectos paralelos y las amarillas muestran las estaciones perpendiculares a la línea de costa. Las letras en azul indican el nombre de los transectos y los colores de fondo la batimetría (m).

2.2 Imágenes Satelitales

Se obtuvieron imágenes del sensor MODIS Aqua, Terra y VIIRS/Suomi NPP, para los periodos de estudio, a partir de las cuales se derivaron los productos concentración de clorofila *a* ($Chla_{sat}$) y temperatura superficial del mar (TSM). Para obtener $Chla_{sat}$, se utilizó el algoritmo estándar OC3/OC4 (OCx) (O'Reilly et al. 1998; 2000), el cual se basó en el reprocesamiento MODIST_V2014.0, MODISA_V2014.0 y VIIRS_V2016.0. Los datos del Nivel 1b se obtuvieron de la página web de la NASA Ocean Color Data (<http://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov/>). Para el procesado a nivel 2, se utilizó el SEADAS V7 con la corrección atmosférica estándar (método NIR) (Carswell et al. 2017). Los cálculos de TSM se basaron en el algoritmo MODIS R2014.0.

2.3 Análisis de pigmentos (HPLC)

El análisis de pigmentos del fitoplancton se realizó en laboratorio siguiendo los protocolos de Van Heukelem y Thomas (2001) y Thomas (2012). Para analizar las muestras, los filtros GF/F se retiraron del nitrógeno líquido y los pigmentos se extrajeron con acetona al 100%, con vitamina E como estándar interno. Para mejorar la extracción, las muestras se sonicaron durante 10 s, se centrifugaron a 3000 rpm durante 10 minutos y luego se almacenaron durante la noche en un congelador. Los sobrenadantes se filtraron a través de filtros de membrana de PTFE (tamaño de poro de 0.2 μ m) para eliminar los residuos del filtro y los restos celulares. Se tomó un volumen de 1000 μ L de cada muestra en viales de vidrio de 2.0 mL, los cuales se colocaron en un HPLC Agilent 1260 equipado con una bomba cuaternaria y columna cromatográfica Zorbax Eclipse XDB-C8, con tamaño de partícula de 3.5

μm de 4.6x150 mm. Se utilizaron tres solventes para la extracción de los pigmentos: solvente A (70: 30%, metanol: 28 mm TbAA, pH 6.5), solvente B (100% metanol) y solvente C (100% acetona). La calibración del equipo se realizó con estándares individuales de cada pigmento, cuyas concentraciones se determinaron espectrofotométricamente usando los coeficientes de absorción aplicados por la mayoría de otros laboratorios (Hooker et al. 2005) y el vendedor comercial, DHI Water and Environment (Hørsholm, Dinamarca). Los límites promedio de detección para los volúmenes de filtración y extracción utilizados en este trabajo son 0.0004 y 0.0013 mg m^{-3} , respectivamente (Thomas, 2012).

2.4 Análisis CHEMTAX

La contribución relativa de los grupos fitoplanctónicos a la biomasa del fitoplancton (dada por la Chla) se calculó a partir de los pigmentos accesorios específicos para cada uno de los grupos (Tabla 1) mediante el programa de taxonomía química CHEMTAX v1.95 (Mackey et al. 1996; 1997). Este programa requiere como entrada la concentración de pigmentos determinada por el HPLC, y la razón pigmento:Chla (Razón inicial) asociada a cada grupo (Tabla 2). Las razones iniciales utilizadas en este trabajo fueron seleccionadas de Araujo et al. (2016), quien a su vez se basó en Higgins et al. (2011) y Jeffrey et al. (2011) (Tabla 2).

Con base a los pigmentos detectados, para correr el CHEMTAX se consideraron nueve grupos del fitoplancton (Tabla 1): Bacilariofitas (diatomeas), Dinofitas (dinoflagelados), Primnesiofitas, Clorofitas, Crisofitas, Prasinofitas, Criptofitas, Cianobacterias y el género *Prochlorococcus*. La abundancia de dinoflagelados se basó en el pigmento peridininina, que representa lo que Higgins et

al. (2011) denominan dinoflagelados Tipo 1 y corresponde a dinoflagelados autótrofos y/o mixotróficos (Thronksen 1997). La abundancia de primnesiofitas se estimó considerando los pigmentos Chlc₃, 19'But, 19'Hex y fucoxantina, que representan solo los Tipos 6, 7 y 8 (Higgins et al. 2011).

El CHEMTAX se ejecutó por separado para los datos de superficie y de la DCM, pero utilizando las mismas razones iniciales, como indicado por Wright et al. (2009). El resultado fueron 64 matrices de salida por cada nivel de profundidad. Se revisó cada matriz y se seleccionó la matriz de salida final con base en el menor error cuadrático medio (RMSE) y considerando los resultados que mejor representaban las proporciones de pigmento en las muestras.

Tabla 2 Razones iniciales de pigmento utilizadas en el análisis CHEMTAX.

Grupo/Pigmento	Chl <i>b</i>	19'But	19'Hex	Allo	Fuco	Peri	Zea	DVChl <i>a</i>	Chlc ₃	Pras	Chl <i>a</i>
Diatomeas	0	0	0	0	0.62	0	0	0	0	0	1
Dinoflagelados	0	0	0	0	0	0.56	0	0	0	0	1
Primnesiofitas	0	0.05	0.42	0	0.27	0	0	0	0.17	0	1
Clorofitas	0.32	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	1
Criptofitas	0	0	0	0.38	0	0	0	0	0	0	1
Prasinofitas	0.70	0	0	0	0	0	0.06	0	0	0.24	1
Cianobacterias	0	0	0	0	0	0	0.64	0	0	0	1
<i>Prochlorococcus</i>	0.99	0	0	0	0	0	0.39	1	0	0	0
Crisofitas	0	0.35	0	0	0	0	0	0	0	0	1

2.5 Profundidad de la capa de mezcla (PCM) e índice de estratificación de la columna de agua (IE)

Para evaluar el efecto de la estructura térmica de la columna de agua en la distribución vertical de los grupos de fitoplancton se calculó la profundidad de la capa de mezcla (PCM), definida como la profundidad donde se observa el gradiente de temperatura vertical máximo ($\Delta t/\Delta z$) (Pujoni et al. 2019). Asimismo se estimó un índice de estratificación de la columna de agua (IE, °C) utilizando el mismo gradiente de temperatura máxima (Fiedler y Talley, 2006).

2.6 Análisis estadísticos

La correlación entre los grupos dominantes y la concentración de Chla se evaluó para todo el conjunto de datos utilizando el coeficiente de correlación de Spearman no paramétrico (Rodríguez-Salazar et al. 2001; Martínez-Ortega et al. 2009), con $\alpha = 0.05$.

Se evaluó la significancia estadística de igualdad de los grupos fitoplanctónicos entre superficie y DCM para cada crucero. Para esto, se utilizó la prueba no paramétrica de suma de rangos de Wilcoxon para dos muestras independientes (Wilcoxon, 1945; Wilcoxon y Wilcoxon, 1964). La decisión de aceptar o rechazar la hipótesis nula se basó en los valores críticos (TL, TU) en Wilcoxon et al. (1970).

Para determinar la asociación entre la Chla_r y la abundancia de algunos grupos del fitoplancton en el DCM y las variables físicas PCM e IE, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con resolución numérica (Santamaría-

del-Angel et al. 2011). El análisis se realizó por separado para la $Chla_f$ y los grupos del fitoplancton. La asociación entre temperatura, salinidad y la abundancia de los grupos también se evaluó considerando todo el conjunto de datos (superficie y DCM). Los datos originales fueron estandarizados por medio de la transformación Z para hacer que las variables con diferentes unidades fueran numéricamente comparables, pero sin afectar su distribución original. El ACP permite agrupar variables que muestran patrones espacio temporales similares (Santamaría-del-Angel et al. 2011). Cada componente principal (CP) resultante es la mejor combinación numérica de las variables originales y explica el mayor porcentaje de variabilidad del eigenvector. Los componentes con eigenvalores superiores a 1 se consideraron significativos siguiendo el criterio de Kaiser (Braeken y Van Assen, 2017).

3. Resultados

3.1 Imágenes satelitales

En junio de 2015, la concentración de $Chla_{sat}$ fue menor a 0.2 mg m^{-3} en la mayor parte del área de estudio (Fig. 2a). Se observaron mayores concentraciones cerca de la costa y hacia el oeste (sur de la península de Baja California), relacionado con condiciones oceánicas, las cuales afectaron principalmente al transecto B. La temperatura superficial del mar (TSM) (Fig. 2b) mostró un gradiente longitudinal con masas de agua más cálidas hacia la costa ($>30^\circ\text{C}$), especialmente al sur de la costa de Nayarit, mientras que valores menores a 22°C de TSM mostraron indicios del agua entrante del Océano Pacífico, lo que a su vez, coincidió con la concentración máximas de $Chla_{sat}$. En marzo de 2016 se observó menor

concentración de $Chla_{sat}$, observándose una tendencia en el aumento de este pigmento de oeste a este (Fig. 2c). También, se observó un aumento en la concentración de $Chla_{sat}$ en las estaciones al sur del transecto A. Este periodo de muestro se caracterizó por presentar valores menores en la TSM alrededor de 25°C en la mayor parte del área de estudio (Fig. 2d) en comparación con los otros periodos de muestreo. Asimismo, se observaron temperaturas superiores a 26°C hacia el sureste. En septiembre de 2016, la concentración de $Chla_{sat}$ fue similar a los cruceros anteriores (Fig. 2e), aunque se observaron concentraciones mayores de $Chla_{sat}$ al sur del transecto A, mientras que algunas estaciones del transecto C registraron concentraciones mayores a 0.3 mg m^{-3} de $Chla_{sat}$, lo que coincide con aguas más frías que provienen del océano Pacífico (Fig. 2f). En octubre de 2017 se observaron las mayores temperaturas de todos los periodos de estudio (Fig. 2h), con valores superiores a los 30°C. Esto coincidió con los valores menores (0.1 mg m^{-3}) de $Chla_{sat}$ en la mayor parte del área de estudio, las cuales se observan ingresando hacia el interior del GC. Por otro lado, las estaciones del transecto A localizadas al norte en la boca del GC se ven afectadas por aguas de mayor $Chla_{sat}$. Asimismo, las estaciones costeras del sur (transectos D, E y F) se ven influenciadas por procesos que promueven el aumento de $Chla_{sat}$.

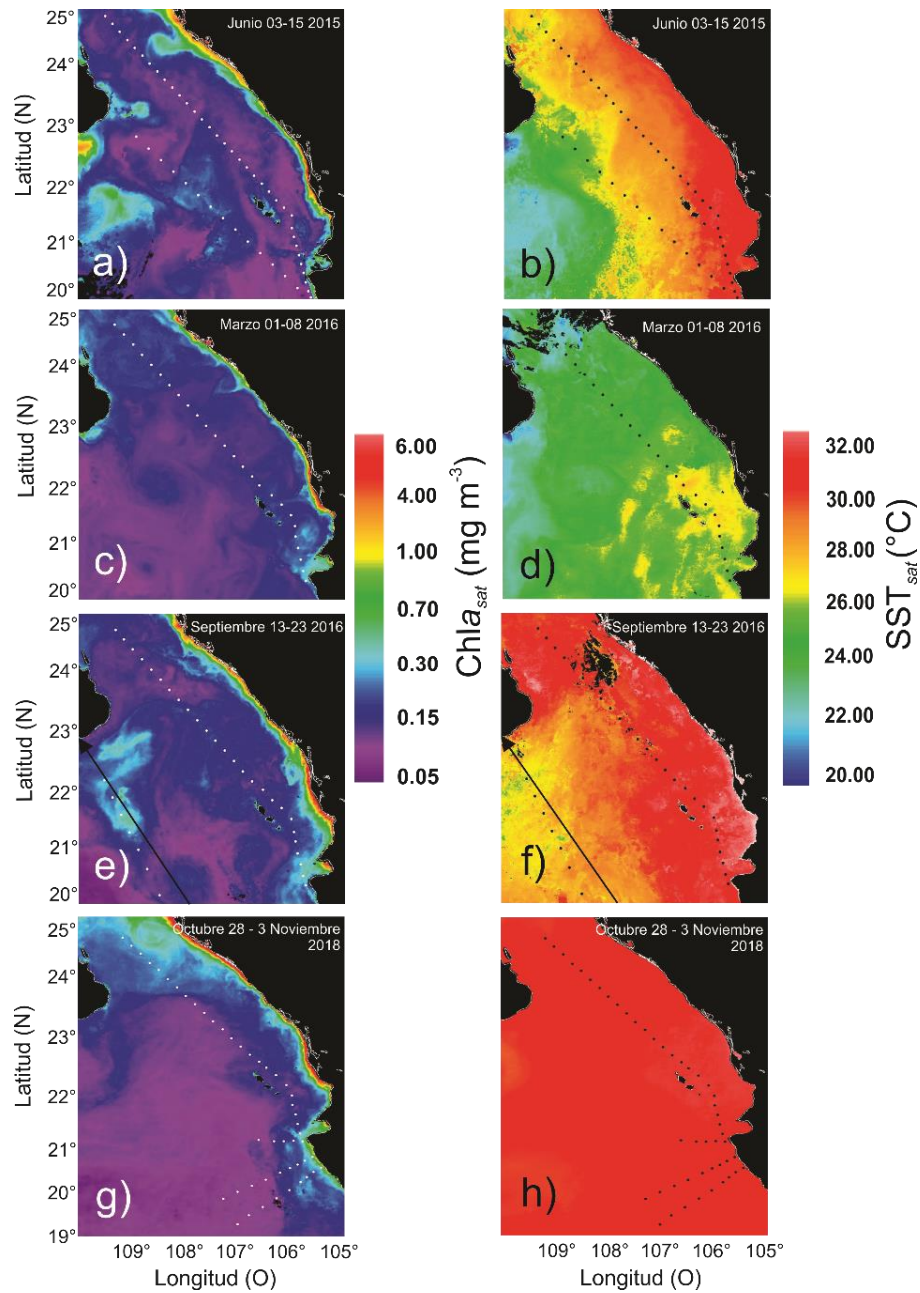


Figura 2 Imágenes de satélite que muestran el promedio de concentración de clorofila a (a, c, e, g) y temperatura de la superficie del mar (b, d, f, h) de cada periodo de muestreo. Los círculos en blanco y negro marcan la ubicación de las estaciones. En septiembre de 2016 (e, f), la flecha negra muestra la trayectoria del huracán Newton. Ver que en octubre 2017 (g, h) el área de estudio se extendió hacia el sur.

3.2 Masas de agua

El análisis de los diagramas T-S (Fig. 3) muestran la presencia de cuatro masas de agua en el área y periodos de estudio: el Agua Tropical Superficial (ATS), el Agua del Golfo de California (AGC), el Agua Subtropical Subsuperficial (AstSs) y el Agua de la Corriente de California (ACC). El porcentaje de datos en estas aguas de transición fue del 42% en junio de 2015, del 62% en marzo de 2016, 37% en septiembre de 2016 y 21% en octubre de 2017.

Las masas de agua ACC y AstSs se observaron por debajo del ATS en todos los cruceros. En particular, la contribución de ACC fue mayor (16%) en octubre de 2017. En los dos últimos cruceros (septiembre de 2016 y octubre de 2017) la mayor concentración de $Chla_f$ se observó en la ACC y en las aguas de transición, pero especialmente estuvieron distribuidas en un intervalo de densidades entre 21.5 y 25 $kg\ m^{-3}$. Por otro lado, aunque en junio de 2015 la distribución de las masas de agua fue similar a septiembre de 2016, la concentración de $Chla_f$ fue inferior a 0.2 $mg\ m^{-3}$. Para marzo de 2016, la concentración de $Chla_f$ fueron mayores a 0.5 $mg\ m^{-3}$, principalmente en las aguas de transición.

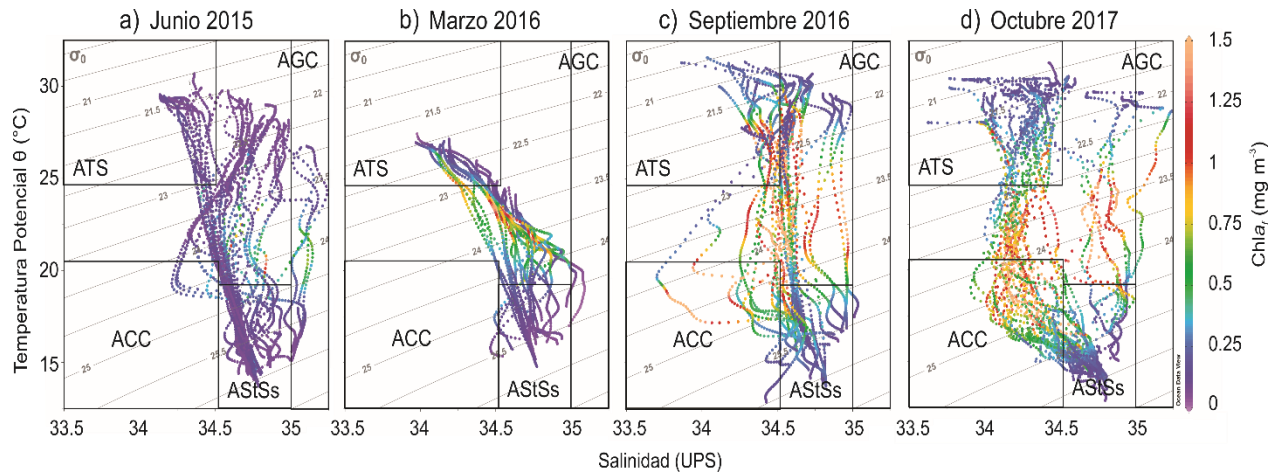


Figura 3 Diagramas de temperatura potencial y salinidad de datos hidrográficos hasta 100 m de profundidad para (a) junio de 2015, (b) marzo de 2016, (c) septiembre de 2016 y (d) octubre de 2017. La barra de color representa la concentración de clorofila medida por el fluorímetro del CTD ($Chla_f$ $mg\ m^{-3}$). Las líneas negras indican los intervalos termohalinos para cada masa de agua (ATS= Agua de superficie tropical, AGC=Agua del Golfo de California, ACC=Agua corriente de California, AStSs=Agua subtropical subsuperficial). Los datos entre los límites de las masas de agua corresponden a las aguas de transición.

3.3 Variables hidrográficas y concentración de $Chla_f$

Durante junio de 2015 (primavera), la temperatura en los primeros 100 m de la columna de agua varió entre 15 °C y 30 °C (Fig. 4), la cual aumentó hacia el sur en la capa superficial a lo largo de ambos transectos. Asimismo, se observó una termoclina bien definida y una capa de mezcla (CP) cuya base se observó alrededor de los 30 m de profundidad, aunque esta se hace más profunda cuando la temperatura es mayor en superficie. El IE aumentó ligeramente hacia el sur en el transecto A (Fig. 4b), pero fue mayor en el transecto B (Fig. 4e), particularmente en las estaciones centrales. La concentración de $Chla_f$ varió entre 0.25 y 1.25 $mg\ m^{-3}$ y en ambos transectos se observó la presencia de una máximo en subsuperficie (DCM). Este DCM se ubicó entre los 25 y 50 m de profundidad, cercano al límite inferior de la PCM o por debajo de esta. Asimismo, la mayor concentración de $Chla_f$

se observó en el transecto A, y concuerda con los valores menores de temperaturas (Figs. 4c, e) y la influencia del AGC.

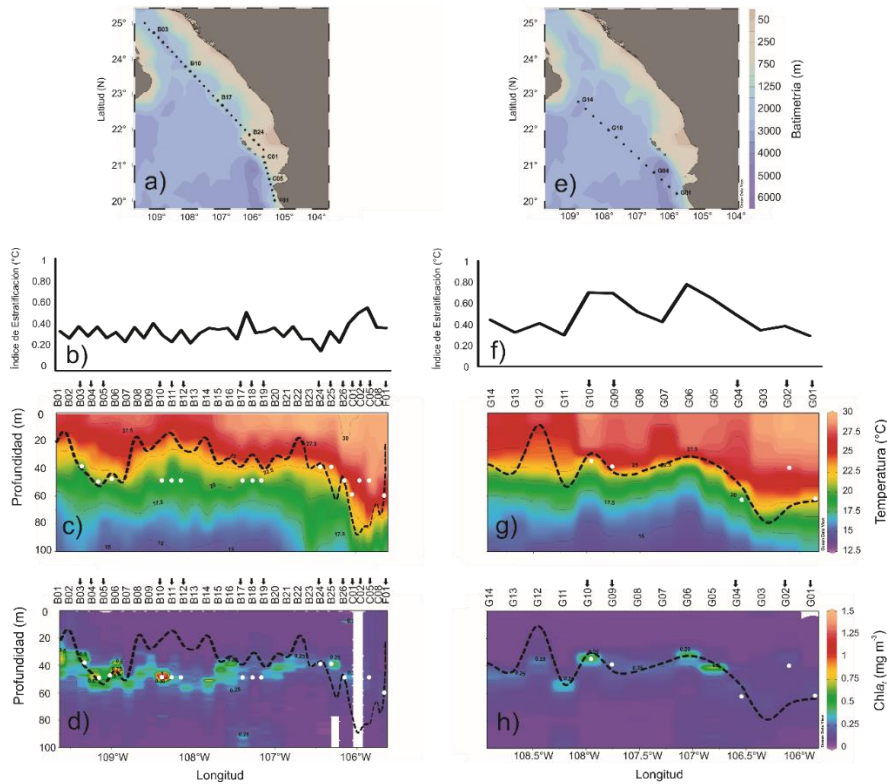


Figura 4 Ubicación de las estaciones (a, e), índice de estratificación (IE, °C), temperatura (°C) y perfiles de Chl_{a_f} (mg m⁻³) para los transectos A (b, c, d) y B (f, g, h) en junio de 2015. La línea discontinua marca la profundidad de la PCM; las flechas negras indican las estaciones donde se tomó la muestra para la medición de la concentración de pigmentos, y los puntos blancos indican la profundidad de toma de la muestra representativa de la DCM.

En marzo de 2016 (invierno) la temperatura disminuyó, la MLD fue mucho más profunda y el IE disminuyó (Fig. 5). A pesar de esto, la temperatura de superficie aumentó de norte a sur como en el crucero anterior, aunque la PCM fue mayor hacia el norte. La máxima concentración de Chl_{a_f} (DCM) se observó entre los 20 y 60 m de profundidad, generalmente por encima del límite de la PCM. La mayor concentración de Chl_{a_f} se registró entre las estaciones A13 y A19, ubicadas

adyacentes o en la plataforma continental cerca de las Islas Marías, donde la PCM se observó menos profunda y la estratificación de la columna de agua (IE) aumentó.

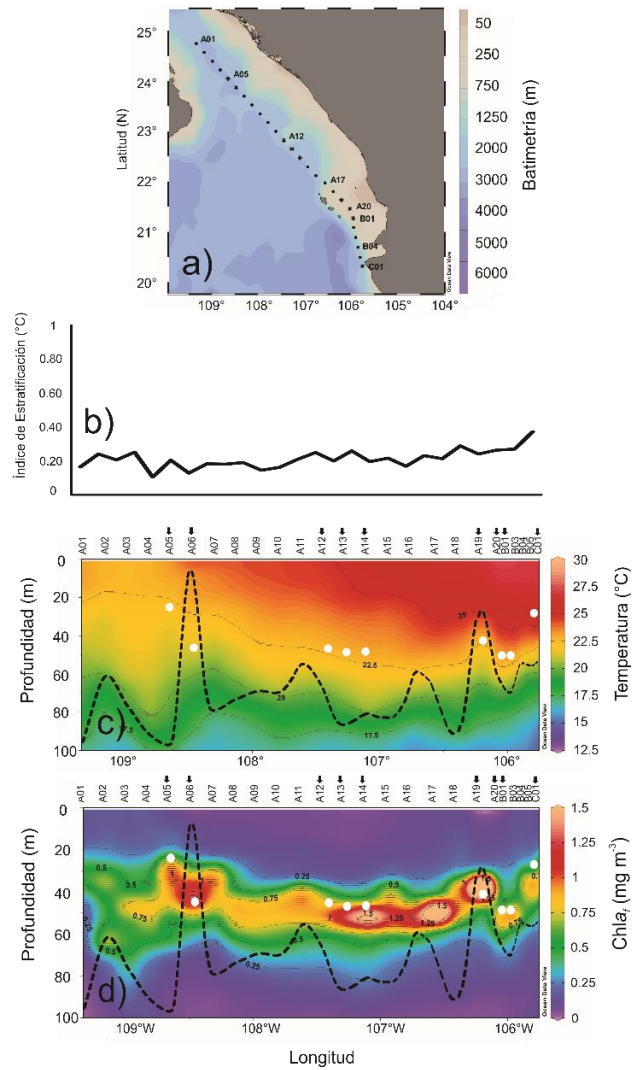


Figura 5 (a) Ubicación de las estaciones, (b) índice de estratificación (IE °C), (c) temperatura (°C) y (d) perfiles de Chla_f (mg m⁻³) para el transecto A en marzo de 2016. La línea discontinua marca la profundidad de la PCM; las flechas negras indican las estaciones donde se tomó la muestra para la medición de la concentración de pigmentos, y los puntos blancos indican la profundidad de toma de la muestra representativa de la DCM.

Durante septiembre de 2016 (verano), en el transecto A (Fig. 6) se observaron temperaturas superficiales de hasta 30 °C (Fig. 6c) y una PCM más

profunda, la cual alcanzó 60 m de profundidad, particularmente en las estaciones A14 y A20. Esto se relacionó a un mayor grado de estratificación vertical (Fig. 6b). El transecto C presentó menores temperaturas (Fig. 6g) y una PCM menos profunda, que varió entre 20 y 50 m. La estratificación de la columna de agua fue bastante constante (IE entre 0.4 °C y 0.5 °C), aunque también muy variable. Asimismo, se observó que la mayor $Chla_f$ que constituyen la DCM se distribuyeron en un intervalo de profundidades mayor (30 a 70 m), aunque también se localizó cerca del límite de la PCM (ya sea por arriba o debajo de esta), similar a otros cruceros. La distribución de estos valores de concentración de $Chla_f$ en un intervalo de profundidad más amplio, también se puede observar en el gráfico T-S (Fig. 3c) y se relacionó con un intervalo más amplio de densidades (21.5 kg m^{-3} a 25 kg m^{-3}), como se señaló anteriormente (sección 3.2).

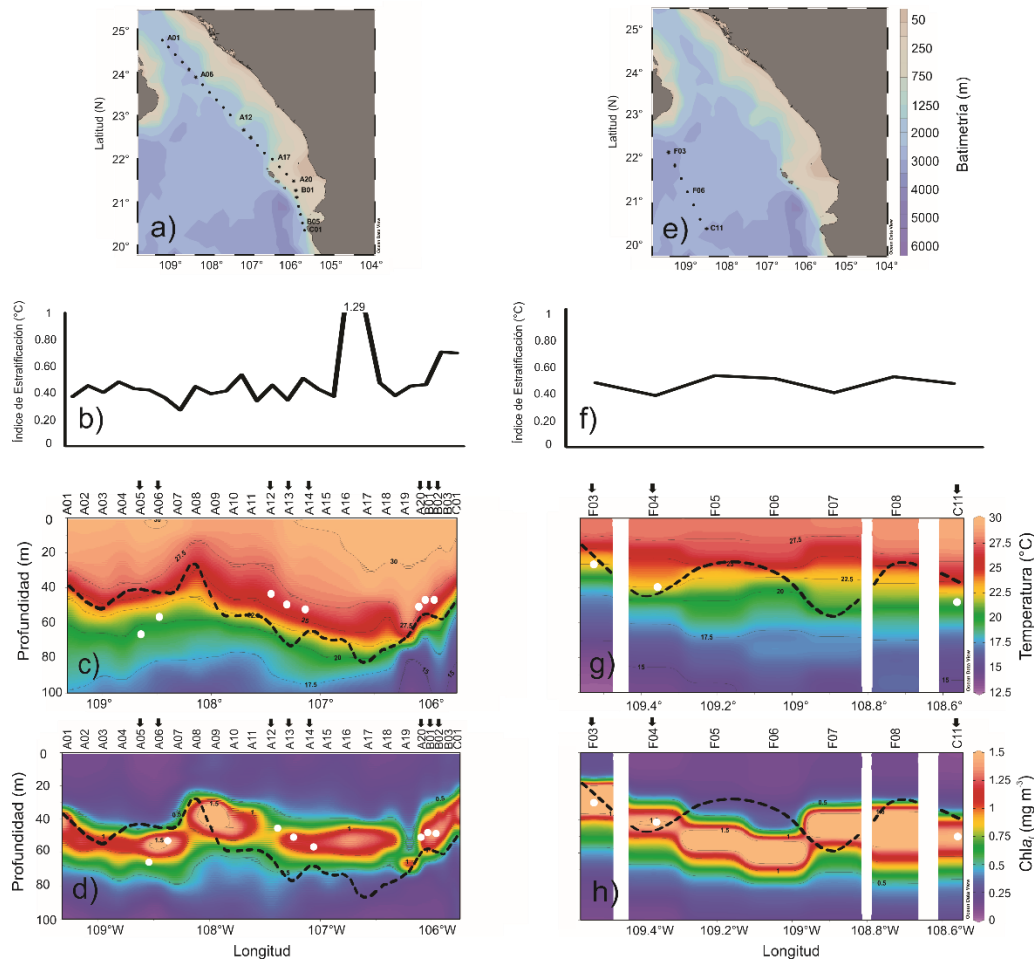


Figura 6 Ubicación de las estaciones (a, e), índice de estratificación (IE °C), temperatura (°C) y perfiles de $Chla_f$ ($mg\ m^{-3}$) para los transectos A (b, c, d) y C (f, g, h) en septiembre de 2016. La línea discontinua marca la profundidad de la PCM; las flechas negras indican las estaciones donde se tomó la muestra para la medición de la concentración de pigmentos, y los puntos blancos indican la profundidad de toma de la muestra representativa de la DCM.

Durante octubre de 2017 (otoño), la temperatura en los primeros 100 m de la columna de agua varió entre 12.5 y 30 °C (Fig. 7), similar a lo observado en el crucero de septiembre. Entretanto, la menor temperatura se observó en las estaciones al sur de las Islas Marías, tanto en el transecto A como en los demás transectos, los cuales coinciden en la región costera frente a Cabo Corrientes. En todos los transectos se observaron temperaturas menores en esa zona, una capa

de mezcla más somera y un índice de estratificación mayor. Asimismo, la concentración de Chl_a_f máxima también aumentó en la región frente a Cabo Corrientes en todos los transectos, con valores superiores a 1.5 mg m^{-3} (Fig. 7), y la DCM se observó nuevamente localizada cercana al límite inferior de la capa de mezcla. También, se destacó el transecto F, donde se observaron concentraciones de hasta 14 mg m^{-3} de Chl_a_f alrededor de los 40 m de profundidad (Fig. 7o).

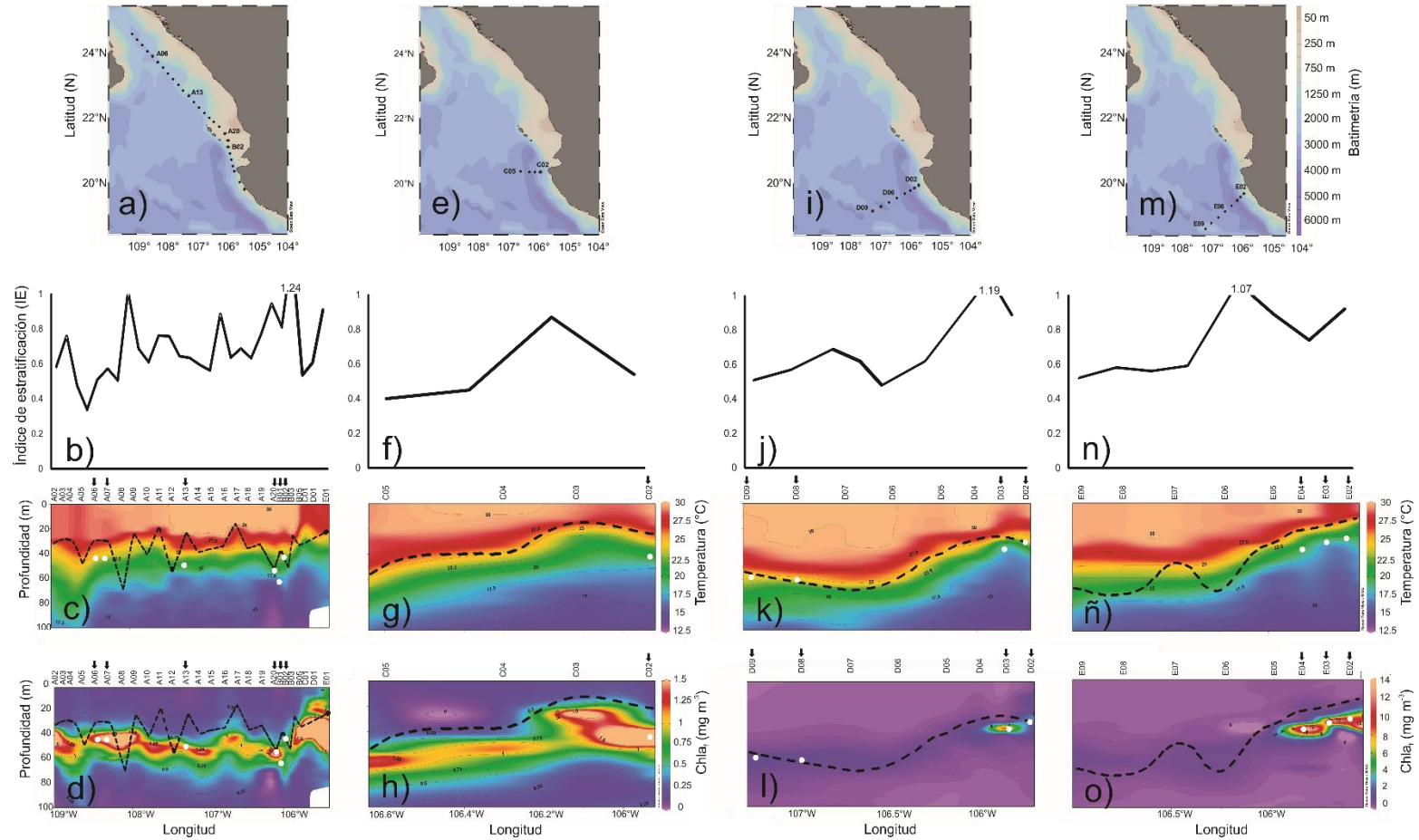


Figura 7 Ubicación de las estaciones (a, e, i, m), índice de estratificación (IE °C), temperatura (°C) y perfiles de Chla_f (mg m⁻³) para los transectos A (b, c, d), D (f, g, h), E (j, k, l) y F (n, ñ, o) en octubre de 2017. La línea discontinua marca la profundidad de la PCM; las flechas negras indican las estaciones donde se tomó la muestra para la medición de la concentración de pigmentos, y los puntos blancos indican la profundidad de toma de la muestra representativa de la DCM.

Considerando las tendencias observadas en la concentración de $Chla_f$ en el DCM en relación con la PCM o la estratificación de la columna de agua, se realizó un análisis de componentes principales para cada crucero para evaluar la significancia de la asociación entre ellos (Tabla 3). Para los cruceros de junio, marzo y septiembre, dos componentes fueron considerados significativos (valores propios > 1) los cuales explicaron el 81% (junio 2015), el 77% (marzo 2016), el 80% (septiembre 2017) de la varianza total. En el crucero de octubre de 2017 solo un componente presentó un eigenvalor mayor a 1 y este componente (CP1) explicó el 51% de la varianza total. Se asignó una variable a un componente (CP1 o CP2) de acuerdo al eigenvector de mayor valor (indicado en números en negrita en la Tabla 3). Cuando dos o más variables se agrupan en el mismo componente, pero con signos opuestos, significa que están inversamente correlacionadas. En junio y septiembre, la $Chla_f$ estuvo inversamente asociada con la PCM, mientras que en marzo no estaba relacionado con ninguna variable física. Sin embargo, en octubre, esta se relacionó directamente con el IE e inversamente con la PCM.

