

UNIVERSIDAD AUTONOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACION OCEANOLOGICAS



GRUPOS, ESPECTROS DE ABSORCIÓN Y PIGMENTOS DEL
FITOPLANCTON, DURANTE CICLOS DIURNOS Y MAREAS
VIVAS, EN UNA ESTACIÓN FIJA EN BAHÍA SAN QUINTÍN, B.C.
(JUNIO 2006).

TESIS

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

MAESTRA EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFIA COSTERA

PRESENTA

YOLOHITI ISABEL SEGURA SOTO

ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, MEXICO.
AGOSTO 2013

RESUMEN

Se llevó a cabo un muestreo en una estación en el brazo oeste de Bahía San Quintín, con el propósito de caracterizar la variación de los pigmentos, espectros de absorción y grupos de fitoplancton durante una serie de tiempo de 6 días, del 22 al 27 de junio del 2006, durante mareas vivas. La colecta de agua se realizó en superficie cada 2 horas en periodos de luz, de 8:00 a 18:00 hrs. Para el análisis de los pigmentos se utilizó cromatografía líquida de alta precisión (HPLC). La caracterización de la comunidad fitoplanctónica se realizó mediante la composición de pigmentos y el programa de taxonomía química CHEMTAX, el coeficiente específico de absorción del fitoplancton, $a^*_{ph}(\lambda)$. Además, Se estimaron las pendientes de las curvas de la tasa relativa de transporte de electrones (rETR) y las irradiancias mediante el fluorómetro portátil de pulsos de amplitud modulada (PhytoPAM). La concentración de Clorofila *a* total varió entre 0.14 a 0.34 mg m⁻³ y presentó una estrecha relación con la marea y con el ciclo diurno, aumentando en flujo y durante las horas del día, y disminuyendo en reflujos. Los pigmentos con mayor concentración fueron fucoxantina (característico de las Bacilariofitas) y aloxantina (específico de las Criptofitas), con valores hasta de 0.53 y 0.38 mg m⁻³ respectivamente. Las fracciones de tamaño con mayor contribución a la comunidad fitoplanctónica fueron el microfitoplancton (MPF) y nanofitoplancton (NPF), con valores entre el 35 y 43 % y 27 y 43 % respectivamente, mientras que el picofitoplancton (PPF) presentó la menor contribución con el 23 a 33 %. La contribución de los grupos del fitoplancton al total de la clorofila *a* mediante el CHEMTAX, fueron las Criptofitas con valores promedios de 22 % (17-28 %), las Clorofitas con el 21 % (14-29 %), las Bacilariofitas con el 21 % (16-29 %) y Prasinofitas con el 17% (8-26 %). El coeficiente de absorción de luz específico de la clorofila *a* ($a^*_{ph}(\lambda)$) varió de forma diferente en cada uno de los días y horas de la serie de tiempo, con valores de $a^*_{ph}(440)$ entre 0.01 a 0.11 m² (mg Chl*a*T)⁻¹ mientras que $a^*_{ph}(675)$ fue entre 0.01 y 0.03 m² (mg Chl*a*T)⁻¹. El $a^*_{ph}(675)$ presentó un patrón de aumentar a bajas irradiancias y a disminuir en mayores cantidades de luz. El efecto paquete, estimado por la razón $a_{ph}(440/675)$, presentó valores menores a 3 en casi toda la serie de tiempo, indicando que el efecto paquete es importante debido a la alta incidencia de organismos del micro y nanofitoplancton. Algunos valores mayores a 3 se asociaron a la presencia de organismos muy pequeños del nanopicoplancton, tales como algunos flagelados y Proclorofitas. Los valores de las pendientes normalizadas con la clorofila *a* total fueron entre 0.05 y 0.13 (μmol electrones m⁻² s⁻¹) (mg Chl*a*T)⁻¹ (μE m⁻² s⁻¹)⁻¹ y presentaron una tendencia inversa con la irradiancia. El cuarto día de muestreo fue determinante en la fisiología y procesos de fotoprotección y aclimatación de la comunidad fitoplanctónica, debido a una limitación de luz solar por nubosidad, permitiéndonos observar cómo las células tienden a aclimatarse. Sin embargo, existen otros factores que pueden estar influyendo en el crecimiento de estos organismos, como es el caso de los nutrientes, pastoreo, entre otros, los cuales no fueron analizados en este estudio, pero se recomienda evaluar a futuro.

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

GRUPOS, ESPECTROS DE ABSORCIÓN Y PIGMENTOS DEL
FITOPLANCTON, DURANTE CICLOS DIURNOS Y MAREAS
VIVAS, EN UNA ESTACIÓN FIJA EN BAHÍA SAN QUINTÍN, B.C.
(JUNIO 2006).

T E S I S

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

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA

YOLOHITI ISABEL SEGURA SOTO

Aprobada por:



Dr. Roberto Millán Núñez
Director de tesis



Dr. Eduardo M. Santamaría del Ángel
Sinodal



Dr. Adriana G. González Silveira
Sinodal

Dedicado a:

Mi papa Juan Manuel

Mi mama Josefina

y

Mis hermanos:

Jorge Manuel y Jaír Emmanuel

En cada una de las líneas de este escrito y todo lo que conlleva a mi formación académica, personal y emocional, junto con la realización de mis sueños y anhelos de esta mi pasión, se encuentra su amor, comprensión, apoyo y esfuerzo.

Gracias por darme siempre lo mejor de ustedes

Los amo!!!

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma de Baja California, a la Facultad de Ciencias Marinas y al Instituto de Oceanología por abrirme las puertas al posgrado en Oceanografía Costera.

Al Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología (Conacyt) por brindarme la beca No. 404766, lo cual me permitió obtener este grado académico.

A mi Director de tesis el Dr. Roberto Millán Núñez por adquirir el compromiso y brindarme la oportunidad de dar un paso más en mi formación académica, por recibirme desde un principio con la mejor disposición, pero sobre todo por los conocimientos transmitidos y el trabajo constante.

A mis sinodales, por toda la ayuda en el procesamiento de datos. A la Dr. Adriana González Silvera por los comentarios tan acertados en la redacción de este trabajo y al Dr. Eduardo Santamaría del Ángel por sus sugerencias que fortalecieron los resultados de este escrito.

En general, a mi comité de tesis por tener la plena disposición y la buena organización para que este trabajo saliera adelante, por la paciencia y los conocimientos que me aportaron durante esta etapa de formación, tanto académicos como personales.

A cada uno de mis compañeros del grupo Popeye por los momentos compartidos en la oficina, salidas a campo y las buenas pláticas en la sobre mesa. En especial a Mariana por escucharme en los momentos de angustia donde siempre tuviste un buen consejo para darme. A Jonatan por tu buen humor y hacerme reír cuando la desesperación me ganaba, a ambos les agradezco que siempre me brindaron su ayuda, sin negación alguna, en cualquier cosa o situación que se me presentaba.

A las personas que conocí aquí en ensenada y que hemos formado una bonita amistad: Mariana, Jonatan, Sandra, Mauricio y Edna por siempre darme una palmadita de aliento, con ustedes la vida fuera de casa fue más llevadera. A ti Edna por dejarme compartir contigo esta experiencia de vida, por los buenos y malos momentos, pero sobre todo por tu apoyo incondicional y tu amistad. Chicos me los llevo en el corazón!!!

A mis amigos del D,F. que siempre estuvieron al pendiente de mí y que han estado conmigo en este proyecto llamado vida, porque vamos creciendo y aprendiendo juntos a lo largo del tiempo y pese a la distancia.

A mi amiga o más bien dicho, mi hermana Gaby, porque siempre de los siempres has estado conmigo en cada momento, por escucharme dándome palabras de aliento y de esperanza para seguir adelante en toda situación, por creer en mí y por tu invaluable amistad. Tus porras no las cambio por nada!!!

A mi pequeña familia que tiene una fortaleza admirable y que son mis pilares de vida y por los cuales existo, que creen ciegamente en mí y que siempre están impulsándome para dar lo mejor, inclusive en los momentos más difíciles, pero principalmente por brindarme todo su amor, comprensión y apoyo incondicional, para cumplir otra meta más:

A mi papa Juan Manuel por enseñarme que si quieres algo en esta vida, tienes que luchar mucho para conseguirlo y que si no existe el esfuerzo, la nobleza y la humildad nada de esto tiene sentido, por el amor y el cariño que siempre me brindas y los obstáculos superados durante estos dos años.

A mi mama Josefina, por ser mi confidente, mi cómplice y mejor amiga, por darme esa fuerza que se necesita para poder llegar hasta el final y no rendirme, por tu manera de quererme y mimarme siempre, pero principalmente por hacer día a día que verdaderamente crea en mí y en lo que soy, que mucho de eso es gracias a ti y a mi papa.

A mis hermanos Jorge Manuel y Jair Emmanuel por brindarme su inmenso cariño, por ser mis compañeros de vida y mis mejores amigos, pero sobre todo por la comprensión y el infinito apoyo que me han dado desde siempre y que pese a la distancia sabemos que contamos el uno con el otro.

A mi ser superior por siempre ponerme en el camino correcto, acompañándome en cada paso, por ser mí guía y mi fortaleza en los momentos de debilidad y por brindarme una vida llena de aprendizajes y experiencias, pero sobre todo de felicidad.

A cada una de las personas que directa o indirectamente ayudaron a que esta etapa de mi vida fuera fructífera tanto en lo académico como en lo personal.

*Nada grande se ha hecho en el mundo sin una gran pasión.
Friedrich Hegel*

CONTENIDO

I. INTRODUCCIÓN	1
1.1 ANTECEDENTES.....	13
II. HIPÓTESIS.....	20
III. OBJETIVO	20
3.1 OBJETIVO GENERAL.....	20
3.1.1 OBJETIVOS PARTICULARES	20
VI. ÁREA DE ESTUDIO	21
V. METODOLOGÍA.....	25
5.1 MUESTREO EN CAMPO	25
5.2 ANÁLISIS DE LABORATORIO Y GABINETE	28
5.2.1 Identificación y abundancia del fitoplancton	28
5.2.2 Medición de la ChlaT y los pigmentos accesorios.....	28
5.2.4 Coeficiente de absorción	35
5.2.5 Productividad Primaria	37
5.2.6 Marea y Luz.....	38
5.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	38
5.3.1 Clorofila estimada partir de la fluorescencia.....	38
5.3.2 Tasa de cambio entre los pigmentos y la marea	41
5.3.3 Curvas Fotosíntesis-Irradiancia	42
5.3.4 Análisis de asociación entre los grupos fitoplanctónicos, el prisma de marea, la luz y el parámetro α^B	44
VI. RESULTADOS	46
6.1 Fluorescencia de la Chla	46
6.1.2 Asociación y estimación entre la Chla determinada por la fluorescencia (ChlaF) y la Clorofila a total (ChlaT).....	46
6.1.3 Asociación y desfase entre la marea y la ChlaF.....	48
6.2 Clorofila a Total (ChlaT).....	52
6.3. Pigmentos accesorios.....	54
6.3.1 Asociación entre los pigmentos accesorios y la Clorofila a Total (ChlaT)	65
6.3.2 Pigmentos fotosintéticos y fotoprotectores (PSC y PPC)	70

6.3.3 Fracciones de Tamaño.....	74
6.3.4 Tasa de cambio entre Chla, pigmentos accesorios y la marea	76
6.3.5 Ciclo de las Xantofilas	79
6.4 Contribución de los grupos fitoplanctónicos a la ChlaT: ChemTax.....	81
6.5 Coeficiente de absorción específico del fitoplancton ($a^*_{ph}(\lambda)$)	85
6.5.1 Razón $a_{ph}(440/675)$	86
6.6 Productividad Primaria.....	90
6.7 Pendientes (α^B) de las curvas rETR–E del PhytoPAM	93
6.8 Análisis de asociación entre los grupos fitoplanctónicos, el prisma de marea, la luz y el parámetro α^B	97
VII. DISCUSIÓN.....	102
7.1 Identificación y cuantificación del fitoplancton	102
7.2 Chla determinada a partir de la fluorescencia (ChlaF).....	103
7.2.1 Asociación y estimación entre la Chla determinada por la fluorescencia (ChlaF) y la Clorofila a total (ChlaT)	103
7.2.2 Asociación y desfase entre la marea y la ChlaF.....	104
7.3 Clorofila a Total (ChlaT).....	107
7.4 Pigmentos accesorios.....	110
7.4.1 Fracciones de tamaño y pigmentos fotosintéticos y fotoprotectores	121
7.4.2 Tasa de cambio entre la ChlaT, pigmentos accesorios y la marea .	126
7.4.3 Ciclo de las Xantofilas	127
7.5 Contribución de los grupos fitoplanctónicos a la ChlaT: ChemTax.....	129
7.6 Coeficiente de Especifico Absorción del Fitoplancton ($a^*_{ph}(\lambda)$)	135
7.7 Productividad Primaria.....	140
7.8 Pendientes (Alfas) de las curvas Tasa de transferencia de electrones – Irradiancia del PhytoPAM	143
7.9 Análisis de asociación entre los grupos fitoplanctónicos, el prisma de marea, luz y α^B	148
VIII. CONCLUSIONES.....	151
IX. BIBLIOGRAFIA.....	154

Índice de Figuras

Fig. 1 Laguna de Bahía San Quintín (BSQ). Estación de muestreo	24
Fig. 2 Modelo de regresión lineal entre la Clorofila <i>a</i> total (ChlaT) y la Clorofila <i>a</i> determinada a partir de la fluorescencia (ChlaF).....	47
Fig. 3 Serie de tiempo de la Clorofila <i>a</i> Total (ChlaT) y la Chla estimada a partir de la fluorescencia (ChlaF) (mg m^{-3}) y la marea (m)	47
Fig. 4 Serie de tiempo de la Chla determinada a partir de la fluorescencia (ChlaF en mg m^{-3}) con respecto a la marea (m).....	49
Fig. 5 Clorofila <i>a</i> Total (ChlaT en mg m^{-3}) con respecto a la marea (m) y la luz ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en la serie de tiempo	53
Fig. 6a DvChla, Chlb, Chlc ₂ y Chlc ₃ (mg m^{-3}) con respecto a la marea (m) (línea azul) en la serie de tiempo	60
Fig. 6b Aloxantina, fucoxantina, diadinoxantina y diatoxantina (mg m^{-3}) con respecto a la marea (m) (línea azul) en la serie de tiempo.....	61
Fig. 6c 19'-Hexanoyloxyfucoxantina, luteína, neoxantina y peridina (mg m^{-3}) con respecto a la marea (m) (línea azul) en la serie de tiempo.....	62
Fig. 6d Prasinoxantina, violaxantina y zeaxantina (mg m^{-3}) con respecto a la marea (m) (línea azul) en la serie de tiempo	63
Fig. 6e Carotenos totales, feopigmentos y clorofilide (mg m^{-3}) con respecto a la marea (m) (línea azul) en la serie de tiempo	64
Fig. 7a Regresión lineal entre la ChlaT y pigmentos accesorios: Clorofila <i>c</i> ₂ , clorofila <i>b</i> , fucoxantina, carotenos totales, violaxantina y 19'-hexanoyloxyfucoxantina	67
Fig. 7b Regresión lineal entre la ChlaT y pigmentos accesorios: Prasinoxantina, aloxantina, divinil Clorofila <i>a</i> , feopigmentos, zeaxantina y diadinoxantina	68
Fig. 8a Pigmentos fotosintéticos (PSC) y fotoprotectores (PPC) estandarizados con la clorofila <i>a</i> Total (ChlaT) con respecto a la luz ($\mu\text{E m}^{-2} \text{m}^{-1}$) de la serie de tiempo.....	72

- Fig. 8b Razón los pigmentos fotosintéticos (PSC) y fotoprotectores (PPC) entre los pigmentos totales (PigT) con respecto a la luz ($\mu\text{E m}^{-2} \text{m}^{-1}$) de la serie de tiempo..... 72
- Fig. 9 Razón de pigmentos fotoprotectores y fotosintéticos (PPC/PSC) con respecto a la luz ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de la serie de tiempo. La línea punteada delimita los valores > 1 y < 1 73
- Fig. 10 Porcentaje de contribución de las fracciones de tamaño del fitoplancton y la marea (m) de la serie de tiempo 75
- Fig. 11 Índice de las xantofilas: diadinoxantina y diatoxantina ($\text{ICX}_{\text{Ddx} \leftrightarrow \text{Dtx}}$) con respecto a la luz ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en la serie de tiempo 80
- Fig. 12 Variación de la contribución de los ocho grupos fitoplanctónicos a la Clorofila a Total (ChlaT) en porcentaje durante la serie de tiempo. Las áreas en negro corresponden a las noches donde no se tomaron muestras..... 83
- Fig. 13 Porcentaje y variación de la contribución de los grupos fitoplanctónicos y la Clorofila a Total (ChlaT) con respecto a la marea (m) en la serie de tiempo..... 84
- Fig. 14 Espectro del coeficiente de absorción específico del fitoplancton (a_{ph}^*) por hora de cada día de la serie de tiempo. En la leyenda la letra indica en qué escenario del prisma de marea Flujo (F) o Reflujo (R) fueron tomados..... 87
- Fig. 15 Espectro de absorción del fitoplancton $a_{\text{ph}}(\lambda)$ estandarizados con $a_{\text{ph}}(440)$ por hora de cada día de la serie de tiempo. En la leyenda la letra indica en qué escenario del prisma de marea Flujo (F) o Reflujo (R) fueron tomados 88
- Fig. 15 Espectro de absorción del fitoplancton $a_{\text{ph}}(\lambda)$ estandarizados con $a_{\text{ph}}(440)$ por hora de cada día de la serie de tiempo. En la leyenda la letra indica en qué escenario del prisma de marea Flujo (F) o Reflujo (R) fueron tomados 89
- Fig. 17 Razón del Coeficiente de absorción del fitoplancton ($a_{\text{ph}}(440/675)$) correspondientes al prisma de marea (flujo/reflujo) con respecto a la luz ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en la serie de tiempo. La línea punteada delimita los valores > 3 y < 3 89
- Fig. 18 Curvas de productividad primaria por ^{14}C de los 6 días que se realizó el experimento. Los valores de P^{B} se encuentran elevados a la tercera

potencia (10^3) ($\text{mg C} [\text{mg ChlaT}]^{-1} \text{h}^{-1}$) con respecto a la irradiancia ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	91 y 92
Fig. 19 Alfas (α^B) de las curva rETR-E del PhytoPAM con respecto a la luz ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de la serie de tiempo.....	95
Fig. 20 Curvas de la Tasa de transporte de electrones relativa-Irradiancia (rETR-E) del PhytoPAM y pendientes (α^B) por cada hora del día de la serie de tiempo.....	95 y 96
Fig. 21 Diagrama del Análisis de Factor. a) Primer escenario = Bloque 1 (22-24 de junio); b) Segundo escenario = Bloque 2 (25 de junio); c) Tercer escenario = Bloque 3 (26-27 de junio).....	100 y 101
Fig. 22 Alfa (α^B) ($\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (mg ChlaT) $^{-1}$ ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) $^{-1}$ y Pigmentos fotosintéticos y fotoprotectores estandarizados por ChlaT (PSC/ChlaT y PPC/ChlaT) en la serie de tiempo	147
Fig. 23 Alfa (α^B) ($\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (mg ChlaT) $^{-1}$ ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) $^{-1}$ y el Coeficiente de absorción del fitoplancton (a^*_{ph} (440) y a^*_{ph} (675)) en la serie de tiempo.....	147
Fig. 23 Alfa (α^B) ($\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (mg ChlaT) $^{-1}$ ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) $^{-1}$ y la razón a_{ph} (440)/(675) en la serie de tiempo	148

Índice de Tablas

Tabla 1a. Clorofilas y Bilicoproteínas; con respecto a cada grupo fitoplanctónico. La característica del pigmento correspondiente a Fotosintético (APS) o Fotoprotector (APP)	11
Tabla 1b. Pigmentos accesorios, xantofilas con respecto a cada grupo fitoplanctónico. La característica del pigmento correspondiente a Fotosintético (PSC) o Fotoprotector (PPC)	12
Tabla 2a. Matriz Inicial (Matriz b). Cociente (razones) de los pigmentos accesorios-ChlaT	34
Tabla 2b. Matriz Final (Matriz 4 ^{ta}) de los pigmentos accesorios-ChlaT de la primera corrida del programa	34
Tabla 3a. Correlación cruzada entre la marea (variable fija) y las Z-ChlaF (variable móvil) de la serie de tiempo por día, número de desfases en horas. r = Coeficiente de correlación de Pearson ($\alpha = 0.05$), GL = Grados de libertad.....	51
Tabla 3b. Correlación cruzada entre la marea (variable fija) y las Z-ChlaF (variable móvil) de la serie de tiempo por bloques de dos días, número de desfases en horas. r = Coeficiente de correlación de Pearson ($\alpha = 0.05$), GL = Grados de libertad.....	51
Tabla 4. Asociación de los pigmentos accesorios y la Clorofila <i>a</i> Total (ChlaT) por la Correlación lineal de Pearson (r_{Pearson}), la significancia de la pendiente y del modelo de regresión lineal. Los valores en rojo se refieren a los pigmentos que no fueron significativos en cada uno de los análisis	69
Tabla 5. Pigmentos significativos en la pendiente de la regresión lineal con respecto a la marea. Tasa de cambio: pendiente (valores en rojo de la ecuación de la regresión) de los pigmentos accesorios y ChlaT sobre la marea	77
Tabla 6. Pigmentos accesorios estadísticamente significativos al prisma de marea y la razón de cada uno de los pigmentos ($H = X^2$ o ji cuadrada). Razón > 1 aumenta en Flujo, Razón < 1 aumenta en Reflujo.....	78
Tabla 7. Parámetros de las curvas de P-E: $P^B m \text{ mg C (mg}^{-3} \text{ ChlaT)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ y $\alpha^B \text{ (mg C (mg ChlaT)}^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ (}\mu\text{E m}^{-1} \text{ s}^{-1}\text{)}^{-1}\text{)}$ de los días correspondientes de la serie de tiempo.....	92

Tabla 8. Alfas (α^B) derivadas de las curvas rETR-E del PhytoPAM ($\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (mg ChlaT) $^{-1}$ ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) $^{-1}$ y la luz ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de cada hora por día de la serie de tiempo.....	94
Tabla 9a. Grupos que contienen los elementos (Grupos fitoplanctónicos y parámetros: luz y prisma de marea (flujo/reflujo)) que presentaron una asociación en el ACP en el bloque 1 que representa los días 22-23 de junio. El signo representa la asociación entre cada variable y la presencia (+) o ausencia (-) entre variables.....	99
Tabla 9b. Grupos que contienen los elementos (Grupos fitoplanctónicos y parámetros: luz y prisma de marea (flujo/reflujo)) que presentaron una asociación en el ACP en el bloque 2 que representa los días 25 de junio. El signo representa la asociación entre cada variable y la presencia (+) o ausencia (-) entre variables.....	99
Tabla 9c. Grupos que contienen los elementos (Grupos fitoplanctónicos y parámetros: luz y prisma de marea (flujo/reflujo)) que presentaron una asociación en el ACP en el bloque 3 que representa los días 26-27 de junio. El signo representa la asociación entre cada variable y la presencia (+) o ausencia (-) entre variables.....	100
Tabla 10. Correlaciones lineales de cada día con respecto a la marea de la serie de tiempo. Significancia de la pendiente $\alpha = 0.05$ G.L = Grados de libertad.....	107

Índice de Anexos

- Anexo 1. Curva Fotosíntesis-Irradiancia (P-E) y parámetros P^B = Tasa de asimilación, P^B_m = Tasa de asimilación máxima, α^B = Pendiente de la curva como la eficiencia de la captura de luz o conversión de energía y E_k = Irradiancia de saturación 166
- Anexo 2. Concentraciones de clorofilas, pigmentos accesorios, carotenos y feopigmentos en la serie de tiempo. Los colores representan en qué escenario del prisma de marea se encontró cada hora (Azul: Flujos, Morado: Reflujos) 167
- Anexo 3. Pigmentos fotosintéticos y fotoprotectores accesorios y pigmentos totales (PigT), pigmentos fotosintéticos y fotoprotectores normalizados con ChlaT y razón con PigT e índices de las fracciones de tamaño del fitoplancton. Los colores representan en qué escenario del prisma de marea se encontró cada hora (Azul: Flujos, Morado: Reflujos)..... 169
- Anexo 4. Resultados Análisis del Componente Principal (ACP) de la serie de tiempo, de los tres escenarios. Los valores en rojo son los coeficientes significativos de las variables 170

I. INTRODUCCIÓN

La mayoría de las lagunas costeras en México se encuentran influenciadas por dos diferentes tipos de masas de agua, tanto del mar adyacente como de aportes fluviales, encontrándose una mezcla con características hidrológicas muy particulares (Contreras-Espinosa *et al.*, 1993). No obstante, en el noroeste del país existen lagunas que no presentan o llegan a tener escasas contribuciones por parte de ríos o precipitaciones, teniendo como única entrada agua del océano, siendo quien les va a proveer los elementos necesarios para una alta productividad en todo el sistema.

La productividad primaria es una medida fundamental de la capacidad del ambiente para convertir de manera autótrofa el dióxido de carbono (CO_2) en carbono orgánico (CO), para la disposición de la siguiente trama trófica (Doblin, *et al.*, 2011). Es por ello, que el proceso más importante por el cual los sistemas son altamente productivos, es debido a la generación del material orgánico mediante el proceso de la fotosíntesis, en donde los productores primarios utilizan la energía solar para la biosíntesis de CO_2 en CO (Falkowski, 1994). Uno de los principales productores primarios, tanto en un medio marino como lagunar, es el fitoplancton.

Los diferentes estudios sobre la cuantificación de las variaciones en la biomasa, abundancia y composición taxonómica de la comunidad fitoplanctónica, son relevantes para la evaluación del funcionamiento y el estado de los ecosistemas, además de permitir un mejor entendimiento de los ciclos

biogeoquímicos (Anderson, 2005; Develi *et al.*, 2008; Nair *et al.*, 2008). Si bien de manera global el fitoplancton representa solo el 1-2 % de la biomasa total en el océano, estos organismos contribuyen con no menos del 30 - 60 % de la fijación del carbono por año mundialmente (Berger *et al.*, 1989; Falkowski, 1994; Antonie *et al.*, 1996).

La respuesta fisiológica del fitoplancton en cuanto a la producción primaria, varía en función de diversos factores: el régimen de luz, la disponibilidad de nutrientes, la temperatura, entre otros (Sakshaug *et al.*, 1997). Todos estos factores son determinantes en las diferentes fases del proceso fotosintético y de manera conjunta para el desarrollo óptimo de estos organismos. Sin embargo, pueden existir otros elementos secundarios que interfieran en la disposición de estos factores, especialmente en un ambiente costero, tales como las corrientes de marea que influyen en la presencia y distribución de estos organismos al interior de una laguna. Las variaciones en espacio y tiempo a causa de las mareas en este tipo de sistemas son muy altas, precisamente por la entrada o salida de estos productores primarios o de algunos elementos importantes para su crecimiento (nutrientes y temperaturas), intercambio de agua, etc., debido a los cambios en las fluctuaciones generadas por advección (flujo y reflujo) (Cloem *et al.*, 1996; Vulot, 2001). En consecuencia, la dinámica de los procesos geoquímicos y físicos propios de un sistema lagunar, es determinante para la respuesta del fitoplancton, tanto en su abundancia como crecimiento (Sakshaug *et al.*, 1997).

La luz que el fitoplancton absorbe para iniciar el proceso de la fotosíntesis, es denominada luz blanca visible o luz fotosintéticamente activa (PAR por sus siglas en inglés), que incluye intervalos de longitudes de onda (λ) desde los 400 hasta los 700 nanómetros (nm) (Sakshaug *et al.*, 1997). Las diferentes longitudes de onda que el fitoplancton absorbe, dependerá de los pigmentos que contengan las células, puesto que cada pigmento tiene un espectro de absorción de luz específico.

La PAR es clasificada según la calidad y la cantidad de la luz. La calidad se refiere a las longitudes de onda en las cuales se está emitiendo la luz de una fuente dada, donde las longitudes de onda que se encuentran en la columna de agua alcanzan diferentes profundidades, mientras que la cantidad es el número de fotones de la misma.

La luz es absorbida mediante diversos pigmentos, primordialmente por la clorofila *a* (Chl*a*), principal pigmento fotosintético y universal de todos los organismos autótrofos y por ende del fitoplancton, excepto para el grupo de las Proclorofitas que contienen divinil clorofila *a* (DvChl*a*) (Jeffrey *et al.*, 1997; Wright *et al.*, 2005). Por consiguiente, la Chl*a* se ha tomado como un estimador de la biomasa fitoplanctónica y de una forma general como una buena aproximación de la producción primaria.

Además de la Chl*a*, existen diferentes pigmentos denominados accesorios que incluyen otro tipo de clorofilas como *b*, *c* y *d*, carotenos y ficobiliproteínas que tienen como función la ampliación del espectro de luz. Algunos otros carotenos, proporcionan protección a las células, contrarrestando

los efectos de altas irradiancias, lo que puede dañar a los centros de reacción del aparato fotosintético (Eisner *et al.*, 2003). Esto corresponde a una de las principales propiedades que caracterizan a estos captadores de luz, en la cual se refiere a que cada pigmento absorbe en diferentes longitudes de onda con una naturaleza espectral específica (Jeffrey *et al.*, 1997).

Debido a lo anterior, los pigmentos accesorios se pueden clasificar dependiendo de la función de cada uno, ya sea fotosintético o fotoprotector (Kirk, 2011; Eisner *et al.*, 2003). La transferencia de energía y el estado de aclimatación de las células del fitoplancton puede ser inferida en la relación entre estos pigmentos, dado que los pigmentos fotoprotectores (PPC) ayudan a prevenir el daño en el cloroplasto por exceso de luz, mientras que los pigmentos fotosintéticos (PSC) son involucrados en la transferencia de energía a los centros de reacción durante la fotosíntesis (Eisner *et al.*, 2003).

La capacidad del fitoplancton para absorber la luz está directamente relacionada con la eficiencia de los pigmentos presentes en las células (Bergmann *et al.*, 2004). Mientras tanto, las diferencias entre la proporción de pigmentos se deben a la combinación de diversos factores, como pueden ser la adaptación al régimen de luz, la concentración de nutrientes presentes, el dominio de los diferentes grupos fitoplanctónicos en la columna de agua y su dinámica (Sakshaug *et al.*, 1997).

Los pigmentos accesorios son muy variables en cuanto al contenido en cada uno de los grupos de la comunidad fitoplanctónicas. Existen pigmentos que pueden estar presentes en diferentes taxa, en algunos casos estos

pigmentos se pueden clasificar como característicos de un grupo (Ejemplo: fucoxantina de Bacilariofitas, zeaxantina de Cianofitas, luteína de Clorofitas, etc.). Otros pigmentos son únicos o propios de un taxón en específico (Ejemplo: peridina de Dinofitas, aloxantina de Criptofitas, prasinoxantina de Prasinofitas entre otros.) (Fishwick *et al.*, 2006; Aiken *et al.*, 2008, 2009) (Tabla 1a y b, Jeffrey *et al.*, 1997; Jeffrey *et al.*, 2006; Jeffrey *et al.*, 2011).

Si bien, la función de los pigmentos es específica, hablando fisiológicamente en la célula como recolectores de luz (Árboles *et al.*, 2000; Veldhuis y Kraay, 2004), las características con respecto al contenido pigmentario de cada uno de los grupos (Tabla 1a y 1b) pueden ser utilizados para la determinación de la composición de la comunidad fitoplanctónica (Gibb *et al.*, 2000; Barlow *et al.*, 2007). Esta evaluación de la comunidad es generada a partir de las especificaciones tanto de una forma cualitativa como cuantitativa de los pigmentos presentes, estimados mediante la técnica de Cromatografía Líquida de Alta Precisión (HPLC por sus siglas en inglés) (Jeffrey *et al.*, 1997) y la QuimioTaxonomía (ChemTax por sus siglas en inglés) (Mackey *et al.*, 1996).

El ChemTax es un programa que optimiza la contribución de cada uno de los grupos del fitoplancton a la Clorofila *a* Total (Chl*a*T), a partir de un análisis factorial y un algoritmo de descenso más pronunciado, estimando el mejor ajuste de las proporciones de los pigmentos medidos por HPLC, con respecto a la contribución de cada uno de ellos a los grupos fitoplanctónicos (Mackey *et al.*, 1996, Eker-Develi *et al.*, 2011).

A partir del HPLC se observó que existen pigmentos que absorben en longitudes de onda muy similares a la Chla, de hecho, son derivados de la misma. Estos pigmentos son: monovinil Chla, divinil Chla, clorofilide a, el alómero y epímero de la Chla. Por lo tanto la ChlaT está conformada por la suma de dichos pigmentos (Tree *et al.*, 2000).

Estos dos métodos, tanto el HPLC como el ChemTax, ayudan de una manera más practica la detección de los grupos que constituyen a la comunidad fitoplanctónica, sin dejar a un lado los métodos tradicionales como la observación al microscopio, para la identificación, cuantificación y abundancia del fitoplancton, indispensables para tener un mejor panorama de la composición de la comunidad de cualquier ambiente.

Como ya se mencionó anteriormente, la fotosíntesis es el proceso más importante para el desarrollo y el crecimiento del fitoplancton, en donde la eficiencia de la fotosíntesis puede ser determinada por medio de la medición de la fluorescencia. La luz que absorbe una molécula de clorofila eleva un electrón desde el estado fundamental a un estado excitado. Cuando se relaja la molécula de clorofila, una pequeña porción de energía se disipa en forma de fluorescencia y otra en forma de calor (Falkowski y Raven, 1997). El rendimiento cuántico de la fluorescencia se refiere a la cantidad de energía emitida como fluorescencia en comparación a la cantidad de luz absorbida por la clorofila; es una medida que refleja si la luz está siendo absorbida para utilizarla en el proceso de la fotosíntesis o si esta energía se pierde liberándola en forma de fluorescencia (Falkowski y Raven, 1997). Por lo tanto, los cambios

del rendimiento de la fluorescencia refleja cambios en la eficiencia de la transferencia de energía y por ende, la cantidad y calidad del proceso fotosintético.

De manera general, la fluorescencia de la clorofila nos permite estudiar diferentes niveles funcionales de la fotosíntesis: procesos a nivel pigmento, la reacción inicial de la luz, reacciones de transporte de electrones, las reacciones enzimáticas del estroma y los procesos de regulación en general (Schreiber, 1998).

Un instrumento por el cual se puede medir el rendimiento cuántico de la fluorescencia que se obtiene mediante la respuesta y saturación de la luz sobre la capacidad de los grupos algales, es el Fluorímetro de Pulsos de Amplitud Modulada o PhytoPAM (por sus siglas en ingles), que emite una fuente luminosa que se activa y desactiva a una alta frecuencia generando una respuesta en la fluorescencia, la cual es medida por un detector de luz (Schreiber, 1998).

Otra manera de poder estudiar la eficiencia de la fotosíntesis en función de la irradiancia que esté expuesto el fitoplancton, es por medio de las curvas Fotosíntesis-Irradiancia (P-E por sus siglas en ingles), (Falkowski y Raven, 1997).

La relación entre las tasas fotosintéticas y la irradiancia es de forma no lineal y su respuesta típica puede describirse en tres regiones principales (Anexo 1): La primera es que a bajas irradiancias las tasas fotosintéticas varían de forma lineal, es decir, la absorción de los fotones es más lenta que la

capacidad de tasa de transporte de electrones; la segunda, se origina a medida que aumenta la irradiancia, comportándose de una forma menos lineal llegando a un punto de equilibrio con su máxima tasa fotosintética, hasta a un nivel de saturación, en que la velocidad de absorción de fotones excede en gran medida la tasa de transporte de electrones; y la tercera se genera por el aumento adicional o exceso de la irradiancia, donde la reducción en la tasa de fotosíntesis en relación con el nivel de saturación, da lugar a la fotoinhibición, dependiendo en tanto a la irradiancia y a la duración de exposición (Sakshaug *et al.*, 1997).

Los parámetros fotosintéticos que se determinan a partir de las curvas P-E, son P^B_m como la tasa de asimilación (fotosíntesis máxima), α^B (alfa, pendiente de la curva) que es la tasa de cambio entre P^B_m y la irradiancia, como la eficiencia de la captura de luz o conversión de energía y E_k como la irradiancia de saturación. Estos parámetros se calculan porque reflejan el estado fisiológico de la comunidad fitoplanctónica y por consiguiente se puede inferir sobre la eficiencia del proceso de la fotosíntesis, asimilación de la luz, el estado de fotoaclimatación, el estado de saturación y la fotoinhibición de la comunidad estudiada (Sakshaug *et al.*, 1997).

Actualmente se utilizan dos métodos para estimar las curvas P-E de la comunidad fitoplanctónica, los cuales son por medio del Carbono 14 (^{14}C) y el PhytoPAM. Aunque cada método es diferente, ambos se centran en un fundamento principal, en cuanto a la respuesta de la capacidad fotosintética a diferentes intensidades de luz. Prácticamente el ^{14}C se basa en la fijación de

carbono que será incorporado dentro de la célula incubadas en un tiempo, de aproximadamente una hora a diferentes irradiancias. En cuanto al PhytoPAM, determina las curvas P-E (En este caso como $rETR =$ Tasa relativa de transferencia de electrones) por una respuesta mucho más rápida, basándose en el cierre progresivo de los centros de reacción y en el aumento de la fluorescencia por una breve serie de destellos (pulsos) de excitación del fotosistema II de la clorofila, en la cual, genera el rendimiento cuántico de la fluorescencia, como la tasa de transporte de electrones (Garrido *et al.*, 2013). Con esto se pueden generar dichas curvas, para establecer los parámetros y las tasas fotosintéticas.

Por todo lo anterior, es evidente que la luz es determinante para el proceso fotosintético, donde la calidad y cantidad de la PAR que se encuentre en el sistema será inducida en la absorción del fitoplancton, sin embargo, el aprovechamiento de la luz dependerá del contenido de los pigmentos y su estado funcional. La absorción de la luz en los cuerpos de agua se ve influenciada por las diferentes partículas en suspensión que se encuentren, incluyendo el fitoplancton y por ende la Chla, modificando las propiedades bio-ópticas del sistema (Aguirre-Hernández *et al.*, 2004; Millán-Núñez *et al.*, 2004a).

Una forma en la cual se puede inferir sobre la cantidad de luz que absorben únicamente las partículas que se encuentran pigmentadas, es por medio del coeficiente de absorción específico del fitoplancton ($a^*_{ph}(\lambda)$) que se refiere al coeficiente de absorción por unidad de concentración de la ChlaT (Wu *et al.*, 2007).

La variabilidad del $a^*_{ph}(\lambda)$ en términos de magnitud y forma espectral, puede ser atribuido principalmente al efecto paquete de las células del fitoplancton y a los pigmentos accesorios. El efecto paquete se refiere a un autosombreado en la célula debido a las moléculas de pigmento, dependiendo en gran medida del tamaño celular y del coeficiente de absorción del material que constituye a la célula (pigmentos) (Bricaud *et al.*, 2004). Por consiguiente, se espera que este efecto sea mayor en células de tamaño grande ($> 20 \mu\text{m}$ microfitoplancton) en comparación con células pequeñas ($< 2 \mu\text{m}$ picofitoplancton) (Kirk, 1975; Morel y Bricaud, 1981). Este autosombreado puede generar una deficiencia en la captación de luz disminuyendo el proceso óptimo de la fotosíntesis.

Tabla 1b. Pigmentos accesorios, xantofilas con respecto a cada grupo fitoplanctónico.
La característica del pigmento correspondiente a Fotosintético (PSC) o Fotoprotector (PPC).

	Abreviación	Pigmento	Tipo	Grupos													
				Cianofitas	Prochlorofitas	Clorofitas	Prasinofitas	Euglenofitas	Rodofitas	Criptofitas	Bacilariofitas	Bolidofitas	Crisofitas	Rafidofitas	Eustigmatofitas	Haptofitas	Dinofitas
Xantofilas	Alo	Aloxantina	PPC							◆							
	But	19'-Butanoyloyfucoxantina	PSC									▪	◆	◆			
	Hex	19'-Hexanoyloxyfucoxantina	PSC													◆	
	Canta	Cantaxantina		*		◆									▪		
	Diadino	Diadinoxantina	PPC					◆			◆	◆	◆	◆		◆	◆
	Diato	Diatoxantina	PPC					◆			◆	◆	◆	◆		◆	◆
	Dino	Dinoxantina	PPC														◆
	Fuco	Fucoxantina	PSC								◆	◆	◆	◆		◆	
	Lut	Luteína	PPC			◆	▪										
	Neo	Neoxantina	PPC			◆	◆	◆									
	Peri	Peridinina	PSC														◆
	Pras	Prasinoxantina	PSC					◆									
	Viol	Violaxantina	PPC			◆	◆								◆	◆	
	Zea	Zeaxantina	PPC	◆	◆	◆	◆		◆					◆	◆	◆	
Grupos	◆ Presencia del pigmento ▪ Pigmento menor * Pigmento traza PSC Pigmento Fotosintético PPC Pigmento Fotoprotector		Característica	Cianofitas	Prochlorofitas	Clorofitas	Prasinofitas	Euglenofitas	Rodofitas	Criptofitas	Bacilariofitas	Bolidofitas	Crisofitas	Rafidofitas	Eustigmatofitas	Haptofitas	Dinofitas

1.1 ANTECEDENTES

En la parte noroeste de México, existen algunas lagunas donde el aporte de los ríos es mínimo o nulo, pero son altamente productivas, por el aporte de nutrientes resultante de los eventos de surgencia asociados al flujo de la Corriente de California, los cuales son introducidos a las lagunas por las corrientes de mareas (Millán-Núñez *et al.*, 1982). Estas surgencias son típicas de un sistema de circulación de la frontera oriental, en este caso el Sistema de la Corriente de California (SCC), un flujo superficial que se dirige hacia el ecuador como un mecanismo forzante y que las surgencias se manifiestan en respuesta a los vientos a lo largo de la costa (Gaxiola-Castro y Durazo, 2010).

Este es el caso de la laguna Bahía San Quintín (BSQ), donde las mareas son primordiales en la dinámica de este ecosistema (Millán-Núñez *et al.*, 1982, Frías-Velasco, 2008) con un mínimo aporte fluvial, donde el único intercambio de agua es del océano-laguna, transportando aguas ricas en nutrientes y bajas temperaturas provenientes de las surgencias, que es llevada al interior del sistema por las corrientes de mareas, determinando las características hidrológicas. Esta influencia tiene una variabilidad estacional, debido a que las surgencias se intensifican en los meses de mayo-junio (Álvarez-Borrego, 2004; Hernández-Ayón *et al.*, 2007). La abundancia del fitoplancton en BSQ está controlada por las condiciones oceanográficas de la Corriente de California así como los eventos de surgencia y las variaciones de gran escala (Millán-Núñez *et al.*, 1982; Álvarez-Borrego, 2004; Hernández-Ayón *et al.*, 2007).

En BSQ se presenta un alto desarrollo de la actividad de cultivos ostrícolas, por lo que es importante estudiar la biomasa y abundancia del fitoplancton, ya que son fuentes de alimentación para estos organismos. Debido a esto BSQ se ha estudiado desde los años 70's (Lara- Lara y Álvarez-Borrego, 1975) para entender la dinámica de los principales procesos que se llevan a cabo dentro de la laguna.

Lara-Lara *et al.* (1980) describieron que los fenómenos de surgencia determinan la variación de la salinidad, nutrientes, fitoplancton y Chla de manera temporal en la boca de BSQ. Reportaron que la mayor productividad primaria se generó en el estado de relajación de la surgencia. Cuando el grupo de las Bacilariofitas fue dominante en la boca mientras los microflagelados fueron abundantes en los brazos del sistema.

Por otra parte Millán-Núñez *et al.* (1982) determinaron que la marea es el principal transportador de nutrientes al interior de la laguna. Los eventos de surgencia y los ciclos de mareas vivas y muertas determinan la variabilidad espacio-temporal. Los autores pudieron llegar a estas conclusiones por el estudio de una serie de tiempo de muestreo de cuatro estaciones de manera simultánea (en la boca, en la parte media y en los extremos de los brazos de la laguna). Los nutrientes disminuyeron en el estado de relajación del efecto de la surgencia, siendo consumidos por la comunidad fitoplanctónica. Las Bacilariofitas fueron las más abundantes en comparación a los Dinofitas dentro del sistema con variaciones temporales, mientras que en la boca existieron

diferencias en la dominancia entre Bacilariofitas y Dinofitas, ya que estos últimos fueron dominantes durante la relajación de la surgencia.

Camacho-Ibar *et al.* (2003) reafirman el hecho de que BSQ es un sistema hipersalino por el aumento de la salinidad de la boca hacia el interior de la laguna. En este mismo estudio se encontró que la producción neta del sistema en dos temporadas (verano 1995 y 1996 en invierno 1996) fue consumidor de nitrógeno y generador de fosforo. El fosforo inorgánico disuelto aumentó de la boca hasta el interior de ambos brazos, lo que llevo a la conclusión de que BSQ es fuente neta del fosforo inorgánico disuelto al océano, generado principalmente por procesos biológicos, como es la liberación de material orgánico producida por productores primarios dentro del sistema. Por otro lado, el nitrógeno inorgánico disuelto es consumido dentro del sistema por procesos de desnitrificación, siendo una característica en los ambientes costeros con poca profundidad, tanto de la columna de agua y la parte bentónica.

El aporte más importante de este trabajo fue que los resultados revelaron que la laguna es un ambiente heterótrofo en verano, donde el fitoplancton generado en el mar adyacente debido a la surgencia, es transportado hacia la parte interna del sistema, por lo que el afloramiento de la Corriente de California ofrece carbono orgánico lábil que se oxida dentro del sistema induciendo la condición de heterotrofia neta.

Camacho-Ibar *et al.* (2003) también calcularon el tiempo de residencia para estas dos temporadas encontrando para verano (agosto 1995 y 1996) un periodo de 13 a 14 días, mientras que en la época de invierno este periodo fue

de 20 días (febrero 1996). Esto se debe a que los vientos son más fuertes en primavera y verano mientras que en invierno los vientos suelen ser más débiles.

Un estudio referido en la identificación del fitoplancton por pigmentos accesorios (HPLC) (Millán-Núñez *et al.*, 2004b) en una serie de tiempo de 24 hrs, muestreando cada dos horas y utilizando el programa ChemTax, estimaron la proporción de contribución de cada grupo fitoplanctónico al total de la Chla en la comunidad de BSQ. Ellos reportaron la presencia de *Prochlorococcus* como parte de la comunidad del fitoplancton de BSQ, con base a la presencia de DvChla, pigmento específico de estos organismos, que anteriormente no se había reportado para este tipo de cuerpos costeros.

Moreno Miranda (2007) estudió la variabilidad espacial para la época de mayo-junio del 2004 en BSQ, encontrando que la mayor abundancia de Bacilariofitas y Dinofitas se encuentra en la boca disminuyendo hacia el interior de la laguna. El autor adjudicó este patrón a aguas ricas en nutrientes en la boca, mientras que las condiciones del gradiente de temperatura y salinidad (aumentar al interior de BSQ) afectan la fotosíntesis y la respiración, por lo que modifican la tasa de crecimiento y tiempo de duplicación, teniendo también mayor turbidez hacia los brazos que en la boca. La abundancia de los Dinofitas fue menor dentro de la laguna en comparación a la boca, debido a que es la zona de mayor transición de mareas (vivas y muertas) y con influencia directa con el océano. En el interior, en ambos brazos las Bacilariofitas fueron dominantes en comparación con los Dinofitas. Estas Bacilariofitas fueron en su mayoría penadas, indicando de manera general que las diatomeas bentónicas

dominan en BSQ. Se encontró en este estudio que las Criptofitas (especialmente *Chroomonas*) fueron las más abundantes de la comunidad fitoplanctónica. En cuanto a la sucesión, esta se presentó de manera inversa entre Bacilariofitas y Criptofitas, las mayores abundancias de Criptofitas se presentaron enseguida de la declinación de las Bacilariofitas.

En cuanto a los pigmentos con las mayores concentraciones que Moreno-Miranda (2007) encontró, fueron peridina, fucoxantina y aloxantina. También se encontró Chl**b**, zeaxantina y DvChl**a** con menor concentración, indicando la presencia de Clorofitas, Cianofitas y Proclorofitas en BSQ, que no se pudieron observar ante el microscopio. Realizó mediciones del espectro de absorción de luz del fitoplancton que presentaron una alta variabilidad en 440 y 674nm, donde el autor determina que los grupos dominantes en cada estación son los responsables de esta variación, reflejando una comunidad fitoplanctónica diversa, en tamaño y formas en BSQ.

