

*Ustedes me dicen, entonces, que tengo que perecer  
como también las flores que cultivé perecerán,*

*¿De mi nombre nada quedará,  
nadie mi fama recordará?*

*Pero los jardines que planté, son jóvenes y crecerán...  
Las canciones que canté, ¡cantándose seguirán!*

Príncipe acolhua Huexotzínca



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA  
*Iztapalapa*  
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD  
DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



INFLUENCIA DE LAS CONDICIONES FÍSICO-QUÍMICAS SOBRE EL  
FITOPLANCTON Y SU RESPUESTA AL ENRIQUECIMIENTO DE NUTRIENTES  
EN MESOCOSMOS EN LAGUNAS COSTERAS MEXICANAS

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE  
DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P R E S E N T A

FRANCISCO VARONA CORDERO

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. Francisco José Gutiérrez Mendieta

ASESORES:

Dra. Maria Esther Meave del Castillo  
Dr. Víctor H. Rivera Monroy.

México D. F., Junio de 2011.



El Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACYT y cuenta con el apoyo del mismo Consejo con el convenio PFP-20-93.

El jurado designado por la Comisión del Doctorado en Ciencias Biológicas de la UAM

(Unidades Cuajimalpa, Iztapalapa y Xochimilco)

Aprobó la Tesis que presentó

**FRANCISCO VARONA CORDERO**

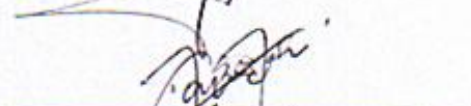
El día 16 de Junio de 2011.

**Sinodales:**

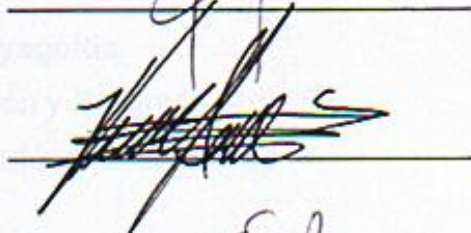
**Dr. Francisco J. Gutiérrez Mendieta (Presidente)**



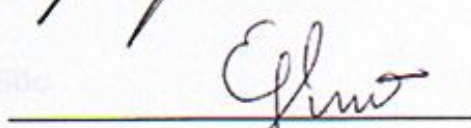
**Dra. María E. Meave del Castillo (Secretaria)**



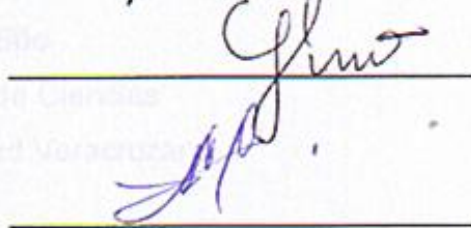
**Dr. Víctor H. Rivera-Monroy (Vocal)**



**Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia (Vocal)**



**Dr. José A. Aké Castillo (Vocal)**



El jurado designado por la Comisión del Doctorado en Ciencias Biológicas de la UAM

(Unidades Cuajimalpa, Iztapalapa y Xochimilco)

Aprobó la Tesis que presentó

FRANCISCO VARONA CORDERO

El día 16 de Junio de 2011.

**Sinodales:**

**Dr. Francisco J. Gutiérrez Mendieta (Presidente)** \_\_\_\_\_

**Dra. María E. Meave del Castillo (Secretaria)** \_\_\_\_\_

**Dr. Víctor H. Rivera-Monroy (Vocal)** \_\_\_\_\_

**Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia (Vocal)** \_\_\_\_\_

**Dr. José A. Aké Castillo (Vocal)** \_\_\_\_\_



COMITÉ TUTORIAL

DIRECTOR DE TESIS

**Dr. Francisco José Gutiérrez Mendieta**

Profesor Titular “C”, Universidad Autónoma Metropolitana

ASESORES

**Dra. Maria Esther Meave del Castillo**

Profesor Titular “C”, Universidad Autónoma Metropolitana

**Dr. Víctor H. Rivera Monroy**

Profesor Asistente, Department of Oceanography and Coastal Sciences  
Louisiana State University

SINODALES

**Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia**

Profesor Titular “B”, División de Investigación y Posgrado –UICSE  
FES- Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México

**Dr. José A. Aké Castillo**

Profesor Titular “C”, Instituto de Ciencias  
Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana

Varona Cordero Francisco

El presente trabajo se realizó en el Laboratorio de Ecosistemas Costeros  
Departamento de Hidrobiología en la Universidad Autónoma Metropolitana unidad  
Iztapalapa.

Bajo la Dirección de:

Dr. Francisco José Gutiérrez Mendieta.





Doctorado en Ciencias Biológicas

A mi madre Isabel,  
mis hermanas Patricia y Guadalupe  
y a ti, Eloisa.

## AGRADECIMIENTOS

A la Comisión del Doctorado en Ciencias Biológicas.

Mi más sincero agradecimiento y respeto al Dr. Francisco Gutiérrez Mendieta, por su apoyo durante estos años.

A mi comité tutorial por las atinadas recomendaciones para mejorar este trabajo.

Al personal de la estación del CICOLMA por las facilidades otorgadas para el desarrollo de este trabajo.

A la Academia Nacional de Investigación y Desarrollo, A. C., por el préstamo de YSI usado en los muestreos.

A mis amigos, el *mesocosmos team*: Ángeles, Adolfo, Ivanhoe y Juan por su ayuda durante los muestreos y en el laboratorio.



## RESUMEN

En las lagunas Chantuto-Panzacola (CHP) y Carretas-Pereyra (CP), Chiapas los resultados mostraron que ambos sistemas tienen características similares, debido a que se encuentran sometidos a la misma presión ambiental. La variabilidad espacial fue importante ya que favoreció, en cada sistema, el desarrollo de dos zonas funcionales diferentes: una zona de influencia marina (ZIM) y una zona de influencia de agua dulce (ZID). La distribución del fitoplancton, la composición y abundancia fueron influenciadas por dicha zonación. Durante secas, las asociaciones de especies de las lagunas estuvieron compuestas de diatomeas neríticas distribuidas principalmente en la zona ZIM, mientras que los dinoflagelados y las diatomeas salobres conformaron las asociaciones en la zona ZID. La salinidad, la temperatura, el oxígeno disuelto y el amonio fueron los factores que afectaron la distribución de las especies. Durante lluvias, las asociaciones se correlacionaron con los nutrientes y la composición estuvo dominada por grupos de agua dulce, principalmente en la zona ZID, mientras que las diatomeas céntricas dominaron en la ZIM.

En la laguna la Mancha, en condiciones de boca abierta, los cambios en los parámetros físicos, químicos, nutrientes y clorofila *a*, estuvieron relacionados con la variabilidad estacional y espacialmente con la zona de influencia (dulceacuícola o marina). Las variables físico-químicas variaron significativamente entre épocas climáticas y aunque espacialmente también, no se registraron diferencias entre las zonas norte y sur del sistema. Los nutrientes variaron temporal y espacialmente, el amonio, los nitratos más nitritos y los silicatos, registraron la concentración más alta durante los nortes en la zona sur y las más bajas en secas en la zona norte; siendo el amonio la forma nitrogenada dominante (80%). Se identificó una relación entre la biomasa fitoplanctónica con el nitrógeno inorgánico disuelto y el tiempo de residencia *y*. Durante la época de nortes la concentración de biomasa fue la más alta, probablemente al efecto combinado de la resuspensión de los sedimentos, que incorpora nutrientes a la columna de agua y del tiempo de residencia (>50 días) que

permite que el fitoplancton crezca. En lluvias, la precipitación y la mayor descarga del río, incrementaron el volumen de agua de la laguna generando un mayor intercambio con el mar adyacente, disminuyendo el tiempo de residencia, por lo que los nutrientes fueron exportados.

La respuesta a la adición de nitrógeno y fósforo (+N, +P y +N:P16) de la comunidad fitoplanctónica de la laguna La Mancha, Ver., dio como resultado que durante la época de secas (años 2006 y 2007) el nitrógeno fue el elemento que limitó al fitoplancton, debido a que en el tratamiento +N o en conjunto con el P (+N:P 16), la biomasa (clorofila *a*) se incrementó. La abundancia del picofitoplancton también aumentó en el tratamiento +N. Mientras el microfitoplancton alcanzó una máxima abundancia en el tratamiento +N:P16. La composición del fitoplancton cambió en el tratamiento +N:P16 de una comunidad inicial dominada por dinoflagelados como *Protoperdinium* spp. y *Prorocentrum* spp. a otra compuesta de diatomeas (*Thalassiosira* y *Nitzschia longissima*). En el tratamiento +N se estimuló el crecimiento de las picocianobacterias del género *Synechococcus*. Los cambios en la abundancia fueron confirmados mediante la determinación de los pigmentos biomarcadores.

La respuesta de la comunidad de fitoplancton a la adición de nutrientes se caracterizó por una sucesión de organismos *S-C* estrategias (población inicial) seguida por una *R*-estrategas. Las especies que reportaron mayor crecimiento en los experimentos a corto plazo fueron las *R*-estrategas

**Palabras clave:** Lagunas costeras, variación espacio-temporal, clorofila *a*, grupos funcionales fitoplanctonicos, mesocosmos, Citometría de flujo, HPLC.

## ABSTRACT

In the coastal lagoons of Chantuto-Panzacola (CHP) y Carretas-Pereyra (CP), Chiapas, the results show that both systems have similar characteristics because they have the same physical forcing (river discharge, seawater intrusion and, in general, weather). Spatial variability is especially important because it favors, during each season, the development of two different functional zones: a marine influence zone (MIZ) and a freshwater influence zone (FIZ). Phytoplankton distribution, composition and abundance were influenced by this environmental variation. During the dry season, assemblages in these lagoons are mainly comprised of neritic diatoms distributed in the MIZ, whereas dinoflagellates and brackish diatoms make up FIZ assemblages. Salinity, temperature, dissolved oxygen and ammonium were the most relevant environmental factors affecting the variation in the distribution of these assemblages. During the rainy season, assemblages were correlated with nutrient concentrations, while their composition was dominated by freshwater groups mainly in the FIZ, whereas in the MIZ centric diatoms were dominant.

In the La Mancha lagoon, under open mouth conditions, changes in physical and chemical variables nutrients and chlorophyll *a* were related to seasonal and spatial variability in the area of influence (freshwater or marine). The physico-chemical variables varied significantly between seasons and even spatially, also no differences between north and south areas of the system. Nutrients varied temporally and spatially, ammonium, nitrate + nitrite and silicate showed the highest concentration in the *nortes* season in the south zone and the lowest in the dry season in the north zone, being the ammonium nitrogen the dominant nitrogen form (80%). A relationship between phytoplankton biomass and dissolved inorganic nitrogen and residence time was detected. During the *nortes* season, the biomass concentration was the highest, probably the due to the combined effect of the resuspension of sediments, incorporating nutrients into the water column and residence time (> 50 days) that allows the phytoplankton to grow. During the wet season, higher rainfall

and river discharge, increased the volume of water in the lagoon creating a greater exchange with the adjacent sea, reducing the residence time, so that nutrients were exported.

The response to nitrogen and phosphorus addition (+ N, + P and + N: P16) of the phytoplankton community in La Mancha lagoon, Veracruz, indicate that nitrogen was the limiting element for phytoplankton during the dry season (years 2006 and 2007), because in the + N treatment or in combination with P (+ N: P 16), the biomass (chlorophyll a) increased. Picophytoplankton abundance also increased in the + N treatment. While microphytoplankton reached a maximum abundance in the treatment + N: P16. The phytoplankton composition changed in the treatment + N:P16 starting with a community dominated by dinoflagellates like *Protoperdinium* spp. and *Prorocentrum* spp. To another consisting of diatoms (eg *Thalassiosira* and *Nitzschia longissima*). In the + N treatment stimulated the growth of the picocyanobacteria *Synechococcus* sp. The changes in abundance were confirmed by the determination of the biomarkers pigments.

The response of the phytoplankton community to nutrient addition was characterized by a succession of *S-C* strategists organisms (initial population) followed by *R*-strategists. The species that showed the higher growth in the short-term experiments were the *R*-strategists.

**Keywords:** Coastal lagoons, spatio-temporal variation, chlorophyll a, phytoplankton functional groups, microcosms, flow cytometry, HPLC.

## CONTENIDO

DEDICATORIAS.....	vi
AGRADECIMIENTOS.....	vii
RESUMEN.....	1
ABSTRACT .....	3
INTRODUCCIÓN.....	6
CAPÍTULO 1	
RELACIÓN DE LA COMUNIDAD FITOPLANCTÓNICA CON LAS VARIACIONES DE LOS PARÁMETROS FÍSICOS Y QUÍMICOS EN DOS LAGUNAS COSTERAS TROPICALES (CARRETAS PEREYRA Y CHANTUTO-PANZACOLA). 9	
CAPÍTULO 2	
VARIACIÓN ESPACIO TEMPORAL DE LOS PARAMETROS FÍSICOS Y QUÍMICOS, NUTRIENTES Y CLOROFILA A EN LA LAGUNA LA MANCHA, VERACRUZ..... 43	
CAPÍTULO 3	
EVALUACIÓN DE LA RESPUESTA DE LA COMUNIDAD FITOPLANCTÓNICA DE LA LAGUNA LA MANCHA AL ENRIQUECIMIENTO DE NUTRIENTES EN MICROCOSMOS..... 82	
CAPÍTULO 4	
CONCLUSIONES GENERALES ..... 153	
REFERENCIAS ..... 168	
ANEXOS..... 191	
ANEXO 1. Análisis Estadístico Capítulo 2..... 191	
ANEXO 2. Análisis Estadístico Capítulo 3..... 197	
ANEXO 3. Artículo Publicado..... 216	



## INTRODUCCIÓN

El objetivo central en ecología acuática es identificar los principales procesos que controlan la dinámica de las comunidades en los ecosistemas (Legendre, *et al.*, 1999). Información sobre estos procesos es necesaria para predecir e identificar cambios en los sistemas como una respuesta a la presión natural o antropogénica. En sistemas estuarinos como las lagunas costeras, una variación en las proporciones de nutrientes (N:P, Si:N:P) puede causar un cambio en la estructura de la comunidad fitoplanctónica (Tilman *et al.*, 1982; Roberts *et al.*, 2003; Lagus *et al.*, 2004) esto en adición al incremento en las concentraciones de nitrógeno (N), fósforo (P) y sílice (Si) por efecto de la descarga de los ríos. Los cambios estructurales incluyen tanto la dominancia de un grupo en particular (diatomeas, fitoflagelados, etc), su abundancia ( $\text{cel l}^{-1}$ ) y la proporción por tallas (pico, nano y micro; Duarte *et al.*, 2000 b; Agawin *et al.*, 2000) alterando así la dinámica de la trama trófica (Mousseau *et al.*, 2001). Aunque el fitoplancton generalmente requiere N, Si y P en una proporción de 16:16:1, conocido como la proporción de Redfield (Redfield, 1958), los requerimientos de nutrientes en especies individuales varían dependiendo de la cinética de asimilación específica así como de su capacidad de almacenamiento (Tilman *et al.*, 1982).

Aunque estadísticamente la composición del fitoplancton, en cuanto a N, Si y P está en una proporción de 16:16:1, conocido como la proporción de Redfield

([Redfield, 1958](#)), los requerimientos de nutrientes en especies individuales varían dependiendo de la cinética de asimilación específica así como de su capacidad de almacenamiento ([Tilman \*et al.\*, 1982](#)).

En general, en las lagunas costeras de México, a pesar del gran número de métodos utilizados para identificar la limitación potencial por nutrientes, la comparación de las relaciones estequiométricas en relación a lo propuesto por Redfield ha sido el método más utilizado ([Castañeda y Contreras, 2001](#)). Sin embargo, este es poco útil para evaluar si una población está limitada por algún nutriente en un punto dado en el tiempo ([Fong \*et al.\*, 1993](#)).

Para determinar si las concentraciones de nutrientes son limitantes, se requiere de estudios experimentales que evalúen una potencial limitación de los mismos, donde uno o varios nutrientes (N, P, Si) en diferentes proporciones (N:P y Si:N:P) se agreguen simultáneamente a un volumen determinado de agua para observar si el crecimiento algal es estimulado ([Zou \*et al.\*, 2001](#)).

Este documento está integrado por cuatro capítulos. En el primero se realiza un análisis de la relación entre parámetros físicos y químicos con la comunidad del fitoplancton en las lagunas costeras Carretas-Pereyra y Chantuto-Panzacola en el estado de Chiapas durante dos épocas climáticas contrastantes (Capítulo 1). El objetivo fue de identificar a las asociaciones de especies del fitoplancton y evaluar su

respuesta a los cambios estacionales en dos ambientes altamente compartamentalizados.

El Capítulo 2 presenta el análisis de la variación espacio temporal de los parámetros físicos, químicos y clorofila en la laguna La Mancha durante el periodo de abril de 2005 a septiembre de 2007 cuando la boca de la laguna se encuentra abierta como resultado de la dinámica de transporte de sedimentos en dicha estación del año. El objetivo fue identificar los factores asociados con la variabilidad espacio temporal así como determinar si los cambios en biomasa del fitoplancton están asociados a las fluctuaciones de los nutrientes inorganicos.

En el capítulo 3 se presentan los resultados de un estudio experimental *in situ*, a partir del empleo de microcosmos realizado en la laguna La Mancha. El objetivo de la experimentación fue validar la limitación por nutrientes establecida a partir de la estequiometria (N:P), así como determinar el efecto del enriquecimiento de nutrientes (N, P, Si y N:P ) sobre la biomasa del fitoplancton. Por ultimo, en el capítulo 4 se propone un modelo conceptual que describe el papel relativo de los grupos funcionales a partir de los resultados del efecto del enriquecimiento de nutrientes descrito en el capítulo 3, en combinación con los resultados de la caracterización de la comunidad de fitoplancton discutida en el capítulo 1.

## CAPÍTULO 1

# **RELACIÓN DE LA COMUNIDAD FITOPLANCTÓNICA CON LAS VARIACIONES DE LOS PARÁMETROS FÍSICOS Y QUÍMICOS EN DOS LAGUNAS COSTERAS TROPICALES (CARRETAS PEREYRA Y CHANTUTO-PANZACOLA)<sup>1</sup>**

---

<sup>1</sup> Versión adaptada del artículo publicado como: Varona-Cordero, F., Gutiérrez-Mendieta, F. J. y M. E. Meave del Castillo. Phytoplankton assemblages in two compartmentalized coastal tropical lagoons (Carretas-Pereyra and Chantuto-Panzacola, Mexico) *Journal of Plankton Research*, (2010) Vol 32 No.9: 1283-1299, first published online April 23, 2010 doi:10.1093/plankt/fbq043. ANEXO 1.

## 1. 1 INTRODUCCIÓN

La relación entre la variación de la composición de especies fitoplanctónicas y los cambios en las variables medio ambientales, especialmente la disponibilidad de luz y nutrientes, están ampliamente descritos en estuarios templados ([Maclsaac y Dugdale, 1972](#); [Kocum et al., 2002](#); [Adolfo et al., 2006](#); [López et al., 2007](#)). Evidencia reciente sugiere que la productividad primaria así como el tamaño, estructura y composición de la comunidad fitoplanctónica en lagunas costeras tropicales cambia en respuesta a las variaciones hidrológicas entre las épocas de secas y lluvias y en escalas de tiempo más cortas por eventos de resuspensión generados por el viento ([Alongi, 1998](#)). Diversas variables se han señalado para explicar esta relación: nutrientes y salinidad o luz ([Lassen et al., 2004](#)), intercambio mareal ([Su et al., 2004](#)), entrada de nutrientes resultado de la precipitación ([Chagas y Suzuki, 2005](#)) y las fluctuaciones en la salinidad y la menor disponibilidad de nutrientes ([Melo et al., 2007](#)).