Tabla 3 Resultados del análisis de componentes principales (ACP) realizado para determinar la asociación de la concentración de $Chla_f$ en el DCM con la PCM y el índice de estratificación (IE). En las primeras tres líneas de la tabla se indica el valor propio, la proporción de varianza explicada por cada componente y finalmente la proporción acumulativa. A continuación se muestran los componentes seleccionados (CP1 y CP2) para cada crucero. Los números en negrita indican el vector propio asociado con un CP determinado.

	Junio 2015		Marzo 2016		Septiembre 2016		Octubre 2017
Eigenvalor	1.53	0.89	1.27	1.05	1.40	1.00	1.72
Proporción	0.51	0.30	0.42	0.35	0.47	0.34	0.57
Acumulativo	0.51	0.81	0.42	0.77	0.47	0.80	0.57
	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1
$Chla_f$	0.74	0.32	0.16	0.93	-0.78	0.62	-0.75
IE	-0.52	0.86	0.73	-0.39	-0.22	-0.79	-0.71
PCM	-0.84	-0.22	-0.84	-0.18	0.86	-0.08	0.80

3.4 Biomasa y grupos fitoplanctónicos

a) Pigmentos y Clorofila *a*

La concentración de clorofila *a in situ* (Chla) variaron entre 0.025 y 0.28 mg m⁻³ en la superficie, y de 0.082 mg m⁻³ a 4.12 mg m⁻³ en el DCM (Figs. 8, 9, 10, 11). Las menor concentración se observó en junio de 2015, tanto en superficie como en el DCM (Fig. 8), y la mayor en marzo de 2016 (Fig. 9). En junio la concentración de Chla en superficie fue 0.2 mg m⁻³, mientras en el DCM se registraron valores de 1 mg m⁻³ y fueron muy variables de norte a sur.

En marzo se registró la mayor concentración de Chla de todos los cruceros, particularmente en la estación A19 en el DCM (Fig. 9b) donde se observaron valores de 4 mg m⁻³. Por otro lado, septiembre se caracterizó por presentar un aumento de norte a sur, en particular en el transecto A (Fig. 10a, c), con un máximo de 2 mg m⁻³ en la estación B01 Finalmente, en el crucero de octubre 2017 se tomaron muestras en cuatro transectos (Fig. 11). En particular en el transecto A también se observó un aumento en la concentración de Chla hacia las estaciones más sureñas, tanto en superficie como en el DCM. La mayor Chla se observó en el transecto F (estación E04) con 3.1 mg m⁻³ (Fig. 10c).

En la Tabla 4 se indican los intervalos de variación de la Chla y de todos los pigmentos analizados en este trabajo para cada crucero.

Tabla 4 Concentración de pigmentos (mg m^{-3}) analizados en cada uno de los cruceros en superficie y en el DCM.

Junio 2015						PCM				
Pigmentos (mg m^{-3})	Min	Max	n	Promedio	Mediana	Min	Max	n	Promedio	Mediana
Chla	0.04	0.20	17	0.10	0.09	0.19	0.76	21	0.58	0.50
DVChla	0	0.12	17	0.05	0.05	0.03	0.19	21	0.09	0.08
Chlc₃	0	0.03	17	0.01	0.00	0.19	0.76	21	0.45	0.47
Chlb	0	0.02	17	0.01	0.00	0	0.43	21	0.18	0.16
Chl c₂+c₁	0	0.07	17	0.01	0.00	0.06	0.28	21	0.15	0.16
Peri	0	0.01	17	0.00	0.00	0	0.08	21	0.02	0.02
19'-But	0	0.01	17	0.00	0.01	0	0.19	21	0.08	0.08
Fuco	0	0.01	17	0.01	0.01	0.01	0.28	21	0.12	0.09
Neox	0	0	17	0.00	0.00	0	0.04	21	0.02	0.02
Pras	0	0	17	0.00	0.00	0	0.07	21	0.02	0.02
19'-Hex	0.01	0.07	17	0.03	0.03	0	0.31	21	0.14	0.13
Diadi	0.01	0.02	17	0.01	0.01	0	0.04	21	0.02	0.02
Allo	0	0	17	0.00	0.00	0	0.02	21	0.01	0.01
Diato	0	0.03	17	0.01	0.00	0	0	21	0	0
Zea	0.05	0.17	17	0.11	0.09	0.02	0.11	21	0.05	0.04
β	0.01	0.03	17	0.02	0.02	0.02	0.07	21	0.04	0.04
Marzo 2016						PCM				
	Min	Max	n	Promedio	Mediana	Min	Max	n	Promedio	Mediana
Chla	0.14	0.28	8	0.19	0.17	1.22	4.12	7	2.23	2.08
DVChla	0	0.10	8	0.07	0.08	0	0.21	7	0.13	0.14
Chlc₃	0	0.04	8	0.01	0	1.06	4.30	7	1.70	1.25
Chlb	0	0.03	8	0	0	0.20	0.61	7	0.36	0.38
Chl c₂+c₁	0	0.05	8	0.03	0.03	0.42	1.62	7	0.72	0.56
Peri	0	0	8	0	0	0.02	0.10	7	0.05	0.05
19'-But	0	0.01	8	0	0	0.06	0.23	7	0.16	0.16
Fuco	0	0.07	8	0.02	0.02	0.33	2.91	7	0.97	0.70
Neox	0	0	8	0	0	0	0.06	7	0.03	0.02
Pras	0	0	8	0	0	0	0.09	7	0.04	0.03
19'-Hex	0.02	0.05	8	0.04	0.03	0.24	0.54	7	0.40	0.39
Diadi	0.01	0.05	8	0.02	0.02	0.04	0.16	7	0.08	0.07
Allo	0	0	8	0	0	0	0.04	7	0.03	0.03
Diato	0	0.01	8	0	0	0	0	7	0	0
Zea	0.08	0.20	8	0.15	0.15	0.03	0.13	7	0.08	0.08
β	0.02	0.04	8	0.03	0.02	0.07	0.15	7	0.10	0.09
Septiembre 2016						PCM				
	Min	Max	n	Promedio	Mediana	Min	Max	n	Promedio	Mediana
Chla	0.03	0.21	12	0.03	0.03	0.11	2.19	10	0.70	0.58
DVChla	0.02	0.07	12	0	0	0.03	0.16	10	0.09	0.11
Chlc₃	0	0.05	12	0.04	0.03	0.17	1.33	10	0.57	0.55
Chlb	0	0.01	12	0	0	0	0.48	10	0.15	0.15
Chl c₂+c₁	0.02	0.06	12	0.04	0.03	0.06	0.60	10	0.23	0.20
Peri	0	0.01	12	0.00	0.00	0	0.03	10	0.01	0.01
19'-But	0	0.01	12	0.01	0.01	0.03	0.26	10	0.10	0.10
Fuco	0	0.02	12	0.01	0.01	0.02	0.55	10	0.14	0.09
Neox	0	0	12	0.00	0.00	0	0.06	10	0.02	0.02

Pras	0	0	12	0.00	0.00	0	0.09	10	0.02	0.02
19'-Hex	0.01	0.05	12	0.03	0.03	0.02	0.30	10	0.15	0.16
Diadi	0	0.03	12	0	0	0	0.05	10	0.02	0.02
Allo	0	0.01	12	0.02	0.02	0	0.03	10	0.01	0.00
Diato	0	0.01	12	0.00	0.00	0	0	10	0	0
Zea	0	0.12	12	0	0	0.01	0.01	10	0.05	0.04
β	0	0.02	12	0.08	0.09	0.01	0.08	10	0.04	0.03
Octubre 2017 Superficie						PCM				
	Min	Max	n	Promedio	Mediana	Min	Max	n	Promedio	Mediana
Chla	0.04	0.47	13	0.11	0.07	0.14	3.08	14	0.90	0.49
DVChla	0.03	0.08	13	0.06	0.05	0.02	0.15	14	0.07	0.05
Chlc₃	0	0.04	13	0.01	0	0.03	0.73	14	0.19	0.10
Chlb	0	0.04	13	0.01	0	0.02	0.19	14	0.09	0.09
Chl c₂+c₁	0	0.11	13	0.02	0.02	0.03	0.86	14	0.26	0.13
Peri	0	0.02	13	0	0	0	0.08	14	0.01	0.01
19'-But	0	0.02	13	0	0	0.01	0.08	14	0.04	0.04
Fuco	0	0.18	13	0.03	0.01	0.04	1.96	14	0.51	0.13
Neox	0	0	13	0	0	0	0.02	14	0.01	0.00
Pras	0	0	13	0	0	0	0.03	14	0.01	0.01
19'-Hex	0	0.06	13	0.02	0.02	0.03	0.16	14	0.08	0.06
Diadi	0	0.03	13	0.01	0.01	0	0.09	14	0.03	0.01
Allo	0	0	13	0	0	0	0.02	14	0	0
Diato	0	0	13	0	0	0	0.02	14	0	0
Zea	0.07	0.12	13	0.10	0.10	0	0.05	14	0.02	0.01
β	0.01	0.03	13	0.02	0.02	0	0.09	14	0.04	0.04

b) Grupos fitoplanctónicos (CHEMTAX)

En junio de 2015, la comunidad en superficie estuvo dominada por cianobacterias, *Prochlorococcus* y primnesiofitas en ambos transectos (Fig. 8). Una excepción fue la estación B03 (Fig. 8a), donde no se detectó *Prochlorococcus*, coincidiendo con la mayor concentración de Chla de todo el transecto. También, se observó otro aumento en la concentración de Chla en la estación B19, asociado con una menor contribución de cianobacterias y *Prochlorococcus*, así como una mayor contribución de primnesiofitas. Por otro lado, en el DCM (Fig. 8c y 8d) se observó una disminución significativa de cianobacterias y en menor medida de *Prochlorococcus*, así como una mayor contribución de primnesiofitas, diatomeas y clorofitas.

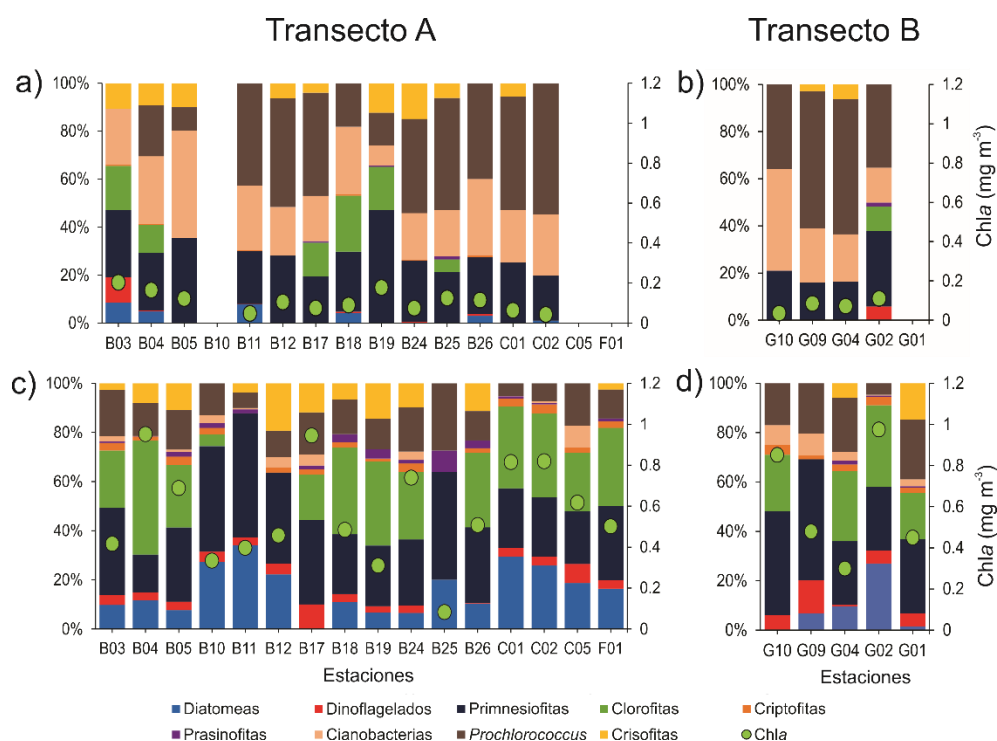


Figura 8 Contribución porcentual de cada grupo de fitoplancton en junio de 2015 para el transecto A en la superficie (a) y el DCM (c), y el transecto B en la superficie (b) y el DCM (d). Las barras de color corresponden a grupos enumerados en la leyenda. Los círculos verdes indican la concentración de Chla (mg m^{-3} , eje derecho).

En marzo de 2016 (Fig. 9) los grupos dominantes en superficie también fueron las cianobacterias, *Prochlorococcus* y primnesiofitas; nuevamente, no se observó *Prochlorococcus* en la boca del GC (estación A05). En el DCM, las primnesiofitas aumentaron su contribución, *Prochlorococcus* disminuyó y las cianobacterias estuvieron ausentes (excepto en la estación C01). Asimismo, hubo un ligero aumento en las diatomeas y las clorofitas, aunque su contribución fue menor que en junio de 2015.

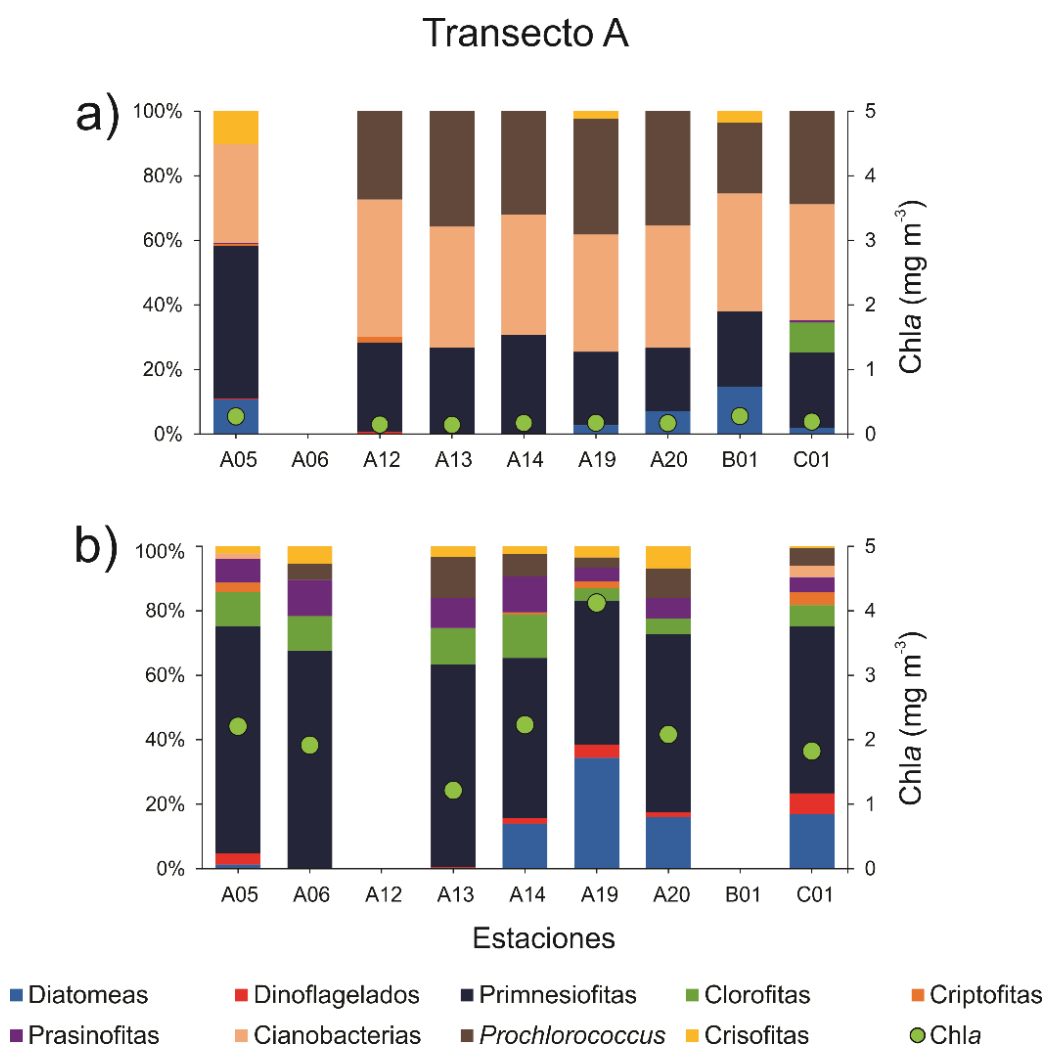


Figura 9 Contribución porcentual de cada grupo de fitoplancton en marzo de 2016 para el transecto A en la superficie (a) y el DCM (b). Las barras de color corresponden a grupos enumerados en la leyenda. Los círculos verdes indican la concentración de Chla (mg m^{-3} , eje derecho).

Las primnesiofitas mostraron una máxima abundancia en septiembre de 2016 (Fig. 10), las cuales representaron hasta el 60% de la comunidad del fitoplancton en la superficie (Fig. 10a). Este grupo también se observó en el DCM, aunque con una contribución ligeramente menor (20% a 40%), particularmente en el transecto A. Las clorofitas y las prasinofitas mostraron una mayor proporción en

el DCM, aunque no se observaron en las estaciones A05 y F03, las estaciones más al norte en ambos transectos. Las diatomeas tuvieron una contribución variable, aunque estuvieron ausentes en algunas estaciones. Su mayor contribución se encontró en aquellas estaciones con mayor concentración de Chla. Se observó a *Prochlorococcus* en todas las estaciones, excepto en la estación B01, la cual corresponde a la estación con la mayor concentración de Chla en este transecto (2.2 mg m^{-3}).

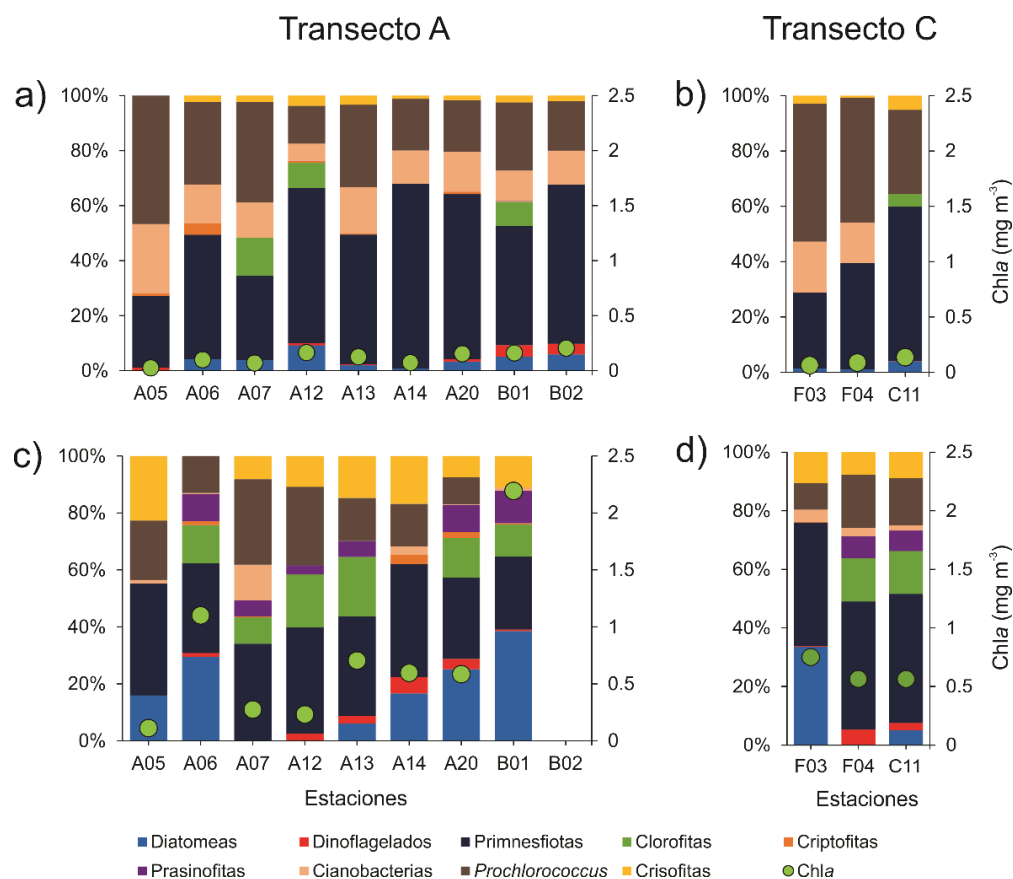


Figura 10 Contribución porcentual de cada grupo de fitoplancton en septiembre de 2016 para el transecto A en la superficie (a) y el DCM (c), y el transecto C en la superficie (b) y el DCM (d). Las barras de color corresponden a grupos enumerados en la leyenda. Los círculos verdes indican la concentración de Chla (mg m^{-3} , eje derecho).

En octubre de 2017 (Fig. 11) los grupos dominantes en superficie fueron las cianobacterias, *Prochlorococcus* y primnesiofitas. Entretanto, las diatomeas también fueron detectadas en algunas estaciones, en particular en aquellas estaciones localizadas al sur de las Islas Marías (por ejemplo E01 y E02). En el DCM las primnesiofitas mantuvieron su contribución alrededor del 20%, sin embargo las cianobacterias y *Prochlorococcus* disminuyeron considerablemente como en los demás periodos de estudio, mientras que las diatomeas aumentaron su contribución de 30% en los demás periodos de estudio hasta aproximadamente 80% para octubre, en especial hacia el sur del área de estudio. Cabe destacar que la mayor contribución de las diatomeas se observó en aquellas estaciones donde la concentración de Chla es mayor, como por ejemplo en la estación E04 (Fig. 11h).

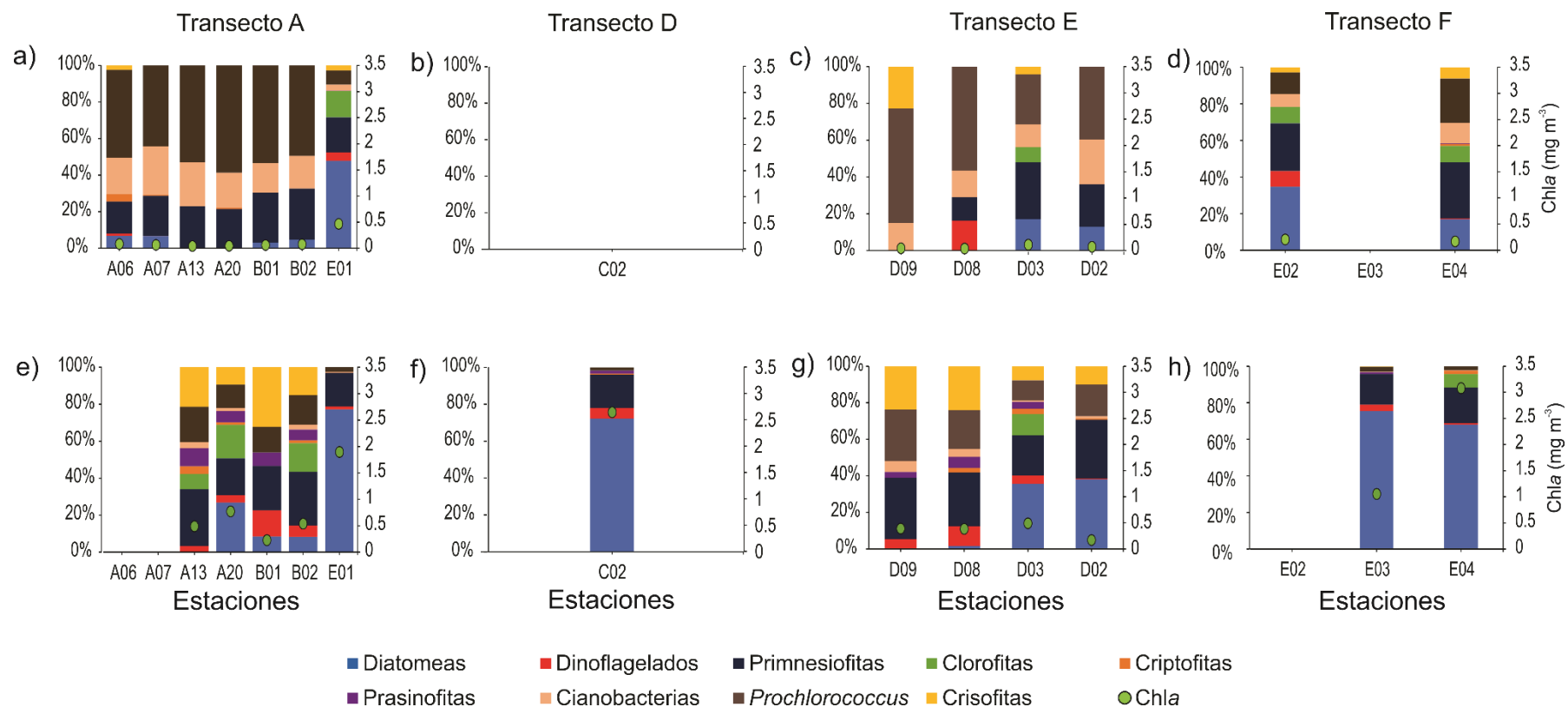


Figura 11 Contribución porcentual de cada grupo de fitoplancton en octubre de 2017 para el transecto A en la superficie(a) y el DCM (e), el transecto D solo en el DCM (f), el transecto E en la superficie (e) y el DCM (g), y el transecto F en la superficie (d) y en el DCM (h). Las barras de color corresponden a grupos enumerados en la leyenda. Los círculos verdes indican la concentración de Chl a (mg m^{-3} , eje derecho).

Considerando las tendencias en la abundancia de algunos grupos en relación con la concentración de Chla, se calculó el coeficiente de correlación de Spearman para comprobar la significancia de la correlación entre estas variables. Se observaron relaciones inversas significativas para *Prochlorococcus*:Chla ($r_s=0.84$) y Cianobacterias:Chla ($r_s=0.71$). Por el contrario, se observó una relación directa significativa entre diatomeas y Chla ($r_s=0.60$). Finalmente, se observaron diferencias significativas en la abundancia de los grupos dominantes entre la superficie y el DCM, excepto para *Prochlorococcus* en octubre de 2017 (Tabla 5).

Tabla 5 Resultados de la prueba de Wilcoxon (Suma de rangos) realizada para evaluar las diferencias de la abundancia de grupos del fitoplancton entre la superficie y el DCM. La tabla incluye el número de datos (n) para cada profundidad, los valores críticos calculados en la superficie (T_{sup}) y el DCM (T_{DCM}), y los límites inferior (TL) y superior (TU) de los valores críticos. La hipótesis de igualdad se rechaza si T_{sup} o T_{DCM} quedan fuera del intervalo crítico (TL, TU).

Periodo de estudio	Grupo	n		Valor Calculado		Valor Crítico 1- α =95		Conclusión Superficie vs DCM
		Superficie	DCM	T_{sup}	T_{DCM}	TL	TU	
Junio	Diatomeas	9	19	47	359	96	165	≠
	Cianobacterias	17	16	208	353	225	319	≠
	<i>Prochlorococcus</i>	16	21	235	468	249	359	≠
	Primnesiofitas	17	21	160	581	274	389	≠
	Clorofitas	7	17	32	268	61	114	≠
	Crisofitas	11	13	81	219	108	167	≠
Marzo	Diatomeas	5	5	16	39	19	36	≠
	Cianobacterias	8	7	36	84	39	66	≠
	<i>Prochlorococcus</i>	8	3	52	3	9	27	≠
	Primnesiofitas	7	6	28	63	28	50	≠
	Clorofitas	3	7	3	35	8	25	≠
	Crisofitas	3	7	8	47	8	25	≠
Septiembre	Diatomeas	11	8	66	124	59	101	≠
	Cianobacterias	11	9	87	123	72	117	≠
	<i>Prochlorococcus</i>	12	10	89	164	89	141	≠
	Primnesiofitas	12	11	89	187	104	160	≠
	Clorofitas	4	8	10	68	15	37	≠
	Crisofitas	11	10	66	165	86	134	≠
	Diatomeas	9	10	66	124	66	114	≠
	Cianobacterias	13	10	218	58	92	148	≠

Octubre	<i>Prochlorococcus</i>	13	12	154	171	125	187	=
	Primnesiofitas	12	12	80	220	120	180	≠
	Clorofitas	4	8	24	54	15	37	≠
	Crisofitas	6	9	28	92	33	63	≠

El signo ≠ representa que no son iguales

Se realizó un ACP para evaluar la significancia estadística de las relaciones entre la PCM y el IE con la abundancia de algunos grupos de fitoplancton en el DCM (Tabla 6a). Se excluyeron los dinoflagelados, criptofitas y prasinofitas de este análisis debido a que su contribución conjunta durante todos los cruceros fue inferior al 15%. Para todos los cruceros se seleccionaron los componentes con eigenvalores mayores a 1. Estos componentes representaron el 86% (junio y marzo), 84% septiembre y el 79% (octubre) de la varianza total, como se muestra en la proporción acumulativa indicada en la tabla 6a.

Para seleccionar qué variable estaba asociada a cada componente, se consideró el eigenvector más alto. En junio, la abundancia de primnesiofitas y clorofitas se asoció con la PCM en el CP1, aunque esta asociación fue inversa para las primnesiofitas y directa para las clorofitas. Mientras tanto, la abundancia de diatomeas se asoció de forma inversa con el IE en el CP2 y la abundancia de crisofitas no se relacionó con ninguna variable física.

En marzo el grupo de las diatomeas, primnesiofitas y clorofitas se asociaron entre sí en el CP1, pero no con las variables físicas. En cambio, se observó una asociación inversa entre las diatomeas y los otros dos grupos. Nuevamente, la abundancia de crisofitas no estuvo relacionada con ningún otro grupo de fitoplancton o variable física.

En septiembre, la abundancia de primnesiofitas se asoció con PCM e IE, aunque con signos opuestos, mientras que la abundancia de diatomeas y clorofitas se asoció inversamente en el CP2. En el caso de las crisofitas, estas presentaron el mismo patrón que en los cruceros anteriores. Finalmente, las diatomeas, primnesiofitas, crisofitas y la PCM, se asociaron en el CP1. En cambio, las primnesiofitas y crisofitas se relacionaron de forma inversa con la PCM y las diatomeas estuvieron relacionadas de forma directa. Asimismo, las clorofitas se observaron relacionadas de forma directa con el IE en el CP2.

Por otro lado, el efecto de la temperatura y salinidad sobre la abundancia de grupos de fitoplancton se evaluó con un nuevo ACP que incorporó todo el conjunto de datos (Tabla 6b). En este caso, se seleccionaron cuatro componentes significativos que representaron el 86% de la varianza total. Ninguno de los grupos se relacionó a las variables físicas, las cuales se observaron en el CP2 con una relación inversa entre ambas. En este caso es importante destacar que en el CP1 se agruparon las cianobacterias y *Prochlorococcus* de forma directa, mientras que las clorofitas y diatomeas de forma inversa con los anteriores.

Tabla 6 Resultados del análisis de componentes principales (ACP) aplicado a (a) determinar la asociación de grupos de fitoplancton en el DCM con la PCM y el índice de estratificación (IE) para cada crucero; (b) asociación de grupos con la temperatura y la salinidad considerando todo el conjunto de datos (todos los cruceros y profundidades). Las cifras en negrita indican el eigenvector asociado con cada CP significativo.

a) Datos DCM	Junio 2015			Marzo 2016			Septiembre 2016			Octubre 2017	
Eigenvalor	2.43	1.53	1.18	2.75	1.47	0.94	2.08	1.71	1.24	3.32	1.40
Proporción	0.41	0.26	0.20	0.46	0.25	0.16	0.35	0.29	0.21	0.55	0.23
Acumulativo	0.41	0.66	0.86	0.46	0.70	0.86	0.35	0.63	0.84	0.55	0.79
	CP1	CP2	CP3	CP1	CP2	CP3	CP1	CP2	CP3	CP1	CP2
Diatomeas	0.193	-0.938	0.009	0.930	0.032	0.337	0.238	0.909	0.045	0.962	0.164
Primnesiofitas	0.973	0.075	0.009	-0.884	-0.285	-0.181	-0.834	-0.301	-0.167	-0.843	0.036
Clorofitas	-0.882	0.040	0.154	-0.788	0.370	-0.168	0.623	-0.652	-0.326	-0.092	-0.939
Crisofitas	-0.231	0.460	-0.815	-0.006	-0.885	-0.051	-0.458	-0.075	0.862	-0.903	0.139
PCM	-0.661	0.049	0.446	-0.512	0.458	0.605	0.591	-0.507	0.581	-0.774	-0.292
IE	0.428	0.657	0.541	0.469	0.511	-0.632	0.620	0.329	0.170	0.505	-0.623

b) Datos de todos los cruceros en ambas profundidades				
Eigenvalor	2.56	1.94	1.26	1.07
Proporción	0.32	0.24	0.16	0.13
Acumulativo	0.32	0.56	0.72	0.86
	CP1	CP2	CP3	CP4
Diatomeas	-0.681	-0.295	-0.612	-0.142
Primnesiofitas	-0.243	0.493	0.436	-0.692
Clorofitas	-0.504	0.387	0.074	0.692
Cianobacterias	0.844	-0.035	-0.212	-0.049
Prochlorococcus	0.877	-0.140	-0.027	0.168
Crisofitas	-0.245	-0.392	0.747	0.220
Temperatura	0.240	-0.785	0.286	-0.063
Salinidad	0.438	0.818	0.101	0.109

4. Discusión

4.1 Biomasa fitoplanctónica y características hidrográficas

El PTM es una región geográfica donde convergen diferentes masas de agua, cuya influencia cambia estacionalmente (Portela et al. 2016). Para este trabajo, la mayoría de los datos se ubicaron en aguas de transición (Fig. 3). Mientras que el Agua del Golfo de California (AGC) se observó en junio de 2015 en el transecto A (y en menor proporción en octubre de 2017), en septiembre se observó la intrusión del Agua de la Corriente de California (ACC), lo cual afectó algunas estaciones del transecto C. La intrusión de la ACC en esta región, en particular en la boca del Golfo de California (GC), se ha observado principalmente a finales de primavera y verano (Portela et al. 2016), y ocasionalmente en otoño e invierno (Castro et al. 2000). Asimismo, se ha reportado que el AGC se observa principalmente a fines de otoño e invierno al oeste de la entrada del golfo (Castro et al. 2000; Collins et al. 2015), mientras que en este estudio su influencia fue más notable a fines de primavera. Sin embargo, los cambios estacionales que se esperaban observar en estos cuatro cruceros pueden haber sido afectados por el efecto del evento cálido El Niño 2015-2016. En especial, junio de 2015 fue considerado como el más cálido de la región desde el 2010 (Sánchez-Velasco et al. 2017), lo que puede explicar la menor $Chla_f$ y $Chla$ de todos los periodos de estudio.