Gracia-Escobar (2010) caracteriza a la comunidad fitoplanctónica en BSQ en la época de octubre del 2004 de manera espacio-temporal, cuando no se observa una influencia marcada de aguas de surgencia. Reportó que la salinidad y la temperatura fueron altas y con muy poca variación debido a la debilitación de la surgencia, la disminución de los vientos y por ende la estratificación de la columna de agua comparadas con el muestreo de mayo-junio del mismo año. Las abundancias que reporta Gracia-Escobar (2010) son dos veces menores a los de la época de mayo-junio de ese mismo año (Moreno-Miranda, 2007), por el cambio en las condiciones hidrológicas del

sistema. Las Dinofitas, Bacilariofitas y Cianofitas fueron los grupos más abundantes de la bahía. También realizó un muestreo en una estación fija en Bahía Falsa para determinar la variabilidad temporal del sistema lagunar, siendo las Cianofitas y Bacilariofitas los grupos más representativos. En este estudio, el autor estimó la cantidad de carbono (biovolumen) por célula, donde encontró que el grupo de las Dinofitas es mayor que en las Bacilariofitas tanto para el muestreo espacial como para la serie de tiempo, mientras que las mayores concentraciones de pigmentos accesorios se presentaron durante el reflujó y decrece en mareas vivas, observando que de forma general las concentraciones de fucoxantina, Chl*b*, aloxantina, peridinina, 19'-hexanoyloxyfucoxantina, prasinoxantina, zeaxantina y DvChl*a* fueron mayores en la zona de la boca que al interior de ambos brazos. Además reporta que existe un gradiente de los pigmentos fotosintéticos a aumentar desde la boca al interior de BSQ, mientras que los pigmentos fotoprotectores disminuían al interior de la laguna, debido al aumento de la turbidez dentro del sistema, por lo que la disposición de la luz es mucho menor.

Frías-Velasco (2008) realizó un muestreo espacial de la laguna durante mayo-junio del 2005 donde pudo comparar entre una marea viva y una marea muerta y la transición entre ambas, además del efecto de la surgencia. El autor también llegó a la conclusión de que la surgencia es la generadora del crecimiento del fitoplancton principalmente las Bacilariofitas. Cuando la surgencia empezó a debilitarse las Criptofitas y nanoflagelados respondieron a las condiciones de mezcla e inestabilidad debida al viento, pero las

Bacilariofitas dominaron en estas condiciones. Los pulsos de surgencia no se presentan constantes teniendo periodos de relajación, donde se minimiza el flujo de agua de esta surgencia hacia BSQ. Es durante este periodo la mayor generación de fitoplancton principalmente Bacilariofitas, por el aporte de nutrientes y bajas temperaturas. Las concentraciones bajas de nutrientes ($3 \mu\text{M}$ de nitratos y $7 \mu\text{M}$ silicatos) que el autor encontró dentro de la laguna fueron dadas por el consumo de las Bacilariofitas y la relajación de la surgencia, presentando la sucesión ecológica dentro de la comunidad cuando las concentraciones de los nutrientes empezaron a disminuir. Frías-Velasco (2008) también realizó una serie de tiempo en una estación fija en Bahía Falsa, con la misma dinámica de toma de muestra que Gracia-Escobar (2010). Donde obtuvo datos de fluorescencia donde encontró para esa época valores máximos en periodos de bajamar por la turbulencia generada, arrastrando fitoplancton bentónico aclimatado a bajas irradiaciones, mientras que los valores más bajos se presentaron en la pleamar, siendo la entrada de fitoplancton del mar adyacente. También reportó la proporción PSC y PPC que correspondían al mecanismo de fotoprotección a las altas irradiancias, aumentando los PPC, particularmente diadinoxantina y diatoxantina, en respuesta a una forma de aclimatación, ya que al ser resuspendidas del fondo responden incrementando la concentración de estos pigmentos. Mediante el método de HPLC cuantificó los pigmentos accesorios y pudo identificar la presencia de Criptofitas, Clorofitas, Primnesiofitas, Proclorofitas y Cianofitas.

II. HIPÓTESIS

Las lagunas costeras son altamente dinámicas, por su mezcla debido a la amplitud y corrientes de mareas, altas variaciones de temperatura, salinidad, nutrientes, turbidez y luz, entre otras variables. Siendo estas determinantes para el desarrollo y crecimiento óptimo del fitoplancton. Por lo que en BSQ, durante mareas vivas, se esperan que algunas de estas condiciones pudieran influir en la taxocenosis del fitoplancton, así como cambios en las proporciones de pigmentos accesorios de la comunidad fitoplanctónica.

III. OBJETIVO

3.1 OBJETIVO GENERAL

Caracterizar los grupos fitoplanctónicos dominantes y establecer posibles factores que estén influenciando en los procesos fisiológicos del fitoplancton durante mareas vivas en la laguna de Bahía San Quintín (Junio 2006).

3.1.1 OBJETIVOS PARTICULARES

- Estimar la concentración de los pigmentos por HPLC y con ello caracterizar a la comunidad fitoplanctónica con la técnica del ChemTax.
- Estimar el coeficiente específico de absorción del fitoplancton durante mareas vivas.
- Estimar la productividad fitoplanctónica en BSQ durante mareas vivas.
- Estimar las pendientes de las curvas de Fotosíntesis-Irradiancia mediante el método del PhytoPAM.

VI. ÁREA DE ESTUDIO

La laguna de Bahía de San Quintín (BSQ) se encuentra en la costa del Pacífico, en la península de Baja California, México ($30^{\circ}27'N$ y $116^{\circ}00'O$), aproximadamente a 200 km al sur de Ensenada. Es una laguna costera de origen volcánico que cubre un área total de 42 km^2 con una profundidad promedio de 2m (Fig. 1). El clima es árido con temperaturas ambientales máximas de $25^{\circ}C$ en verano, presentando escasas precipitaciones, la mayoría ocurren en los meses de octubre a marzo, con una media anual de 150 mm (Aguirre-Muñoz *et al.*, 2001; Camacho-Ibar *et al.*, 2003).

Las mareas son semidiurnas con amplitudes medias de 1.6 m lo que permite una columna de agua homogénea por el intenso intercambio de agua entre el mar adyacente y la laguna (Lara-Lara *et al.*, 1980; Millán-Núñez *et al.*, 1982). El tiempo de residencia en verano es de 13 a 14 días, mientras que en invierno llega a un orden de 20 días (Camacho-Ibar *et al.*, 2003), debido a la influencia de los vientos con su mayor intensidad provenientes del noroeste durante primavera y verano (Aveytua-Alcázar, 2002). Esto facilita la salida de agua del sistema hacia el océano con dirección preferentemente hacia el sureste, mientras que las corrientes de fondo presentan una dirección hacia el interior de la laguna regidas principalmente por las mareas (Flores-Vidal, 2006).

BSQ presenta dos brazos, uno denominado Bahía Falsa al oeste que se alinea hacia la desembocadura coincidiendo con la dirección de los vientos dominantes del noroeste que promueven la surgencia, con una longitud de

aproximadamente de 5.6 km, la profundidad es somera aunque llega a 6 m en el canal principal. El segundo brazo se encuentra al este denominado Bahía San Quintín, presenta una longitud de 11.5 km con fondo irregular y un canal con profundidad de 10 m. La boca se encuentra en la base permanentemente en contacto con el mar adyacente, creando una forma de “Y” muy peculiar (Fig. 1).

A lo largo del año BSQ está dominada por tasas altas de evaporación (1.400 mm media anual) sin ningún aporte fluvial y por la ausencia casi total de precipitación, lo que genera gradientes tanto de salinidad como de temperatura, que van en aumento de la boca hacia el interior de ambos brazos (Álvarez-Borrego *et al.*, 1977; Millán-Núñez *et al.*, 1982; Camacho-Ibar *et al.*, 2003); debido a esto, BSQ es un sistema hipersalino.

Los eventos de surgencia que se generan a lo largo del Sistema de la Corriente de California (SCC) por los vientos, se presentan principalmente a finales de primavera y verano (Lara-Lara *et al.*, 1980; Álvarez-Borrego, 2004), siendo determinantes en el aporte de altas concentraciones de nutrientes inorgánicos y bajas temperaturas que son introducidos a BSQ por efecto de las corrientes de marea (Millán-Núñez *et al.*, 1982; Hernández-Ayón *et al.*, 2007), logrando así una alta biomasa y abundancia fitoplanctónica (Álvarez-Borrego, 2004).

Los pastos marinos que se encuentran en BSQ están constituidos por *Zostera marina*, los cuales representan el 80 % del metabolismo bentónico, *Z. marina* cubre grandes extensiones inclusive en zonas que quedan descubiertas

por la bajamar, pero la mayor producción se encuentra especialmente en la parte de la boca de la laguna (Camacho-Ibar *et al.*, 2003). Al igual, se ha encontrado en Bahía Falsa y cerca de la boca, *Ulva spp.* como un alga oportunista debido a la alta concentración de nutrientes (Zertuche-González *et al.*, 2009).

Las actividades de acuicultura se han realizado desde 1976 en Bahía Falsa y actualmente existen cultivos de ostión japonés *Crassostrea gigas* y de la almeja *Chione spp.* (Zertuche-González *et al.*, 2009; Camacho-Ibar *et al.*, 2007). Estas granjas acuícolas han llevado a que el 30 % (300 ha) de la laguna está bajo presión debido a esta actividad (Camacho-Ibar *et al.*, 2003).

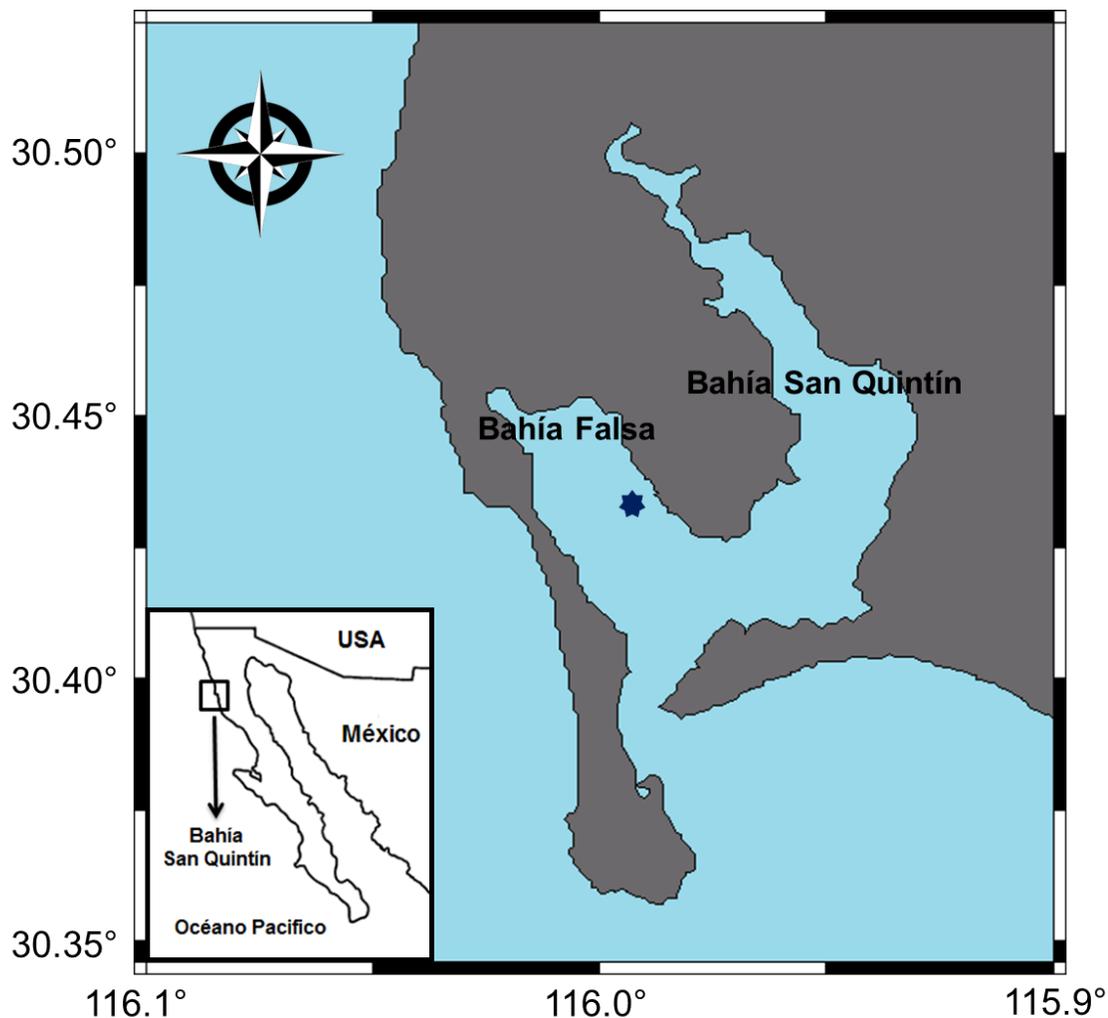


Fig. 1 Laguna de Bahía San Quintín (BSQ).

★ Estación de muestreo

En este trabajo se obtuvieron datos en una estación de muestreo que se encuentra directamente influenciada por los cambios de las corrientes de marea (flujo y refluo) (Fig. 1). Por esta razón, los cambios físicos, químicos y biológicos que se presentan en la parte de la boca o fuera de BSQ serán determinantes para esta zona de la laguna.

V. METODOLOGÍA

5.1 MUESTREO EN CAMPO

El muestreo se llevó a cabo en BSQ durante una serie de tiempo de 6 días, del 22 al 27 de junio del 2006, en periodo de mareas vivas. Las muestras fueron tomadas en una estación fija que se encuentra ubicada en el canal principal del brazo de Bahía Falsa (Fig. 1).

En la estación fija se colocó un CTD (Ocean Sensors OS200) equipado con un fluorómetro (Chelsea Aquatrak III) a una profundidad de 0.7 a 1 m aproximadamente, para la toma de salinidad, temperatura, oxígeno, pH y fluorescencia cada 5 segundos, durante todo el periodo del muestreo.

La colecta de agua se realizó cada 2 horas en periodos de luz (ciclo diurno), iniciando desde las 8:00 y terminando a las 18:00 hrs (8, 10, 12, 14, 16, 18:00 hrs) durante los 7 días, con excepción del primer y último día del muestreo.

Se tomaron muestras para la identificación y cuantificación de fitoplancton, colocando 250 ml de agua de mar en botellas de polietileno de alta densidad color ámbar (Nalgene), agregando 2.5 ml de solución de lugol alcalino (acetato de sodio) para la finalidad de la preservación de las células.

Para el análisis de los pigmentos del fitoplancton se filtraron de 500-800 ml de agua de mar en un sistema de filtración positivo con filtros GF/F de 25 mm. Éstos fueron doblados y puestos en papel aluminio almacenados en

nitrógeno líquido para ser analizadas posteriormente en el laboratorio mediante la técnica del HPLC (Jeffrey *et al.*, 1997).

Para el análisis del coeficiente de absorción se filtraron de 500-800 ml de agua de mar, también en un sistema de filtración positivo con filtros GF/F de 25 mm, colocándolos en capsulas Histoprep y almacenadas en nitrógeno líquido para ser analizadas en el laboratorio posteriormente (Mitchell *et al.*, 2000).

Se llevaron a cabo 6 experimentos de productividad primaria por medio del método de asimilación de Carbono 14 (^{14}C) los días 24 de junio a las 8, 12 y 16:00 hrs, el 25 y 27 de junio a las 12:00 hrs, pero en este último día se realizó en la capa superficial y fondo. Para estos análisis, se tomó una muestra de 300 ml de agua que se les agrego 5 μCi de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (inoculo), esta muestra fue submuestreada, tomando alícuotas de 20 ml colocadas en viales del mismo volumen. Posteriormente estas muestras se incubaron durante un tiempo de 1:30 hrs en un fotosintetrón (Lewis y Smith, 1983) con un gradiente de luz de 20 a $1500 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Después de ese periodo se filtraron las muestras con filtros de membrana de $0.45 \mu\text{m}$ de poro, los cuales fueron posteriormente expuestos a vapores de ácido clorhídrico y colocados en viales que adicionalmente contenían 10 ml de líquido de centelleo. A un vial con este mismo liquido se le adiciono 1 ml del inoculo para determinar su radioactividad. Se tomó un blanco el cual consiste en colocar la misma cantidad del inoculo (1 ml) a un vial con muestra de agua (20 ml) filtrando inmediatamente, sin incubar. Los viales fueron posteriormente analizados en el laboratorio por un contador de centelleo líquido.

En todos los muestreos se tomó agua en botellas negras de teflón, que no permiten pasar la luz ni la adhesión de ninguna partícula, para la medición de la fluorescencia de la Chl_a por medio de un fluorómetro portátil de pulsos de amplitud modulada (PhytoPAM). Las muestras fueron aclimatadas en oscuridad por 15 minutos para asegurar que todos los centros de reacción se encontraran abiertos. Después de este lapso se midió el incremento de la fluorescencia con respuestas a un intervalo de luz de 1 hasta 2064 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ con exposición durante 1 min con una frecuencia de 35 Hz en los cuatro canales que tiene el PhytoPAM. Estos canales utilizan una longitud de onda de excitación determinada para cada uno: 470, 520, 645 y 665 nm, conformados para la determinación a los diferentes grados de excitación de la fluorescencia.

Con el incremento de la fluorescencia de cada canal, el PhytoPAM determinó la saturación de los centros de reacción en base la ecuación 1, ya que estando la muestra en plena oscuridad y después de haberla dejado un tiempo considerable para que todos los centros de reacción se encontraran abiertos, aclimatando a las células, presentaron una fluorescencia base (F_0) y la fluorescencia máxima (F_m) en cuanto los centros de reacción se saturaron por las altas irradiancias. A partir de F_0 y F_m el PhytoPAM también calcula para cada uno de los canales el rendimiento cuántico del fotosistema II (Φ_{psII}) a partir de la ecuación 2. $\Phi_{\text{psII}} = \text{mol separación de cargas mol quanta}^{-1}$.

$$\text{Incremento de la fluorescencia} = F_m - F_0 \quad \text{Ec. 1}$$

$$\Phi_{\text{psII}} = \frac{F_m - F_0}{F_m} \quad \text{Ec. 2}$$

5.2 ANÁLISIS DE LABORATORIO Y GABINETE

5.2.1 Identificación y abundancia del fitoplancton

La abundancia del fitoplancton se siguió por medio de la técnica de Utermöhl (1958) basada en la sedimentación de las células. Se utilizaron cubetas de dos volúmenes diferentes (25 y 50 ml) y se sedimentaron durante 24 hrs para ser observadas posteriormente en microscopio invertido a tres diferentes objetivos (100x, 200x y 400x). En los dos primeros objetivos 100x y 200x se leía toda la cámara mientras que para 400x solo se leían 2 transectos transversales en la mayor longitud de la cámara. Mientras se realizaban los conteos de cada muestra se realizaba la identificación de los organismos.

La ecuación empleada para estimar la abundancia (número de células por litro) es la siguiente:

$$\text{Abundancia} \left(\frac{\text{célula}}{\text{litro}} \right) = N * \left(\frac{1000}{\text{volumen}} \right) \quad \text{Ec. 3}$$

Donde N es el número de células de un taxón encontrado en la cámara, el volumen es la cantidad de agua de la muestra que se sedimentó en ml y 1000 es el factor de conversión a litros.

5.2.2 Medición de la Chl aT y los pigmentos accesorios

El análisis de los pigmentos se llevó a cabo por medio de la técnica de HPLC, siguiendo el método propuesto por Wright *et al.* (1991). Los pigmentos

se extrajeron con acetona al 100 %, se utilizó una columna (Spherisorb ODS-2) C18 con un gradiente de tres solventes con un flujo de 1 ml min^{-1} ; según la metodología de Bidigare y Trees (2000).

Solventes:

- a) 80:20 Metanol: 0.5 M acetato de amonio (v/v),
- b) 90:10 Acetonitrilo: agua (v/v),
- c) Acetato de etilo.

Los pigmentos que se cuantificaron fueron clorofila *a*, *b*, *c*₃, *c*₂, divinil clorofila *a*, peridina, 19'-butanoyloxyfucoxantina, fucoxantina, 19'-hexanoyloxyfucoxantina, neoxantina, prasinoxantina, violaxantina, diadinoxantina, aloxantina, diatoxantina, luteína y zeaxantina.

5.2.2.1 Fracciones de tamaño y pigmentos fotosintéticos y fotoprotectores

Jeffrey *et al.* (1997) mencionan que hay pigmentos con características similares que pueden ser agrupados para tratarlos de una manera más práctica y general, que nos genera información útil para referirla a un estudio en particular. Una característica fisiológica que puede englobar a los pigmentos, es por su funcionalidad como fotoprotectores o fotosintéticos, donde se propone sumar las concentraciones para así clasificarlos. Vidussi *et al.* (2001) proponen determinar las fracciones de tamaño del fitoplancton con base a las concentraciones de ciertos pigmentos que son característicos a un determinado grupo pertenecientes a un tamaño, siendo así posible realizar una clasificación

en microfitoplancton (200-20 μm), nanofitoplancton (20-2 μm) y picofitoplancton (< 2 μm) a estos pigmentos se les denomina pigmentos diagnóstico. Es así como se clasificaron los siguientes pigmentos:

$$\text{Carotenos fotosintéticos (PSC)} = [\text{But}] + [\text{Fuco}] + [\text{Hex}] + [\text{Peri}] \quad \text{Ec. 4}$$

$$\text{Carotenos fotoprotectores (PPC)} = [\text{Alo}] + [\text{Diadino}] + [\text{Diató}] + [\text{Zea}] + [\text{Caro}] \quad \text{Ec. 5}$$

$$\text{Total de pigmentos accesorios (Acct)} = [\text{PSC}] + [\text{PPC}] + [\text{ChlbT}] + [\text{ChlcT}] \quad \text{Ec. 6}$$

$$\text{Total de pigmentos (PigT)} = [\text{Acct}] + [\text{ChlaT}] \quad \text{Ec. 7}$$

$$\text{Proporción del microfitoplancton (MPF)} = \frac{[\text{Fuco}] + [\text{Peri}]}{\text{DP}} \quad \text{Ec. 8}$$

$$\text{Proporción del nanofitoplancton (NPF)} = \frac{[\text{Hex}] + [\text{But}] + [\text{Alo}]}{\text{DP}} \quad \text{Ec. 9}$$

$$\text{Proporción del picofitoplancton (PPF)} = \frac{[\text{Zea}] + [\text{ChlbT}]}{\text{DP}} \quad \text{Ec. 10}$$

$$\text{Total de pigmentos diagnóstico (DP)} = [\text{PSC}] + [\text{Alo}] + [\text{Zea}] + [\text{ChlbT}] \quad \text{Ec. 11}$$

Los pigmentos fotosintéticos y fotoprotectores fueron estandarizados o normalizados con la ChlaT (PSC/ChlaT y PPC/ChlaT) para estimar cual fue el aporte de cada uno de ellos sobre la ChlaT.

5.2.2.2 Ciclo de las Xantofilas

Un caso muy específico son los pigmentos que participan en el ciclo de las Xantofilas, refiriéndonos en este estudio a la diadinoxantina y diatoxantina como pigmentos fotoprotectores. Cuando la diadinoxantina es expuesta a luz alta, se convierte en su forma de-epoxidada a diatoxantina. Para lo anterior se empleó un índice propuesto por Grouneva *et al.* (2009):

$$ICX_{Ddx \leftrightarrow Dtx} = \frac{Dtx}{Ddx + Dtx} \quad \text{Ec. 12}$$

Dónde:

$ICX_{Ddx \leftrightarrow Dtx}$ = Índice del ciclo de las xantofilas

Dtx = Concentración de diatoxantina.

Ddx = Concentración de diadinoxantina.

Este índice nos permite determinar la capacidad de fotoaclimatación de las células, principalmente a corto plazo a consecuencia de una mayor cantidad de estos pigmentos, lo cual puede ocasionar una importante disminución en la eficiencia fotosintética, ya que gracias a este ciclo, permite a las células encontrarse en un ambiente con altas irradiancias, cuando la diadinoxantina pasa a su forma de-epoxidada como diatoxantina, disminuyendo la capacidad de recolección de luz y aumentar el potencial de defensa contra el daño celular disipando el exceso de energía por la de-exposición a altas cantidades de luz (Dimier *et al.*, 2009a).

5.2.3 Contribución de los grupos fitoplanctónicos a la ChlaT: ChemTax

La concentración de los pigmentos medidos por HPLC se utilizaron en el programa ChemTax (Mackey *et al.*, 1996) el cual realiza una estimación a la contribución de un grupo taxonómico a la ChlaT sobre la comunidad fitoplanctónica.

El programa consta de tres matrices que corresponden a:

- a) Las concentraciones de los pigmentos accesorios y la ChlaT de las muestras, estimadas mediante HPLC.
- b) Matriz inicial. El cociente (razones o referencias) de los pigmentos accesorios-ChlaT para cada grupo taxonómico del fitoplancton que serán cuantificado (Tabla 2a).
- c) La relación del límite restringido a los ajustes interactivos de estas proporciones operados por el ChemTax, es decir, la cantidad de veces que se van a interactuar las proporciones para un mejor ajuste.

Se realizó una primera corrida donde dio como resultado una cuarta matriz (Tabla 2b), siendo esta el cociente de la matriz final del programa, el cual contiene el primer ajuste de las proporciones de pigmentos y Chla ante los grupos taxonómicos. Esta cuarta matriz (Tabla 2b) se utilizó como entrada para nuevamente volver a ejecutar el programa, sustituyendo la matriz inicial del cociente (matriz b, Tabla 2a). Con el fin de acercarnos a establecer las mejores proporciones con los valores más probables o reales (Latasa, 2007).

Se establecieron 8 grupos fitoplanctónicos: Bacilariofitas, Dinofitas, Haptofitas, Clorofitas, Criptofitas, Prasinofitas, Cianofitas y Proclorofitas para la relación del ajuste con los pigmentos utilizados, los cuales fueron:

Peridinina, fucoxantina, 19'-hexanoyloxyfucoxantina, prasinoxantina, violaxantina, aloxantina, diadinoxantina, diatoxantina, luteína, zeaxantina, clorofila *b*, divinil clorofila *a* y clorofila *a* total.

Tabla 2a. Matriz Inicial (Matriz b). Cociente (razones) de los pigmentos accesorias-ChlaT

Matriz b	Razones de Pigmentos													
	Grupos	Alo	Diad	Diat	Fuco	Hex	Lut	Peri	Pras	Viol	Zea	Chlb	DvChla	ChlaT
Bacilariofitas	-	0.126	0.035	0.400	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.000
Dinofitas	-	0.114	0.027	-	-	-	0.155	-	-	-	-	-	-	1.000
Clorofitas	-	-	-	-	-	0.011	-	-	-	-	0.003	0.247	-	1.000
Criptofitas	0.172	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.000
Prasinofitas	-	-	-	-	-	-	-	0.092	0.070	-	-	0.500	-	1.000
Haptofitas	-	-	0.031	0.217	0.255	-	-	-	-	-	-	-	-	1.000
Proclorofitas	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.146	-	1.000	1.000
Cianofitas	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.283	-	-	1.000

Tabla 2b. Matriz Final (Matriz 4^{ta}) de los pigmentos accesorias-ChlaT de la primera corrida del programa

4 ^{ta} Matriz	Razones de Pigmentos													
	Grupos	Alo	Diad	Diat	Fuco	Hex	Lut	Peri	Pras	Viol	Zea	Chlb	DvChla	ChlaT
Bacilariofitas	-	0.082	0.023	0.313	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.583
Dinofitas	-	0.088	0.021	-	-	-	0.120	-	-	-	-	-	-	0.772
Clorofitas	-	-	-	-	-	0.100	-	-	-	-	0.002	0.196	-	0.792
Criptofitas	0.340	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.661
Prasinofitas	-	-	-	-	-	0.003	-	0.059	0.045	-	-	0.250	-	0.643
Haptofitas	-	-	0.021	0.144	0.170	-	-	-	-	-	-	-	-	0.665
Proclorofitas	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.068	-	0.466	0.466
Cianofitas	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0.220	-	-	0.780

5.2.4 Coeficiente de absorción

El coeficiente de absorción de luz se determinó utilizando un espectrofotómetro Perkin Elmer Lambda 10 equipado con una esfera integradora entre 400 y 750 nm. Primero se obtuvo el coeficiente de absorción del material particulado ($a_p(\lambda)$), a continuación los filtros fueron lavados con metanol caliente dos veces durante 15 minutos en un sistema de filtración para finalmente realizar la lectura en el espectrofotómetro y así obtener el coeficiente de absorción del detritus ($a_d(\lambda)$), este proceso se realiza después de haber hecho la primera lectura para obtener $a_p(\lambda)$ (Mitchell *et al.*, 2000).

El $a_p(\lambda)$ y $a_d(\lambda)$ se calcularon utilizando la ecuación presentadas a continuación, debido al ajuste del espectrofotómetro:

$$a_p(\lambda) = \frac{2.303}{V_f/A_c} * \left[[A (DO_p(\lambda) - DO_{nul})] + B [DO_p(\lambda) - DO_{nul}]^2 \right] \quad \text{Ec. 13}$$

$$a_d(\lambda) = \frac{2.303}{V_f/A_c} * \left[[A (DO_d(\lambda) - DO_{nul})] + B [DO_d(\lambda) - DO_{nul}]^2 \right] \quad \text{Ec. 14}$$

Dónde:

DO_p = Densidad óptica del material particulado, es decir, de la primera lectura del espectrofotómetro.

DO_d = Valores del $a_d(\lambda)$, es decir, de la segunda lectura del espectrofotómetro, después de haber lavado los filtros con metanol.

V_f = Volumen filtrado (m³).

A_c = $\pi * (D_{fm}/2)^2$ = Área efectiva de filtración (m²). Utilizar la siguiente relación: D_{fm} = D_f/1000 (conversión de mm a m); D_f = Diámetro del filtro (mm).

A y B = Coeficientes de la ecuación cuadrática que ajusta el factor de amplificación β . Para el espectrofotómetro que se utilizó A = 0.4068 y B = 0.368.
 DOnul = Valores de densidad óptica del punto nulo (*null point*), considerado a 750 nm. Posteriormente se utilizaron las siguientes ecuaciones:

$$a(\lambda) = a_w(\lambda) + a_p(\lambda) + a_d(\lambda) + a_{ph}(\lambda) \quad \text{Ec. 15}$$

$$a_p(\lambda) = a_{ph}(\lambda) + a_d(\lambda) \quad \text{Ec. 16}$$

$$a_{ph}(\lambda) = a_p(\lambda) - a_d(\lambda) \quad \text{Ec. 17}$$

Donde λ es la longitud de onda, $a(\lambda)$ es el coeficiente de absorción de luz del sistema, en el cual engloba todos los coeficientes que pudieran estar infiriendo (Ec. 15), $a_w(\lambda)$ es el coeficiente de absorción de luz por el agua pura, $a_p(\lambda)$ es el coeficiente de absorción de luz del material particulado, $a_d(\lambda)$ es el coeficiente de absorción de luz por el material particulado no vivo o detritus y $a_{ph}(\lambda)$ se refiere al coeficiente de absorción de luz del fitoplancton. Las unidades de los coeficientes de absorción son en m^{-1} .

El $a_{ph}(\lambda)$ fue estandarizado con $a_{ph}(440)$ para el análisis de los espectros de absorción de toda la serie de tiempo ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(440)$).

El coeficiente de absorción $a_{ph}(\lambda)$ se obtiene de la diferencia de $a_p(\lambda)$ y $a_d(\lambda)$ (Ec. 17). Por otro lado, también se determinó el coeficiente específico de absorción del fitoplancton ($a^*_{ph}(\lambda)$) en base a la ecuación 18, con unidades de área por unidad de masa de pigmento [m^2 (mg Chl aT) $^{-1}$].

$$a^*_{ph}(\lambda) = a_{ph}(\lambda) / (\text{Chl aT}) \quad \text{Ec. 18}$$

5.2.5 Productividad Primaria

La productividad primaria que fue medida mediante el método de ^{14}C fue calculada a partir de las lecturas realizadas con el contador de centelleo líquido. La ecuación que se empleó para calcular la productividad es la siguiente (Parson *et al.*, 1984):

$$PP = \left(\frac{R_s - R_b}{V} \right) * \left(\frac{W * 1.05 * 1000}{R_i * N} \right) \quad \text{Ec. 19}$$

Dónde:

PP= Productividad primaria ($\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$)

R_s = Radioactividad de la muestra en dpm.

R_b = Radioactividad del blanco en dpm.

R_i = Radioactividad del inoculo en dpm.

dpm = Desintegraciones por minuto.

V = Volumen filtrado en litros.

W = Concentración inicial CO_2 en la muestra (mg/L) determinada mediante la salinidad de 36 (Strickland y Parsons, 1978), también puede ser calculada a partir de la alcalinidad o concentración de pH.

1.05 = Es el factor para considerar que el ^{14}C tiene más masa que el ^{12}C y es asimilado 5 % más despacio.

1000 = Es para la transformación de $\text{mg C L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en $\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$.

N = Tiempo de incubación en horas.

Después de realizar esta ecuación, los valores de PP fueron estandarizados a la concentración de ChlaT estimada por HPLC (PP/ChlaT) por lo cual, las unidades resultantes fueron $\text{mg C (mg ChlaT)}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

5.2.6 Marea y Luz

Los datos de marea se descargaron del programa MARV1.0 (2010) Predicción de Mareas en México (<http://predmar.cicese.mx/marques.html>) con referencia del NMM (Nivel Medio del Mar) cada hora del periodo del muestreo (22-27 Junio 2006). También se obtuvieron datos meteorológicos de una estación cercana a BSQ para la determinación de la cantidad de luz (irradiancia) ambiental, para darnos una aproximación de la cantidad de luz que estuvo expuesto el fitoplancton.

5.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

5.3.1 Clorofila estimada partir de la fluorescencia

5.3.1.1 Asociación y estimación entre la Chla determinada por la fluorescencia (ChlaF) y los pigmentos accesorios sobre la ChlaT

La Chla determinada a partir de la fluorescencia (ChlaF) se estableció por la calibración de los datos de la fluorescencia con la Chla (*in situ*), estos datos generados durante el procesamiento del CTD se expresa en unidades equivalentes a mg m^{-3} de Chla, debido a que la configuración del CTD así lo específica, por lo que la conversión se encuentra establecida por el fabricante.

A los datos de ChlaF del CTD, se les aplicó un filtro de paso bajo usando medias móviles cada 60 minutos.

Con la finalidad de ponderar la asociación entre la ChlaF (como clorofila *in vivo*) y la concentración de la ChlaT (como medición de biomasa *in situ*), se utilizaron dos aproximaciones: la primera fue por el coeficiente de la correlación lineal de Pearson (r_{Pearson}); y la segunda se utilizó la pendiente (b_1) significativa de un modelo lineal ($y = b_0 + b_1x$), donde la variable independiente es la ChlaF y la variable dependiente es la ChlaT. La significancia de b_1 se probó al realizar un ensayo de hipótesis mediante una prueba t (student). En ambos casos se comprobó la significancia de la asociación usando un error $\alpha = 0.05$.

Cabe hacer notar que los datos de la ChlaT están cada dos horas, por lo que los datos de la ChlaF que se tomaron, fueron los correspondientes a las horas de muestreo de la ChlaT.

Por otro lado, para poder predecir la ChlaF con respecto a la ChlaT se realizó la significancia global del modelo lineal con una prueba F (Fisher) con un error $\alpha = 0.05$.

De la misma manera estas dos mismas aproximaciones se realizaron para determinar la asociación y la predicción de los pigmentos accesorios y la ChlaT, siendo esta última la variable independiente y cada uno de los pigmentos accesorios como la variable dependiente, en cada uno de los dos análisis de significancia, tanto de la pendiente como la del modelo lineal.

5.3.1.2 Asociación y desfase entre la marea y la ChlaF

Con el propósito de observar las relaciones y los posibles desfases que existen entre las anomalías estandarizadas de la ChlaF (Z-ChlaF) (Ec. 20) y la altura de la marea de la serie de tiempo, se realizó un análisis de correlación cruzada utilizando el r_{Pearson} . Se determinó el valor más alto del conjunto de correlaciones cruzadas para encontrar en que desfase de la serie de tiempo se obtiene la mayor asociación.

Las anomalías estandarizadas fueron calculadas mediante una transformación Z descrita por:

$$Z = \frac{x - \bar{x}}{DE} \quad \text{Ec. 20}$$

Dónde:

Z = Anomalías estandarizadas Z.

x = Valor o dato a estandarizar.

\bar{x} = Promedio del conjunto de datos.

DE = Desviación estándar del conjunto de datos.

Este análisis se llevó a cabo en dos escenarios diferentes, el primero de manera general incluyendo los 6 días haciendo el análisis por cada uno de los días, con un desfase (lags) de 24 hrs y el segundo escenario haciendo bloques de dos días (bloques: 22-23, 23-24, 24-25, 25-26, 26-27 de junio), resultando 5 bloques en total con un lags de 24 hrs. En cada escenario se estableció a la marea como la variable fija y las Z-ChlaF como la variable que se va a mover en el tiempo.

5.3.2 Tasa de cambio entre los pigmentos y la marea

Con la finalidad de determinar la tasa de cambio entre cada uno de los pigmentos (ChlaT, pigmentos accesorios y los PSC, PPC, PigT y las fracciones de tamaño del fitoplancton (MPF, NPF y PPF) como variables dependientes) con la marea (como variable independiente), se utilizó una serie de aproximaciones lineales enfatizando en la significancia de la pendiente ($b1$) como la tasa de cambio del modelo ($y = b0 + b1x$), usando un error $\alpha = 0.05$.

Por otro lado, para establecer las diferencias entre los pigmentos, incluyendo la ChlaT en escenarios del prisma de marea de la serie de tiempo, es decir, en flujo y reflujos, se aplicó una prueba Wilcoxon para dos muestras independientes utilizando la corrección de Kruskal Wallis cuando se tienen más de 10 observaciones con un error $\alpha = 0.05$.

Después de establecer cuales pigmentos son estadísticamente diferentes entre flujo y reflujos, se realizó una razón expresada en la ecuación 21, para determinar cuál es el pigmento que aumenta o disminuye en ambos eventos:

$$FR = \frac{\sum [\text{pigmento}] \text{ en Flujo}}{\sum [\text{pigmento}] \text{ en Reflujo}} \quad \text{Ec. 21}$$

Dónde:

FR = Razón entre flujo y reflujos.

Razón > 1 = El pigmento es mayor o predomina en flujo.

Razón < 1 = El pigmento es mayor o predomina en reflujos.

Razón = 1 = El pigmento es igual tanto en flujo como en reflujos.

La ecuación se refiere a la suma de todas las concentraciones medidas en flujo en el nominador y la suma de las concentraciones medidas en reflujo en el denominador. Esto indicara que un pigmento con una razón menor a 1 es mayor en reflujo, mientras que una razón mayor a 1 es mayor en flujo.

También se empleó una razón para determinar qué tipo de pigmento fotosintético o fotoprotector prevaleció durante la serie de tiempo de cada una de las muestras (Ec. 22).

$$RC = \frac{[PSC]}{[PPC]} = \frac{\text{Carotenos fotosintéticos}}{\text{Carotenos fotoprotectores}} \quad \text{Ec. 22}$$

Dónde:

RC = Razón entre los carotenos PSC y PPC.

Razón > 1 = PSC es mayor que PPC.

Razón < 1 = PPC es mayor PSC.

Razón = 1 = PSC es igual que PPC.

5.3.3 Curvas Fotosíntesis-Irradiancia

5.3.1.1 Método de ^{14}C

Después de haber obtenido los valores de productividad primaria mediante la ecuación 19, se graficó esta contra la irradiancia y se realizó el ajuste de la ecuación Jassby y Platt (1976) (Ec. 23) por medio de mínimos cuadrados.

$$P^B = P_m^B \left(\tanh \left(\frac{E (\alpha^B)}{P_m^B} \right) \right) \quad \text{Ec. 23}$$

Dónde:

P^B = Es la cantidad de carbono asimilado en mg C (mg ChlaT)⁻¹ h⁻¹.

P^B_m = Tasa de asimilación de carbono máximo en mg C (mg ChlaT)⁻¹ h⁻¹.

α^B = Pendiente de la curva en mg C (mg ChlaT)⁻¹ h⁻¹ ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$)⁻¹.

tanh = Tangente hiperbólica

Con este análisis se obtuvieron los parámetros fotosintéticos de la curva (P^B_m , α^B y E_k , siendo este último el cociente de P^B_m y α^B , refiriéndose al índice de fotoaclimatación ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$)⁻¹) El superíndice B (^B) en los parámetros de la curva se refiere a la estandarización de los mismos con la ChlaT.

5.4.2 Curvas obtenidas a partir del PhytoPAM

Después de obtener el Φ_{psII} que arrojo el PhytoPAM, se calculó la tasa relativa de trasporte de electrones (rETR) en base a Φ_{psII} y las irradiancias (E) que fueron expuestas las muestras, para cada uno de los canales (Ec.24).

$$rETR = (\Phi_{psII}) (PAR) (k) \quad \text{Ec. 24}$$

Dónde:

rETR = $\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Φ_{psII} = Rendimiento cuántico del fotosistema II.

PAR= Luz absorbida de exposición.

k = Capacidad de absorción. Indica la fracción de la luz absorbida que es direccionada al fotosistema II en comparación al fotosistema I. Aunque esta constante puede ser diferente según el grupo fitoplanctónico en este trabajo se estableció el valor de 0.5.

Se graficó el rETR vs E (que se pueden inferir como curvas P-E) en base a la mediana de los rETRs obtenidos en los tres canales de cuatro que tiene el PhytoPAM, excluyendo el rETR de la primera longitud (470 nm) para el cálculo de dicha mediana.

A su vez, también se realizó el mismo ajuste para las curvas obtenidas en el PhytoPAM empleando la ecuación 23. En este trabajo no se analizaron todos los parámetros de las curvas rETR-E obtenidos por el PhytoPAM, únicamente se tomó el alfa (α) que es la pendiente de la curva en cada una de las muestras, para conocer la eficiencia de la captura de luz y de una forma indirecta el historial de las células a la aclimatación de la misma. Las α fueron estandarizadas con la concentración de Chl a T obtenida por el HPLC (α /Chl a T) para tener una mejor aproximación, por lo tanto, el α obtenida por el PhytoPAM también será representada con un superíndice B (α^B).

5.3.4 Análisis de asociación entre los grupos fitoplanctónicos, el prisma de marea, la luz y el parámetro α^B

Con la finalidad de determinar las asociaciones que pudieran existir entre los grupos de la comunidad fitoplanctónica, la cantidad de luz ambiental a la que estuvieron expuestos (datos de luz de la estación meteorológica en BSQ) y el α^B (pendiente la curva de rETR-E obtenidas en por el PhytoPAM) se aplicó una serie de Análisis de Componente Principal (ACP) con resolución numérica por el $r_{pearson}$ y su resolución grafica vectorial (Análisis de Factor).

El ACP se aplicó a tres bloques que serán llamados escenarios temporales, siendo el primero del 22 al 24 de junio, el segundo únicamente el 25 de junio y el tercer bloque del 26 y 27 de junio.

Para cada uno de los ACP se utilizaron las anomalías estandarizadas basadas en una transformación Z (Ec. 20) a cada una de las variables.

Con la finalidad de ponderar las asociaciones que se pudieran encontrar, se aplicó una codificación de valores altos (A) con anomalías estandarizadas positivas que representa un aumento y valores bajos (B) con anomalías estandarizadas negativas que representa una disminución de cada una de las variables (grupos fitoplanctónicos, prisma de marea, luz y α^B). Posteriormente esta codificación fue realizada binariamente por ausencia y presencia de los valores positivos o negativos según corresponderá a los datos de las anomalías. El ACP de cada bloque se representa por los componentes principales (CP) significativos (eigenvalor > 1) que se generaron. El signo positivo o negativo significa la asociación de cada variable ya sea A o B.

VI. RESULTADOS

6.1 Fluorescencia de la Chla

6.1.2 Asociación y estimación entre la Chla determinada por la fluorescencia (ChlaF) y la Clorofila a total (ChlaT)

La asociación entre la ChlaT y la ChlaF de la serie de tiempo, determinada por el r_{Pearson} fue estadísticamente significativo de 0.83 ($r_{0.05, 29 \text{ critico}} = 0.367$), al igual que la pendiente del modelo de regresión lineal que se realizó para determinar el grado de asociación de estas dos variables ($t_{0.05, 27 \text{ critico}} = 2.05 < t_{\text{calculada}} = 7.75$) (Fig. 2).

En el caso del análisis global del modelo para predecir la ChlaT en base a la ChlaF fue estadísticamente significativo ($F_{0.05; 1, 27 \text{ critico}} = 4.21 < F_{\text{calculada}} = 60.04$) con un coeficiente de determinación (R^2) de casi el 70 % ($R^2 = 69 \%$) (Fig. 2).

El comportamiento de la ChlaT y la ChlaF es similar en toda la serie de tiempo (Fig. 3). Las concentraciones de la ChlaT fueron mayores en comparación de la ChlaF. Esta última fluctuó entre 0.4 y 0.9 mg m⁻³ en tanto que la ChlaT se encontraron valores entre 1.5 y 3.5 mg m⁻³. Sin embargo, el comportamiento de ambas es muy similar, aumentando en flujos y disminuyendo en reflujos. También el patrón que sigue la ChlaT y la ChlaF en cuanto al ciclo diurno es similar, únicamente en el día 25 y 26 de junio a las 18:00 hrs la ChlaT sigue en aumento mientras que la ChlaF disminuye (Fig. 3).

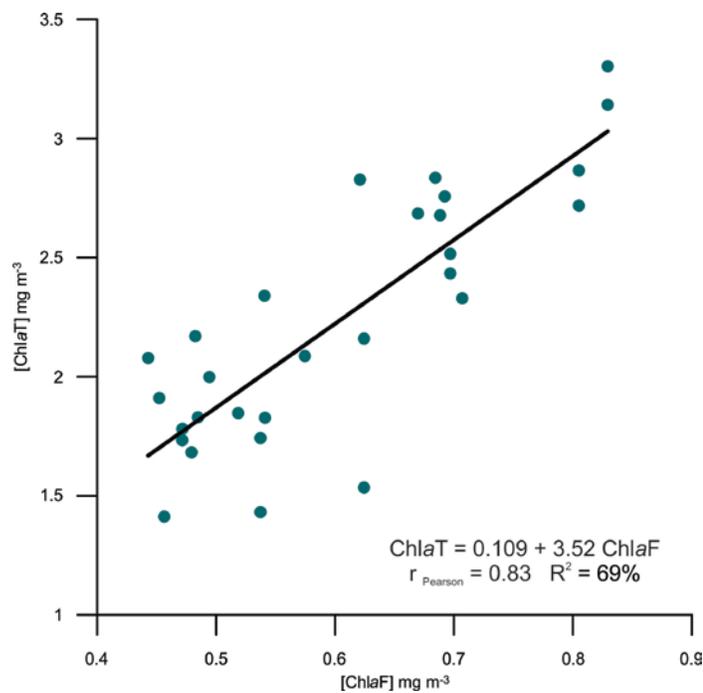


Fig. 2 Modelo de regresión lineal entre la Clorofila a total ($ChlaT$) y la Clorofila a determinada a partir de la fluorescencia ($ChlaF$).