En México, varios estudios han establecido la variación estacional del fitoplancton en las lagunas costeras. [Santoyo, \(1994\)](#) encontró que en las lagunas costeras mexicanas la composición del fitoplancton sigue un patrón general relacionado principalmente con la tolerancia a la salinidad de las especies (limnética-euhalinas). [Martínez-López et al. \(2007\)](#) demostraron que existió una relación entre el *bloom* de fitoplancton y la entrada de nutrientes en una laguna costera afectada por la escorrentía agrícola. [Herrera-Silveira y Morales-Ojeda, \(2009\)](#) encontraron, en la zona costera de la península de Yucatán, que la estructura del fitoplancton

(abundancia, riqueza de especies y diversidad) se relacionó con la calidad del agua, indicando su dependencia con la disponibilidad de recursos y de la variación de los factores ambientales. En la laguna de Sontecomapan, [Aké-Castillo y Vázquez, \(2008\)](#) no sólo determinaron que la salinidad y los silicatos fueron las variables que más influyen en la caracterización estacional de la comunidad fitoplanctónica, sino también que la concentración de la materia orgánica generada por el manglar tiene una fuerte influencia significativa. En este caso, los dinoflagelados se encontraron asociados con altas concentraciones de fenoles, mientras que las diatomeas se asociaron con concentraciones medias y bajas e esos compuestos. Sin embargo, todos estos estudios destacan la necesidad de un estudio a largo plazo así como bioensayos (o mesocosmos) para comprender mejor la relación entre el medio ambiente y los cambios en la composición fitoplanctónica.

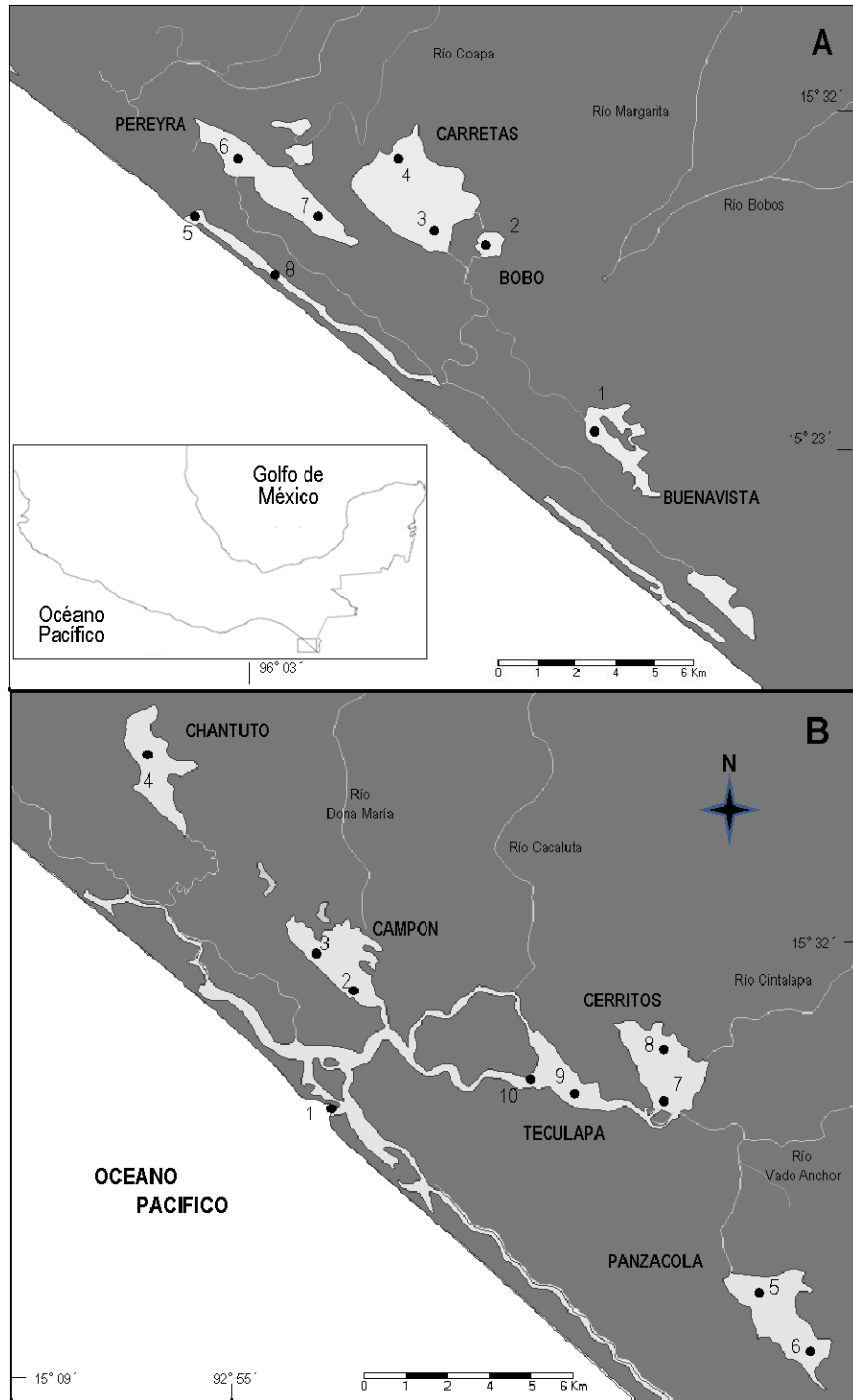
[Boyer, \(2006\)](#) y [Boyer et al. \(1997\)](#) mediante un análisis de componentes principales (ACP), seguido por un análisis de agrupamiento, clasificaron a la Bahía de la Florida y los estuarios de la costa sur de Florida en estaciones distribuidas espacialmente con características similares en la calidad del agua (es decir, zonas de similar influencia: ZSI). Ese enfoque, junto con el estudio de las comunidades de fitoplancton, se ha traducido en la identificación comunidades planctónicas *exclusivas* de cada ZSI ([Souissi et al., 2000](#)).

En el presente estudio, se utilizó el ACP y el análisis de agrupamiento para determinar las diferencias espacio-temporales y las similitudes de las asociaciones del fitoplancton en Chantuto-Panzacola (CHP) y Carretas-Pereyra (CP) dos lagunas costeras del estado de Chiapas, y su relación con las variación espacio-temporal de los parámetros físicos y químicos que caracterizan cada uno de los sistemas lagunares.

## 1. 2 ÁREA DE ESTUDIO

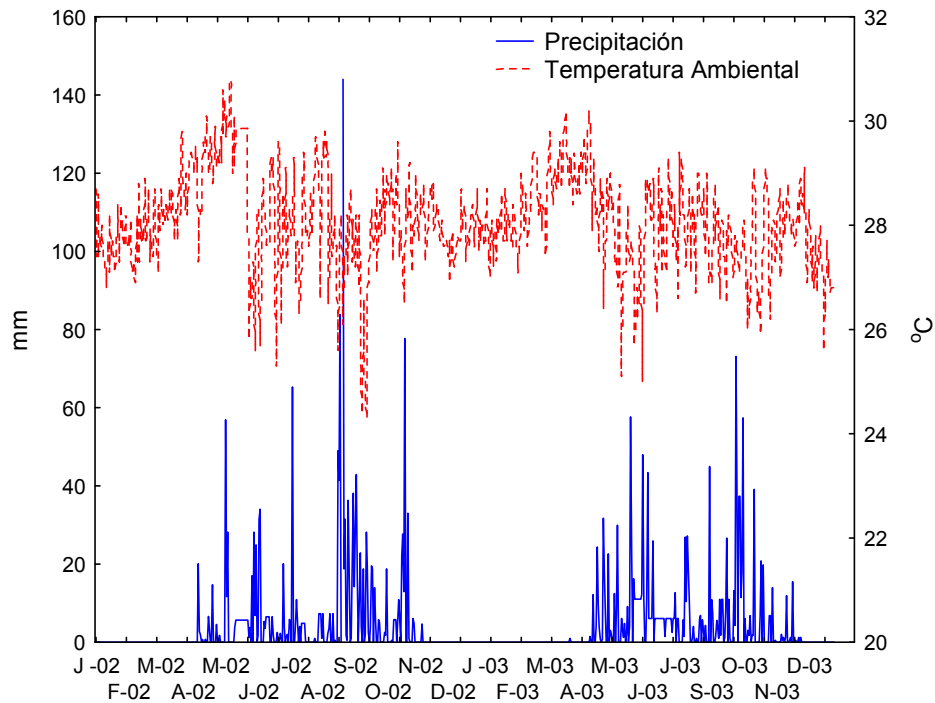
El sistema lagunar-estuarino Chantuto-Panzacola (CHP de aquí en adelante) se localiza en la costa sur del Pacífico mexicano, está constituido por cinco cuerpos de agua en los que desembocan seis ríos ([INE-SEMARNAP, 1999](#)) y tiene una extensión total de 18, 000 Ha ([Fig. 1.1A](#)). El sistema Carretas-Pereyra (CP de aquí en adelante) está constituido por tres lagunas principales y posee una extensión total de 3, 696 Ha, en este complejo lagunar desembocan de norte a sur cinco ríos ([Fig. 1.1B](#)).

El régimen de mareas en ambas lagunas es micromareal (<2 m), mixto con predominancia semidiurna; la alternancia del ciclo mareal es quincenal entre mareas vivas y muertas ([CICESE, 2003](#)). El clima de la región es del tipo Am (w) igw” cálido subhúmedo ([INE-SEMARNAP, 1999](#)), la mayor parte de las lluvias (70% de la precipitación anual) comprende la época del verano y principios de otoño, siendo la causa principal de la lluvia los vientos alisios que soplan del noreste y que cargan de humedad al pasar por el Golfo de México ([Cardoso, 1979](#)).



**Fig. 1. 1.** Sistemas lagunares Carretas-Pereyra (A) y Chantuto-Panzacola (B). Se indican las estaciones de muestreo (●).





**Fig. 1. 2.** Precipitación (mm) y temperatura ambiental (°C) durante el periodo de estudio (2002-2003; [SMN-CNA, 2008](#))

La temperatura ambiental presenta generalmente dos máximos durante el año que se corresponden con el doble paso del sol por el cenit del lugar; el primero se presenta durante mayo y el segundo en el mes de agosto ([Cardoso, 1979](#); [Fig. 1.2](#)).

Estudios previos en los que se empleó el análisis de componentes principales ([Varona-Cordero y Gutiérrez, 2003](#); [Varona-Cordero, 2004](#)), establecieron que los meses que definen claramente a cada una de las épocas climáticas propias de la zona son abril para la época de secas y octubre para la de lluvias. En éstos meses se detectó que existe un alto coeficiente de variación en las tendencias de los parámetros físico-químicos (84% en CHP y 63% en CP; [Varona-Cordero y Gutiérrez, 2003](#); [Varona-Cordero, 2004](#)), así como la presencia de valores extremos durante los

meses de muestreo, lo cual refleja una alta heterogeneidad espacial entre las estaciones. También se identificó, usando un análisis cluster, que en los meses característicos de cada época (abril y octubre), se pueden definir las zonas de similar influencia (ZSI) las cuales sirvieron para delimitar ambientes típicos (Varona-Cordero y Gutiérrez, 2003; Varona-Cordero, 2004). Dichas zonas se modifican en extensión y ubicación a lo largo del año, evidenciando la marcada heterogeneidad espacial de las lagunas; así como el efecto de factores externos tales como los aportes de agua marina y continental asociados a cambios en la meteorología regional.

### **1. 3 MATERIAL Y MÉTODOS**

#### *1. 3. 1 Procedimientos de campo y de laboratorio*

Se llevaron a cabo campañas de muestreo en 2002 (abril, junio, agosto y noviembre) y 2003 (febrero y mayo) en las que se muestrearon 10 estaciones en CHP y 9 en CP (Fig. 1.1), abarcando los principales cuerpos lagunares, así como las entradas de ríos y la comunicación con el mar. Empleando una sonda Horiba U-22 (calibrada previamente a cada muestreo) se determinó la temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, sólidos disueltos totales y la turbidez a 0.5 m de profundidad ( $\approx 1.5$  m profundidad total).

Las muestras empleadas en el análisis de nutrientes fueron filtradas a través de filtros de fibra de vidrio Whatman GF/F y congeladas hasta su determinación empleándose los métodos propuestos por Strickland y Parsons (1972). La

productividad primaria se evaluó midiendo los cambios en la concentración de oxígeno según el método de las botellas claras y oscuras (Gaarder y Gran, 1927), siguiendo las sugerencias propuestas por Brower y Zar (1981). Por cuestiones logísticas, las botellas fueron incubadas a bordo de la lancha durante tres horas en un recipiente de acrílico transparente de 30 L cubierto con una malla que reducía la luz >20%, con el fin de evitar la fotoinhibición de la fotosíntesis y simular lo más cercanamente posible las condiciones naturales de la laguna. No se midieron perfiles verticales de luz, por lo que los valores de productividad deben considerarse solamente como indicativos de la producción primaria fitoplanctónica potencial registrada en estos ambientes. Asimismo, aunque en promedio las lagunas son someras (<1.5 m) no se puede asumir que la productividad fuera homogénea en toda la columna de agua, ya que comúnmente ambos sistemas presentan una alta turbidez. . La asimilación de carbono ( $\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ) se determinó de acuerdo con la relación entre el oxígeno producido y la incorporación de  $\text{CO}_2$  por fotosíntesis (Wetzel y Likens, 1991). Para la estimación de los valores las ecuaciones incluyeron los coeficientes fotosintéticos y de respiración de 1.2 y 1.0 respectivamente. Para la cuantificación de la clorofila a, se empleó la técnica propuesta por SCOR-UNESCO (1980). La extracción se realizó en acetona al 90% en la oscuridad a  $4^\circ \text{C}$  por 24 h y la cuantificación se hizo en un espectrofotómetro Beckman® Du -65.

Para el análisis cualitativo del fitoplancton se obtuvieron muestras mediante arrastres horizontales superficiales durante tres minutos utilizando una red de 60 Ø m de apertura de malla y 30 cm de diámetro en la boca. Las muestras se

preservaron utilizando una solución de formaldehído con una concentración final del 4% (neutralizada con 2% de una solución saturada de borato de sodio). Para el análisis cuantitativo se obtuvieron muestras de botella (1 L), las cuales se fijaron con una solución de lugol-acetato (Wetzel y Likens, 1991). Para la identificación de las diatomeas, las muestras se limpiaron y se realizaron preparaciones permanentes siguiendo la técnica de montaje en resina sintética (marca Hycel, en xilol al 60%) (Simonsen, 1974). Las observaciones se realizaron en un microscopio óptico Zeiss Axioscop.

Para determinar la abundancia de los taxa del fitoplancton, las muestras se homogeneizaron manualmente y se sedimentaron por centrifugación (1500 rpm, 5 min) observándose en una cámara de 10 ml. El volumen sedimentado fue variable y se ajustó en función del número de organismos observados así como de la presencia de detritus. Se identificaron únicamente las especies que se encontraron estructuralmente completas y en las cuales se reconoció la presencia de los cloroplastos. No se consideraron en el conteo las especies heterótrofas como *Protoperidinium* spp.

El conteo e identificación se realizó en un microscopio invertido Zeiss Axiovert-25 provisto de contraste de fases siguiendo las técnicas de Utermöhl (1958) y Hasle (1978). Se llevó a cabo una observación preliminar de toda la cámara (40x), lo que se consideró como un censo, además de realizarse observaciones en forma de transectos paralelos a lo largo del diámetro de la cámara. La identificación se llevó a

cabo empleando bibliografía especializada en función de los grupos dominantes de cada época: [Peragallo, \(1965\)](#); [Round et al. \(1990\)](#) [Licea et al. \(1995\)](#); [Moreno et al. \(1995\)](#); [Tomas, \(1997\)](#) y [Hernández-Becerril, \(2000\)](#) para diatomeas y dinoflagelados; [Hernández-Becerril y Bravo-Sierra, \(2001\)](#) para silicoflagelados; [Bourrelly, \(1966, 1968, 1970\)](#) y [Ortega, \(1984\)](#) para los grupos dulceacuícolas (clorofitas, cianofitas y euglenofitas). La diversidad de especies se calculó por medio de índice de Shannon-Wiener ( $H'$ ):

$$H' = - \sum_{i=1}^{i=N} \frac{n_i}{N} \ln \frac{n_i}{N}$$

donde:  $n_i$  = número de individuos de una sola especie y  $N$  = número total de individuos de la muestra ([Brower y Zar, 1981](#)). Para jerarquizar la dominancia de las especies fitoplanctónicas se empleó el diagrama de Olmstead y Tukey ([Sokal y Rohlf, 1981](#)).

### 1. 3. 2 Análisis estadísticos

El análisis de agrupamiento (cluster) se empleó para identificar las zonas de similar influencia (ZSI), con la distancia euclidiana como medida de distancia y el método de Ward de la varianza mínima como el algoritmo de construcción para el dendrograma ([Pielou, 1984](#)). Este análisis se basó en una matriz de datos estandarizados, donde cada uno de los valores se convirtió a Z (este valor es un normalizado de la distribución normal). Debido a que la realización de este análisis sólo es posible si los datos tienen la misma unidad (adimensional), esta transformación también reduce las diferencias resultado del efecto de la escala de cada variable ([McGarigal et al., 2000](#)). Para definir la distancia verdadera entre los

grupos, se consideró el intervalo total de las distancias entre grupos (donde los elementos agrupados a una distancia de cero tienen una similitud del 100%). Posteriormente, se calculó el valor que correspondería a la similitud del 80%. A partir de estos resultados, se realizó un análisis discriminante para validar los grupos detectados.

Con el fin de definir las *asociaciones* de especies e investigar el efecto de las especies individuales en los patrones de agrupamiento estacional de la estructura fitoplanctónica, se ejecutó un Análisis de Componentes Principales (ACP). Para este análisis se utilizaron los datos de abundancia transformados ( $\log x+1$ ) usando los taxa dominantes de cada época derivados del diagrama de Olmstead y Tukey para cada sistema. Para identificar la co-ocurrencia de especies, se invirtió la matriz de datos dando por resultado que las muestras individuales fueron las variables y las especies las observaciones, y se ejecutó el ACP a esta matriz (análisis inverso), representando por lo tanto a las especies en un espacio *muestral*. Los eigenvalores que se tomaron en cuenta para dichos análisis fueron aquellos recomendados por [Tabachnik y Fidell \(1989; >0.71 y <-0.71\)](#).

Con el fin de establecer la relación fitoplancton-ambiente, los datos se condensaron en dos matrices, una de abundancia de especies por sitio y otra con los factores ambientales aplicándose un análisis de correspondencias canónicas (ACC) ([Pielou, 1984](#)). El diagrama de ordenación, expresó no solo patrones de variación en composición de especies, sino también mostró las relaciones principales entre las

especies y cada una de las variables ambientales (Ter Braak, 1986). El análisis estadístico anterior se procesó en los paquetes STATISTICA 99, NCSS 97 y MVSP 2000 para Windows.

## 1. 4 RESULTADOS

### 1. 4. 1 Características ambientales

En ambas lagunas se pudieron identificar dos zonas (Fig. 1.3): una zona de influencia marina (*ZIM*), caracterizada por salinidades euhalinas (mediana 35.68 ups), alta concentración de oxígeno disuelto ( $2.89 \text{ ml l}^{-1}$ ) y baja concentración de nutrientes (a excepción de los silicatos en CHP, Tabla 1.1). La relación N: P sugirió un ambiente con una aparente limitación de nitrógeno. Además se identificó una zona de influencia de agua dulce (*ZID*) que se caracterizó por una salinidad  $<1$  ups, una mayor profundidad ( $>1$  m), menor temperatura ( $<30^\circ \text{ C}$ ) y alta biomasa fitoplanctónica ( $30.41$  y  $35.18 \mu\text{g L}^{-1}$  de clorofila *a* en CHP y CP, respectivamente).

Los dos sistemas (CHP y CP) comparten regímenes meteorológicos similares y los rasgos lagunares básicos, pero tienen algunas características únicas en términos de los factores que controlan la distribución y abundancia del fitoplancton. Durante secas, el desarrollo de la *ZIM* esta determinada en gran medida por el intercambio mareal favorecida por la geomorfología de los sistemas. En ambas lagunas tienen características similares *ZIM*.