Por otro lado, los resultados de este trabajo indican que la distribución espacial de la biomasa fitoplanctónica (indicado por $Chla_f$) en el área de estudio no está relacionada de forma aparente con la distribución de las masas de agua. Más

bien, la distribución vertical de $Chla_f$ y la formación del DCM se ve relacionada con la estructura térmica de la columna de agua, una vez que esta se observó siempre ubicada cercana a la base de la capa de mezcla en todos los cruceros (Fig. 4, 5, 6 y 7). Esta distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica se observa comúnmente en los océanos estratificados y se ha relacionado con la profundidad de la termoclina, nutriclina o la profundidad de la capa de mezcla (Cullen, 2015). En espacial, la base de la capa de mezcla representa una zona de transición para las comunidades del fitoplancton, las cuales se encuentran expuestas a gradientes verticales opuestos de luz y nutrientes (Huisman et al. 2006). Además, el grado de estratificación en la termoclina (que está relacionado con la turbulencia) regula el suministro de nutrientes de las aguas de fondo ricas en nutrientes hacia la zona eufótica (Sharples et al. 2013). A su vez, la profundidad de la capa de mezcla y la estratificación de la columna de agua (IE), son afectadas por procesos estacionales y/o interanuales (por ejemplo, El Niño) o fuertes lluvias y fuertes vientos. Por lo tanto, cualquier factor que altere el grado de estratificación de la columna de agua va a afectar la dinámica del fitoplancton, ya que estos van a determinar cambios en el ingreso de nutrientes y luz para su crecimiento. En la región evaluada en este estudio, se observó una relación estadística significativa entre la concentración de $Chla_f$ en el DCM y la PCM en junio, septiembre y octubre (Tabla 3), los meses con un mayor grado de estratificación. En marzo (el mes más frío y de final del invierno), la concentración de $Chla_f$ en el DCM no estaba relacionada ni con la PCM ni con el IE. Sin embargo, el IE solo mostró relación con la concentración de $Chla_f$ en el DCM en octubre. Esto lleva a considerar dos aspectos: (1) que la formación de la DCM durante los meses evaluados en este estudio es explicada por diferentes factores

dependiendo de la estación del año, y (2) que el aumento de la biomasa de fitoplancton en el DCM no depende solo de la entrada vertical de nutrientes. De hecho, Cullen (2015) explica que son varios los mecanismos que explican la formación del DCM. Primero, existe un mayor crecimiento del fitoplancton cerca de la termoclina asociada con el aporte vertical de nutrientes (y el IE), después la fotoaclimatación puede llevar a un aumento en la concentración de Chla por célula a una mayor profundidad. Por otro lado, algunos grupos del fitoplancton cambian su capacidad de flotación, y se acumulan en algunas capas de la columna de agua. Finalmente, un estudio más reciente (Moeller et al. 2019), mostró que el pastoreo por el microzooplancton varía en función de la luz y esto, a su vez, determina una baja biomasa del fitoplancton cerca de la superficie y una acumulación a mayor profundidad, lo que favorece la formación del DCM.

Por otro lado, marzo es un mes de transición entre invierno y primavera. Durante este crucero, solo se tomaron muestras en el transecto A donde la estratificación fue más débil en comparación a los demás periodos (Fig. 5). Se observaron aguas más frías hacia la región de la boca del GC, lo que se ha relacionado con el enfriamiento invernal (Portela et al. 2016). Al mismo tiempo, el enfriamiento de las aguas superficiales llevó una PCM más profunda y una intensidad de mezcla más fuerte (o un IE más bajo, Fig. 5) que generalmente produce niveles más altos de nutrientes en la capa de mezcla en comparación con otras estaciones del año (Bustos-Serrano y Castro-Valdéz, 2006). Las concentraciones de Chla_f en el DCM registradas durante este crucero fueron relativamente altas, lo que indica que la luz y los nutrientes fueron adecuados para

el crecimiento del fitoplancton durante este período, en particular en el DCM, lo que puede explicar la falta de asociación de $Chla_f$ con la PCM o el IE (Tabla 3).

En junio de 2015, el PTM fue afectado por El Niño 2015-2016, lo que se reflejó en las concentraciones de $Chla_f$ más bajas de todos los periodos de estudio (Fig. 4), particularmente en el DCM. La profundidad de la termoclina (representada por la PCM) tendió a ser menos profunda que en los otros cruceros (Fig. 4), particularmente en el transecto A. En el PTM los eventos El Niño se han relacionado a una termoclina más profunda y un menor aporte de nutrientes hacia la zona eufótica (Chávez et al. 2002; Fiedler, 2002). A pesar de que la PCM en este trabajo fue relativamente poco profunda, las bajas concentraciones de $Chla_f$ en el DCM pueden estar asociadas con un menor aporte de nutrientes asociada a este evento. Sin embargo, se debe considerar la alta abundancia de larvas de peces en la capa superficial durante ese mismo crucero oceanográfico (Sánchez-Velasco et al. 2017), lo que sugiere que la biomasa del fitoplancton puede también haber sido controlada por el pastoreo. Para poder entender si las bajas concentraciones de $Chla_f$ observadas en nuestros datos resultaron del evento cálido o son parte del ciclo estacional en el área, se recomienda realizar más estudios en períodos similares del año, que incluyan la medición de la concentración de nutrientes.

El crucero de septiembre (verano) también se caracterizó por altas temperaturas en superficie y una marcada estratificación, aunque con una PCM más profunda que en junio. Se espera que la estratificación típica de verano esté asociada a aguas superficiales bajas en nutrientes y un $Chla$. Esto no fue lo observado en nuestros datos, los cuales se caracterizaron por concentraciones de

Chla bastante altas, y además distribuidas en un intervalo de profundidades mayor (Fig. 6). Es importante mencionar que un huracán (Newton) pasó por esta región previo a la realización del crucero. Este huracán fue categoría 1 y estuvo presente entre 4 y el 7 de septiembre de 2016, cuando desarrolló vientos de hasta 148 km/h (Berg, 2017). Se convirtió en huracán el 5 de septiembre, 115 millas náuticas al este-suroeste de Cabo Corrientes y alcanzó su máxima intensidad el 6 de septiembre con una trayectoria hacia el norte a lo largo del transecto C (Fig. 2e, f). Aunque su trayectoria se centró a lo largo de este transecto, su radio de acción afectó a toda la región de estudio (ver figura 5 en Berg, 2017). El forzamiento de los vientos de los huracanes produce turbulencia, mezcla vertical de la columna de agua y una capa de mezcla más profunda (Babin et al. 2004; Prasad y Hogan, 2007), lo que a su vez inyecta nutrientes hacia la zona eufótica y contribuye al crecimiento del fitoplancton. Muchas investigaciones han reportado el efecto de los huracanes sobre el fitoplancton, los cuales promueven mezcla turbulenta y el aumento de su biomasa (Babin et al. 2004; Gierach y Subrahmanyam, 2007; Wang y Zhao, 2008; Fiedler et al. 2013; Zhao et al. 2015; Ávila-Alonso et al. 2019). Por ejemplo, el trabajo de Fiedler et al. (2013) se basó en el efecto de un ciclón tropical en una región al sur de nuestra región de estudio. Este trabajo mostró que la concentración de Chla aumentó un 33% en la superficie y un 35% en toda la zona eufótica y que estos cambios persistieron durante al menos cuatro semanas después del paso del ciclón. Además, otros trabajos mencionan que las concentraciones máximas de Chla se registran en la primera y segunda semanas después del paso de los huracanes (Babin et al. 2004, Zhao et al. 2015; Ávila-Alonso et al. 2019). En este trabajo, el muestreo se realizó una semana después del paso del huracán (del 13 al 23 de

septiembre de 2016), cuando la columna de agua se observó fuertemente estratificada (Fig. 6), pero cuando la DCM se observó más ancha (Fig. 6), en particular en el transecto C, donde las concentraciones de $Chla_f$ fueron incluso mayores que en el transecto A. A pesar de que en la superficie no hubo un aumento significativo en la concentración de $Chla_f$, para este estudio suponemos que el patrón observado en la distribución vertical de $Chla_f$ puede ser el resultado del huracán Newton, el cual inyectó nutrientes en las capas superficiales y que no solo favoreció el crecimiento del fitoplancton, sino que también distribuyó las células del fitoplancton sobre ese intervalo de profundidades más amplio. Esto concuerda con lo observado también por Fiedler et al. (2013) y sugerido por Ávila-Alonso et al. (2019) en base a estudios anteriores en zonas cercanas a nuestra región de estudio. Debe considerarse que una DCM más amplia también se ha asociado con gradientes de temperatura más suaves y una estratificación más débil, lo que lleva a la distribución del fitoplancton en un intervalo de profundidad más amplio (Barnett et al. 2019). Aunque el IE alcanzó su máximo durante este crucero, la mezcla previa asociada con Newton y la estratificación posterior de la columna de agua puede ser una posible explicación para la distribución de la biomasa observada en este trabajo. Por ejemplo, se observó una DCM más amplia en marzo, coincidiendo con una estratificación más débil.

Finalmente, durante octubre (otoño) la PCM fue más somera que en los cruceros anteriores, en particular en la zona sur localizada frente a Cabo Corrientes. Esta región se caracteriza por la presencia de surgencias costeras que promueven un aumento en las tasas de productividad primaria y la biomasa de fitoplancton

(López-Sandoval et al. 2009a). Esto concuerda con este trabajo, ya que durante este crucero se observaron las mayores concentraciones de $Chla_f$ de todos los periodos de estudio asociadas a una capa de mezcla más somera (Lavín et al. 2006; Zamudio et al. 2007).

4.2 Distribución vertical de biomasa del fitoplancton y composición taxonómica

La distribución temporal y vertical de la concentración de $Chla$ (Fig. 8, 9, 10, 11) mostró casi las mismas tendencias observadas en la $Chla_f$, sin embargo las concentraciones máximas de $Chla$ se observaron en marzo, mientras que las concentraciones máximas de $Chla_f$ se observaron en octubre. En particular, la $Chla_f$ en octubre alcanzó valores de hasta 14 mg m^{-3} mientras el máximo observado *in situ* fue de 3 mg m^{-3} en la estación E04, aunque en la estación C02 también fue bastante alta (Fig.11). Cabe destacar que la $Chla$ derivada de un fluorímetro se basa en la emisión de fluorescencia, y esta puede provenir de otras sustancias además de la $Chla$ (Kirk, 2011; Wei et al. 2019), lo que pudo promover esta fuerte sobrestimación. Por otro lado, cabe destacar que la $Chla$ medida en la DCM en marzo siempre presentó valores superiores a 4 mg m^{-3} (Fig. 9). Entretanto, en los datos de octubre la $Chla$ presentó valores inferiores a 0.5 mg m^{-3} en las estaciones más alejadas de la zona de influencia de la surgencia, lo que indica que en las zonas oceánicas este mes se puede caracterizar por condiciones oligotróficas.

Por otro lado, la composición taxonómica de la comunidad del fitoplancton en la columna de agua presentó poca variación de un crucero a otro. Las cianobacterias (incluido *Prochlorococcus*) y eventualmente, las primnesiofitas,

dominaron en la superficie, mientras que en el DCM los grupos dominantes fueron las primnesiofitas junto con clorofitas, diatomeas y ocasionalmente crisofitas (Fig. 8, 9, 10, 11). Las diferencias entre superficie y la DCM fueron significativas para todos los grupos (Tabla 5) excepto para *Prochlorococcus* en octubre. Entretanto, se observaron diferencias en la contribución de cada grupo dependiendo del crucero. Por ejemplo, en junio de 2015, la abundancia de clorofitas en el DCM fue la mayor de todos los cruceros y en octubre de 2017 se observaron las mayores abundancias de diatomeas en el DCM. En especial este patrón observado en octubre puede estar relacionado a la influencia de surgencias en la zona frente a Cabo Corrientes, cuando los nutrientes ascienden a capas superficiales, promueven el crecimiento especialmente de diatomeas (Tilstone et al. 2000). Por otro lado, en septiembre, la abundancia de Primnesiofitas fue mayor en superficie que en el DCM, contrario a lo observado en los demás cruceros. Como se discutió en la sección anterior, se sugiere que el pase del huracán Newton afectó la distribución vertical de las primnesiofitas, como en el caso de la *Chla_f*. Un patrón similar fue observado por Painter et al. (2016) quienes mostraron que después del paso de una tormenta en el Atlántico nororiental se observó un predominio de la fracción de nanoplancton (> 2 y <20 μm). En particular, observaron que el pigmento 19'Hex (marcador para primnesiofitas) fue el pigmento accesorio dominante después de la tormenta, la cual originó una redistribución de las comunidades fitoplanctónicas en la columna de agua. Cabe destacar que el PTM es la región más activa en la formación de tormentas tropicales y huracanes en todo el mundo (Molinari et al. 2000), con un promedio anual de 7.4 huracanes (Romero-Valdillo et al. 2007). Considerando los resultados de este trabajo, se recomienda la realización de estudios que se

enfocuen en evaluar el efecto de los huracanes en la biomasa del fitoplancton y la composición de la comunidad, ya que estos pueden representar una fuente de estímulo a la producción primaria en una región predominantemente oligotrófica.

Cianobacterias como *Synechococcus* y *Prochlorococcus* predominan en aguas superficiales con bajo contenido de nutrientes (Bouman et al. 2011; Araujo et al. 2016; Latasa et al. 2016), debido a su elevada razón superficie/volumen que les permite alcanzar mayores tasas de crecimiento en condiciones de bajos nutrientes. En los datos analizados en este trabajo, la abundancia de cianobacterias aumentó cuando la concentración de Chla disminuyó, lo que indica su preferencia por aguas oligotróficas. Taylor y Landry (2018) también observaron el aumento en la abundancia de estos grupos del picoplancton asociado con la disminución de la biomasa en diferentes regiones del Océano Pacífico. Asimismo, las mayores abundancias de *Prochlorococcus* y cianobacterias se encontraron en las aguas más cálidas (Tabla 6b), esto es, en la capa más superficial de la columna de agua donde en general los nutrientes están en baja concentración. Sin embargo, se conocen diferentes ecotipos de *Prochlorococcus*, los cuales pueden ocupar diferentes nichos de acuerdo a preferencias por ciertos intervalos de temperatura, adaptaciones a la luz solar o las fuentes de nitrógeno (Bouman et al. 2011). Esto explica por qué se observó a *Prochlorococcus* como un grupo representativo también en la DCM. Existen ecotipos de *Prochlorococcus* adaptados a luz alta, los cuales se favorecen en aguas altamente estratificadas. Otros ecotipos coexisten con *Synechococcus* en zonas con cierto grado de mezcla vertical, mientras que ecotipos de luz baja se encuentran en zonas donde las condiciones de mezcla varían entre bien mezcladas

y fuertemente estratificadas (Bouman et al. 2011), como es el caso de la base de la capa de mezcla, donde se encuentra la termoclina y el DCM. Recientemente, se reportaron resultados de un estudio realizado en aguas costeras frente a la costa mexicana al sur de Cabo Corrientes (Santana-Vega et al. 2018) entre abril y mayo de 2011. Estos autores reportaron abundancias máximas de *Synechococcus* en las aguas superficiales, mientras que *Prochlorococcus* aumentó su abundancia en capas más profundas, en particular en un segundo máximo subsuperficial de fluorescencia. Por otro lado, en este trabajo, se observó que *Prochlorococcus* también es abundante en superficie. La diferencia observada entre los resultados de este trabajo con lo reportado por estos autores puede ser atribuido a las condiciones oceanográficas particulares de esta área de estudio en comparación con las aguas del sur estudiadas por ellos. Por otro lado, se deben considerar diferencias estacionales relacionadas a los diferentes periodos de muestreo evaluados. Además, Santana-Vega et al. (2018) realizaron estimaciones de abundancia de estos géneros con base en citometría de flujo, mientras en este estudio se reporta su contribución a la Chla a partir de sus pigmentos diagnóstico. Por lo tanto, no se pueden descartar diferencias metodológicas en la estimación de la abundancia para explicar tales diferencias. Se recomienda que estudios futuros evalúen la abundancia de estos grupos utilizando ambas aproximaciones para poder tener una mejor estimación de la contribución de este género a los ciclos biogeoquímicos en esta región.

Al contrario de cianobacterias y *Prochlorococcus*, la contribución de las diatomeas aumentó con la Chla, lo que a su vez se relacionó de forma inversa con

la temperatura (Tabla 6b). Estas tendencias se relacionan a que su mayor contribución fue en la DCM, donde las temperaturas eran más bajas y los nutrientes más altos probablemente. Las diatomeas son un grupo fitoplanctónico con alto requerimiento de nutrientes y que al mismo tiempo pueden presentar altas tasas de crecimiento en zonas con poca luz (Latasa et al. 2016), lo que las hace predominar en las capas más profundas de la columna de agua, en especial en el DCM. Por esta misma razón, también son un grupo característico de zonas de surgencia, las cuales aumentaron mucho su contribución en el crucero de octubre de 2017, en especial en aquellas estaciones localizadas frente a Cabo Corrientes (Fig. 11), caracterizada por la influencia de este proceso oceanográfico (Roden, 1972; Torres-Orozco et al. 2005; López Sandoval et al. 2009 a,b).

Por otro lado en junio, marzo y septiembre las primnesiofitas fueron el grupo más abundante en el DCM y en ocasiones también las clorofitas. Las primnesiofitas comprenden principalmente a los cocolitofóridos, grupo caracterizado por poseer placas de calcita que cubren la célula (cocolitos) (Billard e Inouye, 2004) y que pertenecen al nanoplancton (2 a 20 μm), aunque también existen primnesiofitas no calcificadoras en la fracción de tamaño de picoplancton (0.2 a 2 μm). La abundancia de este grupo está determinada por su capacidad para competir por la luz y los nutrientes (Gregg y Casey, 2007). En particular, los coccolitóforidos tienen tasas bajas de crecimiento pero altas tasas de hundimiento, y su potencial de crecimiento depende que encuentren zonas en la columna de agua donde los nutrientes y la luz sean lo suficientemente bajos como para inhibir el crecimiento de grupos más grandes (como las diatomeas), pero con un cierto grado de mezcla que les impida

hundirse hacia áreas más profundas. Durante el desarrollo de este trabajo se observaron a las primnesiofitas coexistiendo con diatomeas, clorofitas y crisofitas en el DCM (Fig. 8, 9, 10, 11), aunque también fueron observadas con una alta contribución a la Chla en superficie (por ejemplo septiembre). Esto puede indicar la presencia de diferentes especies en los distintos niveles de la columna de agua, como lo observaron Latasa et al. (2017) en aguas del noroeste del Mediterráneo. Por otro lado, los clorofitas se han asociado previamente con condiciones mesotróficas y ambientes con alta mezcla vertical (Bouman et al. 2011). Esto no coincide con los datos de este trabajo, ya que la mayor abundancia de clorofitas se observó en junio, cuando ocurrió el evento El Niño, lo que probablemente se relacionó a bajas concentraciones de nutrientes, como sugerido por las bajas concentraciones de Chla_f y Chla. Por otro lado, tampoco se observó una relación estadística significativa entre la abundancia de clorofitas y la concentración de Chla, lo que puede indicar que la distribución de este grupo no está relacionada con el estado trófico de estas aguas (oligo, meso o eutrófico), y otro factor puede estar determinando el aumento de su contribución durante este periodo.

Finalmente, este trabajo muestra que la asociación entre los grupos fitoplanctónicos y las variables físicas (PCM e IE) cambió con la temporada de muestreo (Tabla 6a). Por ejemplo en junio, representativo de final de primavera pero afectado por el evento El Niño, una PCM más profunda se asoció con un aumento de clorofitas, mientras que las primnesiofitas disminuyeron su abundancia cuando la PCM fue mayor. En marzo, representativo de finales de invierno, la abundancia de los grupos no se relacionó con ninguna de las variables físicas analizadas, lo que

indica que su distribución en la columna de agua estuvo asociada con otros mecanismos, como se mencionó anteriormente. A finales de verano (septiembre), las diatomeas y las clorofitas estuvieron asociadas de forma inversa, mientras que las primnesiofitas se relacionaron de forma directa con la PCM, como también se observó en junio. Finalmente, en octubre se observó la PCM se asoció de manera directa con las primnesiofitas y crisofitas, caso contrario con las diatomeas donde se observó una asociación inversa entre PCM y este grupo. Cabe destacar que la PCM más somera observada en este crucero en comparación a los anteriores se relacionó a la influencia de las surgencias costeras, que, como mencionado anteriormente, favorece el crecimiento de las diatomeas en la zona frente a Cabo Corrientes.

Es importante tener en cuenta que la composición del fitoplancton en determinado momento resulta de una serie de eventos físicos, químicos y biológicos, los cuales no necesariamente ocurren al mismo tiempo. Esto es, la composición taxonómica del fitoplancton en el momento del muestreo puede ser resultado de eventos que ocurrieron en un tiempo anterior a la toma de muestra. Además, no todos los factores que afectan al fitoplancton fueron evaluados en este trabajo (por ejemplo el pastoreo), lo que dificulta establecer todas las relaciones que existen entre las variables ambientales medidas. Sin embargo, nuestros resultados indican tendencias consistentes a escala regional que proporcionan una primera visión para futuras interpretaciones ecológicas y biogeográficas de la variabilidad de las comunidades fitoplanctónicas en esta región del PTM.

5. Conclusión

Este estudio es el primero dedicado a describir la composición de la comunidad de fitoplancton en el Pacífico tropical mexicano. Los resultados analizados permitieron determinar que existe una distribución vertical estable de la biomasa del fitoplancton, independiente de la estación del año (invierno, primavera, verano u otoño). Siempre se observó un máximo subsuperficial (DCM) y una composición de la comunidad fitoplanctónica en superficie dominada por cianobacterias entre las cuales predominó *Prochlorococcus* (y ocasionalmente primnesiofitas), mientras que en el DCM aumentó la abundancia de grupos como diatomeas y primnesiofitas. Sin embargo, durante el crucero de primavera (junio de 2015), afectado por El Niño 2015-2016, la biomasa de fitoplancton en el DCM disminuyó notablemente en comparación a los demás periodos de muestreo, lo que estuvo relacionado con un aumento en la abundancia de clorofitas. Se propone la hipótesis de que esto se debió a una mayor estratificación térmica y un menor aporte por nutrientes, pero estudios futuros deben evaluar si las clorofitas son un grupo eventual en esta región o son parte de la comunidad fitoplanctónica característica de esta época del año. Por otro lado, en septiembre de 2016 se observó un aumento en la biomasa de fitoplancton en el DCM, a pesar de la fuerte estratificación térmica, con una mayor abundancia de primnesiofitas en la superficie. Nuestros resultados sugieren que el paso del huracán Newton determinó el patrón vertical observado, pero estudios futuros deberían evaluar su efecto sobre la biomasa del fitoplancton y la composición de la comunidad en esta región ya que estos pueden representar eventos de fertilización de los océanos. Asimismo, se recomienda evaluar como la concentración de nutrientes y los niveles de luz en la columna de agua afectan la

biomasa y la composición taxonómica del fitoplancton, ya que las variables físicas no fueron suficientes para explicar las variaciones de algunos grupos fitoplanctónicos. Finalmente, la quimiotaxonomía (HPLC/CHEMTAX) demostró ser una herramienta clave para describir la distribución de fitoplancton a nivel de grupo y su relación con los procesos físicos. Sin embargo, se propone la utilización de otras técnicas, como la microscopía y la citometría de flujo, para una evaluación más detallada de la composición taxonómica de fitoplancton, su impacto en otros niveles tróficos y en los flujos de carbono.

Capítulo 2

“Variabilidad del coeficiente de absorción de luz del fitoplancton y su relación con la composición taxonómica”

Resumen

En este capítulo se evaluó la relación entre un índice de la forma espectral del fitoplancton (S) y la contribución de los grupos fitoplanctónicos en muestras tomadas durante cuatro cruceros oceanográficos (junio 2015, marzo y septiembre 2016, y octubre 2017) en el Pacífico tropical mexicano, con la finalidad de proponer modelos para la estimación de los grupos dominantes a partir de S. El índice S se determinó utilizando el coeficiente de absorción de luz por el fitoplancton a 470 y 530 nm. Los resultados obtenidos mostraron que su variabilidad estuvo determinada principalmente por la contribución de *Prochlorococcus*, cianobacterias y diatomeas, lo cual permitió proponer un conjunto de ecuaciones o modelos. Se evaluó la significancia de los modelos y se validaron utilizando un conjunto de datos nuevos de la misma región. El mejor ajuste se observó para la estimación de *Prochlorococcus* tanto con un modelo lineal ($R^2=57\%$) como exponencial ($R^2=59\%$). Para la estimación de la proporción de diatomeas se propone un modelo lineal ($R^2=45\%$). El modelo para la estimación de cianobacterias presenta un coeficiente de determinación bajo en comparación con los otros modelos, el cual no se recomienda para la estimación de este grupo. Los resultados presentados en este trabajo reflejan una aproximación sencilla para estimar la contribución de dos grupos algales de gran importancia ecológica (diatomeas y *Prochlorococcus*) en aguas del Pacífico tropical mexicano, pero se recomienda aumentar la base de datos de forma a generar modelos más robustos. Asimismo, se recomienda evaluar estos modelos en otras regiones para establecer si su aplicación es apenas a nivel regional, o puedan ser implementados a nivel global.

Palabras Clave: Fitoplancton, coeficiente de absorción del luz, forma espectral, Pacífico tropical mexicano.

1. Introducción

En el ambiente acuático, ya sea aguas costeras o mar abierto, el fitoplancton se caracteriza por una gran diversidad taxonómica (IOCCG, 2014). Las variaciones en la distribución y composición de los grupos fitoplanctónicos es un reflejo de las condiciones ambientales y del estado de eutrofización de estos ecosistemas (Tamm et al. 2019). Los cambios en las comunidades fitoplanctónicas pueden ser rápidos y su distribución tiende a ser heterogénea en el espacio y tiempo, por lo cual es importante comprender la variabilidad de estos organismos en escala espacio-temporal (Gallegos y Neale, 2015; Fossum et al. 2019). Los sensores remotos han surgido como una herramienta esencial para el monitoreo de esta variabilidad del fitoplancton a gran escala, en especial mediante la evaluación de los cambios en su biomasa, representada por la concentración de clorofila *a* (Chl_a) (Bricaud et al. 2004).

Estudios recientes han buscado la posibilidad de identificar también grupos taxonómicos particulares mediante sensores remotos, ya que esto permitiría evaluar el papel ecológico de estos en el ambiente marino (IOCCG, 2014). En particular, estos estudios se han enfocado en la identificación de grupos funcionales del fitoplancton (PFTs, por sus siglas en inglés), los cuales se definen como aquellos grupos de organismos fitoplanctónicos que tienen una función biogeoquímica o ecológica común, aunque no necesariamente compartan el mismo grupo taxonómico (Le Quére et al. 2005; Hood et al. 2006; IOCCG, 2014). Así, los PFTs se han agrupado en: (a) los que participan del ciclo del nitrógeno mediante la fijación del nitrógeno atmosférico (cianobacterias), (b) los que calcifican (por ejemplo

cocolitofóridos), (c) los silificadores (diatomeas), (d) de acuerdo al tamaño (pico, nano y microplancton) y (e) los productores de dimetil sulfito (algunos dinoflagelados, cocolitofóridos, crisofitas, entre otros).

Distintos trabajos se han centrado en desarrollar algoritmos especializados para detectar desde el espacio estos grupos funcionales, los cuales presentan características ópticas distintivas (IOCCG, 2014). Por ejemplo, se ha podido realizar la detección desde el espacio de florecimientos de cocolitofóridos (Brown y Yoder, 1994; Iglesias-Rodríguez et al. 2002), de la cianobacteria *Trichodesmium* (Subramaniam y Carpenter, 1994; Subramaniam et al. 2002; Westberry et al. 2005), de cianobacterias en general (Hu et al. 2010), diatomeas (Sathyendranath et al. 2004) y parches de *Sargassum* (Gower y King, 2011). De estos, algunos han propuesto el uso del coeficiente de absorción de luz por el fitoplancton ($a_{ph}(\lambda)$) como una variable importante en el monitoreo continuo de cambios en la comunidad fitoplanctónica, en particular de su tamaño (Sosik y Olson, 2008). El coeficiente $a_{ph}(\lambda)$ varía en función de cambios en la biomasa de fitoplancton (o Chla), la concentración de sus pigmentos accesorios y el tamaño celular (Stramski et al. 2001; Bricaud et al. 2004; Ferreira et al. 2013, Delgado et al. 2018). Por ejemplo, si se normaliza $a_{ph}(\lambda)$ por la concentración de Chla, se podrá observar que este se verá más aplanado para aquellas comunidades dominadas por células grandes en comparación a aquellas dominadas por células pequeñas; efecto denominado como “efecto paquete” (Bricaud et al. 2004). A partir de esto, varios algoritmos se han propuesto para explorar los cambios en $a_{ph}(\lambda)$ e inferir cambios en el tamaño dominante de la comunidad fitoplanctónica (Ciotti et al. 2002; Ciotti y Bricaud, 2006;

Uitz et al. 2008; Brewin et al. 2010; Devred et al. 2011; Organelli et al. 2013; Roy et al. 2013).

Por otro lado, los cambios en la composición pigmentaria del fitoplancton también modifican $a_{ph}(\lambda)$, ya que los diferentes pigmentos accesorios presentan diferentes espectros de absorción (Bricaud et al. 2004). A su vez, como ciertos pigmentos se relacionan a ciertos grupos fitoplanctónicos, se ha considerado el uso de $a_{ph}(\lambda)$ para inferir el contenido de pigmentos de una comunidad (Sathyendranath et al. 2005; Bricaud et al. 2006, IOCCG, 2014) y/o el grupo fitoplanctónico dominante. Por ejemplo, el trabajo de Eisner et al. (2003) mostró que se pueden observar cambios en la composición pigmentaria del fitoplancton especialmente en el intervalo de longitudes de onda entre los 488 y los 532 nm. Estos autores propusieron calcular una razón ($a_{ph}(532)/a_{ph}(488)$) para evaluar cambios en la forma de los espectros de absorción y por ende, en el tamaño celular. Recientemente, Churilova et al. (2019) mostraron que la forma espectral de $a_{ph}(\lambda)$ cambia debido a cambios en la contribución de los pigmentos accesorios ficobilina y ficoeritrina. Por otro lado, la razón $a_{ph}(555)/a_{ph}(443)$ ha sido utilizada en varios trabajos (Sathyendranath et al. 2001; Ciotti et al. 2002; Sathyendranath et al. 2004) para evaluar los cambios en la estructura taxonómica y de tamaño del fitoplancton, el cual se ha denominado como un “índice espectral” (S). Estas longitudes de onda se han seleccionado ya que representan el máximo (443) y mínimo (555) de absorción de luz por el fitoplancton, pero estas pueden ser modificadas ligeramente para considerar variaciones de acuerdo al tipo de comunidad y región de estudio (Brewin et al. 2013). Un ejemplo de aplicación se encuentra en el trabajo de

Sathyendranath et al. (2004), quien mostró que es posible discriminar comunidades dominadas por diatomeas de aquellas dominadas por otros grupos fitoplanctónicos, con base en a_{ph} (440) y S.

Tomando esto en consideración, este trabajo propone evaluar la variabilidad de $a_{ph}(\lambda)$ y del índice espectral S en el Pacífico tropical mexicano (PTM) y su relación con la composición taxonómica de la comunidad fitoplanctónica, con el fin de proporcionar información para proponer modelos para la detección remota de la composición taxonómica del fitoplancton en aguas superficiales, así como su validación para reducir la incertidumbre en proyecciones futuras a partir de observaciones satelitales.

2. Materiales y Métodos

2.1 Muestreo y colecta de muestras

El procedimiento de muestreo y análisis de datos de concentración de pigmentos y de composición taxonómica de la comunidad fitoplanctónica se describió en el capítulo 1. En este capítulo se describirá el procedimiento de análisis del coeficiente de absorción por el fitoplancton.

2.2 Análisis del Coeficiente de absorción de luz por fitoplancton

De las muestras de agua de superficie y del DCM se filtraron al menos 2 L de agua de mar a través de filtros de fibra de vidrio GF/F de 25 mm de diámetro. Los filtros intactos se colocaron en capsulas tisulares para evitar cualquier pérdida del material retenido y posteriormente fueron guardados en nitrógeno líquido.

En laboratorio, los filtros fueron retirados del nitrógeno líquido y se hidrataron con dos gotas de agua mar filtrada. La densidad óptica del material particulado

retenido en el filtro (OD_p) fue medida en un espectrofotómetro Agilent Cary 100, equipado con una esfera integradora, para las longitudes de onda entre los 400 y 800 nm, con una resolución de 1 nm, de acuerdo a la metodología de Mitchell et al. (2000). Como referencia se utilizó un filtro nuevo el cual se dejó en remojo en agua destilada por 24 h. Después de la lectura de la OD_p los filtros se colocaron en un sistema de filtración donde se les añadió metanol caliente durante dos periodos de 15 min cada uno, realizando un enjuague con agua de mar filtrada en cada uno de los periodos con el objetivo de eliminar el material pigmentado (Kishino et al. 1985). Finalmente, se realizó una nueva lectura de la densidad óptica del filtro, denominada como densidad óptica del detrito (OD_d). De esta manera se obtuvieron los datos para el cálculo del coeficiente de absorción espectral del material particulado ($a_p(\lambda)$, m^{-1}) y del detrito ($a_d(\lambda)$, m^{-1}) mediante las siguientes ecuaciones (Mitchell et al. 2000):

$$a_p(\lambda) = \left(2.3003 \frac{D}{V} \right) (C_1 (OD_p - OD_{null}) + C_2 (OD_p - OD_{null})^2) \text{ Ecuación 1}$$

$$a_d(\lambda) = \left(2.3003 \frac{D}{V} \right) (C_1 (OD_d - OD_{null}) + C_2 (OD_d - OD_{null})^2) \text{ Ecuación 2}$$

Donde OD_{null} es la corrección por desplazamiento residual en el filtro (se utilizó el promedio entre los 790 y 800 nm), D es el área efectiva de filtración (m^2), V el volumen filtrado (m^3), C_1 y C_2 son los coeficientes de corrección del aumento de la longitud de la trayectoria por la dispersión múltiple en el filtro, los cuales tienen un valor de 0.392 y 0.655 respectivamente (Mitchell et al. 2000).

El coeficiente de absorción de luz por fitoplancton ($a_{ph}(\lambda)$) se obtuvo de la diferencia entre el coeficiente de absorción por material particulado ($a_p(\lambda)$) y el detrimento ($a_d(\lambda)$).

$$a_{ph}(\lambda) = a_p(\lambda) - a_d(\lambda) \quad \text{Ecuación 3}$$

Se determinó la forma espectral (A) de cada espectro, mediante la ecuación:

$$A = a_{ph}(\lambda) - a_{ph\ max}(\lambda) \quad \text{Ecuación 4}$$

Donde $a_{ph\ max}(\lambda)$ es el coeficiente de absorción máximo entre 400 y 700 nm, en general alrededor de los 440 nm. Una vez analizados los resultados de las formas (A), se seleccionaron las longitudes de onda de 470 y 530 nm para calcular el índice espectral (S):

$$S = A(530)/A(470) \quad \text{Ecuación 5}$$

2.3 Análisis estadísticos

Para evaluar estadísticamente la relación entre S y los grupos fitoplanctónicos, se utilizó un análisis de correlación de Spearman (r_s). Para aquellos grupos donde r_s fue significativo y mayor a 0.50 (valor absoluto), se ajustaron modelos lineales y exponenciales. Para esto, del total de datos se extrajeron de forma aleatoria el 20% de estos. Con el 80% restante, se ajustaron los modelos, y con el 20% se realizó la validación del mismo. Una vez determinados los modelos que explican la relación entre estas variables, se evaluó su significancia mediante una prueba de Fisher (Fisher y McDonald, 1978). Finalmente, la validación se realizó comparando los valores observados a los calculados mediante la

determinación del error cuadrático medio (RMSE) y BIAS (Willmott et al. 1985), los cuales se calculan mediante las siguientes ecuaciones:

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N (y_i - x_i)^2} \quad \text{Ecuación 6}$$

$$BIAS = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N \left(\frac{y_i - x_i}{x_i} \right) \quad \text{Ecuación 7}$$

3. Resultados

3.1 Coeficiente de absorción de luz por fitoplancton

La variabilidad de la magnitud de $a_{ph}(\lambda)$ se evaluó en función de sus valores a los 440 nm y 675 nm, debido a que estas son las longitudes de onda de máxima absorción de luz por el fitoplancton. Un resumen de los intervalos de variación de estas variables, por crucero y profundidad en la columna de agua se presentan en la tabla 1. En superficie, $a_{ph}(440)$ varió entre 0.002 m^{-1} y 0.055 m^{-1} (Fig. 1) y $a_{ph}(675)$ entre 0.002 m^{-1} y 0.018 m^{-1} (Fig. 2), con los máximos observados en octubre de 2017 y los mínimos en septiembre de 2016. En el DCM estos valores fueron superiores y $a_{ph}(440)$ varió entre 0.015 m^{-1} y 0.279 m^{-1} , y $a_{ph}(675)$ entre 0.002 m^{-1} y 0.122 m^{-1} .