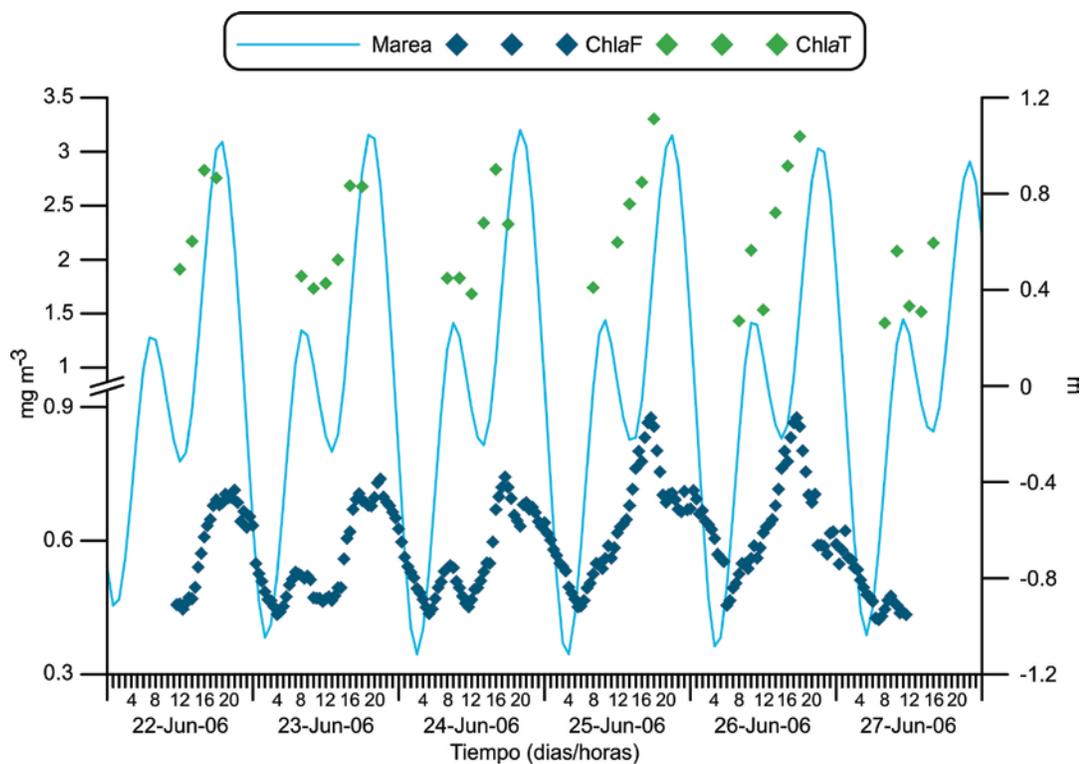


Fig. 3 Serie de tiempo de la Clorofila a Total ($ChlaT$) y la $Chla$ estimada a partir de la fluorescencia ($ChlaF$) (mg m^{-3}) y la marea (m).

6.1.3 Asociación y desfase entre la marea y la ChlaF

La ChlaF y la altura de la marea en la serie de tiempo presentaron un comportamiento similar, correspondiente al aumento de la ChlaF en flujo y una disminución en reflujo (Fig. 4). En los tres primeros días (22, 23 y 24 de junio) la ChlaF osciló entre 0.45 a 0.75 mg m⁻³, mientras que los dos siguientes días aumentó con máximos de 0.85 mg m⁻³.

En especial, se debe enfatizar que la ChlaF muestra un desfase muy particular con la marea en los días 25 y 27 de junio en comparación a los días anteriores. Dado que el máximo de la ChlaF ocurre antes de la marea más alta sin delimitar la tendencia de la bajamar más baja (reflujos menores), en comparación con el comportamiento de los días 22, 23 y 24 de junio, en donde la ChlaF tiene una tendencia clara con el prisma de marea.

Con el propósito de establecer el grado de desfase entre las Z-ChlaF y la marea en la serie de tiempo, se realizó un juego de análisis de correlación cruzada, utilizando el r_{Pearson} , en dos escenarios diferentes. En el primer escenario se incluyeron los 6 días de muestro realizando el análisis a cada uno de los días, con un desfase (lags) de 24 hrs. En el segundo, se realizaron bloques de dos días (22-23, 23-24, 24-25, 25-26, 26-27 de junio) resultando 5 bloques en total con desfases (lags) de 24 hrs.

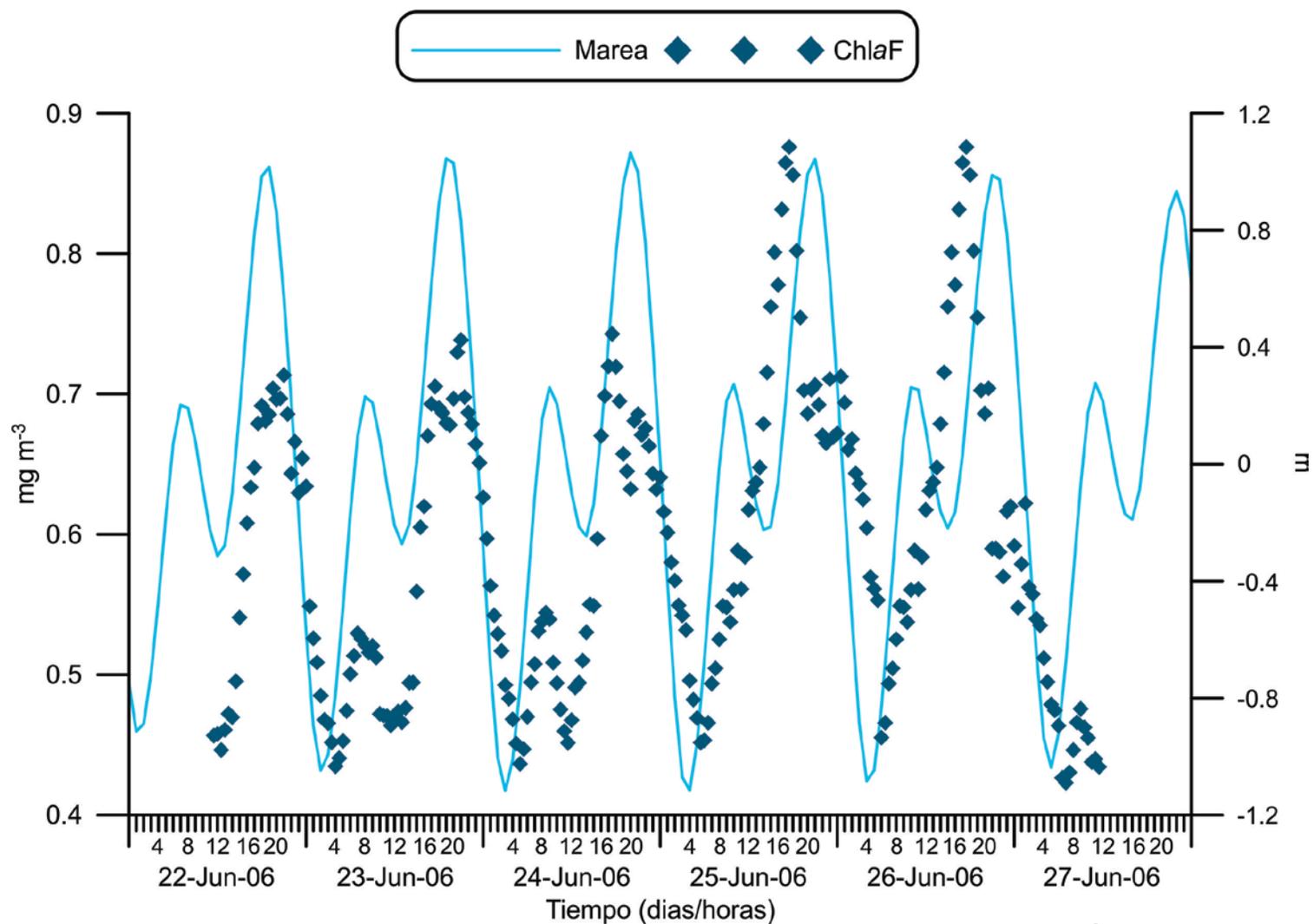


Fig. 4 Serie de tiempo de la Chla determinada a partir de la fluorescencia (ChlaF en mg m^{-3}) con respecto a la marea (m).

La marea se estableció como la variable fija y las Z-ChlaF como la variable que se va a mover en el tiempo, es por ello que en ambos escenarios los desfases (horas) pueden presentar valores negativos, lo que representa que las Z-ChlaF responde en tiempo mucho antes que la marea, mientras que los valores positivos reflejan un desfase de las Z-ChlaF posterior en el tiempo (retraso) con respecto a la marea (Tabla 3a y b).

Los resultados del análisis del primer escenario mostraron que existen diferentes desfases dependiendo del día. Únicamente los días 22 y 24 de junio no presentaron ningún desfase, es decir, que las Z-ChlaF corresponde directamente en tiempo con la marea (Tabla 3a).

Un desfase con valores positivos, se observó el 23 y 26 de junio con un retraso de 1 y 12 horas respectivamente. Los desfases con valores negativos, se presentaron el 25 y 27 de junio con un adelanto de 2 y 4 horas (Tabla 3a). Por otro lado, en los desfases de los días 26 y 27 de junio el r_{Pearson} fue negativo lo que significa que el desfase es inverso, mientras que los desfases del 23 y 25 de junio son directos entre Z-ChlaF y la marea por el r_{Pearson} positivo.

En el análisis de la segundo escenario, el bloque de los días 22-23 de junio presentó un desfase directo de una hora, es decir, un retraso de una hora por su valor positivo en el desfase, mientras que en los bloques 25-26 y 26-27 de junio en cada uno existe un retraso de 12 horas con respecto a la marea. Sin embargo, el r_{Pearson} en estos dos últimos bloques fueron negativos, con un desfase inverso (Tabla 3b).

Los desfases directos se refieren a un aumento o disminución tanto de las Z-ChlaF como de la marea, en cambio los desfases inversos se refiere a que cuando la marea aumenta, las Z-ChlaF disminuyen y viceversa. En los bloques de los días 23-24 y 24-25 de junio no se observó ningún desfase, por lo que la marea y las Z-ChlaF varían igual en tiempo. En ambos escenarios los desfases fueron estadísticamente significativos ($\alpha = 0.05$) (Tabla 3a y b).

Tabla 3a. Correlación cruzada entre la marea (variable fija) y las Z-ChlaF (variable móvil) de la serie de tiempo por día, numero de desfases en horas. r = Coeficiente de correlación de Pearson ($\alpha = 0.05$), GL = Grados de libertad.

Correlación Cruzada						
Día	22	23	24	25	26	27
Desfase hrs	0	1	0	-2	12	-4
r calculado	0.832	0.811	0.718	0.600	-0.548	-0.735
GL	13	24	24	24	24	12
r 0.05 crítico	0.553	0.404	0.404	0.404	0.404	0.576

Tabla 3b. Correlación cruzada entre la marea (variable fija) y las Z-ChlaF (variable móvil) de la serie de tiempo por bloques de dos días, numero de desfases en horas. r = Coeficiente de correlación de Pearson ($\alpha = 0.05$), GL = Grados de libertad.

Correlación Cruzada					
Bloque	22-23	23-24	24-25	25-26	26-27
Desfase hrs	1	0	0	12	12
r calculado	0.831	0.757	0.605	-0.659	-0.685
GL	37	48	48	48	36
r 0.05 crítico	0.312	0.279	0.279	0.279	0.312

6.2 Clorofila a Total (ChlaT)

La ChlaT en toda la serie de tiempo mantuvo valores entre 1.5 a 3.5 mg m⁻³. Los tres primeros días (22, 23 y 24 de junio) la ChlaT presentó máximos de 3 mg m⁻³, mientras que en los días 25 y 26 de junio aumento a 3.5 mg m⁻³ (Fig. 5).

El comportamiento de la ChlaT fue aumentar hacia el final del ciclo diurno (en las últimas horas del día) coincidiendo con el aumento de la marea (reflujos) durante la serie de tiempo, con excepción de las 18:00 hrs donde la ChlaT disminuye parcialmente en los días 22 y 24 de junio.

Al igual en todos los días de la serie de tiempo con excepción del 25 de junio, la ChlaT presentó un comportamiento similar con el prisma de marea, aumentando en flujos y disminuyendo en reflujos (Fig. 5).

Cabe señalar que en los días 23 y 24 de junio la ChlaT presentó una disminución a las 10 y 12 hrs del día, correspondientes al reflujo de menor intensidad. Los días 25 y 26 de junio presentan un escenario diferente tendiendo aumentar conforme transcurre las horas del día (Fig. 5). También en los días 26 y 27 de junio la concentración aumenta después de iniciar el ciclo diurno (10:00 hrs), posterior a esta hora disminuye drásticamente a las 12:00 hrs tendiendo aumentar en las siguientes horas, correspondiente a la transición de la marea (flujo-reflujo).

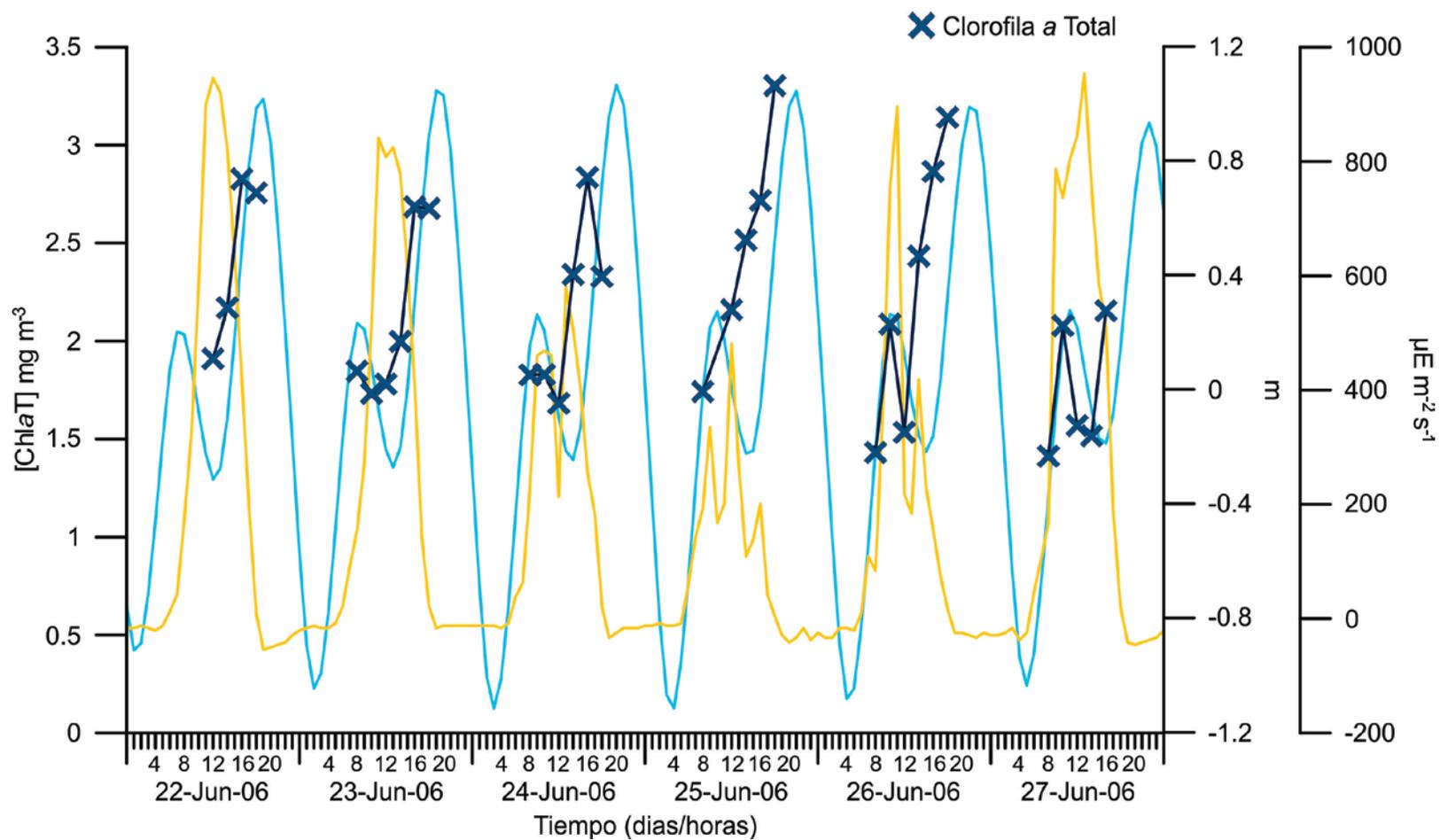


Fig. 5 Clorofila a Total (ChlaT en mg m⁻³) con respecto a la marea (m) y la luz (μE m⁻² s⁻¹) en la serie de tiempo.

6.3. Pigmentos accesorios

La concentración de los pigmentos fucoxantina y 19'-hexanoyloxyfucoxantina en la serie de tiempo presentan un comportamiento general de aumentar desde las primeras horas del muestreo, hacia las horas finales (Fig. 6b y 6c). Aunado a esta tendencia, también se puede observar en los pigmentos aloxantina (14:00 y 16:00 hrs), carotenos totales y violaxantina (16:00 hrs), diadinoxantina (14:00 hrs) y diatoxantina (14:00 hrs excepto en los días 25 y 26 de junio) que las concentraciones decaen de manera abrupta (Fig. 6b, d y e).

Los pigmentos que presentan un comportamiento similar con el prisma de marea (flujos y reflujos) son carotenos totales, $Chlc_2$, $Chlb$, $DvChla$, fucoxantina, 19'-hexanoyloxyfucoxantina y prasinoxantina (Fig. 6a, b, c, d y e). Únicamente en el 25 de junio los carotenos totales, $Chlc_2$, $Chlb$ y fucoxantina presentan una tendencia en aumentar durante el ciclo diurno y sin delimitar los flujos de los reflujos (Fig. 6a, b y e).

La concentración de $DvChla$ osciló entre 0.05 y 0.21 $mg\ m^{-3}$. La presencia de este pigmento es muy variable con respecto a cada día, sin embargo presenta un comportamiento en disminuir a lo largo del muestreo (Fig. 6a). El valor más alto se midió el 22 de junio a las 16:00 con 0.21 $mg\ m^{-3}$, mientras que la menor concentración se encontró el día 26 de junio a las 12:00 hrs con 0.05 $mg\ m^{-3}$. Los días 22, 23, 25 y 27 de junio muestra un aumento en

flujo y disminuir en reflujos, sin embargo, el 24 y 26 de junio la DvChla tiende a disminuir en las primeras horas del día y aumentar hacia la tarde (Fig. 6a).

La Chlb fluctuó entre 0.1 y 0.4 mg m⁻³ con una tendencia con respecto a la marea aumentando en flujos y disminuyendo en reflujos. En los días 25 y 26 de junio se presentaron las mayores concentraciones de hasta 0.5 mg m⁻³ a las 18:00 hrs, el día 25 de junio tiende a aumentar durante el ciclo diurno sin delimitar el reflujos menor (Fig. 6a).

La Chlc₂, aparte de tender a aumentar al final de las horas del día presenta una tendencia a disminuir con el reflujos y aumentar con el flujo, con excepción del día 25 en donde la concentración va en aumento durante todo el transcurso de las horas del día (Fig. 6a). Las concentraciones oscilaron entre 0.1 y 0.25 mg m⁻³ excepto del 25 y 26 de junio con las mayores concentraciones de 0.3 mg m⁻³ a las 18:00 hrs (Fig. 6a). El único día en el que la Chlc₂ disminuyó en la tarde fue el 24 de junio.

La Chlc₃ se encontró preferentemente en los días 25 y 26 de junio con concentraciones 0.01-0.03 y 0.005-0.01 mg m⁻³ respectivamente, aunque la mayor concentración fue 0.034 mg m⁻³ a las 18:00 hrs del primer día (Fig. 6a).

La aloxantina en general presentó un claro comportamiento en disminuir a lo largo del muestreo con concentraciones entre 0.14 y 0.36 mg m⁻³ (Fig. 6b). En los días 22, 23 y 26 de junio las mayores concentraciones se encontraron a las 16:00 hrs (0.36 mg m⁻³), posteriormente disminuyó a 0.28 mg m⁻³. Cabe señalar que el día 26 de junio fue el más variable de toda la serie de tiempo, al igual, la tendencia es aumentar durante todo el ciclo diurno con una disminución

a las 18:00 hrs, pero en este caso también se presenta una disminución a las 12:00 hrs aumentado nuevamente a las 14:00 hrs (Fig. 6b). Los días 24 y 25 de junio las concentraciones más altas se generaron a las 14:00 hrs con 0.33 y 0.30 mg m⁻³ posterior a esta hora del día los valores decaen gradualmente, excepto el 25 de junio donde a las 18:00 hrs la concentración aumenta ligeramente (Fig. 6b). Las menores concentraciones se midieron el 26 y 27 de junio con un valor de 0.14 mg m⁻³ a las 08:00 hrs.

La fucoxantina osciló entre 0.25 a 0.51 mg m⁻³ y presentó un comportamiento correspondiente con la marea, disminuyendo en reflujos y aumentando en flujos, como también el aumento conforme transcurre el ciclo diurno (Fig. 6b). Aunado a que los reflujos se encuentran a las primeras horas del día (8, 10, 12:00 hrs) con las menores concentraciones entre 0.2-0.3 mg m⁻³, mientras que los flujos se generan a las horas finales del ciclo diurno, variando en este periodo entre 0.4-0.5 mg m⁻³ (Fig. 6b). Por lo tanto, en la serie de tiempo la mayor concentración de fucoxantina se presentaron a las 18:00 hrs, con excepción del día 24 de junio, disminuyendo después de las 16:00 hrs (Fig. 6b).

La diadinoxantina varió entre 0.02 y 0.12 mg m⁻³, con un comportamiento a disminuir en toda la serie de tiempo, a pesar de ello, la diadinoxantina tiende a aumentar durante las primeras horas del día (8:00, 10:00, 12:00 hrs) alcanzando los máximos a las 14:00 hrs, posterior a esta hora la concentración disminuye gradualmente.

Los días con más variación y mayor concentración (0.12 mg m^{-3}) fueron el 23 y 24 de junio, mientras que en los días 26 y 27 de junio las máximas concentraciones disminuyeron a $0.09\text{-}0.10 \text{ mg m}^{-3}$ (Fig. 6b). El 25 de junio las variaciones son intermedias entre el día 24 y 26 con concentración máxima de 0.10 mg m^{-3} , al igual fue el único día en que a las 18:00 hrs la concentración tiende a aumentar ligeramente (Fig. 6b).

La diatoxantina presentó variaciones entre 0.004 y 0.03 mg m^{-3} con un comportamiento en disminuir en toda la serie de tiempo. Los días con mayor variación fueron los días 23 y 24 de junio con concentraciones de 0.01 a 0.03 mg m^{-3} . La tendencia de diatoxantina es similar a la de diadinoxantina, en la cual es aumentar en las primeras horas del ciclo diurno y posteriormente a las 16:00 hrs las concentraciones decaen únicamente en los días 23 y 24 de junio (Fig. 6b).

La máxima concentración de diatoxantina se presentó a las 14:00 hrs del 24 de junio (0.03 mg m^{-3}) siendo este día con la mayor variación. Por el contrario, las menores variaciones se midieron en los días 25 y 26 de junio con máximos a las 12:00 hrs, y con poca variación ($0.004\text{-}0.01$ y $0.01\text{-}0.015 \text{ mg m}^{-3}$) en estos días, a las 14:00 hrs fueron las concentraciones más bajas (0.004 y 0.015 mg m^{-3}) en comparación con los otros días, en el cual a esta hora se presentaron los valores más altos, cabe señalar que en estos dos días (25 y 26 de junio) no se detectó diatoxantina a las 18:00 hrs (Fig. 6b).

19'-hexanoiloxifucoxantina osciló entre 0.02 y 0.1 mg m^{-3} , con una tendencia de decrecer en los últimos dos días del muestreo, variando de igual

forma que la marea, disminuyendo en reflujos y aumentando en flujos. La mayor concentración se midió el 25 de junio a las 18:00 hrs (0.1 mg m^{-3}) (Fig. 6c). En el caso de la neoxantina fluctuó entre $0.01\text{-}0.08 \text{ mg m}^{-3}$ y la tendencia es disminuir con los reflujos y aumentar con los flujos (Fig. 6c).

La luteína varió entre 0.03 y 0.06 mg m^{-3} tendiendo a disminuir al final de la serie de tiempo, con una mayor concentración de 0.07 mg m^{-3} el día 23 de junio a las 12:00 hrs (Fig. 6c). En general en el ciclo diurno los valores altos se presentan en las primeras horas del día y decae para las horas de la tarde. El 24 y 25 de junio aparte de presentar este comportamiento, al inicio del día (8:00 hrs) la concentración es mayor y posteriormente decae a las 10:00 hrs para aumentar nuevamente (Fig. 6c). En los últimos tres días (25, 26 y 27 de junio), se midieron las concentraciones más bajas y la menor variación ($0.05\text{-}0.03 \text{ mg m}^{-3}$) (Fig. 6c).

La peridinina se detectó únicamente en los días 24, 25 y 26 de junio con concentraciones entre 0.005 y 0.045 mg m^{-3} . La mayor concentración se presentó el 25 de junio a las 10:00 hrs de 0.04 mg m^{-3} (Fig. 6c).

Con lo que respecta a la prasinoxantina varió entre 0.01 y 0.06 mg m^{-3} , presentando una disminución en reflujos y un aumento en flujos, a excepción del día 27 de junio que varió entre 0.02 y 0.04 mg m^{-3} (Fig. 6d). El día 23 y 25 de junio se midió la mayor concentración de 0.06 mg m^{-3} , a las 16:00 y 18:00 hrs respectivamente (Fig. 6d).

La violaxantina osciló entre 0.01 y 0.06 mg m^{-3} , en general los valores más altos se encuentran a las 16:00 hrs, posteriormente disminuyen (Fig. 6d).

Los días 22, 23 y 24 de junio la violaxantina disminuyó en reflujos y aumentó con los reflujos (Fig. 6d). Los días 25 y 26 de junio no presentó un comportamiento con la marea, ya que tiende a aumentar desde las 8:00 hasta las 14:00 y 16:00 hrs respectivamente (Fig. 6d).

La zeaxantina varió entre 0.02 y 0.05 mg m⁻³ con una concentración máxima de 0.06 mg m⁻³ a las 18:00 hrs el 22 junio (Fig. 6d). La zeaxantina no corresponde con el aumento o disminución de los prismas de marea, sin embargo, tiende a disminuir conforme transcurre la serie de tiempo hasta el 26 de junio que presenta las menores variaciones entre las horas (aproximadamente de 0.04 mg m⁻³) (Fig. 6d).

Los carotenos totales presentaron una variación en la serie de tiempo entre 0.07 y 0.15 mg m⁻³, los días 22, 23, 24 y 26 de junio disminuyeron en reflujos y aumentaron en flujos (Fig. 6e).

Feopigmentos variaron entre 0.03 y 0.08 mg m⁻³. En general los máximos valores se presentan en la mañana durante el flujo, con una tendencia a disminuir durante los reflujos (Fig. 6e).

La clorofilide *a* en toda la serie de tiempo presentó concentraciones aproximadas de 0.02 mg m⁻³ esporádicamente en la tarde (Fig. 6e). El día 25 de junio a las 12:00 hrs mostró un máximo de 0.04 mg m⁻³ disminuyendo a las 18:00 hrs a 0.03 mg m⁻³, mientras que el 26 de junio se observó un comportamiento similar con la marea (flujo y reflujos) con un máximo de 0.05 mg m⁻³ a las 18:00 hrs (Fig. 6e).

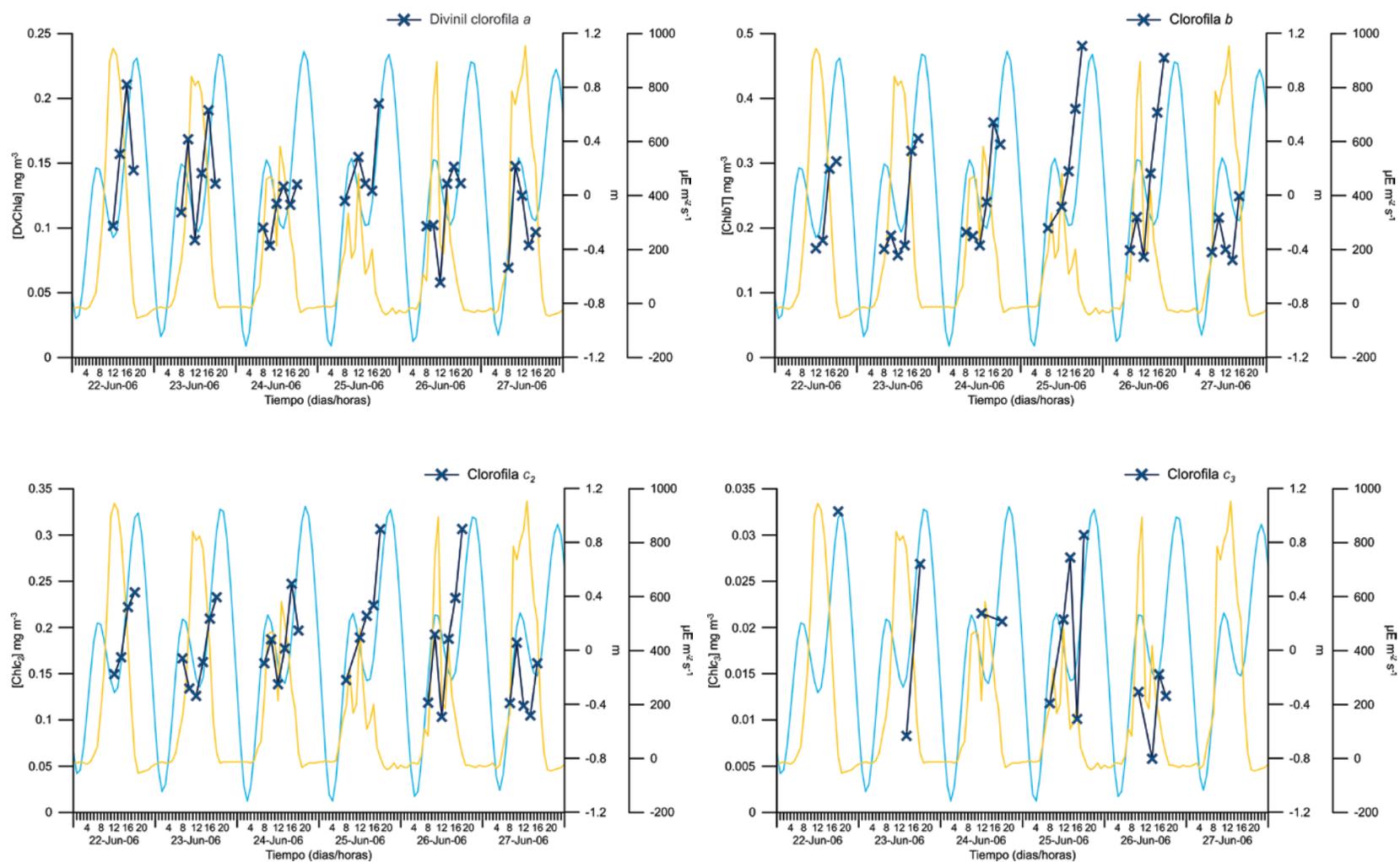


Fig. 6a DvChla, Chlb, Chlc₂ y Chlc₃ (mg m^{-3}) con respecto a la marea (m) (línea azul) en la serie de tiempo.

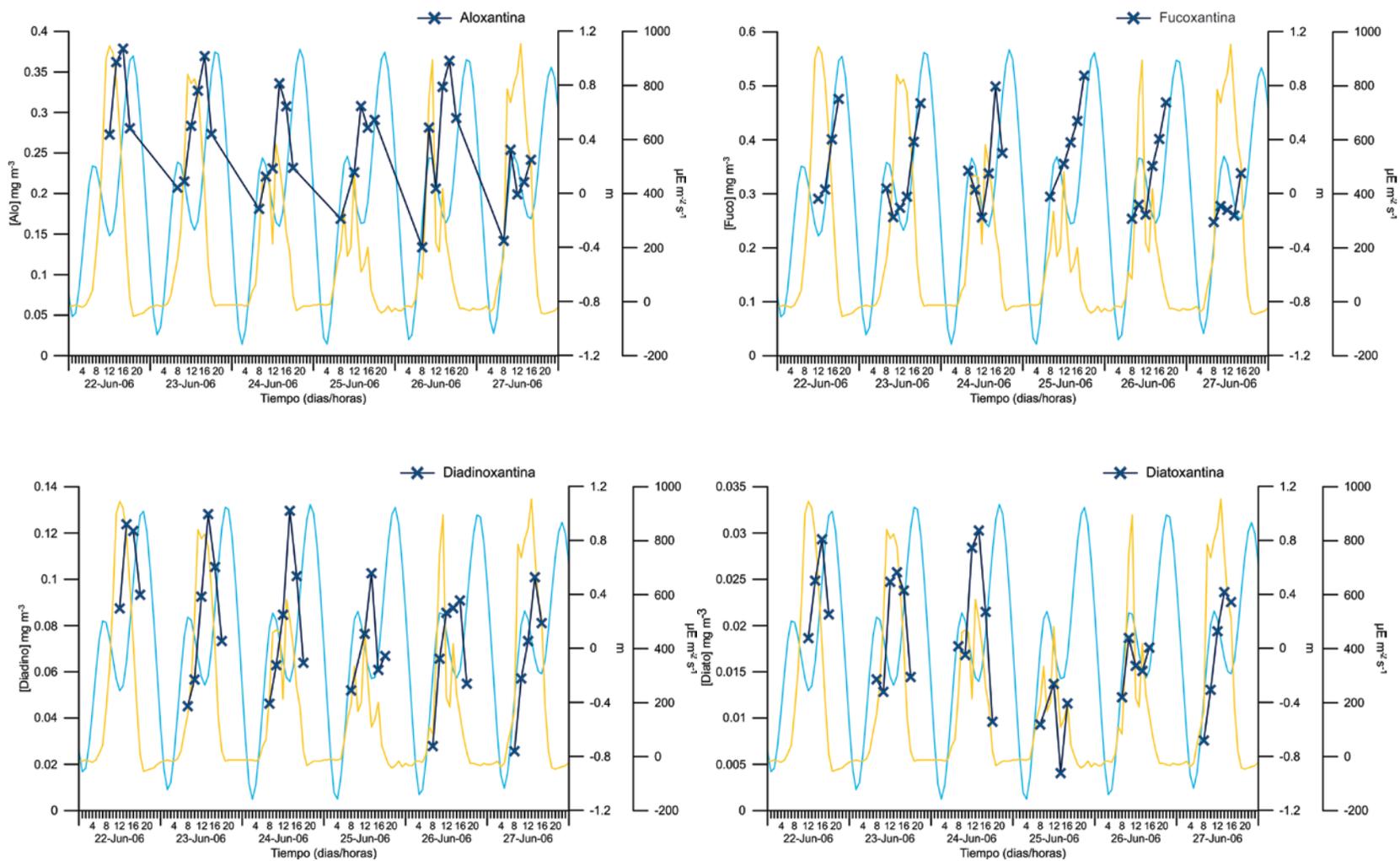


Fig. 6b Aloxantina, fucoxantina, diadinoxantina y diatoxantina (mg m^{-3}) con respecto a la marea (m) (línea azul) en la serie de tiempo.

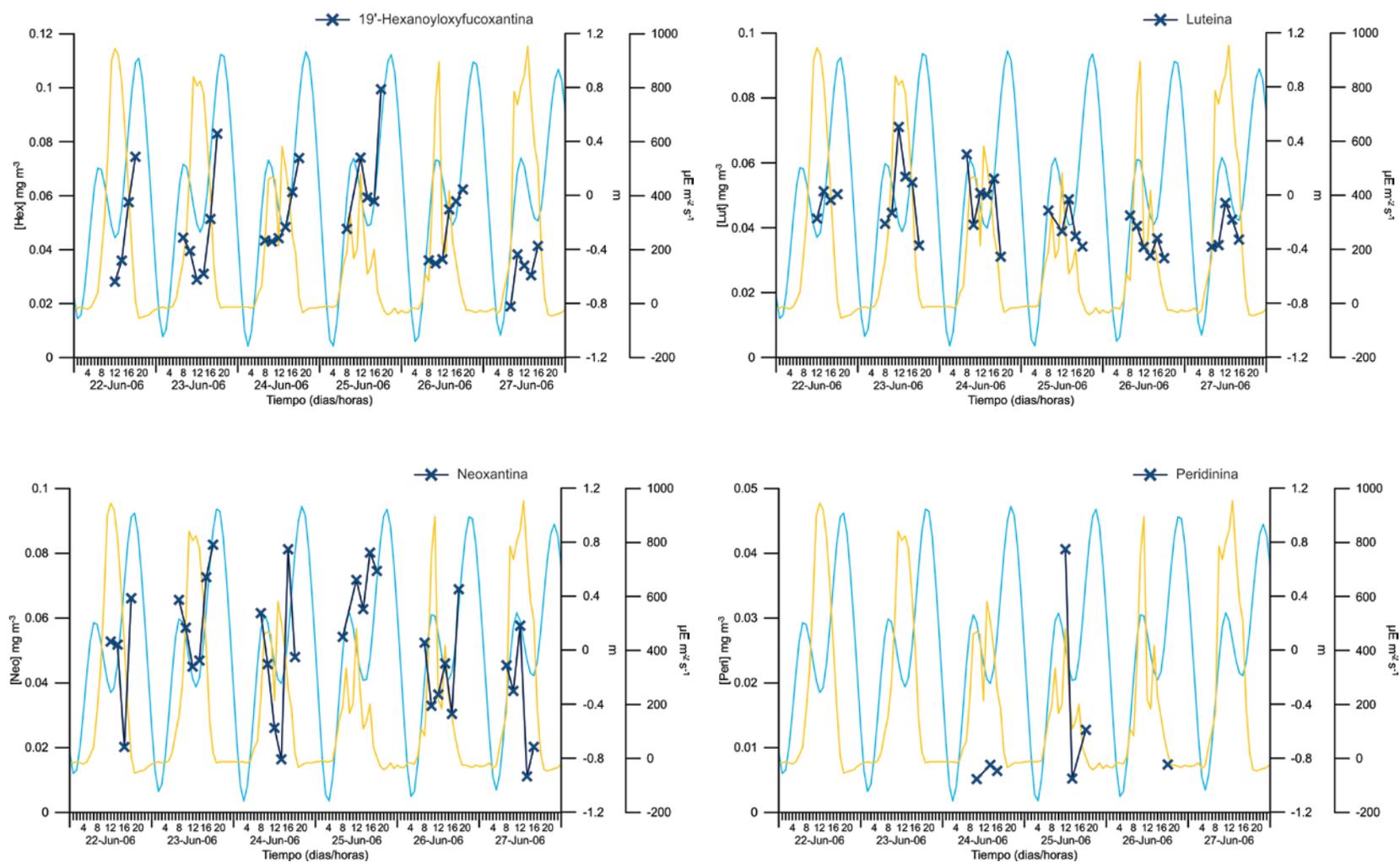


Fig. 6c 19'-Hexanoyloxyfucoxantina, luteína, neoxantina y peridinina (mg m^{-3}) con respecto a la marea (m) (línea azul) en la serie de tiempo.

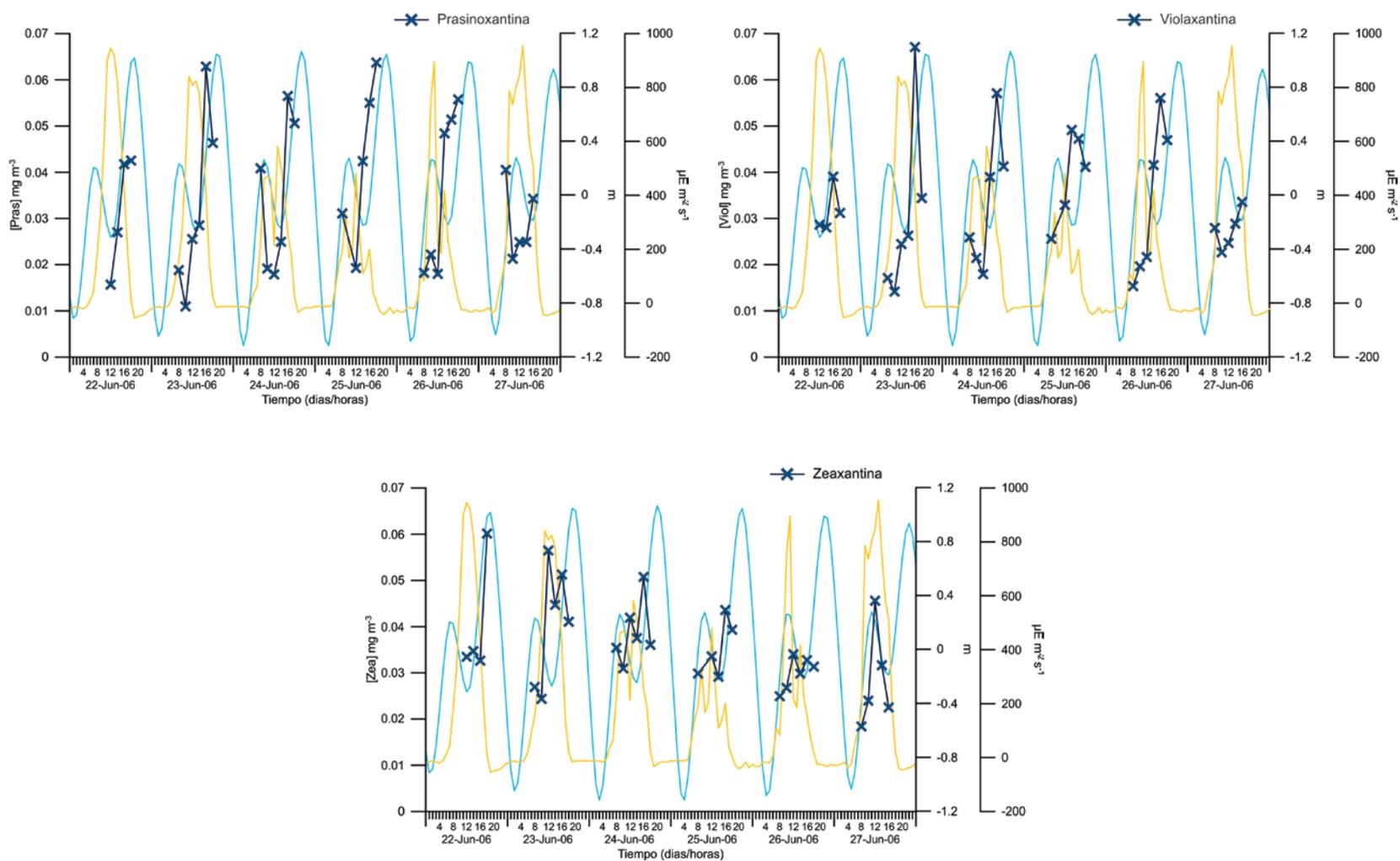


Fig. 6d Prasinoxantina, violaxantina y zeaxantina (mg m^{-3}) con respecto a la marea (m) (línea azul) en la serie de tiempo.

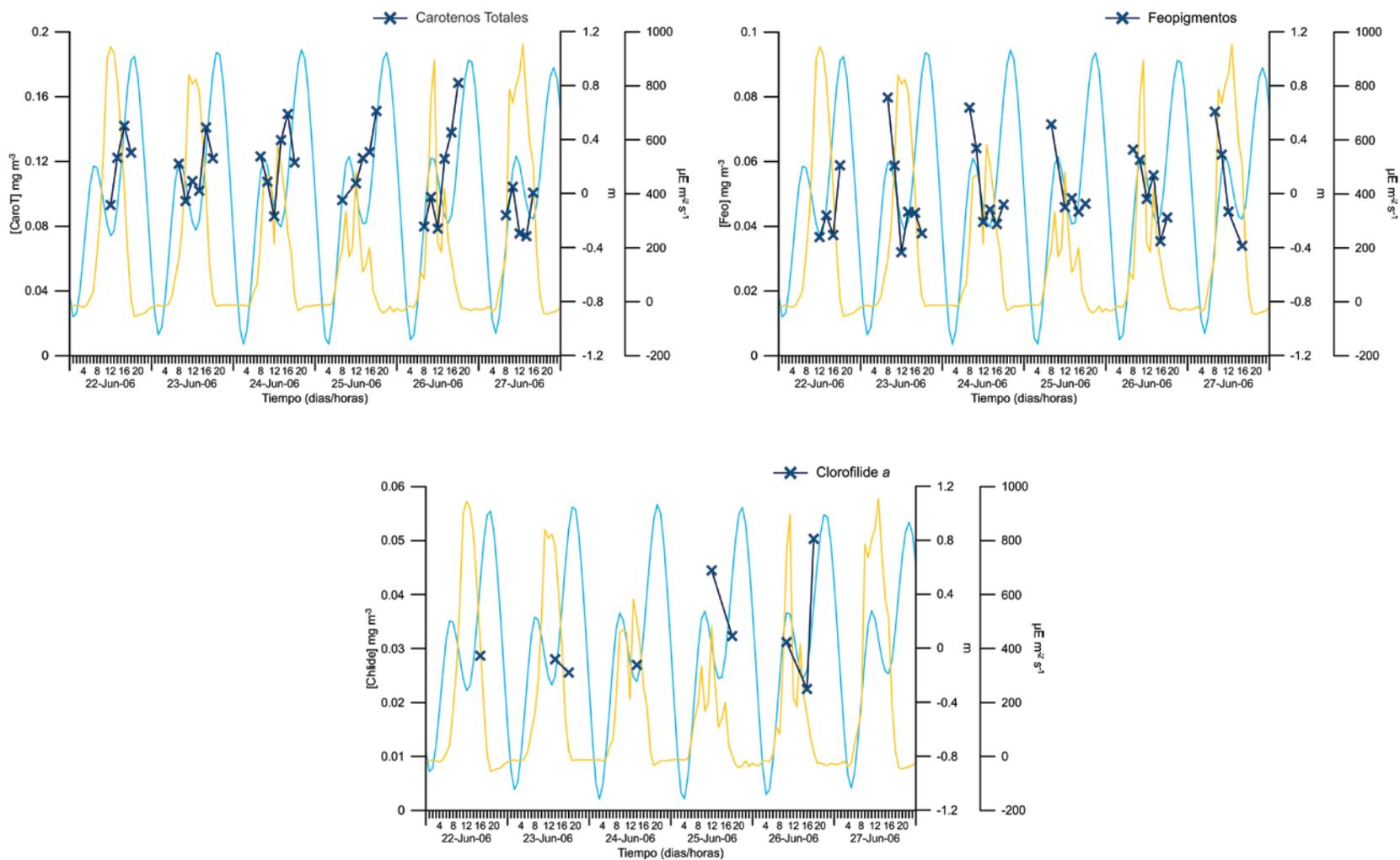


Fig. 6e Carotenos totales, feopigmentos y clorofilde (mg m^{-3}) con respecto a la marea (m) (línea azul) en la serie de tiempo.

6.3.1 Asociación entre los pigmentos accesorios y la Clorofila a Total (ChlaT)

Los pigmentos accesorios que fueron significativos estadísticamente en el r_{Pearson} y a la pendiente del modelo de regresión lineal y que pueden ser explicados por la ChlaT de la serie de tiempo se presentan en la tabla 4 (Fig. 7a y b).

Los pigmentos con una asociación lineal mayor a 0.60 (r_{Pearson}) fueron Chlc₂, Chlb, fucoxantina, carotenos totales, violaxantina, 19'-hexanoyloxyfucoxantina, prasinoxantina, aloxantina, DvChla (Fig. 7a). Los feopigmentos, diadinoxantina y zeaxantina presentan un asociación lineal menor a 0.45 (r_{Pearson}) (Fig. 7b). Todos estos pigmentos fueron estadísticamente significativos en el r_{Pearson} y tanto en la pendiente del modelo de regresión lineal (Tabla 4).

Los feopigmentos presentaron una asociación inversa con la ChlaT (Signo negativo en la pendiente y en el r_{Pearson}), refiriéndose a que cuando la ChlaT aumenta los feopigmentos disminuyen y viceversa (Fig. 7b).

Los pigmentos que no tienen una asociación lineal en el r_{Pearson} fueron neoxantina, diatoxantina, luteína, peridinina y Chlc₃, (Tabla 4). Estos pigmentos tampoco fueron significativos en la pendiente de la regresión lineal con excepción de la neoxantina (Tabla 4).

En el análisis para predecir los pigmentos accesorios en cuanto a la ChlaT en la significancia global de modelo lineal, todos los pigmentos fueron estadísticamente significativos, excepto la neoxantina, diatoxantina y luteína. Los pigmentos que mejor se ajustan al modelo de regresión lineal son Chlc₂, Chlb, fucoxantina, carotenos totales y violaxantina con un R² mayor a 60 % (Fig. 7a).

Los pigmentos que no fueron significativos en la constante del modelo (punto de intersección) fueron violaxantina, 19'-hexanoyloxyfucoxantina (Fig. 7a), prasinoxantina, aloxantina y DvChla (Fig. 7b). Esto no significa que no exista una asociación con la ChlaT, más bien, representa que cada pigmento parte de un punto diferente en el eje de las "y" con respecto a la ChlaT en la ecuación del modelo lineal (Tabla 4).