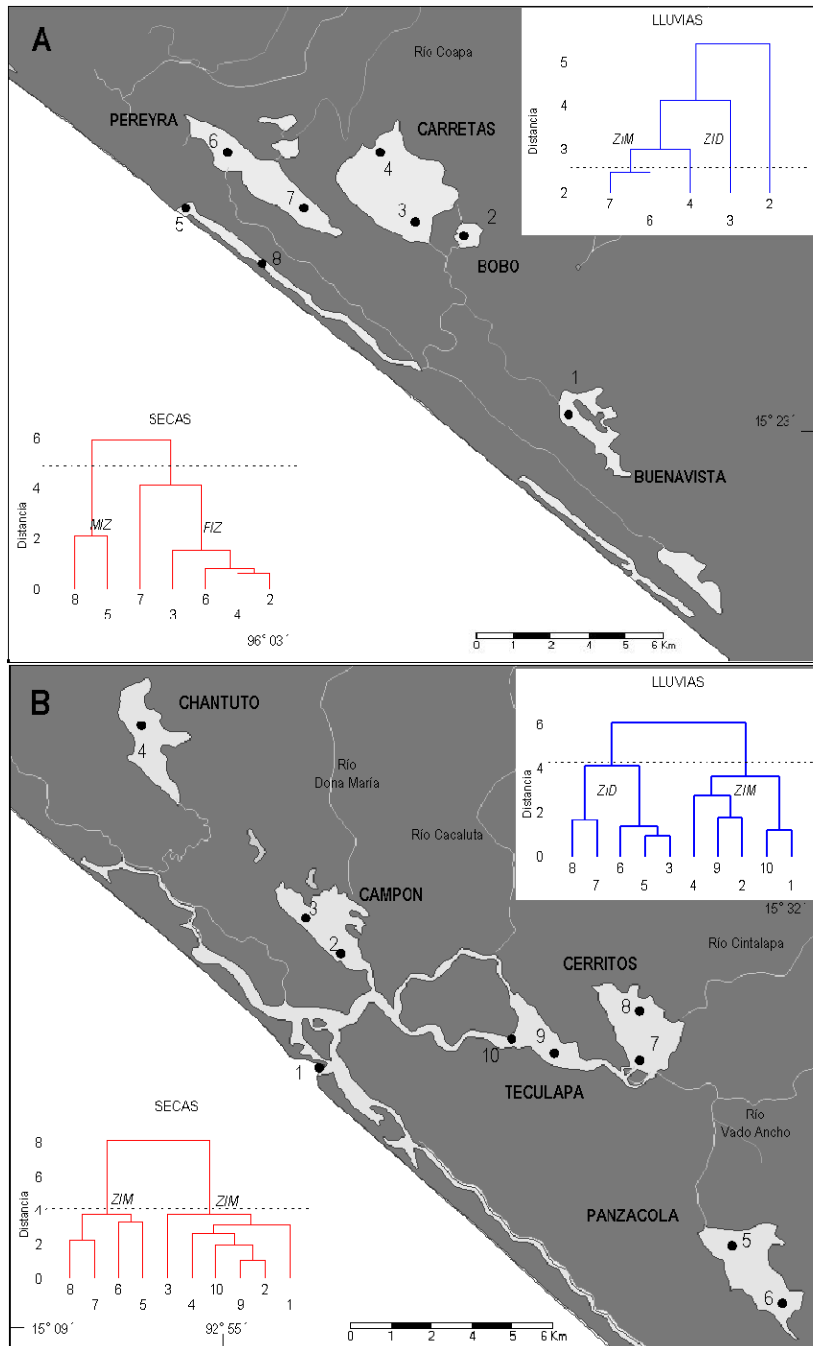
Durante la temporada de lluvias, la salinidad disminuye en la ZIM ( $< 6$  ups) como consecuencia de la entrada de agua dulce y el aumento en la temperatura ( $>30^{\circ}$  C), debido al agua que ingresa al sistema con la marea.

Además, el incremento significativo en las concentraciones de nutrientes (principalmente nitratos, ortofosfatos y silicatos, [Tabla 1.1](#)), así como la relación inversa entre sus concentraciones y la salinidad ( $r = -0.36$ ,  $r = -0.49$  y  $r = -0.33$ ,  $P < 0.05$ , respectivamente), reflejan la influencia de la descarga del río a la laguna. A principios de noviembre, las concentraciones de nutrientes disminuyen gradualmente debido a la disminución del tiempo de residencia, de 26 a 2.31 días ([Varona-Cordero, 2004](#)), que se traduce en el transporte de sedimentos y nutrientes hacia el mar adyacente.

#### *1. 4. 2 Composición fitoplanctónica y distribución*

Durante el periodo de estudio, 72 taxa (distribuidos en 36 géneros) fueron observados en CHP y 71 (39 géneros) en CP ([Anexo 1](#)). Más del 60% estuvo representado por las diatomeas en ambos sistemas, 10% correspondió a los dinoflagelados, 3% a las euglenofitas, 3% a las cianofitas, 16 y 12% a las clorofitas y por último los silicoflagelados (1%), representados únicamente por un género.





**Fig. 1. 3.** Zonación en Carretas-Pereyra (A) y Chantuto-Panzacola (B) basada en el análisis cluster de acuerdo con las variables físico-químicas durante las épocas de secas y lluvias.

Durante la época de secas en CHP, 47 especies fueron clasificadas como dominantes, al mostrar densidades mayores a  $4.6 \times 10^3$  cel L<sup>-1</sup> y una frecuencia de aparición de más del 40% (Fig. 1.3A). La mayoría de los taxa dominantes fueron diatomeas. Los taxa más abundantes (densidades  $>1.2 \times 10^4$  cel L<sup>-1</sup>) fueron *Entomoneis alata*, *Protoperidinium conicum* y *Surirella fastuosa*, mientras que *Gyrosigma* spp., *Nitzschia* sp. 2 y *Pinnularia* spp. fueron las más frecuentes (>80%).

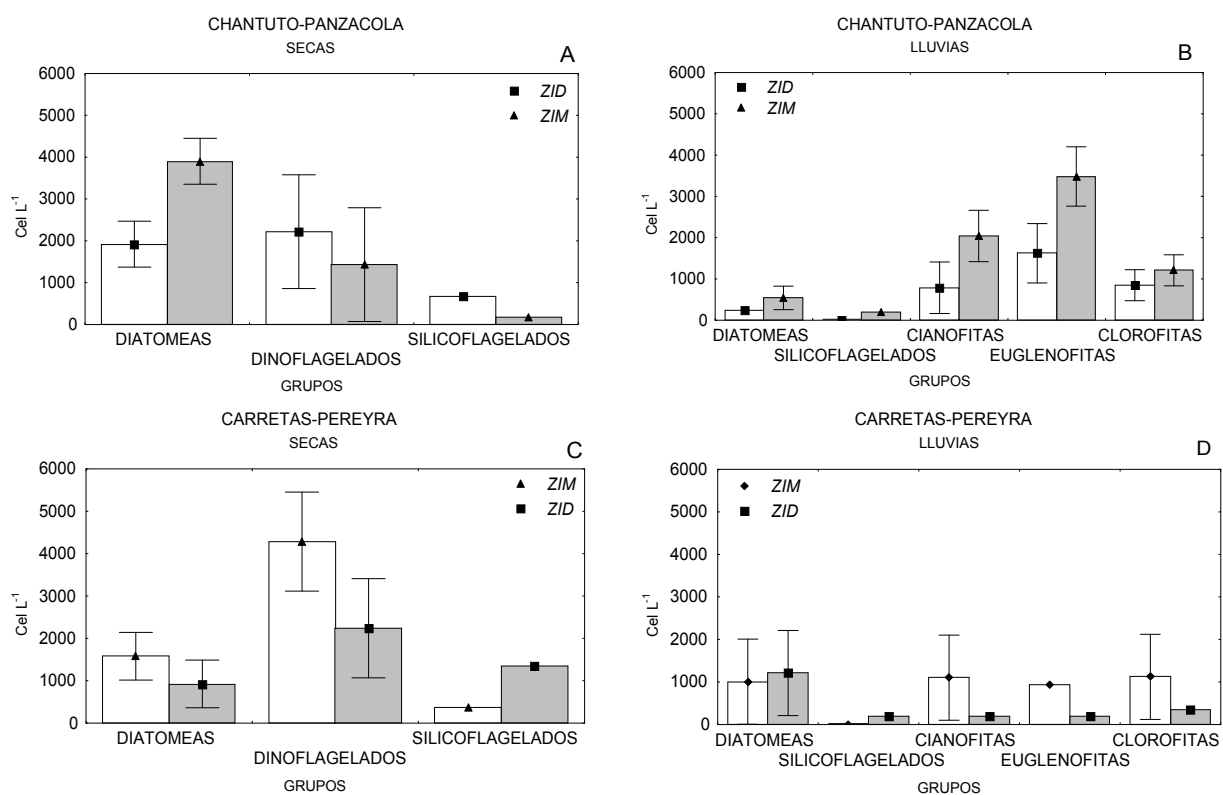
En CHP la distribución espacial mostró que las diatomeas constituyeron el grupo dominante en la zona ZIM (Fig. 1.4A), destacando *Coscinodiscus radiatus*, *Gyrosigma* sp. y *Lyrella* sp. como las más abundantes (densidad  $>2.23 \times 10^3$  cel L<sup>-1</sup>), los dinoflagelados mostraron una mayor variabilidad en la zona ZID ya que fue en esta zona donde se presentaron las siete especies, mientras que *Protoperidinium conicum* se presentó en ambas zonas.

Durante octubre (lluvias), se registró la presencia de grupos con afinidad dulceacuícola como las clorofilas, que representaron el 23% de la composición total, así como de las euglenofitas (13%) y cianofitas (10%), mientras que las diatomeas fueron de nueva cuenta el grupo dominante (54%). En CHP se registró la presencia de 39 taxa, de los cuales 12 fueron dominantes, al presentar densidades  $>1.69 \times 10^3$  cel L<sup>-1</sup> y una frecuencia  $>32\%$ , en donde *Closterium* spp., *Euglena* spp., *Anabaena* spp. y *Phacus* spp. (Fig. 1.5 C) fueron las más abundantes.



**Tabla. 1. 1.** Caracterización ambiental durante cada época climática en Chantuto-Panzacola (CHP) y Carretas Pereyra (CP).

	CHANTUTO-PANZACOLA (CHP)								CARRETAS-PEREYRA (CP)							
	SECAS				LLUVIAS				SECAS				LLUVIAS			
	ZID	ZIM	ZID	ZIM	ZID	ZIM	ZID	ZIM	ZID	ZIM	ZID	ZIM	ZID	ZIM		
Profundidad (m)	1.16 ± 0.4	0.58 ± 0.22	1.25 ± 0.32	0.83 ± 0.15	1.1 ± 0.71	0.54 ± 0.09	0.8 ± 0.14	0.93 ± 0.23								
Temperatura (° C)	33.23 ± 1.2	33.22 ± 1.39	28.34 ± 1.52	29.88 ± 1.41	31.4 ± 0.28	33.88 ± 0.85	30.65 ± 0.21	29.9 ± 1.93								
Salinidad (ups)	31.98 ± 1.43	35.68 ± 1.64	0.86 ± 0.66	5.04 ± 4	36.5 ± 0.14	37.6 ± 0.57	2.85 ± 1.63	0.95 ± 0.84								
Oxígeno Disuelto (ml <sup>-1</sup> )	2.33 ± 0.69	2.89 ± 0.1	1.43 ± 0.52	1.86 ± 0.43	2.65 ± 0.45	3.33 ± 0.65	2.87 ± 0.35	3.23 ± 1.37								
Porcentaje de Saturación (%)	56.1 ± 17.55	70.61 ± 2.15	26.24 ± 9.07	35.33 ± 8.66	63.33 ± 9.89	83.1 ± 17.11	56.18 ± 8.02	62.58 ± 26.4								
Secchi (Z <sub>sd</sub> )	0.46 ± 0.13	0.47 ± 0.11	0.46 ± 0.13	0.47 ± 0.11	0.8 ± 0.28	0.32 ± 0.15	0.4 ± 0.14	0.53 ± 0.25								
% Secchi (% Z <sub>sd</sub> )	40.93 ± 5.76	87.57 ± 23.25	42.27 ± 11.94	71.29 ± 8.36	81.25 ± 26.52	57 ± 21.62	49.21 ± 8.98	59.72 ± 34.94								
pH	7.55 ± 0.23	7.63 ± 0.12	6.34 ± 0.12	6.58 ± 0.14	7.45 ± 0.21	7.64 ± 0.25	7.23 ± 0.32	7.23 ± 0.65								
Turbidez (NTU)	30.23 ± 12.83	72.2 ± 44.43	127.73 ± 34.74	-	15.65 ± 4.45	21.44 ± 18.84	43.7 ± 47.66	-								
Sólidos Disueltos Totales (g/L)	29.68 ± 1.03	32.38 ± 1.33	1.13 ± 0.76	4.55 ± 4.09	33 ± 0.14	33.96 ± 0.48	12.06 ± 14.06	1.76 ± 1.33								
Amonio (NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> , mM)	13.5 ± 10.63	11.15 ± 17.58	1.97 ± 0.47	1.77 ± 1.08	-	-	2.38 ± 2.46	1.47 ± 0.5								
Nitratos + Nitritos (NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> + NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> , μM)	4.91 ± 5.14	4.53 ± 1.98	0.3 ± 0.12	0.91 ± 0.94	4.8 ± 0.53	25.4 ± 19.28	17.94 ± 21.03	21.2 ± 22.1								
Nitrógeno Inorgánico Disuelto (μM)	19.28 ± 10.59	15.68 ± 18.96	2.27 ± 0.55	2.68 ± 1.34	4.8 ± 0.53	25.4 ± 19.28	20.32 ± 18.57	15.61 ± 19.83								
Ortofosfatos (PO <sub>4</sub> , μM)	2.11 ± 3.38	1.34 ± 0.73	5.95 ± 2.31	7.54 ± 5.33	1.41 ± 0.16	5.57 ± 2.77	9.56 ± 0.84	11.6 ± 5.14								
Silicatos (SiO <sub>2</sub> , μM)	13.46 ± 3.9	13.49 ± 5.38	25.91 ± 4.98	20.83 ± 5.73	6.81 ± 4.39	10.95 ± 1.86	23.17 ± 4.41	16.56 ± 10.35								
N:P	24.92 ± 5.91	12.92 ± 11.67	0.44 ± 0.23	0.57 ± 0.41	3.39 ± 0.01	4.96 ± 3.39	2.04 ± 1.75	1.37 ± 1.32								
Si:P	23.29 ± 27.53	19.64 ± 26.73	5.04 ± 2.24	3.89 ± 2.51	4.67 ± 2.58	2.6 ± 1.71	2.41 ± 0.25	2.15 ± 2.45								
Si:N	1.18 ± 1.24	1.68 ± 1.36	12.34 ± 5.18	14.36 ± 18.44	1.38 ± 0.76	0.92 ± 0.92	1.79 ± 1.42	4.21 ± 4.15								
Clorofila <i>a</i> (mg m <sup>-3</sup> )	-	-	11.36	9.59	30.41	39.9	-	20.91								
Producción Primaria (mg C m <sup>-3</sup> hr <sup>-1</sup> )	334.35 ± 95.42	45 ± 57.22	-	-	-	92.35 ± 70.95	163.91 ± 33.81	32.05 ± 0	251.26	-	328.48					



**Fig. 1. 4.** Distribución de los principales grupos fitoplanctónicos durante cada época climática en Chantuto-Panzacola (A, secas; B, lluvias) y Carretas-Pereyra (C, secas; D, lluvias).

Por su parte, en CP durante secas, 16 especies fueron dominantes ( $>3.23 \times 10^3$  cel L<sup>-1</sup> y  $>35\%$  frecuencia), 3 constantes, 8 ocasionales y 22 raras (Fig. 1.5C) para un total de 49; de las primeras el silicoflagelado *Dictyocha fibula* y cinco dinoflagelados aparecen bajo esta categoría en la cual, *Protoperidinium conicum* de nueva cuenta aparece como la especie más abundante ( $2.83 \times 10^4$  cel L<sup>-1</sup>), seguido de *Navicula directa* y *Coscinodiscus radiatus* quien también destaca como la más frecuente así como de los dinoflagelados *Protoperidinium* sp. 1 y *Scrippsiella trochoidea*.

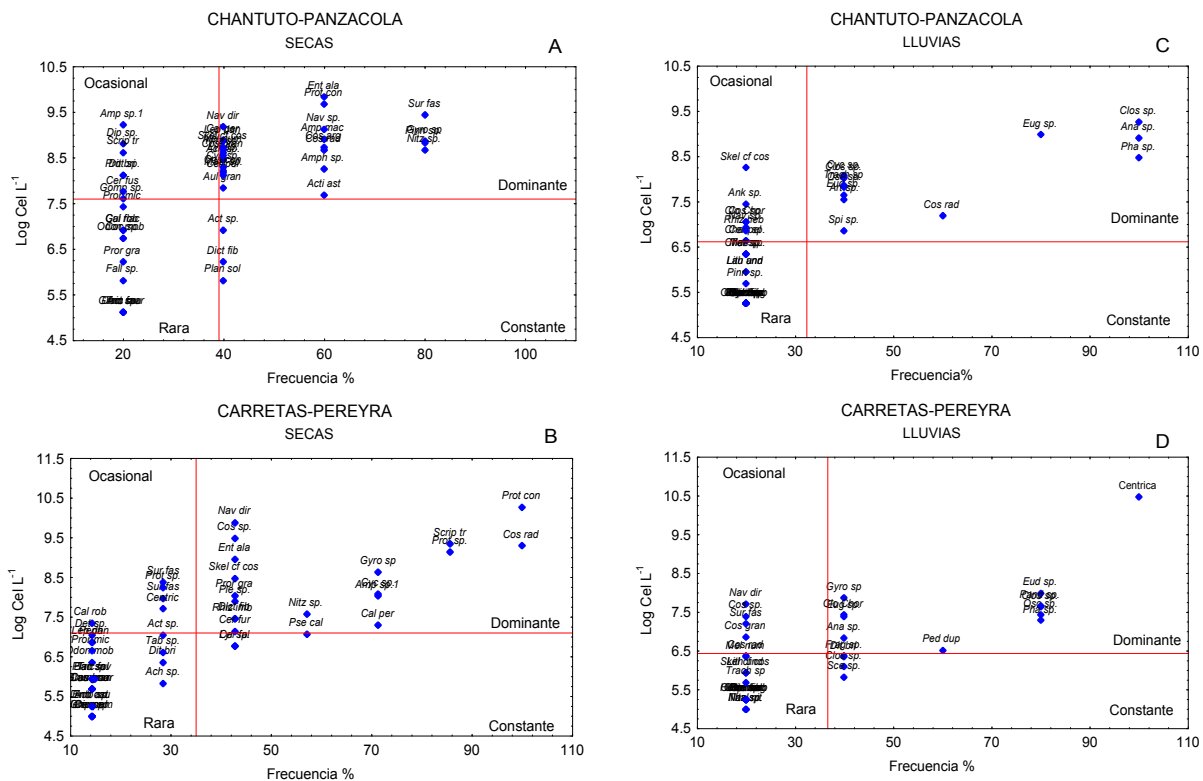


Fig. 1. 5. Diagrama Olmstead-Tukey durante cada época climática en Chantuto-Panzacola (A, secas y B, lluvias) y Carretas-Pereyra (C, secas y D, lluvias).

Durante la época de lluvias, 13 taxa fueron dominantes, 2 constantes, 6 ocasionales y 14 raras (Fig. 1.5D); las clorofilas *Eudorina sp.* y *Pandorina sp.* Así como la diatomea céntrica no identificada, se presentaron como las más abundantes (>2.10 X10<sup>3</sup> cel L<sup>-1</sup>), mientras que las diatomeas *Dityllum brightwelli* y *Fragillaria sp.* se presentaron como constantes mientras que el silicoflagelado *Dictyocha fibula* fue ocasional.

La distribución de los principales grupos fitoplanctónicos en CP mostró que las diatomeas fueron mucho más abundantes en la zona ZIM mientras que los

dinoflagelados presentaron mayor dominancia en la zona *ZID* durante secas (Fig. 1.4B), sin embargo cada zona presentó un número de especies particulares, por ejemplo en la primera se presentaron *Calyptrella robusta*, *Entomoneis alata*, y una diatomea céntrica no identificada, mientras que en la última se presentaron *Navicula directa*, *Coscinodiscus* sp., y *Surirella* spp.; al igual que el silicoflagelado *Dictyocha fibula*.