Tabla 1 Intervalos de variación (mínimo y máximo), promedio y mediana (m^{-1}) de a_{ph} (440) y a_{ph} (675) para cada crucero y profundidad.

Crucero	Superficie					DCM				
a_{ph} 440 (m^{-1})	Min	Max	Promedio	Mediana	n	Min	Max	Promedio	Mediana	n
Junio 2015	0.015	0.027	0.019	0.019	11	0.029	0.110	0.056	0.053	15
Marzo 2016	0.015	0.020	0.017	0.017	9	0.051	0.101	0.066	0.058	9
Sept. 2016	0.002	0.021	0.012	0.010	8	0.024	0.110	0.070	0.069	9
Octubre 2017	0.018	0.055	0.026	0.023	15	0.031	0.279	0.089	0.072	15
a_{ph} 675 (m^{-1})	Min	Max	Promedio	Mediana	n	Min	Max	Promedio	Mediana	N
Junio 2015	0.003	0.007	0.004	0.004	11	0.013	0.039	0.021	0.019	15
Marzo 2016	0.003	0.006	0.004	0.004	9	0.020	0.043	0.027	0.026	9
Sept. 2016	0.002	0.007	0.004	0.004	8	0.009	0.045	0.027	0.027	9
Octubre 2017	0.003	0.018	0.006	0.005	15	0.010	0.122	0.035	0.024	15

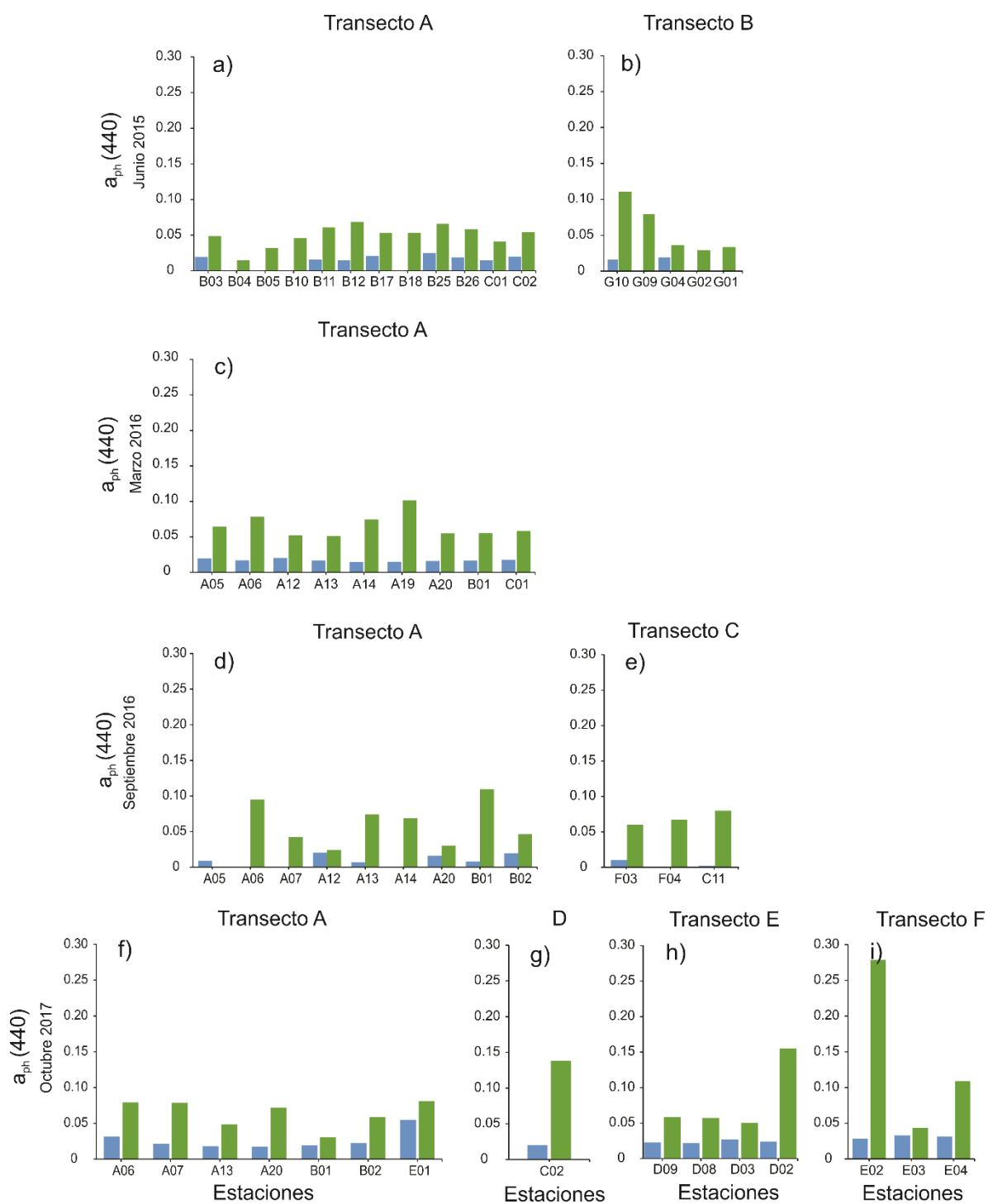


Figura 1 Coeficiente absorción $a_{ph}(440)$ (m^{-1}) medidos en junio 2015 (a, b), marzo (c) y septiembre 2016 (d, e) y octubre 2017 (f, g, h, i), en superficie (barras azules) y en el DCM (barras verdes).

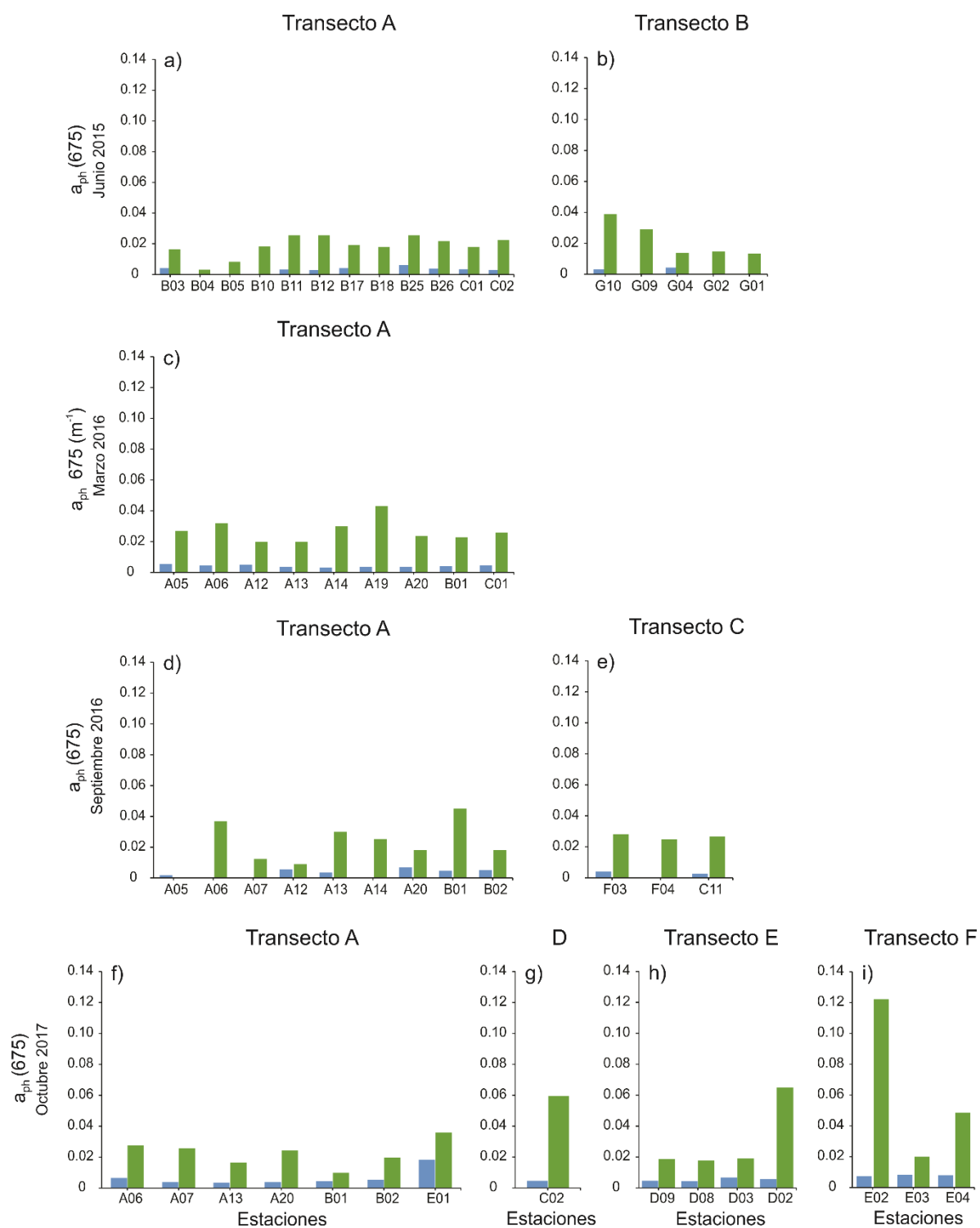


Figura 2 Coeficiente absorción $a_{ph}(675)$ medidos en junio 2015 (a, b), marzo (c) y septiembre 2016 (d, e) y octubre 2017 (f, g, h, i), en superficie (barras azules) y en el DCM (barras verdes).

El aumento en la concentración de Chla y DVChla (o Chla total, ChlaT) conlleva un aumento en la absorción de luz por el fitoplancton, descrita por una función de potencia (Bricaud et al. 2004), por lo que se exploró esta relación en nuestros datos (Fig. 3). A los 440 nm (Fig. 3a) el modelo ajustado explicó el 67% de la variabilidad de los datos, mientras que a los 670 nm (Fig. 3b) se explica el 80%. Las ecuaciones ajustadas fueron:

$$a_{ph}(440) = 0.055ChlaT^{0.534}$$

$$a_{ph}(675) = 0.022ChlaT^{0.782}$$

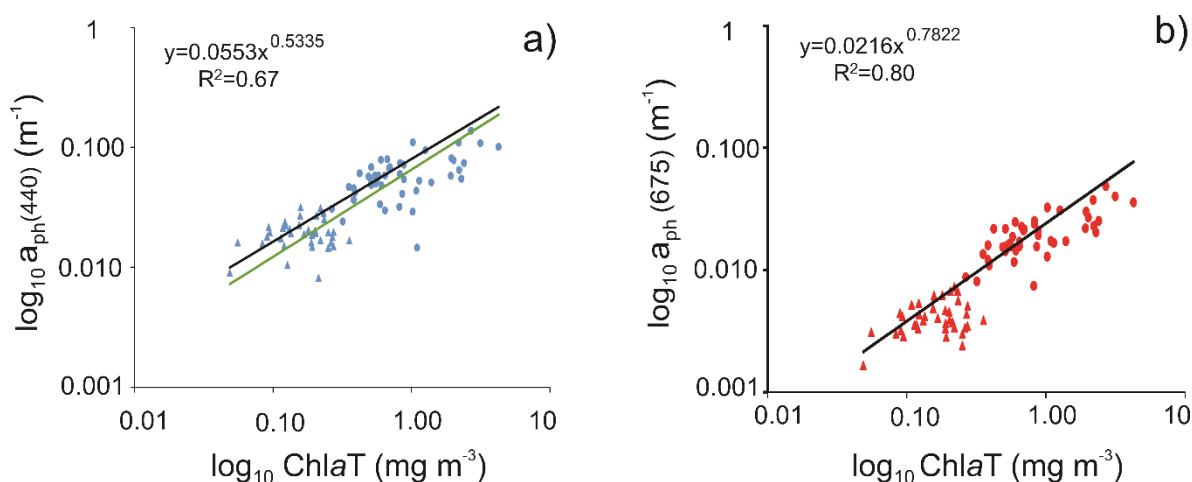


Figura 3 Variación de $a_{ph}(440)$ y $a_{ph}(675)$ en función de la concentración de la clorofila *a* total ($ChlaT$) para los cuatro periodos de estudio. Se indica la ecuación de ajuste y el coeficiente de determinación (R^2). Se agrega como referencia comparativa las relaciones de Barocio-León et al. (2006), $a_{ph}(440) = 0.0802 \cdot ChlaT^{0.6901}$ y $a_{ph}(675) = 0.0285 \cdot ChlaT^{0.8432}$ (línea negra) y de Bricaud et al. (2004), $a_{ph}(440) = 0.0654 \cdot ChlaT^{0.728}$ (línea verde).

3.2 Forma espectral (A)

La forma espectral de las comunidades fitoplanctónicas en superficie (Fig. 4a, c, e, g) presentaron una forma similar en los cuatro periodos de estudio, la cual presenta los máximos esperados alrededor de los 440 nm y 675 nm, con un pequeño incremento cercano a los 500 nm. Sin embargo, las formas espectrales en el DCM (Fig. 4b, d, f, g) presentaron una mayor variabilidad en comparación con las de superficie. También se observan los máximos a los 440 y 675 nm, pero existe un incremento significativo entre los 470 y los 530 nm. Este patrón observado fue el que llevó a seleccionar estas dos longitudes de onda para calcular el índice espectral (Ecuación 5).

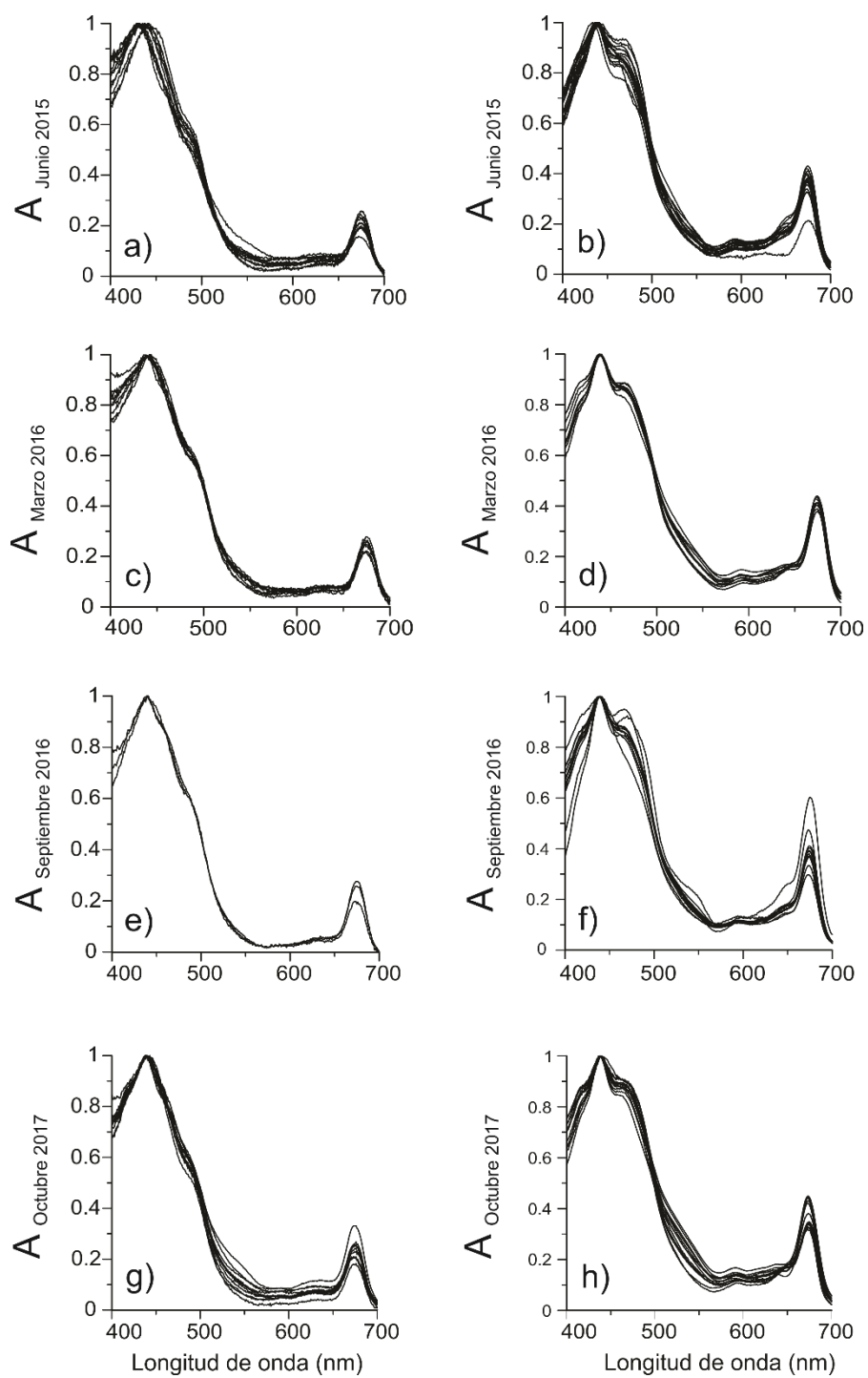


Figura 4 Forma espectral (A) en superficie (a, c, e, g) y DCM (b, d, f, h) para los cuatros periodos de estudio (junio 2015, marzo 2016, septiembre 2016 y octubre 2017).

3.3 Índice espectral, S

El índice espectral S presentó en general valores mayores en el DCM que en superficie (Fig. 5). En superficie varió entre 0.08 y 0.31, con los valores más altos en octubre de 2017. En el DCM, el índice varió entre 0.19 y 0.39, con el mínimo en junio 2015 y máximo en octubre de 2017.

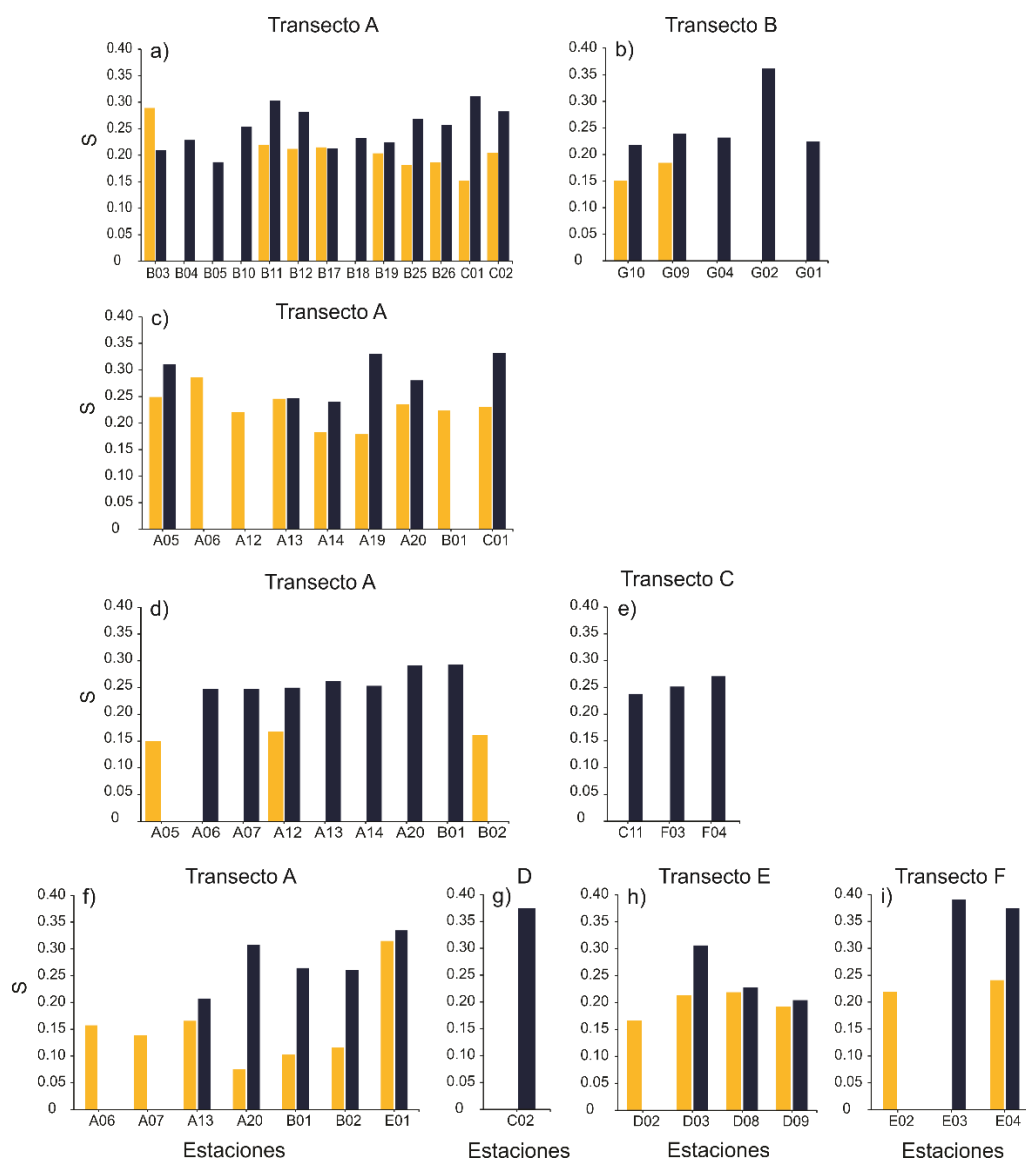


Figura 5 Índice espectral S en superficie (barras amarillas) y en el DCM (barras negras), para los cuatro periodos de estudio (junio 2015, marzo y septiembre 2016, octubre 2017).

3.4 Índice S y grupos fitoplanctónicos

Para explorar la relación entre el índice S y la composición taxonómica de la comunidad fitoplanctónica, se graficó la proporción de los grupos dominantes en cada estación tomando los datos de todos los cruceros, tanto de superficie como del DCM (Fig. 6), organizando los datos en el eje x de tal forma que el valor de S fuera en aumento hacia la derecha. Esto permitió observar los siguientes aspectos: (1) que menores valores de S se relacionan a aquellos datos donde existe una mayor contribución de cianobacterias y en específico del género *Prochlorococcus*, mientras que un aumento en S se relaciona con un aumento de la contribución de diatomeas; (2) los menores valores de S se encuentran en las muestras de superficie, mientras los mayores en las muestras del DCM.

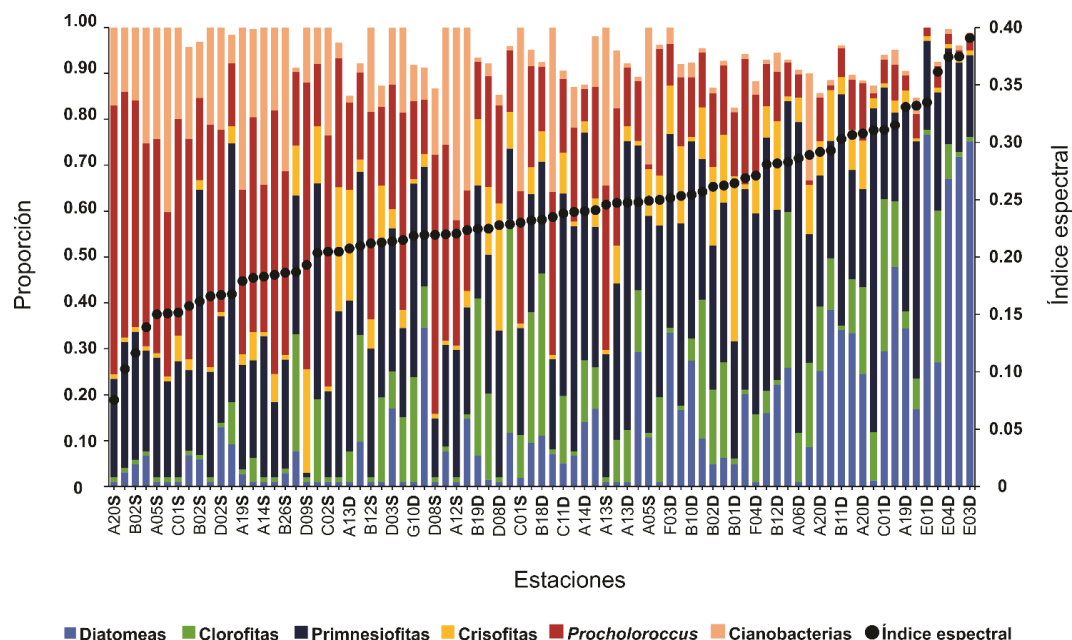


Figura 6 Variación de S (puntos negros) en relación a la contribución de los grupos fitoplanctónicos en cada muestra. En el eje x se indican las estaciones tanto de superficie como del DCM, donde la letra al final del nombre de la estación (S o D) representa la profundidad de la muestra (S para superficie o D

para el DCM). Los datos se ordenaron de izquierda a derecha de acuerdo al valor de S en orden creciente.

Para evaluar estadísticamente la relación entre S y los grupos fitoplanctónicos, se realizó un análisis de correlación de Spearman, para determinar la relación de esta variable con cada uno de los grupos. Se observó (Tabla 2) que existe una correlación significativa entre S y la proporción de la mayoría de los grupos, excepto con criptofitas y crisofitas. Para determinar en que grupos se observó una correlación mayor, de las significativas se seleccionaron las correlaciones mayores a 0.50 (valor absoluto), estas fueron diatomeas, *Prochlorococcus* y cianobacterias. Con base en lo anterior se evaluaron unos modelos para describir de forma más precisa la relación entre estos grupos y S, los cuales consistieron en modelos lineales y exponenciales.

Tabla 2 Coeficiente de correlación de Spearman (r_s) determinado para la relación entre S y cada uno de los grupos fitoplanctónicos, donde r_{Scal} es el coeficiente calculado, r_{Scrit} es el valor crítico y n el número de datos. Los coeficientes se consideran significativos si $r_{Scal} > r_{Scrit}$.

Grupo	r_{Scal}	r_{Scrit}	n	Decisión
Diatomeas	0.62	0.18	81	significativo
Clorofitas	0.38	0.18	81	significativo
Primnesiofitas	0.19	0.18	81	significativo
Criptofitas	0.09	0.18	81	No significativo
<i>Prochlorococcus</i>	-0.81	0.18	81	significativo
Cianobacterias	-0.64	0.18	81	significativo
Crisofitas	0.13	0.18	81	No significativo

Las relaciones observadas entre estos grupos y S se muestran en las figuras 7 y 8. En la figura 7 se indican los ajustes lineales, y se presentan las ecuaciones

de ajuste, el coeficiente de determinación, y el número de datos utilizados. En la figura 8 se indican los ajustes exponenciales, con sus respectivas ecuaciones y estadísticos. Se puede observar que la relación entre la contribución de diatomeas y S presenta una tendencia positiva (esto es, el porcentaje de diatomeas aumenta con el aumento en S), mientras que este es inverso para *Prochlorococcus* y cianobacterias. Para el ajuste lineal el mayor coeficiente de determinación (R^2), el cual explica el porcentaje de variación explicada por el modelo, se observa para *Prochlorococcus* (Fig. 7b), mientras el menor se observa para cianobacterias (Fig. 7c).

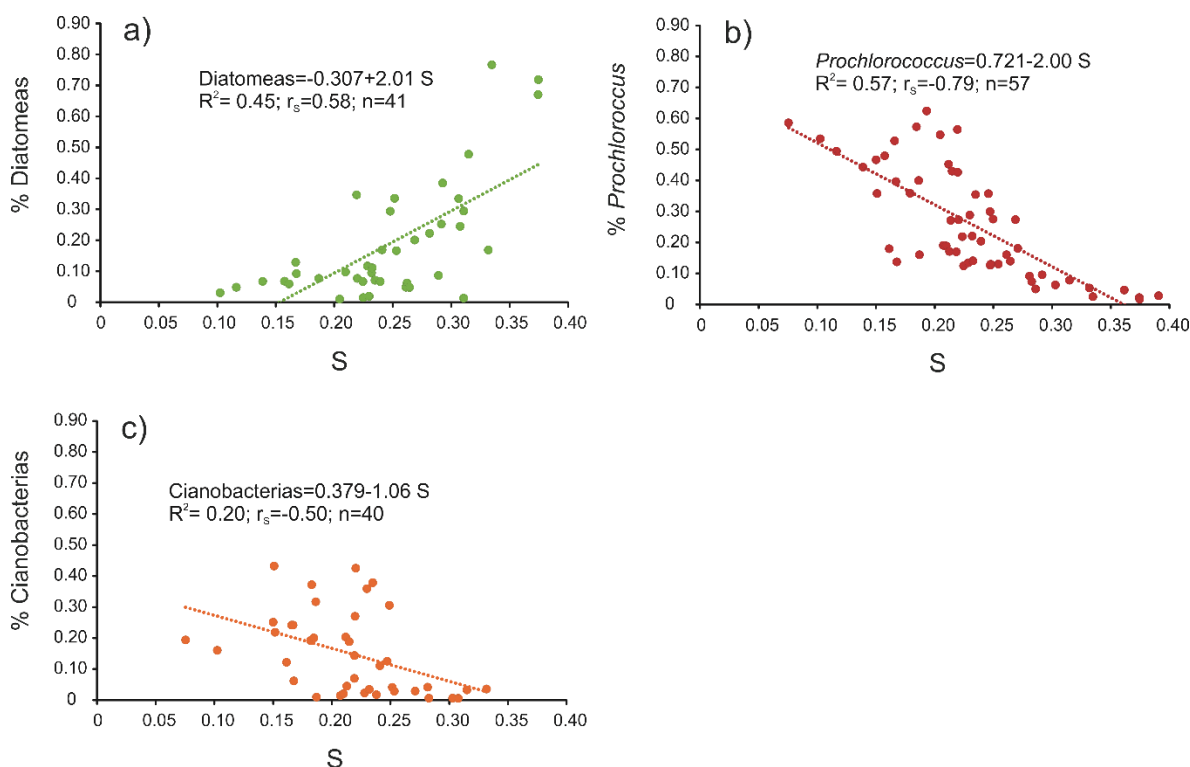


Figura 7 Variación de la contribución de diatomeas (a), *Prochlorococcus* (b) y cianobacterias (c) a la Chl a en función del índice espectral S. Se indica la línea de regresión ajustada, y las ecuaciones del modelo lineal ajustado.

Para el ajuste exponencial el mayor coeficiente de determinación (R^2) también se observa para *Prochlorococcus* (Fig. 8b), mientras que para diatomeas (Fig. 8a) y cianobacterias (Fig. 8b) el modelo exponencial presenta un coeficiente de determinación menor.

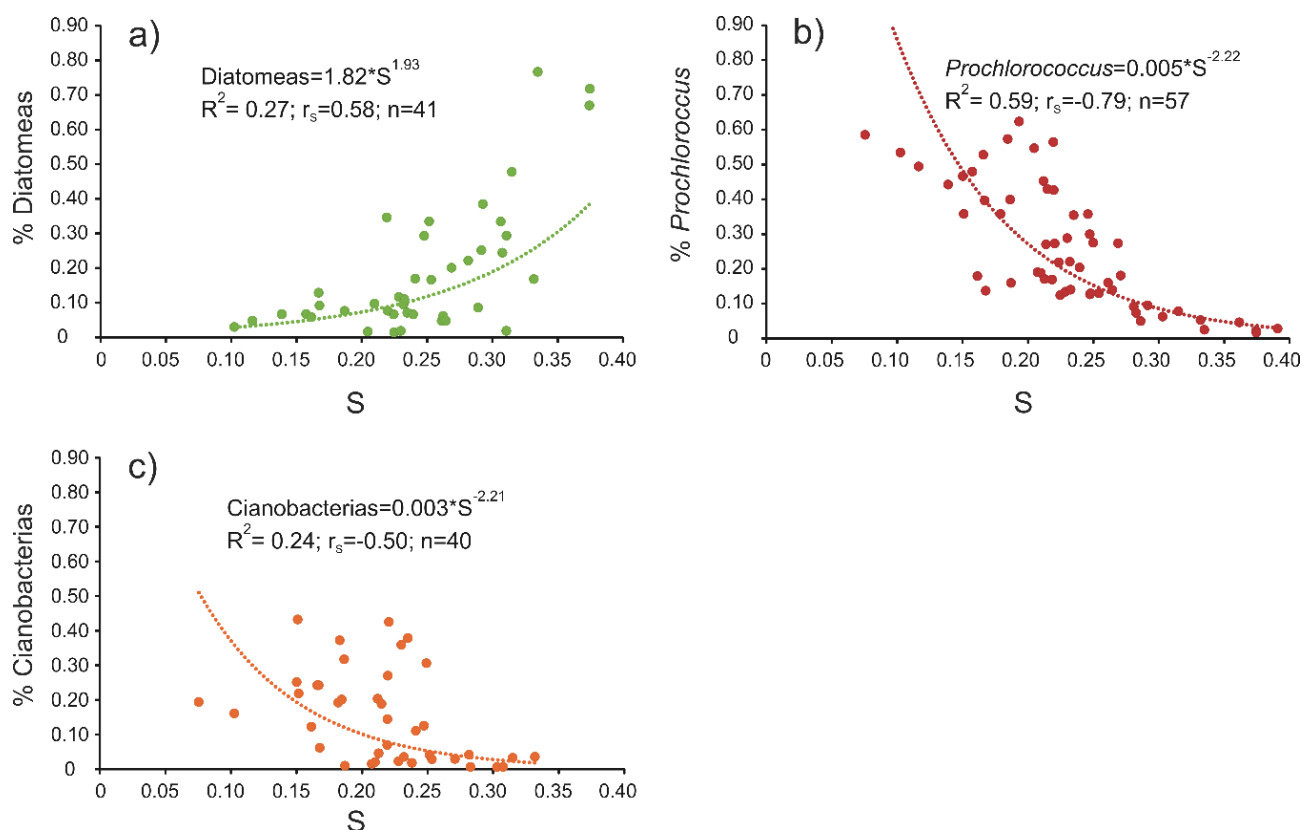


Figura 8 Variación de la contribución de diatomeas (a), *Prochlorococcus* (b) y cianobacterias (c) a la Chl a en función del índice espectral S. Se indica la línea de regresión ajustada, y las ecuaciones del modelo exponencial ajustado.

Se evaluó la significancia de estos modelos, se observó que todos fueron significativos (Tabla 3), a pesar de que el porcentaje de explicación de algunos modelos (R^2) fue bajo.

Tabla 3 Prueba de Fisher (F) para probar la significancia de los modelos lineales y exponenciales, donde el modelo es considerado significativo su $F_{cal} > F_{crit}$.