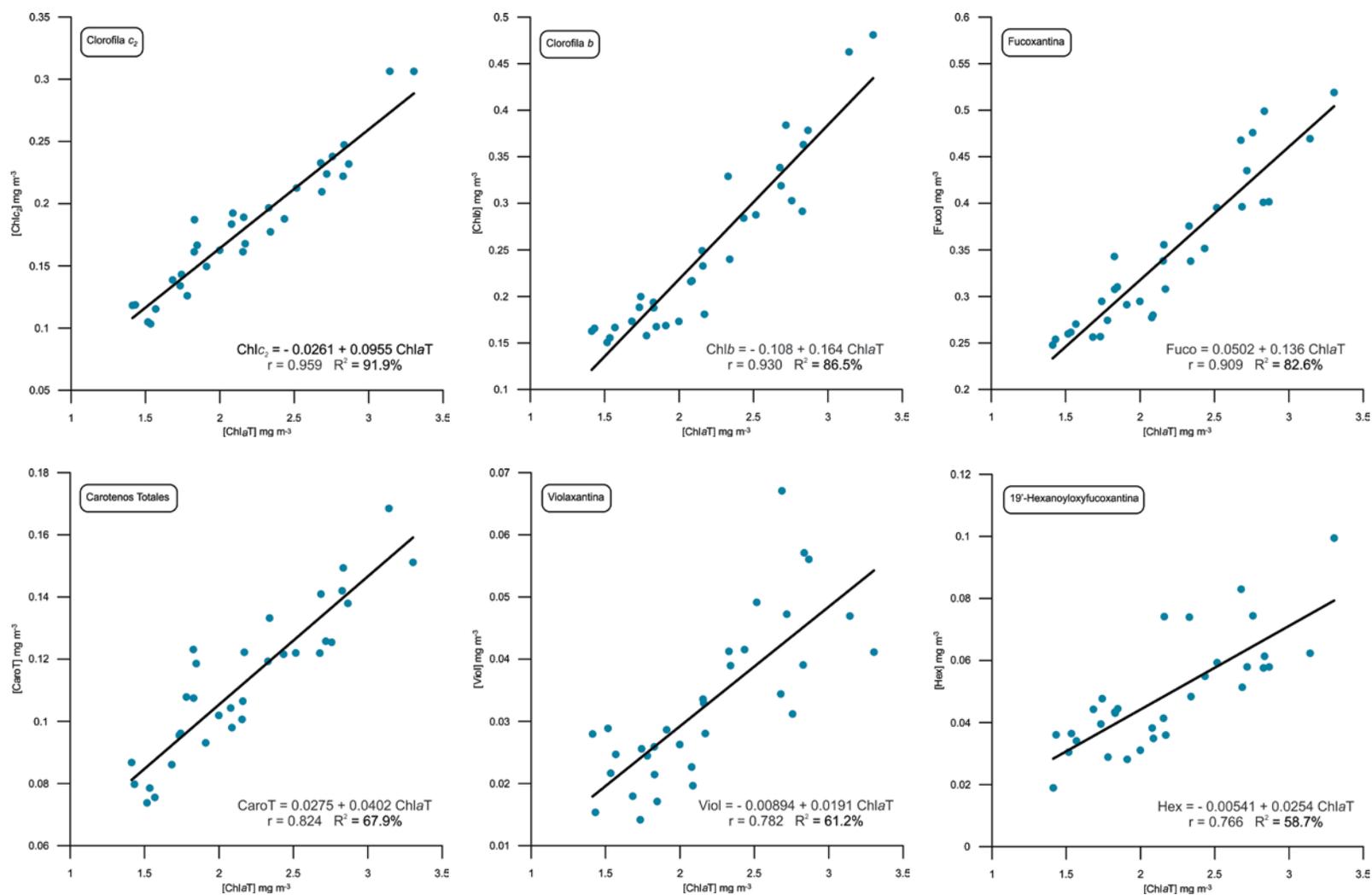


Fig. 7a Regresión lineal entre la ChlaT y pigmentos accesorios: Clorofila c_2 , clorofila b , fucoxantina, carotenos totales, violaxantina y 19'-hexanoyloxyfucoxantina.

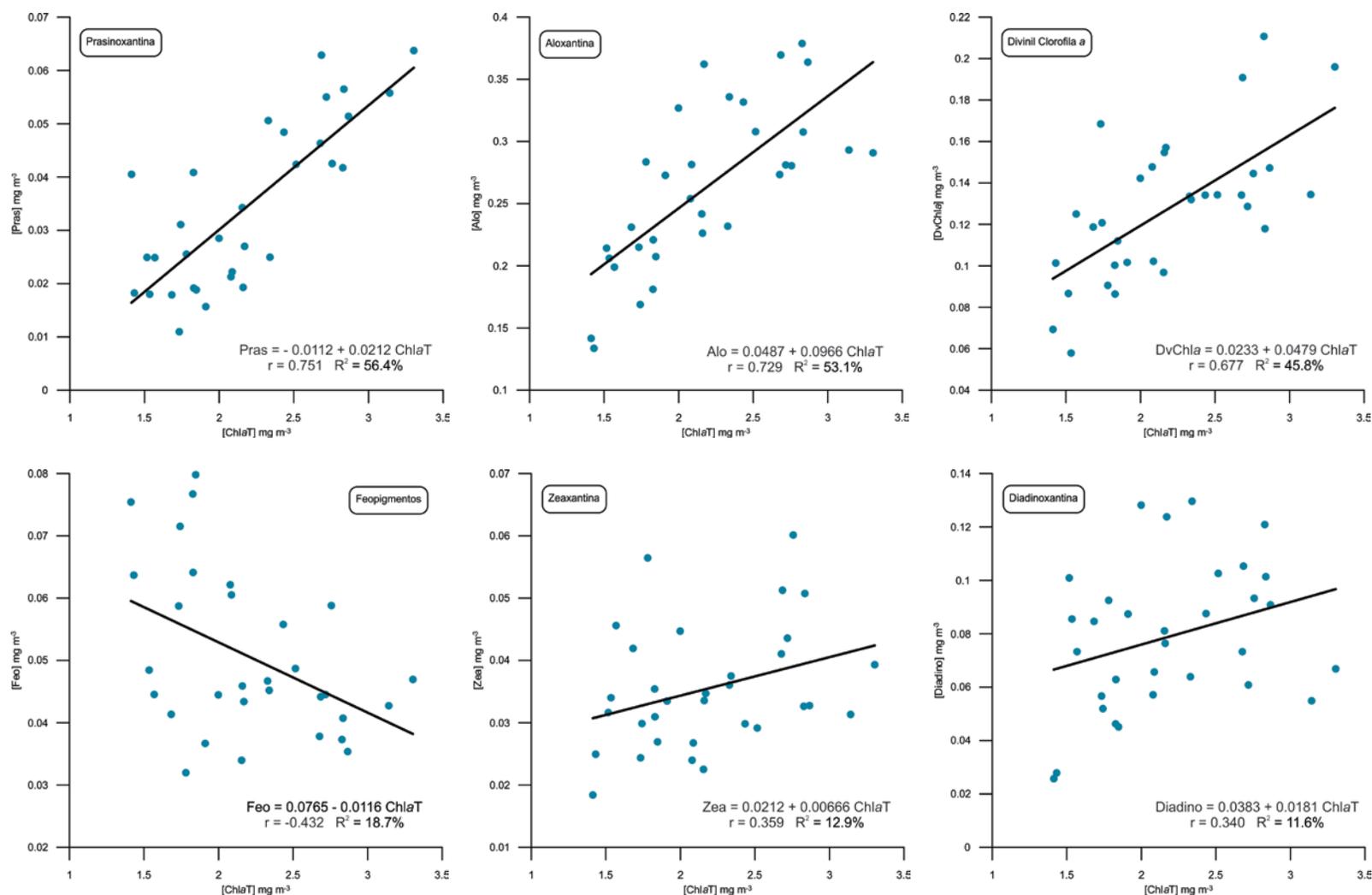


Fig. 7b Regresión lineal entre la ChlaT y pigmentos accesorios: Prasinoxantina, aloxantina, divinil Clorofila a, feopigmentos, zeaxantina y diadinoxantina.

Tabla 4. Asociación de los pigmentos accesorios y la Clorofila a Total (ChlaT) por la Correlación lineal de Pearson (r_{Pearson}), la significancia de la pendiente y del modelo de regresión lineal. Los valores en rojo se refieren a los pigmentos que no fueron significativos en cada uno de los análisis.

Pigmento	Ecuación de la regresión	Constante	Pendiente	R^2 %	Modelo	r_{Pearson}
		t calculada	t calculada		F calculada	r calculada
Chlc ₂	Chlc ₂ = - 0.0261 + 0.0955 ChlaT	-2.44	-2.44	91.9	395.77	0.96
Chlb	Chlb = - 0.108 + 0.164 ChlaT	-4.43	15	86.5	224.92	0.93
Fucoxantina	Fuco = 0.0502 + 0.136 ChlaT	2.13	12.9	82.6	166.36	0.909
Carotenos Totales	CaroT = 0.0275 + 0.0402 ChlaT	2.65	8.61	67.9	74.1	0.824
Violaxantina	Viol = - 0.00894 + 0.0191 ChlaT	-1.56	7.42	61.2	55.12	0.782
19'-Hexanoyloxyfucoxantina	Hex = - 0.00541 + 0.0254 ChlaT	-0.67	7.05	58.7	49.66	0.766
Prasinoxantina	Pras = - 0.0112 + 0.0212 ChlaT	-1.609	6.73	56.4	45.26	0.751
Aloxantina	Alo = 0.0487 + 0.0966 ChlaT	1.43	6.3	53.1	39.7	0.729
DvChla	DvChla = 0.0233 + 0.0479 ChlaT	1.19	5.44	45.8	29.62	0.677
Feopigmentos	Feopigm = 0.0765 - 0.0116 ChlaT	8.24	-2.79	18.7	7.8	-0.432
Zeaxantina	Zea = 0.0212 + 0.00666 ChlaT	3.26	2.27	12.9	5.16	0.359
Diadinoxantina	Diadino = 0.0383 + 0.0181 ChlaT	2.04	2.14	11.6	4.57	0.34
Neoxantina	Neo = 0.0282 + 0.0104 ChlaT	2.06	1.69	7.5	2.85	0.275
Diatoxantina	Diato = 0.0213 - 0.00166 ChlaT	3.59	-0.62	1.1	0.38	-0.104
Luteína	Lut = 0.0500 - 0.00261 ChlaT	7.27	-0.85	2	0.72	-0.142
t_{0.05, 35 crítica} = 2.03, F_{0.05; 1,35 crítica} = 4.121, r_{0.05 crítica} = 0.312						
Peridinina	Peri = 0.0183 - 0.00260 ChlaT	0.94	-0.94	1.19	0.11	-0.137
t_{0.05, 6 crítica} = 2.45, F_{0.05; 1,6 crítica} = 5.987, r_{0.05 crítica} = 0.707						
Chlc ₃	Chlc ₃ = 0.0148 + 0.00153 ChlaT	1.16	0.29	0.6	0.08	0.077
t_{0.05, 14 crítica} = 2.14, F_{0.05; 1,14 crítica} = 4.600, r_{0.05 crítica} = 0.497						

6.3.2 Pigmentos fotosintéticos y fotoprotectores (PSC y PPC)

Las razones PSC/ChlaT y PSC/PigT y PPC/ChlaT y PPC/PigT presentan el mismo comportamiento en la serie de tiempo (Fig. 8a y b). La diferencia consiste en los valores de las proporciones entre ambos, ya que en la razón entre PigT incluye a los pigmentos accesorios (Ec. 6) y a la ChlaT (Ec. 7).

Los PSC/ChlaT y PSC/PigT variaron entre 0.16-0.23 y 0.1-0.14 respectivamente, mientras que los PPC/ ChlaT y PPC/PigT oscilaron entre 0.16-0.31 y 0.1-0.19 (Fig. 8a y b).

Ambas razones de PSC tienen muy poca variación entre las horas del día en comparación con las razones de PPC, sin embargo, se puede observar una ligera tendencia a disminuir conforme transcurren las primeras horas, hasta las 16 y 18:00 hrs donde las concentraciones nuevamente aumentan (Fig. 8a y b). Las concentraciones más altas se observan a las 8:00 hrs de toda la serie de tiempo con valores aproximados de 0.20 a 0.23 en PSC/ChlaT y 0.13 a 0.14 en PSC/PigT, donde la mayor concentración se midió el 24 de junio. En cuanto a la tendencia de los PPC en el ciclo diurno es aumentar conforme transcurren las primeras horas del día, hasta las 14:00 hrs correspondiente al aumento de la irradiancia, después de este tiempo ambas razones de PPC descienden al disminuir la cantidad de luz del día (Fig. 8a y b). Las mayores concentraciones se presentan en los días 22 y 23 de junio (0.3 en PPC/ChlaT y 0.19 en PPC/PigT) mientras que las menores concentraciones y con poca variación se

midieron el día 25 de junio (para PPC/ChlaT de 0.16-0.22 y PPC/PigT de 0.1-0.14) (Fig. 9a y b).

El comportamiento ambas razones es inversa en la mayoría de las horas del ciclo diurno de toda la serie de tiempo (Fig. 8a y b). Los PPC fueron mayores en comparación con los PSC (Fig. 8a y b), lo que también se hace evidente con los resultados de la razón PPC/PSC con valores mayores a 1 en la mayoría de las horas de la serie de tiempo. Únicamente a las 8:00 y 18:00 hrs la razón fue menor a 1, lo que indica que solo en esas horas los PSC son mayores que los PPC (Fig. 9). En la serie de tiempo las razones en los 3 primeros días disminuyen hasta el 25 de junio, después de este día la razón vuelve a aumentar (Fig. 9).

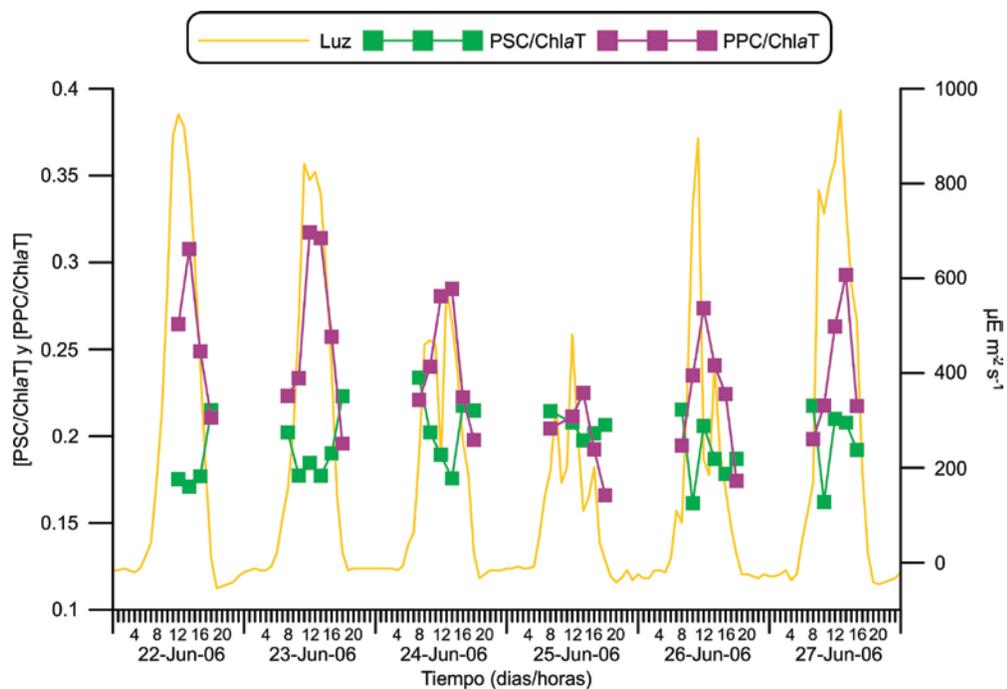


Fig. 8a Pigmentos fotosintéticos (PSC) y fotoprotectores (PPC) estandarizados con la clorofila a Total (ChlaT) con respecto a la luz ($\mu\text{E m}^{-2}\text{ m}^{-1}$) de la serie de tiempo.

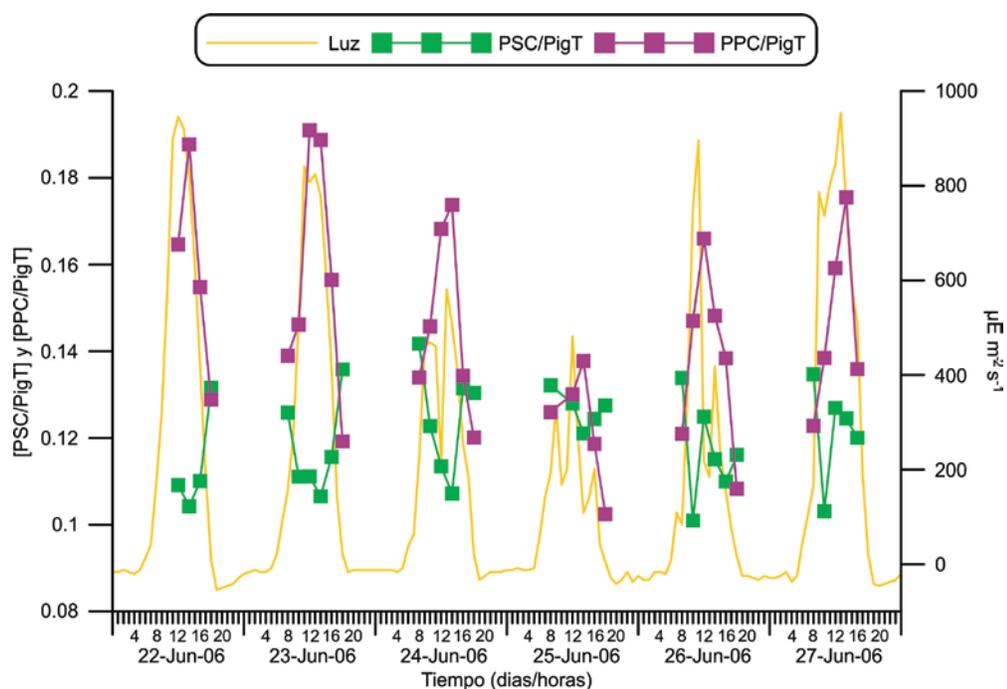


Fig. 8b Razón los pigmentos fotosintéticos (PSC) y fotoprotectores (PPC) entre los pigmentos totales (PigT) con respecto a la luz ($\mu\text{E m}^{-2}\text{ m}^{-1}$) de la serie de tiempo.

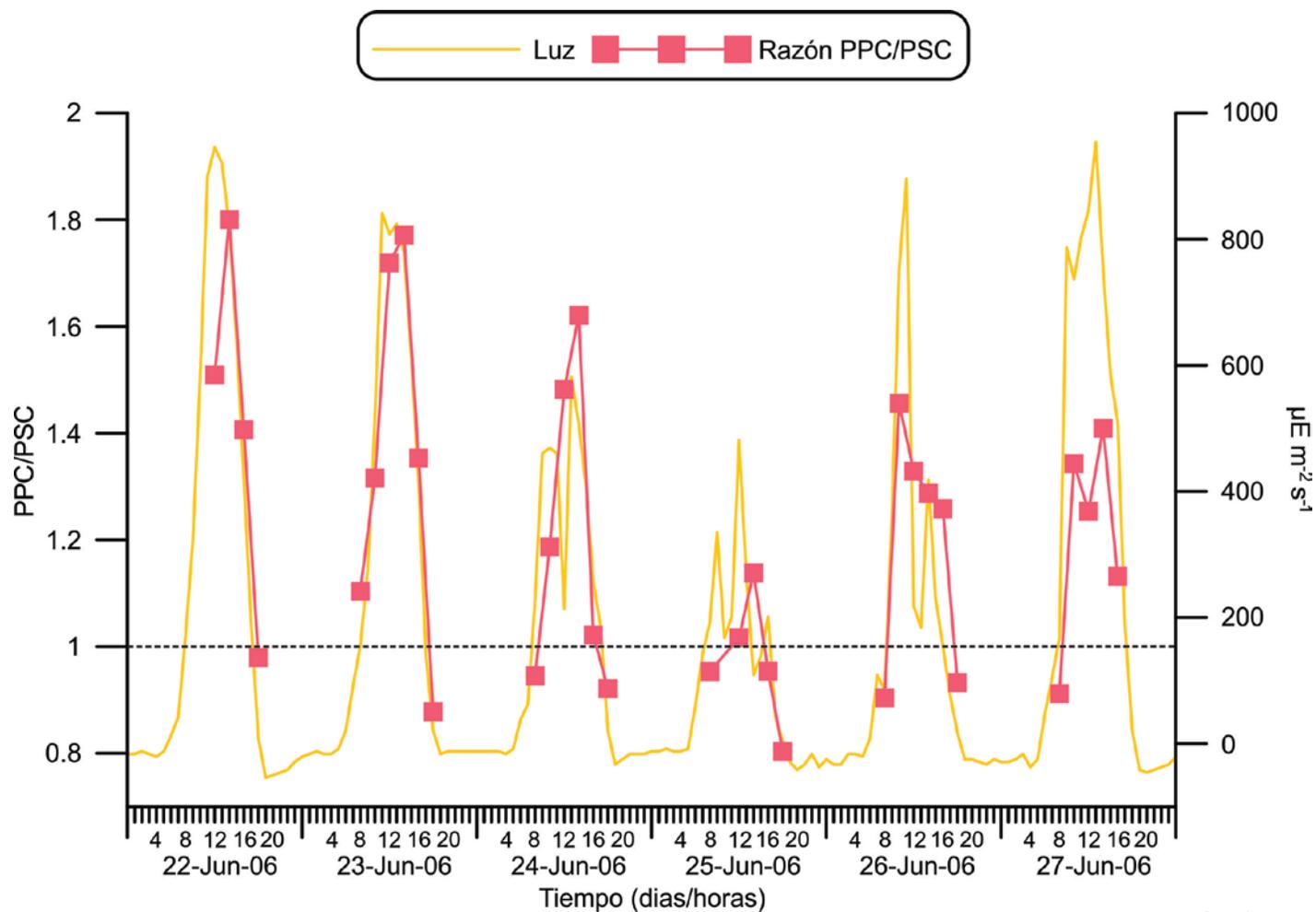


Fig. 9 Razón de pigmentos fotoprotectores y fotosintéticos (PPC/PSC) con respecto a la luz ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de la serie de tiempo. La línea punteada delimita los valores > 1 y < 1 .

6.3.3 Fracciones de Tamaño

Las fracciones con la mayor contribución a la comunidad fitoplanctónica durante la serie de tiempo fueron el micro (MPF) y nanofitoplancton (NPF), con valores entre el 35 y 43 % y 27 y 43 % respectivamente, mientras que el picofitoplancton (PPF) tiene la menor contribución con el 23 y 33 % (Fig. 10).

La fracción MPF muestra su mayor aporte en las primeras horas y al final del ciclo diurno. En cambio, el NPF aumenta en las horas intermedias del día (12 y 14:00 hrs), donde el 22 y 23 de junio fueron los días con mayor contribución de esta fracción (41-40 %), a diferencia del 25 de junio con el menor aporte del 27 %.

El PPF tiende a aumentar a las últimas horas del muestreo, aunque existe un ligero aumento en 8:00 y 10:00 hrs, el 22 de junio fue el día con la menor aportación por parte de esta fracción entre toda la serie de tiempo (Fig. 10).

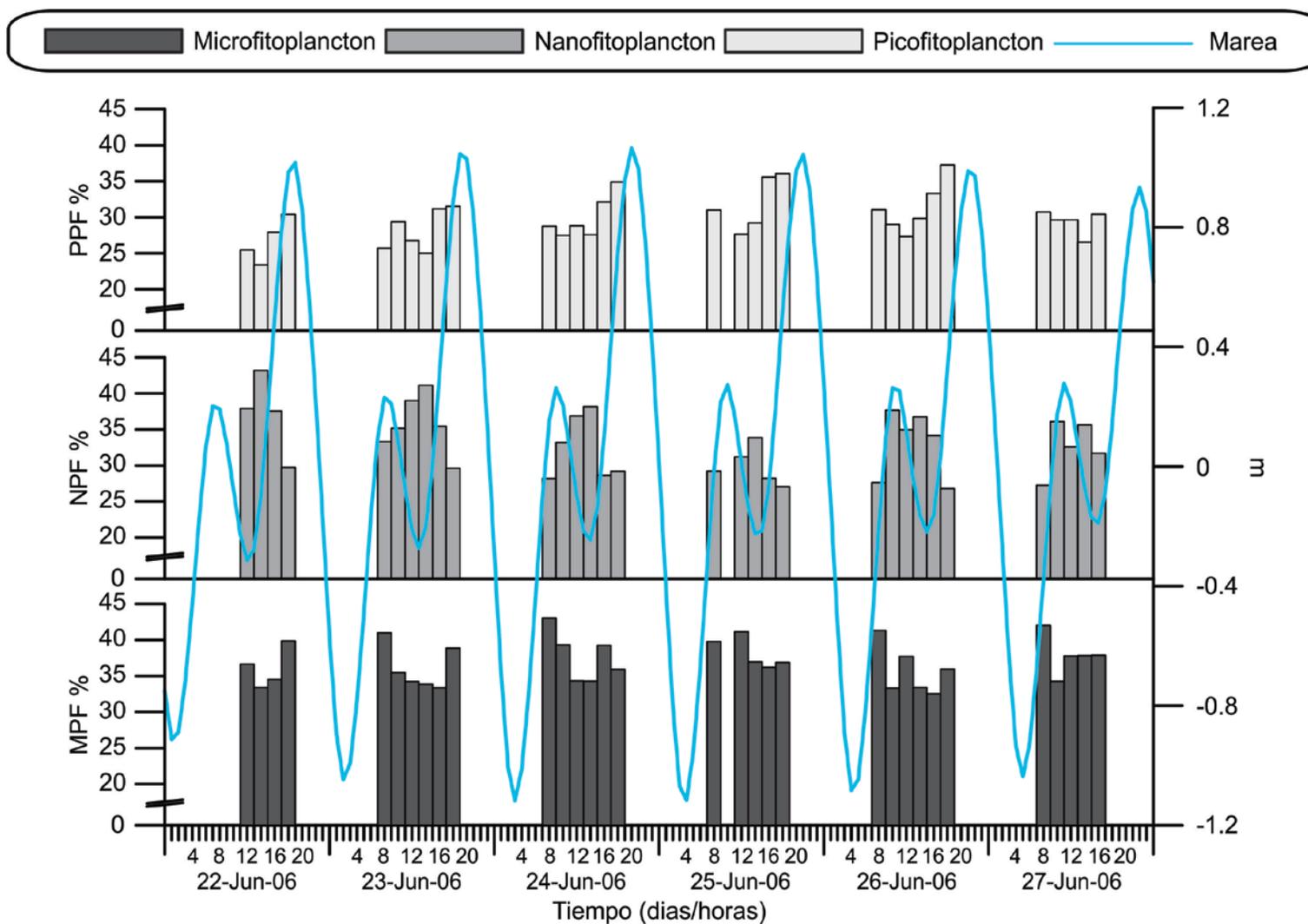


Fig. 10 Porcentaje de contribución de las fracciones de tamaño del fitoplancton y la marea (m) de la serie de tiempo.

6.3.4 Tasa de cambio entre Chla, pigmentos accesorios y la marea

Los pigmentos accesorios que fueron estadísticamente significativos en la pendiente (tasa de cambio) de la regresión lineal de la serie de tiempo se presentan en la Tabla 5. Los valores de estas tasas de cambio son demasiado pequeños, pero son representativas de cada uno de los pigmentos sobre la marea en esta serie de tiempo.

La mayor tasa de cambio se generó en los PigT de 0.00114 con respecto a la marea, seguido por la ChlaT (0.000701) y los pigmentos accesorios como fucoxantina (0.000131), PSC (0.000181) y Chlb (0.000122). En cuanto el R^2 que es la cantidad de datos en porcentaje que puede ser explicada por el modelo, resultante de la asociación entre los pigmentos y la marea, varió en cada uno de los pigmentos siendo $< 32\%$ y $> 20\%$ (PSC = 32 %, Fuco = 30 %, ChlaT = 21 % y PigT y Chlb = 20 %) (Tabla 5).

Los demás pigmentos como neoxantina, Chlc₂, Chlc₃, PPC/ChlaT, DvChla, carotenos totales y PPF presentaron una tasa de cambio menor a 0.00008 con un R^2 menor a 16 %, excepto neoxantina, Chlc₂ y Chlc₃ con un 30, 26 y 23 % respectivamente.

Los PPC/ChlaT y PPC/PigT fueron los únicos pigmentos que tienen una pendiente inversa con respecto a la marea, es decir, cuando los PPC ya sea estandarizados por ChlaT o la razón con los PigT aumentan la marea disminuye y viceversa.

Tabla 5. Pigmentos significativos en la pendiente de la regresión lineal con respecto a la marea. Tasa de cambio: pendiente (valores en rojo de la ecuación de la regresión) de los pigmentos accesorios y ChlaT sobre la marea.

Tasas de Cambio			
Pigmento	Ecuación de la regresión	t calculada	R ² %
PSC	PSC = 0.410 + 0.000181 Marea	3.73	31.7
Fucoxantina	Fuco = 0.331 + 0.000131 Marea	3.61	30.3
Neoxantina	Neo = 0.0487 + 0.000021 Marea	2.11	30.3
Chlc ₂	Chlc ₂ = 0.174 + 0.000079 Marea	3.26	26.2
Chlc ₃	Chlc ₃ = 0.00651 + 0.000015 Marea	3.01	23.2
PigT	PigT = 3.45 + 0.00114 Marea	2.82	20.9
ChlaT	ChlaT = 2.12 + 0.000701 Marea	2.79	20.6
Chlb	Chlb = 0.237 + 0.000122 Marea	2.72	19.8
PPC/PigT	PPC/PigT = 0.147 - 0.000028 Marea	-2.48	17.1
PPC/ChlaT	PPC/ChlaT = 0.241 - 0.000047 Marea	-2.37	15.8
DvChla	DvChlaT = 0.124 + 0.000039 Marea	2.27	14.6
CaroT	CaroT = 0.110 + 0.000026 Marea	2.72	13.4
PPF	PPF = 0.284 + 0.000032 Marea	2.14	13.2
Significancia de la pendiente t _{0.05, 30 crítica} = 2.04			

La prueba de Wilcoxon con una corrección de Kruskal Wallis que se realizó para determinar que pigmentos son estadísticamente diferentes entre los diferentes escenarios del prisma de marea, arrojó que los pigmentos accesorios y las proporciones que se encuentran en la tabla 6 fueron estadísticamente diferentes entre el prisma de marea (flujo y reflujo). Al realizar la razón (Ec. 22) entre los pigmentos que son diferentes entre flujo y reflujo para determinar en qué escenario del prisma de marea su razón es mayor, encontramos que todos estos pigmentos y proporciones obtuvieron una razón >1, lo que indica que estos pigmentos son mayores en flujo (Tabla 6).

Las razones más altas pertenecen a prasinoxantina, neoxantina, Chlc₂ y PPC/ChlaT y PPC/PigT. La prasinoxantina fue el pigmento con la razón más alta, casi de 2, mientras que neoxantina y Chlc₂ obtuvieron razones de 1.8 y 1.6 respectivamente. Con lo que respecta a los PPC/ChlaT y PPC/PigT alcanzaron una razón de 1.5. Por otro lado, diatoxantina con una razón de 1.04, fue el pigmento con el valor más bajo acercándose casi a 1, donde se puede considerar que las concentraciones de diatoxantina podría ser iguales tanto en flujo como en reflujo (Tabla 6).

Tabla 6. Pigmentos accesorios estadísticamente significativos al prisma de marea y la razón de cada uno de los pigmentos ($H = X^2$ o ji cuadrada).
Razón > 1 aumenta en Flujo, Razón < 1 aumenta en Reflujo.

Razones			
Pigmento	H calculada	Razón	Aumenta en:
Prasinoxantina	5.91	1.92	Flujo
Neoxantina	5.37	1.80	Flujo
Chlc ₂	4.85	1.62	Flujo
PSC	4.05	1.55	Flujo
Carotenos Totales	4.53	1.51	Flujo
NPF	4.69	1.16	Flujo
PPC/ChlaT	7.69	1.12	Flujo
PPC/PigT	7.07	1.12	Flujo
Diatoxantina	4.09	1.04	Flujo
$H_{0.05, 1 \text{ critica}} = 3.84$			

6.3.5 Ciclo de las Xantofilas

El índice de las xantofilas, en este caso de la diadinoxantina y diatoxantina ($ICX_{Ddt \leftrightarrow Dtx}$), expresa el grado en el cual la diadinoxantina ha pasado a su forma de-exposidada, como diatoxantina. Entre más alto sea el índice, la cantidad de diatoxantina es mayor. El $ICX_{Ddt \leftrightarrow Dtx}$ varió entre 0.04 a 0.30, cabe hacer notar que el 25 y 26 de junio no hubo diatoxantina a las 18:00 hrs (Fig. 11). El comportamiento del $ICX_{Ddt \leftrightarrow Dtx}$ en la mayoría de los días de la serie de tiempo (23, 24, 26 de junio) es disminuir conforme transcurren las horas del día, por lo que los índices mayores se encuentran a las 8:00 hrs, el $ICX_{Ddt \leftrightarrow Dtx}$ más alto (0.30) se midió el 26 de junio.

En comparación con la cantidad de luz, el $ICX_{Ddt \leftrightarrow Dtx}$ presentó un comportamiento similar en los días 25 y 26 de junio. Se puede observar que en cantidades de luz alta el $ICX_{Ddt \leftrightarrow Dtx}$ aumenta, mientras que con cantidades de luz baja el $ICX_{Ddt \leftrightarrow Dtx}$ disminuye. El 25 de junio fue el día donde se presentó el $ICX_{Ddt \leftrightarrow Dtx}$ más bajos correspondiendo igualmente con las cantidades de luz más baja de toda la serie de tiempo, aunque la cantidad de luz más alta en este día se presentó a las 12:00 hrs con $481 \mu E m^{-2} s^{-1}$ con un índice de 0.15, en la siguiente hora la luz disminuyó a $201 \mu E m^{-2} s^{-1}$ con un índice de 0.04 (Fig. 11), mientras que el 26 de junio el valor más alto del $ICX_{Ddt \leftrightarrow Dtx}$ (0.31) se presentó a las 8:00 hrs.

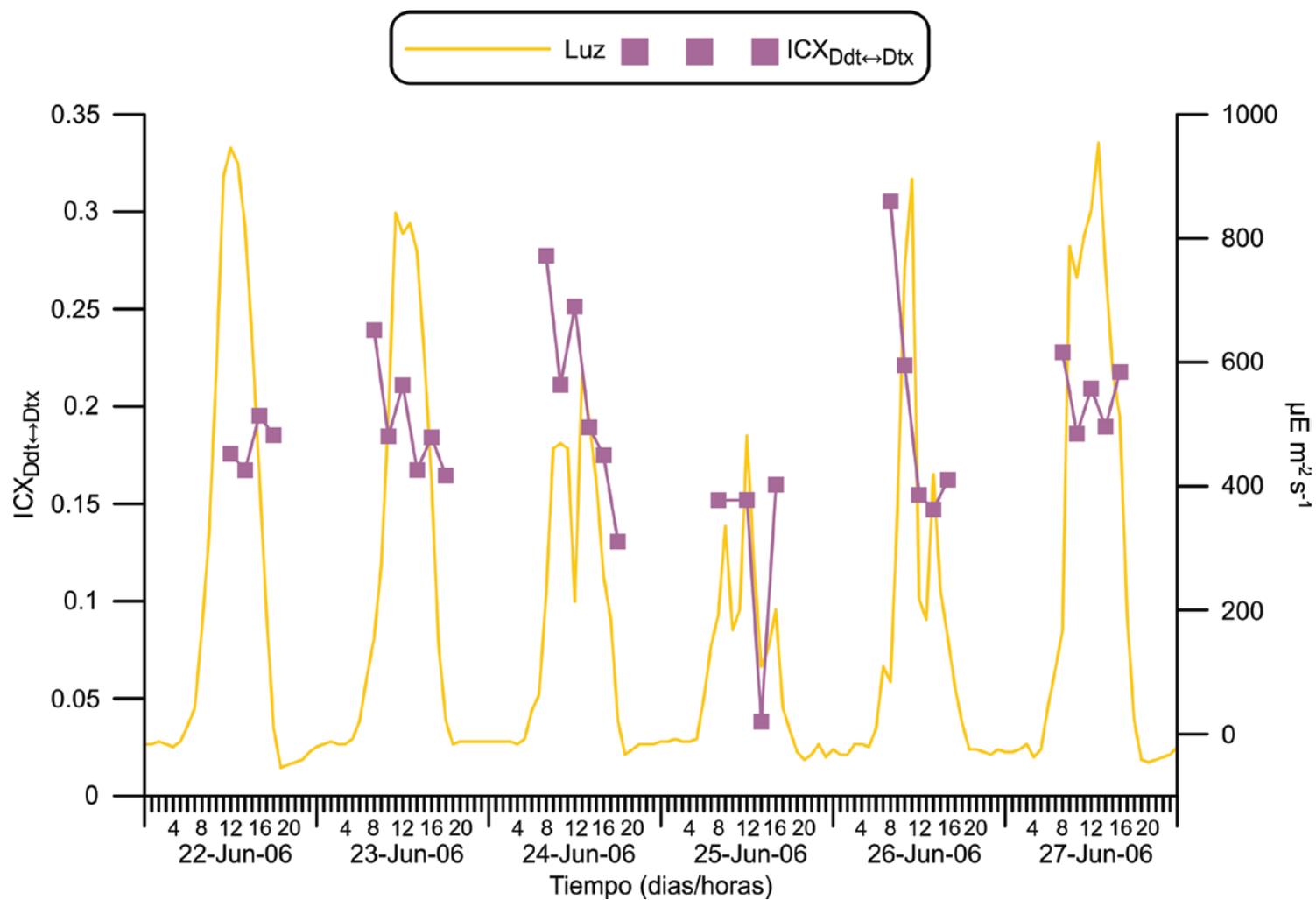


Fig. 11 Índice de las xantofilas: diadinoxantina y diatoxantina (ICX_{Ddx↔Dtx}) con respecto a la luz ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en la serie de tiempo.

6.4 Contribución de los grupos fitoplanctónicos a la ChlaT: ChemTax

En el programa se establecieron 8 grupos fitoplanctónicos (Tabla 2a), en el cual, los grupos con mayor aportación a la comunidad fitoplanctónica fueron Criptofitas alcanzando valores promedios de 22 % (17-28 %), las Clorofitas (14-29 %) y las Bacilariofitas (16-29 %) con el 21 % y Prasinofitas (8-26 %) con 17 %. Estos cuatro grupos fueron los que tuvieron la mayor aportación en la serie de tiempo aunque las proporciones entre horas es muy variable (Fig. 12).

Las Criptofitas, Bacilariofitas y Haptofitas presentaron un mismo comportamiento. Las mayores contribuciones de estos tres grupos se registran en reflujos, aunque este efecto es mucho más marcado en las Bacilariofitas en comparación con las Criptofitas. Las mayores contribuciones de las Bacilariofitas fueron de 27 y 29 % los días 26 y 27 de junio a las 12:00 y 14:00 hrs respectivamente, mientras que las Criptofitas tuvieron poca variabilidad entre las horas del día con un porcentaje entre el 20 y 30 % (Fig. 13).

Las Clorofitas y Prasinofitas presentaron el mismo patrón en aumentar en flujos y disminuir en reflujos, con lo que respecta a las Clorofitas en la mayoría de los días el máximo se encuentra a las 8:00 hrs, en el cual el 26 de junio fue el día con el mayor contribución con un máximo de 31% (Fig. 13).

Las Prasinofitas en toda la serie de tiempo con excepción del 22 de junio, tuvieron la mayor aportación entre las 16 y 18:00 hrs con un 23-26 % (Fig. 13). En general este grupo tienen una tendencia inversa entre las Criptofitas y las

Bacilariofitas. Los únicos días que no ocurre esta tendencia son el 23 (16 y 18:00 hrs) y 25 de junio (8, 10, 12:00 hrs).

Los grupos con una contribución menor al 8 % corresponden a las Haptofitas y Proclorofitas en cada una y casi el 2 % a las Cianofitas (Fig. 12). La máxima contribución de las Haptofitas (12%) se determinó a las 18:00 hrs del 23, 24 y 25 de junio, en este último día tuvo otro máximo a las 12:00 hrs con casi el 13 % (Fig. 13). El comportamiento de las Proclorofitas no corresponde con la marea y existe una baja variación entre las horas del día (12 y 5 %); el 23 de junio se registró el máximo valor de 12 % a las 10:00 hrs. Las Cianofitas fueron menores a las Proclorofitas, con una variación hasta de 5 y 0 %, teniendo el mayor porcentaje el 23 de junio (12:00 hrs) (Fig. 13).

Las Proclorofitas y Dinofitas no presentan un patrón con el prisma de mareas (Fig. 13), sin embargo, la presencia de los Dinofitas fue ocasional con preferencia durante el reflujo de la marea alcanzando una contribución hasta del 7 % el 25 de junio (Fig. 13).

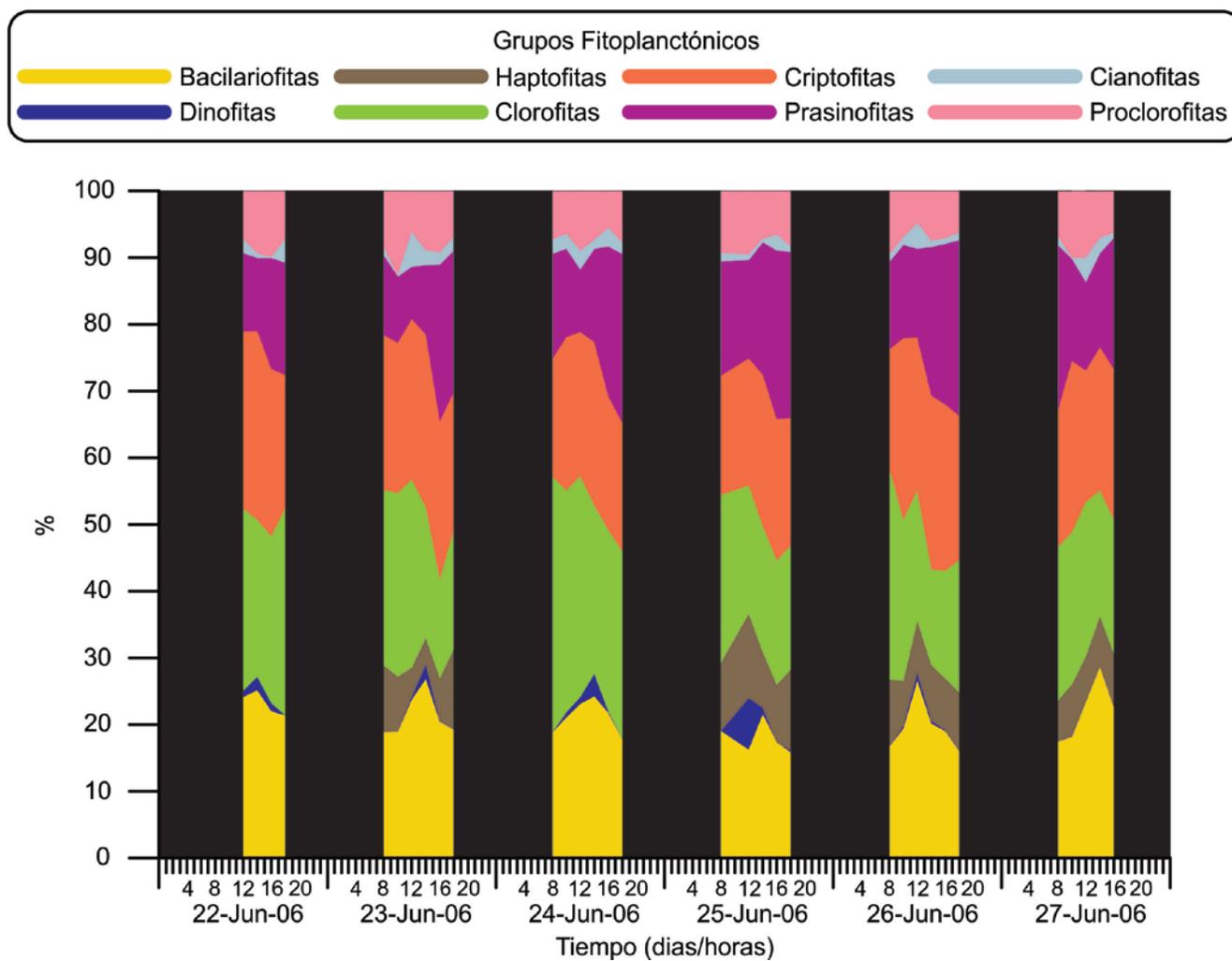


Fig. 12 Variación de la contribución de los ocho grupos fitoplanctónicos a la Clorofila a Total (ChlaT) en porcentaje durante la serie de tiempo. Las áreas en negro corresponden a las noches donde no se tomaron muestras.

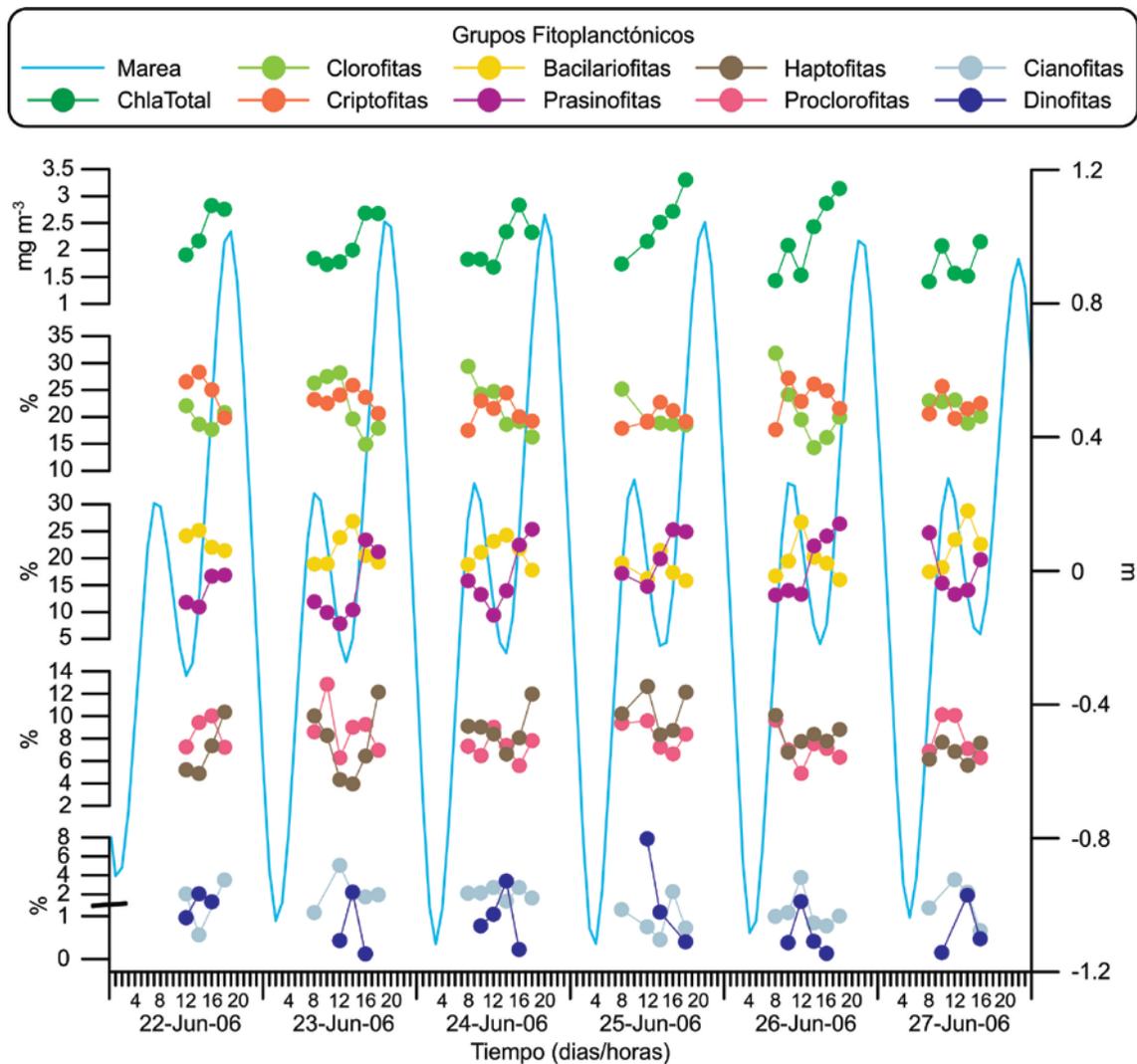


Fig. 13 Porcentaje y variación de la contribución de los grupos fitoplanctónicos y la Clorofila a Total (ChlaT) con respecto a la marea (m) en la serie de tiempo.