En lluvias, los cinco grupos fitoplanctónicos presentaron la mayor variabilidad dentro de la zona *ZIM* en CHP (Fig. 1.4C) la cual estuvo dominada en su mayoría por grupos dulceacuícolas (densidades  $>1.12 \times 10^3$  cel L<sup>-1</sup>), tales como las clorofitas *Closterium* spp., *Eudorina* sp., las euglenofitas *Euglena* sp. y *Phacus* sp., mientras que en la zona *ZID* dominaron *Cyclotella* sp. y *Closterium* sp. 1.

En CP solo las diatomeas presentaron la mayor variabilidad en la zona *ZIM* (Fig. 1.4D), mientras que el resto de los grupos la presentaron en la zona *ZID*, en donde las cianofitas, euglenofitas y clorofitas fueron las más abundantes (densidades  $>1 \times 10^3$  cel L<sup>-1</sup>), de éstas *Oscillatoria* sp. y *Pandorina* sp. fueron las más constantes (100%).

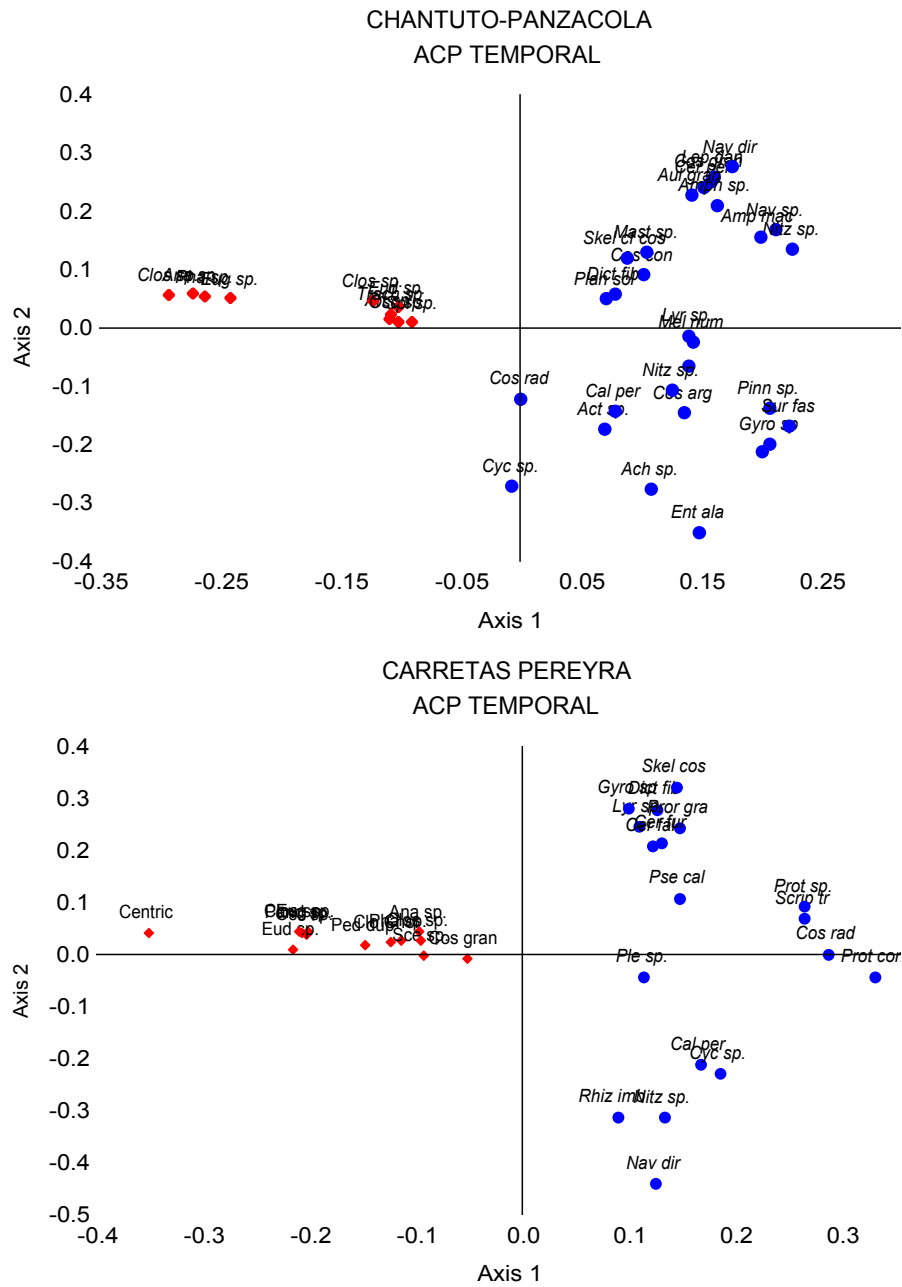


Fig. 1. 6. Estructura de las asociaciones fitoplanctónicas en Chantuto-Panzacola (A) y Carretas-Pereyra (B) basado en un ACP. Épocas de secas (●) y lluvias (♦).

**Tabla. 1. 2.** Eigenvalores y porcentaje de varianza explicada por los componentes principales en Chantuto-Panzacola (CHP) y Carretas-Pereyra (CP).

Número de Componentes	Eigenvalor		% de Varianza		% Acumulado	
	CHP	CP	CHP	CP	CHP	CP
1	365.4	308.3	41.5	51.7	41.5	51.7
2	181.8	117.1	20.6	19.6	62.1	71.3
3	100	41.4	11.4	6.9	73.5	78.3
4	72.3	32.8	8.2	5.5	81.7	83.8

En general, durante octubre (época de lluvias), hubo una secuencia de grupos en ambos sistemas, con la introducción de los grupos relacionados con el agua dulce como las clorofitas, que representaron el 23% de la composición total, así como las euglenofitas (13%) y las cianofitas (10%). Sin embargo las diatomeas fueron el grupo dominante (54%).

#### 1. 4. 3 Estructura de las asociaciones

El resultado del ACP mostró un patrón estructural a escala temporal en cuanto a las asociaciones de especies. En la **Tabla 1.2** se muestran los eigenvalores y el porcentaje de varianza explicada en los primeros 4 componentes; para ambos sistemas el primer componente fue el que más porcentaje explicó (41.5% en CHP y 51.7% en CP), mientras que los tres primeros explicaron más del 70% en ambos sistemas, por lo que el análisis de las asociaciones se concentró en los tres primeros componentes.

Los primeros dos componentes en los sistemas CHP y CP presentan claramente un patrón estacional separando sobre el componente 1 las estaciones de





la época de lluvias (cuadrante negativo) y secas (cuadrante positivo) (Fig. 1.6A-B); los altos valores corresponden a las estaciones influenciadas por la boca del sistema (zona ZIM), en contraste con las estaciones de las zonas internas que presentaron valores negativos en el componente 2.

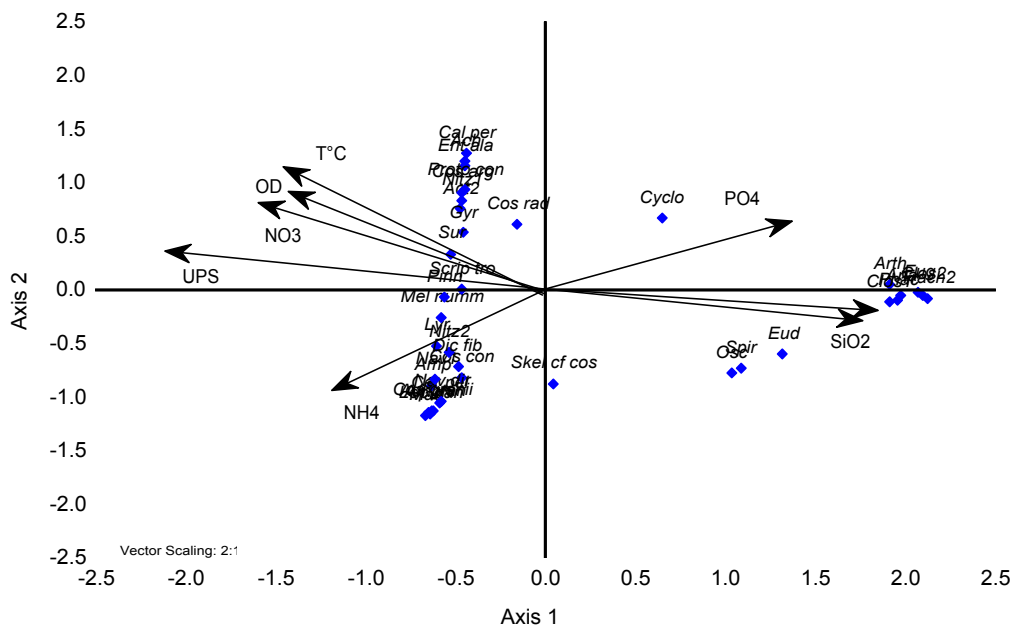
En CHP las especies que se encontraron correlacionadas significativamente con el componente 1 en la época de secas fueron las diatomeas *Nitzschia* sp. 2., *Surirella* sp. 1, *Navicula* sp., *Gyrosigma* sp., *Pinnularia* sp., *Amphora macilenta* así como el dinoflagelado *Protoperidinium conicum* (Fig. 1.6A) y con el componente 2: *Navicula directa*, *Amphiprora* sp., *Leptocylindrus danicus* y *Coscinodiscus granii*, mientras que en el tercer componente destacan el silicoflagelado *Dictyocha fibula*, *Coscinodiscus* spp. y el dinoflagelado *Scrippsiella trochoidea*.

Las especies *Closterium* sp. 1, *Anabaena* sp., *Euglena* sp., *Phacus* sp. y *Closterium* sp. 2 definieron la temporada de lluvias en CHP, al estar correlacionadas fuertemente con el componente 1 (Fig. 1.6A).

El sistema CP presentó un patrón similar a CHP en cuanto a las asociaciones de especies definidas por el componente 1 dividiendo cada época (Fig. 1.6B).

Varona Cordero Francisco

### CHANTUTO-PANZACOLA



### CARRETAS-PEREYRA

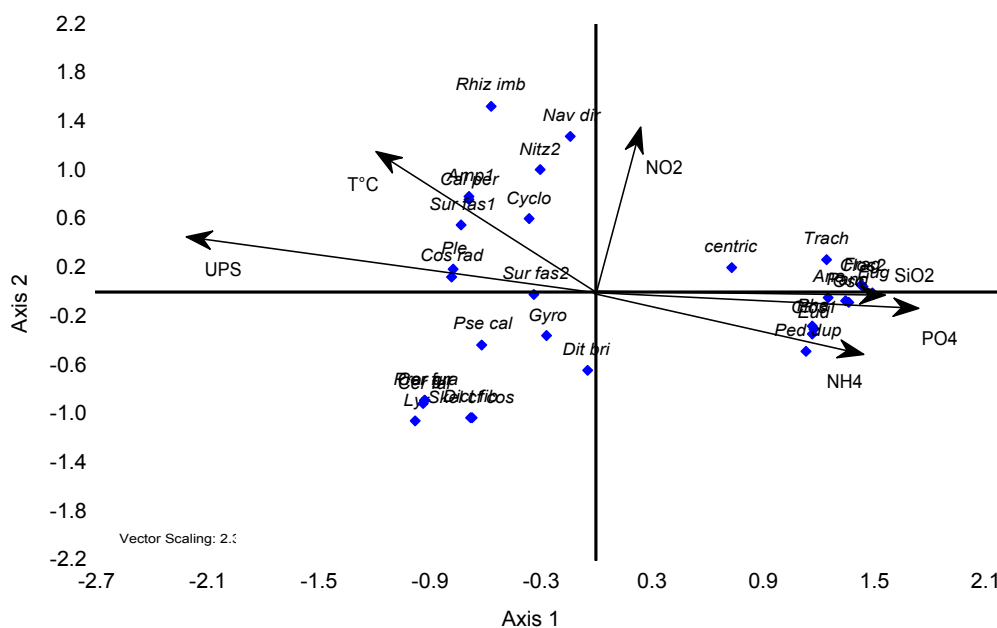


Fig. 1. 7. Proyección ortogonal del análisis de correspondencia canónica entre las especies del fitoplancton (♦) y las variables hidrológicas (flechas) en Chantuto-Panzacola y Carretas-Pereyra.

**Tabla. 1. 3.** Eigenvalores y porcentaje de varianza explicada por el análisis de correspondencia canónica en Chantuto-Panzacola (CHP) y Carretas-Pereyra (CP).

Número de ejes	Eigenvalor		% de Varianza		% Acumulado	
	CHP	CP	CHP	CP	CHP	CP
1	0.77	0.71	30.74	34.54	30.74	34.54
2	0.42	0.45	16.63	21.71	47.37	56.25
3	0.29	0.24	11.68	11.77	59.06	68.02
4	0.24	0.16	9.42	7.6	68.48	75.62

Durante la época de secas, las especies correlacionadas en esta estación, fueron *Coscinodiscus radiatus* y los dinoflagelados *Protoperidinium* sp. 1, *Scrippsiella trochoidea* y *Protoperidinium conicum* (Fig. 1.6B), mientras que en el segundo componente se presentó un mayor número (11 taxa) en su mayoría diatomeas destacando *Nitzschia* sp., *Skeletonema* cf. *costatum*, *Caloneis permagma* y el silicoflagelado *Dictyocha fábula*. En lluvias, las asociaciones (Fig. 1.6B) estuvieron representadas por la diatomea céntrica no identificada, así como de las euglenofitas *Euglena* sp., *Phacus* sp. y las clorofitas *Closterium* sp. 1, *Eudorina* sp., y *Pandorina* sp.

#### 1. 4. 4. Relación entre la composición de especies y las variables ambientales

El Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC) efectuado en cada época climática para ambos sistemas, permitió explicar la relación existente entre las asociaciones de especies y su ambiente. Las especies fitoplanctónicas incluidas en el análisis fueron aquellas derivadas del ACP, por el contrario todas las variables ambientales fueron empleadas en principio, hasta encontrar aquellas que explicaran mejor la ordenación (Tabla 1.3).

La respuesta de las especies a las variables ambientales estuvo explicada por los tres primeros ejes en un 59.06% en CHP y un 68.02% en CP (Tabla 1.3), mientras que la correlación entre las especies y las variables ambientales fue alta ( $r=1$  en cada eje), indicando una relación significativa entre los taxa característicos de cada época con las variables ambientales empleadas en el análisis. La ordenación del ACC indicó que la salinidad, la temperatura, los silicatos, los ortofosfatos, así como el amonio y los nitritos, fueron las variables que explican la variación de las asociaciones fitoplanctónicas en ambos sistemas.

La variación principal en la composición de especies pudo ser resumida en los dos primeros ejes del ACC. El primer eje se encuentra significativamente correlacionado con la salinidad, temperatura y la concentración de silicatos, estas variables representaron el principal cambio en el ambiente abiótico durante cada época en ambos sistemas. A lo largo de estos ejes se distinguieron claramente dos conjuntos de especies, uno contiene a las especies de origen marino y salobre y el otro a las dulceacuícolas (Fig. 1.7). El segundo eje estuvo relacionado específicamente con los ortofosfatos, amonio, nitritos y nitratos.

Tanto en CHP y CP sobre el lado negativo del primer eje (Fig. 1.7), se distinguió una separación de especies con afinidad marina, tales como *Skeletonema* cf. *costatum*, *Coscinodiscus concinnus*, *Leptocylindrus danicus*, *Planktoniella sol*, *Nitzschia* sp. 2, y *Cerataulina pelagica*, así como el silicoflagelado *Dictyocha fibula* y



los dinoflagelados *Ceratium furca*, *Dynophysis caudata* y *Prorocentrum gracile*, mientras que las diatomeas como *Surirella fastuosa*, *S. gemma*, *Entomoneis alata* y *Cyclotella* sp., se situaron hacia la parte positiva del segundo eje, caracterizando el componente salobre de los sistemas.

A lo largo del lado positivo del primer eje en el *biplot* del ACC, predominaron especies de agua dulce como las cianofitas: *Oscillatoria* sp. y *Anabaena* sp., así como las clorofitas *Closterium* sp.1, *Eudorina* sp., y las euglenofitas *Phacus* sp., *Euglena* sp., y *Trachelomonas* sp. quienes mostraron una correlación negativa con la salinidad (Fig. 1.7), además de ubicarse en un ambiente con altas concentraciones de amonio, silicatos y ortofosfatos.

## 1.5 DISCUSIÓN

La composición del fitoplancton durante cada época, estuvo dominada por diferentes grupos de especies, las cuales muy probablemente se adaptan a cambios en los recursos y al ambiente físico (Fogg, 1991); en los sistemas CHP y CP la comparación de las diferentes asociaciones fitoplanctónicas, indicó una similitud en la composición y desarrollo estacional del fitoplancton en las zonas establecidas (ZIM y ZID), ya que presentaron características físico-químicas similares, en virtud de que se encuentran sujetos a la misma presión ambiental.

La estructura de las asociaciones fitoplanctónicas fue establecida y relacionada a las zonas funcionales delimitadas en los sistemas, las cuales fueron el resultado de las variables ambientales que determinaron su formación y revelan un patrón de sucesión estacional en CHP y CP (Varona-Cordero y Gutiérrez, 2003; Varona-Cordero, 2004).

De acuerdo con Chan y Hamilton (2001), durante cada época la dominancia de grupos específicos se ve favorecida de dos maneras; directamente sobre sus tasas de crecimiento (divisiones por día), e indirectamente por medio de la interacción con los factores físico-químicos, principalmente la salinidad.

Durante la época de secas, las asociaciones fitoplanctónicas (Fig. 1.6) estuvieron determinadas por el efecto de la incursión de la marea, la cual se manifestó por un incremento en la salinidad (mediana de 30 ups), debido a la disminución en la descarga de los ríos ( $3.78 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , Varona-Cordero, 2004). Además, cuando se completa el ciclo de advección, el asentamiento y la resuspensión que siguen las partículas suspendidas durante las distintas fases del período mareal, se facilita la retención de partículas pasivas incluyendo diatomeas y dinoflagelados (Cloern *et al*, 1983; Trigueros y Orive, 2000, 2001), quienes son los principales grupos que dominan la estructura de las asociaciones fitoplanctónicas en CHP y CP.

En la zona *ZIM*, como resultado del mayor intercambio de masas de agua, las masas de agua que ingresaban con la marea proveían a los sistemas de un gran



número de especies neríticas, tales como *Coscinodiscus* spp , *Dityllum brightwelli*, y *Skeletonema* cf. *costatum*, así como el silicoflagelado *Dictyocha fibula* quienes de acuerdo con el ACC, mostraron una correlación significativa con la salinidad (Fig. 1.7A). Se observó que la comunidad fitoplanctónica consistió de diatomeas penadas ticoplanctónicas (Fig. 1.7, Tabla 1.2), quienes seguramente eran resuspendidas por la mezcla turbulenta provocada por el viento y la marea (Lucas *et al.*, 2001; Shanks y McCulloch, 2003).

La variabilidad en la composición de especies registrada en esta zona está acentuada por la geomorfología de los sistemas. Esto impide el desarrollo de especies autóctonas, por lo que en estos casos, el fitoplancton emplea su capacidad de crecer a tasas muy altas como una respuesta fisiológica (Smayda, 1997a; 1997b), para contrarrestar la cantidad de biomasa perdida a través del flujo en cada ciclo mareal (Ketchum, 1954). Por ejemplo, Furnas, (1990) encontró que *Dityllum brigtwelli* tiene tasas de multiplicación celular de 2.1 divisiones por día<sup>-1</sup>, mientras que *Skeletonema costatum* varía de 2 a 5.9 divisiones por día<sup>-1</sup>.

En la zona ZID las asociaciones estuvieron determinadas en su mayoría por dinoflagelados, principalmente del género *Protoperidinium* spp. Sin embargo, a pesar de la baja abundancia por parte de las diatomeas en esta zona (Fig. 1.4), se desarrollaron especies salobres, tales como *Cyclotella* sp., *Entomoneis alata* y *Surirella* spp., (Fig. 1.7A), las cuales representan a las especies verdaderamente estuarinas de los sistemas. Lo anterior es resultado de los procesos de transporte

pasivo (de Castro *et al.*, 2000) que distribuyen a las poblaciones al interior de los sistemas, así como de la habilidad de éstas para mantenerse dentro de una porción de los mismos, principalmente debido a sus altas tasas de crecimiento.