Modelo	F_{cal}	F_{crit}	Decisión
Diatomeas lineal	32.38	1.69	Significativo
<i>Prochlorococcus</i> lineal	73.37	1.53	Significativo
Cianobacterias lineal	9.28	1.70	Significativo
Diatomeas exponencial	14.82	1.69	Significativo
<i>Prochlorococcus</i> exponencial	78.79	1.53	Significativo
Cianobacterias exponencial	12.35	1.70	Significativo

Finalmente, se pasó a validar estos modelos usando los datos seleccionados de la base total, como explicado en la sección de metodología. Se observó que el mejor ajuste para los tres grupos fue un modelo lineal (Tabla 4), ya que presentaron el menor RMSE en comparación a los modelos exponenciales. Asimismo, los modelos lineales presentaron valores del BIAS más bajo en comparación con los exponenciales, sin considerar el signo. Los modelos lineales sobreestiman diatomeas y *Prochlorococcus* (BIAS positivo) y subestiman cianobacterias (BIAS negativo), a pesar de que los valores son muy bajos en general (<0.05). Por otro lado, los modelos exponenciales tienen una tendencia opuesta. Esto es, subestiman diatomeas y *Prochlorococcus* (BIAS negativo) y sobrestiman cianobacterias (BIAS positivo). En resumen, se observó que los modelos lineales presentaron un mejor ajuste para determinar la proporción de diatomeas y *Prochlorococcus* en el área de estudio, a pesar de que el modelo exponencial también resulta indicado para la estimación de *Prochlorococcus*. Por otro lado, el modelo de cianobacterias presentó

un coeficiente de determinación bajo tanto lineal como exponencial en comparación con los otros modelos, por lo cual no se recomienda para la estimación de este grupo.

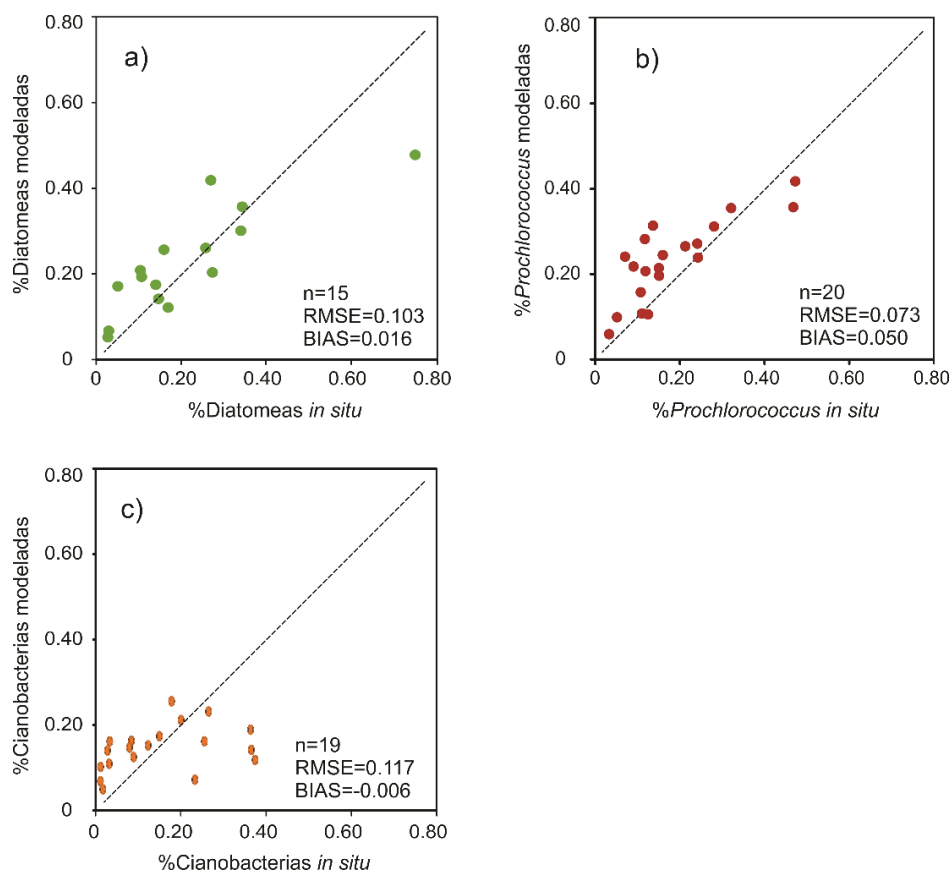


Figura 9 Comparación entre la proporción del grupo fitoplanctónico determinado a partir del CHEMTAX (*in situ*) y la proporción estimada por los modelos lineales. Se indican el error cuadrático medio (RMSE), el BIAS y el número de datos (n).

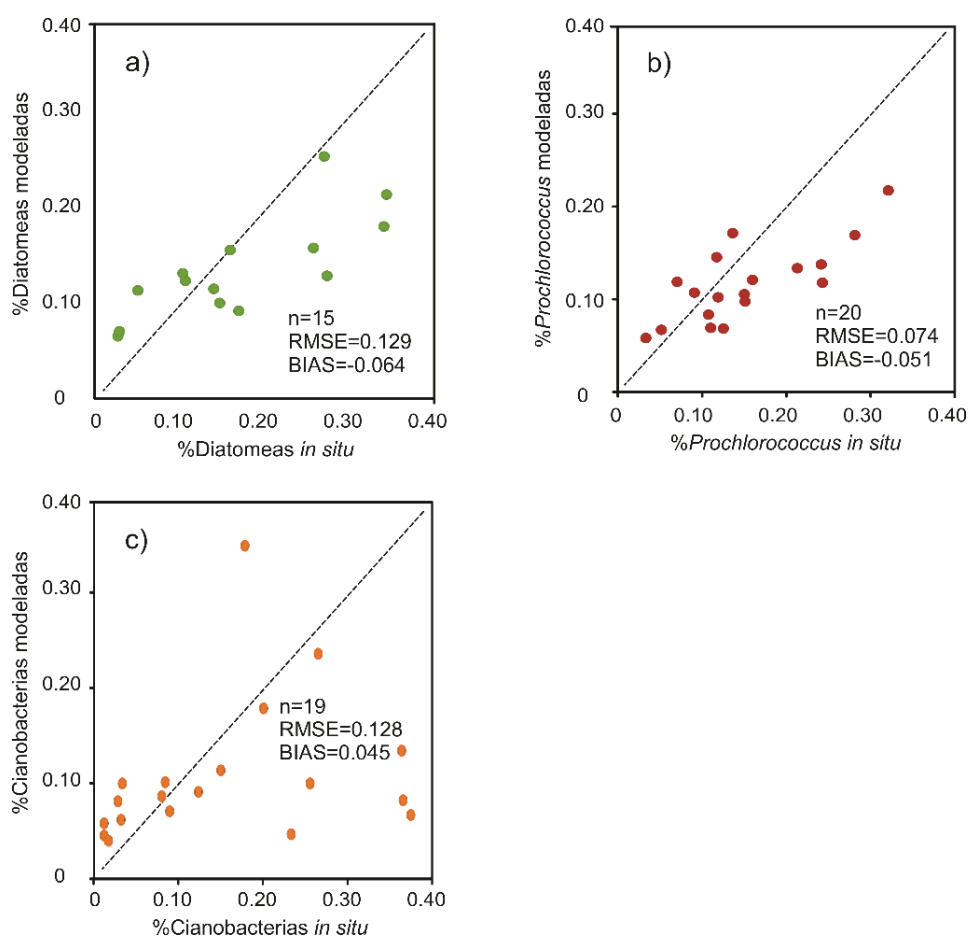


Figura 10 Comparación entre la proporción del grupo fitoplanctónico determinado a partir del CHEMTAX (*in situ*) y la proporción estimada por los modelos exponenciales. Se indican el error cuadrático medio (RMSE), el BIAS y el número de datos (n).

Tabla 4 Relación de modelos significativos, ajuste y validación.

Modelos	Ajuste			Validación			
a) Lineal	r_s	R^2	n	RMSE	BIAS	n	
%Diatomeas = $-0.307 + 2.01 S$	0.58	0.45	41	0.103	0.016	15	
%Prochlorococcus = $0.721 - 2.00 S$	0.79	0.57	57	0.073	0.050	20	
%Cyanobacterias = $0.379 - 1.06 S$	0.50	0.20	40	0.117	-0.006	19	
b) Exponencial							
%Diatomeas = $1.82 * S^{1.93}$	0.58	0.27	41	0.129	-0.064	15	
%Prochlorococcus = $0.005 * S^{-2.22}$	0.79	0.59	57	0.074	-0.051	20	
%Cyanobacterias = $0.003 * S^{-2.21}$	0.50	0.24	40	0.128	0.045	19	

4. Discusión

La absorción de luz por fitoplancton ($a_{ph}(\lambda)$) se ha estudiado desde los años 80s en diferentes regiones del océano (Hoepffner y Sathyendranath 1992; Bricaud et al. 1995; 1998; 2004; 2010; Cleveland 1995; Babin et al. 2003) con el objetivo de dar elementos para el desarrollo de algoritmos para la evaluación de la productividad de los océanos y de la composición taxonómica y de tamaño del fitoplancton con base a sensores remotos. En especial, esto se ha derivado del hecho de que las variaciones en $a_{ph}(\lambda)$ han sido asociadas a cambios en la estructura de tamaño de la comunidad y en su contenido de pigmentos (Kirk 1994; Bricaud et al. 2004). Los datos analizados en este trabajo muestran intervalos de variación en $a_{ph}(\lambda)$ que coinciden con estos, y la relación entre este coeficiente y la ChlaT es representativa de aquellas observadas por otros autores en regiones oligotróficas del Pacífico y del Atlántico (Bricaud et al. 2004; Barocio-León et al. 2006; Bricaud et al. 2010; Kheireddine et al, 2018). En particular, comparamos las tendencias en nuestros datos con las observadas por Barocio-León et al. (2006), quienes trabajaron con datos del Océano Pacífico frente al norte de la península de Baja California, y con el de Bricaud et al. (2004), quienes trabajaron con datos de diferentes océanos del mundo (Fig. 3). Se puede observar que nuestros datos presentan tendencias muy similares, a pesar de que se observa una mayor dispersión a los 440 nm que a los 675 nm. Esto sucede porque a los 675 nm solo la ChlaT es responsable por la absorción de luz, mientras a los 440 nm existen otros pigmentos contribuyen a la absorción (Bricaud et al. 2004). En ese aspecto, es importante considerar que una mayor diversidad en la composición de pigmentos es esperada como resultado de la diversidad taxonómica asociada, como fue

discutido en el capítulo anterior (ver Capítulo 1). Por ejemplo, en la relación $a_{ph}(440)$ y $a_{ph}(675)$ con la $ChlaT$ (Fig. 3) los datos de superficie (menores $ChlaT$) se observan separados de aquellos de la DCM (mayores $ChlaT$). Esto se relaciona también a que en superficie se encontraba el predominio de cianobacterias y *Prochlorococcus* mientras en la DCM aumentó la proporción de diatomeas y Primnesiofitas (Miranda-Álvarez et al. 2019; Capítulo 1). La separación de los datos de estas profundidades está relacionada al cambio en la composición pigmentaria, pero también al cambio en el tamaño celular. Esto es, cianobacterias y *Prochlorococcus* son grupos fitoplanctónicos pertenecientes al picoplancton ($<0.2 \mu m$), mientras Primnesiofitas y diatomeas pertenecen al nano (>0.2 y $< 20 \mu m$) y microplancton ($> 20 \mu m$).

Cambios en la composición de pigmentos del fitoplancton y el tamaño celular también se relacionan a cambios en la forma espectral del coeficiente de absorción (Eisner et al. 2003; Barocio-León et al. 2006), lo que llevó a que en nuestros datos se pudieran diferenciar las formas espectrales de las comunidades de superficie de aquellas del DCM (Fig. 4). En especial, las diferencias se concentraron en las longitudes de onda entre los 470 y 530 nm, lo que permitió determinar el índice espectral S . Este intervalo de longitudes de onda está relacionado al máximo de absorción de luz por pigmentos carotenoides fotosintéticos y fotoprotectores (Bricaud et al. 2004). En especial, carotenoides fotosintéticos como la fucoxantina (pigmento característico de diatomeas), la 19'Hex y 19'But (pigmentos característicos de Primnesiofitas) presentan máximos de absorción de luz alrededor de los 480 nm, lo que coincide con los máximos observados en la forma espectral de las muestras del DCM (Fig. 4), donde estos grupos predominan.

Se ha propuesto el uso de la forma espectral S para inferir el tamaño celular mediante sensores remotos (Brewin et al. 2013). En nuestro trabajo, esta variable se observó fuertemente influenciada por dos grupos fitoplanctónicos en particular: *Prochlorococcus* y diatomeas, a pesar de que las cianobacterias también presentaron un menor grado de afectación, en lo que de forma implícita está el tamaño (picoplancton para cianobacterias y *Prochlorococcus* y nano-microplancton para diatomeas). Es importante considerar que *Prochlorococcus* es también una cianobacteria (Jeffrey et al. 1997), a pesar de que el pigmento diagnóstico de este grupo (la DVChl_a) es únicamente representativo de este (Tabla 1, en el Capítulo 1). Además, otras cianobacterias (predominantemente *Synechococcus*) no lo contienen, y la contribución de este grupo en general es determinado en el CHEMTAX por la zeaxantina (ver Capítulo 1), la cual también está presente en *Prochlorococcus*. Esto puede explicar porque la relación entre cianobacterias y S presenta una mayor dispersión (r_s y R^2 , Tabla 3) en comparación a la de los otros grupos, independientemente del ajuste realizado (lineal o exponencial).

Por otro lado, los modelos lineales y exponenciales para la estimación de *Prochlorococcus* pudieron explicar un alto porcentaje de variación de los datos observados (57 a 59% respectivamente), relacionados a un bajo RMSE y BIAS, lo que indica que ambos pueden ser utilizados para la estimación de la abundancia de este grupo con base en S. En el caso de las diatomeas, el modelo exponencial no se muestra indicado, y el modelo lineal es el que muestra el mejor ajuste y capacidad predictiva.

Se debe considerar que las ecuaciones (o modelos) presentados en este trabajo se basan en la relación entre el índice espectral S y el porcentaje de

contribución de estos grupos a la ChlaT determinados mediante el CHEMTAX (Capítulo 1), lo que a su vez se basa en la composición pigmentaria determinada por HPLC. La aplicación del CHEMTAX implica ciertos errores, los cuales van a influenciar los parámetros de las ecuaciones. Asimismo, estos grupos algales pueden variar sus propiedades ópticas en otras zonas geográficas (Sathyendranath et al. 2004; Bouman et al. 2011), como respuesta a diferentes condiciones oceanográficas, lo que puede afectar las relaciones observadas en este trabajo. A pesar de esto, los modelos propuestos presentan un alto potencial para evaluar la contribución mediante sensores remotos de estos grupos (diatomeas y *Prochlorococcus*) en aguas del Pacífico tropical mexicano. Se recomienda que estudios futuros consideren su validación con datos de otras regiones.

5. Conclusión

Los resultados presentados en este trabajo reflejan una aproximación sencilla para estimar la contribución de dos grupos algales de gran importancia ecológica (diatomeas y *Prochlorococcus*) en aguas del Pacífico tropical mexicano. Esta aproximación representa un punto de partida para estudios futuros de modelos para estimación remota de la variabilidad espacio-temporal de estos grupos taxonómico en el área de estudio, y su papel ecológico y biogeoquímico. Se considera esencial que se aumente la base de datos en el área de estudio para generar modelos más robustos. Asimismo, se recomienda evaluar estos modelos en otras regiones para establecer si su aplicación es apenas a nivel regional, o puedan ser implementados a nivel global.

Literatura Citada

- Alvain, S., Moulin, C., Dandonneau, Y., y Loisel, H. (2008). Seasonal distribution and succession of dominant phytoplankton groups in the global ocean: A satellite view. *Global Biogeochemical Cycles*, 22(3).
- Araujo, M. L. V., Mendes, C. R. B., Tavano, V. M., Garcia, C. A. E., y Baringer, M. O. N. (2016). Contrasting patterns of phytoplankton pigments and chemotaxonomic groups along 30 S in the subtropical South Atlantic Ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 120, 112-121.
- Avila-Alonso, D., Baetens, J. M., Cardenas, R., y De Baets, B. (2019). The Impact of Hurricanes on the Oceanographic Conditions in the Exclusive Economic Zone of Cuba. *arXiv preprint arXiv:1901.07378*.
- Babin, M., Stramski, D., Ferrari, G. M., Claustre, H., Bricaud, A., Obolensky, G., y Hoepffner, N. (2003). Variations in the light absorption coefficients of phytoplankton, nonalgal particles, and dissolved organic matter in coastal waters around Europe. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 108(C7).
- Babin, S. M., Carton, J. A., Dickey, T. D., y Wiggert, J. D. (2004). Satellite evidence of hurricane-induced phytoplankton blooms in an oceanic desert. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 109(C3).
- Barnett, M. L., Kemp, A. E., Hickman, A. E., y Purdie, D. A. (2019). Shelf sea subsurface chlorophyll maximum thin layers have a distinct phytoplankton community structure. *Continental Shelf Research*, 174, 140-157.
- Barocio-León, O. A., Millán-Núñez, R., Santamaría-del-Ángel, E., González-Silvera, A., y Trees, C. C. (2006). Spatial variability of phytoplankton absorption coefficients and pigments off Baja California during November 2002. *Journal of oceanography*, 62(6), 873-885.
- Berg, R. (2017). Hurricane Newton (EP152016). National Hurricane Center. Tropical Cyclone Report. https://www.nhc.noaa.gov/data/tcr/EP152016_Newton.pdf Accessed 20 June 2019.
- Bidigare, R. R., Ondrusek, M. E., Morrow, J. H., y Kiefer, D. A. (1990, September). In-vivo absorption properties of algal pigments. In *Ocean Optics X* (Vol. 1302, pp. 290-302). International Society for Optics and Photonics.
- Billard, C., y Inouye, I. (2004). What is new in coccolithophore biology? In *Coccolithophores* (pp. 1-29). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Bouman, H. A., Ulloa, O., Barlow, R., Li, W. K., Platt, T., Zwirgmaier, K., y Sathyendranath, S. (2011). Water-column stratification governs the community structure of subtropical marine picophytoplankton. *Environmental Microbiology Reports*, 3(4), 473-482.

- Braeken, J., y Van Assen, M. A. (2017). An empirical Kaiser criterion. *Psychological Methods*, 22(3), 450.
- Brewin, R. J., Lavender, S. J., y Hardman-Mountford, N. J. (2010). Mapping size-specific phytoplankton primary production on a global scale. *Journal of Maps*, 6(1), 448-462.
- Brewin RJW, Raitsos D.E., Pradhan Y, Hoteit I (2013) Comparison of chlorophyll in the Red Sea derived from MODIS-Aqua and in vivo fluorescence. *Remote Sensing of Environment*, 136 (2013), pp. 218-224.
- Bricaud, A., Babin, M., Morel, A., y Claustre, H. (1995). Variability in the chlorophyll-specific absorption coefficients of natural phytoplankton: Analysis and parameterization. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 100(C7), 13321-13332.
- Bricaud, A., Morel, A., Babin, M., Allali, K., y Claustre, H. (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: Oceans*, 103(C13), 31033-31044.
- .Bricaud, A., Claustre, H., Ras, J., y Oubelkheir, K. (2004). Natural variability of phytoplanktonic absorption in oceanic waters: Influence of the size structure of algal populations. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 109(C11).
- Bricaud A, Babin M, Claustre H, Ras J, Tièche F (2010) Light absorption properties and absorption budget of Southeast Pacific waters. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 115(C8).
- Brown, C. W., y Yoder, J. A. (1994). Coccolithophorid blooms in the global ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 99(C4), 7467-7482.
- Brunet, C., Johnsen, G., Lavaud J., y Roy, S. (2011). Pigments and photoacclimation processes. In Roy, S., Llewellyn, C., Skarstad Egeland, E. and Johnsen, G. (eds.), *Phytoplankton Pigments, Characterization, Chemotaxonomy and Application in Oceanography*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 445–454.
- Bustos-Serrano, H., y Castro-Valdez, R. (2006). Flux of nutrients in the Gulf of California: Geostrophic approach. *Marine Chemistry*, 99(1-4), 210-219.
- Calijuri, M. D. C., Dos Santos, A. C. A., y Jati, S. (2002). Temporal changes in the phytoplankton community structure in a tropical and eutrophic reservoir (Barra Bonita, SP—Brazil). *Journal of plankton research*, 24(7), 617-634.
- Carton, J. A., Giese, B. S., y Grodsky, S. A. (2005). Sea level rise and the warming of the oceans in the Simple Ocean Data Assimilation (SODA) ocean reanalysis. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 110(C9).
- Carswell, T., Costa, M., Young, E., Komick, N., Gower, J., y Sweeting, R. (2017). Evaluation of MODIS-Aqua atmospheric correction and chlorophyll products of

- Western North American coastal waters based on 13 years of data. *Remote Sensing*, 9(10), 1063.
- Castro R, Mascarenhas AS, Durazo R, Collins CA (2000) Seasonal variation of the temperature and salinity at the entrance to the Gulf of California, México. *Ciencias Marinas* (26): 561-583.
- Cavole, L. M., Demko, A. M., Diner, R. E., Giddings, A., Koester, I., Pagniello, C. M., y Zill, M. E. (2016). Biological impacts of the 2013–2015 warm-water anomaly in the Northeast Pacific: Winners, losers, and the future. *Oceanography*, 29(2), 273-285.
- Cepeda-Morales J, Beier E, Lavín MF, Godínez VM (2009) Effect of the oxygen minimum zone on the second chlorophyll maximum in the Eastern Tropical Pacific off Mexico. *Ciencias Marinas* (35): 389–403.
- Chavez, F. P., Pennington, J. T., Castro, C. G., Ryan, J. P., Michisaki, R. P., Schlining, B., y Collins, C. A. (2002). Biological and chemical consequences of the 1997–1998 El Niño in central California waters. *Progress in Oceanography*, 54(1-4), 205-232.
- Churilova T, Suslin V, Sosik HM, et al. (2019) Phytoplankton light absorption in the deep chlorophyll maximum layer of the Black Sea. *European Journal of Remote Sensing*, 52(sup1), 123-136.
- Ciotti, A. M., Lewis, M. R., y Cullen, J. J. (2002). Assessment of the relationships between dominant cell size in natural phytoplankton communities and the spectral shape of the absorption coefficient. *Limnology and Oceanography*, 47(2), 404-417.
- Ciotti, A. M., y Bricaud, A. (2006). Retrievals of a size parameter for phytoplankton and spectral light absorption by colored detrital matter from water-leaving radiances at SeaWiFS channels in a continental shelf region off Brazil. *Limnology and Oceanography: Methods*, 4(7), 237-253.
- Cleveland, J. S. (1995). Regional models for phytoplankton absorption as a function of chlorophyll a concentration. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 100(C7), 13333-13344.
- Collins, C. A., Castro, R., y Mascarenhas, A. (2015). Properties of an upper ocean front associated with water mass boundaries at the entrance to the Gulf of California, November 2004. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 119, 48-60.
- Cullen, J.J. (2015). Subsurface Chlorophyll Maximum Layers: Enduring engima or mystery solved? *Annual Review Marine Science*. (7): 207-39.
- D'Costa, P. M., y Naik, R. K. (2019). Advances in sampling strategies and analysis of phytoplankton. In *Advances in Biological Science Research* (pp. 501-521). Academic Press

- Delgado, A. L., Guinder, V. A., Dogliotti, A. I., Zapperi, G., y Pratolongo, P. D. (2019). Validation of MODIS-Aqua bio-optical algorithms for phytoplankton absorption coefficient measurement in optically complex waters of El Rincón (Argentina). *Continental Shelf Research*, 173, 73-86.
- Devred, E., Sathyendranath, S., Stuart, V., y Platt, T. (2011). A three component classification of phytoplankton absorption spectra: Application to ocean-color data. *Remote Sensing of Environment*, 115(9), 2255-2266.
- Di Lorenzo E, Mantua N (2016) Multi-year persistence of the 2014/15 North Pacific marine heatwave. *Nat Clim Chang* 6(11): 1042.
- Ediger, D., Soydemir, N., y Kideys, A. E. (2006). Estimation of phytoplankton biomass using HPLC pigment analysis in the southwestern Black Sea. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 53(17-19), 1911-1922.
- Eisner, L. B., Twardowski, M. S., Cowles, T. J., y Perry, M. J. (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., Barber, R. T., y Smetacek, V. (1998). Biogeochemical controls and feedbacks on ocean primary production. *Science*, 281(5374), 200-206.
- Ferreira, A., Stramski, D., Garcia, C. A., Garcia, V. M., Ciotti, Á. M., y Mendes, C. R. (2013). Variability in light absorption and scattering of phytoplankton in Patagonian waters: Role of community size structure and pigment composition. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 118(2), 698-714.
- Field, C. B., Behrenfeld, M. J., Randerson, J. T., y Falkowski, P. (1998). Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. *Science*, 281(5374), 237-240.
- Fiedler, P. C. (2002). Environmental change in the eastern tropical Pacific Ocean: review of ENSO and decadal variability. *Marine Ecology Progress Series*, 244, 265-283.
- Fiedler, P. C., y Talley, L. D. (2006). Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 143-180.
- Fiedler, P. C., Redfern, J. V., Van Noord, J., Hall, C., Pitman, R. L., y Ballance, L. T. (2013). Effects of a tropical cyclone on a pelagic ecosystem from the physical environment to top predators. *Marine Ecology Progress Series*, 484, 1-16.
- Fisher, L., McDonald, J. (1978). *Fixed Effects Analysis of Variance*. New York: Academic Press
- Finkel, Z. V., Beardall, J., Flynn, K. J., Quigg, A., Rees, T. A. V., y Raven, J. A. (2009). Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of plankton research*, 32(1), 119-137.

- Fossum, T. O., Fragoso, G. M., Davies, E. J., Ullgren, J., Mendes, R., Johnsen, G., y Rajan, K. (2019). Toward adaptive robotic sampling of phytoplankton in the coastal ocean. American Association for the Advancement of Science.
- Gallegos, C. L., y Neale, P. J. (2015). Long-term variations in primary production in a eutrophic sub-estuary: contribution of short-term events. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 162, 22-34.
- Gierach, M. M., y Subrahmanyam, B. (2007). Satellite data analysis of the upper ocean response to hurricanes Katrina and Rita (2005) in the Gulf of Mexico. *IEEE geoscience and remote sensing letters*, 4(1), 132-136.
- Gieskes, W. W. C., y Kraay, G. W. (1983). Dominance of Cryptophyceae during the phytoplankton spring bloom in the central North Sea detected by HPLC analysis of pigments. *Marine Biology*, 75(2-3), 179-185.
- Gittings, J. A., Brewin, R. J., Raitsos, D. E., Kheireddine, M., Ouhssain, M., Jones, B. H., y Hoteit, I. (2019). Remotely sensing phytoplankton size structure in the Red Sea. *Remote Sensing of Environment*, 234, 111387.
- Godínez, V. M., Beier, E., Lavín, M. F., y Kurczyn, J. A. (2010). Circulation at the entrance of the Gulf of California from satellite altimeter and hydrographic observations. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 115(C4).
- Gower, J. F., y King, S. A. (2011). Distribution of floating *Sargassum* in the Gulf of Mexico and the Atlantic Ocean mapped using MERIS. *International Journal of Remote Sensing*, 32(7), 1917-1929.
- Gregg, W. W., y Casey, N. W. (2007). Sampling biases in MODIS and SeaWiFS ocean chlorophyll data. *Remote Sensing of Environment*, 111(1), 25-35.
- Guidi, L., Stemmann, L., Jackson, G. A., Ibanez, F., Claustre, H., Legendre, L., y Gorsky, G. (2009). Effects of phytoplankton community on production, size, and export of large aggregates: A world-ocean analysis. *Limnology and Oceanography*, 54(6), 1951-1963.
- Hall, N. S., y Paerl, H. W. (2011). Vertical migration patterns of phytoflagellates in relation to light and nutrient availability in a shallow microtidal estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 425, 1-19.
- Hernández-Becerril, D. U., y Pastén-Miranda, N. (2015). Abundancia y distribución de la cianobacteria picoplanctónica *Synechococcus* en Bahía de La Paz y Cuenca Carmen, Golfo de California (junio, 2001). *Hidrobiológica*, 25(3), 357-364.
- Higgins, H. W., Wright, S. W., y Schluter, L. (2011). Quantitative interpretation of chemotaxonomic pigment data. In: Roy S, Llewellyn CA, Egeland SA, Johnsen G (Eds). *Phytoplankton Pigments: Characterization, Chemotaxonomy and Applications in Oceanography*, Cambridge University Press, United Kingdom, pp. 257-313

- Hoepffner, N., y Sathyendranath, S. (1991). Effect of pigment composition on absorption properties of phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 73(1), 11-23.
- Hoepffner, N., y Sathyendranath, S. (1992). Bio-optical characteristics of coastal waters: Absorption spectra of phytoplankton and pigment distribution in the western North Atlantic. *Limnology and Oceanography*, 37(8), 1660-1679.
- Hood, R. R., Laws, E. A., Armstrong, R. A., Bates, N. R., Brown, C. W., Carlson, C. A., ... y Friedrichs, M. A. (2006). Pelagic functional group modeling: Progress, challenges and prospects. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 53(5-7), 459-512.
- Hooker, S. B., Rees, N. W., y Aiken, J. (2000). An objective methodology for identifying oceanic provinces. *Progress in Oceanography*, 45(3-4), 313-338.
- Hooker SB, Van Heukelem L, Thomas CS, et al. (2005) Second SeaWiFS HPLC Analysis Round-robin Experiment (SeaHARRE-2), National Aeronautics and Space Administration, Goddard Space Flight Center, Greenbelt, Maryland.
- Hu, C., Lee, Z., Ma, R., Yu, K., Li, D., y Shang, S. (2010). Moderate resolution imaging spectroradiometer (MODIS) observations of cyanobacteria blooms in Taihu Lake, China. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 115(C4).
- Huisman, J., Thi, N. N. P., Karl, D. M., y Sommeijer, B. (2006). Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum. *Nature*, 439(7074), 322. in the oceanic deep chlorophyll maximum. *Nature*, 439(7074), 322.
- Iglesias-Rodríguez, M. D., Brown, C. W., Doney, S. C., Kleypas, J., Kolber, D., Kolber, Z., y Falkowski, P. G. (2002). Representing key phytoplankton functional groups in ocean carbon cycle models: Coccolithophorids. *Global Biogeochemical Cycles*, 16(4), 47-1.
- IOCCG. (2014). *Phytoplankton Functional Types from Space*. Sathyendranath, S. (ed.), Reports of the International Ocean-Colour Coordinating Group, No. 15, IOCCG, Dartmouth, Canada
- Jacox, M. G., Hazen, E. L., Zaba, K. D., Rudnick, D. L., Edwards, C. A., Moore, A. M., y Bograd, S. J. (2016). Impacts of the 2015–2016 El Niño on the California Current System: Early assessment and comparison to past events. *Geophysical Research Letters*, 43(13), 7072-7080.
- Jeffrey SW, Writght SW, Zapata M (2011) Microalgal classes and their signature pigments, In: Roy S, Llewellyn CA, Egeland E, Johnsen G (Eds). *Phytoplankton Pigments: Characterization, Chemotaxonomy and Applications in Oceanography*, Cambridge University Press, United Kingdom, pp. 3-77.
- Kaliraj, S., Chandrasekar, N., y Ramachandran, K. K. (2019). Phytoplankton (chl-a) biomass seasonal variability in the Gulf of Mannar, South India: A remote sensing

- perspective. In Applications and Challenges of Geospatial Technology (pp. 57-74). Springer, Cham.
- Kheireddine, M., Ouhssain, M., Claustre, H., Uitz, J., Gentili, B., y Jones, B. H. (2017). Assessing pigment-based phytoplankton community distributions in the Red Sea. *Frontiers in Marine Science*, 4, 132.
- Kheireddine, M., Ouhssain, M., Organelli, E., Bricaud, A., y Jones, B. H. (2018). Light absorption by suspended particles in the Red Sea: effect of phytoplankton community size structure and pigment composition. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 123(2), 902-921.
- Kiefer, D. A., y Mitchell, B. G. (1983). A simple, steady state description of phytoplankton growth based on absorption cross section and quantum efficiency 1. *Limnology and Oceanography*, 28(4), 770-776.
- Kirk, J. T. O. (1975). A theoretical analysis of the contribution of algal cells to the attenuation of light within natural waters II. Spherical cells. *New Phytologist*, 75(1), 21-36.
- Kirk, J. T. O., y Tyler, P. A. (1986). The spectral absorption and scattering properties of dissolved and particulate components in relation to the underwater light field of some tropical Australian fresh waters. *Freshwater Biology*, 16(5), 573-583.
- Kirk, J. T. (1994). *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge university press.
- Kirk, J.T. (2011). *Light and photosynthesis in Aquatic Ecosystems.*, third ed. Cambridge University.
- Kishino, M., Takahashi, M., Okami, N., e Ichimura, S. (1985). Estimation of the spectral absorption coefficients of phytoplankton in the sea. *Bulletin of marine science*, 37(2), 634-642.
- Kurczyn, J. A., Beier, E., Lavín, M. F., y Chaigneau, A. (2012). Mesoscale eddies in the northeastern Pacific tropical-subtropical transition zone: Statistical characterization from satellite altimetry. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 117(C10).
- Lamont, T., Barlow, R. G., y Brewin, R. J. W. (2019). Long-Term Trends in Phytoplankton Chlorophyll a and Size Structure in the Benguela Upwelling System. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 124(2), 1170-1195.
- Latasa, M., Gutiérrez-Rodríguez, A., Cabello, A. M. M., y Scharek, R. (2016). Influence of light and nutrients on the vertical distribution of marine phytoplankton groups in the deep chlorophyll maximum. *Scientia Marina*, 80(S1), 57-62.
- Latasa, M., Cabello, A. M., Morán, X. A. G., Massana, R., y Scharek, R. (2017). Distribution of phytoplankton groups within the deep chlorophyll maximum. *Limnology and Oceanography*, 62(2), 665-685.

- Lavín, M. F., Fiedler, P. C., Amador, J. A., Ballance, L. T., Färber-Lorda, J., y Mestas-Núñez, A. M. (2006). A review of eastern tropical Pacific oceanography: Summary. *Progress in Oceanography*, 69(2-4), 391-398.
- Lavín, M. F., Castro, R., Beier, E., Godínez, V. M., Amador, A., y Guest, P. (2009). SST, thermohaline structure, and circulation in the southern Gulf of California in June 2004 during the North American Monsoon Experiment. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 114(C2).
- Le Quéré, C., Harrison, S. P., Colin Prentice, I., Buitenhuis, E. T., Aumont, O., Bopp, L., y Klaas, C. (2005). Ecosystem dynamics based on plankton functional types for global ocean biogeochemistry models. *Global Change Biology*, 11(11), 2016-2040.
- Liu, Y., Boss, E., Chase, A., Xi, H., Zhang, X., Röttgers, R., y Bracher, A. (2019). Retrieval of phytoplankton pigments from underway spectrophotometry in the Fram Strait. *Remote Sensing*, 11(3), 318.
- López-Sandoval, D. C., Lara-Lara, J. R., y Álvarez-Borrego, S. (2009). Phytoplankton production by remote sensing in the region off Cabo Corrientes, Mexico. *Hidrobiológica*, 19(3), 185-192.
- López-Sandoval, D. C., Lara-Lara, J. R., Lavín, M. F., Álvarez-Borrego, S., y Gaxiola-Castro, G. (2009). Productividad primaria en el Pacífico oriental tropical adyacente a Cabo Corrientes, México. *Ciencias Marinas*, 35(2), 169-182.
- Mackey, M. D., Mackey, D. J., Higgins, H. W., y Wright, S. W. (1996). CHEMTAX-a program for estimating class abundances from chemical markers: application to HPLC measurements of phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 144, 265-283.
- Mackey, M. D., Mackey, D. J., Higgins, H. W., y Wright, S. W. (1997). CHEMTAX-a program for estimating class abundances from chemical markers: application to HPLC measurements of phytoplankton. *Oceanographic Literature Review*, 7(44), 716.
- Martínez Ortega, R. M., Tuya Pendás, L. C., Martínez Ortega, M., Pérez Abreu, A., y Cánovas, A. M. (2009). El coeficiente de correlación de los rangos de Spearman caracterización. *Revista Habanera de Ciencias Médicas*, 8(2), 0-0.
- Meler, J., Ostrowska, M., Ficek, D., y Zdun, A. (2017). Light absorption by phytoplankton in the southern Baltic and Pomeranian lakes: mathematical expressions for remote sensing applications. *Oceanologia*, 59(3), 195-212.
- Millie, D. F., Paerl, H. W., y Hurley, J. P. (1993). Microalgal pigment assessments using high-performance liquid chromatography: a synopsis of organismal and ecological applications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(11), 2513-2527.