6.5 Coeficiente de absorción específico del fitoplancton ($a^*_{ph}(\lambda)$)

El coeficiente de absorción específico $a^*_{ph}(\lambda)$ varió de forma diferente en cada uno de los días y horas de la serie de tiempo. No obstante, el espectro de absorción mantiene una forma con la presencia de dos máximos, el primero en 440 nm y el segundo a los 675 nm, con hombros adicionales en las longitudes de 410, 450, 460 y 480 nm (Fig. 14). Solamente en dos situaciones (25 y 27 de junio a las 8:00 hrs), el máximo a los 440 nm no se detecta claramente, y el máximo se presenta a los 400 nm (Fig. 14). En la estandarización del $a_{ph}(\lambda)$ con $a^*_{ph}(440)$ es mucho más evidente estos hombros (Fig. 15). Sin embargo, existe una particularidad en los días 23 y 24 de junio a las 10:00 hrs presentando una mayor absorción en el rango de los 450 a los 550 nm y el pico a los 410 es muy pequeño (Fig. 15).

El $a^*_{ph}(440)$ varió entre 0.01 a 0.11 $m^2 (mg\ ChlaT)^{-1}$ mientras que $a^*_{ph}(675)$ entre 0.01 y 0.03 $m^2 (mg\ ChlaT)^{-1}$. El $a^*_{ph}(675)$ tiene un patrón en aumentar a bajas irradiancias y a disminuir en mayores cantidades de luz (Fig. 15). La mayor variabilidad de $a^*_{ph}(440)$ y $a^*_{ph}(675)$ se presentó en los flujos que en reflujos con luz baja (Fig. 16). Cabe mencionar que valores de $a^*_{ph}(440)$ superiores a 0.1 $m^2 (mg\ ChlaT)^{-1}$ se observan en los días 25 y 27 de junio a las 8:00 hrs con irradiancias bajas (Fig.16).

6.5.1 Razón a_{ph} (440/675)

La razón a_{ph} (440/675) mantuvo valores menores a 3 en casi toda la serie de tiempo y no presentaron algún comportamiento similar con respecto al flujo o reflujos. Sin embargo, en comparación con la luz, los valores más bajos de la razón corresponden a irradiancias altas y los valores más altos con irradiancias bajas (Fig. 17). Las razones mayores a 3 fueron observadas el 25 de junio a las 8:00 hrs con un valor de 4, el 26 a las 14:00 hrs con 3.5 y el 27 de junio a las 8:00 hrs con una razón de 3.6 (Fig. 17).

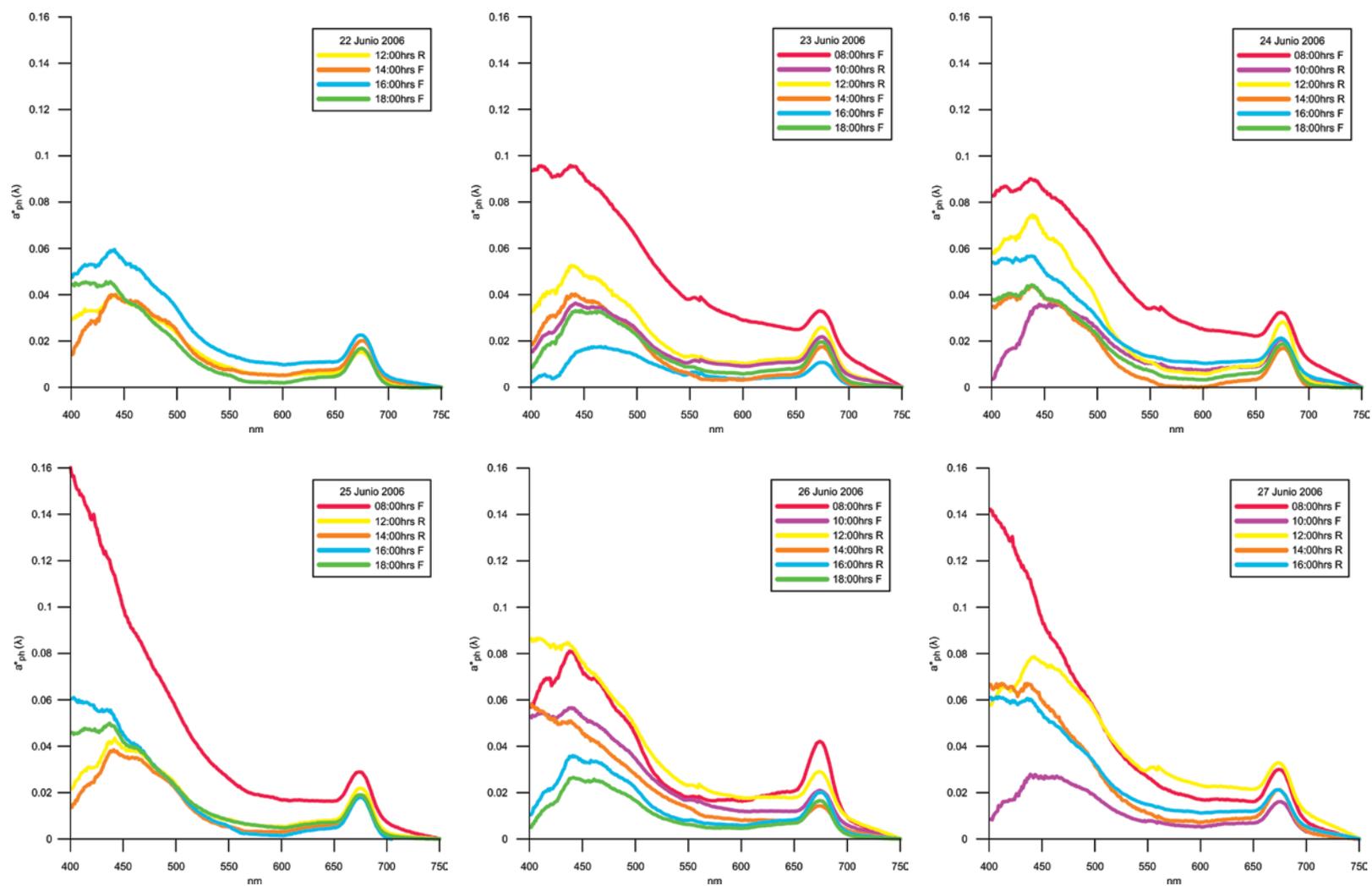


Fig. 14 Espectro del coeficiente de absorción específico del fitoplancton (a^*_{ph}) por hora de cada día de la serie de tiempo. En la leyenda la letra indica en qué escenario del prisma de marea Flujo (F) o Reflujo (R) fueron tomados.

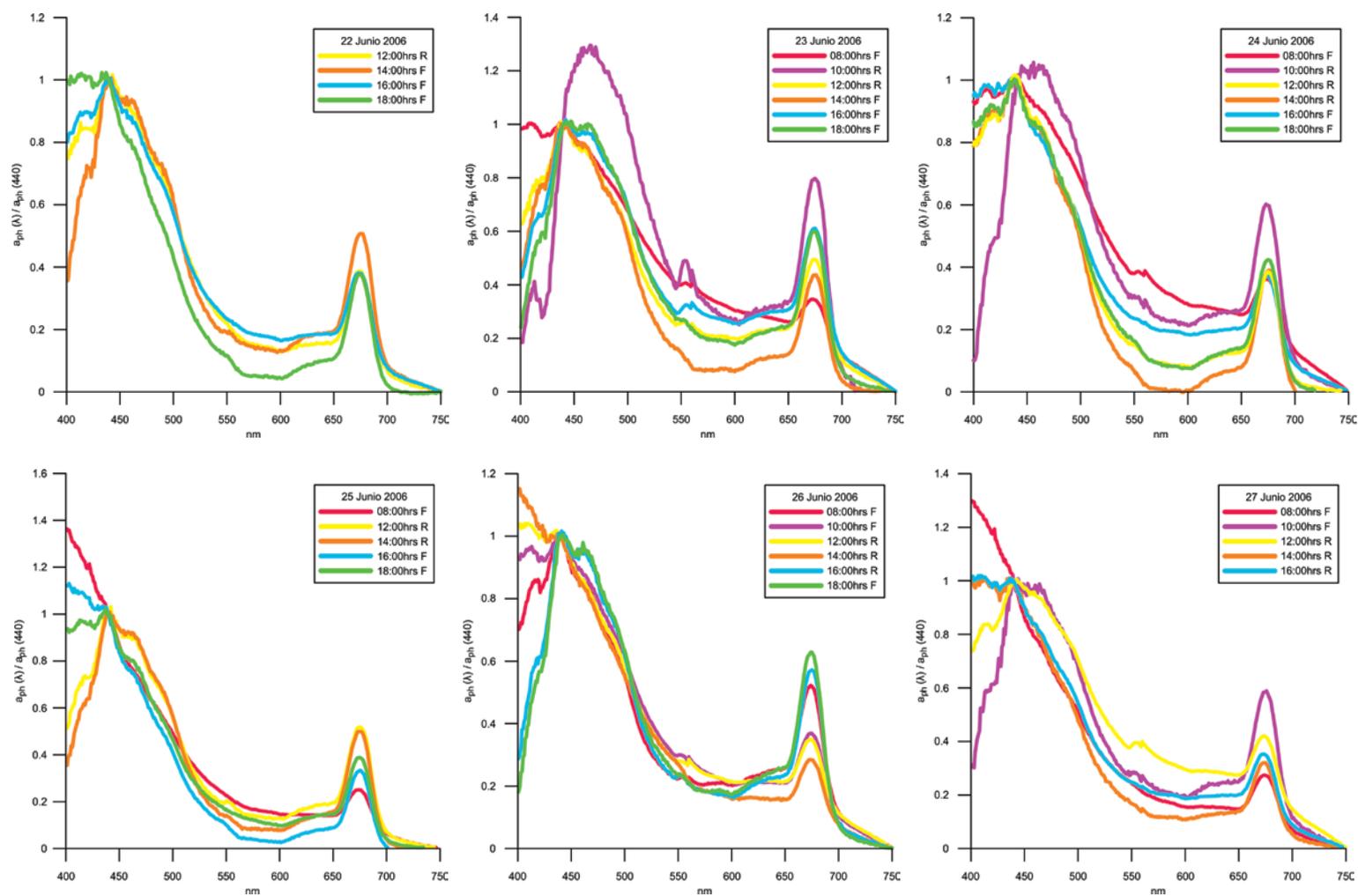


Fig. 15 Espectro de absorción del fitoplancton $a_{ph}(\lambda)$ estandarizados con $a_{ph}(440)$ por hora de cada día de la serie de tiempo. En la leyenda la letra indica en qué escenario del prisma de marea Flujo (F) o Reflujo (R) fueron tomados.

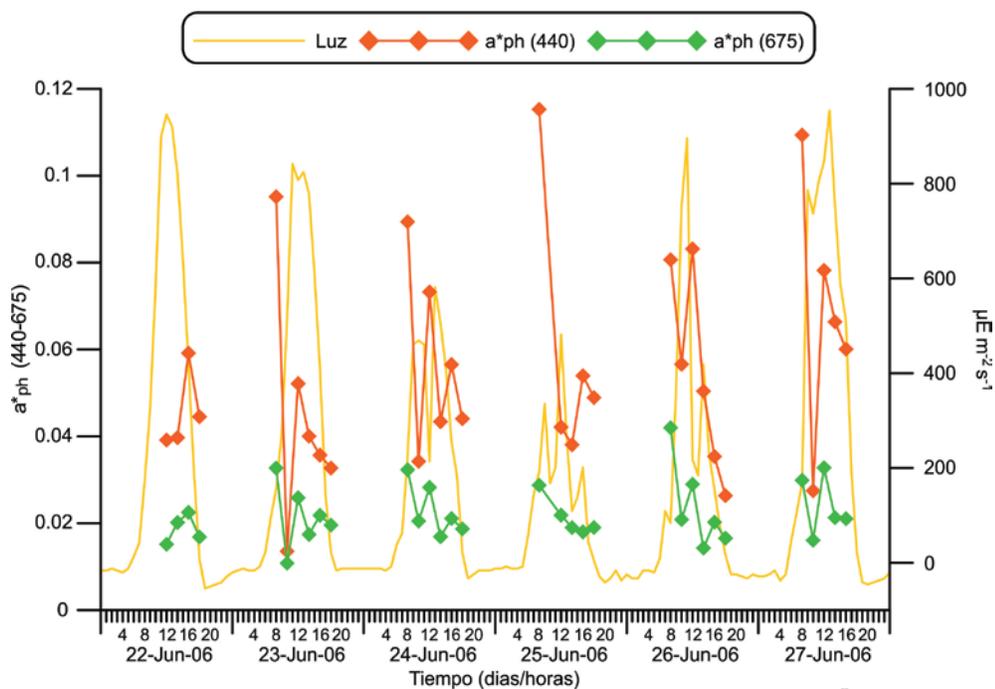


Fig. 16 Coeficiente específico de absorción (a^*_{ph} (440-675)) (m^2 (mg ChlaT) $^{-1}$) con respecto a la luz ($\mu E m^{-2} s^{-1}$) en la serie de tiempo.

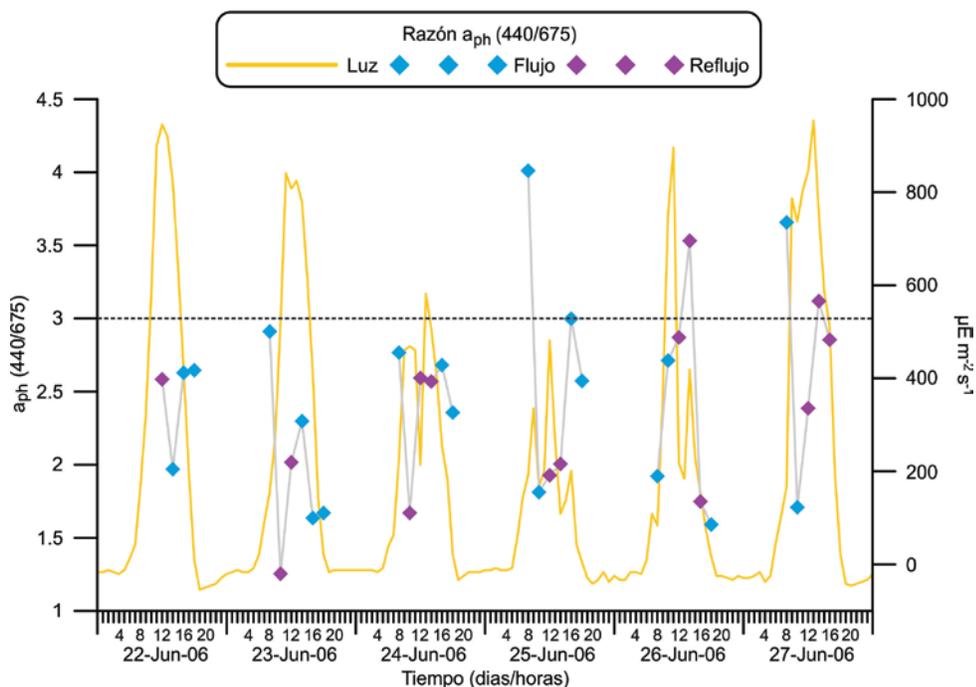


Fig. 17 Razón del Coeficiente de absorción del fitoplancton (a_{ph} (440/675)) correspondientes al prisma de marea (flujo/reflujo) con respecto a la luz ($\mu E m^{-2} s^{-1}$) en la serie de tiempo. La línea punteada delimita los valores > 3 y < 3 .

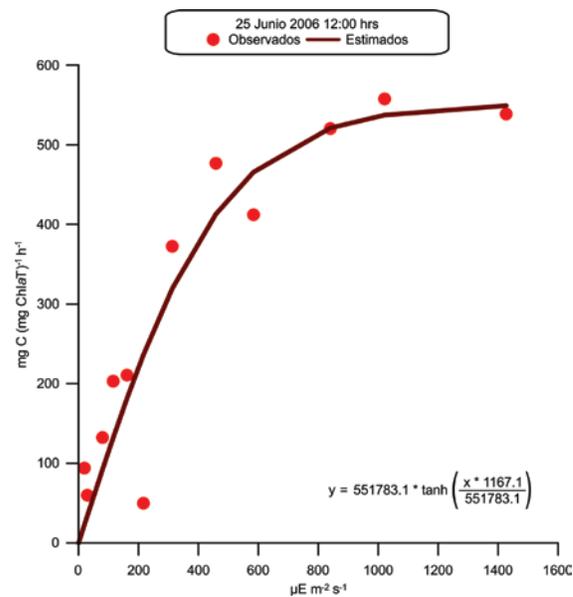
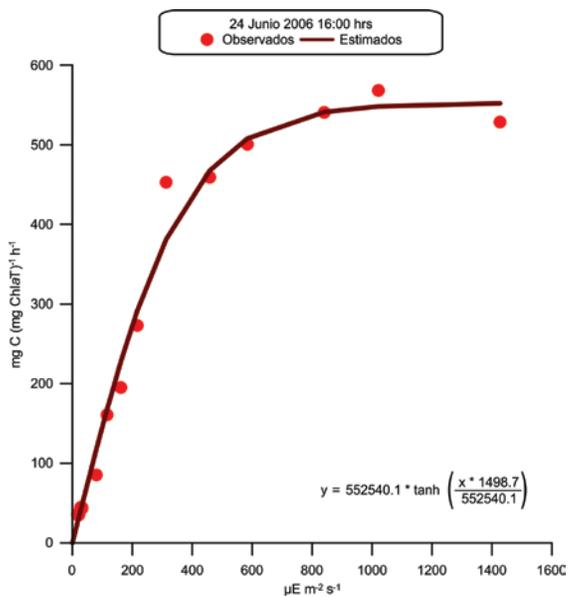
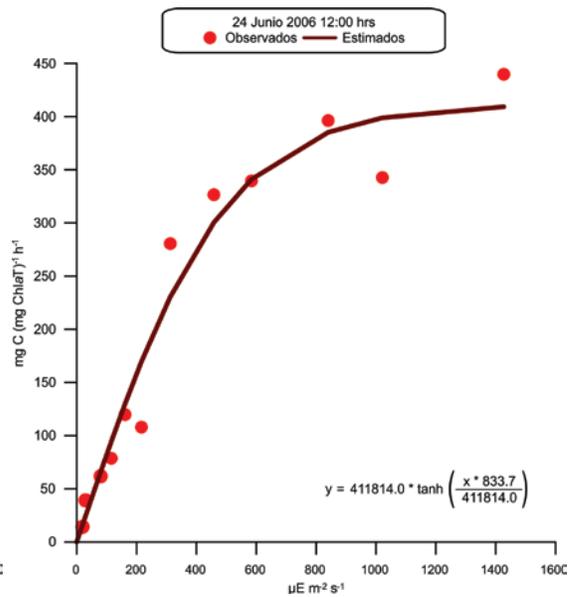
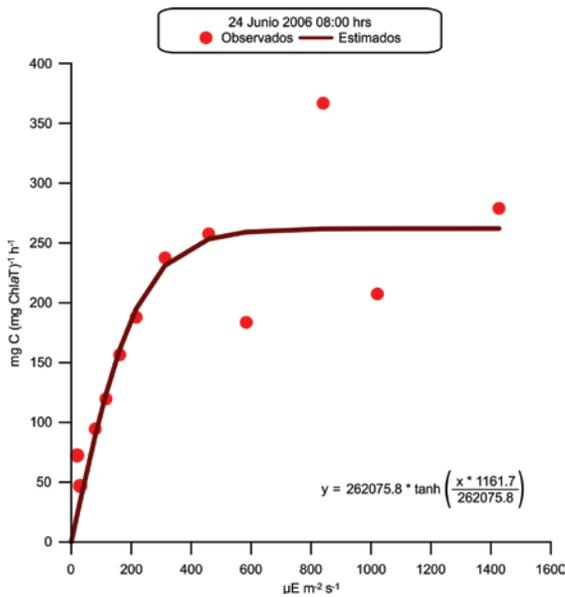
6.6 Productividad Primaria

Las curvas de P-E se generaron en 3 días. El 24 de junio a las 8:00, 12:00 y 16:00 hrs, el 25 de junio a las 12:00 hrs y el 27 de junio a las 12:00 hrs en superficie y fondo (Fig. 18).

En el día 24 de junio se realizaron tres experimentos. Se observó que el parámetro fotosintético P^B_m presentó un aumento al final de las horas del ciclo diurno (Tabla 7). El 25 de junio a las 12:00 hrs se presentaron valores similares a los encontrados a la misma hora del día anterior (Tabla 7).

El 27 de junio se llevaron a cabo experimentos en superficie y fondo a las 12:00 hrs, la productividad fue casi muy similar en las dos profundidades (Tabla 7).

El mayor valor de α^B fue en el primer día del experimento (24 de junio) y se presentó a las 16:00 hrs, siendo muy similar al de las 8:00 hrs al del día 25 de junio a las 12:00 hrs, mientras que la menor α^B se observó a las 12:00 del primer experimento (Tabla 7). Con lo que respecta al día 27 de junio donde se estimó las curvas en la superficie y fondo a la misma hora (14:00 hrs), la mayor α^B se presentó en la superficie (Tabla 7).



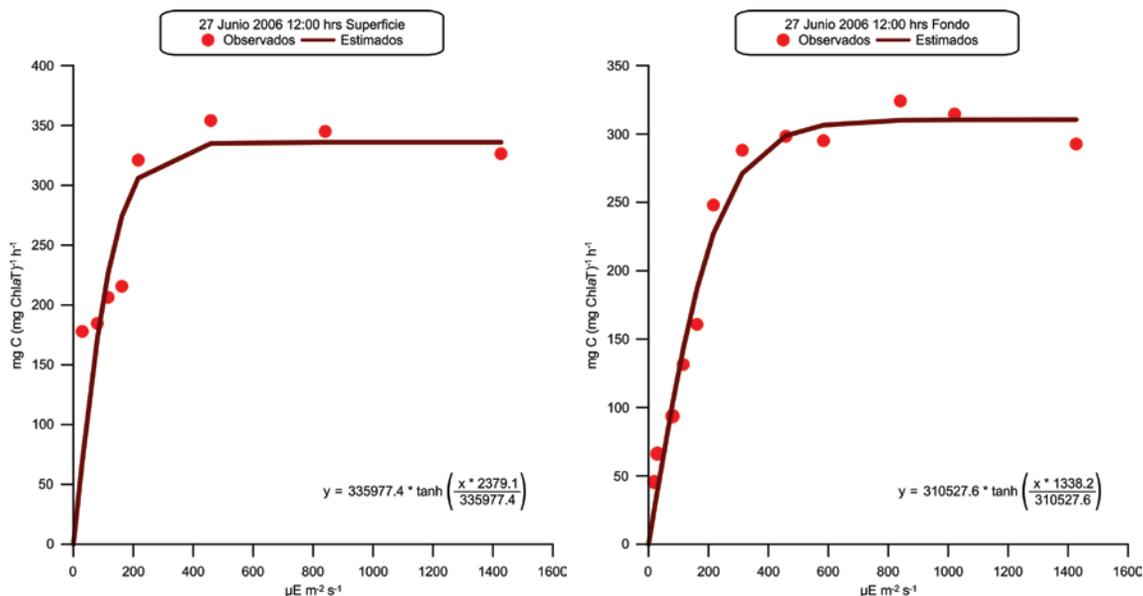


Fig. 18 Curvas de productividad primaria por ^{14}C de los 6 días que se realizó el experimento. Los valores de P^B se encuentran elevados a la tercera potencia (10^3) ($\text{mg C} [\text{mg ChlaT}]^{-1} \text{h}^{-1}$) con respecto a la irradiancia ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Tabla 7. Parámetros de las curvas de P-E: $P^B m$ $\text{mg C} (\text{mg}^{-3} \text{ChlaT})^{-1} \text{h}^{-1}$ y α^B ($\text{mg C} (\text{mg ChlaT})^{-1} \text{h}^{-1} (\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}$) de los días correspondientes de la serie de tiempo.

Días	Hora	Parámetro	PP
24 de Junio	08:00	$P^B m$	262076
		α^B	1161.7
	12:00	$P^B m$	411814
		α^B	833.7
25 de Junio	16:00	$P^B m$	552540
		α^B	1498.7
27 de Junio	12:00	$P^B m$	551783
		α^B	1167.1
27 de Junio	12:00	$P^B m$	335977
		α^B	2379.1
		$P^B m$	310528
		α^B	1338.2

6.7 Pendientes (α^B) de las curvas rETR–E del PhytoPAM

Por medio de las curvas rETR-E del PhytoPAM se obtuvieron los parámetros fotosintéticos y en particular el alfa (α), que es el equivalente a la pendiente (Tabla 8).

El α^B fluctuó entre 0.05 y 0.13 ($\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (mg ChlaT)⁻¹ ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$)⁻¹ con un máximo valor de 0.2 ($\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (mg ChlaT)⁻¹ ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$)⁻¹, el 27 de junio a las 14:00 hrs irradiancia de 950 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El mínimo valor de α^B (0.05 ($\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (mg ChlaT)⁻¹ ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$)⁻¹) se midió durante los experimentos del 25 y 26 de junio con irradiancias de 4.39 y 753 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ respectivamente (Fig. 19). En el caso del 22 de junio solo se tomó una muestra a las 18:00 hrs con un valor de α^B igual al valor mínimo de los experimentos del día 25 y 26 de junio.

El valor del α^B presentó variaciones muy particulares en cada día, pero tienen una tendencia con la luz en ciertas horas, cuanto las irradiancias son altas los valores de α^B disminuyen, mientras que cuando las irradiancias bajan los valores de α^B aumentan. Este comportamiento se puede observar en los días 24 y 26 de junio en los experimentos del día (Fig. 20) y en los días 23 y 27 de junio en las horas 14, 16 y 18:00 hrs y 8:00 y 10:00 hrs (Fig. 20) correspondientes (Fig. 21).

El 23 de junio a las 8, 10 y 12:00 hrs, el 27 de junio en las horas 12 y 14:00 hrs y el 25 de junio en todas las horas del ciclo diurno (Fig. 20) presenta una tendencia conforme a la luz, es decir, si la irradiancia aumenta el α^B también lo hace (Fig. 19).

Tabla 8. Alfas (α^B) derivadas de las curvas rETR-E del PhytoPAM ($\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (mg ChlaT) $^{-1}$ ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) $^{-1}$ y la luz ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de cada hora por día de la serie de tiempo.

α^B	Luz	Hora	Día	α^B	Luz	Hora	Día	
	171.75	08:00	22 Junio	0.11	192.67	08:00	25 Junio	
	581.78	10:00				167.57		10:00
	945.79	12:00			0.11	481.37		12:00
	820.27	14:00			0.09	108.99		14:00
	418.61	16:00			0.11	201.04		16:00
0.05	8.58	18:00		0.06	4.39	18:00		
0.08	155.02	08:00	23 Junio	0.37	83.89	08:00	26 Junio	
0.11	514.84	10:00			0.18	753.33		10:00
0.12	807.72	12:00			0.21	217.78		12:00
0.07	778.43	14:00			0.96	418.61		14:00
0.06	410.24	16:00				155.02		16:00
0.08	21.13	18:00		0.40	16.94	18:00		
0.12	226.14	08:00	24 Junio	0.13	167.57	08:00	27 Junio	
0.08	468.82	10:00			0.07	736.59		10:00
0.10	213.59	12:00			0.13	845.38		12:00
0.08	506.47	14:00			0.20	753.33		14:00
0.08	255.43	16:00			0.09	510.66		16:00
0.10	21.13	18:00			21.13	18:00		

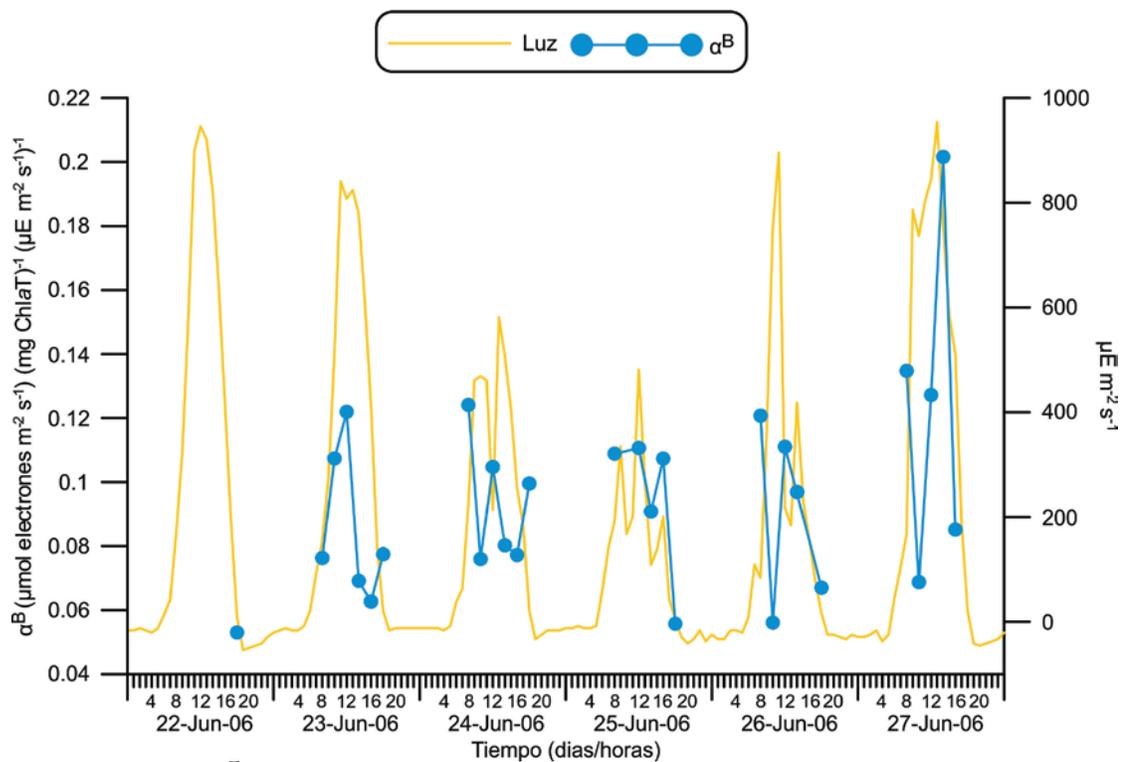
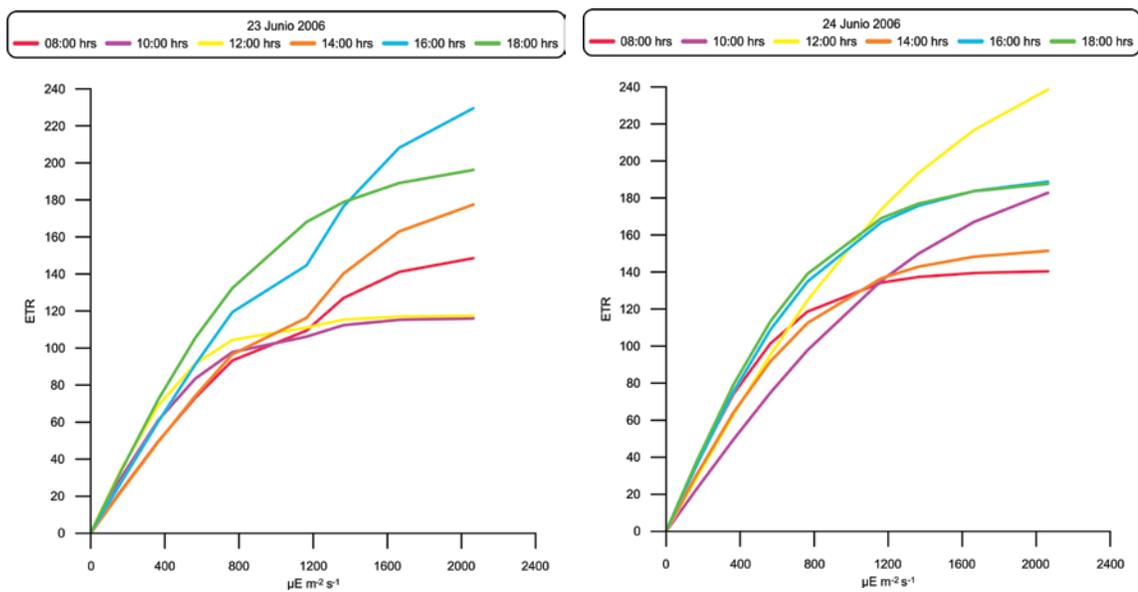


Fig. 19 Alfas (α^B) de las curva rETR-E del PhytoPAM con respecto a la luz ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) de la serie de tiempo.



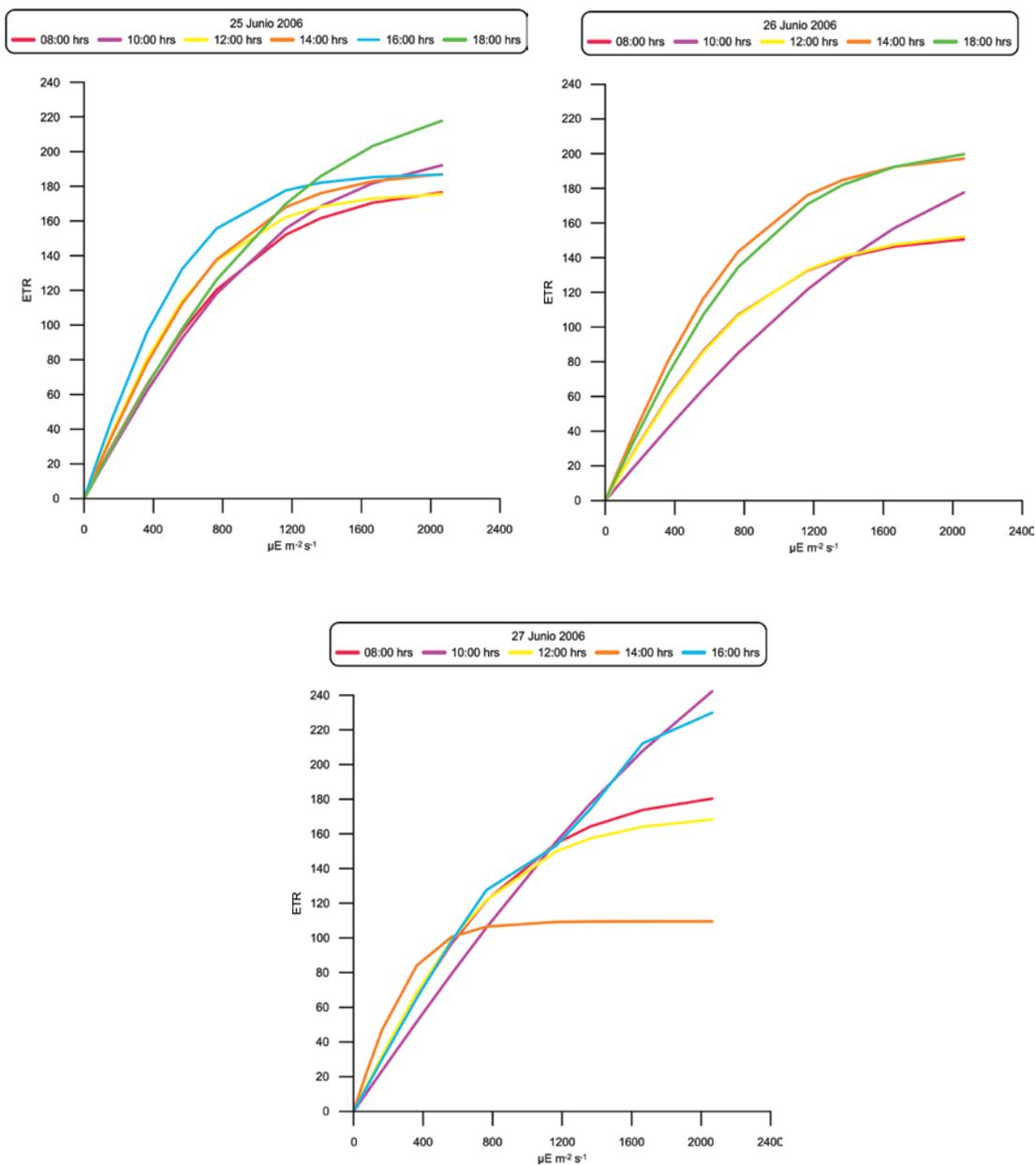


Fig. 20 Curvas de la Tasa de transporte de electrones relativa-Irradiancia (rETR-E) del PhytoPAM y pendientes (α^B) por cada hora del día de la serie de tiempo.

6.8 Análisis de asociación entre los grupos fitoplanctónicos, el prisma de marea, la luz y el parámetro α^B

El propósito de realizar el Análisis de Componente Principal (ACP) fue establecer que grupos fitoplanctónicos se asocian con los elementos como luz, el prisma de marea y el α de la curva rETR-E, estableciendo un aumento (Alto = A) o una disminución (Bajo = B) de cada una de los grupos fitoplanctónicos y elementos mediante una transformación Z de cada variable. El ACP de cada bloque se representa por los componentes principales (CP) significativos (eigenvalor > 1) que se generaron. El signo positivo o negativo significa la asociación de cada variable ya sea A o B, es decir, que la variable con coeficiente negativo se encuentra asociadas con las demás variables que lo presenten, y así lo mismo para las variables con signo negativo (Anexo 4).

El ACP del primer bloque (22-24 de junio) resultaron 5 CP de los cuales (Tabla 19a), el CP5 no presentó ningún coeficiente de asociación. En CP1 se asociaron con aumento de las Bacilariofitas, Criptofitas y Dinofitas con la disminución de Haptofitas y Prasinofitas con luz alta, en este caso también se corresponde con el reflujó, esta última variable se consideró ya que el coeficiente es muy similar al del CP2 (Anexo 4). Por otro lado, el CP2 se presentó la disminución de las Clorofitas en concentraciones de ChlaT altas y en flujo. El CP3 se asociaron únicamente con el aumento de Proclorofitas altas con α^B bajas, es decir, aclimatadas a alta luz y por último las Cianofitas no se asociaron a ninguna variable (CP4) (Tabla 19a) (Fig. 21)

En el análisis del segundo bloque, que representa únicamente el día 25 de junio, se generaron 4 CP significativos. En el CP1 el aumento de las Criptofitas se presentó cuando las Proclorofitas disminuyeron con concentraciones de ChlaT altas. Por otro lado, el aumento de las Dinofitas y Haptofitas se genera cuando las Clorofitas disminuyen y con α^B Altas (CP2). En cuanto a las Bacilariofitas y Prasinofitas aumentan en flujo (CP3). En el CP4 las Cianofitas aumentan con luz Alta (Tabla 19b) (Fig. 21).

En el último bloque (26-27 de junio) se generaron 6 CP significativos, de los cuales se derivaron únicamente 5 CP con coeficientes significativos. Las Bacilariofitas, Dinofitas, Cianofitas cuando aumentan se asocian a concentraciones de ChlaT Altas (CP1) (Tabla 19c). El aumento de Haptofitas y Clorofitas se presentan cuando las Prasinofitas disminuyen y con luz Alta (CP2), mientras que la disminución Criptofitas se encuentran cuando las Proclorofitas decrecen (CP3). Las α^B y la luz baja no se asociaron con ninguna variable (CP4 y CP5) (Tabla 19c) (Fig. 21).

Tabla 9a. Grupos que contienen los elementos (Grupos fitoplanctónicos y parámetros: luz y prisma de marea (flujo/reflujo)) que presentaron una asociación en el ACP en el bloque 1 que representa los días 22-23 de junio. El signo representa la asociación entre cada variable y la presencia (+) o ausencia (-) entre variables.

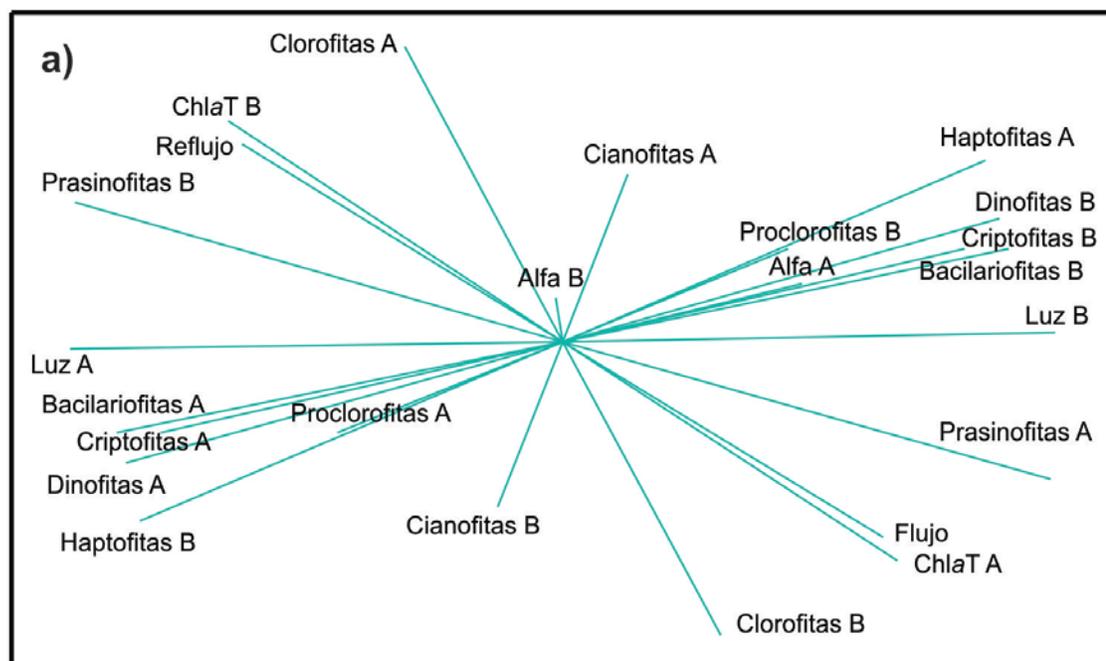
Escenario 1 = 22-24 de junio							
CP1		CP2		CP3		CP4	
Bacilariofitas	A +	Clorofitas	A -	Proclorofitas	A +	Cianofitas	A +
Bacilariofitas	B -	Clorofitas	B +	Proclorofitas	B -	Cianofitas	B -
Dinofitas	A +	ChlaT	A +	Alfa	A -		
Dinofitas	B -	ChlaT	B -	Alfa	B +		
Haptofitas	A -	Flujo	+				
Haptofitas	B +	Reflujo	-				
Criptofitas	A +						
Criptofitas	B -						
Prasinofitas	A -						
Prasinofitas	B +						
Luz	A +						
Luz	B -						
Flujo	-						
Reflujo	+						

Tabla 9b. Grupos que contienen los elementos (Grupos fitoplanctónicos y parámetros: luz y prisma de marea (flujo/reflujo)) que presentaron una asociación en el ACP en el bloque 2 que representa los días 25 de junio. El signo representa la asociación entre cada variable y la presencia (+) o ausencia (-) entre variables.

Escenario 2 = 25 de junio							
CP1		CP2		CP3		CP4	
Criptofitas	A +	Dinofitas	A +	Bacilariofitas	A -	Cianofitas	A +
Criptofitas	B -	Dinofitas	B -	Bacilariofitas	B +	Cianofitas	B -
Proclorofitas	A -	Haptofitas	A +	Prasinofitas	A +	Luz	A +
Proclorofitas	B +	Haptofitas	B -	Prasinofitas	B -	Luz	B -
ChlaT	A +	Clorofitas	A -	Flujo	+		
ChlaT	B -	Clorofitas	B +	Reflujo	-		
		Alfa	A +				
		Alfa	B -				

Tabla 9c. Grupos que contienen los elementos (Grupos fitoplanctónicos y parámetros: luz y prisma de marea (flujo/reflujo)) que presentaron una asociación en el ACP en el bloque 3 que representa los días 26-27 de junio. El signo representa la asociación entre cada variable y la presencia (+) o ausencia (-) entre variables.

Escenario 3 = 26-27 de junio							
CP1		CP2		CP3		CP4	CP5
Bacilariofitas	A +	Haptofitas	A -	Criptofitas	A -	Alfa A -	Luz B +
Bacilariofitas	B -	Haptofitas	B +	Criptofitas	B +	Alfa B +	
Dinofitas	A +	Clorofitas	A +	Proclorofitas	A -		
Dinofitas	B -	Clorofitas	B -	Proclorofitas	B +		
Cianofitas	A +	Prasinofitas	A -				
Cianofitas	B -	Prasinofitas	B +				
ChlaT	A -	Luz	A +				
ChlaT	B +						
Flujo	-						
Reflujo	+						



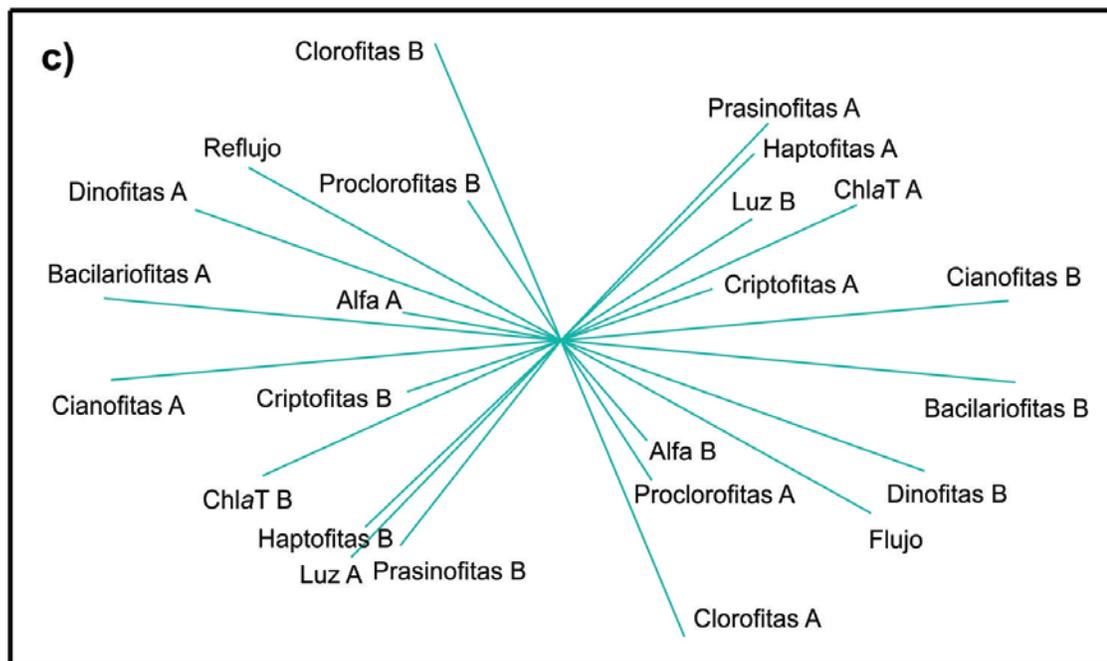
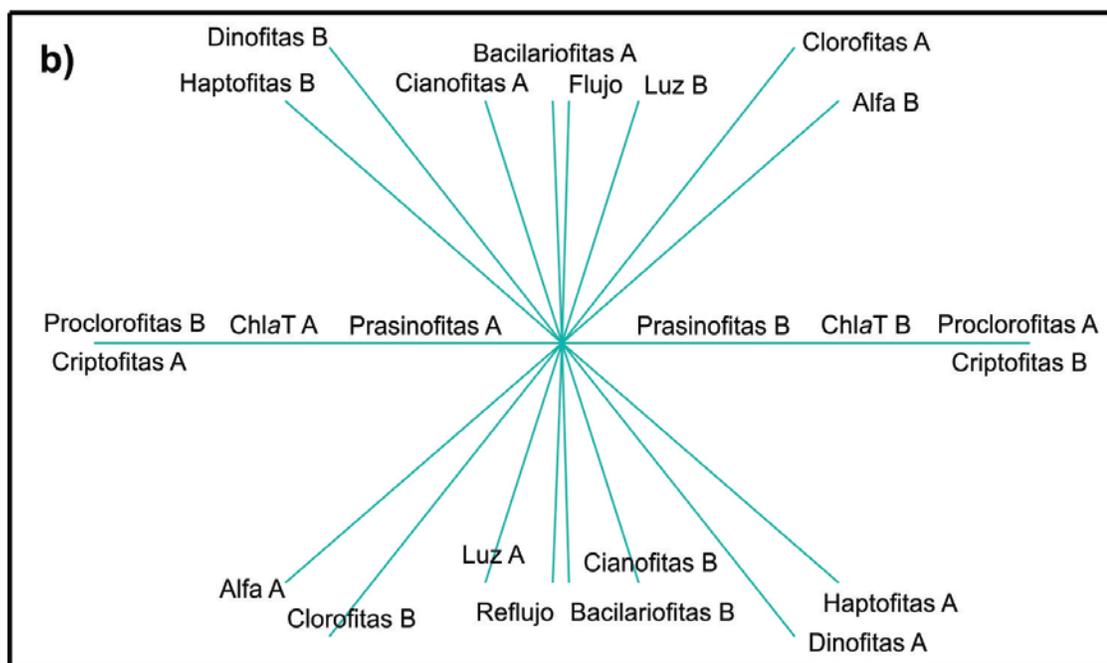


Fig. 21 Diagrama del Análisis de Factor. a) Primer escenario = Bloque 1 (22-24 de junio); b) Segundo escenario = Bloque 2 (25 de junio); c) Tercer escenario = Bloque 3 (26-27 de junio).