En general, los experimentos de laboratorio así como mediciones *in situ*, señalan que las diatomeas, tienen un amplio intervalo en sus tasas máximas de crecimiento, desde 0.4 hasta 5.9 divisiones por día<sup>-1</sup> mientras que los dinoflagelados, tienen un intervalo menor de apenas 0.1-2.7 divisiones por día<sup>-1</sup> (Furnas, 1990). Por lo tanto, los amplios tiempos de residencia correspondientes a la época de secas en CHP y CP y cuyo efecto fue más pronunciado en la zona ZID, suponen ser adecuados para el crecimiento del fitoplancton (específicamente dinoflagelados y diatomeas salobres) y permitir el incremento de la concentración de la biomasa fitoplanctónica durante la época de secas. Chan y Hamilton (Chan y Hamilton 2001), encontraron en el estuario Swan River, de manera similar a este estudio, que las máximas concentraciones de dinoflagelados estuvieron asociadas con amplios tiempos de residencia (meses), los cuales proveen el tiempo necesario para que las densidades de los organismos sean de magnitud considerable e incluso alcanzaron niveles de florecimiento (*blooms*).

Lauria *et al.* (1999) señalan que la gran estabilidad en la columna de agua alcanzada durante periodos de intensa calma en el estuario Southampton, permitió la agregación de dinoflagelados (principalmente de los géneros *Protoperdinium* y *Prorocentrum*) los cuales se distribuyeron uniformemente cuando la turbulencia





disminuyó. Por el contrario, la máxima concentración de diatomeas en la zona *ZIM* es probablemente consecuencia del incremento de la energía cinética turbulenta, que favorece la incorporación de estos organismos en la columna de agua y evita su hundimiento. No obstante, el incremento de esta mezcla vertical durante mareas vivas puede disminuir la actividad fotosintética así como la concentración de clorofila, debido a la reducción del tiempo en el que las células se encuentran en la zona fótica (Monbet, 1992). Sin embargo, la inferencia de que las diatomeas eran retenidas selectivamente en la zona *ZIM* como consecuencia de la circulación, supone que su velocidad de *hundimiento* (*sink*) fue igual o más rápida que la velocidad del agua (Cloern *et al.*, 1983).

En la época de lluvias, cuando la descarga de los ríos es alta ( $144 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  máximo, Varona-Cordero, 2004) provoca que la salinidad sea reducida a valores cercanos a cero (principalmente en la zona *ZID*) permitiendo el desarrollo de especies dulceacuícolas que dominan la estructura de las asociaciones fitoplanctónicas (Fig. 1.6). Además, junto con los fuertes vientos, característicos de la época, la columna de agua mantiene una mezcla vertical promoviendo que los nutrientes, las partículas suspendidas y las poblaciones fitoplanctónicas sean exportadas al mar adyacente. Esta mezcla de agua, impide el desarrollo de poblaciones autóctonas debido a que sus tasas de crecimiento son relativamente bajas con respecto al tiempo de residencia, manteniendo la concentración de biomasa baja (Eyre, 1998).

Durante la época de lluvias, en la zona *ZID* las principales asociaciones observadas fueron las de *Closterium* sp., *Eudorina* sp., *Pandorina* sp., *Euglena* spp y *Phacus* sp., estas especies, de acuerdo con el ACC, se encontraron correlacionadas con los nutrientes (amonio, ortofosfatos y silicatos principalmente; Fig. 1.7). La ocurrencia de grupos dulceacuícolas en esta zona en ambos sistemas, sugiere que dichas poblaciones son introducidas a los sistemas por los ríos adyacentes. La alta descarga de los ríos resulta en un tiempo de residencia corto (2.31 días, Varona-Cordero, 2004) y no permite el desarrollo *in situ* de grandes poblaciones, debido a que las tasas de división de estos grupos son del orden de 1.3 a 5.2 d<sup>-1</sup> (Furnas, 1990). Al respecto Muylaert y Sabbe, (1999) señalan que sólo cuando el tiempo de residencia es largo, se promueve el desarrollo de poblaciones fitoplanctónicas autóctonas.

Bajo condiciones de baja residencia de las masas de agua se genera un gradiente de salinidad reducido en la zona *ZIM* que actúa como una zona de convergencia que atrapa y acumula poblaciones fitoplanctónicas, i.e., *Coscinodiscus radiatus* y *Cyclotella* sp., diatomea céntricas (sp), así como especies dulceacuícolas.

Cloern *et al.* (1983) desarrollaron un modelo conceptual combinando el patrón de circulación con un modelo de cinética de crecimiento para explicar el desarrollo anual de florecimientos fitoplanctónicos en una región de la Bahía de San Francisco. En dicho modelo, se asociaron los cambios de la composición de especies con la descarga de los ríos, encontrando una relación inversa de la biomasa entre ambos



factores, contraria a la descrita en este estudio. También, estos autores [Cloern et al](#) ([Cloern et al. 1983](#)) encontraron que durante secas se incrementa la concentración de diatomeas neríticas (incluida, *Skeletonema costatum*); mientras que los microflagelados y las diatomeas dulceacuícolas (como *Cyclotella*, sp.) dominaron durante periodos de alta descarga.

La descarga de los ríos puede afectar indirectamente la composición de especies y la biomasa a través de la turbulencia, la cual es un parámetro biofísico que opera primariamente a nivel celular y que afecta la habilidad de las células para crecer así como en la supervivencia de las poblaciones ([Smayda, 1997b](#)). En ese sentido [Sherman et al. \(1998\)](#) encontraron que la turbulencia provee una ventaja para las diatomeas a través de la resuspensión de las células, permitiendo que el grupo domine en ambientes con alta mezcla como lo es en este caso la zona *ZIM*. Además especies como *Coscinodiscus* spp. ocasionalmente pueden migrar verticalmente por flotación ([Granata, 1991](#); [Huisman y Sommeijer, 2002](#)). La dominancia de grupos como las clorofitas y cianofitas en la zona *ZID* durante lluvias, donde la influencia de la descarga es directa, provee evidencia que soporta lo sugerido por [Tomas y Gibson \(1990\)](#), quienes señalan que evolutivamente estos grupos poseen una mayor tolerancia a la turbulencia en comparación a las diatomeas.

## 1. 6 CONCLUSIONES

El protocolo metodológico empleado en este estudio, provee un método directo para el análisis comparativo espacial y temporal de las asociaciones fitoplanctónicas en diferentes sistemas lagunares a partir de una caracterización espacial, llevada a cabo durante dos épocas climáticas características (secas y lluvias). Se determinó la estructura de las asociaciones fitoplanctónicas relacionándose con la zonación existente en los sistemas, la cual fue el resultado de las variables ambientales que determinan su formación y revelan un patrón de sucesión estacional en CHP y CP. La composición fitoplanctónica en estos sistemas es una combinación de especies marinas típicas del Océano Pacífico, estuarinas y dulceacuícolas provenientes de los ríos adyacentes.

Durante la época de secas, las asociaciones fitoplanctónicas estuvieron determinadas por la incursión de la marea, la cual ingresa a los sistemas con mayor intensidad debido a la disminución en la descarga de los ríos y provee a los sistemas de un número alto de especies neríticas, tales como *Coscinodiscus* spp., *Dityllum brightwelli*, y *Skeletonema* cf. *costatum*, así como el silicoflagelado *Dictyocha fibula*, quienes mostraron una correlación alta y significativa con la salinidad. La comunidad fitoplanctónica consistió de diatomeas pennadas picoplanctónicas, las cuales son resuspendidas por la mezcla turbulenta provocada por el viento y la marea. La



principal distribución de estas especies fue en la zona ZIM favorecida por la baja profundidad de estas lagunas.

Las asociaciones de las especies en la zona ZID estuvieron determinadas en su mayoría por dinoflagelados, principalmente del género *Protoperdinium* spp., y las diatomeas salobres como *Cyclotella* sp., *Entomoneis alata* y *Surirella* spp., quienes representan a las especies verdaderamente estuarinas de los sistemas. En la época de lluvias, cuando la descarga de los ríos es significativamente alta, la salinidad es cercana a cero (principalmente en la zona ZID) permitiendo el desarrollo de especies dulceacuícolas que dominan la estructura de las asociaciones fitoplanctónicas. Estas asociaciones estuvieron correlacionadas significativamente con los nutrientes, ortofosfatos y silicatos principalmente. Además, diatomeas como *Coscinodiscus* y *Cyclotella* se sitúan a lo largo de un gradiente de salinidad desde las bocas de ambos sistemas.

Este estudio identificó en ambos sistemas, la relación existente entre la variación de las asociaciones fitoplanctónicas con la variación espacio-temporal de las variables ambientales (salinidad, temperatura, silicatos, ortofosfatos, amonio y los nitritos). Sin embargo estas relaciones deben de considerarse como indicativas de la interacción entre el ambiente y la composición de la comunidad y por lo tanto no implica una causalidad directa ([Lassen et al., 2004](#)).

## CAPÍTULO 2

# **VARIACIÓN ESPACIO TEMPORAL DE LOS PARAMETROS FÍSICOS Y QUÍMICOS, NUTRIENTES Y CLOROFILA *a* EN LA LAGUNA LA MANCHA, VERACRUZ**



## 2. 1 INTRODUCCIÓN

Debido a su limitado intercambio con el océano adyacente, las lagunas costeras son consideradas particularmente vulnerables a la eutroficación, que se produce como consecuencia directa del aumento en la población humana y/o el uso de fertilizantes para la agricultura en su cuenca circundante (Figueiredo da Silva *et al.*, 2002).

La alta productividad biológica de estos ambientes se relaciona principalmente con sus características geomorfológicas (Kjerfve y Magill, 1989). Las lagunas costeras se identifican por su poca profundidad (Kjerfve, 1994) y algunas se encuentran parcialmente aisladas del mar debido al carácter intermitente de la boca de comunicación. La presencia y persistencia de una entrada o salida de agua a través de una boca que permite el intercambio entre la laguna y el mar, depende de la fuerza relativa del intercambio mareal y la descarga al exterior que actúan para mantener la boca abierta y de las corrientes en la zona costera adyacente que actúan depositando sedimentos provocando que la boca se cierre (Cooper, 2001). El equilibrio entre estos procesos determina la naturaleza y la persistencia de una boca abierta o cerrada (Psuty *et al.*, 2009). Las lagunas costeras efímeras ocurren a menudo en zonas con una marcada estación lluviosa, que es característica de los trópicos (Kjerfve y Magill, 1989; Kjerfve, 1994).

Un ejemplo típico de este comportamiento estacional en la conexión hidráulica entre el mar y la laguna es la Laguna de La Mancha localizada en la parte central del

Golfo de México. Este sistema es una laguna costera típica de boca efímera que tiene una comunicación con el mar temporal ([Villalobos et al., 1984](#)). La boca se cierra durante el invierno cuando el flujo de agua dulce disminuye y los nortes transportan a lo largo de la costa sedimentos que se acumulan en la entrada. En general, la boca se cierra inicialmente desde mediados de octubre hasta mediados de diciembre y la laguna permanece cerrada durante la estación seca de febrero a junio ([Utrera-López y Moreno-Casasola 2008](#)). Durante el primera parte de la temporada de lluvias, la descarga de los ríos aumenta y el agua se acumula gradualmente en la laguna y a menudo conduce a la inundación de los manglares que rodean la laguna ([Flores-Verdugo et al., 2007](#); [Yáñez-Espinosa et al., 2009](#)).

El aumento del nivel del agua dentro de la laguna alcanza un nivel que provoca la erosión de la barra provocando que se ésta se abra. La boca permanece abierta durante la temporada de lluvias. Esto conduce a un intercambio activo entre la laguna y el mar y al desarrollo de gradientes de salinidad, turbidez, y oxígeno disuelto ([Lara-Domínguez et al., 2005](#)).

Durante el periodo en que la boca se cierra se alcanza una mayor estabilidad relativa en el sistema promoviendo el crecimiento de poblaciones fitoplanctónicas autóctonas (principalmente diatomeas) reflejado como un incremento en la concentración de biomasa y productividad primaria ([Contreras et al., 2005](#)).





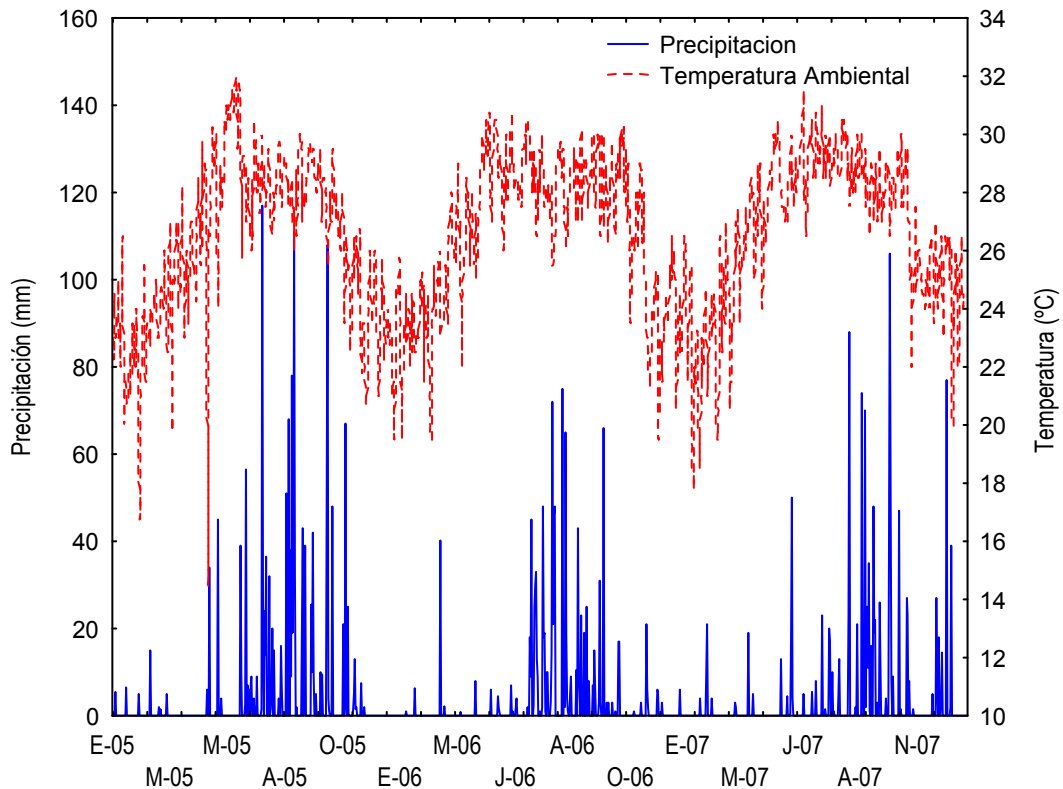
Fig. 2. 1. Área de estudio, estaciones de muestreo (●).

Contreras *et al.* (2005) señalan que este aumento en la productividad y biomasa refleja intensos procesos *in situ* de reciclamiento de nutrientes suficientes para mantener las características ecológicas óptimas para el sistema. Sin embargo, diversos estudios realizados en otras lagunas tropicales de boca efímera (Suzuki *et al.*, 2002; Melo *et al.*, 2007) señalan que bajo condiciones de boca cerrada pueden manifestarse condiciones de hipertrofia como resultado del incremento en la concentración de nutrientes. El objetivo de este estudio fue identificar los factores asociados con la variabilidad espacio temporal de los parámetros físicos y químicos así como la relación entre la biomasa fitoplanctónica (clorofila *a*) con los nutrientes en la laguna de La Mancha.

## 2. 2 ÁREA DE ESTUDIO

La laguna de La Mancha se sitúa en el litoral del Golfo de México, en la parte central del estado de Veracruz, en las coordenadas 19° 34' y 19° 42' N y entre 96° 23' y 96° 27' W ([Fig. 2.1](#)), se encuentra aproximadamente a 30 Km. al noroeste de la ciudad José Cardel, en el municipio de Actopan ([Castañeda y Contreras, 2001](#)). El sistema lagunar corresponde al tipo III según la clasificación de [Lankford \(1977\)](#), que corresponde a una depresión inundada, protegida por una barrera arenosa producida por la acción de la corriente y el oleaje. Su batimetría es somera (promedio 1.10 m), excepto en los canales de erosión; la salinidad es altamente variable, registrándose desde condiciones limnéticas (0-5 ups) hasta hipersalina (>40 ups; ([Castañeda y Contreras, 2001](#))).

De acuerdo con [García \(2004\)](#), el clima de la zona corresponde al tipo AW2 (cálido subhúmedo); con una precipitación histórica de 1,767 mm/año (particularmente de 1,453.00 en el año 2006 y 1,667.50 durante 2007, [Fig. 2.2](#)) y una tasa de evaporación de 1,500 mm/año (1,388.30 y 1,562.10 durante los años 2006 y 2007 respectivamente). De noviembre a febrero la región sur del Golfo de México, es afectada por el desplazamiento de masas de aire polar continental provenientes de Canadá y Estados Unidos, que al pasar sobre el Golfo de México se cargan de humedad provocando el aumento de la precipitación invernal y descensos rápidos en la temperatura. Los vientos fríos y húmedos generados por este meteoro alcanzan velocidades de hasta 80-100 km/h y se conocen localmente como 'nortes' ([Salas de León et al., 1992](#)).



**Fig. 2. 2.** Temperatura y precipitación mensual durante 2005- 2007 en la laguna La Mancha (Estación meteorológica 30553, [CNA, 2010](#)).

La extensión lagunar es de 1.35 km<sup>2</sup> (135 ha) con una longitud aproximada de 3 Km; la laguna esta rodeada de bosque de manglar que cubre 300 ha ([Hernández-Trejo et al., 2006](#)) y en la parte sur se compone de por lo menos tres asociaciones de manglar, que difieren en la dominancia y composición de especies ([Utrera-López y Moreno-Casasola, 2008](#)).

La laguna La Mancha recibe la descarga del río Caño Grande y su cuenca. El paisaje se compone principalmente de tierras de cultivo y pastizales para la ganadería ([Lima-Mena, 1992](#)). En la cuenca del río Caño Grande, [Travieso-Bello](#)

(2000) elaboró un mapa de vegetación de 5,264 ha, de las cuales 1,164 ha son de vegetación natural (principalmente 426 ha de bosques tropicales de hoja perenne y semiseco, 312 de humedales y 426 ha de vegetación de dunas), 2,774 ha de pastos y tierras agrícolas, y 1,326 ha de vegetación secundaria (campos abandonados). Los pastizales representaron el 42% (2078 ha) de la superficie total. La laguna de La Mancha es considerada como un sistema de características intermitentes por el efecto de la apertura y cierre de la boca (Mee, 1977; Flores-Verdugo *et al.*, 1995); que a su vez está regulada por el balance de la marea (tipo mixta con predominancia diurna, con una amplitud que varía de 30-80 cm y una media anual de 50 cm, (CICESE, 2009) vientos y descarga de agua dulce.

La conectividad entre la laguna y el mar, es generalmente interrumpida durante los meses de septiembre-octubre, cuando la barra de arena se cierra, durante el inicio de la temporada de nortes. La boca se abre en marzo o abril, ya sea porque la cuenca de la laguna se llena erosionando la barra arenosa debido al flujo constante del río Caño Grande (Villalobos-Figueroa *et al.*, 1984) o debido a la intervención mecánica por los residentes locales (Utrera-López y Moreno-Casasola, 2008).

La dinámica de apertura-cierre, regula los ciclos y procesos hidrológicos, biológicos y ecológicos del sistema (Lara-Domínguez *et al.*, 2006), de manera que al interior del mismo se identifican dos zonas: 1) la Zona Sur, la cual se distingue por ser una cuenca semicerrada, con influencia de agua dulce a través del río Caño



Grande, rodeada por manglar (Utrera-López y Moreno-Casasola, 2008) y 2) la Zona Norte, ubicada en el área de influencia de la boca y una zona de transición conocida como el Crucero (Villalobos-Figueroa *et al.*, 1984; Legaria, 2003; Rivera-Guzmán, 2004).