- Miranda-Alvarez, C., González-Silvera, A., Santamaría-del-Angel, E., López-Calderón, J., Godínez, V. M., Sánchez-Velasco, L., y Hernández-Walls, R. (2019). Phytoplankton pigments and community structure in the northeastern tropical pacific using HPLC-CHEMTAX analysis. *Journal of Oceanography*, 1-18.
- Mitchell, B.G., et al. (2000). Determination of spectral absorption coefficients of particles, dissolved material and phytoplankton for discrete water samples, in *Ocean Optics Protocols for Satellite Ocean Color Sensor Validation*. Revision 2, edited by G. S. Fargion, and J. L. Mueller, Rep. NASA/TM–2000–209966, pp. 125– 153, NASA, Greenbelt, Md.
- Moeller, H. V., Laufkötter, C., Sweeney, E. M., y Johnson, M. D. (2019). Light-dependent grazing can drive formation and deepening of deep chlorophyll maxima. *Nature communications*, 10(1), 1978.
- Molinari, J., Vollaro, D., Skubis, S., y Dickinson, M. (2000). Origins and mechanisms of eastern Pacific tropical cyclogenesis: A case study. *Monthly weather review*, 128(1), 125-139.
- Morales, S. E., Meyer, M., Currie, K., y Baltar, F. (2018). Are oceanic fronts ecotones? Seasonal changes along the subtropical front show fronts as bacterioplankton transition zones but not diversity hotspots. *Environmental microbiology reports*, 10(2), 184-189.
- Morel, A. (1978). Available, usable, and stored radiant energy in relation to marine photosynthesis. *Deep Sea Research*, 25(8), 673-688.
- Müller, P., Li, X. P., y Niyogi, K. K. (2001). Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant physiology*, 125(4), 1558-1566.
- O'Reilly, J. E., Maritorena, S., Mitchell, B. G., Siegel, D. A., Carder, K. L., Garver, S. A., ... y McClain, C. (1998). Ocean color chlorophyll algorithms for SeaWiFS. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 103(C11), 24937-24953.
- O'Reilly, J. E., Maritorena, S., Siegel, D. A., O'Brien, M. C., Toole, D., Mitchell, B. G., y Hooker, S. B. (2000). Ocean color chlorophyll a algorithms for SeaWiFS, OC2, and OC4: Version 4. SeaWiFS postlaunch calibration and validation analyses, Part, 3, 9-23.
- Ohman, M. D. (2018). Introduction to collection of papers on the response of the southern California Current Ecosystem to the Warm Anomaly and El Niño, 2014–16. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 140, 1-3.
- Organelli, E., Bricaud, A., Antoine, D., y Uitz, J. (2013). Multivariate approach for the retrieval of phytoplankton size structure from measured light absorption spectra in the Mediterranean Sea (BOUSSOLE site). *Applied optics*, 52(11), 2257-2273.
- Painter, S. C., Finlay, M., Hemsley, V. S., y Martin, A. P. (2016). Seasonality, phytoplankton succession and the biogeochemical impacts of an autumn storm in the northeast Atlantic Ocean. *Progress in oceanography*, 142, 72-104.

- Platt, T., y Jassby, A. D. (1976). The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. *Journal of Phycology*, 12(4), 421-430.
- Portela, E., Beier, E., Barton, E. D., Castro, R., Godínez, V., Palacios-Hernández, E., y Trasviña, A. (2016). Water masses and circulation in the tropical Pacific off central Mexico and surrounding areas. *Journal of Physical Oceanography*, 46(10), 3069-3081.
- Prasad, T. G., y Hogan, P. J. (2007). Upper-ocean response to Hurricane Ivan in a 1/25 nested Gulf of Mexico HYCOM. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 112(C4).
- Pujoni, D. G., Brighenti, L. S., Bezerra-Neto, J. F., Barbosa, F. A., Assunção, R. M., y Maia-Barbosa, P. M. (2019). Modeling vertical gradients in water columns: A parametric autoregressive approach. *Limnology and Oceanography: Methods*, 17(5), 320-329.
- Pujoni, D. G., Brighenti, L. S., Bezerra-Neto, J. F., Barbosa, F. A., Assunção, R. M., y Maia-Barbosa, P. M. (2019). Modeling vertical gradients in water columns: A parametric autoregressive approach. *Limnology and Oceanography: Methods*, 17(5), 320-329.
- Rodríguez-Salazar, M.E., Álvarez-Hernández, S., Bravo Núñez, E., (2001) Coeficientes de Asociación. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Plaza y Váldes S.A. de C.V, México, pp. 155
- Romero-Vadillo, E., Zaytsev, O., y Morales-Pérez, R. (2007). Tropical cyclone statistics in the northeastern Pacific. *Atmósfera*, 20(2), 197-213.
- Roy, S., Sathyendranath, S., y Platt, T. (2010). Retrieval of phytoplankton size from bio-optical measurements: theory and applications. *Journal of the Royal Society Interface*, 8(58), 650-660.
- Roy, S., Sathyendranath, S., Bouman, H., y Platt, T. (2013). The global distribution of phytoplankton size spectrum and size classes from their light-absorption spectra derived from satellite data. *Remote sensing of environment*, 139, 185-197.
- Sánchez-Velasco, L., Beier, E., Godínez, V. M., Barton, E. D., Santamaría-del-Angel, E., Jiménez-Rosemberg, S. P. A., y Marinone, S. G. (2017). Hydrographic and fish larvae distribution during the “Godzilla El Niño 2015–2016” in the northern end of the shallow oxygen minimum zone of the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122(3), 2156-2170.
- Santamaría-del-Ángel, E., González-Silvera, A., Millán-Núñez, R., Callejas-Jiménez, M. E., y Cajal-Medrano, R. (2011). Determining dynamic biogeographic regions using remote sensing data. *Handbook of Satellite Remote Sensing Image Interpretation: Applications for Marine Living Resources Conservation and Management*, 273-293.

- Santana-Vega, Z., Hernández-Becerril, D. U., Morales-Blake, A. R., Varona-Cordero, F., y Merino-Ibarra, M. (2018). Prokaryotic picoplankton distribution within the oxygen minimum zone of the central Mexican Pacific across environmental gradients. *Brazilian Journal of Oceanography*, 66(2), 157-171.
- Sathyendranath, S., Lazzara, L., y Prieur, L. (1987). Variations in the spectral values of specific absorption of phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 32(2), 403-415.
- Sathyendranath, S., y Platt, T. (1988). The spectral irradiance field at the surface and in the interior of the ocean: a model for applications in oceanography and remote sensing. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 93(C8), 9270-9280.
- Sathyendranath, S., Platt, T., Horne, E. P., Harrison, W. G., Ulloa, O., Outerbridge, R., y Hoepffner, N. (1991). Estimation of new production in the ocean by compound remote sensing. *Nature*, 353(6340), 129.
- Sathyendranath, S., Cota, G., Stuart, V., Maass, H., y Platt, T. (2001). Remote sensing of phytoplankton pigments: a comparison of empirical and theoretical approaches. *International Journal of Remote Sensing*, 22(2-3), 249-273.
- Sathyendranath, S., Watts, L., Devred, E., Platt, T., Caverhill, C., y Maass, H. (2004). Discrimination of diatoms from other phytoplankton using ocean-colour data. *Marine ecology progress series*, 272, 59-68.
- Sathyendranath, S., Stuart, V., Platt, T., Bouman, H., Ulloa, O., y Maass, H. (2005). Remote sensing of ocean colour: Towards algorithms for retrieval of pigment composition.
- Sathyendranath, S., y Platt, T. (2007). Spectral effects in bio-optical control on the ocean system. *Oceanologia*, 49(1).
- Schlüter, L., Møhlenberg, F., Havskum, H., y Larsen, S. (2000). The use of phytoplankton pigments for identifying and quantifying phytoplankton groups in coastal areas: testing the influence of light and nutrients on pigment/chlorophyll a ratios. *Marine Ecology progress series*, 192, 49-63.
- Sharples, J., Ellis, J. R., Nolan, G., y Scott, B. E. (2013). Fishing and the oceanography of a stratified shelf sea. *Progress in oceanography*, 117, 130-139.
- Sieburth, J. M., Smetacek, V., y Lenz, J. (1978). Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions 1. *Limnology and oceanography*, 23(6), 1256-1263.
- Sosik, H. M., y Olson, R. J. (2008). Phytoplankton community regulation on the New England shelf: insights from automated submersible flow cytometry. *Proceedings of Ocean Optics XIX*, Edited, 1-12.

- Stramma, L., Schmidtko, S., Levin, L. A., y Johnson, G. C. (2010). Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 57(4), 587-595.
- Stramski, D., Bricaud, A., y Morel, A. (2001). Modeling the inherent optical properties of the ocean based on the detailed composition of the planktonic community. *Applied Optics*, 40(18), 2929-2945.
- Subramaniam, A., y Carpenter, E. J. (1994). An empirically derived protocol for the detection of blooms of the marine cyanobacterium *Trichodesmium* using CZCS imagery. *International Journal of Remote Sensing*, 15(8), 1559-1569.
- Subramaniam, A., Brown, C. W., Hood, R. R., Carpenter, E. J., y Capone, D. G. (2001). Detecting *Trichodesmium* blooms in SeaWiFS imagery. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49(1-3), 107-121.
- Tamm, M., Ligi, M., Panksep, K., Teeveer, K., Freiberg, R., Laas, P., y Nõges, T. (2019). Boosting the monitoring of phytoplankton in optically complex coastal waters by combining pigment-based chemotaxonomy and in situ radiometry. *Ecological indicators*, 97, 329-340.
- Taylor, A. G., y Landry, M. R. (2018). Phytoplankton biomass and size structure across trophic gradients in the southern California Current and adjacent ocean ecosystems. *Marine Ecology Progress Series*, 592, 1-17.
- Thomas, C. S. (2012). The HPLC Method. In: *The Fifth SeaWiFS HPLC Analysis Round-Robin Experiment (SeaHARRE-5)*. pp 63–72.
- Thronsdon, J. (1997). The planktonic marine flagellates. In: C.R. Tomas (Ed.) *Identifying Marine Phytoplankton*. Academic Press, San Diego, CA. pp 591-729.
- Tilstone, G. H., Miguez, B. M., Figueiras, F. G., y Fermín, E. G. (2000). Diatom dynamics in a coastal ecosystem affected by upwelling: coupling between species succession, circulation and biogeochemical processes. *Marine Ecology Progress Series*, 205, 23-41.
- Torres-Orozco, E., Trasviña, A., Muhlia-Melo, A., y Ortega-García, S. (2005). Mesoscale dynamics and yellowfin tuna catches in the Mexican Pacific. *Ciencias Marinas*, 31(4), 671-683.
- Uitz, J. U., Huot, Y., Bruyant, F., Babin, M., y Claustre, H. (2008). Relating phytoplankton photophysiological properties to community structure on large scales. *Limnology and Oceanography*, 53(2), 614-630.
- Van Heukelem, L., y Thomas, C. S. (2001). Computer-assisted high-performance liquid chromatography method development with applications to the isolation and analysis of phytoplankton pigments. *Journal of Chromatography A*, 910(1), 31-49.

- Wang, D., y Zhao, H. (2008). Estimation of phytoplankton responses to Hurricane Gonu over the Arabian Sea based on ocean color data. *Sensors*, 8(8), 4878-4893.
- Wang, M., Yang, Q., Overland, J. E., y Stabenro, P. (2018). Sea-ice cover timing in the Pacific Arctic: The present and projections to mid-century by selected CMIP5 models. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 152, 22-34.
- Wei, W., Wang, N., Cai, L., Zhang, C., Jiao, N., y Zhang, R. (2019). Impacts of freshwater and seawater mixing on the production and decay of virioplankton in a subtropical estuary. *Microbial ecology*, 1-12.
- Westberry, T. K., Siegel, D. A., y Subramaniam, A. (2005). An improved bio-optical model for the remote sensing of *Trichodesmium* spp. blooms. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 110(C6).
- Wilcoxon, F. (1945). Individual comparison by ranking methods. *Biometrics* 1: 80-83
- Wilcoxon, F., y Wilcoxon, R.A. (1964). *Some Rapid approximate Statistical Procedures*. Pear River. N.Y. Laboratories, Division of the American Cyanamid Company
- Wilcoxon, F., Katti, S.K., Wilcox, R.A. (1970). Critical values and probability levels for the Wilcoxon rank sum test and the Wilcoxon signed rank test. *Selected tables in mathematical statistics*, 1, pp 171-259
- Willmott, C. J., Ackleson, S. G., Davis, R. E., Feddema, J. J., Klink, K. M., Legates, D. R., ... y Rowe, C. M. (1985). Statistics for the evaluation and comparison of models. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 90(C5), 8995-9005.
- Wozniak, B., y Dera, J. (2007). *Light absorption in sea water* (Vol. 33). New York, NY, USA: Springer.
- Wright, S. W., Thomas, D. P., Marchant, H. J., Higgins, H. W., Mackey, M. D., y Mackey, D. J. (1996). Analysis of phytoplankton of the Australian sector of the Southern Ocean: comparisons of microscopy and size frequency data with interpretations of pigment HPLC data using the\CHEMTAX\matrix factorisation program. *Marine Ecology Progress Series*, 144, 285-298.
- Wright, S. W., Ishikawa, A., Marchant, H. J., Davidson, A. T., van den Enden, R. L., y Nash, G. V. (2009). Composition and significance of picophytoplankton in Antarctic waters. *Polar Biology*, 32(5), 797-808.
- Zamudio, L., Hurlburt, H. E., Metzger, E. J., y Tilburg, C. E. (2007). Tropical wave-induced oceanic eddies at Cabo Corrientes and the Maria Islands, Mexico. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 112(C5).
- Zhao, H., Shao, J., Han, G., Yang, D., y Lv, J. (2015). Influence of typhoon matsa on phytoplankton chlorophyll-a off East China. *PloS one*, 10(9), e0137863.

Phytoplankton pigments and community structure in the northeastern tropical pacific using HPLC-CHEMTAX analysis

Cristina Miranda-Alvarez, Adriana González-Silvera, Eduardo Santamaría-del-Angel, Jorge López-Calderón, Victor M. Godínez, et al.

Journal of Oceanography

edited by The Oceanographic Society of Japan

ISSN 0916-8370

J Oceanogr

DOI 10.1007/s10872-019-00528-3



Journal of Oceanography

Volume 69 Number 4 August 2013



 The Oceanographic Society of Japan
 Springer

Your article is protected by copyright and all rights are held exclusively by The Oceanographic Society of Japan and Springer Nature Singapore Pte Ltd.. This e-offprint is for personal use only and shall not be self-archived in electronic repositories. If you wish to self-archive your article, please use the accepted manuscript version for posting on your own website. You may further deposit the accepted manuscript version in any repository, provided it is only made publicly available 12 months after official publication or later and provided acknowledgement is given to the original source of publication and a link is inserted to the published article on Springer's website. The link must be accompanied by the following text: "The final publication is available at link.springer.com".



Phytoplankton pigments and community structure in the northeastern tropical pacific using HPLC-CHEMTAX analysis

Cristina Miranda-Alvarez¹ · Adriana González-Silvera² · Eduardo Santamaría-del-Angel² · Jorge López-Calderón² · Víctor M. Godínez³ · Laura Sánchez-Velasco⁴ · Rafael Hernández-Walls²

Received: 24 April 2019 / Revised: 26 September 2019 / Accepted: 6 October 2019
 © The Oceanographic Society of Japan and Springer Nature Singapore Pte Ltd. 2019

Abstract

This study investigated the relationship between phytoplankton biomass and taxonomic composition and hydrographic variables in the Northeastern Tropical Pacific for June 2015, March 2016, and September 2016. Hydrographic data were measured between surface and 100 m; samples were collected at the surface and the deep chlorophyll maximum (DCM) along one or two transects. Pigments were quantified by high-performance liquid chromatography; the CHEMTAX software was used to determine the relative contribution to chlorophyll *a* of the main taxonomic groups. Our results show that the studied region is characterized by a stable vertical distribution of phytoplankton biomass regardless of the season (winter, spring or summer). A subsurface maximum (DCM) is always observed close to the bottom of the mixed layer where there is a higher abundance of larger groups (diatoms and Prymnesiophytes) while at the surface community, composition was generally dominated by picoplankton (Cyanobacteria and *Prochlorococcus*), and occasionally Prymnesiophytes. However, during the spring cruise (June 2015), affected by the 2015–2016 El Niño, phytoplankton biomass at the DCM markedly decreased along with an increase in the abundance of Chlorophytes. On the other hand, in September 2016, there was an unexpected increase in phytoplankton biomass at the DCM, although stratification was strong, and Prymnesiophytes comprised 60% of the community at the surface. The evaluation of nutrient and light will be necessary in future studies to determine their role in this temporal variability. Finally, chemotaxonomy (HPLC/CHEMTAX) proved to be a valuable tool for describing phytoplankton distribution at group level in this region and its relationship with physical processes.

Keywords Phytoplankton taxonomic composition · HPLC · CHEMTAX · Northeastern Tropical Pacific · 2015–2016 El Niño

Electronic supplementary material The online version of this article (<https://doi.org/10.1007/s10872-019-00528-3>) contains supplementary material, which is available to authorized users.

✉ Adriana González-Silvera
adriana.gonzalez@uabc.edu.mx

- ¹ Post-Graduate Program in Coastal Oceanography, Facultad de Ciencias Marinas, Carretera Transpeninsular Ensenada, Tijuana No 3917, Playitas, 22860 Ensenada, BC, Mexico
- ² Universidad Autónoma de Baja California, Facultad de Ciencias Marinas, Carretera Transpeninsular Ensenada, Tijuana No 3917, Playitas, 22860 Ensenada, BC, Mexico
- ³ Departamento de Oceanografía Física, CICESE, Carretera Ensenada, Tijuana No 3918, Playitas, 22860 Ensenada, BC, Mexico
- ⁴ Instituto Politécnico Nacional, CICIMAR-IPN, BCS, Av. Instituto Politécnico Nacional S/N, Playa Palo de Santa Rita, 23096 La Paz, Mexico

1 Introduction

Phytoplankton groups play a fundamental role in aquatic ecosystems, because they are indicators of ecological and biogeochemical processes (Sieburth et al. 1978). Phytoplankton absorbs 48% of the total carbon from the atmosphere into oceans, thus playing a key role in the biogeochemical cycle of this element (Guidi et al. 2009). In addition, the taxonomic composition of phytoplankton largely determines the trophic structure of the pelagic ecosystem and the transfer of organic matter through these trophic levels or to deeper ocean layers (Finkel et al. 2010). Variations in the taxonomic composition of phytoplankton are determined by physical–chemical factors such as mixed layer depth, turbulence, temperature, light, and nutrients (Hall and Paerl 2011; Kheirreddine et al. 2017), which can vary both horizontally and vertically. In particular, the ocean can be divided into

a surface-mixed layer and a stratified deeper layer (Hooker et al. 2000). Generally, phytoplankton growth tends to be limited by nutrients in the surface mixed layer and by light in the deep layer. The degree of vertical stratification of the water column will determine the distribution of these physical–chemical factors (e.g., light and nutrients), which in turn determines the vertical distribution of various phytoplankton groups, i.e., the taxonomic composition, according to the specific adaptive strategies of each species (Barnett et al. 2019). Considering the predictions of an increasing ocean stratification due to ocean warming, the importance of evaluating its effects on the distribution of phytoplankton biomass and species diversity across the water column has been underlined.

The Northeastern Tropical Pacific (NETP) is a zone of complex physical characteristics due to its proximity to the mouth of the Gulf of California (GC) and the presence of different currents that carry surface and subsurface waters (Portela et al. 2016). Circulation on a seasonal scale is dominated by the confluence of the southern flow of the California Current and the northward flow of the Mexican Coastal Current associated with an intense mesoscale activity (Portela et al. 2016). Various water masses occur in the upper 100 m of the water column, including the Tropical Surface Water (TSW), Gulf of California Water (GCW), California Current Water (CCW), and Subtropical Subsurface Water (StSsW) (Lavín et al. 2006; Godínez et al. 2010; Portela et al. 2016). In addition, this region comprises one of the largest shallow oxygen minimum zones (OMZ) of the world, whose depth is regulated by seasonal and interannual processes (Cepeda-Morales et al. 2009; Stramma et al. 2010). The limits between these water masses and their mixing patterns result in strong frontal zones (saline and thermal) (Lavín et al. 2009; Collins et al. 2015). For this reason, the NETP is considered as a transition zone, with thermohaline ranges outside of these four water masses (Godínez et al. 2010; Kurczyn et al. 2012; Portela et al. 2016; Morales et al. 2018), where changes in the taxonomic composition of the phytoplankton community are also expected.

A strong ENSO event (El Niño 2015–2016) developed in the Equatorial Pacific (Jacox et al. 2016) in 2015 and 2016, leading to strong positive temperature anomalies along the northeast Pacific Ocean (Cavole et al. 2016; Di Lorenzo and Mantua 2016; Sánchez-Velasco et al. 2017). The biological consequences of this event were recorded mainly off California and Baja California (Cavole et al. 2016; Ohman 2018). In the NETP, a study by Sánchez-Velasco et al. (2017) showed its influence on the distribution of fish larvae. These authors reported a shift in the species composition of fish larvae, although no significant changes in total numbers were observed. Meanwhile, their vertical distribution was modified during the warm event due to changes in the thermal structure of the water column and the rise

of the suboxic layer. Indeed, during June 2015, when the event was stronger, all species were most abundant in the surface mixed layer, supporting the suggestion of the adaptability of tropical species to these prolonged periods of ocean warming. In addition, these authors observed a drop in phytoplankton biomass and emphasized the need to assess variations in the taxonomic composition of phytoplankton to gain a better understanding of the response of fish larvae and higher trophic levels to ocean warming events in this and other regions of the Pacific Ocean.

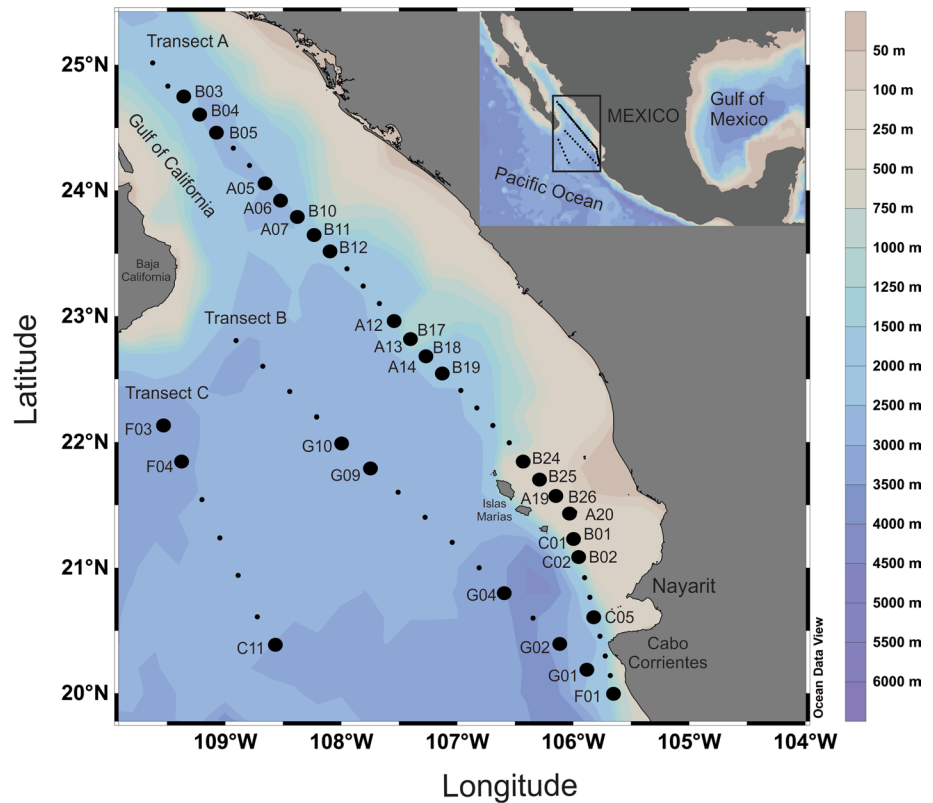
The taxonomic composition of phytoplankton has been poorly evaluated in the NETP. Hernández-Becerril and Pas-tén-Miranda (2015) and Santana-Vega et al. (2018) showed that the environmental conditions in this region promote the proliferation of picoplankton communities, especially the cyanobacteria *Synechococcus* and *Prochlorococcus*. However, the contribution of other phytoplankton groups and their temporal or spatial variability have not been assessed. For this reason, this work aims to evaluate the temporal and spatial distribution of phytoplankton biomass and community composition, using a high-performance liquid chromatography HPLC-CHEMTAX approach, and its relationship with physical parameters. Considering that the study period (June 2015, March and September 2016) was affected by the recent El Niño 2015–2016, this work will also contribute to understanding the response of phytoplankton to this warm event.

2 Methodology

2.1 Sampling and physical data

Three oceanographic cruises were carried out in the NETP: 3–15 June 2015 (spring), 1–8 March 2016 (winter), and 13–23 September 2016 (summer) (Fig. 1). At each station, vertical profiles were obtained using a Sea Bird 9 Plus CTD probe equipped with a fluorescence sensor. All cruises included a common transect that runs from the Gulf of California mouth to Cabo Corrientes (Transect A, Fig. 1). The September stations also included an offshore transect (Transect C), while June stations were collected at an intermediate transect (Transect B); the data reported herein correspond to the 100 m surface layer. Fluorescence data were transformed to chlorophyll *a* concentration (Chl_a) based on the standard equations provided by the manufacturer. The identification of water masses was carried out based on the relationship between potential temperature (Θ °C) and salinity ($g\ kg^{-1}$) in T-S plots; thermohaline ranges (temperature, salinity, depth limits) used to characterize water masses in the region were obtained from Portela et al. (2016). Chl_a concentration was integrated into T-S plots to evaluate the relationship between phytoplankton biomass distribution and water masses.

Fig. 1 Northeastern Tropical Pacific showing the stations sampled during cruises. Dots indicate locations where CTD data were obtained. Circles mark locations where discrete water samples for phytoplankton analyses were collected. Background colors refer to bathymetry (m)



Seawater samples were collected using Niskin bottles at two depths: surface and deep chlorophyll maximum (DCM); the DCM was selected using the fluorescence profile as reference. A given volume of seawater (1.5–2 L) was filtered in dim light using Whatman GF/F filters (0.7 μm nominal pore size and 25 mm diameter) with a vacuum pump (pressure < 5 in Hg) followed by immediate storage in liquid nitrogen until phytoplankton pigment analysis.

2.2 Satellite images

Daily multisensor Chl a concentration (Chl a_{sat}) and SST images were processed at 1 km resolution. Level 1b data were obtained from the NASA Ocean Color Data website (<https://oceandata.sci.gsfc.nasa.gov/>). To derive Chl a , we used the standard OC3/OC4 (OCx) band ratio algorithm (O'Reilly et al. 1998; 2000) based on the revision of MODIST_V2014.0, MODISA_V2014.0 and VIIRS_V2016.0 using SeaDAS V7 and the standard atmospheric correction (NIR method) (Carswell et al. 2017). SST calculations were based on the MODIS R2014.0 decision tree. Multisensor composites were processed following the criteria in Kahru et al. (2012, 2015).

2.3 HPLC pigment analysis

In the laboratory, phytoplankton pigment analysis was carried out following the protocols by Van Heukelem and Thomas (2001) and Thomas (2012). To proceed with the analysis, The GF/F filters were first removed from liquid nitrogen and pigments were extracted using 100% acetone, with vitamin E as internal standard. To enhance extraction, samples were sonicated for 10 s, centrifuged at 3000 rpm for 10 min, and then stored overnight in a freezer. Supernatants were filtered through PTFE membrane filters (0.2 μm pore size) to remove filter residues and cell debris. A volume of 1000 μL of each sample was poured into 2.0 mL glass vials, which were then placed in an AGILENT 1260 HPLC system with a quaternary pump and a Zorbax Eclipse XDB-C8, 3.5 μm particle size, 4.6 $\times$ 150 mm column. Three solvents were used for the HPLC system: solvent A (70:30%, methanol: 28 mM TbAA, pH 6.5), solvent B (100% methanol), and solvent C (100% acetone). Calibration was performed with individual pigment standards whose concentrations were determined spectrophotometrically using absorption coefficients also applied by most other laboratories (Hooker et al. 2005) and the commercial vendor, DHI Water and Environment (Hørsholm, Denmark). The average limits of detection for filtration

and extraction volumes used in this work are 0.0004 and 0.0013 mg/m³, respectively (Thomas, 2012).

2.4 CHEMTAX analysis

The relative contribution of phytoplankton groups to overall biomass was calculated from the class-specific accessory pigments and chlorophyll *a* with the CHEMTAX v1.95 chemical taxonomy software (Mackey et al. 1996). Based on the pigments detected, nine phytoplankton groups were considered (Table 1): Bacillariophytes (diatoms), Dinophytes (dinoflagellates), Prymnesiophytes, Chlorophytes, Cryptophytes, Prasinophytes, Chrysophytes, Cyanobacteria, and *Prochlorococcus*. The initial pigment ratios of major algal classes used here were compiled from Araujo et al. (2016), in turn based on Higgins et al. (2011) and Jeffrey et al. (2011) (Table 2). The abundance of dinoflagellates was based on the pigment Peridinin, which represents what Higgins et al. (2011) calls Type-1 dinoflagellates and corresponds to autotrophic or mixotrophic dinoflagellates (Thronsdon 1997). The abundance of Prymnesiophytes was estimated considering pigments Chl_c₃, 19'But, 19'Hex, and fucoxanthin, which represent only Types 6, 7 and 8 (Higgins et al 2011). Although we are aware of the limitations

of CHEMTAX for the evaluation of some phytoplankton groups, we consider it as the best approach to gain an insight into a poorly studied region.

CHEMTAX was run for surface and DCM data separately, using the same initial pigment ratios according to Wright et al. (2009); this resulted in 64 output matrices. Each matrix was reviewed and the final output matrix was selected based on lower Root Mean Square Error (RMSE) and considering the results that best represented the pigment ratios in samples (see Table 1 in Supplementary Material).

2.5 Mixed layer depth (MLD) and water column stratification

The effect of the thermal structure of the water column on the vertical distribution of phytoplankton groups was evaluated by calculating the mixed layer depth (MLD), defined as the depth where the maximum vertical temperature gradient ($\Delta t/\Delta z$) was observed. Gradients were between 0.17 and 0.78 °C during June 2015, 0.10 °C and 0.37 °C during March 2016 and 0.27–1.29 °C during September 2016 (see Table 2 in Supplementary Material for the entire dataset). A water column stratification index (SI, °C) was estimated

Table 1 Abbreviations, pigment names, and groups represented

Abbreviations	Pigment	Group
Chla	Chlorophyll <i>a</i>	All except <i>Prochlorococcus</i>
Chlc ₃	Chlorophyll <i>c</i> ₃	Prymnesiophyta
Chlb	Chlorophyll <i>b</i>	Chlorophyta, Prasinophyta
DVChla	Divinyl Chlorophyll <i>a</i>	<i>Prochlorococcus</i>
Fuco	Fucoxanthin	Bacillariophyta, Prymnesiophyta
Peri	Peridinin	Dinophyta
19'But	19'Butanoyloxyfucoxanthin	Crysoophyta, Prymnesiophyta
19'Hex	19'Hexanoyloxyfucoxanthin	Prymnesiophyta
Allo	Alloxanthin	Cryptophyta
Zea	Zeaxanthin	Cyanobacteria, <i>Prochlorococcus</i> , Chlorophyta
Pras	Prasinoxanthin	Prasinophyta

Table 2 Initial pigment ratios used in the CHEMTAX analysis

Group/Pigment	Chlb	19'But	19'Hex	Allo	Fuco	Peri	Zea	DVChla	Chlc ₃	Pras	Chla
Diatoms	0	0	0	0	0.62	0	0	0	0	0	1
Dinoflagellates	0	0	0	0	0	0.56	0	0	0	0	1
Prymnesiophytes	0	0.05	0.42	0	0.27	0	0	0	0.17	0	1
Chlorophytes	0.32	0	0	0	0	0	0.03	0	0	0	1
Cryptophytes	0	0	0	0.38	0	0	0	0	0	0	1
Prasinophytes	0.70	0	0	0	0	0	0.06	0	0	0.24	1
Cyanobacteria	0	0	0	0	0	0	0.64	0	0	0	1
<i>Prochlorococcus</i>	0.99	0	0	0	0	0	0.39	1	0	0	0
Chrysophytes	0	0.35	0	0	0	0	0	0	0	0	1

using this maximum temperature gradient (Fiedler and Talley 2006).

2.6 Statistical analysis

The correlation between the dominant groups and $Chla_{sat}$ concentration was evaluated for the entire dataset using the nonparametric Spearman's rank correlation coefficient (Rodríguez-Salazar et al. 2001; Martínez-Ortega et al. 2009), considering an $\alpha=0.05$.

For each cruise, the nonparametric Wilcoxon Rank-Sum Test for two independent samples (Wilcoxon 1945; Wilcoxon and Wilcoxon 1964) was used to assess the statistical significance of equals in the abundance of phytoplankton groups between surface and DCM and using the critical values (TL, TU) in Wilcoxon et al. (1970).

A Principal Component Analysis (PCA) with numerical resolution (Santamaría-del-Angel et al. 2011) was run to define the association of $Chla_f$ and abundance of some phytoplankton groups at the DCM with the physical variables MLD and SI. The analysis was run separately for $Chla_f$ and phytoplankton groups. The association between temperature and salinity and groups' abundance was also evaluated considering the entire dataset (surface and DCM). The original data were first standardized through a Z transformation to make variables with different units numerically comparable while maintaining their original distribution. The PCA allows grouping variables that display patterns of simultaneous variation or similarity (for a detailed method description, please refer to Santamaría-del-Angel et al. 2011). Each resulting principal component (PC) is the best numerical combination of the original variables and explains the greatest percentage of eigenspace variability. PCs with eigenvalues higher than 1 (one) were considered significant following the Kaiser criterion (Braeken and Van Assen 2017).

3 Results

3.1 Satellite images

In June 2015, $Chla_{sat}$ concentrations were below 0.2 mg m^{-3} in most of the study region; higher concentrations were observed near the coast or westward (south of the Baja California peninsula), related to more oceanic conditions that affected especially Transect B (Fig. 2a). SST (Fig. 2b) showed a longitudinal gradient with warmer water masses towards the coast ($> 30^\circ\text{C}$), especially south of the coast of Nayarit, while SST values below 22°C were indicative of incoming waters from the Pacific Ocean, which in turn coincided with peak $Chla_{sat}$ concentrations. In March 2016, lower $Chla_{sat}$ concentrations were recorded, with a tendency to increase from west to east (Fig. 2c). Meanwhile,

an increase in $Chla_{sat}$ concentration in the southernmost stations of Transect A was observed. This cruise was characterized by the lowest SST with values around 25°C in most of the study area (Fig. 2d), although temperatures above 26°C were observed to the southeast. In September 2016, $Chla_{sat}$ concentration was similar to previous cruises (Fig. 2e), although higher $Chla_{sat}$ concentrations were observed to the south of Transect A, while some stations from Transect C recorded $Chla_{sat}$ concentrations above 0.3 mg m^{-3} in coincidence with colder waters entering from the Pacific (Fig. 2f). This cruise was characterized by the highest SST, with values above 30°C along most of Transect A.