VII. DISCUSIÓN

En general, en el presente estudio, existe una variación a microescala de los grupos fitoplanctónicos y se observan tres posibles escenarios durante la serie de tiempo. Los cuales corresponden antes, durante y después del día 25 de junio, por los resultados de cada uno de los parámetros, factores o variables que aquí se estimaron.

7.1 Identificación y cuantificación del fitoplancton

Las muestras que fueron colectadas para la identificación y cuantificación del fitoplancton no pudieron ser analizadas debido a que al observarlas en el microscopio invertido las muestras se encontraron degradadas en su totalidad. Lo anterior se pudo haber generado por el tiempo en que se mantuvieron las muestras sin analizar, ya que el lugol neutro es un buen fijador pero no un buen conservador, utilizado para un tiempo no mayor de un año (unos pocos meses) (Reguera *et al.*, 2011). Aunque las muestras fueron almacenadas en obscuridad en recipientes de color ámbar para evitar la foto-oxidación, no se controló periódicamente la pérdida del color de la muestra, por lo que se recomienda añadir más lugol si fuera necesario a muestras que no se han analizado y revisarlas continuamente para evitar la contaminación o la presencia de bacterias que estén consumiendo el material fitoplanctónico. Lo más probable es que el lugol utilizado para la conservación de las muestras haya sido preparado con base en lugol neutro.

7.2 Chla determinada a partir de la fluorescencia (ChlaF)

7.2.1 Asociación y estimación entre la Chla determinada por la fluorescencia (ChlaF) y la Clorofila a total (ChlaT)

La asociación entre la ChlaF como una medida de biomasa *in situ* y la ChlaT como la biomasa *in vivo* es evidente en cuanto al comportamiento similar entre la ChlaF y la ChlaT en la serie de tiempo (Fig. 3) siendo que ambas siguen un patrón tanto con el prisma de marea y el ciclo diurno. Dicha asociación se pudo comprobar con el r_{Pearson} y la pendiente de la regresión, siendo ambos altamente significativos.

Matorin *et al.* (2004) mencionan que los coeficientes de correlación de un medio natural entre la fluorescencia *in situ* y la concentración como biomasa (*in vitro*) de la Chla varían entre 0.70 y 0.85, con lo que corresponde a lo obtenido en este trabajo.

En cuanto a la estimación de la ChlaT a partir de la ChlaF, el modelo de regresión fue significativo explicando casi el 70 % de los datos (R^2), sin embargo, este coeficiente de determinación es bajo para este tipo de modelos. Esto se puede deber a las variaciones fisiológicas, a la presencia de otras partículas en suspensión, dispersando la luz de excitación de los diodos y así la respuesta de la fluorescencia de las células, ya que la turbidez es una característica de este tipo de ambientes. Otra de las causas sería la presencia del material orgánico disuelto o “sustancias amarillas” que, al igual emiten fluorescencia y pudiera ser interpretada como de origen fitoplanctónico, por

consecuencia la densidad óptica es un factor limitante del método de fluorescencia (Gregor y Maršálek, 2004), al igual, el factor de conversión en la que se basa el fabricante puede estar interfiriendo. No obstante, a partir de este modelo podemos inferir una aproximación de la concentración relativa de la ChlaT, de una cierta forma, sin dejar a un lado la variabilidad de la misma que arroja el modelo.

7.2.2 Asociación y desfase entre la marea y la ChlaF

El desfase de las ChlaF con respecto a la marea que se observó en los dos últimos días de la serie de tiempo (Fig. 2) pudo ser confirmado con el análisis de la correlación cruzada día por día (primer escenario) de toda la serie de tiempo, presentando un retraso de 1 hrs el 23 de junio. Los únicos días donde no se presentó un desfase y que las ChlaF se encuentran relacionadas con la marea son el día 22 y 24 de junio, con $r_{\text{Pearson}} > 0.70$. Los coeficientes de correlación (r_{Pearson}) que se interpretan como el efecto que tiene la marea sobre las Z-ChlaF, fue alto para cada uno (Tabla 3a), pero en el caso del 25 de junio el escenario fue diferente ya que las Z-ChlaF tienen un adelanto de 2 hrs (Tabla 3a) antes del segundo flujo y reflujo de este día (entre las 14 y 24:00 hrs) (Fig. 4). Por el contrario, el mayor desfase se encontró el 26 de junio con 12 hrs, esto pudo deberse a que en las primeras cuatro horas del día, las Z-ChlaF fluctuaron alrededor de 0.7 mg m^{-3} sin presentar una tendencia clara. Este retraso de 12 hrs y el r_{Pearson} inverso (negativo) (Tabla 3a) indica que cuando la marea aumenta las Z-ChlaF disminuyen y viceversa, no corresponde a lo observado

con la variabilidad de corto plazo del día 26 de junio (Fig. 4) y la magnitud del r_{Pearson} fue bajo a comparación con los demás días de la serie de tiempo (Tabla 3a).

En el día 27 de junio las Z-ChlaF presentaron un adelanto, pero en este caso fue de 4 hrs, aunque el r_{Pearson} es alto en comparación con el día 26 de junio (Tabla 3a), el tiempo de desfase de 4 hrs.

Para poder aclarar el punto del desfase del día 26 de junio, donde presenta un retraso de 12 hrs y que no se observa en la gráfica 4 con la variabilidad de corto plazo, se realizó una significancia de las pendientes de un modelo lineal para determinar la correlación y el efecto de la marea sobre la Z-ChlaF de cada uno de los días.

Este análisis arrojó que los únicos días significativos en la pendiente fueron los primeros cuatro de la serie de tiempo (22, 23, 24 y 25 de junio), con lo que respecta a los días 26 y 27 de junio no lo fue, demostrando que en los 22, 23 y 24 de junio más del 60% de la variabilidad de las Z-ChlaF se debe al prisma de marea (Tabla 10), siendo esta uno de los factores determinantes para la Z-ChlaF. En cuanto al día 25 de junio la marea solo explica el 34% de la variabilidad de Z-ChlaF, pero la pendiente fue significativa (Tabla 10), por lo que se infiere, que no solo la marea está influenciando a la respuesta de Z-ChlaF, con un adelanto de 2 hrs.

En los días 26 y 27 de junio aunque exista un coeficiente de correlación alto y significativo en el desfase de estos días (Tabla 3a), los datos no presentan una asociación, ni tienen una distribución de un modelo lineal, donde

la variabilidad de las Z-ChlaF no puede ser explicada por la marea (Tabla 10). Por consiguiente el efecto de marea no es el factor más importante en la respuesta de las Z-ChlaF como lo hace en los primeros cuatro días. Aunado a esto, el comportamiento de Z-ChlaF no delimita los segundos reflujos aumentando desde que inicia el ciclo diurno hasta el mediodía.

Quizás el efecto del ciclo diurno sea el que está influenciando con mayor intensidad en la señal de la ChlaF en estos dos últimos días (26 y 27 de junio) en comparación con la marea, ya que esta, presenta su bajamar y pleamar a diferentes horas conforme transcurren los días, mientras que el ciclo de luz es el mismo, es decir, que los flujos y reflujos de la marea no siempre son a una cierta hora con una luz determinada, sino más bien, la marea se mueve en el tiempo para su transición a marea muerta. Aunque también pudo deberse a múltiples factores, como pueden ser el viento, la irradiancia, los procesos fotosintéticos, el contenido pigmentario, el crecimiento y los diferentes grupos fitoplanctónicos, el pastoreo y la migración vertical en un cuerpo de agua (Cloern *et al.*, 1989; Brunet y Lizon, 2003).

En el análisis del segundo escenario donde se realizó por bloques de los días del muestreo se enmascara de una cierta forma la ChlaF, como su periodicidad ante la marea del día anterior. Los coeficientes de correlación fueron significativos, aunque bajos en comparación a los arrojados por el análisis de correlación cruzada por días (Tabla 3a y b).

Tabla 10. Correlaciones lineales de cada día con respecto a la marea de la serie de tiempo. Significancia de la pendiente $\alpha = 0.05$ G.L = Grados de libertad.

Días	t calculada	t critica	G.L	R ²
22	4.98	2.2	11	69.3
23	6.2	2.08	21	63.6
24	4.98	2.08	21	69.3
25	3.37	2.08	21	34
26	1.09	2.08	21	5.1
27	0.95	2.228	10	8.1

7.3 Clorofila a Total (ChlaT)

La ChlaT presentó un comportamiento similar a la marea, con concentraciones mayores hacia las horas finales del ciclo diurno en casi toda la serie de tiempo correspondiendo a los flujos (Fig. 5). El día 25 de junio el patrón cambia donde prácticamente la ChlaT tiende a aumentar conforme transcurre el ciclo diurno sin decrementos durante los reflujos menores, coincidiendo con la disminución de la irradiancia al caer la tarde y las mayores concentraciones de ChlaT durante toda la serie de tiempo (Fig. 5). En este día en particular se debe resaltar que las irradiancias de toda la serie de tiempo fueron las más bajas, asociado a un día nublado (Fig.5). Esto pudo haber generado una fotoaclimatación por parte de las células fitoplanctónicas, ya que cuando existen bajas irradiancias, la célula del fitoplancton aumenta su concentración interna de Chla para adaptarse a estas condiciones (Millán-Núñez *et al.*, 1982). El día 26 de junio también presentó un patrón similar al día anterior, solo que en este

caso existió una disminución a las 12:00 hrs. La ChlaT presentó esta disminución correspondiente con la transición de la marea, pero también con una disminución en la irradiancia solar, posterior a las 12:00 hrs la irradiancia aumenta nuevamente pero con menor intensidad que en las horas anteriores, con lo que la ChlaT coincide en aumentar hacia el final del ciclo diurno igual que el día 25 de junio con irradiancias menores (Fig. 5 y 8). Esto podría ser por el proceso de fotoaclimatación de la célula, ya que la célula viene de condiciones de luz alta, disminuyendo su concentración de ChlaT para adaptarse a irradiancias bajas en esta hora en particular del 26 y 25 de junio.

En cuanto al comportamiento similar con la marea esto pudo deberse a la influencia de la entrada de organismos del mar adyacente llegando hasta la parte interna de la laguna por la marea, donde la ChlaT presentó una tendencia en aumentar durante los flujos en la mayoría de la serie de tiempo, lo que ya había sido reportado en estudios anteriores (Millán-Núñez *et al.*, 2004b). Estas dos características corresponden con los resultados del ChemTax donde existe un patrón de algunos grupos con la marea (Fig. 13), donde las Bacilariofitas, Clorofitas, Haptofitas y Proclorofitas aumentan en flujo y disminuyen en reflujos, suponiendo que son introducidas por el mar adyacente o por la resuspensión y homogenización en la columna de agua en el reflujos, donde otros grupos como las Criptofitas también aumentan (Fig. 13).

La concentración y tendencia de la ChlaT concuerdan con lo reportado al trabajo de Lara-Lara y Álvarez-Borrego (1975) y Millán-Núñez *et al.* (1982 y 2004b) donde se menciona que la ChlaT en BSQ muestra una clara asociación

con la marea y las mayores concentraciones de ChlaT y abundancias de fitoplancton se presentan durante el flujo. Sin embargo, Moreno-Miranda (2007) realizó un estudio espacial en los meses de mayo-junio del año 2004 donde incluye la misma estación de este estudio, reportando concentraciones mayores de 4 a 6 mg m⁻³. Otros trabajos que han realizado una serie de tiempo en la misma estación fija en diferentes épocas, es el de Gracia-Escobar (2010) para el mes de octubre del 2004 con mareas muertas y transición a mareas vivas, donde las concentraciones de ChlaT son similares a las reportadas en este trabajo. No obstante, la tendencia no es la misma, ya que en octubre del 2004 la ChlaT tiende a aumentar en reflujos debido a la resuspensión del fitoplancton y la mayor turbidez, aumentando la concentración de ChlaT por célula debido a la adaptación a poca luz. En cambio en este trabajo el aumento de la ChlaT se debe principalmente por la entrada de organismos del mar adyacente por flujos y la adaptación a poca luz entre los días de la serie de tiempo. Frías-Velasco (2008) realizó una evaluación de serie de tiempo en los meses de mayo a junio del 2005 bajo el efecto de surgencia y en mareas vivas y muertas, donde la concentración de ChlaT de ambos escenarios de la marea (vivas y muertas) corresponde a lo obtenido en este trabajo en flujos, mientras que los reflujos corresponden a los valores de las mareas muertas.

7.4 Pigmentos accesorios

Los pigmentos que tuvieron la misma tendencia con la ChlaT fueron fucoxantina, Chlb, Chlc₂ y prasinoxantina lo que podría indicar que los grupos que contienen dichos pigmentos son los que contribuyen mayormente a la ChlaT.

Fucoxantina fue el pigmento con las mayores concentraciones en toda la serie de tiempo aumentando conforme transcurre el ciclo diurno, correspondiendo al flujo de la marea (Fig. 6b). Este pigmento presentó una fuerte asociación con la ChlaT ($r_{\text{Pearson}} = 0.91$), mientras que la variación de la fucoxantina puede ser explicada con un 83 % por la ChlaT correspondiente al modelo lineal para poder predecir dicho pigmento (Fig. 7a, Tabla 4). Sin embargo, existen otros dos pigmentos (Chlc₂ y Chlb) que tienen una mejor asociación con la ChlaT, lo que resulta, que la fucoxantina contribuye en gran medida a la ChlaT en la serie de tiempo, aportada por las Bacilariofitas y Haptofitas, pero existen otros pigmentos como la Chlc₂ (contenida en Criptofitas, Bacilariofitas, Haptofitas y Dinofitas) y Chlb (Clorofitas y Prasinofitas) que también están infiriendo en la ChlaT por la contribución de los grupos que los contienen.

Millán-Núñez *et al.* (2004b) reportaron para una serie de tiempo en Molino Viejo (brazo San Quintín) concentraciones de fucoxantina que fluctuaron alrededor de 0.05 mg m^{-3} , mientras que en un muestreo especial, en una estación cerca de la nuestra encontraron valores de 0.4 mg m^{-3} . Igualmente

Gracia-Escobar (2010) reportó las mismas concentraciones con un máximo de 0.8 mg m^{-3} durante una serie de tiempo en la misma zona a la de este estudio. En estos dos trabajos la fucoxantina fue menor a lo encontrado en este muestreo (0.5 mg m^{-3}) incluyendo el máximo (0.8 mg m^{-3}) encontrado por Gracia-Escobar (2010). Por otro lado, Moreno-Miranda (2007) encontró concentraciones cerca de nuestra estación de 0.9 mg m^{-3} . Frías-Velasco (2008) reportó valores similares en mareas muertas con surgencia débil con valores hasta de 0.8 mg m^{-3} en mareas vivas y con el evento de surgencia, lo que permite inferir que en nuestro muestreo no se presentó la influencia de surgencia o al menos una surgencia que aportara una altas concentraciones de nutrientes y bajas temperaturas para el crecimiento de los grupos fitoplanctónicos que pudiera reflejarse en las concentraciones este pigmento, sino más bien, estas condiciones (altos nutrientes y bajas temperaturas) se presentan en BSQ por otros factores.

Fucoxantina es un pigmento característico de las Bacilariofitas, correspondiendo con la tendencia de este pigmento con las contribuciones de los resultados del ChemTax (Fig. 13). No obstante, este pigmento se encuentra también en otros grupos fitoplanctónicos como son en las Haptofitas (de los ocho estudiados en este trabajo) (Tabla 1b). Probablemente el aumento de fucoxantina en las horas finales del día, se deba al aumento de las Haptofitas, donde las proporciones de este grupo aumentaron en comparación a las Bacilariofitas (Fig. 12) o quizá por el aumento de este pigmento por célula. Si bien, fucoxantina es un pigmento característico de las Bacilariofitas como de las

Haptofitas, en este estudio la contribución de fucoxantina es por parte de ambos grupos. Las contribuciones más altas durante la serie de tiempo fueron por parte de las Criptofitas (Fig. 12), y este grupo contiene Chlc₂ que se encuentra presente también en los dos grupos anteriormente mencionados (Bacilariofitas y Haptofitas) (Tabla 1b) (Jeffrey *et al.*, 1997), aunque las concentraciones fueron menores en comparación a la fucoxantina (Fig. 6a), la Chlc₂ fue el pigmento que tuvo la mejor asociación con la ChlaT, con un r_{Pearson} de 0.96 (Tabla 4). Esto permite inferir que la mayor contribución a la ChlaT, se genera por parte de las Criptofitas, Bacilariofitas y Haptofitas, al ser los grupos que contienen Chlc₂, donde la ChlaT puede explicar el 92 % de la variación Chlc₂ (Fig. 7a).

En la mayoría de los días se puede observar que las contribuciones de las Bacilariofitas y Criptofitas después de las 12:00 y 14:00 hrs disminuyen a un 15 y 25 % respectivamente, mientras que la proporción de las Haptofitas vuelven aumentan durante estas mismas horas a un 12 % (Fig. 13), por lo tanto el aporte de la Chlc₂ es por parte de estos tres grupos y la fucoxantina presenta un aporte mayormente por las Bacilariofitas que por las Haptofitas.

El pigmento 19'-hexanoyloxyfucoxantina es un pigmento específico para las Haptofitas, presentando concentraciones entre 0.02 y 0.1 mg m⁻³, siendo valores altos comparado con los trabajos de Millán-Núñez *et al.* (2004b), Frías-Velasco (2008) y Gracia-Escobar (2010) (< 0.05 mg m⁻³), explicado el 59 % por la ChlaT en la regresión lineal (Fig. 7a) aunque la asociación es menor que la Chlc₂ ($r_{\text{Pearson}} = 0.77$) (Tabla 4), debido que las concentraciones de 19'-hexanoyloxyfucoxantina fueron bajas en comparación con la Chlc₂.

19'-hexanoyloxyfucoxantina tiene como función ser un pigmento fotosintético, ayudando a la célula a la captación de luz para un eficiente procesos fotosintético al igual que la fucoxantina y peridina (Jeffrey *et al.*, 1997), así el patrón de estos pigmentos puede ser atribuido a esta característica, aumentando hacia el final del muestreo diario, presentando su máximo el 25 de junio correspondiente a las irradiancias bajas de toda la serie de tiempo, al igual en los días 22, 23 y 26 de junio (Fig. 6c). Sin embargo, también presenta una clara tendencia con la marea (Fig. 6c).

La Chlc₂ también se encuentra presente en las Dinofitas pero la presencia de este grupo fue esporádica durante el muestreo, por ello que no existe una contribución importante de este grupo sobre la Chlc₂.

Las Criptofitas contienen aloxantina como pigmento específico, el comportamiento de este pigmento es evidente con las contribuciones obtenidas del ChemTax sobre las Criptofitas (Fig. 12), aunque la aloxantina presenta una tendencia en aumentar durante las horas de luz pero a las 16 y 18:00 hrs disminuye casi un 0.1 mg m⁻³ (Fig. 6b), esto puede deberse a que es un pigmento fotoprotector aumentando durante las altas cantidades de luz y disminuyendo en luz baja (Jeffrey *et al.*, 1997). En el modelo de regresión la variación de la aloxantina puede ser explicada más del 50 % por la ChlaT (Fig. 7b) con una menor asociación que la Chlc₂ ($r_{\text{Pearson}} = 0.729$), debido a la contribución de otros pigmentos con una asociación más alta, como es el caso de Chlc₂, Chlb y aloxantina (Tabla 4). Los resultados de Millán-Núñez *et al.* (2004b), Moreno-Miranda (2007), Frías-Velasco (2008) y Gracia-Escobar (2010)

corresponden a las concentraciones aquí presentadas, aunque Gracia-Escobar (2010) y Moreno-Miranda (2007) (especialmente) reportan un máximo de 0.8 mg m^{-3} .

La *Chlb* también presentó el mismo comportamiento que la *ChlaT*, con una alta asociación con una r_{Pearson} de 0.93, siendo muy similar con la *Chlc₂* (Tabla 4) explicando el 92 % de la variación de la *Chlb* por parte de la *ChlaT* (Fig. 7a) siendo que las Clorofitas y Prasinofitas (Tabla 1b) (Jeffrey *et al.*, 1997) que contienen este pigmento son los segundos grupos que contribuyen a la *ChlaT* correspondiendo a los resultados del ChemTax.

El aumento que tiene la *Chlb* hacia las horas finales del ciclo diurno y en flujos, disminuyendo en reflujos (Fig. 6a), corresponden a lo reportado por Millán-Núñez *et al.* (2004b). Frías-Velasco (2008) presentando el mismo patrón que la marea, sin embargo, este último autor reporta concentraciones superiores de $0.6 - 0.8 \text{ mg m}^{-3}$ por la abundancia de Clorofitas y Prasinofitas. En la serie de tiempo las proporciones de las Clorofitas presentaron un comportamiento inverso con las Prasinofitas (Fig. 13). Prácticamente las Clorofitas tuvieron sus mayores contribuciones durante las primeras horas del día mientras que las Prasinofitas a las horas finales del muestreo (Fig. 13). La prasinoxantina pigmento específico de este grupo, presentó la misma tendencia con la *ChlaT* (r_{Pearson} de 0.75) pero baja en comparación con otros pigmentos, la *ChlaT* puede explicar la variación del 56 % de este pigmento (Tabla 4, Fig. 7a). La prasinoxantina también presentó el mismo patrón que la *Chlb* en casi toda la serie de tiempo (Fig. 6a y 6d), por lo que el aumento en la *Chlb* pudiera

deberse al aumento de las Prasinofitas correspondiente a las contribuciones de los resultados del ChemTax (Fig. 12). Es por tanto que la Chlb en este caso es un pigmento característico de estos dos grupos.

Otro pigmento que también se encuentra en estos dos grupos y que tiene una asociación relativamente alta con la ChlaT ($r_{\text{Pearson}} = 0.78$) (Tabla 4) es la violaxantina, presentándose con concentraciones menores a 0.07 mg m^{-3} . Este valor es un poco mayor que la reportado en los trabajos de Millán-Núñez *et al.* (2004b) y Frías-Velasco (2008) donde encontraron valores por debajo de 0.06 mg m^{-3} . En este pigmento el comportamiento de toda la serie de tiempo es similar a la prasinoxantina a excepción de los días 25 y 26 de junio, donde después de las 14:00 y 16:00 hrs la violaxantina decrece (Fig. 6d), debido a la disminución de las Clorofitas (Fig. 13). Lo anterior puede corroborarse con la luteína pigmento característico de las Clorofilas (Tabla 1b) cual presenta las concentraciones más bajas a estas horas en esos días (Fig. 6c), aunque los días anteriores la violaxantina tienen el mismo comportamiento de disminuir a las 18:00 hrs junto con la prasinoxantina y luteína (Fig. 6c y 6d).

Los pigmentos hasta aquí mencionados con excepción de la prasinoxantina y violaxantina corresponden a pigmentos fotosintéticos, tendiendo aumentar en los días de menor intensidad de luz, como es en el día 25 de junio.

La luteína disminuyó a lo largo de la serie de tiempo presentando las menores concentraciones el 26 y 27 de junio, sin embargo, presentó una tendencia general en el ciclo diurno aumentando hacia las primeras horas del

día y decae para las horas de la tarde con excepción de los días 25 y 26 de junio (Fig. 6c). Esta tendencia corresponde con las contribuciones obtenidas por el ChemTax (Fig. 13), aunque la asociación y la pendiente de la regresión lineal no fueron significativas con la ChlaT (Tabla 4). Millán-Núñez *et al.* (2004b) y Frías-Velasco (2008) reportaron concentraciones que van de 0.01 a 0.09 mg m⁻³ donde nuestros valores se encuentran dentro de este intervalo. Por otro lado, en BSQ se encuentra una alta biomasa de *Ulva spp.* y *Zostera marina* con variaciones estacionales (Aaveytua-Alcázar *et al.*, 2008; Zertuche-González *et al.*, 2009) siendo mayor *Ulva spp.* en junio y julio por la disponibilidad de nutrientes. En la etapa reproductiva de esta alga, las células contienen dos flagelos para la motricidad ayudándolas a tener mejor dispersión. La mayor cantidad de biomasa de *Zostera marina* se genera en septiembre y octubre por factores fisicoquímicos (irradiación, temperatura y nutrientes). Estas macrofitas como plantas vasculares contienen tanto Chlb como luteína (Lionard *et al.*, 2008), por lo que las concentraciones de estos dos pigmentos pueden ser por la contribución de estas especies.

DvChla, pigmento específico de las Proclorofitas, presentó un comportamiento mucho más evidente con la marea, a excepción del día 24 de junio (Fig. 6a) (Tabla 1b). En este estudio se estimaron concentraciones hasta 0.2 mg m⁻³ mucho más elevadas que las reportadas por Moreno-Miranda (2007) < 0.01 mg m⁻³, Frías-Velasco (2008) < 0.1 mg m⁻³, Gracia-Escobar (2010) < 0.02 mg m⁻³. Por otro lado, Millán-Núñez *et al.* (2004b) reporta concentraciones que van desde 0.02 hasta 0.19 mg m⁻³, lo que concuerda a los resultados del

presente escrito. La asociación que existe entre DvChla y la ChlaT es relativamente alta ($r_{\text{Pearson}} = 0.67$) (Tabla 4) donde esta última explica menos de la mitad en el modelo de regresión lineal (46 %) (Fig. 7b). Las concentraciones mayores se presentaron el día 22, 23 y 25 de junio durante el flujo, lo que indica la entrada de agua por parte del océano adyacente, ya que las Proclorofitas son típicamente de ambientes oligotróficos (Partensky *et al.*, 1999).

Los pigmentos que presentaron un comportamiento conforme al ciclo diurno (aumentar en las primeras horas del día hasta las 14:00 hrs, posterior a esta hora disminuyen paulatinamente) además de aloxantina, fueron diadinoxantina y diatoxantina (Fig. 6b) pertenecientes a diversos grupos fitoplanctónicos (Tabla 1b) por lo que la contribución de estos dos pigmentos fue por parte de Bacilariofitas, Haptofitas y Dinofitas. La diadinoxantina presentó una asociación baja con la ChlaT, explicando el 11.6 % de la asociación (Tabla 4) (Fig. 7b). Sin embargo, diatoxantina no fue estadísticamente significativa en la correlación con la ChlaT (Tabla 4). Los valores reportados por Millán-Núñez *et al.* (2004b), Frías-Velasco (2008) y Gracia-Escobar (2010) fueron mayores a 0.05 mg m^{-3} , diferente a lo encontrado para esta época de un poco más del doble de esta concentración (hasta 0.13 mg m^{-3}). No obstante, las concentraciones de diatoxantina que reportaron estos autores corresponde con las encontradas en este trabajo (hasta 0.03 mg m^{-3}). Estos pigmentos son fotoprotectores por lo que el comportamiento particular que se encuentra en cada uno de los días sobre la trayectoria de la luz en el ciclo diurno corresponde a la función que tiene como pigmento fotoprotector, protegiendo a la célula de

altas cantidades de irradiancia, para evitar un daño en los centros de reacción en el proceso fotosintético (Dimier *et al.*, 2009a). Esto lleva a que las concentraciones más altas con respecto a la variación diaria se generan cuando la cantidad de luz fue mayor en los días 22 y 23 de junio (Fig. 6b), aunque en el caso del 24 de junio donde los valores son altos con luz baja se puede explicar por el historial o adaptación que tenían las células de los días anteriores. En el día 25 de junio, que como ya se mencionó anteriormente fue el día con las menores irradiancias (Fig. 11), las concentraciones disminuyeron aunado a la adaptación que tenían de un día anterior por su historial (Fig. 6b). Es por ello que se observa una tendencia en disminuir conforme transcurren los días hasta el 26 de junio donde la luz aun es baja y presenta fluctuaciones. El 27 de junio la diadinoxantina nuevamente aumenta conforme la luz sin variaciones entre horas (ciclo diurno, sin presentar fluctuaciones) (Fig. 6b), así las células del fitoplancton se adaptan nuevamente a altas irradiancias. La diadinoxantina y diatoxantina pertenecen a un ciclo de las xantofilas, lo que será discutido más adelante.

La zeaxantina presentó variaciones durante todas las horas de cada día (Fig. 6d). Sin embargo, tiende a disminuir conforme transcurre la serie de tiempo presentando los mínimos valores al final de la misma. Este pigmento es característico de las Cianofitas pero la tendencia de este pigmento (Fig. 6b) no siempre corresponde a lo obtenido por el ChemTax (Fig. 13) ya que este suele presentarse también en otros grupos como las Clorofitas, Prasinofitas y Prochlorofitas (Tabla 4). No obstante, la contribución no fue mayor al 6 %, lo que

coincide con las bajas concentraciones de zeaxantina y una asociación baja con la ChlaT ($r_{\text{Pearson}} = 0.36$) (Tabla 4, Fig. 7b), debido a que las proporciones de los diferentes grupos del fitoplancton cambian durante los flujos de la marea.

La peridinina es un pigmento específico del grupo de las Dinofitas (Tabla 4) y durante la serie de tiempo las concentraciones se presentaron esporádicamente en los días 24, 25 y 26 de junio la asociación con la ChlaT no fue significativa (Tabla 4). Los valores de peridinina fueron más bajos a lo reportado por Millán-Núñez *et al.* (2004b) de 0.02 mg m^{-3} para esa zona de BSQ y Frías-Velasco (2008) de 0.02 a 0.05 mg m^{-3} . Sin embargo, Gracia-Escobar (2010) en mareas muertas reportó concentraciones 0.01 y 0.02 mg m^{-3} hasta 0.06 mg m^{-3} para el mes de octubre del 2004. Con lo que respecta al ChemTax las Dinofitas no concuerdan con la presencia de peridinina ya que este pigmento aparece esporádicamente en la serie de tiempo (Fig. 6c), mientras que la contribución de las Dinofitas aparece en casi todas las muestras de la serie de tiempo (Fig. 12), lo que será explicado más adelante (subtema 6.5 ChemTax).

Los feopigmentos son una forma de la degradación de la Chla al perder el anillo de magnesio de la molécula convirtiéndose en feofitina. Esto se puede deber a diversos factores, las principales son por un periodo largo de exposición en ausencia de luz, por el consumo de organismos filtradores, así como por el pastoreo del zooplancton (Lorenzen, 1967 y Yentch, 1965). Estos tres factores pudieran estar ocurriendo en BSQ para nuestra época de estudio, ya que en toda la serie de tiempo los feopigmentos presentaron una tendencia inversa a la

ChlaT (Fig. 5 y 6e). Esto se corrobora con el valor negativo de r_{Pearson} y la correlación de la regresión de lineal entre los feopigmentos y la ChlaT (Tabla 4), donde la asociación entre estos dos pigmentos fue baja ($r_{\text{Pearson}} = -0.43$) (Tabla 4) pero significativa explicando el 19 % de los datos (Fig. 7b). Los valores máximos se midieron a las primeras horas del día decreciendo hasta las 6 de la tarde (Fig. 6e), donde las células se encontraban adaptadas a un periodo de obscuridad largo durante la noche, al igual, la mayor presión del pastoreo por parte del zooplancton se genera en este lapso, por las migraciones y la adaptación de estos organismos al ciclo diurno. Aunque el pastoreo no ha sido estudiado con profundidad en lagunas costeras, no se puede inferir que el zooplancton tenga una migración en la columna de agua en este tipo de ambientes, ya que la columna de agua suele ser muy dinámica y somera. El consumo mediante filtración por organismos que son cultivados en BSQ pudiera estar generando también la alta concentración de feopigmentos.

Otro producto de degradación de la clorofila es la clorofilide *a* generada por la pérdida de la cadena del fitol en la molécula de la clorofila. Este pigmento se midió esporádicamente durante toda la serie de tiempo, con un máximo el 26 de junio. En comparación con los feopigmentos (feofitina), la presencia de la clorofilide *a* es mucho menor, por lo que la degradación de la clorofila se genera prácticamente por la pérdida del magnesio que por la pérdida del fitol (Jeffrey *et al.*, 1997).

7.4.1 Fracciones de tamaño y pigmentos fotosintéticos y fotoprotectores

Una forma de poder clasificar a los pigmentos en base a su función en el proceso fotosintético es por medio de las características que tenga cada pigmento como captador de luz o fotoprotector celular (Eisner *et al.*, 2003), lo que ocurre como resultado de la cantidad de irradiancia a la que está expuesta la célula y el estado de aclimatación que tenga el fitoplancton a la misma. Para esto se clasificaron los pigmentos en PSC y PPC evaluando su proporción con respecto a la ChlaT y PigT (Fig. 8a y b)

Los PPC/ChlaT y PPC/PigT siguen un patrón con el ciclo de luz del día durante toda la serie de tiempo y en general fueron mayores en comparación a los PSC/ChlaT y PSC/PigT (Fig. 8a y b). Esto corresponde a que los PPC son pigmentos fotoprotectores que se encuentran en la recolección de luz en las antenas y en el centro de reacción del sistema fotosintético en el cual, tienen como función proteger y evitar el daño celular cuando se encuentra a altas irradiancias, disipando esta alta energía en forma de calor, por lo cual, los PPC tienen un comportamiento similar o casi igual al comportamiento de la luz, con las mayores concentraciones a medio día cuando se encuentra las mayores irradiancias decreciendo parcialmente cuando la luz disminuye (Geider *et al.*, 1996; Falkowski y Raven, 1997; MacIntyre *et al.*, 2002; Eisner *et al.*, 2003). Esto se confirma con la razón entre PPC/PSC, donde en la mayoría de la serie de tiempo presentaron valores mayores a uno indicando que los PPC son mayores

a los PSC, observando el patrón entre el aumento de PPC conforme aumente la luz en las horas del día (Fig. 9).

En cambio los valores PSC/ChlaT y PSC/PigT tienen una tendencia inversa con respecto a los PPC/ChlaT y PPC/PigT presentando valores bajos en toda la serie de tiempo con excepción de las primeras y últimas horas del día (8 y 18:00 hrs). Donde los PSC/ChlaT y PSC/PigT fueron mayores a los PPC/ChlaT y PPC/PigT (Fig. 8a), esto es porque son pigmentos fotosintéticos que ayudan a la célula a la captación de luz canalizando esta energía a lo largo de la cadena de transporte de los electrones para el uso de la fotosíntesis aumentando cuando la cantidad de irradiancia es baja para una mejor eficiencia en la toma de luz, como es el caso de las 8 y 18:00 hrs (Fig. 8a y b) (Geider *et al.*, 1996; Falkowski y Raven, 1997; MacIntyre *et al.*, 2002; Eisner *et al.*, 2003). Las razones PPC/PSC demostraron el aumento en estas horas (8 y 18:00 hrs) de PSC en comparación de los PPC, al presentar valores menores a 1 (Fig. 9). Así se puede deducir que las células expuestas a la a luz alta tendrán mayores cantidades de PPC y posiblemente PSC menores en comparación con condiciones de poca luz. La transferencia de energía dentro del aparato fotosintético del cloroplasto se refleja por las variaciones en la concentración relativa de los PPC donde estos pigmentos participan en la disipación del calor o la transferencia de energía con una menor eficiencia alterada por factores de estrés ambiental, siendo en este caso por la alta irradiancia (MacIntyre *et al.*, 2002).

En el día 25 de junio las proporciones de ambos PPC/ChlaT y PPC/PigT son las más bajas de la serie de tiempo y no existe una alta variación de PSC/ChlaT y PSC/PigT en las horas del día (Fig. 8a), Esto puede deberse a que en este día se presentaron las menores irradiancias, lo que lleva a que las células no tengan la necesidad de aumentar los pigmentos fotoprotectores presentando casi las mismas proporciones de estos pigmentos para ambas razones (PPC/ChlaT y PPC/PigT; PSC/ChlaT y PSC/PigT) debido a que en este día se presentó una disminución de la irradiancia.

La luz presentó una disminución gradual desde el primer día de la serie de tiempo, disminuyendo parcialmente el contenido pigmentario y fue aún más evidente cuando la disminución de luz fue mayor en el día 25 de junio (Fig. 9), esto se debe al historial de luz y al tiempo de aclimatación que presenta la célula que puede ser desde una hora hasta un día.

La predominancia de los PPC en la serie de tiempo y el comportamiento ante el ciclo diurno es evidente con los valores altos de la razón PPC/PSC, (Fig. 9), con lo que concuerda con lo reportado por diversos autores en donde las condiciones del ambiente, generalmente por la luz alta incrementa las concentraciones de PPC con respecto a PSC (Barlow *et al.*, 2007; Barlow *et al.*, 2008; Borges-Mendes *et al.*, 2012; Vega-Moreno *et al.*, 2012) aunque la temperatura y la concentración de nutrientes puede también estar influyendo en la proporción de ambos nutrientes (Eisner y Cowles, 2005).

El uso de los pigmentos diagnóstico reportados por Vidussi *et al.* (2001) para establecer índices que expliquen las fracciones de tamaño (pico, nano y microfitoplancton) se basa en clasificar pigmentos característicos o específicos derivados de grupos con un rango de tamaño en especial.

El microfitoplancton (MPF) incluye a la fucoxantina y a la peridina puesto que estos pigmentos se encuentran en grupos que pertenecen a esta fracción de tamaño, donde la fucoxantina es pigmento característico de las Bacilariofitas y la peridina es pigmento específico de las Dinofitas (Ec. 8) (Tabla 4). No obstante, la cantidad de peridina fue baja y se presentó esporádicamente en toda la serie de tiempo (Fig. 6c). En cambio la fucoxantina en este índice, se refiere como un pigmento de las Bacilariofitas, sin embargo, se tiene que tomar en cuenta que este pigmento como se mencionó anteriormente se presenta también en las Haptofitas, pero este grupo no se incluyen en esta fracción porque presentan tamaños entre 5 y 20 μm (Jeffrey *et al.*, 2011) correspondientes a la fracción nanofitoplancton (NPF), aunque contengan fucoxantina.

En consecuencia el resultado de porcentaje de esta fracción se tiene que tomar con cautela por el antecedente de que fucoxantina se encuentra en otro grupo fitoplanctónico que tienen proporciones aunque no muy altas, si considerables de los resultados del ChemTax (las Bacilariofitas) (Fig. 12), y más aún, cuando fue la fracción con el mayor aporte de toda la comunidad fitoplanctónica (35-43 %) seguida por el NPF (27-43 %) (Fig. 10).

El MPF fracción en general tiene sus máximos en los flujos que coinciden con las horas de inicio y final del muestreo, infiriendo que el MPF (Bacilariofitas) es introducido hasta el interior de BSQ por la advección de la marea.

El NPF se determinó usando los pigmentos aloxantina y 19'-hexanoyloxyfucoxantina (Ec. 9), pigmentos específico y característico de Criptofitas y Haptofitas respectivamente (Tabla 1b). El NPF tiende a ser mayor en los reflujos y en la transición del prisma de marea (reflujo-flujo) (Fig. 10). Se sabe que las Criptofitas realizan migraciones en la columna de agua durante la tarde-noche hacia la superficie, por lo que se encuentran en el fondo durante el ciclo diurno escapando de altas irradiancias (Brunet y Lizon, 2003), el reflujo puede remover la columna de agua llevando a las Criptofitas a la superficie en este escenario de la marea.

La fracción con el menor aporte a la comunidad fue el picofitoplancton (PPF) que identifica en función de *Chl b* pigmento presente en las Clorofitas y Prasinofitas, y la zeaxantina pigmento característico de las Cianofitas (Ec 9; Tabla 1b). El aumento de esta fracción se observó durante el flujo más alto de la marea coincidiendo con las horas finales del ciclo diurno (Fig. 10), por lo que se puede deducir que al igual que el MPF es introducido hasta el interior de la laguna por la marea. Así mismo, se sabe que algunas Clorofitas de esta fracción y las Criptofitas presentan migraciones en toda la columna de agua para evitar cantidades altas de luz (Brunet y Lizon, 2003), en la cual, regresan a la superficie cuando la intensidad de luz disminuye, lo que corresponde a la tendencia de esta fracción de aumentar a las horas finales del ciclo diurno.

La sucesión ecológica se hace presente durante toda la serie de tiempo, la cual se refiere a que al disminuir las fracciones grandes aumentan las pequeñas, $MPF < NPF < PPF$ (Fig. 10), aunque se hace de nuevo mención que los pigmentos accesorios solo nos pueden dar una aproximación de las fracciones de tamaño en la comunidad.

7.4.2 Tasa de cambio entre la ChlaT, pigmentos accesorios y la marea

Con lo que respecta a la tasa de cambio entre la ChlaT, pigmentos accesorios, PSC, PPC y fracciones de tamaño con la marea, la tasa de cambio fue respectivamente muy pequeña en consideración con el modelo de regresión lineal (pendiente) (Tabla. 5), donde prácticamente se puede inferir una mínima contribución por parte del prisma de marea (flujo-reflujo) con un débil efecto en la zona de Bahía Falsa donde se encuentre la estación. Sin embargo, esta pequeña tasa de cambio también puede deberse a la advección de las corrientes, la manera en que se mueve las parcelas de agua dentro de la laguna, la dinámica entre el agua que entra del mar adyacente con la que se encuentra dentro del sistema, deduciendo que puede ser el mismo parche o parcela de agua que se esté registrando en cada muestra, aunque no se sabe la manera en que esta advección se esté generando.

7.4.3 Ciclo de las Xantofilas

La diadinoxantina y diatoxantina son pigmentos fotoprotectores de las células fitoplanctónicas de los grupos Bacilariofitas, Dinofitas y Haptofitas (de los ocho grupos aquí estudiados) (Tabla 1b), pertenecientes al ciclo de las Xantofilas, como se mencionó anteriormente. Estos dos pigmentos tienen un mecanismo de defensa que protege a la célula del daño del aparato fotosintético debido la de-exposición de luz alta (Lavaud *et al.*, 2005). El ciclo se refiere a la conversión de diadinoxantina en su forma de de-epoxidación a diatoxantina en cuanto a la alta intensidad luminosa y su regreso, es decir, la diatoxantina se convierte nuevamente a su epoxidado en diadinoxantina en cuando la intensidad luminosa es baja (Enríquez *et al.*, 2010).

El $ICX_{Ddx \leftrightarrow Dtx}$ utilizado para determinar el aumento o disminución de diatoxantina propuesto por Grouneva *et al.* (2009) que refleja el ciclo de estos dos pigmentos, se refiere a que las células se encuentran aclimatadas a luz alta con valores altos, mientras que los $ICX_{Ddx \leftrightarrow Dtx}$ las células se encuentran aclimatadas a luz baja con valores bajos. En nuestros resultados, los valores más bajos del $ICX_{Ddx \leftrightarrow Dtx}$ se observaron en los días 25 y 26 de junio (Fig. 11).

La disminución del $ICX_{Ddx \leftrightarrow Dtx}$ representa una reducción en el cambio de diadinoxantina a diatoxantina que se observa en la mayoría de los días mientras transcurre el ciclo diario de la serie de tiempo (Fig. 11), esto puede deberse a que la diatoxantina empieza a epoxidarse, es decir, la conversión de diatoxantina a diadinoxantina, con luz moderada o alta las células alcanzan la

aclimatación a las nuevas condiciones de luz. Esto se ha reportado para especies costeras con una fuerte capacidad de fotoaclimatación (Dimier *et al.* 2007 y Lavaud *et al.*, 2007)

Una de las razones podría ser a la inactivación de de-epoxidación de diadinoxantina debido a la rápida aclimatación sin estresar a la célula a las nuevas condiciones de luz o una baja regulación de la epoxidación de diatoxantina por la reducción del pH o simplemente la epoxidación de diatoxantina en condiciones de alta luz es debido a un aumento de la disponibilidad de diadinoxantina (Mewes y Richter, 2002).

En consecuencia las células pueden ser fotoadaptativas con una mezcla de luz baja y alta con concentraciones de PSC y PPC intermedias, esto es probablemente en concordancia con su alta plasticidad fisiológica y una gran capacidad para proporcionar energía a la rápida fotoaclimatación, por las fluctuaciones de luz, pero también la disminución de diatoxantina puede conducir a una disminución del costo energético de la fotoprotección, que a su vez puede permitir el uso de energía en otros procesos metabólicos y también aumenta la amplitud de las células a un medio de fluctuación de luz altamente dinámico, que lleva a las células a ser más competitivas en este tipo de ambientes (Dimier *et al.*, 2009a y Dimier *et al.*, 2009b).

Los $ICX_{Ddx \leftrightarrow Dtx}$ más bajos se presenta en el día 25 de junio con la luz más baja de la serie de tiempo (Fig. 11), por lo que las células del fitoplancton tienen una adaptación del sombreado, lo que significa una adaptación a los ecosistemas de poca luz. Esta adaptación de sombreado conduce a un bajo

contenido celular de diadinoxantina, que puede ser parcialmente convertido en diatoxantina, debido a su probable papel estructural en el sistema de captador de luz (Lavaud *et al.*, 2003).

En consecuencia la rápida aclimatación a la luz baja pudo ser un factor clave mejorando las condiciones fisiológicas del fitoplancton a un nicho ecológico de forma análoga a la optimización de la fotoprotección en condiciones de alta luz (Dimier *et al.*, 2009b).

7.5 Contribución de los grupos fitoplanctónicos a la Chl*a*T: ChemTax

Los grupos que tuvieron el mayor aporte sobre la Chl*a*T en la comunidad fitoplanctónica en la serie de tiempo fueron las Criptofitas, Bacilariofitas y Clorofitas (Fig. 12), concordando con lo reportado con Millán-Núñez *et al.* (2004b), Moreno-Miranda (2007), Frías-Velasco (2008) y Gracia-Escobar (2010). En este trabajo también se encontró que las Prasinofitas contribuyeron con un porcentaje considerable aunque menor que los grupos anteriores (Fig. 12).

Las Criptofitas aportaron el mayor porcentaje de la contribución con poca variación entre horas (Fig. 13). Este grupo ha sido reportado como el más abundante por Millán-Núñez *et al.* (2004b) en especial al interior de BSQ. Moreno-Miranda (2007) encontró un gradiente de la densidad celular aumentando de igual manera al interior de la laguna, desde 50 000 Cel/L en la boca hasta 250,000 Cel/L en la estación fija. Al igual, Gracia-Escobar (2010) también encuentra una alta aportación de este grupo a la comunidad

fitoplanctónica, aunque las proporciones reportadas por estos autores son mayores a las de este trabajo (30 a 50 %).

El comportamiento de las Criptofitas es aumentar en la interface de la marea entre reflujos y flujos a mediodía, correspondiente con la aloxantina (Fig. 12), pigmento específico de las Criptofitas (Tabla 1b). Como ya se había mencionado, este grupo presentó migraciones verticales en respuesta a la luz, temperatura y disposición de nutrientes en toda la columna de agua, con una distribución de un ciclo circadiano, por lo general, esta migración se presenta durante las horas de la tarde y noche del día (Brunet y Lizon, 2003). Sin embargo, en nuestros resultados no se observa ninguna de estas características, por lo que se puede inferir que las Criptofitas se encuentran en la parte profunda de la columna de agua siendo resuspendidas por la advección de la marea al encontrarse con la interface de reflujos-flujos.