En condiciones de boca cerrada la zona sur se caracteriza por su bajo contenido de oxígeno disuelto (3.69 mg l<sup>-1</sup>), a su vez presenta altas concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto (NID) y ortofosfatos (10.52 y 5.73 μM respectivamente) (Contreras *et al.*, 2005). La zona norte se caracteriza por una alta oxigenación y por la baja concentración de nitrógeno total y ortofosfatos; ambas son altamente productivas (150 mg C m<sup>-3</sup> h<sup>-1</sup>). En condición de boca abierta, la salinidad se incrementa (22 ups) y en ambas zonas la concentración de oxígeno aumenta (4.8 mg l<sup>-1</sup>), la concentración de NID disminuye (8.2 μM) y se registra una baja concentración de clorofila *a* (12 mg m<sup>-3</sup>).

## 2.3 MATERIAL Y MÉTODOS

### 2.3.1 Fechas de muestreo

Durante 2005 (abril, julio, septiembre y diciembre), 2006 (marzo, julio, septiembre y octubre) y 2007 (abril y octubre), se llevaron a cabo campañas de muestreo en la laguna, en las cuales se muestrearon ocho estaciones en el sistema (Fig. 2.1).

### 2.3.2 Análisis físico-químico

Para la cuantificación de nutrientes se obtuvieron muestras de 250 ml con una botella tipo van Dorn a nivel medio de la columna de agua (0.5 m), las cuales fueron filtradas a través de filtros GF/F de 47 mm de diámetro manteniéndolas a baja temperatura (4° C) para su posterior procesamiento en el laboratorio dentro de las siguientes 5 hrs. La temperatura, la salinidad, el oxígeno disuelto y la turbidez se determinaron *in situ* por medio de dos sondas multiparamétricas (Horiba modelo U-22 y YSI-556 MPS). La extracción de clorofila *a*, se realizó con acetona al 90% después de haber permanecido en la oscuridad durante 24 horas, la cuantificación se hizo con un espectrofotómetro marca Beckman® Du -65.

### 2.3.3 Laboratorio

La concentración de nutrientes se determinó mediante las siguientes técnicas: para los nitratos más nitritos por el método de reducción por columnas Cd-Cu (Strickland y Parsons, 1972), para el amonio se usó el método de azul de indofenol (Solórzano, 1969), para los ortofosfatos el método del ácido ascórbico-molibdato (Murphy y Riley, 1962) y los silicatos se determinaron de acuerdo con el método del ácido p-sílicomolíbico (Schwartz, 1942). El índice N:P (inorgánico) se calculó dividiendo las formas de nitrógeno inorgánicas entre los ortofosfatos ( $NH_4^+ + NO_3^- + NO_2^- / PO_4^{3-}$ ; Redfield, 1958; Redfield et al., 1963).



Adicionalmente, las variaciones del cociente de Redfield (Si:N:P, 16:16:1) para nutrientes inorgánicos disueltos fueron usadas como indicadores de una potencial limitación. El grado de limitación por dichos nutrientes fue estimado por comparación entre las concentraciones en la columna de agua con los valores de saturación media ( $K_s$ ) de nutrientes para fitoplancton: 1.0 a 2.0  $\mu\text{M}$  para NID (nitrógeno inorgánico disuelto), 0.1 a 0.5  $\mu\text{M}$  para FID (fósforo inorgánico disuelto) y de 1.0 a 5.0  $\mu\text{M}$  para silicatos (Fisher *et al.*, 1992; Escaravage *et al.*, 1999).

#### 2.3.4. Tiempo de residencia

El tiempo de residencia del agua en la laguna fue calculado mediante el modelo de caja propuesto por Hearn y Robson (2002); y ésta dado por:

$$\text{Tiempo de residencia (días)} = \frac{\Delta S}{S_i * E}$$

donde,  $\Delta S$  es la diferencia de salinidad entre la boca ( $S_i$ ) y la salinidad medida en cualquier punto y  $E$ , es la proporción de agua evaporada por día (esta información fue obtenida de la estación meteorológica No. 30553 ubicada en La Mancha, CNA 2010). La salinidad promedio de la boca fue obtenida de las mediciones realizadas durante el ciclo 2005- 2007y fue la que se utilizó en los cálculos subsiguientes.

### 2.3.5 Análisis estadístico

Para determinar la variabilidad temporal de los diferentes factores físico-químicos durante el ciclo 2005-2007, así como la variabilidad de la biomasa fitoplanctónica, los datos fueron analizados mediante métodos gráficos como los diagramas de caja y bigote (Salgado-Ugarte, 1992). Adicionalmente las diferencias entre los factores físico-químicos fueron determinadas usando análisis de varianza de una o dos vías (ANDEVA), así como un análisis no paramétrico Kruskal-Wallis - KW- (dependiendo si los datos cumplían o no con los supuestos de normalidad) con un nivel de significancia de  $p < 0.05$ . Posteriormente se realizaron comparaciones múltiples (Tukey-Kramer, Fisher LSD y Kruskal-Wallis Z) para establecer diferencias específicas (Zar, 1997).

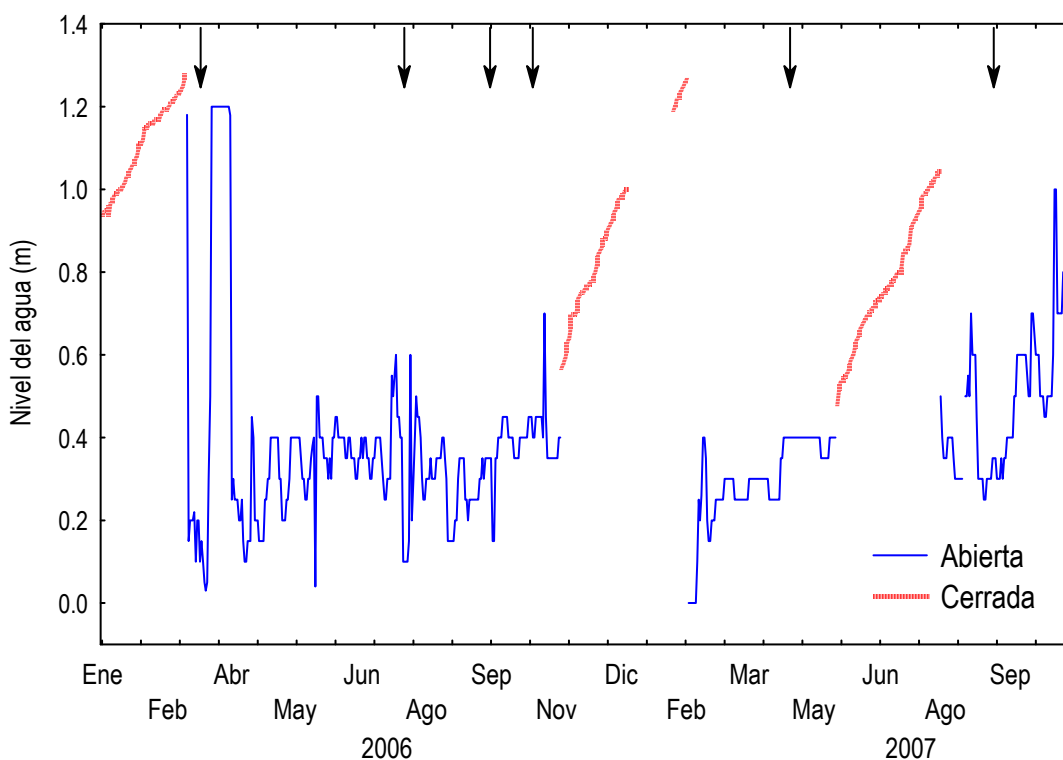
## 2.4 RESULTADOS

### 2.4.1 COMPORTAMIENTO HIDROLÓGICO CICLO 2005-2007

#### 2.4.1.1 Condiciones físicas y ambientales

Durante el ciclo 2005-2007, la laguna La Mancha permaneció cerrada durante 16 meses y comunicada con el mar durante 20, lo que coincidió con los meses de muestreo correspondientes a este estudio (Fig 2.3). El volumen y la profundidad (promedio 1.0 m) registrada en este estudio, reflejan la condición de boca abierta (Tabla 2.1).





**Fig. 2. 3.** Variación del nivel del agua en la laguna de La Mancha, 2006-2007 según la condición de la boca, abierta o cerrada. Las flechas indican el día que se realizó el muestreo (CNA, 2010).

**Tabla 2. 1.** Características físicas y ambientales en la laguna La Mancha durante el periodo de estudio.

Año	MESES	Profundidad	Volumen	Salinidad	Tiempo de Residencia	Precipitación	Evaporación	Diferencia
		m	m <sup>3</sup>	ups	Días	mm	mm	Prec-Evap
2005	Abril	1.32	1742.40	17.72	31.31	19.00	153.28	-134.28
	Julio	0.76	999.43	3.10	14.40	210.50	151.60	58.90
	Septiembre	1.34	1772.57	28.01	17.32	125.50	143.29	-17.79
	Diciembre	1.08	1419.00	12.93	55.43	36.40	71.25	-34.85
2006	Marzo	0.83	1093.71	33.68	26.42	31.00	111.39	-80.39
	Julio	0.90	1188.00	16.67	15.25	204.00	161.34	42.66
	Septiembre	0.97	1282.29	25.29	13.61	123.00	172.87	-49.87
2007	Octubre	-	-	21.47	-	148.50	149.90	-1.40
	Abril	0.96	1272.86	23.75	23.17	175.50	131.42	44.08
	Octubre	0.94	1237.03	25.67	16.83	280.00	158.39	121.61

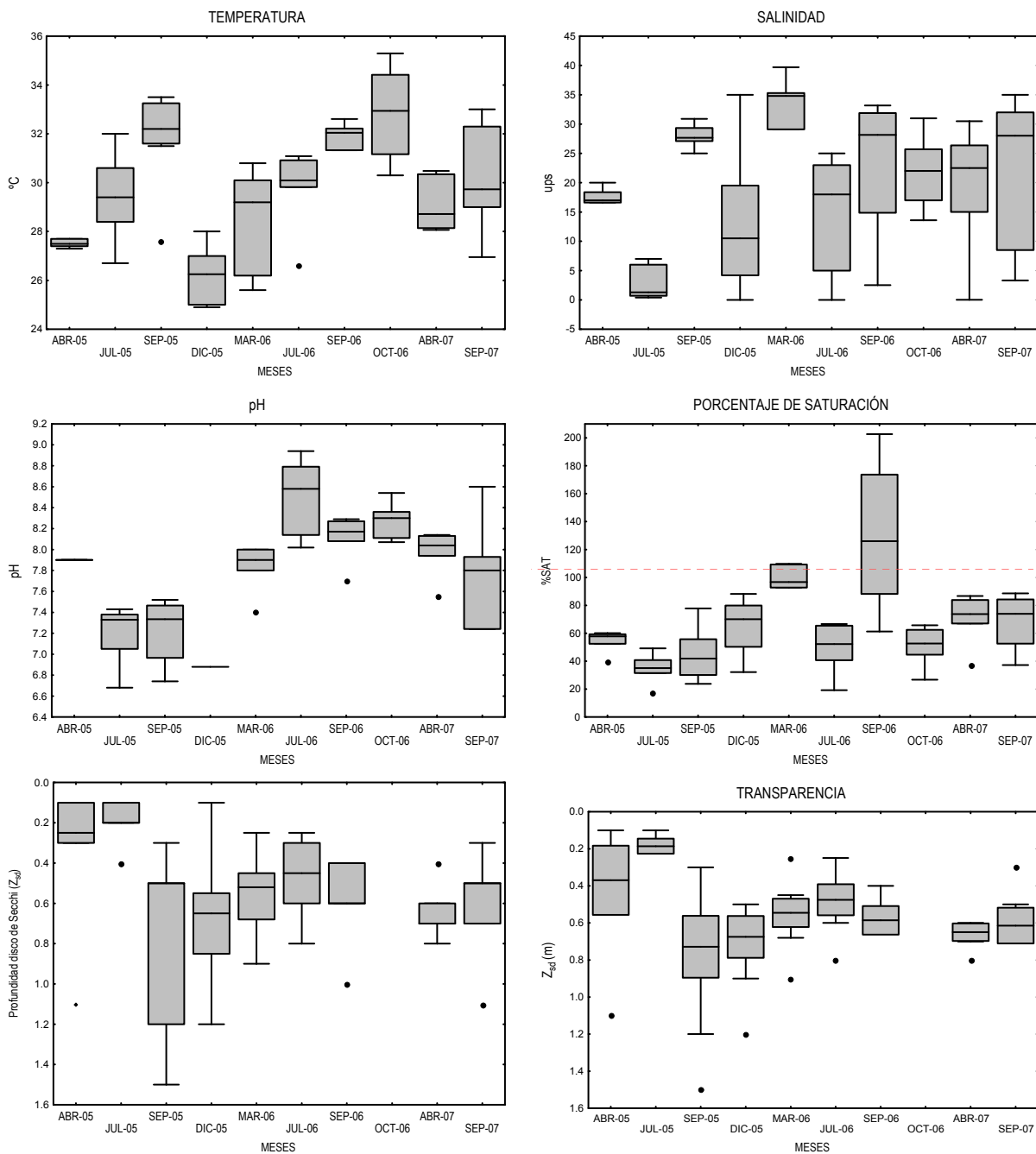
La precipitación anual entre cada año fue distinta (1,635.5 mm durante 2005, 1,166.9 en 2006 y 1,313.5 en 2007) pero la variación estacional fue relativamente constante: de julio a noviembre fueron los meses con mayor precipitación y de diciembre a junio la menor (Fig. 2.2).

La evaporación fue similar (1,334.3 mm en 2005, 1,388.3 mm en 2006 y en 2007 de 1,562.1 mm) alcanzando los valores máximos durante el verano; con excepción de julio de 2005, abril y octubre de 2007 durante los meses de muestreo se registró un déficit de agua (Tabla 2.1).

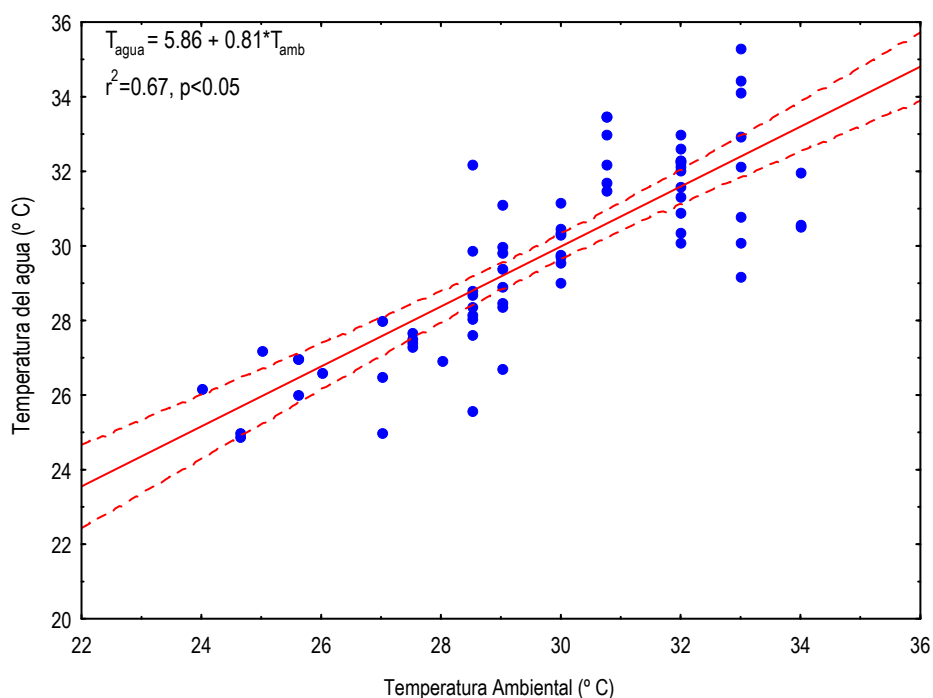
#### 2.4.1.2 Variables físico-químicas

El resumen estadístico de las variables físicas y químicas durante el ciclo 2005-2007 en La Mancha se muestra en la Tabla 2.1. El análisis de varianza de las variables hidrológicas mostró diferencias significativas ( $p < 0.05$ ) temporalmente en más del 75% de las variables físico-químicas del agua (ANEXO 2).

La temperatura superficial en la laguna fue de 29.9° C (mediana) con una mínima de 26.25° C durante la época de nortes (Dic-05) y una máxima durante lluvias (Oct-06 y Sep-07; Fig. 2.4), a pesar del bajo coeficiente de variación registrado (8.40 CV%) se observaron diferencias significativas entre las distintas épocas climáticas (ANDEVA  $F_{3, 24}=20.5, p < 0.001$ ).



**Fig. 2. 4.** Variación temporal de los parámetros físico-químicos durante el ciclo 2005-2007 en la laguna La Mancha. La caja representa a la mediana y la dispersión de los cuartos (DC), los bigotes marcan el límite de las cotas internas (DC  $\pm$  1.5) mas allá se encuentran los outliers (●).



**Fig. 2. 5.** Relación entre la temperatura ambiental y la temperatura del agua en la laguna La Mancha.

La relación entre la temperatura ambiental con la temperatura superficial de la laguna (Fig. 2.5), sugiere que dicho comportamiento se asoció con el patrón estacional. La salinidad fluctuó temporalmente (59.37 CV%) de forma significativa ( $KW-H_3, 24 = 18.26, p = 0.0003$ ) registrándose valores desde 0.40 ups en lluvias, hasta 35 ups durante nortes, mostrando una alta variabilidad espacial (Fig. 2.4).

El oxígeno disuelto mostró una variabilidad interanual ( $ANDEVA F_{3, 24} = 4.99, p = 0.007$ ) registrándose valores cercanos a la anoxia ( $0.96 \text{ ml l}^{-1}$ ) durante lluvias mientras que los valores máximos se registraron durante secas ( $4.51 \text{ ml l}^{-1}$ ) sin alcanzar la saturación (88 %).

La profundidad de la columna de agua (de 0.76 hasta 1.34 m) se incrementó progresivamente a lo largo del año (aunque no de forma significativa, *ANDEVA*  $F_{3, 24} = 2.07$ ,  $p = 0.13$ ) por efecto de la precipitación y los escurrimientos, alcanzando sus valores máximos durante secas (2.00 m, *Fig. 2.4*) reflejando la condición de boca abierta. De forma inversa, la transparencia, alcanzó su valor máximo durante nortes, justo después del término de la temporada de lluvias reflejando también una variación temporal (*Fig. 2.4*; *ANDEVA*  $F_{3, 24} = 3.49$ ,  $p = 0.03$ ).

Espacialmente, sólo la temperatura, la salinidad y la transparencia registraron diferencias significativas entre las dos zonas (*Fig. 2.6*; *ANDEVA*  $F_{6, 40} = 5.40$ ,  $p < 0.05$ ), la temperatura mostró un patrón similar en cada zona, relacionado con el régimen climático (*Fig. 2.5*) y fue en la zona norte durante la época de lluvias donde se registró la temperatura más alta (mediana 31.56 ° C, *Tabla 2.3*). La salinidad fue más alta en la zona norte que en cualquier época (>20 ups) probablemente como consecuencia de la poca profundidad registrada en la zona (0.70 m) que promovió una mayor evaporación.

En la zona sur, se registraron las concentraciones más bajas de oxígeno disuelto (< 3.0 ml<sup>-1</sup>), descendiendo hasta el 40% de saturación así como los valores de pH de 7.47 durante la época de lluvias (*Fig. 2.6*), mientras que en la zona norte, la saturación del oxígeno fue >60% en cada época y el pH mayor (>8.0)

**Tabla 2. 2.** Resumen estadístico de los parámetros físico-químicos durante el ciclo 2005-2007 en La Mancha en las distintas épocas climáticas: secas, Sec; lluvias, LL y nortes, NOR.