3.2 Water masses

The T-S plots (Fig. 3) revealed the presence of four water masses in the study area: TSW, GCW, StSsW, and CCW, with a large number of data in the transition zones between them. The percentage of data corresponding to these transitional waters was 42% in June 2015, 62% in March 2016, and 37% in September 2016. CCW or StSsW were below TSW in all cruises. In particular, the contribution of CCW was the highest (16%) in September 2016, coinciding with peak subsurface $Chla_f$ concentrations. Indeed, high $Chla_f$ were observed during September associated with all water masses, but in particular within a wider range of densities ($21.5\text{--}25 \text{ kg m}^{-3}$) relative to previous cruises. On the other hand, although the distribution of water masses was similar in June 2015 and September 2016, $Chla_f$ concentrations were generally lower than 0.2 mg m^{-3} . Finally, in March 2016, $Chla_f$ concentrations were higher than 0.5 mg m^{-3} , mainly associated with transitional waters.

3.3 Hydrographic variables and $Chla_f$ concentration

During June 2015 (spring), the temperature in the upper 100 m of the water column varied between 15 and 30°C (Fig. 4), increasing southward in the surface layer along both transects. This increase was followed by a southward deepening of the MLD from 20 m to around 90 m. SI increased slightly southwards in Transect A (Fig. 4b), but was much higher in Transect B (Fig. 4e), particularly at the central stations. In both transects, the DCM was located between 25 and 50 m near the bottom or below the MLD. $Chla_f$ concentrations ranged between 0.25 and 1.25 mg m^{-3} , with the highest values observed in Transect A, in coincidence with the lowest temperatures (Fig. 4c, e) and the influence of the GCW. For its part, Transect B (Fig. 4b) showed lower $Chla_f$ concentrations, with values above 0.3 mg m^{-3} in a few stations.

Surface temperatures were lower in March 2016 (winter) than in June 2015, when the MLD was much deeper and the SI decreased (Fig. 5). The same pattern of a southward increase in surface temperature was observed, although the

Fig. 2 Satellite composite images of Chlorophyll *a* (**a**, **c**, **e**) and Sea Surface Temperature (**b**, **d**, **f**) for the three cruises. Black and white circles mark the location of stations. In September 2016 (**e**, **f**), the black arrow shows the trajectory of Hurricane Newton

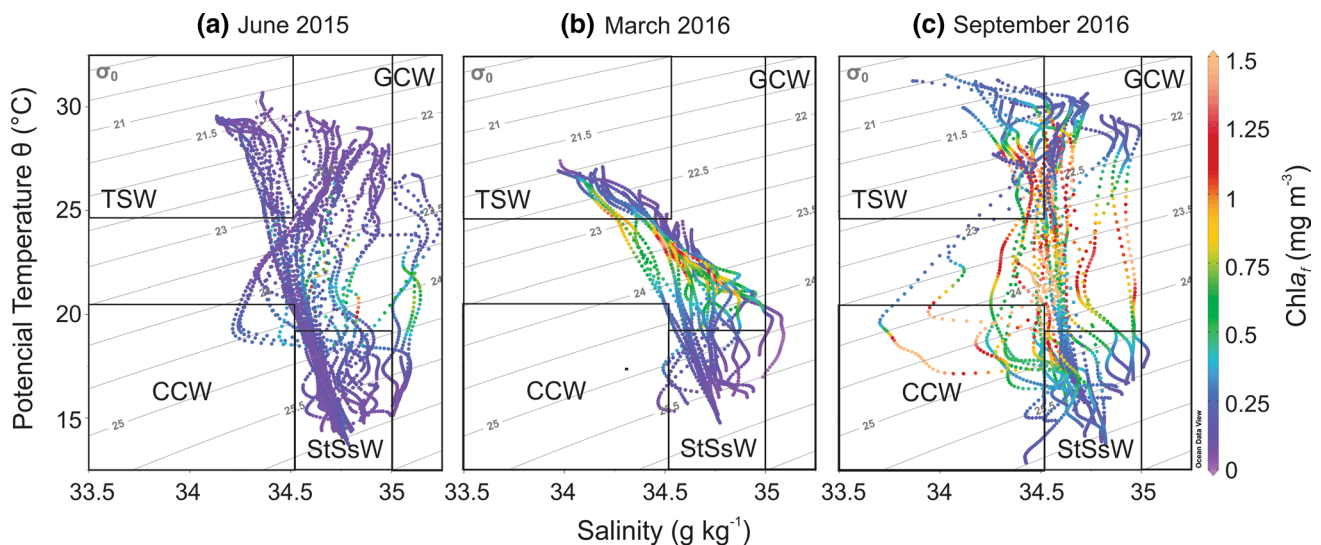
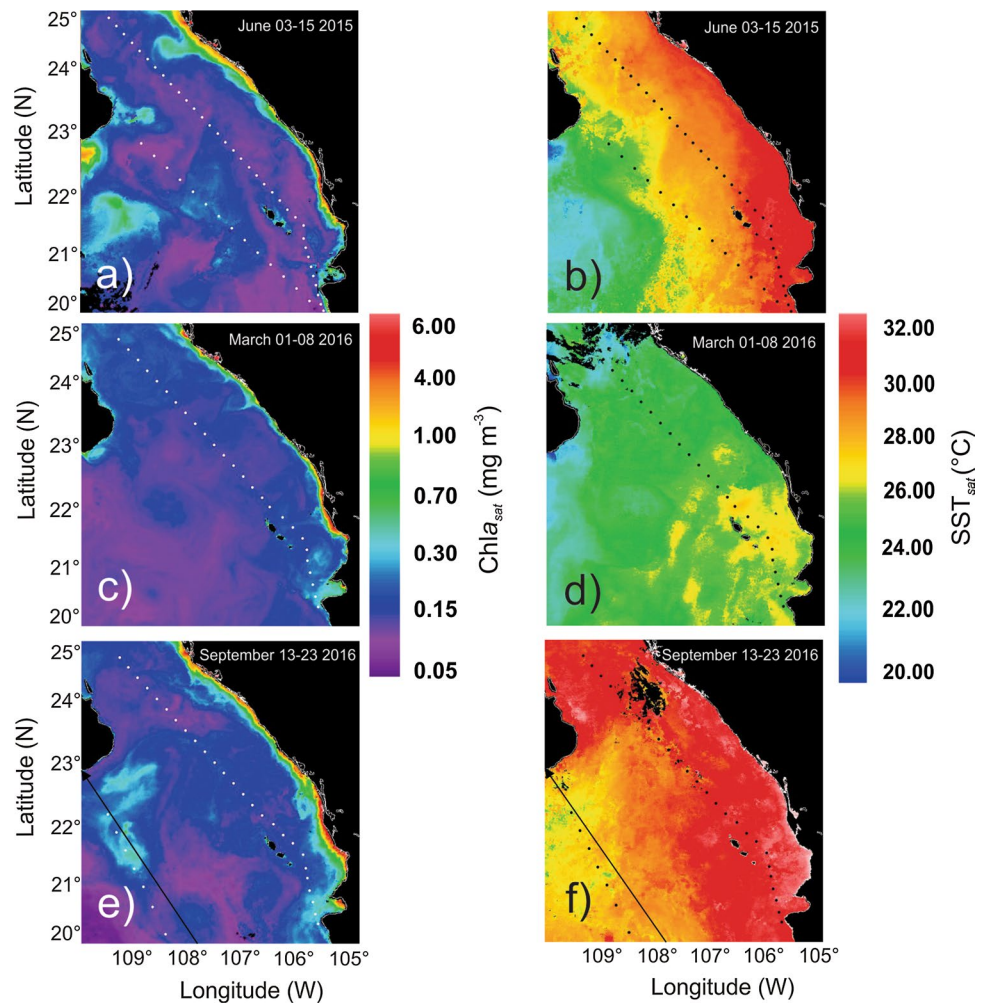


Fig. 3 Potential temperature–salinity plots of hydrographic data up to 100 m depth for **a** June 2015, **b** March 2016, and **c** September 2016. The color bar represents chlorophyll *a* concentration measured by CTD fluorometer (Chla_f , mg m^{-3}). Lines indicate termohaline ranges

for each water mass (TSW Tropical Surface Water, GCW Gulf of California Water, CCW California Current Water, StSsW Subtropical Subsurface Water). Data between water masses boundaries correspond to transitional waters

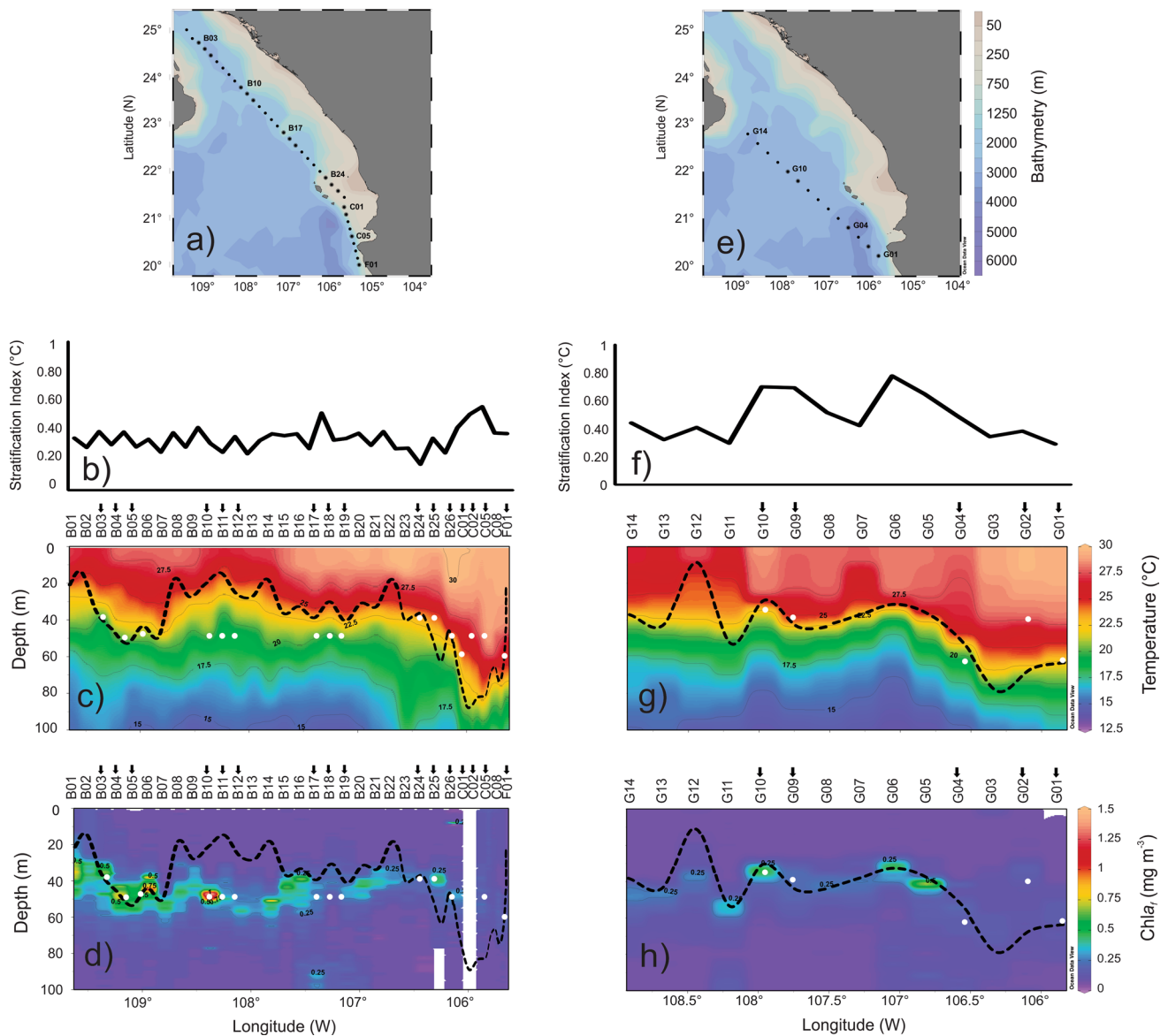


Fig. 4 Location of stations (**a**, **e**), stratification index (SI, °C), temperature (°C) and Chl a_f (mg m $^{-3}$) profiles for Transects A (**b–d**) and B (**f**, **g**, **h**) in June 2015. The dashed line marks the bottom of the MLD;

white dots indicate the depth of in-situ sampling. Black arrows show stations with phytoplankton pigment data

MLD showed the opposite pattern and increased northwards. Peak Chl a_f concentrations (at the DCM) were observed between 20 and 60 m depth, generally above the bottom of the MLD. The highest Chl a_f were recorded between stations A13 and A19, located adjacent to or on the continental shelf near Islas Marias, where the MLD started to get shallower and water column stratification (SI) started to increase.

During September 2016 (summer) Transect A (Fig. 6) recorded the highest temperatures, consistent with satellite images (Fig. 2f). Surface temperatures reached 30 °C (Fig. 6c) and a surface layer with temperatures between 25 and 30 °C reached 60 m depth, particularly between stations A14 and A20. This deep and warm surface layer led

to a deeper MLD, while water column stratification got stronger (Fig. 6b). Transect C showed a lower temperature (Fig. 6g) and a shallower MLD, with an oscillating pattern that ranged between 20 and 50 m. Water column stratification was fairly constant (SI between 0.4 and 0.5 °C), showing the same oscillating pattern as the MLD. This cruise recorded the highest Chl a_f concentrations at the DCM of all cruises, with values as high as 1.5 mg m $^{-3}$. In addition, the DCM layer was broader, i.e., it comprised a larger depth interval (30–70 m), although it was also located near the bottom of the MLD (up or below), similar to other cruises. The distribution of these high Chl a_f values over a broader depth interval is also evident in the T-S plot (Fig. 3c) and

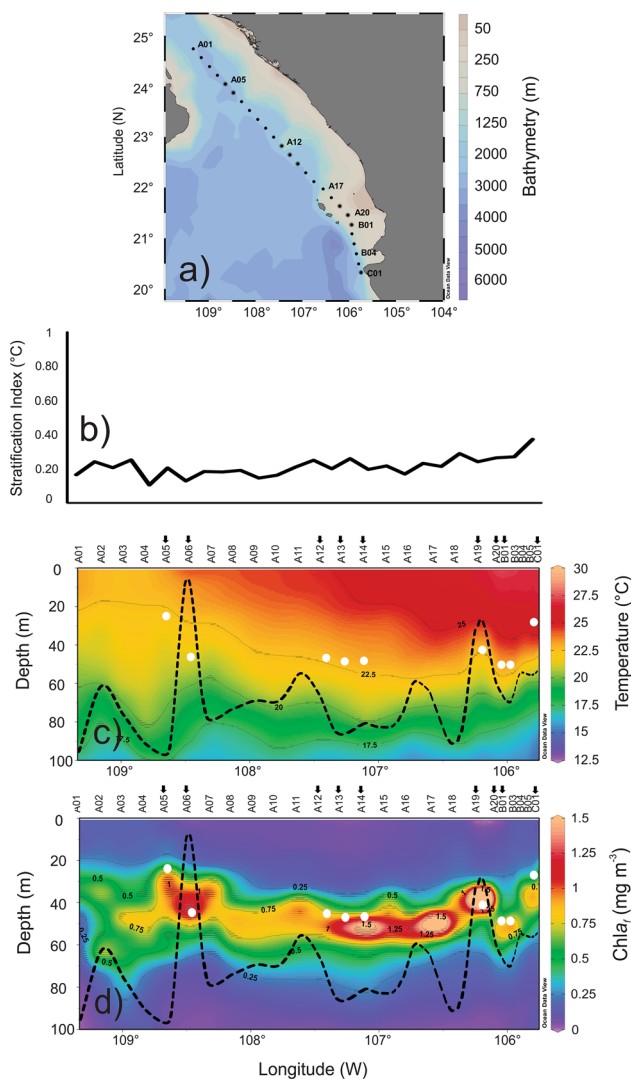


Fig. 5 **a** Location of stations, **b** stratification index (SI, °C), **c** temperature (°C), and **d** $\text{Chl } a_f$ (mg m^{-3}) profiles for Transect A in March 2016. The dashed line marks the bottom of the MLD; white dots indicate the depth of in-situ sampling. Black arrows show stations with phytoplankton pigment data

was related to a wider range of densities ($21.5\text{--}25 \text{ kg m}^{-3}$), as previously noted (Sect. 3.2).

Taking into account the trends observed in $\text{Chl } a_f$ concentration at the DCM relative to the MLD or water column stratification, a principal component analysis (PCA) was conducted for each cruise to evaluate the association between them (Table 3). For all cruises, two components were selected (eigenvalues > 1) that explained from 77% (March 2016) to 81% (September 2016) of the total variance. A variable was assigned to a given component considering the highest eigenvector value (indicated in bold numbers in Table 3). When two or more variables are grouped in the same component but with opposite signs, it means that they are inversely correlated. In June and September, $\text{Chl } a_f$ was

inversely associated with the MLD, while in March, it was unrelated to any physical variable.

3.4 Phytoplankton biomass and groups

3.4.1 Chlorophyll *a* distribution

$\text{Chl } a$ concentrations varied between 0.025 and 0.28 mg m^{-3} at the surface, and between 0.082 and 4.12 mg m^{-3} at the DCM (Figs. 7, 8, 9). The lowest concentrations were observed in June 2015, at both the surface and the DCM; peak surface concentrations were observed close to the GC in Transect A (B03 to B05), but did not exceed 0.1 mg m^{-3} in Transect B and increased southward. At the DCM, $\text{Chl } a$ concentrations showed no spatial trend in any transect, with levels as high as 1 mg m^{-3} (Fig. 7c, d).

Peak $\text{Chl } a$ concentrations at the DCM were recorded in March 2016, particularly at station A19 (Fig. 8b), followed by September 2016, with the highest values at stations B01 and A06 (Fig. 9c). Contrary to June and March, surface $\text{Chl } a$ concentrations in September increased from north to south (Fig. 9a, b).

3.4.2 Phytoplankton groups (CHEMTAX)

In June 2015, the surface community was dominated by Cyanobacteria, *Prochlorococcus* and Prymnesiophytes in both transects (Fig. 7). An exception was station B03 (Fig. 7a), where *Prochlorococcus* was not detected, coinciding with the highest $\text{Chl } a$ concentration of the entire transect. The second peak $\text{Chl } a$ concentration was observed at station B19, also associated with a lower contribution of Cyanobacteria and *Prochlorococcus* and a higher contribution of Prymnesiophytes. The DCM (Fig. 7c, d) recorded a significant decrease of Cyanobacteria and, to a lesser extent, of *Prochlorococcus*, and a higher contribution of Prymnesiophytes, diatoms, and Chlorophytes.

In March 2016 (Fig. 8), the dominant groups at the surface were also Cyanobacteria, *Prochlorococcus*, and Prymnesiophytes; again, *Prochlorococcus* was not observed at the GC mouth (station A05). At the DCM, Prymnesiophytes increased, *Prochlorococcus* decreased, and Cyanobacteria were absent (except for station C01). Again, there was a slight increase in diatoms and Chlorophytes, although their contribution was lower than in June 2015. Prymnesiophytes showed peak abundance in September 2016 (Fig. 9), accounting for up to 60% of the phytoplankton community at the surface (Fig. 9a). This group was also recorded at the DCM, although with a slightly lower contribution (20–40%), particularly in Transect A. Chlorophytes and Prasinophytes showed an increased proportion at the DCM, although they were not observed at stations A05 and F03, the northernmost stations of both transects. Diatoms made a variable

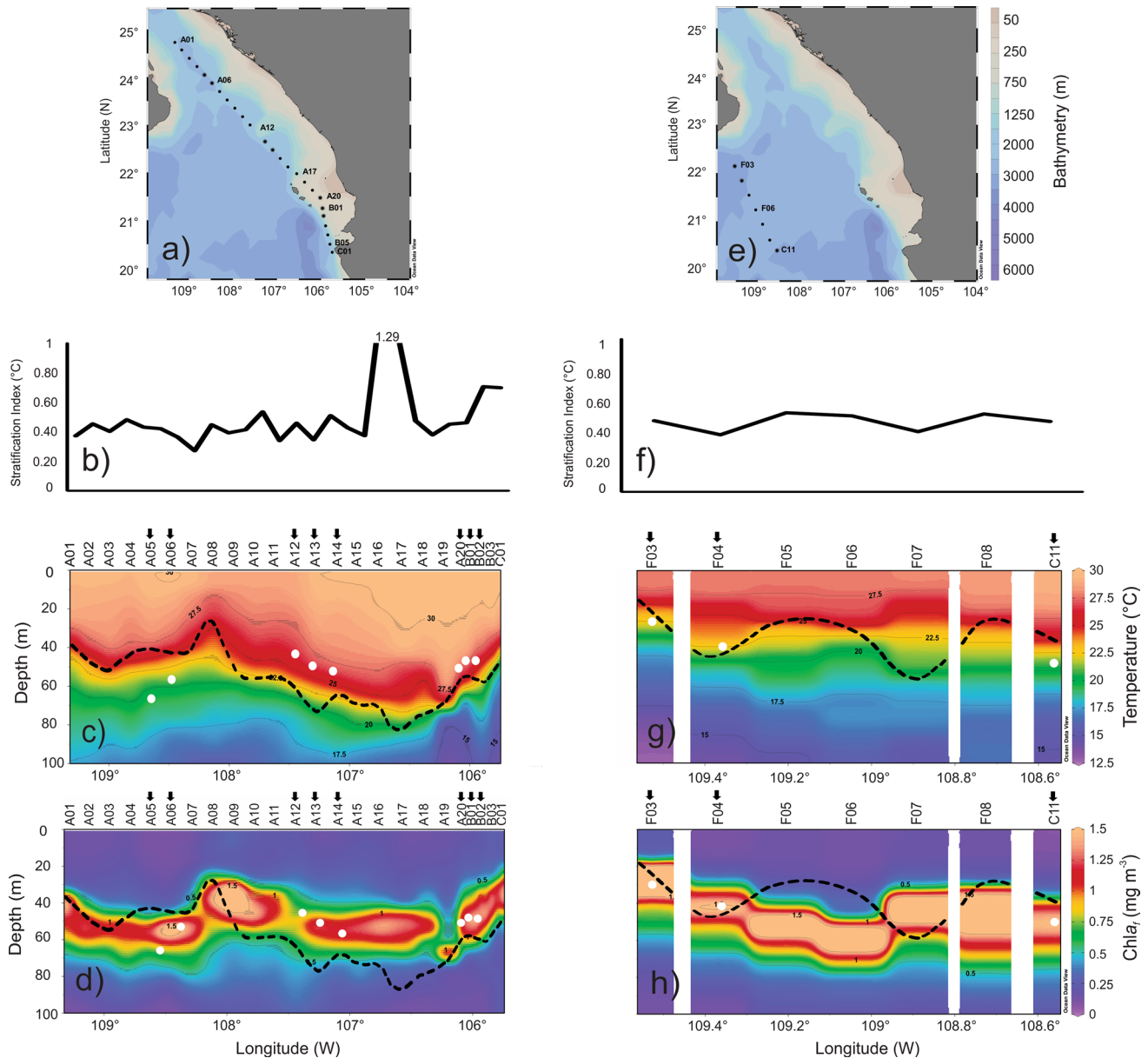


Fig. 6 Location of stations (**a**, **e**), stratification index (SI, °C), temperature (°C) and Chl a_f (mg m $^{-3}$) profiles for Transects A (**b–d**) and C (**f–h**) in September 2016. The dashed line is the bottom of the MLD;

white dots mark the depth of in-situ sampling. Black arrows show stations with phytoplankton pigment data

contribution, being absent in some stations and with peak abundances in stations with higher Chl a concentrations. *Prochlorococcus* was observed in all stations except B01, the station with the highest Chl a concentration in this transect (2.2 mg m $^{-3}$).

Considering the trends in the abundance of some groups relative to Chl a , the Spearman's correlation coefficient was calculated. Significant inverse relationships were observed for *Prochlorococcus*:Chl a ($R_s=0.83$) and Cyanobacteria:Chl a ($R_s=0.69$). Conversely, a significant direct relationship was observed between diatoms and Chl a

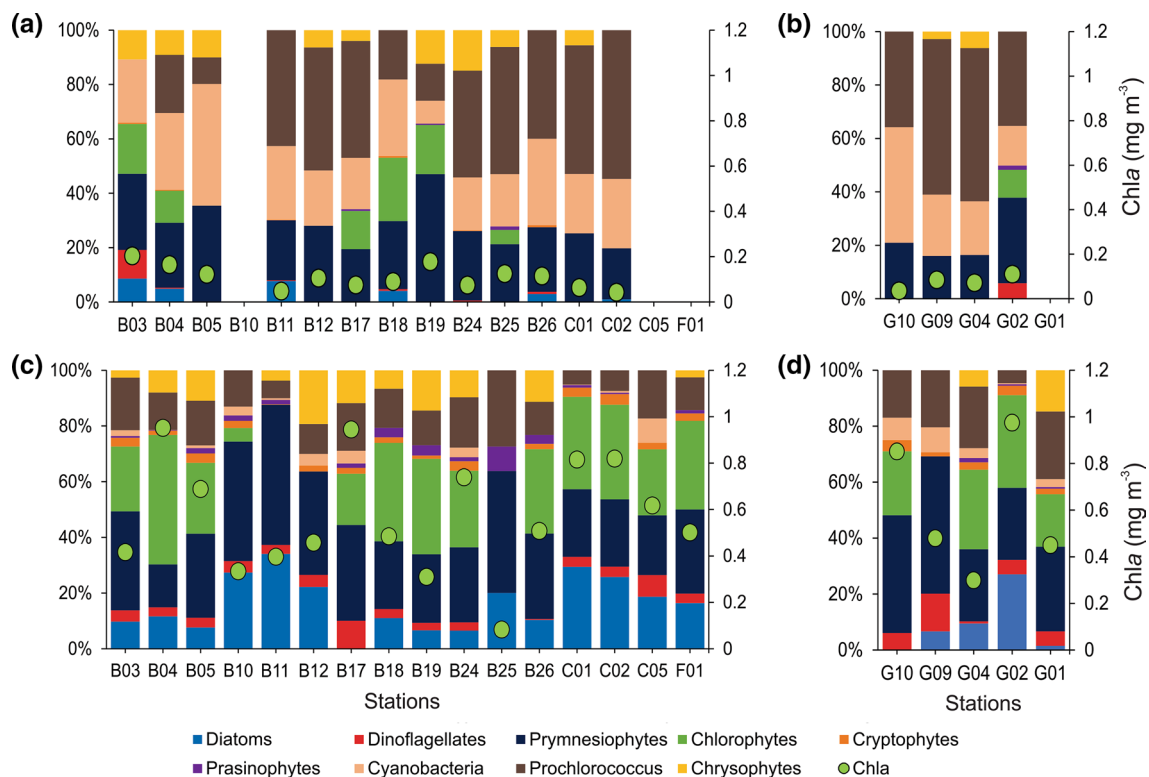
($R_s=0.61$). In addition, significant differences in the abundance of the dominant groups were observed between the surface and the DCM (Table 4) in all cruises.

A PCA was conducted to evaluate the interaction of MLD and SI with the abundance of some phytoplankton groups at the DCM (Table 5a). We excluded dinoflagellates, Cryptophytes and Prasinophytes from this analysis, because their pooled contribution during all cruises was below 15%. For all cruises, three components were selected according to their eigenvalues which should be higher than 1 (Kaiser criterion). These components accounted for 84% (September)

Table 3 Results of the principal component analysis (PCA) conducted to determine the association of Chla_f concentration at the DCM with the MLD and the stratification index (SI)

	June		March		September	
Eigenvalue	1.53	0.89	1.27	1.05	1.40	1.00
Proportion	0.51	0.30	0.42	0.35	0.47	0.34
Cumulative	0.51	0.81	0.42	0.77	0.47	0.80
	PC1	PC2	PC1	PC2	PC1	PC2
Chla_f	0.743	0.317	0.16	0.93	− 0.78	0.62
SI	− 0.524	0.860	0.73	− 0.39	− 0.22	− 0.79
MLD	− 0.837	− 0.221	− 0.84	− 0.18	0.86	− 0.08

In the first three lines of the table it is indicated the eigenvalue, the proportion of variance explained by each component and finally the cumulative proportion. Below are the selected components (PC1 and PC2) for each cruise. Bold numbers indicate the eigenvector associated with a given PC

**Fig. 7** Percentage contribution of each phytoplankton group in June 2015 for Transect A at the surface (a) and the DCM (c), and Transect B at the surface (b) and the DCM (d). Color bars correspond to

groups listed in the legend. Green circles indicate Chla concentration (mg m^{-3} , right axis) (color figure online)

and 86% (June and March) of the total variance as shown in the cumulative proportion indicated in Table 5a. To select which variable was associated to a given component, we considered the highest eigenvector. In June, the abundance of Prymnesiophytes and Chlorophytes was associated with the MLD in PC1, although this association was inverse for Prymnesiophytes but direct for Chlorophytes. Meanwhile, diatom abundance was associated with SI in PC2, while

Crysophytes abundance was unrelated to any physical variable. These associations were different in March; diatoms, Prymnesiophytes, and Chlorophytes were associated with each other but not with any physical variable. Instead, an inverse association between diatoms and the two other groups was observed. Again, Crysophytes abundance was unrelated to any other phytoplankton group or physical variable. Finally, in September, Prymnesiophytes abundance was

Fig. 8 Percentage contribution of each phytoplankton group in March 2016 for Transect A at the surface (a) and the DCM (b). Color bars correspond to groups listed in the legend. Green circles indicate Chl *a* concentration (mg m^{-3} , right axis)

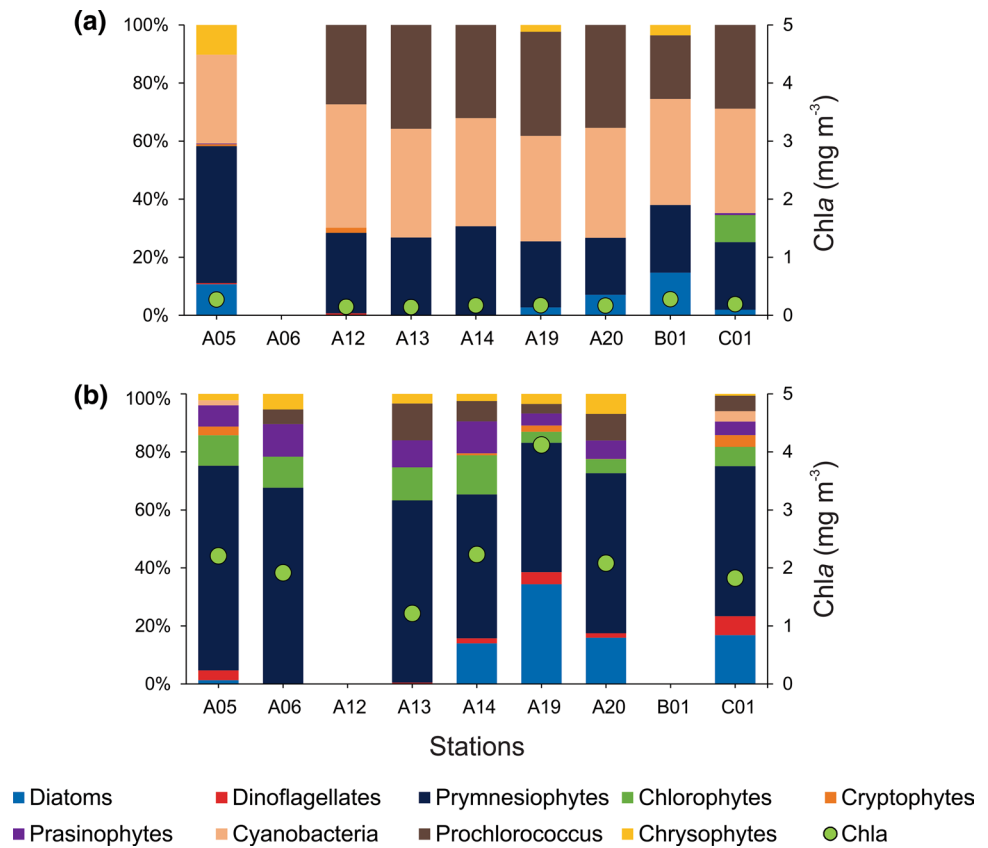


Fig. 9 Percentage contribution of each phytoplankton group in September 2016 for Transect A at the surface (a) and the DCM (c), and Transect C at the surface (b) and the DCM (d). Color bars correspond to groups listed in the legend. Green circles indicate Chl *a* concentration (mg m^{-3} , right axis) (color figure online)

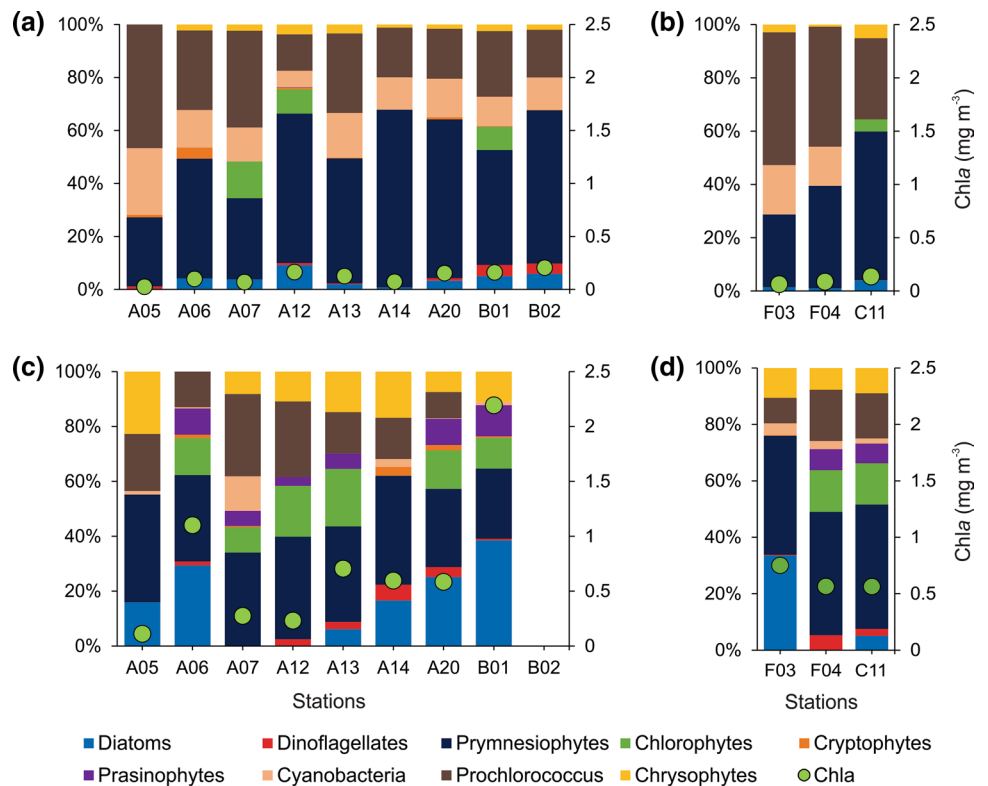


Table 4 Results of the Wilcoxon Rank-Sum Test conducted to evaluate differences in the abundance of phytoplankton groups between the surface and the DCM

Study period	Group	n		Calculated value		Critical value 1 - α = 95%		Conclusion surface vs DCM
		Surface	DCM	T_{surf}	T_{DCM}	TL	TU	
June	Diatoms	9	19	47	359	90	171	≠
	Cyanobacteria	17	16	208	353	217	327	≠
	Prochlorococcus	16	21	235	468	239	369	≠
	Prymnesiophytes	17	21	160	581	264	399	≠
	Chlorophytes	7	17	32	268	56	119	≠
	Chrysophytes	11	13	81	219	103	172	≠
March	Diatoms	5	5	16	39	18	37	≠
	Cyanobacteria	8	7	36	84	39	73	≠
	Prochlorococcus	8	3	52	3	8	28	≠
	Prymnesiophytes	7	6	28	63	28	56	≠
	Chlorophytes	3	7	3	35	7	26	≠
	Chrysophytes	3	7	8	47	7	26	≠
September	Diatoms	11	8	66	124	55	110	≠
	Cyanobacteria	11	9	87	123	68	121	≠
	Prochlorococcus	12	10	89	164	84	146	≠
	Prymnesiophytes	12	11	89	187	99	165	≠
	Chlorophytes	4	8	10	68	14	38	≠
	Chrysophytes	11	10	66	165	81	139	≠

Table includes the number of data (n) for each depth, the calculated critical values at the surface (T_{surf}) and the DCM (T_{DCM}), and the lower (TL) and upper (TU) limits of the critical values (from Wilcoxon et al. 1970). The hypothesis of equality is rejected if T_{surf} or T_{DCM} fall outside (below or above) the critical interval (TL, TU)

associated with both MLD and SI although with opposite signs, while the abundance of diatoms and Chlorophytes was inversely associated in PC2.