Los siguientes dos grupos con la mayor aportación fueron las Bacilariofitas y Clorofitas con un porcentaje promedio del 21 %, con variaciones entre las horas (Fig. 13). Los reportes de los trabajos anteriores describen que las Bacilariofitas y Clorofitas representan un porcentaje alto en la contribución de la comunidad fitoplanctónica (Millán-Núñez *et al.*, 2004b; Moreno-Miranda, 2007; Frías-Velasco, 2008 y Gracia-Escobar, 2010) de hasta el 20 %, con valores similares encontrados en este trabajo.

Las Bacilariofitas aumentan durante los reflujos principalmente en la transición de marea (reflujo -flujo) (Fig. 13). En BSQ se ha reportado que las Bacilariofitas bentónicas dominan en la comunidad fitoplanctónica, estas

diatomeas son principalmente penadas con un 88 % en contraste con las céntricas con un 12 % (Hernández-Becerril y Álvarez-Borrego, 1983). Con lo anterior y el comportamiento que presentó este grupo se puede deducir que las Bacilariofitas fueron resuspendidas del fondo por la advección de la marea en la interface de reflujos a flujos, al igual que las Criptofitas. Estas Bacilariofitas también se pueden encontrar sobre las hojas de los pastos marinos abundantes cerca de la estación fija.

Con lo que respecta a las Clorofitas se puede observar una ligera tendencia en aumentar en flujos. Aunque el aumento de este grupo puede deberse por dos razones, una es que exista aporte por parte del mar adyacente hacia el interior de la laguna, y el segundo, por los organismos que pertenecen a la etapa reproductiva de las macrofitas *Ulva pp.* *Y Z. marina*, coincidiendo con la temporada de reproducción, por lo que las Clorofitas también se pudieran estar generando dentro de BSQ.

Las Prasinofitas con un aporte menor a los grupos descritos anteriormente, se puede observar un comportamiento inverso con las Clorofitas (Fig. 13). La tendencia de aumentar en flujos que en reflujos, permite inferir que este grupo es transportado hasta el interior de BSQ por la entrada de agua, en el flujo de marea. En comparación con los demás trabajos este porcentaje es un tanto mayor, reportando casi el 10 % en el caso de Millán-Núñez *et al.* (2004b) y Moreno-Miranda (2007), sin embargo, Gracia-Escobar (2010) reporta el 30 % de la contribución de las Prasinofitas a la Chl a T.

Los grupos con las menores contribuciones a la comunidad fitoplanctónica fueron Haptofitas, Proclorofitas, Cianofitas, y aún menor en el caso de las Dinofitas que se presentaron esporádicamente durante la serie de tiempo (Fig. 12).

En el grupo de las Haptofitas únicamente Millán-Núñez *et al.* (2004b) y Gracia-Escobar (2010) reportan la presencia de este grupo pero con un porcentaje de no menos del 1 % en Bahía Falsa (Millán-Núñez *et al.*, 2004b) y en la estación fija (Gracia-Escobar, 2010), siendo sumamente menor que el de este trabajo (Fig. 12). Sin embargo, Gracia-Escobar (2010) encuentra hasta un 50 % en la contribución de este grupo al Chl_aT en la zona de la boca, con una disminución al interior de BSQ. En este caso las Haptofitas presentan una tendencia en aumentar con los flujos (Fig. 13), pudiendo ser trasladadas desde el mar adyacente hacia el interior de la laguna, este comportamiento es igual que en los grupos de Clorofitas y Prasinofitas.

Las Proclorofitas tienen una contribución considerable en la comunidad fitoplanctónica con respecto a lo reportado anteriormente para esta zona de BSQ (Moreno-Miranda, 2007; Frías-Velasco, 2008 y Gracia-Escobar, 2010), ya que el porcentaje que se encontró en este trabajo es de 5 a un 12 % (Fig. 13), aunque Millán-Núñez *et al.* (2004b) reporta hasta un 40 % de la contribución a la Chl_aT en la zona de Molino Viejo. En este último trabajo los autores infieren que la presencia de estos organismos es por medio de la introducción a la bahía por advección por las corrientes de marea, por el intercambio con aguas oligotróficas del océano adyacente,. En nuestro caso la tendencia no

corresponde al prisma de marea sin delimita los flujos de los reflujos (Fig. 13), por lo que se tendría que hacer hincapié en el tiempo de renovación o de residencia y la manera de advección del agua dentro de BSQ.

Las Prochlorofitas son principalmente de ambientes oligotróficos (Partensky *et al.*, 1999), aunque también recientemente se ha reportado la presencia en ambientes estuarínos y lagunares (Mitbavkar *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2013). De hecho el estudio en estos ambientes no han sido investigados a detalle y aún queda algunas dudas con respecto a si la advección pasiva de los océanos abiertos pueden ser la causa de su presencia o si son capaces de crecer en estos ambientes, la existencia u origen de este grupo en cuerpos costeros aun es incierta (Mitbavkar *et al.*, 2012).

Con lo que respecta las Cianofitas tuvieron la menor contribución al ChlaT (Fig. 12), como reportado por Millán-Núñez *et al.*, (2004b) en Bahía Falsa; Moreno-Miranda (2007) cerca de nuestra estación de muestreo; Frías-Velasco, (2008) y Gracia-Escobar (2010) en la estación fija.

Las presencia de las Dinofitas no correspondió con la peridina (Fig. 6c y 13) a pesar de ser su pigmento específico (Tabla 1b), puesto que peridina se detectó esporádicamente en la serie de tiempo en los días 24, 25 y 26 de junio (Fig. 6c) y la contribución de las Dinofitas se generó en toda la serie de tiempo (Fig. 13).

La estimación de la contribución de los grupos fitoplanctónicos por parte del ChemTax se deriva de las concentraciones de los pigmentos, basado en la relación de las proporciones del pigmento y la ChlaT. Esta técnica puede

presentar algunos errores en la evaluación debido a los cálculos que realiza el programa con los pigmentos de las muestras y de las razones teóricas empleadas (Mackey *et al.*, 1996; Schlüter *et al.*, 2000). Las razones teóricas que se utilizaron en este estudio se establecieron en base a resultados de cultivos y muestras de campo, para poder establecer la mejor proporción y acercarnos a los valores más probables o reales. Es por ello que dependiendo en gran medida de cómo se utilicen estas razones en el programa es como se presentara la tendencia de la contribución de los grupos fitoplanctónicos. En este caso, las Dinofitas aparte de contener peridina, contiene otros pigmentos como son la diadinoxantina y la diatoxantina. Es aquí donde las razones teóricas son mayores a los que realmente deberían de ser para este estudio (Tabla 2a) y el programa adjudica una aportación de estos dos pigmentos a las Dinofitas en las muestras, debido a las razones propuestas para este grupo.

Estas razones tendrían que ser más pequeñas por la cantidad de diadinoxantina y diatoxantina que está aportando este grupo en realidad, no obstante, estas razones no pueden ser modificadas porque estaríamos, de un cierto modo, manipulando las razones ya establecidas y sin saber el error que se estaría arrastrando en las proporciones de los grupos por dicha modificación.

Una manera en la cual podría minimizar este problema, sería reforzando estas razones teóricas con resultados de organismos fitoplanctónicos específicamente del área de estudio, en este caso de BSQ. Aunque se sabe por diferentes estudios que el ChemTax genera buenas aproximaciones de la aportación de cada grupo a la Chl_aT, se tienen que tomar con cautela y

comparar sus resultados tanto con la presencia de los pigmentos accesorios, y para una mejor precisión, la corroboración por lo observado al microscopio, sin dejar a un lado que este programa arroja solo una aproximación de la contribución de los grupos a la comunidad fitoplanctónica, tomando en cuenta que las razones teóricas empleadas en el programa serán determinantes para dichos resultados.

7.6 Coeficiente de Especifico Absorción del Fitoplancton ($a^*_{ph}(\lambda)$)

Existe una amplia variabilidad del espectro de $a^*_{ph}(\lambda)$ (Fig. 14) y puede deberse a dos factores, uno es la alta concentración de pigmentos accesorios, donde estos pueden ampliar el espectro para una mejor eficiencia de la captación de luz (Barlow *et al.*, 2008) y el efecto paquete que se refiere a la acumulación de pigmentos accesorios dentro de la membrana tilacoidal, generando un sombreado en el agregado de las células y afectando así la función de dichos pigmentos (Le *et al.*, 2009).

La mayoría de los espectros de absorción del fitoplancton se caracteriza por la presencia de los picos de absorción en 440, 490 y 675 nm. Tanto 440 y 675 nm se atribuye a la absorción por la Chl a mas la feofitina a . Sin embargo, la absorción en esta última longitud de onda (675 nm) es mínima o nula por los pigmentos accesorios. En contraste los pigmentos accesorios y la clorofila contribuyen a la absorción en la banda espectral azul, particularmente los carotenos absorción entre los 440 y 530 nm, con picos a los 460 y 490 nm respectivamente (Bidigare *et al.*, 1990). En los espectros de absorción

estandarizados por a_{ph} (440) analizados en ese estudio, la variación entre estas longitudes es mucho más evidente, donde se denota la absorción por parte de la Chla con los picos en 440 y 675 nm. Sin embargo, en el rango entre los 450 y 500 nm existen hombros con un aumento de absorción característico de pigmentos accesorios, estos picos se encuentran alrededor de los 410, 450, 460, 480 nm (Fig. 15).

El pico de los 410 nm se puede asociar productos de la degradación de la Chla, como son la feoforbide y feofitina que absorben mayormente alrededor de los 409 nm (Le *et al.*, 2009). En todas las muestras de la serie de tiempo este hombro se observa, e inclusive existen espectros donde el hombro se desplaza hacia las longitudes más cortas sin delimitar los picos de absorción a los 410 nm en los días 25 (08, 16:00 hrs), 26 (14:00 hrs) y 27 (08:00 hrs) de junio (Fig. 15). Las concentraciones de feopigmentos fueron mayores durante las primeras horas del día, es decir, a las 8:00 hrs (Fig. 6e) donde corresponde con los espectros de absorción más altos o donde no se delimita el espectro (Fig. 15).

El hombro a los 450 nm se le atribuye a la alta concentración de Chlc₂ y Chlb donde las longitudes donde absorben mayormente estos pigmentos son a los 450 y 456 nm respectivamente. Estos picos se encuentran en todas las muestras de la serie de tiempo (Fig. 15), y la contribución de la Chlc₂ y Chlb fueron una de las más altas entre los pigmentos (Fig. 6a). La Chlc₂ se encuentra en las Bacilariofitas, Criptofitas, Haptofitas y Dinofitas, mientras que la Chlb se encuentra en las Clorofitas y Prasinofitas (Tabla 1b). Todos estos

grupos a excepción de las Haptofitas, tuvieron la mayor contribución en la comunidad fitoplanctónica en los resultados del ChemTax (Fig. 12).

El hombro que se observa durante todas las horas a los 460 nm (Fig. 15) pudo deberse a dos pigmentos primeramente a la fucoxantina ya que este pigmento tiene un segundo pico en su espectro de absorción a los 468 nm, el primero absorbe cerca de los 450 nm como los pigmentos anteriormente mencionados (Jeffrey *et al.*, 1997). La alta concentración de fucoxantina durante todo el muestreo se puede adjudicar a dos grupos por la tendencia y la contribución del ChemTax (Fig. 12), siendo la contribución tanto de Bacilariofitas y Haptofitas, y un segundo pigmento es la prasinoxantina teniendo un espectro de absorción a los 450 y 465 nm (Jeffrey *et al.*, 1997), considerando que la prasinoxantina es pigmento característico de las Prasinofitas con una contribución relativamente alta a la comunidad, por los resultados del ChemTax (Fig. 12).

El último hombro a los 480 nm que se presenta en la mayoría de los espectros y que no es tan marcado como los otros hombros (Fig. 15), corresponde al pigmento aloxantina donde este pigmento absorbe a los 483 nm aunque también lo hace a los 428 y 453 nm (Jeffrey *et al.*, 1997). Las Criptofitas fue el grupo con la mayor contribución en la comunidad fitoplanctónica (Fig. 13), teniendo a la aloxantina como pigmento específico y con concentraciones altas durante toda la serie de tiempo (Fig. 6b).

Otros pigmentos que están influyendo entre las longitudes de onda de 460 a 500 nm del espectro, son los PPC, puesto que estos absorben dentro de

este rango (Fig. 15) y las concentraciones de PPC fueron altas en comparación con los PSC en este estudio (Fig. 8b y 9), por ello podemos inferir que el hombro que se encuentra entre estas longitudes, se debe principalmente a estos pigmentos (Fig. 15)

El efecto paquete se ve afectado por el tamaño del fitoplancton y la concentración de pigmentos, mayormente en células grandes (microfitoplancton) que en células pequeñas (nano y picofitoplancton) debido a una mejor relación superficie:volumen, aprovechando de una manera más eficiente la disponibilidad de nutrientes y la luz del ambiente en células de menor tamaño (Bricaud *et al.*, 2004). Este efecto puede ser determinado por la proporción entre $a_{ph}(440)$ y $a_{ph}(675)$ y según Moore *et al.* (1995) una razón superior a 3 es indicadora de ausencia de empaquetamiento. En esta proporción se utilizan estas longitudes dado que los pigmentos accesorios producen un mínimo efecto en las longitudes rojas. Por ello, el $a^*_{ph}(440)$ siempre es mayor que el $a^*_{ph}(675)$, ya que en el $a^*_{ph}(440)$ se encuentra determinado por los pigmentos accesorios y la ChlaT (Fig. 16) que se encuentran bien representados en el espectro de absorción (Fig. 14 y 15).

En nuestros resultados en la mayoría o casi en su totalidad, los valores de la proporción fueron menores a 3, lo cual indica que el efecto paquete fue un factor importante para explicar la variabilidad de la absorción de la luz en la serie de tiempo (Fig. 17). Sin embargo, no podemos decir que este efecto se generó particularmente en organismos de las fracciones grandes, ya que los resultados del ChemTax (Fig. 12) indican que la comunidad fitoplanctónica se

encontró dominada tanto de organismos de fracciones del micro como del nanofitoplancton (Fig. 10), donde los grupos más representativos fueron las Bacilariofitas del micro, como las Criptofitas, Clorofitas y Prasinofitas pertenecientes a fracciones más pequeñas, generalmente del nanofitoplancton (Jeffrey *et al.*, 2011). Aunado a que las fracciones que dominaron en los valores mayores a 3 en la razón a_{ph} (440/675) fueron MPF (8:00 hrs del 25 de junio y 27 de junio) NPF (14:00 del 26 de junio y 08:00 hrs del 27 de junio).

Se tiene que hacer referencia que el efecto paquete se presenta mayormente en organismos del tamaño del microplancton, pero no es exclusivo de esta fracción, ya que las células altamente pigmentadas pueden tener un efecto paquete (proporción < 3) cuando las partículas se agregan (Le *et al.*, 2009). Bricaud *et al.* (1995) observó que el efecto paquete depende tanto del tamaño celular como del contenido pigmentario específico. Los pigmentos fotosintéticos dependen principalmente de la composición de especies y el estado de fotoaclimatación de la comunidad presentes en el ambiente. Este contenido pigmentario se puede presentar también por someter a la célula a condiciones de estrés (Eisner *et al.*, 2003) dado que los pigmentos absorben mayormente en las longitudes del azul (440 nm) que del rojo (675 nm), donde las proporciones de a_{ph} (440) y a_{ph} (675) se asocian fuertemente con la proporción de pigmentos accesorios a la Chl a T (Fig. 8a y Fig. 15) (Lohrenz *et al.*, 2003). Esto a su vez depende de la comunidad fitoplanctónica y al grupo dominante, por lo que el efecto paquete que se presentó en este estudio fue generado tanto en fracciones micro como en el nanofitoplancton, pero

principalmente por la alta concentración de pigmentos accesorios. Es por ello que a^*_{ph} y la razones ($a_{ph}(440)/a_{ph}(675)$) presentan una tendencia con la cantidad de luz, donde a^*_{ph} y valores altos de la razón se generan en bajas irradiancias, mientras que a^*_{ph} y valores bajos de la razón se dan con irradiancias mayores (Fig. 16 y 17), debido a las altas concentraciones de los pigmentos accesorios, especialmente los PPC durante la serie de tiempo (Fig. 8a). El día donde se presenta el valor más alto de la razón $a_{ph}(440/675)$ (Fig. 17) es bien representado con las pocas variación entre los PPC/ChlaT y PSC/ChlaT (Fig. 8a), con las menores irradiancias de la serie de tiempo y con el valor más alto de la razón (Fig. 17) dominado MPF (Fig. 10) dejando entre ver que los pigmentos accesorios son los que determinan el empaquetamiento en células del fitoplancton, más que por la fracción de tamaño.

En este trabajo se encontraron $a^*_{ph}(440)$ y $a^*_{ph}(675)$ mayores a lo reportado por Gracia-Escobar (2010).

7.7 Productividad Primaria

Los valores estimados de la productividad primaria en los seis experimentos mediante las curvas Fotosíntesis e Irradiancia (P-E) con ^{14}C para fueron sobreestimados (Tabla 7).

Trabajos anteriores sobre la productividad primaria (PP) en BSQ se han reportado por Lara-Lara y Álvarez-Borrego (1975) con base en datos de un ciclo anual (1973-1974) de toda la laguna, con valores máximos en verano de 0.9 g

$\text{C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ declinando a medida que avanza el otoño hasta alcanzar su valor mínimo de $0.2 \text{ g C m}^{-3} \text{ d}^{-1}$ estableciéndose en invierno e incrementándose a principios de primavera, aunque estos autores afirman que sus datos son una primera y muy débil aproximación debido a la utilizaron de la técnica clorofila-luz (Ryther y Yentsch, 1957), y aunque este trabajo no puede ser comparado con los resultados aquí presentes, nos da una idea aproximada de la producción que tiene BSQ.

Otros autores reportan para el verano de 1981 valores de PP integrada, utilizando la técnica de ^{14}C en la boca de BSQ de $4 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, mientras que P^B_m osciló entre 10 y $24 \text{ mg C mg m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ (Gaxiola-Castro y Álvarez-Borrego, 1984). También existen múltiples trabajos que se han realizado para estimar la PP en diferentes áreas del mundo utilizando la técnica de ^{14}C , en los cuales reportan valores de P^B no mayores a $40 \text{ mg C mg m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ hasta $150 \text{ mg C mg m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ (Basterretxea y Aristegui, 2001; Macedo *et al.*, 2001; Finenko *et al.*, 2002; Macedo *et al.*, 2002; Montes-Hugo y Álvarez-Borrego, 2003; Lorenzo *et al.*, 2004; Bouman *et al.*, 2005; Forget *et al.*, 2007; Van-Ruth *et al.*, 2010). Por lo cual nuestros resultados se encuentran con un orden de magnitud mucho mayor para ser comparados con dichos trabajos, aunque los resultados son altamente sobreestimados, las curvas presentan una buena tendencia conforme a la irradiancia (Fig. 18).

No se pudo determinar cuál fue la causa por el cual los valores fueron sobreestimados de tal forma, ya que la aplicación de los cálculos correspondientes se realizó tal cual la propone Parson *et al.* (1984). Quizá el

problema, se deba a la implementación de la metodología, particularmente en la adición del estándar, es decir, en la cantidad de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (5 μCi) que se agregó a la muestra, sugiriendo que la cantidad empleada en nuestro experimento para viales de volumen pequeño fue sumamente alta, lo que extrapola la cantidad de carbono asimilado por las células del fitoplancton.

Aunque las curvas fueron sobreestimadas se pueden estudiar las α^B que se generaron de las mismas, ya que al ser la pendiente lo único que cambia es la magnitud en los valores, pero la representación ecológica sigue siendo la misma.

Las α^B de las curvas nos indican la capacidad de asimilación de luz α^B logrando derivar de una cierta forma, el historial de luz al que se encontró el fitoplancton. El α^B del primer experimento (24 de junio) deja claro que las células a las primeras horas del día (08:00 hrs) se encontraban aclimatadas a poca luz, por presentar α^B altas (Tabla 7, Fig. 18). Cuando transcurre el ciclo diurno y las irradiancias son mayores, las células se aclimatan a dicho ambiente, por lo que las α^B disminuyen en la curva del segundo experimento (12:00 hrs), indicando que las células se encontraban a alta luz (Tabla 7, Fig. 18). En cuanto al último experimento las α^B nuevamente presentan valores altos, indicando que la célula tiene como antecedente un historial de luz bajo, ya que la luz después de mediodía las irradiancias comienzan a disminuir (Tabla 7, Fig. 18).

El experimento del día 25 de junio a las 12:00 presento α^B similares a las del día 24 de junio (Tabla 7, Fig. 18), dejando ver que las células del

fitoplancton se encontraban aclimatadas a poca luz, infiriendo que en este día, las irradiancias fueron las más bajas de toda la serie de tiempo.

Por último el 27 de junio en donde se realizó el experimento en dos escenarios, superficie y fondo, las α^B presentaron valores diferentes. Las α^B de la superficie fueron mayores a las del fondo, por lo cual las células del fitoplancton de la superficie se encontraban aclimatadas a bajas irradiancias, mientras que las células del fondo a altas irradiancias (Tabla 7, Fig. 18). Reflejando que la comunidad del fitoplancton no es la misma en cuanto a la fotoaclimatación y el historial de luz que presentan las células en cada escenario. Este comportamiento se adjudicaría a la circulación de la columna de agua, llevando a las células del fondo aclimatadas a un ambiente de poca luz a la superficie, mientras que las células de la superficie aclimatadas a alta luz fueron transportadas al fondo.

7.8 Pendientes (Alfas) de las curvas Tasa de transferencia de electrones – Irradiancia del PhytoPAM

Las curvas de rETR-E derivadas de las curvas del PhytoPAM presentan diversos parámetros en el cual están implicados factores ambientales como de forma propia de la fisiología del fitoplancton. En este estudio solo se analizó el α^B que refleja la tasa de asimilación de la luz a bajas irradiancias en la fotosíntesis, indicador de la tasa de eficiencia de absorción y utilización de la luz para la fotosíntesis. Hay que hacer hincapié que el α^B se define en función de la

luz incidente en el medio y no como la luz absorbida por el fitoplancton (Sakshaug *et al.*, 1997).

Nuestros resultados de las α^B extraídas de las curvas de los experimentos del PhytoPAM, presentaron una gran variabilidad en toda la serie de tiempo (Fig. 20). Existe un patrón inverso del α^B con respecto a luz en ciertas horas y días del muestreo, que sería el comportamiento que generalmente se esperaría (Fig. 19 y 20). Cuando la luz aumenta el α^B disminuye, debido a la aclimatación que tiene la célula conforme a la disponibilidad y cantidad de irradiancia. El α^B es mayor cuando la célula estuvo expuesta a poca luz, mientras que valores bajos, la célula presenta un historial de luz mucho mayor (Fig. 20). Esto se puede reflejar en la magnitud de la pendiente, por lo tanto, en pendientes muy abruptas o inclinadas, el α^B tiene valores altos con un historial de poca luz, mientras que pendientes suaves o poco inclinadas presenta valores menores con un historial de luz mayor, es decir, que estuvo expuesta a cantidades altas de irradiancia (Fig. 19 y 20). En este tipo de ambientes costeros donde la dinámica es alta, las células pueden aclimatarse con una mezcla de luz baja y alta por una alta plasticidad fisiológica y una gran capacidad para proporcionar energía a la rápida fotoaclimatación por las fluctuaciones de luz (Dimier *et al.*, 2009a) Aunque esta fotoaclimatación también puede variar por múltiples factores que rigen las condiciones del sistema como: la dinámica de la columna de agua (mezcla o estratificación), la advección por la marea, la temperatura, la disponibilidad de nutrientes, etc. (Finenko *et al.*, 2002).

Existen días en el cual las α^B presentan la misma tendencia que la luz en los días 23, 25 y 27 de junio (Fig. 19). Las horas en que se presenta esta tendencia es al inicio (23 de junio a las 8, 10 y 12:00 hrs) y final (27 de junio a las 12 y 14:00 hrs) de la serie de tiempo, donde el ciclo de luz se encuentra prácticamente estable o sin variaciones, por lo que las células con un historial de luz muy variable se encontraron en los días intermedios del muestreo. En el caso del día 25 de junio con los valores de α^B muy similares a los demás días de la serie de tiempo (Fig. 19 y 20), se genera por los mismos factores, la aclimatación o el historial de luz que el fitoplancton presentaba de horas anteriores y la tendencia de adaptarse a un ambiente de poca luz para la mejor asimilación, ya que fue el día con irradiancias menores.

El α^B tienen una relación directa en cuanto a la concentración de pigmentos accesorios (Fig. 22) y $a^*_{ph}(\lambda)$ (Fig. 23). Se ha visto que los pigmentos accesorios especialmente los PPC, afectan la asimilación de la luz disminuyendo el valor de α^B que correspondería a una exposición altas irradiancias, por el aumento de la absorción de los pigmentos fotoprotectores que disipa la energía absorbida en forma de calor en lugar de transferirla a los centros de reacción (Olaizola *et al.*, 1994). En nuestros resultados la disminución de α^B en los días 23 (14, 16:00 hrs), 24 (10, 14, 16:00 hrs), 25 (14:00 hrs), 26 y 27 (10:00 hrs) de junio (Fig. 20) pudo haberse generado por el aumento o las altas concentraciones de los PPC (Fig. 22). Como ya se mencionó anteriormente en el $a^*_{ph}(\lambda)$, los pigmentos accesorios juegan un papel importante sobre todo en el $a^*_{ph}(440)$ y la tendencia de esta longitud es

bien correspondida con la de α^B en la mayoría de las muestras de la serie de tiempo (Fig. 23), con expresión de las horas 10:00 (23 de junio), 16:00 (24 de junio), 8:00 (25 de junio) 12 y 14:00 hrs (27 de junio), aunque el α^B no es la cantidad absorbida por el fitoplancton sino más bien está influenciada por la irradiancia del medio, ambas mediciones van a la par con la luz disponible para el proceso fotosintético.

Otro factor que va implícito en $a^*_{ph}(\lambda)$ es el efecto paquete, donde el autosombreado de las células puede disminuir la eficiencia de la absorción de luz (Sakshaug *et al.*, 1997), este efecto se ve inferido en nuestros resultados en casi todas las muestras de la serie de tiempo (Fig. 24), siendo más evidente en las horas 14:00 (23 de junio), 10:00 (24 de junio), 14 y 18:00 (25 y 26 de junio) y a las 10:00 hrs (27 de junio), inclusive en algunos periodos, la tendencia del efecto paquete corresponde al de las α^B en las horas 14, 16 y 18:00 hrs del 23 y 25 de junio; 8, 10 y 12:00 hrs del 24 de junio; 8, 12, 14 y 16:00 hrs del 26 de junio y todas las horas del 27 de junio (Fig. 24). Aunque los pigmentos empaquetados en los cloroplastos son menos eficientes en la absorción de luz por unidad de masa de pigmentos, en células aclimatadas a baja luz en comparación a células que si lo están. Esta pérdida de eficiencia por unidad de pigmento es, sin embargo, más pequeña que la ganancia de absorción a través del aumento del contenido pigmentario celular, así las células aclimatadas a la sombra, absorben más luz por célula que a las células aclimatadas a luz alta (Sakshaug *et al.*, 1997), es por ello que el α^B tiende a disminuir con un aumento en el efecto paquete.

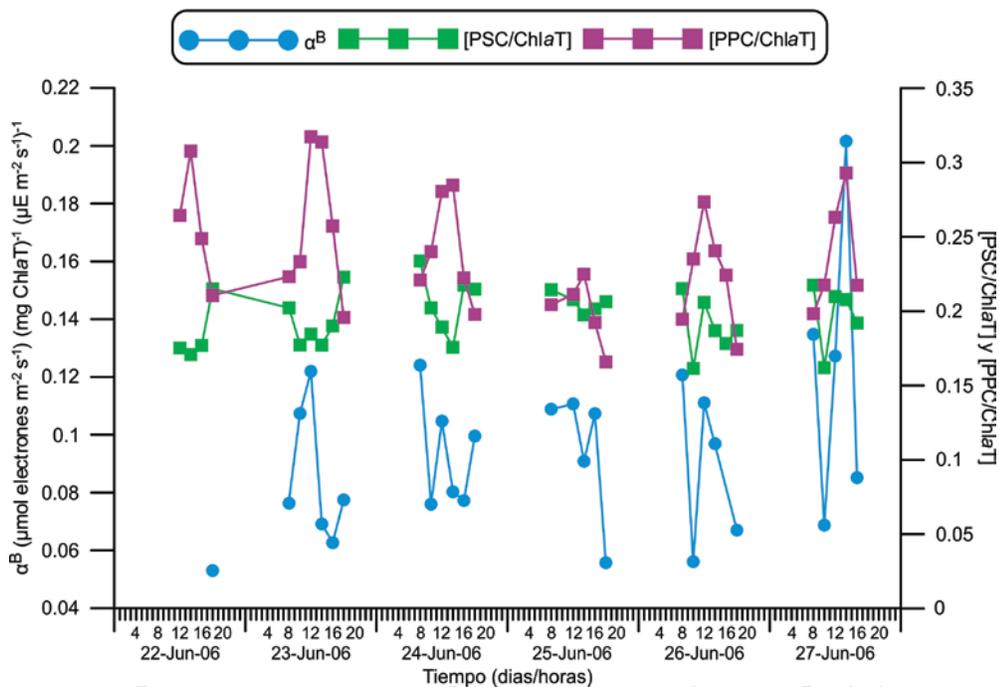


Fig. 22 Alfa (α^B) ($\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (mg ChlaT^{-1}) ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) $^{-1}$ y Pigmentos fotosintéticos y fotoprotectores estandarizados por ChlaT (PSC/ChlaT y PPC/ChlaT) en la serie de tiempo.

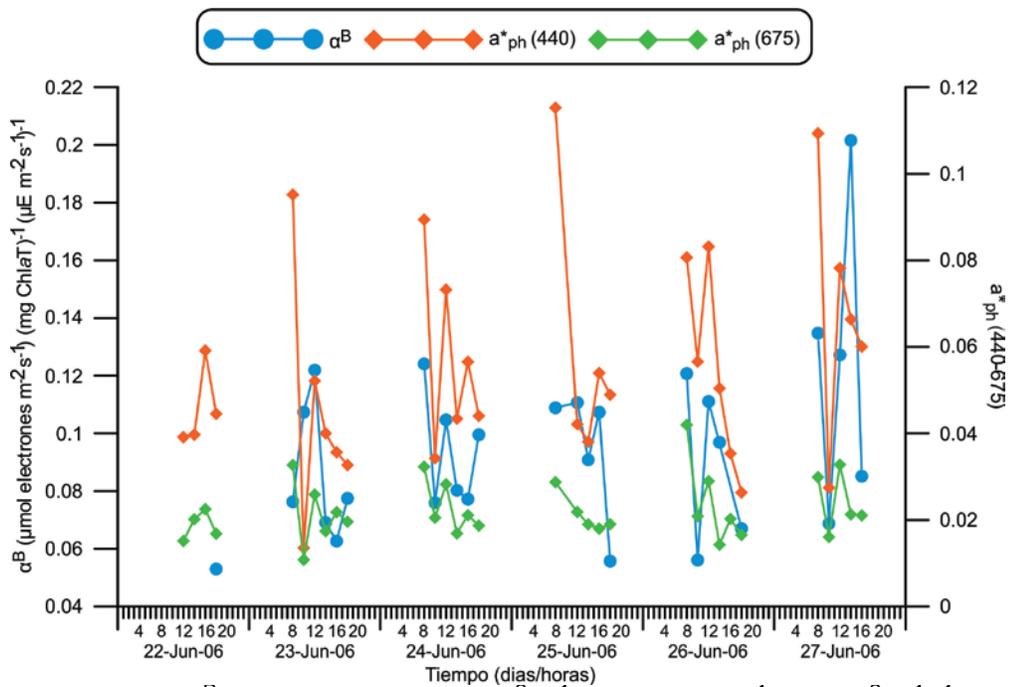


Fig. 23 Alfa (α^B) ($\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (mg ChlaT^{-1}) ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) $^{-1}$ y el Coeficiente de absorción del fitoplancton ($a^*_{\text{ph}}(440)$ y $a^*_{\text{ph}}(675)$) en la serie de tiempo.

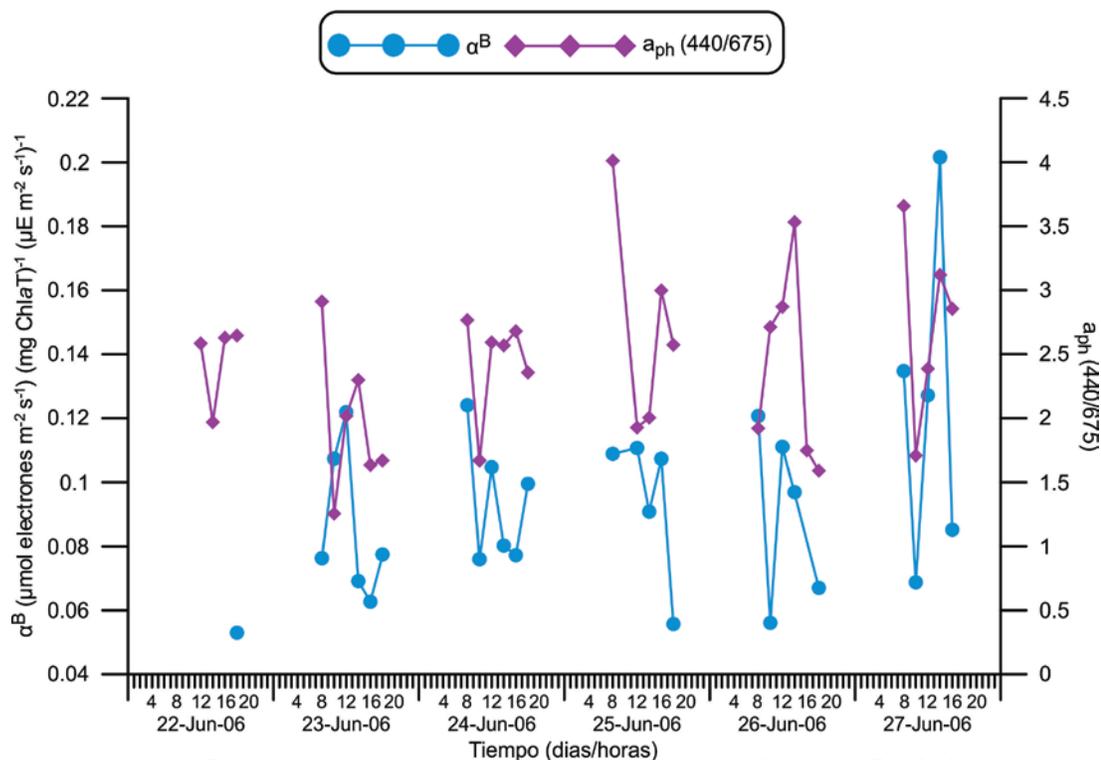


Fig. 23 Alfa (α^B) ($\mu\text{mol electrones m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (mg ChlaT^{-1}) ($\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) $^{-1}$ y la razón a_{ph} (440/(675)) en la serie de tiempo.

7.9 Análisis de asociación entre los grupos fitoplanctónicos, el prisma de marea, luz y α^B .

La mejor asociación que existe entre los ocho grupos del ChemTax (Fig. 13), la ChlaT y α^B (Fig. 20) con cada uno de los ACP (Fig. 22), se puede notar que evidentemente existen diferentes escenarios en nuestro periodo de muestreo (Tabla 9a, b y c; Fig. 21a, b y c). Estos tres escenarios se presentan antes, durante y después del 25 de junio dejando claro que tanto la comunidad fitoplanctónica como algunos de los factores que pueden estar afectando (flujo-reflujo de la marea y la luz) en el crecimiento o presencia del fitoplancton en BSQ, pueden ser muy variable en una serie de tiempo corta.

El primer escenario antes del 25 de junio, los grupos que mejor se asociaron con el prisma de marea fueron las Clorofitas, estas aumentan con flujo y disminuyen en reflujó, la concentraciones altas o bajas de la ChlaT se asocia con el aumento o disminución de este grupo (Tabla 9a, Fig. 21a). Mientras que el aumento de las Bacilariofitas, Criptofitas, Haptofitas y Dinofitas se asocian con la disminución de las Prasinofitas en un ambiente de alta luz (Tabla 9a, Fig. 21a). La eficiencia de la absorción de luz, es decir, las α^B , en este caso con valores bajos se asocia al aumento de las Proclorofitas, por lo que se puede decir que este grupo presenta un historial de aclimatación a altas intensidades de luz. El aumento o disminución de las Cianofitas no se asoció a ningún grupo (Tabla 9a, Fig. 21a).

En contraste, el 25 de junio la estructura de la comunidad tuvo una asociación diferente entre cada grupo (Tabla 9b, Fig. 21b). La ChlaT se asoció con el aumento de las Criptofitas y la disminución de las Proclorofitas. Mientras que la misma asociación inversa entre Prasinofitas y Bacilariofitas que se observó en los tres primeros días se sigue presentando hasta este día (Tabla 9a y b, Fig. 21a y b). En cambio el aumento de las Haptofitas y Dinofitas se asocia con la disminución de las Clorofitas (Tabla 9b, Fig. 21b). La mejor asociación de α^B altas se presentó en estos tres grupos en aumento, es decir, que están aclimatados a bajas intensidades de luz. Las Cianofitas se asociaron únicamente con luz alta (Tabla 9b, Fig. 21b).

El ultimo escenario, después del 25 de junio (Bloque 3 = 26-27 de junio) el aumento de las Bacilariofitas y las Dinofitas se asocian, como lo fue en el

primer escenario (22-24 de junio) (Tabla 9a y c, Fig. 21a y c). No obstante, en estos dos últimos días, estos grupos también presentaron una asociación con el aumento de las Cianofitas y las concentraciones bajas de ChlaT (Tabla 9c, Fig. 21c), en cambio, el aumento de las Clorofitas se asoció a la disminución de Prasinofitas y Haptofitas en condiciones de luz alta, mientras que el aumento de las Criptofitas se asociaron de igual forma con las Proclorofitas (Tabla 9c, Fig. 21c). El α^B no tuvo ninguna asociación con algún grupo, al igual que la baja intensidad de luz (Tabla 9c, Fig. 21c).

Se tiene que considerar que este tipo de análisis solo es una cierta aproximación que ayuda a ver el comportamiento de las variables empleadas, ya que la manera de bloquear los datos en una base binaria en Alto y Bajo, puede llegar a ser un poco arbitrario, porque en ocasiones asume tendencias donde no las hay, como es el caso de las Dinofitas en las cuales la presencia de este grupo fue esporádica con una contribución mínima en la serie de tiempo, en comparación con otros grupos que si presentaron altas proporciones, inclusive con los grupos o parámetros que realmente contribuyeron en la comunidad. Por lo que este método de bloqueo, toma por igual o es equivalente en ausencia y presencia, en alto y bajo con todos los valores de las variables cuando esto no es así, un grupo puede ser más alto que otro y al bloquear de esta forma, se toma como si todos las variables tuvieran el mismo valor, como lo es en este caso, con los ocho grupos del ChemTax y los parámetros de prisma de marea, luz y α^B , encubriendo de una cierta forma la presencia o valores reales de las variables.

VIII. CONCLUSIONES

Con el análisis de correlación cruzada se pudo determinar el desfase que existe entre la marea y la ChlaF en los serie de tiempo, con 1 hrs de atraso y 2 hrs de adelanto en los días 23 y 25 de junio, enfatizando que la marea fue la principal causante de la respuesta de la ChlaF en los primeros tres días.

La ChlaT varió en función con la marea y con el ciclo diurno, aumentando en reflujo y conforme transcurre las horas del día, disminuyendo en reflujos, debido a la entrada de organismos por parte del mar adyacente, pero también este aumento puede deberse a la adaptación del fitoplancton en condiciones de bajas irradiancias.

Los pigmentos con la misma tendencia que la ChlaT fueron la fucoxantina, Chlb, Chlc₂ y prasinoxantina, donde la Chlc₂ fue el pigmento con la mejor asociación con la ChlaT, por lo que las Criptofitas, Bacilariofitas, Clorofitas y Prasinofitas que son los grupos que contienen estos pigmentos son los que contribuyen mayormente a la ChlaT.

Los grupos con la mayor contribución a la comunidad fitoplanctónica por los resultados del ChemTax fueron las Criptofitas, Bacilariofitas y Clorofitas, en contraste los grupos con la menor contribución fueron Haptofitas, Proclorofitas, Cianofitas y Dinofitas.

La diadinoxantina y diatoxantina corresponden a pigmentos fotoprotectores, donde su comportamiento es contundente con el ciclo diurno, en estos pigmentos las variaciones entre los días se ve influenciado por las

funciones o características de proteger a la célula de altas irradiancias, mientras que en los días de poca irradiancia como es el caso del día 25 de junio, se debe al historial de luz, es decir, a la adaptación a las irradiancias del día anterior o a la presencia de otros grupos fitoplanctónicos.

La aclimatación por parte de los PSC y PPC en función a sus características, correspondió a un ambiente dinámico y a las fluctuaciones de la luz durante el día, cumpliendo su función de recolección de luz o la protección de un daño celular. Debido a esta aclimatación los PPC fueron los más altos en toda la serie de tiempo.

El ciclo de las Xantofilas (Diadino ↔ Diato) se generó por el historial de luz en las células y para una rápida aclimatación al ambiente con una óptima fotoprotección a altas irradiancias por parte de los grupos fitoplanctónicos que contienen este pigmento, por lo que el $ICX_{Ddx \leftrightarrow Dtx}$ puede ser una representación de la respuesta de las células a altas condiciones de luz.

Se observó una clara sucesión ecológica en cuanto a las fracciones de tamaño se generó en la serie de tiempo. Donde las fracciones con el mayor aporte fueron el micro y nanofitoplancton. Tanto el micro como el picofitoplancton fueron introducidos hacia el interior de la laguna mientras que los grupos pertenecientes a la fracción nano fueron resuspendidos por la advección de la marea y las migraciones del ciclo diurno.

El efecto paquete se presentó en toda la serie de tiempo principalmente por la alta contribución de los pigmentos accesorios en las fracciones de tamaño tanto del micro como del nanofitoplancton.

La variabilidad del α^B se vio determinada por la aclimatación y el historial de luz, debido a la cantidad de luz que estuvo expuesta la célula, en respuesta a los pigmentos accesorios especialmente los PPC, el $a^*_{ph}(\lambda)$ y el efecto paquete.

El día 25 de junio fue determinante en la fisiología y procesos de fotoprotección y aclimatación de la comunidad fitoplanctónica, debido a una limitación de luz, permitiéndonos observar cómo es que las células tienden a aclimatarse, sin embargo, existen otros factores que pueden estar influyendo en el crecimiento de estos organismos, como es el caso de los nutrientes, pastoreo y otros parámetros fisicoquímicos.

IX. BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre-Hernández, E., G. Gaxiola-Castro, S. Nájera-Martínez, T. Baumgartner, M. Kahru y B. G. Mitchell, 2004. Phytoplankton absorption, photosynthetic parameters, and primary production off Baja California: summer and autumn 1998. *Deep Sea Research II*. 51: 799-816.
- Aguirre-Muñoz, A., R. W. Buddemeir, V. F. Camacho-Ibar, J. D. Carriquiry-Beltrán, S. E. Ibarra-Obando, B. W. Messey and F. W. Smith, 2001. Sustainability of coastal resource use in San Quintín, México. *Ambio*. 30(3): 142-149.
- Aiken J., N. Hardman-Mountford, R. Barlow, J. Fishwick, T. Hirata, T. Smyth, 2008. Functional links between bioenergetics and bio-optical traits of phytoplankton taxonomic groups: an overarching hypothesis with applications for ocean colour remote sensing. *Journal of Plankton Research*. 30(2): 165-181.
- Aiken, J., Y. Pradhan, R. Barlow, S. Lavender, A. Poulton, P. Holligan y N. Hardman-Mountford, 2009. Phytoplankton pigments and functional types in the Atlantic Ocean: A decadal assessment, 1995-2005. *Deep Sea Research II*. 56: 899-917.
- Álvarez- Borrego, S., J. R. Lara-Lara y M. J. Acosta-Ruiz, 1977. Parámetros relacionados con la productividad orgánica primaria en dos antiestuarios de Baja California. *Ciencias Marinas*. 4(1): 12-22.
- Álvarez- Borrego, S., 2004. Dinámica de nutrientes y fitoplancton en una laguna costera fuertemente afectada por surgencias costeras. *Ciencias Marinas*. 30(1A): 1-19.
- Anderson, T. R., 2005. Plankton functional type modelling: run ning before we can walk?. *Journal of Plankton Research*. 27: 1073-1081.
- Antoine, D., J. M. Andre and A. Morel, 1996. Oceanic primary production. 2. Estimation at global scale from satellite (costal zone color scanner) chlorophyll. *Global Biogeochem. Cycles*. 10: 57-69.
- Aveytua-Alcázar, L., 2002. Carbono orgánico disuelto en Bahía San Quintín Baja California. Tesis de Maestría en Oceanografía Costera. Facultad de Ciencias Marinas, UABC. Ensenada, B.C. México. 59pp.

- Barlow, R., V. Stuart, V. Lutz, H. Sessions, S. Sathyendranath, T. Platt, M. Kyewalyanga, L. Clementson, M. Fukasawa, S. Watanabe y E. Devred, 2007. Seasonal pigment patterns of surface phytoplankton in the subtropical southern hemisphere. *Deep Sea Research I*. 54: 1687-1703.
- Barlow R., M. Kyewalyanga, H. Sessions, M. Berg and T. Morris, 2008. Phytoplankton pigments, functional types, and absorption properties in the Delagoa and Natal Bights of the Agulhas ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 80: 201-211.
- Basterretxea, G. and J. Arístegui, 2000. Mesoscale variability in phytoplankton biomass distribution and photosynthetic parameters in the Canary-NW Africa coastal transition zone. *Marine Ecology Progress Series*. 197: 27-40.
- Berger, W. H., V. S. Smetacek and G. Wefer, 1989. *Productivity of the Ocean: Past and Present*. John Wiley and Sons, New York. 471pp.
- Bergmann, T., G. Fahnenstiel, S. Lohrenz, D. Millie and O. Schofield, 2004. Impacts of a recurrent suspension event and variable phytoplankton community composition on remote sensing reflectance. *Journal of Geophysical Research*. 109, C10S15.
- Bidigare, R. R., M. E. Ondrusek, J. H. Morrow and D. A. Kiefer, 1990. In vivo absorption properties of algal pigments. In: Spinrad, R. W. (ed). *Ocean Optics X*. SPIE, Bellingham. 1302: 290-302.
- Bidigare, R.R. and C. C. Trees, 2000. HPLC phytoplankton pigments: Sampling laboratory methods, and quality assurance procedures. In: Fargion G. S. and J.L. Mueller (eds), *Ocean Optics Protocols for Satellite Ocean Color Sensor Validation*. NASA Tm 2000-209966, Goddard Space Flight Center, Greenbelt, MD. Revision 2 Chapter 13: 154- 161.
- Borges-Mendes, C. R., M. Silva-de-Souza, V. M. Tavano-Garcia, M. Costa-Leal, V. Brotas and C. A. Eiras-Garcia, 2012. Dynamics of phytoplankton communities during late summer around the tip the Antarctic Peninsula. *Deep Sea Research I*. 65: 1-14.
- Bouman, H., T. Platt, S. Sathyendranath and V. Stuart, 2005. Dependence of light-saturated photosynthesis on temperature and community structure. *Deep Sea Research I*. 52: 1284-1299.