Parámetro	2005			2006		2007		Ciclo 2005-2007
	SEC-05	LL-05	NOR-05	SEC-06	LL-06	SEC-07	LL-07	
Profundidad Total (m)	2.00 ± 0.74	1.40 ± 0.52	1.40 ± 0.41	0.90 ± 0.15	1.40 ± 0.52	1.20 ± 0.41	1.30 ± 0.44	1.30 ± 0.44
Temperatura (° C)	27.50 ± 0.22	31.50 ± 2.74	26.25 ± 1.48	29.20 ± 2.89	31.33 ± 1.42	28.72 ± 1.64	29.65 ± 2.04	29.90 ± 3.04
Salinidad (ups)	17.00 ± 1.33	25.00 ± 19.64	10.50 ± 11.34	34.80 ± 4.60	20.00 ± 8.04	22.51 ± 8.41	28.00 ± 17.42	20.00 ± 14.61
Oxígeno Disuelto (ml l <sup>-1</sup> )	2.90 ± 0.29	1.97 ± 0.67	3.52 ± 0.92	4.32 ± 0.49	2.75 ± 0.83	3.44 ± 0.67	3.85 ± 1.62	2.92 ± 1.33
Porcentaje de Saturación (%SAT)	57.85 ± 5.07	39.44 ± 13.08	70.09 ± 21.88	96.66 ± 12.22	62.46 ± 26.79	73.79 ± 12.50	73.95 ± 23.46	60.66 ± 31.59
Transparencia (Z <sub>sd</sub> )	0.25 ± 0.15	0.35 ± 0.22	0.65 ± 0.22	0.52 ± 0.17	0.50 ± 0.15	0.70 ± 0.07	0.50 ± 0.15	0.50 ± 0.30
Transparencia (%Z <sub>sd</sub> )	15.00 ± 23.47	30.95 ± 12.52	70.83 ± 29.62	62.50 ± 13.37	60.15 ± 18.53	75.00 ± 22.65	66.67 ± 13.03	57.46 ± 24.18
pH	7.90 ± 0.00	7.33 ± 0.34	-	7.90 ± 0.15	8.26 ± 0.16	8.04 ± 0.14	7.80 ± 0.51	7.90 ± 0.56
Clorofila a (mg m <sup>-3</sup> )	41.36 ± 10.37	13.82 ± 10.23	61.11 ± 29.71	13.56 ± 6.11	17.29 ± 23.43	10.37 ± 7.54	-	16.35 ± 19.07

Mediana ± desviación absoluta de la mediana

**Tabla 2. 3.** Resumen estadístico de las variables físicas y químicas durante el ciclo 2005-2007 en La Mancha por zona durante cada época climática.

Parámetro	SECAS		LLUVIAS		NORTES	
	NORTE	SUR	NORTE	SUR	NORTE	SUR
Profundidad Total (m)	0.75 ± 0.36	1.00 ± 0.07	0.70 ± 0.52	1.00 ± 0.55	0.95 ± 0.41	1.05 ± 0.33
Temperatura (°C)	28.54 ± 1.35	28.80 ± 1.85	31.56 ± 1.30	30.01 ± 3.40	26.75 ± 0.83	25.50 ± 0.95
Salinidad (ups)	28.43 ± 8.60	16.60 ± 5.55	27.40 ± 9.58	14.87 ± 15.24	19.50 ± 4.45	4.20 ± 2.19
Oxígeno Disuelto (ml l <sup>-1</sup> )	3.80 ± 0.88	3.07 ± 1.03	2.90 ± 0.75	1.99 ± 0.93	3.66 ± 0.21	2.82 ± 0.73
Porcentaje de Saturación (%Sat)	81.63 ± 22.90	60.03 ± 32.60	59.19 ± 21.85	40.74 ± 19.43	75.29 ± 5.25	50.30 ± 14.51
Transparencia (Z <sub>sd</sub> )	0.49 ± 0.23	0.70 ± 0.22	0.40 ± 0.23	0.50 ± 0.28	0.55 ± 0.26	0.75 ± 0.11
pH	8.00 ± 0.14	7.90 ± 0.07	8.12 ± 0.65	7.47 ± 0.73		6.88 ± 0.00
Clorofila a (mg m <sup>-3</sup> )	13.47 ± 9.64	15.35 ± 21.13	23.69 ± 13.79	12.00 ± 2.90	68.64 ± 21.24	53.16 ± 18.07

Mediana ± desviación absoluta de la mediana

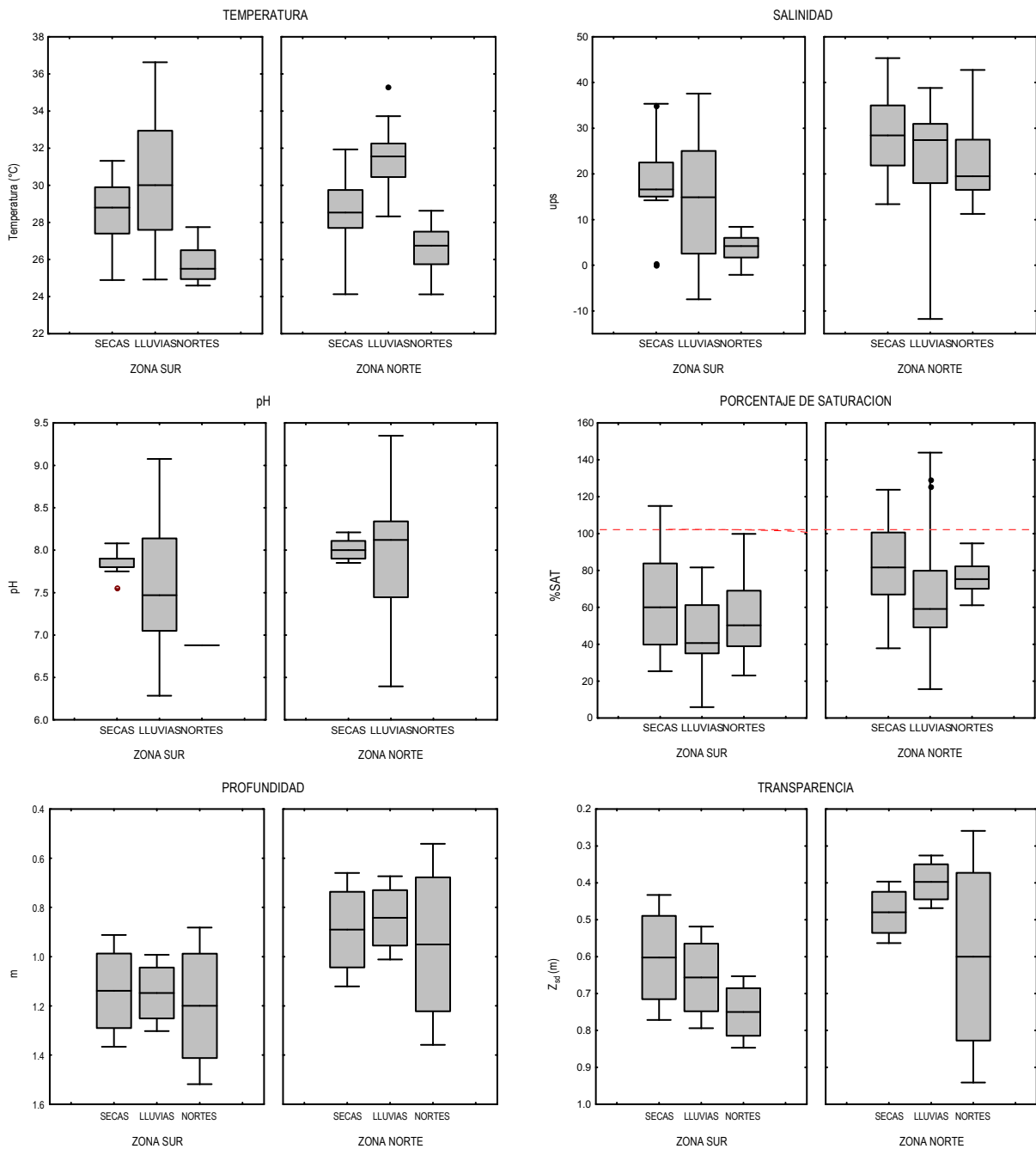


Fig. 2. 6. Variación de los parámetros físico-químicos por zona (Norte y Sur) en cada época climática (secas, lluvias y nortes) en la laguna La Mancha.

### 2.4.1.3 Nutrientes

La **Tabla 2.4** muestra las concentraciones promedio de los nutrientes durante cada época climática en la laguna la Mancha.

La concentración de amonio y de nitratos más nitritos registró el valor más alto durante la época de secas de 2006 (medianas de 12.45 y 9.97  $\mu\text{M}$ ) los ortofosfatos se incrementaron durante la época de lluvias (4.37 durante 2005 y 8.06  $\mu\text{M}$  en 2006; **Tabla 2.4**) mientras que los silicatos alcanzan la máxima concentración durante la época de nortes (33.97  $\mu\text{M}$ ).

Los valores del coeficiente de variación de los nutrientes fueron muy altos (excepto para los silicatos), el valor promedio de CV% fue de 72.01% y alcanzó 113.44 % para el amonio. Lo anterior muestra una alta variabilidad en las concentraciones de nutrientes tanto entre las estaciones como entre los meses de muestreo (amonio, *ANDEVA*  $F_{3, 24}=7.24$ ,  $p= 0.0013$ , nitratos más nitritos, *ANDEVA*  $F_{3, 24}=7.03$ ,  $p= 0.0015$  y silicatos, *ANDEVA*  $F_{3, 23}=4.2$ ,  $p= 0.016$ ).

La zona sur, fue donde se presentó la mayor concentración de nutrientes (excepto los ortofosfatos; **Fig. 2.7**) aunque sólo los nitratos más nitritos y los silicatos presentaron diferencias significativas (*ANDEVA*  $F_{4,43}=306$ ,  $p<0.05$ ; **Fig. 2.7**); las concentraciones más altas de amonio, nitratos más nitritos y silicatos se registraron durante la época de nortes (20.39, 12.97 y 40.38  $\mu\text{M}$  respectivamente) mientras que la concentración más alta de ortofosfatos fue en lluvias (3.46  $\mu\text{M}$ ).





**Tabla 2. 4.** Resumen estadístico de la concentración de nutrientes y las relaciones estequiométricas durante el ciclo 2005-2007 en La Mancha en cada época climática (secas, lluvias y nortes).

Parámetro	2005			2006			2007		Ciclo 2005-2007
	SEC-05	LL-05	NOR-05	SEC-06	LL-06	SEC-07	LL-07		
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (μM)	2.39 ± 2.20	11.49 ± 8.53	20.92 ± 1.82	21.45 ± 5.85	4.24 ± 6.89	0.45 ± 0.40	19.38 ± 12.89	7.95 ± 13.04	
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> + NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> (μM)	1.84 ± 1.63	5.08 ± 2.88	9.84 ± 5.09	9.97 ± 5.43	6.51 ± 3.29	nd	1.31 ± 1.01	6.14 ± 5.96	
PO <sub>4</sub> <sup>-</sup> (μM)	1.76 ± 0.18	4.37 ± 2.01	3.01 ± 0.90	3.03 ± 0.88	8.06 ± 6.11	2.66 ± 1.06	2.78 ± 1.44	4.72 ± 4.93	
SiO <sub>2</sub> (μM)	6.61 ± 1.58	29.31 ± 13.01	33.97 ± 7.15	32.88 ± 4.04	12.35 ± 20.38	9.08 ± 6.66	7.07 ± 12.42	19.53 ± 19.94	
N:P	2.69 ± 0.82	2.33 ± 2.15	0.17 ± 0.15	22.07 ± 16.07	3.83 ± 2.90	0.17 ± 0.22	6.97 ± 5.01	4.66 ± 4.36	
Si:P	5.55 ± 0.89	22.17 ± 8.92	12.84 ± 8.48	12.15 ± 8.44	6.47 ± 6.64	3.66 ± 1.90	4.48 ± 4.25	10.35 ± 8.71	
Si:N	3.92 ± 1.34	3.79 ± 2.79	1.35 ± 0.24	0.65 ± 0.66	2.47 ± 1.36	54.07 ± 36.97	0.75 ± 0.69	7.07 ± 1.93	

Mediana ± desviación absoluta de la mediana

**Tabla 2. 5.** Resumen estadístico de los nutrientes durante el ciclo 2005-2007 en La Mancha por zona en cada época climática.

Parámetro	SECAS		LLUVIAS		NORTES	
	NORTE	SUR	NORTE	SUR	NORTE	SUR
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (μM)	4.15 ± 15.57	2.95 ± 13.90	6.33 ± 7.84	11.42 ± 11.94	22.14 ± 2.93	20.39 ± 0.87
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> + NO <sub>2</sub> <sup>-</sup> (μM)	5.25 ± 3.49	8.68 ± 7.27	0.64 ± 1.81	4.60 ± 5.37	7.15 ± 1.92	12.97 ± 3.97
PO <sub>4</sub> <sup>-</sup> (μM)	1.81 ± 0.54	2.70 ± 0.76	2.61 ± 5.99	3.76 ± 5.80	1.84 ± 0.50	2.87 ± 2.13
SiO <sub>2</sub> (μM)	8.65 ± 16.01	16.74 ± 17.98	12.31 ± 12.76	35.85 ± 18.53	31.27 ± 6.14	40.38 ± 4.67
N:P	3.85 ± 12.48	2.24 ± 2.43	1.32 ± 5.90	1.72 ± 3.82	0.21 ± 0.13	0.06 ± 0.05
Si:P	5.24 ± 5.04	4.18 ± 2.78	3.85 ± 7.42	6.99 ± 8.72	14.94 ± 4.73	14.18 ± 4.73
Si:N	2.09 ± 8.93	1.58 ± 8.48	1.63 ± 1.37	1.78 ± 1.40	0.98 ± 0.76	1.05 ± 0.12

Mediana ± desviación absoluta de la mediana

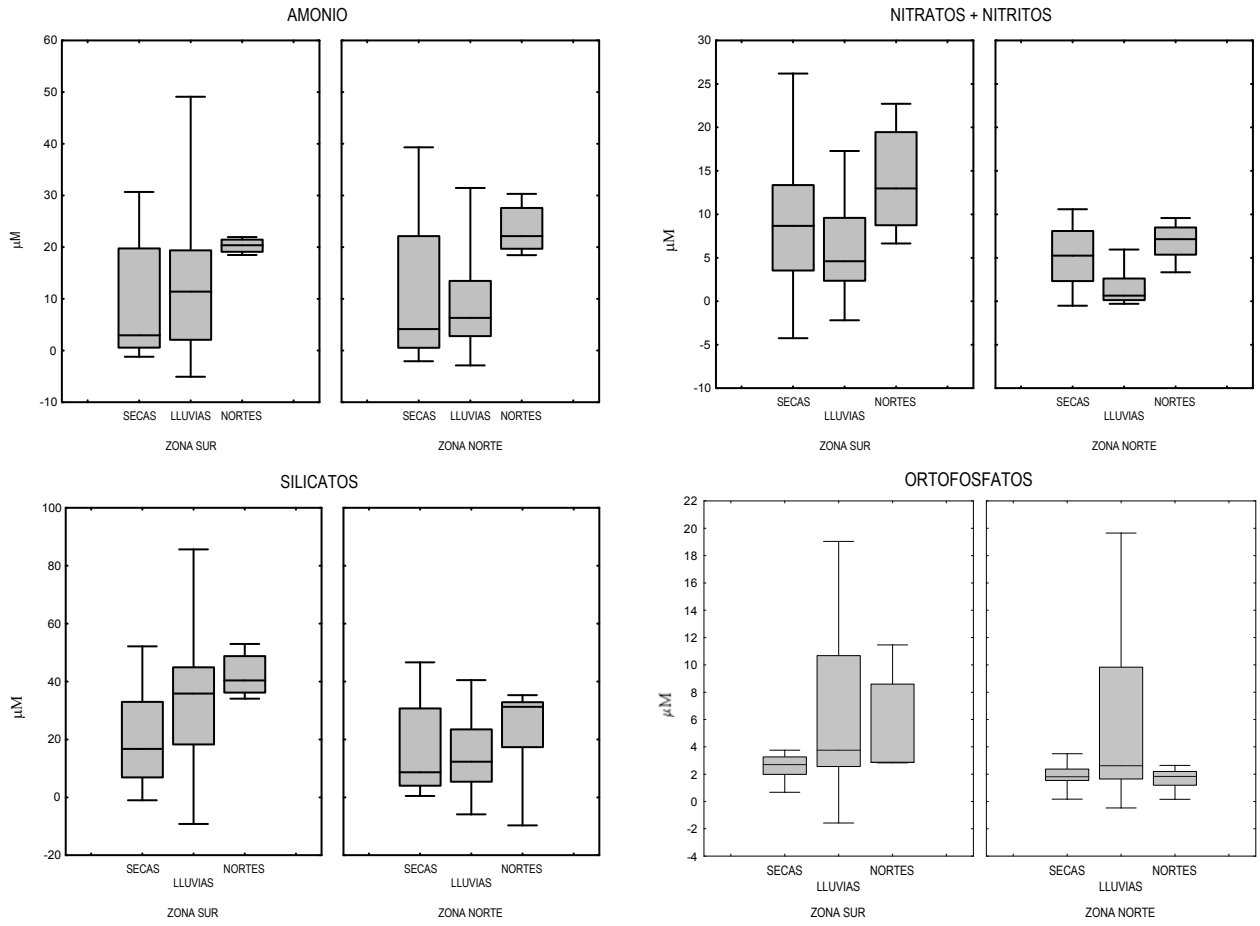
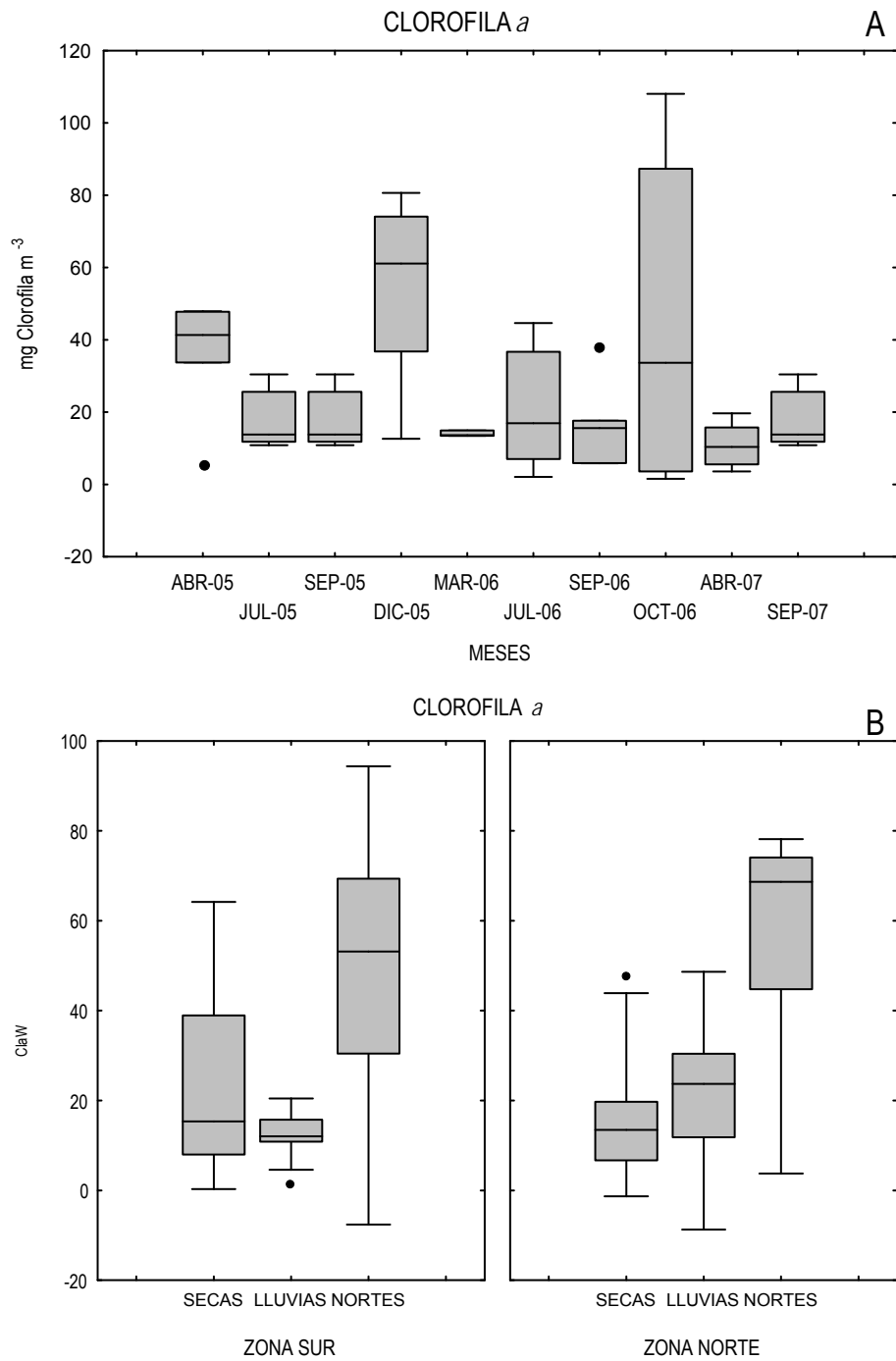


Fig. 2. 7. Variación de los nutrientes por zona en cada época climática en la laguna La Mancha.