The effect of the seasonal variability in temperature and salinity on the abundance of phytoplankton groups was assessed with a new PCA including the entire dataset (Table 5b). In this case only two components were selected (eigenvalue > 1) which accounted for 54% of the total variance. In PC1, temperature was associated with diatoms, Chlorophytes, Cyanobacteria, and *Prochlorococcus*; however, while the abundance of diatoms and Chlorophytes was inversely related to temperature, the opposite was observed for Cyanobacteria and *Prochlorococcus*. In PC2, Prymnesiophytes abundance was inversely associated with salinity, while Chrysophytes showed a direct association.

4 Discussion

4.1 Phytoplankton biomass and hydrographic features

The NETP is a geographic region where different water masses converge and whose influence changes seasonally (Portela et al. 2016). In our study area and study periods, most data were located in transitional waters (Fig. 3).

However, while the GCW was observed in June related to the northernmost stations of Transect A, the CCW intruded in September, affecting some stations of Transect C. The intrusion of the CCW to this region, and in particular to the mouth of the gulf, has been observed mainly between late spring and summer (Portela et al. 2016), and occasionally also in fall and winter (Castro et al. 2000). Moreover, the GCW has been observed mainly in late fall and winter to the west of the entrance of the gulf (Castro et al. 2000; Collins et al. 2015), while in our study, its influence was stronger in late spring. However, the current seasonality observed (June 2015, March 2016, and September 2016) may have been affected by the presence of the 2015–2016 El Niño warm event. Particularly, June 2015 was considered as the warmest June in the region since 2010 (Sánchez-Velasco et al. 2017).

Our data show no apparent relationship between the distribution of water masses and phytoplankton biomass (indicated by $Chla_f$). Instead, the vertical distribution of $Chla_f$ and the formation of a DCM appear to be related to the thermal structure of the water column, with peak $Chla_f$ concentrations close to the MLD in all cruises (Figs. 4, 5, 6). This vertical distribution is commonly observed in stratified oceans and has been related to the thermocline (or nutricline) or the mixing layer depth (Cullen 2015). In particular, the bottom of the mixed layer represents a transition zone for phytoplankton communities, which will be exposed

Table 5 Results of a principal component analysis (PCA) applied to (a) determine the association of phytoplankton groups at the DCM with the MLD and the stratification index (SI) for each cruise; (b) determine the association of groups with temperature and salinity considering the entire dataset (all cruises and depths)

(a) DCM data	June			March			September		
Eigenvalue	2.43	1.53	1.18	2.75	1.47	0.94	2.08	1.71	1.24
Proportion	0.41	0.26	0.20	0.46	0.25	0.16	0.35	0.29	0.21
Cumulative	0.41	0.66	0.86	0.46	0.70	0.86	0.35	0.63	0.84
	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3	PC1	PC2	PC3
Diatoms	0.193	− 0.938	0.009	0.930	0.032	0.337	0.238	0.909	0.045
Prymnesiophytes	0.973	0.075	0.009	− 0.884	− 0.285	− 0.181	− 0.834	− 0.301	− 0.167
Chlorophytes	− 0.882	0.040	0.154	− 0.788	0.370	− 0.168	0.623	− 0.652	− 0.326
Crysophytes	− 0.231	0.460	− 0.815	− 0.006	− 0.885	− 0.051	− 0.458	− 0.075	0.862
MLD	− 0.661	0.049	0.446	− 0.512	0.458	0.605	0.591	− 0.507	0.581
SI	0.428	0.657	0.541	0.469	0.511	− 0.632	0.620	0.329	0.170
(b) All data/cruises									
Eigenvalue	2.98	1.36							
Proportion	0.37	0.17							
Cumulative	0.37	0.54							
	PC1	PC2							
Diatoms	0.620	0.257							
Prymnesiophytes	0.348	0.666							
Chlorophytes	0.579	− 0.394							
Cyanobacteria	− 0.840	− 0.093							
Prochlorococcus	− 0.835	− 0.266							
Crysophytes	0.437	− 0.467							
Temperature	− 0.719	0.208							
Salinity	0.184	− 0.595							

In the first three lines of each section (a or b), it is indicated the eigenvalue, the proportion of variance explained by each component and the cumulative proportion. Below are the selected components (PC1, PC2 and PC3 in a, or PC1 and PC2 in b) for each cruise. Bold numbers indicate the eigenvector associated with a given PC

to opposite vertical gradients of light and nutrients (Huisman et al. 2006). In addition, the degree of stratification at the thermocline (which is related to turbulence) drives the supply of nutrients from nutrient-rich bottom waters into the euphotic zone (Sharples et al. 2013). Seasonal or temporal changes in the MLD and water column stratification (or SI) are affected by particular processes such as interannual events (e.g., El Niño) or heavy rain and strong winds. Hence, disturbances in water column stratification affect phytoplankton dynamics since the former will be related to changes in the supply of light and nutrients for phytoplankton growth. In our study region, a statistical relationship between $Chla_f$ concentration at the DCM and the MLD was only confirmed for June and September (Table 4), the warmest and most stratified months of the study periods. In March (the coldest month and the end of winter), $Chla_f$ concentration at the DCM was not related to either the MLD or the SI. However, the SI was unrelated to $Chla_f$ concentration at the DCM in any of the three cruises, according to our data.

This suggests that the increase in phytoplankton biomass at the DCM does not depend on the vertical input of nutrients alone. Indeed, other mechanisms have been called to explain the formation of the DCM (Cullen 2015). In addition to an increased phytoplankton growth near the thermocline associated with the vertical input of nutrients (and the SI), photoacclimation of pigment content leads to higher $Chla$ levels relative to phytoplankton biomass at a greater depth. Some phytoplankton groups change their swimming behavior or buoyancy capacity, forming phytoplankton aggregations in some layers. More recently (Moeller et al. 2019), light-dependent grazing by microzooplankton was also suggested as an explanation of the lower phytoplankton biomass near the surface and its accumulation at a greater depth, fostering the formation of the DCM.

March is a transitional period from late winter to spring. During this winter cruise only Transect A was sampled, and the deep MLD was associated with a weaker stratification (Fig. 5). Colder waters to the north are associated with the

winter cooling of the Gulf of California (Portela et al. 2016). At the same time, the cooling of surface waters promoted deeper MLD and stronger mixing intensity (or lower SI, Fig. 5) that usually produces higher nutrient levels in the mixed layer relative to other seasons (Bustos-Serrano and Castro-Valdéz 2006). The $\text{Chl}a_f$ concentrations at the DCM recorded during this cruise were relatively high ($\text{Chl}a$ were the highest), indicating that light and nutrients were suitable for phytoplankton growth during this period, in particular at the DCM, what may explain the lack of association of $\text{Chl}a_f$ with either the MLD or the SI (Table 4).

In June 2015, the NETP was affected by the warm 2015–2016 El Niño and this month was considered the warmest June since 2010 (Sánchez-Velasco et al. 2017). $\text{Chl}a_f$ concentrations were the lowest (Fig. 4), particularly at the DCM, although these could characterize spring conditions in the area. The depth of the thermocline (represented by the MLD) tended to be shallower than in the other cruises (Fig. 4), particularly in most of Transect A. Warm events promote the deepening of the thermocline and a lower input of nutrients into the euphotic zone in the NETP (Chavez et al. 2002; Fiedler 2002). Although the MLD was relatively shallow during June 2015, the low $\text{Chl}a_f$ concentrations at the DCM can be associated with the effect of this event (and the consequent lower nutrient input). However, the higher abundance of fish larvae in the surface mixed layer during this season should be considered (Sánchez-Velasco et al. 2017), suggesting a likely top-down control of phytoplankton biomass. Further studies should be conducted in similar periods of the year, including the measurement of nutrient concentrations, to evaluate whether the low $\text{Chl}a_f$ concentrations resulted from the warm event or were part of the seasonal cycle in the area.

The September (summer) cruise was also characterized by high surface temperatures and marked stratification, although with a deeper MLD than in June. The typical summer stratification should be associated to low-nutrient surface waters and phytoplankton growth limited by nutrients, which would be an expected finding in our data from the end of the season. However, $\text{Chl}a_f$ concentrations at the DCM were the highest of all cruises (Fig. 6) although they were also associated with the MLD (Table 5a), as observed in June. To note, the study area was previously affected by the Category 1 Hurricane Newton (4–7 September 2016), with winds up to 148 km/h (Berg 2017). It became a hurricane by September 5 some 115 n.m. west-southwest of Cabo Corrientes (México), reaching its peak intensity on September 6 with a northward trajectory along Transect C (Fig. 2e, f). Although its trajectory was centered along this transect, it affected the entire study region (see Fig. 5 in Berg 2017). The forcing of hurricane winds produces turbulence, the vertical mixing of the water column and a deepening of the mixed layer (Babin et al. 2004; Prasad and Hogan 2007),

which in turn injects nutrients into the euphotic zone and promotes phytoplankton growth. Many investigations have documented the effect of hurricanes in promoting turbulent mixing and the increase in phytoplankton biomass (Babin et al. 2004; Gierach and Subrahmanyam 2007; Wang and Zhao 2008; Fiedler et al. 2013; Zhao et al. 2015; Avila-Alonso et al. 2019). Indeed, the work of Fiedler et al. (2013) was based on the effect of a tropical cyclone on a region just south of our study region. Their work documented that $\text{Chl}a$ concentration increased by 33% at surface and 35% over the euphotic zone and that these changes persisted for at least four weeks after the hurricane passage. In addition, other investigations documented that maximum $\text{Chl}a$ concentrations have been recorded in the first and second weeks after hurricanes passage (Babin et al. 2004; Zhao et al. 2015; Avila-Alonso et al. 2019). Our sampling was carried out one week after the passage of the hurricane (13 to 23 September 2016), when the water column was strongly stratified (Fig. 6). The highest $\text{Chl}a_f$ concentrations were observed at the DCM, and were also characterized by being distributed across a broader depth range, in particular in Transect C, where $\text{Chl}a_f$ concentrations were even higher than in Transect A (Fig. 6). Although at surface there was no significant increase in $\text{Chl}a_f$ concentration, we hypothesize that the pattern observed in $\text{Chl}a_f$ vertical distribution can be a result of the effect of Hurricane Newton which injected nutrients into surface layers that not only favored phytoplankton growth but also distributed cells over that broader depth range, as also observed by Fiedler et al. (2013) and suggested by Avila-Alonso et al. (2019). It has to be considered that broader DCMs have been also associated with both more gradual temperature gradients and a weaker stratification, leading to the dispersal of phytoplankton cells over a broader depth range (Barnett et al. 2019). Although the SI (and the temperature gradient) peaked during this cruise, the previous mixing associated with Newton and the subsequent stratification of the water column can be a possible explanation for this distribution. Indeed, a broad DCM was also observed in March, coinciding with a weaker stratification.

4.2 Vertical distribution of phytoplankton biomass and taxonomic composition

The temporal and vertical distribution of $\text{Chl}a$ concentration (Figs. 7, 8, 9) showed almost the same trends observed in $\text{Chl}a_f$, although peak $\text{Chl}a$ concentrations were observed in March, while peak $\text{Chl}a_f$ concentrations occurred in September. However, the taxonomic composition of the phytoplankton community across the water column remained constant from one cruise to another, with Cyanobacteria (including *Prochlorococcus*) and Prymnesiophytes dominating at the surface, while Prymnesiophytes were observed in high numbers at the DCM along with Chlorophytes, diatoms,

and occasionally Crysiophytes (Figs. 7, 8, 9). Although the differences between groups at the surface vs. the DCM were statistically significant (Table 3), differences between cruises were also observed. Particularly in June 2015, the abundance of Chlorophytes at the DCM was the highest of all cruises. In September 2016, Prymnesiophyte abundance at the surface was higher than at the DCM, while in the other cruises the highest abundance was recorded at the DCM. The influence of Hurricane Newton in the vertical distribution of Prymnesiophytes is suggested, as for *Chla_f*. Indeed, a similar pattern was observed by Painter et al. (2016) who documented that after a storm passage in the northeastern Atlantic it was observed a dominance of the nanoplankton (>2 and <20 µm) fraction. In particular, they observed that 19'Hex (chemotaxonomic marker for Prymnesiophytes) was the dominant accessory pigment post-storm and that the storm promoted a vertical reorganization of the water column and of resident phytoplankton communities. Future studies should evaluate the effect of hurricanes in phytoplankton biomass and community composition in the NETP, a region known as the most active in the genesis of tropical cyclones (and hurricanes) worldwide (Molinari et al. 2000), with an annual average of 7.4 hurricanes (Romero-Valdillo et al. 2007).

The dominance of Cyanobacteria (in particular *Synechococcus*) and *Prochlorococcus* in low-nutrient surface waters has been reported in many studies (Bouman et al. 2011; Araujo et al. 2016; Latasa et al. 2016), associated with their high surface/volume ratio that allows them to attain higher growth rates under low-nutrient conditions. According to our data, the abundance of Cyanobacteria increased at lower *Chla* concentrations, indicating their preference for oligotrophic waters. Taylor and Landry (2018) also observed the increasing abundance of these picoplankton groups associated with decreasing biomass in different regions of the Pacific Ocean. In addition, the abundances of *Prochlorococcus* and Cyanobacteria were positively related to temperature (Table 5b), consistent with their highest abundance at the surface. However, they may occupy different niches, ecotypes, and clades according to temperature preferences, differences in light-harvesting systems, or nitrogen sources (Bouman et al. 2011). These could explain why *Prochlorococcus* was observed at both the surface and the DCM. High-light ecotypes of *Prochlorococcus* are favored in highly stratified waters, others coexist with *Synechococcus* in moderately mixed waters, and low-light (LL) ecotypes are located in zones where mixing conditions range between well mixed and strongly stratified (Bouman et al. 2011), as in the DCM. A recent study performed in coastal waters off the Mexican coast south of Cabo Corrientes (Santana-Vega et al. 2018) between April and May 2011 used flow cytometry and recorded peak *Synechococcus* abundances at surface waters, while *Prochlorococcus* increased in abundance in deeper

layers, in particular in a second subsurface fluorescence maximum. The high contribution of *Prochlorococcus* at the surface observed in our data could be related to particular oceanographic conditions compared to southern waters, or to seasonal differences. However, methodological differences in abundance estimation could not be ruled out to explain such differences; further studies should evaluate the abundance of these groups using other approximations.

Moreover, diatoms abundance was positively related to *Chla* ($R_s=0.61$) and inversely related to temperature (Table 5b), explaining their higher contribution at the DCM. The higher diatoms abundance at the DCM has been related to their high-nutrient and low-light requirements (Latasa et al. 2016). However, in June their abundance at the DCM increased when stratification was stronger (Table 5b), suggesting that their abundance may also be associated with physical accumulation. At the DCM, Prymnesiophytes were the most abundant group, although Chlorophytes made a similar contribution in June (Fig. 7). Prymnesiophytes comprise mostly marine algal species, many of which are characterized by calcite plates that cover the cell (coccoliths), the so-called coccolithophores (Billard and Inouye 2004), which belong to nanoplankton (2–20 µm). They are recognized for their role in the carbon and climate cycles (Nair et al. 2008), although non-calcifying Prymnesiophytes also exist (in the picoplankton size fraction). It has been suggested (Gregg and Casey 2007) that the presence of this group is determined by their ability to compete for light and nutrients. In particular, coccolithophores have low growth rates but high sinking rates, and their growth potential depends on finding areas in the water column where nutrients and light are low enough to inhibit the growth of larger groups (such as diatoms), but with a certain mixing condition that prevents them from sinking to deeper areas. In our study, Prymnesiophytes were observed coexisting with diatoms, Chlorophytes, and Chrysophytes in the DCM (Figs. 7, 8, 9), confirming that they thrive in deeper layers of the water column, as observed by Latasa et al. (2017) in NW Mediterranean waters. However, Chlorophytes have been previously associated with mesotrophic conditions and well-mixed layers (Bouman et al. 2011), a finding that is not consistent with our data, considering that the higher abundance of Chlorophytes was observed in June, when the El Niño event probably led to low-nutrient conditions, as suggested by the low *Chla_f* and *Chla* concentrations. On the other hand, no statistical relationship was observed between the abundance of Chlorophytes and *Chla* concentration, which may indicate that the distribution of this group is unrelated to the trophic status of these waters (oligo-, meso-, or eutrophic). Finally, the association between these groups and the physical variables (MLD and SI) changed with the season (Table 5a). In June, a deeper MLD was associated with an increase in Chlorophytes, while the opposite was

true for Prymnesiophytes. In March, neither the MLD nor the SI was related to the abundance of these groups, contrary to *Chla_f* concentration, indicating that their distribution in the water column should be associated with another of the mechanisms mentioned in the previous section. In September, diatoms and Chlorophytes shared the same eigenspace (PC1), albeit with opposite signs. Furthermore, Prymnesiophytes abundance was inversely associated with the MLD, as recorded in June, although during this cruise they were also associated to the SI. It is important to bear in mind that the composition of phytoplankton results from a series of events not fully captured in the snapshot provided by a cruise, making it difficult to establish causal relationships with the environmental variables measured. However, consistent trends in variability at a regional scale were observed in our data that provide a first insight into further ecological and biogeographical interpretations.

5 Conclusion

This study is the first dedicated to describe the phytoplankton community composition in this region of the NETP. Our results showed that it seems to be characterized by a stable vertical distribution of phytoplankton biomass regardless of the season of the year (winter, spring or summer). A subsurface maximum (DCM) is always observed and community composition at the surface was generally dominated by picoplankton (Cyanobacteria and *Prochlorococcus*), and occasionally Prymnesiophytes, while at the DCM the abundance of larger groups (diatoms and Prymnesiophytes) increases. However, during the spring cruise (June 2015), affected by the 2015–2016 El Niño, phytoplankton biomass at the DCM markedly decreased along with an increase in the abundance of Chlorophytes, probably associated with stronger thermal stratification and lower vertical input of nutrients. On the other hand, in September 2016 there was an unexpected increase in phytoplankton biomass at the DCM although stratification was also strong, with a greater abundance of Prymnesiophytes at the surface. The effect of Hurricane Newton in these results is suggested and future studies should evaluate the effect of hurricanes on phytoplankton biomass and community composition in the NETP. In addition, the evaluation of nutrients and light levels in the water column should be incorporated into future studies to quantify the effects of these variables on phytoplankton variability. Finally, chemotaxonomy (HPLC/CHEMTAX) proved to be a valuable tool for describing phytoplankton distribution at group level and its relationship with physical processes. However, we recommend using other techniques, such as microscopy and flow cytometry, for a more detailed evaluation of phytoplankton taxonomic composition and its impact on other trophic levels and carbon fluxes.

Acknowledgements This study was supported by the projects "Influence of mesoscale eddies on fish larval habitats (with emphasis on commercially important species) in the oxygen minimum zone of the Pacific Ocean off Mexico: open ocean and island effect" (SEP-CONACYT 236864) and "Testing paradigms on the expansion of the oxygen minimum zone: reduction of the vertical habitat of zooplankton and its effect on the pelagic ecosystem by means of autonomous sampling methods" (CONACYT 8662). The first author received support from CONACYT (Mexican Council of Science) through a Ph.D. scholarship (No. 446005). The authors gratefully acknowledge the comments of two anonymous reviewers. María Elena Sánchez-Salazar edited the English manuscript.

References

- Araujo MLV, Borges-Mendes CR, Tavano VM et al (2016) Contrasting patterns of phytoplankton pigments and chemotaxonomic groups along 30°S in the subtropical South Atlantic Ocean. *Deep Res Part I*. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2016.12.004>
- Avila-Alonso D, Baetens JM, Cardenas R, De Baets B (2019) The impact of hurricanes on the oceanographic conditions in the Exclusive Economic Zone of Cuba. *Rem Sen Environ* 233:111339. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2019.111339>
- Babin SM, Carton JA, Dickey TD, Wiggert JD (2004) Satellite evidence of hurricane-induced phytoplankton blooms in an oceanic desert. *J Geoph Res* 109:C03043. <https://doi.org/10.1029/2003JC001938>
- Barnett ML, Kemp AE, Hickman AE, Purdie DA (2019) Shelf sea subsurface chlorophyll maximum thin layers have a distinct phytoplankton community structure. *Con Shelf Res* 174:140–157. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2018.12.007>
- Berg R (2017) Hurricane Newton (EP152016). National Hurricane Center. Tropical cyclone report. https://www.nhc.noaa.gov/data/tcr/EP152016_Newton.pdf. Accessed 20 June 2019
- Billard C, Inouye I (2004) What is new in coccolithophore biology? In: Thierstein HR, Young JR (eds) *Coccolithophores*. Springer, Berlin
- Bouman HA, Ulloa O, Barlow R et al (2011) Water-column stratification governs the community structure of subtropical marine picophytoplankton. *Environ Microbiol Rep* 3:473–482. <https://doi.org/10.1111/j.1758-2229.2011.00241.x>
- Braeken J, Van Assen MA (2017) An empirical Kaiser criterion. *Psychol Methods* 22(3):450
- Bustos-Serrano H, Castro-Valdéz R (2006) Flux of nutrients in the Gulf of California: Geostrophic approach. *Mar Chem* 99:210–219. <https://doi.org/10.1016/j.marchem.2005.09.012>
- Carswell T, Costa M, Young E et al (2017) Evaluation of MODIS-Aqua atmospheric correction and chlorophyll products of Western North American coastal waters based on 13 years of data. *Remote Sens* 9(10):1063
- Castro R, Mascarenhas AS, Durazo R, Collins CA (2000) Seasonal variation of the temperature and salinity at the entrance to the Gulf of California, México. *Cienc Mar* 26:561–583
- Cavole LM, Demko AM, Diner RE (2016) Biological impacts of the 2013–2015 warm-water anomaly in the Northeast Pacific: Winners, losers, and the future. *Oceanography* 29(2):273–285
- Cepeda-Morales J, Beier E, Lavín MF, Godínez VM (2009) Effect of the oxygen minimum zone on the second chlorophyll maximum in the Eastern Tropical Pacific off Mexico. *Ciencias Mar* 35:389–403
- Chavez FP, Pennington JT, Castro CG et al (2002) Biological and chemical consequences of the 1997–1998 El Niño in central California waters. *Prog Oceanogr* 54(1–4):205–232
- Collins CA, Castro R, Mascarenhas A (2015) Properties of an upper ocean front associated with water mass boundaries at the entrance

- to the Gulf of California, November 2004. Deep Res Part II 119:48–60. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2014.06.002>
- Cullen JJ (2015) Subsurface Chlorophyll Maximum Layers: Enduring engima or mystery solved? Annu Rev Mar Sci 7:207–239. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010213-135111>
- Di Lorenzo E, Mantua N (2016) Multi-year persistence of the 2014/15 North Pacific marine heatwave. Nat Clim Chang 6(11):1042
- Fiedler PC (2002) Environmental change in the eastern tropical Pacific Ocean: review of ENSO and decadal variability. Mar Ecol Prog Ser 244:265–283
- Fiedler PC, Talley LD (2006) Hydrography of the eastern tropical Pacific: a review. Progr Oceanogr 69:143–180. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.008>
- Fiedler PC, Redfern JV, Noord JV, Hall C, Pitman RL, Ballance LT (2013) Effects of a tropical cyclone on a pelagic ecosystem from the physical environment to top predators. Mar Ecol Progr Ser 484:1–16. <https://doi.org/10.3354/meps10378>
- Finkel ZV, Beardall J, Flynn KJ et al (2010) Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. J Plankton Res 32:119–137
- Gierach MM, Subrahmanyam B (2007) Satellite data analysis of the upper ocean response to Hurricanes Katrina and Rita (2005) in the Gulf of Mexico. IEEE Geol Remote Sens Lett 4(1):132–136
- Godínez VM, Beier E, Lavín MF, Kurczyn JA (2010) Circulation at the entrance of the Gulf of California from satellite altimeter and hydrographic observations. J Geophys Res. <https://doi.org/10.1029/2009jc005705>
- Gregg WW, Casey NW (2007) Sampling biases in MODIS and SeaWiFS ocean chlorophyll data. Remote Sens Environ 111:25–35. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2007.03.008>
- Guidi L, Stemann L, Jackson GA (2009) Effects of phyto community on production, size and export of large aggregates. Limnol Oceanogr 54:1951–1963. <https://doi.org/10.4319/lo.2009.54.6.1951>
- Hall NS, Paerl HW (2011) Vertical migration patterns of phytoflagellates in relation to light and nutrient availability in a shallow microtidal estuary. Mar Ecol Prog Ser 425:1–19. <https://doi.org/10.3354/meps09031>
- Hernández-Becerril D, Pastén-Miranda N (2015) Abundancia y distribución de la cianobacteria picoplanctónica Synechococcus en Bahía de La Paz y Cuenca Carmen, Golfo de California (junio, 2001). Hidrobiológica 25:357–364
- Higgins HW, Wright SW, Schlüter L (2011) Quantitative interpretation of chemotaxonomic pigment data. In: Roy S, Llewellyn CA, Egeland SA, Johnsen G (eds) Phytoplankton pigments: characterization chemotaxonomy and applications in oceanography. Cambridge University Press, Cambridge, pp 257–313
- Hooker SB, Rees NW, Aiken J (2000) An objective methodology for identifying oceanic provinces. Prog Oceanogr 45:313–338. [https://doi.org/10.1016/S0079-6611\(00\)00006-9](https://doi.org/10.1016/S0079-6611(00)00006-9)
- Hooker SB, Van Heukelem L, Thomas CS et al (2005) Second SeaWiFS HPLC analysis round-robin experiment (SeaHARRE-2). National Aeronautics and Space Administration Goddard Space Flight Center, Greenbelt
- Huisman J, Thi NNP, Karl DM, Sommeijer B (2006) Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum. Nature 439:322–325. <https://doi.org/10.1038/nature04245>
- Jacox MG, Hazen EL, Zaba KD et al (2016) Impacts of the 2015–2016 El Niño on the California Current System: Early assessment and comparison to past events. Geophys Res Lett 43(13):7072–7080
- Jeffrey SW, Wright SW, Zapata M (2011) Microalgal classes and their signature pigments. In: Roy S, Llewellyn CA, Egeland E, Johnsen G (eds) Phytoplankton pigments: characterization, chemotaxonomy and applications in oceanography. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3–77. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511732263.004>
- Kahru M, Di Lorenzo E, Manzano-Sarabia M, Mitchell BG (2012) Spatial and temporal statistics of sea surface temperature and chlorophyll fronts in the California Current. J Plankton Res 34:749–760. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs010>
- Kahru M, Kudela RM, Anderson CR, Mitchell BG (2015) Optimized merger of ocean chlorophyll algorithms of MODIS-aqua and VIIRS. IEEE Geosci Remote Sens Lett 12:2282–2285. <https://doi.org/10.1109/LGRS.2015.2470250>
- Kheirredine M, Ouhssain M, Claustre H et al (2017) Assessing pigment-based phytoplankton community distributions in the Red Sea. Front Mar Sci 4:1–18. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00132>
- Kurczyn JA, Beier E, Lavín MF, Chaigneau A (2012) Mesoscale eddies in the northeastern Pacific tropical-subtropical transition zone: statistical characterization from satellite altimetry. J Geophys Res Ocean. <https://doi.org/10.1029/2012jc007970>
- Latasa M, Cabello AM, Morán XA et al (2017) Distribution of phytoplankton groups with the deep chlorophyll maximum. Limnol Oceanogr 62:665–685. <https://doi.org/10.1002/lno.10452>
- Latasa M, Gutiérrez-Rodríguez A, Cabello AMM, Scharek R (2016) Influence of light and nutrients on the vertical distribution of marine phytoplankton groups in the deep chlorophyll maximum. Sci Mar 80:S157–S162
- Lavín MF, Beier E, Godínez VM, Amador A (2009) SST, thermohaline structure, and circulation in the southern Gulf of California in June 2004 during the North American Monsoon Experiment. J Geophys Res 114:1–22. <https://doi.org/10.1029/2008JC004896>
- Lavín MF, Fiedler PC, Amador JA et al (2006) A review of eastern tropical Pacific oceanography : Summary Progress in Oceanography. A review of eastern tropical Pacific oceanography : summary. Prog Oceanogr. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.03.005>
- Mackey MD, Mackey DJ, Higgins HW, Wright SW (1996) CHEMTAX—a program for estimating class abundances from chemical markers: application to HPLC measurements of phytoplankton. Mar Ecol Prog Ser 144:265–283
- Martínez-Ortega RM, Tuya Pendás LC, Martínez-Ortega M, et al. (2009) El coeficiente de correlación de Spearman caracterización. Rev Habanera de Cienc Méd 8(2)
- Moeller HV, Laufkötter C, Sweeney EM, Johnson MD (2019) Light-dependent grazing can drive formation and deepening of deep chlorophyll maxima. Nat Commun 10(1):1978
- Molinari J, Vollaro D, Skubis S, Dickinson M (2000) Origins and mechanisms of eastern pacific tropical cyclogenesis: a case study. Mon Weather Rev 128:125–139
- Morales SE, Meyer M, Currie K, Baltar F (2018) Are oceanic fronts ecotones? Seasonal changes along the subtropical front show fronts as bacterioplankton transition zones but not diversity hotspots. Environ Microbiol Rep 10:184–189. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12618>
- Nair A, Sathyendranath S, Platt T et al (2008) Remote sensing of phytoplankton functional types. Remote Sens Environ 112:3366–3375. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.01.021>
- O'Reilly JE, Maritorena S, Mitchell BG et al (1998) Ocean color chlorophyll algorithms for SeaWiFS. J Geophys Res Oceans 103(C11):24937–24953
- O'Reilly JE, Maritorena S, Siegel DA et al (2000) Ocean color chlorophyll a algorithms for SeaWiFS, OC2, and OC4: Version 4. SeaWiFS Postlaunch Calib Valid Anal Part 3:9–23
- Ohman MD (2018) Introduction to collection of papers on the response of the southern California Current Ecosystem to the Warm Anomaly and El Niño, 2014–16. Deep Sea Res Part 1 Oceanogr Res Pap 140:1–3
- Painter SC, Finlay M, Hemslev VS, Martin AP (2016) Seasonality, phytoplankton succession and the biogeochemical impacts of an autumn storm in the northeast Atlantic Ocean. Progr Oceanogr 142:72–104. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.02.001>

- Portela E, Beier E, Barton ED et al (2016) Water masses and circulation in the tropical pacific off central mexico and surrounding areas. *J Phys Oceanogr* 46:3069–3081. <https://doi.org/10.1175/JPO-D-16-0068.1>
- Prasad TG, Hogan PJ (2007) Upper-ocean response to Hurricane Ivan in a 1/25 nested Gulf of Mexico HYCOM. *J Geophys Res*. <https://doi.org/10.1029/2006JC003695>
- Rodríguez-Salazar ME, Álvarez-Hernández S, Núñez Bravo (2001) Coeficientes de Asociación. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Plaza y Váldes S.A. de C.V., México, p 155
- Romero-Vadillo E, Zaytsev O, Morales-Pérez R (2007) Tropical cyclone statistics in the Northeastern Pacific. *Atmosfera* 20:197–213
- Sánchez-Velasco L, Beier E, Godínez VM et al (2017) Hydrographic and fish larvae distribution during the “Godzilla El Niño 2015–2016” in the northern end of the shallow oxygen minimum zone of the Eastern Tropical Pacific Ocean. *J Geophys Res Ocean* 122:2156–2170. <https://doi.org/10.1002/2016JC012622>
- Santamaría-del-Ángel E, González-Silvera A, Millán-Núñez R et al (2011) Determining dynamic biogeographic regions using remote sensing data. *Handbook of satellite remote sensing image interpretation: applications for marine living resources conservation and management*. EU PRESPO and IOCCG, Germany, pp 273–291
- Santana-Vega Z, Morales-Blake AR, Varona-Cordero F (2018) Prokaryotic picoplankton distribution within the oxygen minimum zone of the central Mexican Pacific across environmental gradients. *Braz J Oceanogr* 66:157–171. <https://doi.org/10.1590/S1679-87592018004806602>
- Sharples J, Ellis JR, Nolan G et al (2013) Fishing and the oceanography of a stratified shelf sea. *Program Oceanogr* 117:130–139
- Sieburth J, Smetacek V, Lenz J (1978) Pelagic ecosystem structure: heterotrophic. *Limnol Oceanogr* 23:1256–1263
- Stramma L, Schmidtko S, Levin LA, Johnson GC (2010) Ocean oxygen minima expansions and their biological impacts. *Deep Res Part I*:1–9. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2010.01.005>
- Taylor AG, Landry MR (2018) Phytoplankton biomass and size structure across trophic gradients in the southern California Current and adjacent ocean ecosystems. *Mar Ecol Prog Ser* 592:1–17. <https://doi.org/10.3354/meps12526>
- Thomas CS (2012) The HPLC method. In: *The fifth SeaWiFS HPLC analysis round-robin experiment (SeaHARRE-5)*, pp 63–72
- Thronsdon J (1997) The planktonic marine flagellates. In: Tomas CR (ed) *Identifying marine phytoplankton*. Academic, San Diego, pp 591–729
- Van Heukelem L, Thomas CS (2001) Computer-assisted high-performance liquid chromatography method development with applications to the isolation and analysis of phytoplankton pigments. *J Chromatogr A*. [https://doi.org/10.1016/S0378-4347\(00\)00603-4](https://doi.org/10.1016/S0378-4347(00)00603-4)
- Wang D, Zhao H (2008) Estimation of phytoplankton responses to hurricane gonu over the arabian sea based on ocean color data. *Sensors* 8:4878–4893. <https://doi.org/10.3390/s8084878>
- Wilcoxon F (1945) Individual comparison by ranking methods. *Biometrics* 1:80–83
- Wilcoxon F, Katti SK, Wilcox RA (1970) Critical values and probability levels for the Wilcoxon rank sum test and the Wilcoxon signed rank test. *Select Tables Math Stat* 1:171–259
- Wilcoxon F, Wilcoxon RA (1964) *Some rapid approximate statistical procedures*. N.Y Laboratories, Division of the American Cyanamid Company, Pear River
- Wright SW, Ishikawa A, Marchant HJ et al (2009) Composition and significance of picophytoplankton in Antarctic waters. *Polar Biol*. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0582-9>
- Zhao H, Shao J, Han G, Yang D, Lv J (2015) Influence of typhoon matsa on phytoplankton chlorophyll-a off East China. *PLoS ONE* 10(9):e0137863. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0137863>