- Bricaud, A., M. Babin, A. Morel and H. Claustre, 1995. Variability in the chlorophyll-specific absorption coefficients of natural phytoplankton: Analysis and parameterization. *Journal of Geophysical Research*. 100(C7): 13 321-13 332.
- Bricaud, A., H. Claustre, J. Ras y K. Oubelkheir, 2004. Natural variability of phytoplanktonic absorption in oceanic waters: Influence of the size structure of algal populations. *Journal of Geophysical Research*. 109: 1-12.
- Brunet, C. and F. Lizon, 2003. Tidal and diel periodicities of size-fractionated phytoplankton pigment signatures at an offshore station in the southeastern English Channel. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 56: 833-843.
- Camacho-Ibar, V. F., J. D. Carriquiry y S. V. Smith, 2003. Non-conservative P and N fluxes and net ecosystem production in San Quintín Bay, México. *Estuaries*. 26(5): 1220-1237.
- Camacho-Ibar, V. F., M. Hernández -Ayón, E. Santamaría-del-Ángel, L. W. Daesslé -Heuser y J. A. Zertuche-González, 2007. Relación de las surgencias con los stocks de carbono en Bahía San Quintín, una laguna costera del NW de México. En: Hernández-de-la-Torre, B y Gaxiola-Castro, G. (Ed). *Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México*. INE, CICESE. 355-370pp.
- Cloern J.E., T. M. Powell y M. L. Huzzey, 1989. Spatial and temporal variability in South an Francisco Bay (USA). II Temporal Changes in salinity, suspended sediments, and phytoplankton biomasa and productivity over tidal time series. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 28: 599-613.
- Develi, E. E., J. F. Berthon y D. Linde, 2008. Phytoplankton class determination by microscopic and HPLC-CHEMTAX analyses in the southern Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*. 359: 69-87.
- Dimier, C., F. Corato, F. Tramontano and C. Brunet, 2007. Photoprotection and xanthophyll cycle activity in three diatoms. *Journal of Phycology*. 43: 937-947.
- Dimier, C., S. Giovanni, T. Ferdinando and C. Brunet, 2009a. Comparative ecophysiology of the Xanthophyll in six marine phytoplanktonic species. *Protist*. 160: 397-411.

- Dimier, C., C. Brunet, R. Geider and J. Raven, 2009b. Growth and photoregulation dynamics of the picoeukaryote *Pelagomonas calceolata* in fluctuating light. *Limnology and Oceanography*. 54(3): 823-836.
- Doblin, M. A., K. L. Petrou, K. Shelly, K. Wstwood, R. Enden, S. Wright, B. Griffiths y P. J. Ralph, 2011. Diel variation chlorophyll-a fluorescence, phytoplankton pigments and productivity in the Sub-Antarctic and Polar Front Zones south of Tasmania, Australia. *Deep Sea Research II*. 58: 2189-2199.
- Contreras-Espinosa, F., 1993. Ecosistemas Costeros Mexicanos. Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa, México. 160 pp.
- Eisner, L. B., M. S. Twardowski y T. J. Cowles, 2003. Resolving phytoplankton photoprotective : photosynthetic carotenoid ratios on fine scales using in situ spectral absorption measurements. *Limnology and Oceanography*. 48(2): 632-646.
- Eisner, L. B. and T. J. Cowles, 2005. Spatial variations in phytoplankton pigment ratios, optical properties, and environmental gradients in Oregon coast surface waters. *Journal of Geophysical Research*. 110: 1-17.
- Eker-Develi, E., J. F. Berthon, E. Canuti, N. Slabakova, S. Moncheva, G. Shtereva and B. Dzhurova, 2011. Phytoplankton taxonomy based on CHEMTAX and microscopy in the northwestern Black Sea. *Journal of Marine Systems*. Doi: 10.1016/j.jmarys.2011.10.005.
- Enriquez, M. M., A. M. LaFountain, J. Budarz, M. Fuciman, G. N. Gibson and H. A. Frank, 2010. Direct determination of the excited state energies of the xanthophylls diadinoxanthin and diatoxanthin from *Phaeodactylum tricornutum*. *Chemical Physics Letters*. 493: 353-357.
- Falkowaki, P. G., 1994. The role of phytoplankton photosynthesis in global biogeochemical cycles. *Photosynthesis Research*. 39: 235-258.
- Falkowsky, P. G. and J. A. Raven, 1997. *Aquatic Photosynthesis*. Blackwell Science. Oxford, England. 375pp.
- Finenko, Z. Z., T. Y. Churilova, H. M. Sosik and O. Basturk, 2002. Variability of photosynthetic parameters of the surfase phutoplankton in the Blanck Sea. *Oceanology*. 42(1): 53-67.

- Fishwick, J. R., J. Aiken, R. Barlow, H. Sessions, S. Bernard and J. Ras, 2006. Functional relationships and bio-optical properties derived from phytoplankton pigments, optical and photosynthetic parameters, a case study of the Benguela ecosystem. *Journal of the Marine Biological Association of the U. K.* 86: 1267-1280.
- Flores-Vidal, X., 2006. Circulación residual en Bahía San Quintín B. C. México. Tesis de Maestría. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, CICESE, Ensenada, B.C. México. 80pp.
- Frías-Velasco, A., 2008. Variación espacial y temporal del fitoplancton durante eventos de surgencia en Bahía San Quintín, B. C. México. Tesis de Maestría en Oceanografía Costera. Facultad de Ciencias Marinas, UABC. Ensenada, B.C. México. 81pp.
- Garrido, M. P. Cecchi, A. Vaquer and V. Pasqualini, 2013. Effects of simple conservation on assessments of the photosynthetic efficiency of phytoplankton using PAM fluorometry. *Deep Sea Research I.* 71: 38-48.
- Gaxiola-Castro, G. y S. Álvarez-Borrego, 1984. Relación fotosíntesis-irradiancia en el fitoplancton de aguas costeras del noroeste de Baja California. *Ciencias Marinas.* 10(3): 53-66.
- Gaxiola-Castro, G. y R. Durazo, 2010. Dinámica del Ecosistema Pelágico Frente a Baja California, 1997-2007. Ed. Secretaria del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología (INE-SEMARNAT), Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada (Cicese), Universidad Autónoma de Baja California (UABC), México. 13-57.
- Gibb, S. W., R. G. Barlow, D. G. Cummings, N. W. Rees, C. C. Trees, P. Holligan and D. Suggett, 2000. Surface phytoplankton pigment distributions in the Atlantic Ocean: an assessment of basin scale variability between 50°N and 50°S. *Progress in Oceanography.* 45: 335-368.
- Gracia-Escobar, M. F., 2010. Variación espacial y temporal de la comunidad fitoplanctónica en Bahía de San Quintín, Baja California, México: Octubre 2004. Tesis de Maestría en Oceanografía Costera. Facultad de Ciencias Marinas, UABC. Ensenada, B.C. México. 122pp.

- Gregor, J. and B. Maršálek, 2004. Freshwater phytoplankton quantification by chlorophyll *a*: a comparative study of in vitro, in vivo and in situ methods. *Water Research* 38: 517-522.
- Grouneva, I., T. Jakob, C. Wilhelm and R. Gross, 2009. The regulation of xanthophyll cycle activity and of non-photochemical fluorescence quenching by two alternative electron flows in the diatoms *Phaeodactylum tricornutum* and *Cyclotella meneghiniana*. *Biochimica et Biophysica Acta*. 1787: 929-938.
- Hernández-Ayón, J. M., V. F. Camacho-Ibar, A. Mejía-Trejo y A. Cabello-Pasini, 2007. Variabilidad del CO₂ total durante eventos de surgencia en Bahía San Quintín, Baja California, México. Capítulo XII. Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México. Ed. Instituto Nacional de Ecología (INE) y Científica y Educación Superior de Ensenada (Cicese), México. 187-200.
- Hernández-Becerril D. U. y S. Álvarez-Borrego, 1983. Diatomeas bentónicas en Bahía San Quintín, B. C. *Ciencias Marinas*. 9(2): 121-131.
- Jassby, A. D. and T. Platt, 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and Oceanography*. 21(4): 540-547.
- Jeffrey, S. W. y M. Vesk. 1997. Introduction to marine phytoplankton and their pigment signatures. In: Jeffrey, S. W., R. F. C. Mantoura y S. W. Wright (Eds.). *Phytoplankton pigments in Oceanography*. SCOR-UNESCO. Francia, p. 661.
- Jeffrey, S. W. and S. W. Wright, 2006. Photosynthetic pigments in marine microalgas: Insights from cultures and the sea. In: Subba-Rao, D. V. (ed) *Algas Cultures Analogues of Blooms and Applications*. Science Publishers. Vol. 1, Chapter 2: 33-90.
- Jeffrey, S. W., S. W. Wright and M. Zapata, 2011. Microalgal clases and their signature pigments. In: Roy, S., C. A. Llewellyn, E. S. Egeland and G. Johnsen (eds). *Phytoplankton Pigments: Characterization, Chemotaxonomy and Applications in Oceanography*. Published by Cambridge University Press. Scientific Committee on Oceanic Research. Chapter 1: 1-10.
- Kirk, T. O., 1975. A theoretical analysis of the contribution of algal cell to the attenuation of light within natural waters. I. General treatment of pigmented cell. *New Phycology*. 75: 11-20.

- Kirk, J. O., 1994. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge. 401pp.
- Lara-Lara, J. R. y Álvarez-Borrego, S., 1975. Ciclo anual de clorofilas y producción orgánica primaria en Bahía San Quintín, B. C. *Ciencias Marinas*. 2(1): 77-96.
- Lara-Lara, J. R., Álvarez-Borrego, S. y L. F. Small, 1980. Variability and tidal Exchange of ecological properties in a coastal lagoon. *Estuarine and Coastal Marine Science*. 11: 613-637.
- Latasa, M., 2007. Improving estimations of phytoplankton class abundances using CHEMTAX. *Marine Ecology Progress Series*. 329: 13-21.
- Lavaud J., B. Rousseau and A. L. Etienne, 2003. Enrichment of the light-harvesting complex in diadinoxanthin and implications for the non-photochemical quenching in diatoms. *Biochemistry*. 42: 5802-5808.
- Lavaud, J., R. F. Strzepeck and P. G. Kroth, 2007. Photoprotection capacity differs among diatoms: possible consequences on the spatial distribution of diatoms related to fluctuations in the underwater light climate. *Limnology and Oceanography*. 52: 1188-1194.
- Le, C., Y. Li, Y. Zha and D. Sun, 2009. Specific absorption coefficient and the phytoplankton package effect in Lake Taihu, China. *Hydrobiologia*. 619: 27-37.
- Lewis, M. R. and J. C. Smith, 1983. A small volume, short-incubation-time method for measurement of photosynthesis as a function of incident irradiance. *Marine Ecology Progress Series*. 13: 99-102.
- Lionard, M., K. Muylaert, M. Tackx and W. Vyverman, 2008. Evaluation of the performance of HPLC-CHEMTAX analysis for determining phytoplankton biomass and composition in a turbid estuary (Schelde, Belgium). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 76: 809-817.
- Lohrenz, S. E., A. D. Weidemann and M. Tuel, 2003. Phytoplankton spectral absorption as influenced by community size structure and pigment composition. *Journal of Plankton Research*. 25(1): 35-61.
- Lorenzo, L. M., F. G. Figueiras, G. H. Tilstone, B. Arbones and I. Mirón, 2004. Photosynthesis and light regime in the Azores Front region during summer: are light-saturated computations of primary production sufficient?. *Deep Sea Research I*. 51: 1229-1244.

- Macedo, M. F., P. Duarte, P. Mendes and J. G. Ferreira, 2001. Annual variation of environmental variables, phytoplankton species composition and photosynthetic parameters in a coastal lagoon. *Journal of Plankton Research*. 23(7): 719-732.
- Macedo, M. F., P. Duarte and J. G. Ferreira, 2002. The influence of incubation periods on photosynthesis-irradiance curves. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 274: 101-120.
- MacIntyre, H. I., T. M. Kana, T. Anning and R. J. Geider, 2002. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria. *Journal of Phycology*. 38: 17-37.
- Mackey, M. D., D. J. Mackey, H. W. Higgins y S. W. Wright, 1996. CHEMTAX – a program for estimating class abundances from chemical markers: application to HPLC measurements of phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*. 144: 265-283.
- Matorin, D. N., T. K. Antal, M. Ostrowska, A. B. Rubin, D. Ficek and R. Majchrowski, 2004. Chlorophyll fluorimetry as a method for studying light absorption by photosynthetic pigments in marine algae. *Oceanology*. 46(4): 519-531.
- Mewes, H. and M. Richter, 2002. Supplementary ultraviolet-B radiation induces a rapid reversal of the didinoxanthin in the strong light-exposed diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Plant Physiology*. 130: 1527-1535.
- Millán-Núñez, R., S. Álvarez-Borrego y D. M. Nelson, 1982. Effects of physical phenomena on the distribution of nutrients and phytoplankton productivity in a coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 15: 317-335.
- Millán-Núñez, E., M. E. Sieracki, R. Millán -Núñez, J. R. Lara-Lara, G. Gaxiola-Castro y C. C. Trees, 2004a. Specific absorption coefficient and phytoplankton biomass in the southern region of the California Current. *Deep Sea Research II*. 51: 817-826.
- Millán-Núñez, R., E. Millán-Núñez, S. Álvarez-Borrego, C. C. Trees y E. Santamaría-del-Ángel, 2004b. Variabilidad de la comunidad del fitoplancton en Bahía San Quintín estimada mediante el análisis de pigmentos. *Ciencias Marinas*. 30(1A): 145-153.

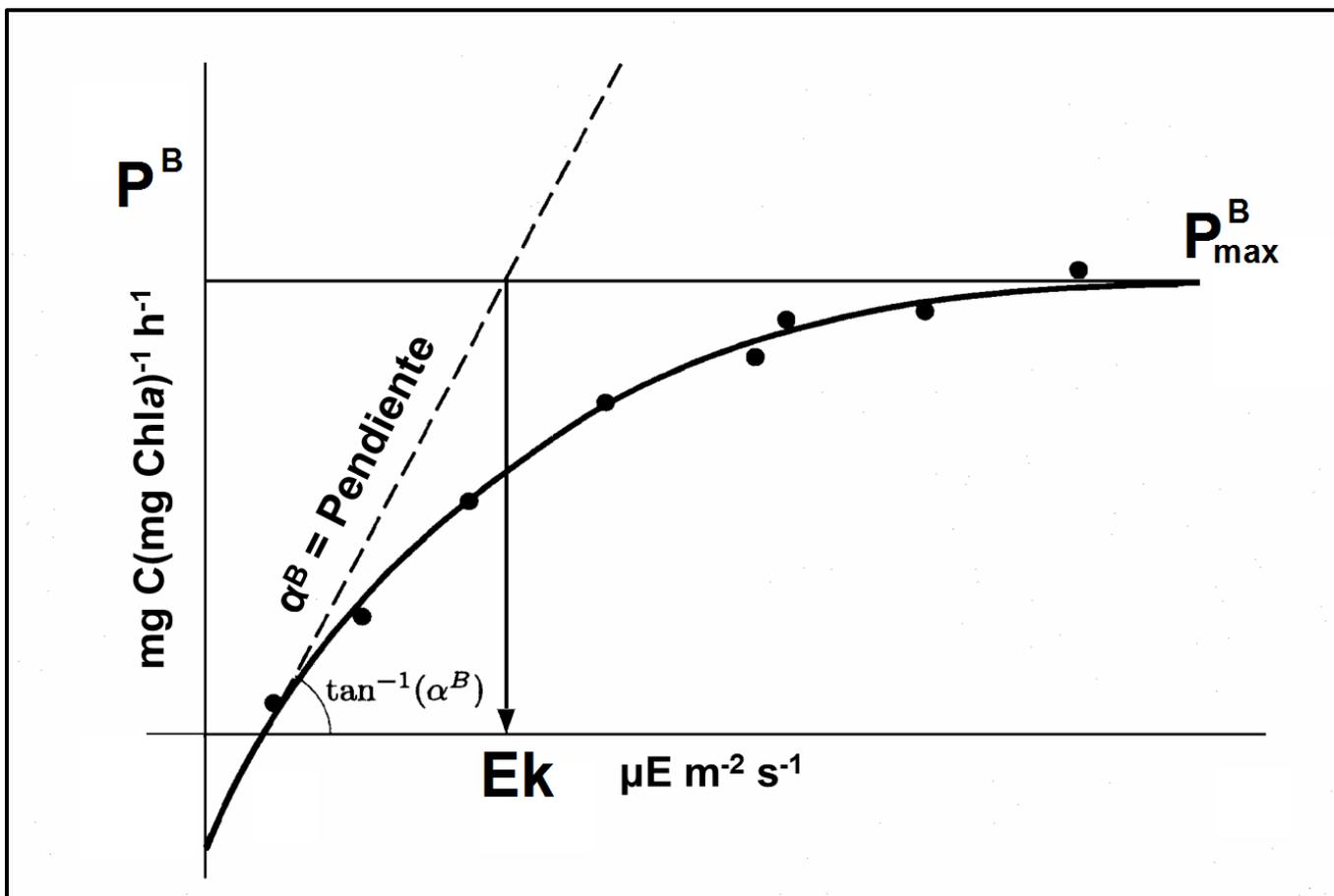
- Mitchell, B. G., A. Bricaud, 2000. Determination of spectral absorption coefficients of particles, dissolved material and phytoplankton for discrete water samples. In: Fargion, G. S. and J. L. Muller (ed). Ocean Optics Protocols for Satellite Ocean Color Sensor Validation. NASA/TM-2000-209966, NASA Goddard Space Flight Center, Greenbelt, MD. Revision 2 Chapter 12: 125-153.
- Montes-Hugo, M. A. and S. Álvarez-Borrego, 2003. Spatial and temporal variation of photosynthetic parameters of phytoplankton in a subtropical coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 56: 517-525.
- Moore, L. R., R. Goericke and S. W. Chisholm, 1995. Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*: influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorptive properties. *Marine Ecology Progress Series*. 116: 259-275.
- Morel, A. and A. Bricaud, 1981. Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium, and application of specific absorption of phytoplankton. *Deep Sea Research*. 11: 1375-1393.
- Moreno-Miranda, C., 2007. Variabilidad espacial de la composición taxonómica del fitoplancton en Bahía San Quintín. Tesis de Maestría en Oceanografía Costera. Facultad de Ciencias Marinas, UABC. Ensenada, B.C. México. 81pp.
- Nair, A., S. Sathyendranath, T. Platt, J. Morales, V. Stuart, M. H. Forget, E. Devred and H. Bouman, 2008. Remote sensing of phytoplankton functional types. *Remote Sensing of Environment*. 112: 3366-3375.
- Nitbavkar, S., K. M. Rajaneesch, A. C. Anil and D. Sundar, 2012. Picophytoplankton community in a tropical estuary: Detection of *Prochlorococcus* like populations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 107: 159-164.
- Olaizola, M., J. LaRoche, Z. Kolber and P. G. Falkowski, 1994. Non-photochemical fluorescence quenching and the diadinoxanthin cycle in a marine diatom. *Photosynthesis Research*. 41: 357-370.
- Partensky, F., W. R. Hess and D. Vaulot, 1999. *Prochlorococcus*, a marine photosynthetic prokaryote of global significance. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. 63: 106-127.

- Reguera, B., R. Alonso, A. Moreira y S. Méndez, 2011. Guía para el diseño y puesta en marcha de un plan de seguimiento de microalgas productoras de toxinas. COI de UNESCO y OIEA, Paris y Viena. Manuales y Guías de la COI, 59. 12-22pp.
- Sakshaug, E., A. Bricaud, Y. Dandonneau, P. G. Falkowski, D. A. Kiefer, L. Legendre, A. Morel., J. Parslow y M. Takahashi, 1997. Parameters of photosynthesis: definitions, theory and interpretation of results. *Journal of Plankton Research*. 19 (11): 1637-1670.
- Schlüter, L., F. Møhlenberg, H. Havskum and S. Larsen, 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.
- Schreiber, U. 1998. Chlorophyll Fluorescence: New Instruments For Special Applications. In: Garab G. Ed. *Photosynthesis: Mechanisms and Effects*. Wurzburg, Germany. 5: 4253-4258.
- Trees, C. C., D. K. Clark, R. R. Bidigare, M. E. Ondrusek and J. L. Muller, 2000. Accessory pigments versus chlorophyll a concentrations within the euphotic zone: A ubiquitous relationship. *Limnology and Oceanography*. 45(5): 1130-1143.
- Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplanktonmethodik. *Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*. 9: 1-38.
- Van-Ruth, P. D., G. G. Ganf and T. M. Ward, 2010. The influence of mixing on primary productivity: A unique application of classical critical depth theory. *Progress in Oceanography*. 85: 224-235.
- Vega-Moreno, D., J. Pérez-Marrero, J. Morales, C. Llerandi-García, M. G. Villagarcía-Úbeda, M. J. Rueda and O. Llinás, 2012. Phytoplankton functional community structure in Argentinian continental shelf determined by HPLC pigment signatures. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 100: 72-81.
- Veldhuis, M. J. W and G. W. Kraay, 2004. Phytoplankton in the subtropical Atlantic Ocean: towards a better assessment of biomass and composition. *Deep Sea Research*. 1(51): 507-530.

- Vidussi, F., H. Claustre, B. B. Manca, A. Luchetta and J. C. Marty, 2001. Phytoplankton pigment distribution in relation to upper thermocline circulation in eastern Mediterranean Sea during Winter. *Journal of Geophysical Research*. 106(C9): 19939-19956.
- Wright, S. W., S. W. Jeffrey, R. F. C. Mantoura, C. A. Llewellyn, T. Bjørnland, D. Repeta, N. Welschmeyer, 1991. Improved HPLC method for chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*. 77: 183-196.
- Wright, S. W. and Jeffrey S. W., 2005. Pigment Markers for Phytoplankton Production. *Hdb Env Chem*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 2:2-23.
- Wu, J., H. Hong, S. Shang, M. Dai y Z. Lee, 2007. Variation of phytoplankton absorption coefficients in the northern South China Sea during spring and autumn. *Biogeosciences Discuss*. 4: 1555-1584.
- Zertuche-González, J. A., V. F. Camacho-Ibar, I. Pacheco-Ruiz, A. Cabello-Pasini, L. A. Galindo-Bect, J. M. Guzman-Calderon, V. Macías-Carranza and J. Espinoza-Avalos, 2009. The role of *Ulva* spp. as temporary nutrient sink in a coastal lagoon with oyster cultivation and upwelling influence. *Journal of Applied Phycology*. 21(6): 729-736.
- Zhang, X., Z. Shi, Q. Liu, F. Ye, L. Tian and X. Huang, 2013. Spatial and temporal variations of picoplankton in three contrasting periods in the Pearl River Estuary, South China. *Continental Shelf Research*. 56: 1-12.
- Pearson, T. R., Y. Maita and C. M. Lalli, 1984. *A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis*, 3rd edn, Pergamon Press Ltd Oxford, New York, 330 pp.
- Lorenzen, C. J., 1967. Vertical distribution of chlorophyll and phaeopigments: Baja California. *Depp Sea Research and Oceanographic Abstracts*. 14: 735-745.
- Yentsch, C. S and D. W. Menzel, 1963. A method for the determination of phytoplankton, chlorophyll and pheophytin by fluorescence. *Deep Sea Research*. 10: 221-231.
- Geider, R. J., H. L. MacIntyre and T. M. Kana, 1996. A dynamic model of photoadaptation in phytoplankton. *Limnology and Oceanography*. 41: 1-15.

- Mitbavkar, S., K. M. Rajaneesh, A. C. Anil and D. Sundar, 2012. Picophytoplankton community in a tropical estuary: Detection of Prochlorococcus-like populations. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 107: 159-164.
- Reyther, J. H. and C. S. Yentsch, 1957. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. Woods Hole Ocean, Inst. W. H. M. No. 902.
- Forget, M. H., S. Sathyendranath, T. Platt, J. Pommier, C. Vis, M. Kyewalyanga and C. Hudon, 2007. Extraction of photosynthesis-irradiance parameters from phytoplankton production data: demonstration in various aquatic systems. *Journal of Plankton Research*. 29(3): 249-262.

Anexo 1. Curva Fotosíntesis-Irradiancia (P-E) y parámetros P^B = Tasa de asimilación, P^B_m = Tasa de asimilación máxima, α^B = Pendiente de la curva como la eficiencia de la captura de luz o conversión de energía y E_k = Irradiancia de saturación.



Anexo 2. Concentraciones de clorofilas, pigmentos accesorios, carotenos y feopigmentos en la serie de tiempo. Los colores representan en qué escenario del prisma de marea se encontró cada hora (Azul: Flujos, Morado: Reflujos).

Fecha	Hora	ChlaT	MvChla	DvChla	ChlaAlo	ChlaEpi	Chlb	Chlc ₃	Chlc ₂	Chlide	Phide	Feopigm	CaroT
22 de Junio	12:00	1.9105	1.7796	0.1017	0.0293	0.0000	0.1687	0.0000	0.1495	0.0000	0.0000	0.0367	0.0931
	02:00	2.1700	1.9848	0.1571	0.0282	0.0000	0.1808	0.0000	0.1678	0.0000	0.0000	0.0434	0.1222
	04:00	2.8279	2.5501	0.2107	0.0384	0.0000	0.2914	0.0000	0.2220	0.0287	0.0000	0.0373	0.1420
	06:00	2.7569	2.5767	0.1445	0.0357	0.0000	0.3028	0.0325	0.2379	0.0000	0.0000	0.0588	0.1254
23 de Junio	08:00	1.8469	1.7083	0.1121	0.0265	0.0000	0.1675	0.0000	0.1666	0.0000	0.0000	0.0798	0.1186
	10:00	1.7330	1.5382	0.1685	0.0263	0.0000	0.1883	0.0000	0.1341	0.0000	0.0000	0.0587	0.0955
	12:00	1.7808	1.6472	0.0906	0.0229	0.0202	0.1579	0.0000	0.1260	0.0000	0.0000	0.0320	0.1079
	02:00	1.9986	1.8051	0.1422	0.0233	0.0000	0.1731	0.0083	0.1626	0.0280	0.0000	0.0445	0.1019
	04:00	2.6851	2.4524	0.1908	0.0270	0.0148	0.3189	0.0000	0.2096	0.0000	0.0000	0.0442	0.1410
	06:00	2.6775	2.4948	0.1342	0.0230	0.0000	0.3383	0.0269	0.2327	0.0256	0.0000	0.0378	0.1219
24 de Junio	08:00	1.8274	1.7271	0.1003	0.0000	0.0000	0.1937	0.0000	0.1613	0.0000	0.0000	0.0767	0.1231
	10:00	1.8293	1.7428	0.0864	0.0000	0.0000	0.1877	0.0000	0.1872	0.0000	0.0000	0.0641	0.1075
	12:00	1.6826	1.5638	0.1188	0.0000	0.0000	0.1732	0.0215	0.1387	0.0000	0.0000	0.0414	0.0861
	12:00	2.6072	2.3135	0.2030	0.0293	0.0066	0.2682	0.0318	0.2246	0.0548	0.0000	0.0469	0.1411
	02:00	2.3398	2.1587	0.1320	0.0222	0.0000	0.2399	0.0000	0.1774	0.0270	0.0000	0.0452	0.1332
	04:00	2.8351	2.6729	0.1179	0.0443	0.0000	0.3630	0.0000	0.2472	0.0000	0.0000	0.0407	0.1494
06:00	2.3288	2.1712	0.1336	0.0240	0.0000	0.3290	0.0207	0.1967	0.0000	0.0000	0.0467	0.1193	
25 de Junio	08:00	1.7422	1.6051	0.1208	0.0163	0.0000	0.1998	0.0118	0.1431	0.0000	0.0000	0.0715	0.0962
	08:00	1.5097	1.4050	0.1047	0.0000	0.0000	0.1601	0.0000	0.1222	0.0000	0.0000	0.0845	0.1384
	10:00												
	12:00	2.1601	1.9428	0.1547	0.0181	0.0000	0.2327	0.0209	0.1891	0.0445	0.0000	0.0459	0.1065
	12:00	1.8032	1.6953	0.0711	0.0000	0.0000	0.2094	0.0249	0.1572	0.0368	0.0000	0.0481	0.0975
	02:00	2.5157	2.3627	0.1343	0.0187	0.0000	0.2876	0.0276	0.2126	0.0000	0.0000	0.0487	0.1220
04:00	2.7179	2.5633	0.1287	0.0259	0.0000	0.3839	0.0101	0.2239	0.0000	0.0000	0.0445	0.1258	
06:00	3.3034	3.0388	0.1960	0.0363	0.0000	0.4809	0.0300	0.3064	0.0323	0.0000	0.0470	0.1511	
26 de Junio	08:00	1.4315	1.3130	0.1013	0.0172	0.0000	0.1656	0.0000	0.1187	0.0000	0.0000	0.0637	0.0798
	10:00	2.0868	1.9314	0.1022	0.0220	0.0000	0.2167	0.0130	0.1924	0.0312	0.0000	0.0605	0.0980
	12:00	1.5346	1.4766	0.0579	0.0000	0.0000	0.1555	0.0000	0.1034	0.0000	0.0000	0.0485	0.0785
	12:00												
	02:00	2.4336	2.2738	0.1341	0.0257	0.0000	0.2841	0.0058	0.1878	0.0000	0.0000	0.0558	0.1216
	04:00	2.8662	2.6660	0.1472	0.0304	0.0000	0.3784	0.0149	0.2319	0.0225	0.0000	0.0354	0.1380
06:00	3.1419	2.9307	0.1344	0.0164	0.0100	0.4627	0.0126	0.3064	0.0503	0.0000	0.0427	0.1685	
06:00	2.5851	2.3671	0.1507	0.0239	0.0000	0.3770	0.0119	0.2314	0.0433	0.0000	0.0574	0.1663	
27 de Junio	08:00	1.4126	1.3211	0.0693	0.0222	0.0000	0.1627	0.0000	0.1182	0.0000	0.0000	0.0754	0.0868
	10:00	2.0787	1.8873	0.1477	0.0436	0.0000	0.2159	0.0000	0.1836	0.0000	0.0000	0.0622	0.1043
	12:00	1.5688	1.4288	0.1250	0.0150	0.0000	0.1666	0.0000	0.1154	0.0000	0.0000	0.0445	0.0756
		1.7410	1.5852	0.0980	0.0194	0.0000	0.1682	0.0000	0.1351	0.0383	0.0000	0.0389	0.0827
	02:00	1.5163	1.4297	0.0867	0.0000	0.0000	0.1505	0.0000	0.1049	0.0000	0.0000	0.0000	0.0738
04:00	2.1549	2.0117	0.0968	0.0464	0.0000	0.2491	0.0000	0.1614	0.0000	0.0000	0.0340	0.1006	

*ChlaAlo = Clorofila a Alomero

*ChlaEpi = Clorofila a Epimero

Continuación...

Fecha	Hora	Allo	But	Diadino	Diato	Fuco	Hex	Lut	Neox	Pras	Peri	Viol	Zea
22 de Junio	12:00	0.2727	0.0000	0.0874	0.0186	0.2910	0.0282	0.0428	0.0528	0.0157	0.0000	0.0286	0.0335
	02:00	0.3622	0.0000	0.1238	0.0249	0.3079	0.0360	0.0512	0.0518	0.0270	0.0000	0.0280	0.0347
	04:00	0.3787	0.0000	0.1209	0.0293	0.4010	0.0576	0.0485	0.0202	0.0417	0.0000	0.0391	0.0326
	06:00	0.2805	0.0000	0.0933	0.0212	0.4759	0.0744	0.0503	0.0661	0.0425	0.0000	0.0312	0.0601
23 de Junio	08:00	0.2074	0.0000	0.0451	0.0142	0.3101	0.0445	0.0412	0.0656	0.0188	0.0000	0.0171	0.0269
	10:00	0.2150	0.0000	0.0567	0.0128	0.2568	0.0395	0.0446	0.0570	0.0110	0.0000	0.0142	0.0244
	12:00	0.2835	0.0000	0.0925	0.0247	0.2743	0.0289	0.0711	0.0450	0.0255	0.0000	0.0245	0.0565
	02:00	0.3269	0.0000	0.1282	0.0258	0.2947	0.0311	0.0557	0.0469	0.0285	0.0000	0.0263	0.0447
	04:00	0.3696	0.0000	0.1053	0.0238	0.3963	0.0514	0.0540	0.0726	0.0629	0.0000	0.0671	0.0513
06:00	0.2734	0.0000	0.0733	0.0144	0.4678	0.0830	0.0345	0.0827	0.0463	0.0000	0.0344	0.0410	
24 de Junio	08:00	0.1811	0.0000	0.0462	0.0178	0.3429	0.0434	0.0626	0.0615	0.0408	0.0000	0.0259	0.0354
	10:00	0.2209	0.0000	0.0629	0.0168	0.3077	0.0430	0.0409	0.0458	0.0192	0.0052	0.0214	0.0310
	12:00	0.2311	0.0000	0.0846	0.0284	0.2563	0.0443	0.0507	0.0261	0.0179	0.0000	0.0180	0.0419
	12:00	0.3632	0.0000	0.1222	0.0260	0.3780	0.0730	0.0543	0.0179	0.0284	0.0000	0.0472	0.0496
	02:00	0.3358	0.0000	0.1296	0.0303	0.3378	0.0484	0.0502	0.0164	0.0250	0.0074	0.0390	0.0375
	04:00	0.3075	0.0000	0.1014	0.0215	0.4990	0.0614	0.0551	0.0812	0.0565	0.0064	0.0571	0.0507
06:00	0.2318	0.0000	0.0639	0.0096	0.3756	0.0740	0.0311	0.0480	0.0506	0.0000	0.0413	0.0361	
25 de Junio	08:00	0.1688	0.0000	0.0520	0.0093	0.2947	0.0477	0.0453	0.0542	0.0311	0.0000	0.0256	0.0299
	08:00	0.1356	0.0000	0.0526	0.0238	0.3238	0.0415	0.0567	0.0734	0.0335	0.0103	0.0200	0.0290
	10:00												
	12:00	0.2262	0.0000	0.0764	0.0137	0.3555	0.0741	0.0389	0.0718	0.0193	0.0406	0.0329	0.0336
	12:00	0.1749	0.0000	0.0537	0.0145	0.3426	0.0502	0.0454	0.0483	0.0317	0.0000	0.0233	0.0402
	02:00	0.3079	0.0000	0.1026	0.0041	0.3953	0.0593	0.0488	0.0628	0.0424	0.0052	0.0491	0.0292
	04:00	0.2812	0.0000	0.0608	0.0116	0.4351	0.0579	0.0374	0.0802	0.0550	0.0000	0.0472	0.0436
06:00	0.2909	0.0000	0.0669	0.0000	0.5190	0.0995	0.0342	0.0746	0.0637	0.0128	0.0411	0.0393	
26 de Junio	08:00	0.1337	0.0000	0.0279	0.0122	0.2539	0.0361	0.0438	0.0524	0.0182	0.0000	0.0154	0.0249
	10:00	0.2814	0.0000	0.0657	0.0187	0.2798	0.0349	0.0405	0.0329	0.0222	0.0000	0.0197	0.0268
	12:00	0.2061	0.0000	0.0855	0.0156	0.2615	0.0365	0.0340	0.0364	0.0180	0.0000	0.0217	0.0340
	12:00												
	02:00	0.3316	0.0000	0.0875	0.0151	0.3515	0.0549	0.0314	0.0460	0.0484	0.0000	0.0415	0.0298
	04:00	0.3638	0.0000	0.0908	0.0176	0.4016	0.0579	0.0367	0.0304	0.0514	0.0000	0.0561	0.0328
	06:00	0.2931	0.0000	0.0549	0.0000	0.4694	0.0623	0.0306	0.0689	0.0558	0.0074	0.0469	0.0313
06:00	0.2334	0.0000	0.0473	0.0377	0.4518	0.0504	0.0486	0.0673	0.0502	0.0000	0.0341	0.0363	
27 de Junio	08:00	0.1416	0.0000	0.0257	0.0076	0.2477	0.0190	0.0341	0.0454	0.0405	0.0000	0.0280	0.0184
	10:00	0.2539	0.0000	0.0571	0.0131	0.2773	0.0383	0.0346	0.0375	0.0213	0.0000	0.0227	0.0240
	12:00	0.1990	0.0000	0.0733	0.0194	0.2703	0.0341	0.0476	0.0577	0.0249	0.0000	0.0247	0.0456
		0.2247	0.0000	0.0646	0.0165	0.2916	0.0491	0.0324	0.0464	0.0346	0.0000	0.0282	0.0295
	02:00	0.2142	0.0000	0.1009	0.0236	0.2598	0.0305	0.0425	0.0111	0.0249	0.0000	0.0289	0.0316
04:00	0.2417	0.0000	0.0811	0.0225	0.3382	0.0414	0.0364	0.0203	0.0343	0.0000	0.0336	0.0225	

Anexo 3. Pigmentos fotosintéticos y fotoprotectores accesorios y pigmentos totales (PigT), pigmentos fotosintéticos y fotoprotectores normalizados con ChlaT y razón con PigT e índices de las fracciones de tamaño del fitoplancton. Los colores representan en qué escenario del prisma de marea se encontró cada hora (Azul: Flujos, Morado: Reflujos).

Fecha	Hora	PSC	PPC	PSP	AccT	PigT	PPC/ChlaT	PSC/ChlaT	PPC/PigT	PSC/PigT	MPF	NPF	PPF
22 de Junio	12:00	0.3349	0.5053	2.2454	1.1584	3.0688	0.2645	0.1753	0.1647	0.1091	0.3594	0.3716	0.2496
	02:00	0.3709	0.6677	2.5409	1.3872	3.5572	0.3077	0.1709	0.1877	0.1043	0.3246	0.4197	0.2272
	04:00	0.5003	0.7036	3.3282	1.7174	4.5453	0.2488	0.1769	0.1548	0.1101	0.3333	0.3627	0.2694
	06:00	0.5928	0.5806	3.3497	1.7468	4.5037	0.2106	0.2150	0.1289	0.1316	0.3849	0.2871	0.2936
23 de Junio	08:00	0.3734	0.4122	2.2203	1.1197	2.9666	0.2232	0.2022	0.1390	0.1259	0.4001	0.3249	0.2508
	10:00	0.3073	0.4044	2.0403	1.0341	2.7671	0.2334	0.1773	0.1461	0.1111	0.3494	0.3463	0.2893
	12:00	0.3287	0.5650	2.1095	1.1777	2.9585	0.3173	0.1846	0.1910	0.1111	0.3319	0.3779	0.2593
	02:00	0.3542	0.6274	2.3529	1.3256	3.3242	0.3139	0.1772	0.1887	0.1066	0.3278	0.3982	0.2423
	04:00	0.5106	0.6909	3.1957	1.7299	4.4150	0.2573	0.1901	0.1565	0.1156	0.3170	0.3367	0.2961
	06:00	0.5971	0.5241	3.2746	1.7191	4.3966	0.1957	0.2230	0.1192	0.1358	0.3743	0.2851	0.3035
24 de Junio	08:00	0.4271	0.4037	2.2546	1.1858	3.0132	0.2209	0.2337	0.1340	0.1417	0.4094	0.2681	0.2736
	10:00	0.3699	0.4390	2.1991	1.1837	3.0130	0.2400	0.2022	0.1457	0.1228	0.3865	0.3261	0.2701
	12:00	0.3185	0.4721	2.0011	1.1240	2.8066	0.2806	0.1893	0.1682	0.1135	0.3352	0.3600	0.2813
	02:00	0.4794	0.7021	3.0867	1.7062	4.3135	0.2693	0.1839	0.1628	0.1111	0.3258	0.3759	0.2739
	04:00	0.4112	0.6664	2.7510	1.4949	3.8348	0.2848	0.1757	0.1738	0.1072	0.3370	0.3750	0.2708
	06:00	0.6168	0.6305	3.4519	1.8575	4.6926	0.2224	0.2176	0.1344	0.1314	0.3777	0.2757	0.3092
25 de Junio	08:00	0.5002	0.4607	2.8289	1.5071	3.8359	0.1978	0.2148	0.1201	0.1304	0.3424	0.2787	0.3328
	08:00	0.3735	0.3561	2.1157	1.0843	2.8265	0.2044	0.2144	0.1260	0.1322	0.3818	0.2805	0.2974
	08:00	0.3988	0.3794	1.9085	1.0604	2.5701	0.2513	0.2642	0.1476	0.1552	0.4618	0.2447	0.2614
	10:00												
	12:00	0.4489	0.4564	2.6090	1.3480	3.5080	0.2113	0.2078	0.1301	0.1280	0.4208	0.3191	0.2828
	12:00	0.4245	0.3809	2.2277	1.1969	3.0001	0.2113	0.2354	0.1270	0.1415	0.4035	0.2652	0.2940
26 de Junio	02:00	0.4970	0.5657	3.0128	1.5904	4.1061	0.2249	0.1976	0.1378	0.1210	0.3571	0.3274	0.2824
	04:00	0.5480	0.5229	3.2660	1.6889	4.4068	0.1924	0.2016	0.1187	0.1244	0.3462	0.2698	0.3402
	06:00	0.6822	0.5482	3.9856	2.0476	5.3511	0.1659	0.2065	0.1024	0.1275	0.3561	0.2614	0.3484
	08:00	0.3082	0.2786	1.7397	0.8710	2.3025	0.1946	0.2153	0.1210	0.1338	0.4014	0.2684	0.3013
	10:00	0.3369	0.4905	2.4237	1.2496	3.3364	0.2351	0.1615	0.1470	0.1010	0.3247	0.3671	0.2825
	12:00	0.3160	0.4198	1.8505	0.9946	2.5292	0.2736	0.2059	0.1660	0.1249	0.3675	0.3409	0.2663
27 de Junio	12:00												
	02:00	0.4549	0.5857	2.8885	1.5182	3.9519	0.2407	0.1869	0.1482	0.1151	0.3194	0.3513	0.2853
	04:00	0.5109	0.6429	3.3771	1.7790	4.6452	0.2243	0.1783	0.1384	0.1100	0.3123	0.3279	0.3197
	06:00	0.5875	0.5478	3.7294	1.9170	5.0589	0.1744	0.1870	0.1083	0.1161	0.3469	0.2586	0.3594
	06:00	0.5523	0.5209	3.1374	1.6936	4.2787	0.2015	0.2137	0.1217	0.1291	0.3768	0.2367	0.3446
	08:00	0.3072	0.2801	1.7198	0.8683	2.2809	0.1983	0.2175	0.1228	0.1347	0.3932	0.2550	0.2875
27 de Junio	10:00	0.3369	0.4524	2.4156	1.1888	3.2675	0.2176	0.1621	0.1385	0.1031	0.3339	0.3517	0.2888
	12:00	0.3292	0.4128	1.8981	1.0240	2.5928	0.2631	0.2099	0.1592	0.1270	0.3650	0.3148	0.2866
		0.3753	0.4179	2.1162	1.0965	2.8375	0.2400	0.2156	0.1473	0.1323	0.3655	0.3433	0.2479
	02:00	0.3152	0.4442	1.8315	1.0148	2.5311	0.2929	0.2078	0.1755	0.1245	0.3651	0.3439	0.2560
	04:00	0.4139	0.4685	2.5688	1.2928	3.4477	0.2174	0.1921	0.1359	0.1200	0.3648	0.3053	0.2929

Anexo 4. Resultados Análisis del Componente Principal (ACP) de la serie de tiempo, de los tres escenarios. Los valores en rojo son los coeficientes significativos de las variables.

Escenario 1 = 22-24 de junio					
Variables	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5
Bacilariofitas A	0.676	0.278	-0.442	0.329	0.260
Bacilariofitas B	-0.676	-0.278	0.442	-0.329	-0.260
Dinofitas A	0.731	0.366	-0.126	0.317	0.314
Dinofitas B	-0.731	-0.366	0.126	-0.317	-0.314
Haptofitas A	-0.710	-0.546	0.175	0.053	0.247
Haptofitas B	0.710	0.546	-0.175	-0.053	-0.247
Clorofitas A	0.266	-0.881	0.162	-0.081	0.011
Clorofitas B	-0.266	0.881	-0.162	0.081	-0.011
Criptofitas A	0.751	0.281	0.144	-0.129	-0.532
Criptofitas B	-0.751	-0.281	-0.144	0.129	0.532
Prasinofitas A	-0.818	0.419	-0.127	0.079	-0.062
Prasinofitas B	0.818	-0.419	0.127	-0.079	0.062
Cianofitas A	-0.111	-0.504	-0.436	0.679	-0.222
Cianofitas B	0.111	0.504	0.436	-0.679	0.222
Proclorofitas A	0.380	0.275	0.764	0.071	0.343
Proclorofitas B	-0.380	-0.275	-0.764	-0.071	-0.343
ChlaT A	-0.564	0.660	-0.282	-0.117	-0.053
ChlaT B	0.564	-0.660	0.282	0.117	0.053
Alfa A	-0.403	-0.170	-0.554	-0.487	0.279
Alfa B	0.010	-0.135	0.631	0.466	-0.351
Luz A	0.829	0.029	-0.228	-0.285	-0.099
Luz B	-0.829	-0.029	0.228	0.285	0.099
Flujo	-0.539	0.585	0.293	0.236	-0.072
Reflujo	0.539	-0.585	-0.293	-0.236	0.072
Eigenvalor	8.669	5.346	3.296	2.167	1.598
Proporción	0.361	0.223	0.137	0.090	0.067
Acumulado	0.361	0.584	0.721	0.812	0.878

Continuación...

Escenario 2 = 25 de junio				
Variabes	CP1	CP2	CP3	CP4
Bacilariofitas A	0.022	-0.645	-0.713	-0.291
Bacilariofitas B	-0.022	0.645	0.713	0.291
Dinofitas A	-0.481	0.791	-0.249	0.247
Dinofitas B	0.481	-0.791	0.249	-0.247
Haptofitas A	-0.585	0.645	0.444	-0.257
Haptofitas B	0.585	-0.645	-0.444	0.257
Clorofitas A	-0.481	-0.791	-0.249	0.247
Clorofitas B	0.481	0.791	0.249	-0.247
Criptofitas A	0.977	0.000	-0.240	0.055
Criptofitas B	-0.977	0.000	0.240	-0.055
Prasinofitas A	0.370	0.000	0.916	0.089
Prasinofitas B	-0.370	0.000	-0.916	-0.089
Cianofitas A	0.170	-0.645	0.066	0.749
Cianofitas B	-0.170	0.645	-0.066	-0.749
Proclorofitas A	-0.977	0.000	0.240	-0.055
Proclorofitas B	0.977	0.000	-0.240	0.055
ChlaT A	0.785	0.000	0.406	-0.403
ChlaT B	-0.785	0.000	-0.406	0.403
Alfa A	0.585	0.645	-0.444	0.257
Alfa B	-0.585	-0.645	0.444	-0.257
Luz A	0.170	0.645	0.066	0.749
Luz B	-0.170	-0.645	-0.066	-0.749
Flujo	-0.022	-0.645	0.713	0.291
Reflujo	0.022	0.645	-0.713	-0.291
Eigenvalor	7.736	7.500	5.325	3.439
Proporción	0.322	0.312	0.222	0.143
Acumulado	0.322	0.635	0.857	1.000

Continuación...

Escenario 3 = 26-27 de junio						
Variabes	CP1	CP2	CP3	CP4	CP5	CP6
Bacilariofitas A	0.939	-0.126	-0.035	0.072	0.033	0.228
Bacilariofitas B	-0.939	0.126	0.035	-0.072	-0.033	-0.228
Dinofitas A	0.746	-0.400	0.042	0.411	0.053	0.173
Dinofitas B	-0.746	0.400	-0.042	-0.411	-0.053	-0.173
Haptofitas A	-0.406	-0.586	-0.331	0.102	0.498	0.225
Haptofitas B	0.406	0.586	0.331	-0.102	-0.498	-0.225
Clorofitas A	-0.252	0.931	0.061	0.101	0.059	0.062
Clorofitas B	0.252	-0.931	-0.061	-0.101	-0.059	-0.062
Criptofitas A	-0.322	-0.166	-0.751	0.324	-0.124	-0.450
Criptofitas B	0.322	0.166	0.751	-0.324	0.124	0.450
Prasinofitas A	-0.432	-0.690	0.396	-0.260	-0.131	0.038
Prasinofitas B	0.432	0.690	-0.396	0.260	0.131	-0.038
Cianofitas A	0.925	0.131	-0.146	-0.117	0.090	-0.220
Cianofitas B	-0.925	-0.131	0.146	0.117	-0.090	0.220
Proclorofitas A	-0.184	0.438	-0.504	-0.453	0.418	0.284
Proclorofitas B	0.184	-0.438	0.504	0.453	-0.418	-0.284
ChlaT A	-0.616	-0.431	-0.346	0.068	-0.495	0.266
ChlaT B	0.616	0.431	0.346	-0.068	0.495	-0.266
Alfa A	0.329	-0.096	-0.037	-0.836	-0.214	0.049
Alfa B	-0.186	0.329	0.112	0.833	0.280	0.167
Luz A	0.331	0.648	-0.371	-0.002	-0.532	0.121
Luz B	-0.400	-0.387	0.262	-0.172	0.561	-0.534
Flujo	-0.641	0.543	0.324	0.228	0.004	0.049
Reflujo	0.641	-0.543	-0.324	-0.228	-0.004	-0.049
Eigenvalor	7.6852	5.8485	2.8932	2.7025	2.1515	1.4139
Proporción	0.32	0.244	0.121	0.113	0.09	0.059
Acumulado	0.32	0.564	0.684	0.797	0.887	0.946