**Fig. 2. 8.** (A) Variación temporal de la clorofila *a* durante el ciclo 2005-2007 y (B) variación por zona en cada época climática (secas, lluvias, nortes).

#### 2.4.1.4 Variables biológicas: Clorofila *a*

La concentración de la clorofila *a* total mostró diferencias significativas durante el ciclo anual (*ANDEVA*  $F_{3, 23}=7.2$ ,  $p= 0.0012$ ). El valor máximo de la clorofila total se registró durante la época de nortes ( $59.41 \text{ mg m}^{-3}$ ) y el mínimo en lluvias ( $13.82 \text{ mg m}^{-3}$ ; **Fig. 2.8A**). Este incremento pudo deberse al aumento en la concentración de nutrientes derivado de los escurrimientos durante lluvias o bien por su incorporación a la columna de agua desde los sedimentos durante nortes.

La concentración de clorofila entre la zona norte y sur de la laguna no presentó diferencias significativas y el patrón de variación fue similar (*ANDEVA*  $F_{1, 2}= 0.01$ ,  $p>0.05$ ), en ambas zonas la concentración más alta se registró durante la época de nortes ( $53.16$  en la zona sur y  $68.64 \text{ mg m}^{-3}$  en la zona norte; **Fig. 2.8B**).

Se identificó una relación entre la biomasa fitoplanctónica con la concentración de nitrógeno inorgánico disuelto y el tiempo de residencia (**Fig. 2.9**). Durante la época de lluvias la relación entre la clorofila y el NID fue negativa y en nortes positiva ( $p<0.05$ ) mientras que en la época de secas la relación no se registró ningún tipo de relación (**Fig. 2.9A**)

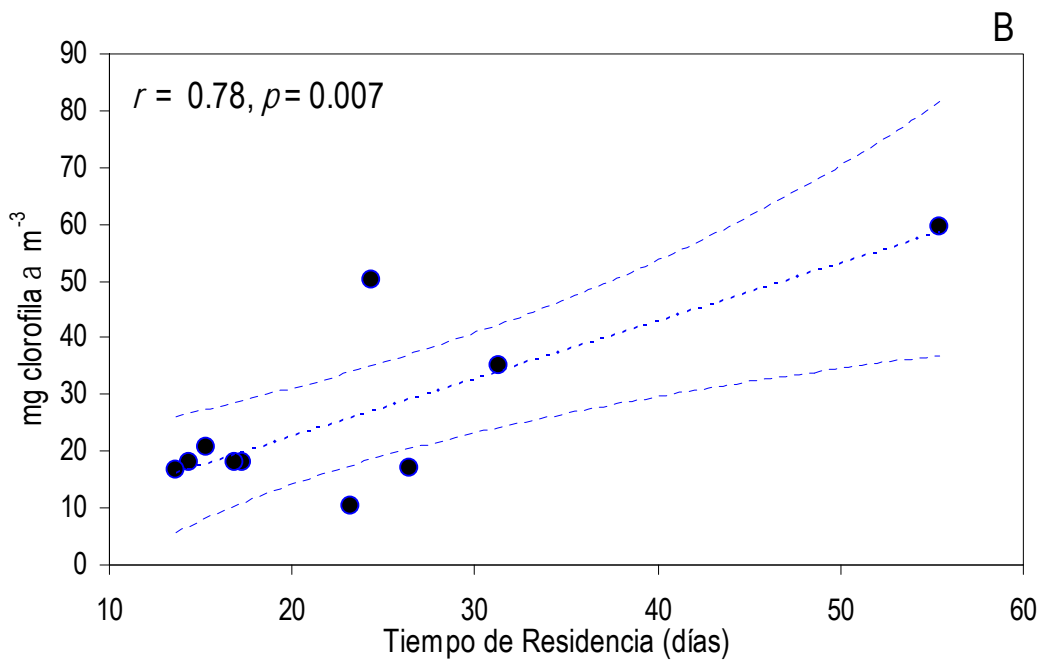
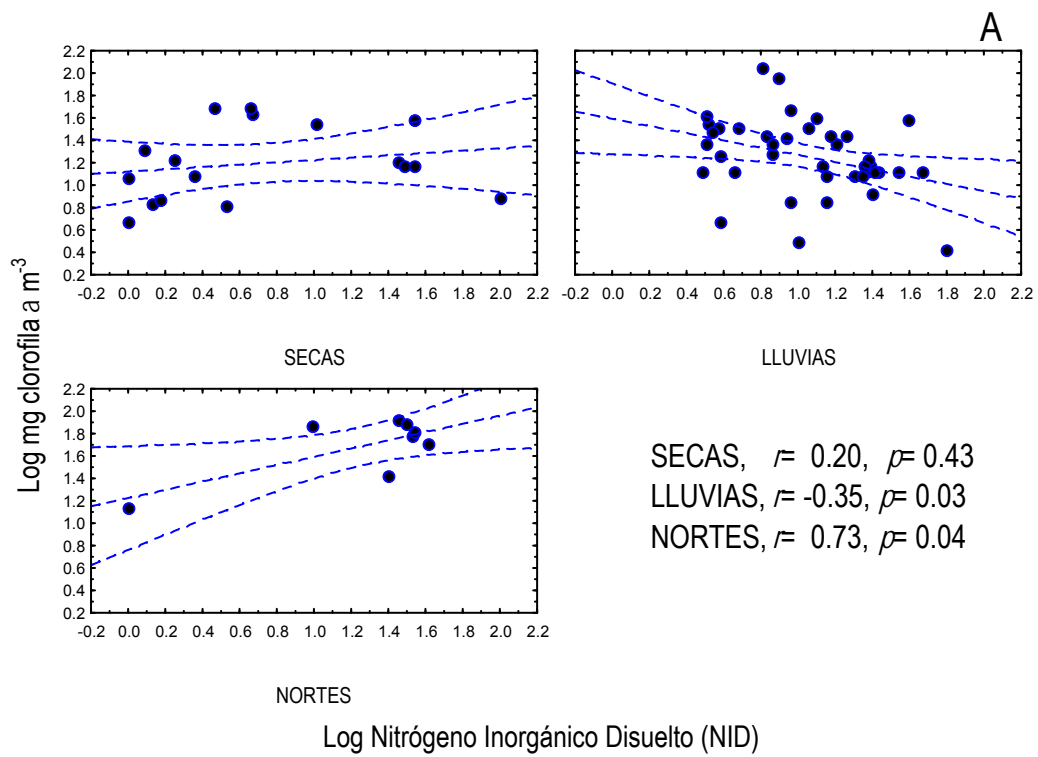


Fig. 2. 9 . Relación entre la biomasa fitoplanctónica (mg clorofila a m<sup>-3</sup>) vs el Nitrógeno Inorgánico Disuelto (A) y el tiempo de residencia (B).

## 2.5 DISCUSION

### 2.5.1 Volumen y profundidad

La laguna La Mancha ha sido descrita como un ambiente controlado por la dinámica de apertura y cierre de la boca de comunicación con el mar (Villalobos *et al.*, 1984; Barreiro-Güemes y Martínez, 1990; Barreiro-Güemes y Balderas-Cortes, 1991; Guerrero-Ruiz, 2000). En este estudio, en los meses de muestreo durante el ciclo 2005-2007, la boca siempre se encontró abierta, por lo que durante tal periodo la dinámica de la laguna estuvo controlada principalmente por los procesos asociados con la apertura de la misma.

Los parámetros indicadores de la condición de boca abierta fueron el volumen de la laguna y la profundidad (Villalobos *et al.*, 1984). En condición de boca abierta, se ha reportado que la laguna pierde más del 50% del volumen alcanzado cuando la boca se cierra (Rivera-Guzmán, 2008), por lo que la profundidad disminuye. Los valores de volumen reportados en este estudio fueron similares a los reportados anteriormente por Contreras *et al.* (2005) y Rivera-Guzmán (2008), durante la condición de boca abierta (Tabla 2.1). Cuando la laguna permanece cerrada, la profundidad aumenta y se alcanzan valores máximos de 1.20 m a partir de la época de nortes (Contreras *et al.*, 2005). En este estudio, la profundidad más alta se registró durante la época de nortes de 2005 (mediana 1.4 m), sugiriendo que el transporte eólico de sedimentos a lo largo de la costa contribuyó a la elevación de la barra arenosa promoviendo el cierre de la boca y el aumento del volumen de agua y la profundidad.

**Tabla 2. 6.** Comparación de los parámetros físico-químicos y nutrientes en La Mancha en condición de boca abierta.

Parámetros	Villalobos <i>et al.</i> , 1984	Contreras <i>et al.</i> , 2006	Rivera-Guzmán 2006-2007	Este estudio 2005-2007
Temperatura (°C)	24.9	28.7	28.7	29.9
Salinidad (ups)	17.95	19.65	20.06	20
pH	7.76	7.48	8.09	7.9
Oxígeno Disuelto (mg <sup>-1</sup> )	6.04	4.87	6.89	4.17
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> (μM)	4.31	7.02	3.04	7.95
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> + <sub>2</sub> <sup>-</sup>	3.27	1.54	4.02	6.14
PO <sub>4</sub> <sup>-</sup>	4.67	5.73	2.14	4.72
Relación N:P	1.67	1.28	4.15	4.66
Clorofila <i>a</i> (mg m <sup>-3</sup> )	9.08	3.88	3.56	16.35

[Psuty \*et al.\* \(2009\)](#), establecieron que la profundidad presentó una marcada variación temporal durante el ciclo 2005-2006 y esta relacionada más con el régimen de lluvias que con la morfología de la boca. A diferencia de los periodos de apertura y cierre registrados en el año 2005, de abril a noviembre de 2006 la laguna permaneció continuamente abierta. Esta condición debido probablemente a que durante la época de nortes (2005) el aporte de sedimentos en la costa no fue suficiente ([Psuty \*et al.\*, 2009](#)). La falta de sedimentos se refleja en una barra arenosa más susceptible a la erosión que impidió el cierre de la boca y con ello un período más largo en condición de boca abierta. Asociado a esto, el intercambio mareal que se genera en el canal de apertura de la boca, secuestra sedimentos de la sección norte de la laguna manteniéndola abierta.

### 2.5.2. *Parámetros físicos y químicos*

La temperatura registrada en este estudio fue similar a la reportada anteriormente para la laguna por [Contreras \*et al.\* \(2005\)](#) y [Rivera-Guzmán, \(2008\)](#) ([Tabla 2.7](#)) en condición de boca abierta. La relación positiva registrada entre la temperatura ambiental y la temperatura del agua ([Fig. 2.4](#)) indican que la variación temporal se relacionó directamente con las condiciones climáticas de la zona de estudio. [Lloret \*et al.\* \(2008\)](#) determinaron que en sistemas acuáticos semi-encerrados y someros, como La Mancha, un aumento o disminución en la temperatura ambiental se reflejará rápidamente en la temperatura del agua debido a la alta relación superficie/volumen del sistema.

Espacialmente, en las zonas Sur y Norte de la laguna, el patrón de temperatura fue similar, durante lluvias, la zona norte presento el valor significativamente más alto (32° C) debido a la mayor insolación de la temporada y a la baja profundidad registrada (0.70 m).

La variabilidad espacio-temporal de la salinidad se asoció con el régimen de precipitación y a la entrada de agua marina, por efecto de la apertura de la boca de intercambio con el mar. [Eyre y Balls, \(1999\)](#) señalan que la reducción en la salinidad en ambientes estuarinos tropicales se debe a que se encuentran sometidos a una época de lluvias muy pronunciada. En este estudio, durante lluvias, la salinidad fue muy variable registrándose los valores más bajos (0-8.0 ups).



Espacialmente, [Lara-Domínguez et al. \(2005\)](#), reportaron que en condiciones de boca cerrada (épocas de nortes y secas), la variación espacial de la salinidad al interior de la laguna es más homogénea (17-22 ups), mientras que en condición de boca abierta, se generan gradientes de salinidad, turbidez y oxígeno disuelto muy pronunciados, como consecuencia del mayor intercambio con el mar. En este estudio los resultados soportaron lo anterior, debido a que la salinidad fluctuó significativamente de condiciones limnéticas y mayor transparencia en la zona Sur de la laguna (0-14 ups (80 CV%) y 0.50 m respectivamente) a condiciones marinas y con menor transparencia en la zona norte (35 ups (40 CV%) y 0.40 m, [Fig. 2.4](#)) en condición de boca abierta.

La concentración de oxígeno disuelto también se relacionó con el régimen estacional, alcanzando los valores más altos durante la época de nortes (4.5 ml<sup>-1</sup>, 85% de saturación) como consecuencia de la mezcla de la columna de agua generada por los vientos característicos de dicha época ([Moran-Silva et al., 2005](#)). Por el contrario, los valores más bajos se registraron durante la época de lluvias (2.75 ml l<sup>-1</sup>, <40% de saturación) y se pidieron asociar con los escurrimientos y las descargas provenientes de las zonas de cultivo adyacentes, que generan una alta demanda biológica de oxígeno ([Rivera-Guzmán, 2008](#)) toda vez que espacialmente esta condición se acentuó en la zona sur de la laguna (<60% saturación; [Fig. 2.4](#)). [Eyre y Balls, \(1999\)](#) mencionan que en ambientes tropicales, la concentración de oxígeno disuelto más baja se presenta durante la época de secas. Los bajos valores de oxígeno disuelto son el resultado de tiempos de residencia altos (30 días) que se alcanzan durante la época, favoreciendo la descomposición de materia orgánica. Sin

embargo, en este estudio aún cuando los tiempos de residencia fueron similares a lo reportado por los autores (23-30 días), la disminución del oxígeno se registró durante la época de lluvias.

La falta de consistencia con el modelo de [Eyre y Balls \(1999\)](#) en los resultados obtenidos, probablemente se debió a la dinámica de flujo de agua a través de la boca de comunicación con el mar en La Mancha. [Lara-Domínguez et al. \(2006\)](#) establecieron que el flujo mareal es el factor principal del intercambio de agua en La Mancha, cuando la boca está abierta. Los autores determinaron que el flujo neto de la laguna hacia el Golfo de México es mayor en la época de lluvias ( $-3.1 \text{ m}^{-3} \text{ seg}^{-1}$ ) comparada con la época de secas ( $-2.1$  y  $-1.8 \text{ m}^{-3} \text{ seg}^{-1}$  para los meses de febrero y junio respectivamente), reflejando el aporte de agua dulce a la laguna. El bajo tiempo de residencia reportado en este estudio durante lluvias (13 a 17 días), también indica que durante esa época, la mayor parte del material que ingresa con los escurrimientos es exportado hacia el mar adyacente.

La variación espacio-temporal de los parámetros físico-químicos se relacionó principalmente con el patrón ambiental de las épocas de secas, lluvias y nortes reportado para otros sistemas del Golfo de México, como las lagunas de Tampamachoco y Alvarado, en Veracruz ([de la Lanza et al., 1998](#); [Moran-Silva, et al., 2005](#)), la Laguna de Términos, en Campeche ([Ramos-Miranda et al, 2005](#)), y los sistemas Celestún y Chelem, en Yucatán ([Tapia- Gonzáles et al., 2008](#)) entre otras.

**Tabla 2. 7.** Comparación de las concentraciones de nutrientes en lagunas costeras del estado de Veracruz.

Sistema	NID ( $\mu\text{M}$ )		Ortofosfatos ( $\mu\text{M}$ )		N:P		Referencia
La Mancha	10.27	(0.20-34.02)	2.72	(1.56-3.82)	3.85	(0-10.89)	Este Estudio Ciclo 2007
La Mancha	27.08	(3.72-55.47)	2.24	(1.54-2.60)	0.14	(0.07-2.76)	Este Estudio Ciclo 2005
La Mancha	22.51	(2.26-66.38)	8.47	(0.72-20.16)	6.12	(0-33)	Este Estudio Ciclo 2006
La Mancha	7.06	(0.86-17.79)	2.14	(1.23-3.04)	4.15	(1.08-12.53)	Rivera-Guzman 2008
La Mancha	8.96	(2.5-50.2)	6.79	(2.3-27.4)	1.28	(0.25-10.9)	Contreras <i>et al.</i> , 2005
La Mancha	18.95	(4.15-45.6)	5.06	(1.38-14.1)	3.75	(3.99- 4.11)	Legaria, 2003.
La Mancha	7.59	(0.32-61.6)	4.67	(0.21-17)	1.67	(2.25-8.25)	Villalobos <i>et al.</i> , 1984.
L. Alvarado	21.55	(0.67- 42.43)	3.29	(0.37-6.2)	6.56	(1.81-6.84)	Moran-Silva <i>et al.</i> , 2005
L. Alvarado	17.60	(4.9-45.8)	19.00	(0.01-13.4)	17.80	(0.9-56)	Contreras y Warner, 2004
L. Alvarado	15.90	(0.0-57.5)	1.70	(0.0 -9.7)	8.60	(0.0-38.8)	De La Lanza y Lozano 1999
L. Pueblo Viejo	12.90	(3.0 -37.9)	2.80	(0.95 -9.1)	6.50	(0.8 -15.7)	Contreras y Warner, 2004
L. Tamiahua	12.90	(1.5-38.7)	2.70	(0.06 -7.5)	9.60	(0.5-59.3)	Contreras y Warner, 2004
L. Tampamachoco	14.40	(3.3-34.3)	4.40	(1.2-14.0)	4.50	(0.94 -20.9)	Contreras y Warner, 2004
L. Mandinga	11.20	(4.6-17.2)	0.90	(0.15 -1.7)	11.20	(6.2 -14.8)	Contreras y Warner, 2004
L. Términos	0.90	(0.0-3.8)	0.90	(0.1-7.2)	3.30	(0.1-8.0)	De La Lanza y Lozano 1999
21 lagunas GM	9.00	(0.07-75.6)	2.00	(0.01-37.3)	4.00	(0.02-42.8)	Contreras y Warner, 2004

Promedio (mínimo-máximo)

### 2.5.2. Nutrientes

Las concentraciones de nutrientes registradas en este estudio durante la condición de boca abierta fueron mayores que las registradas con anterioridad ([Tabla 2.7](#)) y mostraron la tendencia hacia el incremento en su concentración durante los últimos 25 años, con respecto al estudio de [Villalobos \*et al.\* \(1984\)](#). Comparadas con otras lagunas del estado de Veracruz ([Tabla 2.7](#)) la concentración de nutrientes demostró que estos ambientes se encuentran bajo un proceso de eutroficación resultado de las actividades socioeconómicas y de desarrollo de la zona costera del Estado ([Sánchez-Gil \*et al.\*, 2004](#)).

De acuerdo con el [INEGI \(2007\)](#), del año 1980 al año 2000, en el municipio de Actopan, Veracruz, la cobertura de las zonas de cultivo pasó de 7,247 ha a 29,854.46 ha, siendo en su totalidad cultivadas por riego. Del periodo de 1986 al 2005 ([INEGI, 2005](#)), la población en la región aumentó de 7,404 habitantes (repartidos en 11 localidades) a 37,867 habitantes en 299 localidades. El 66.44% de la población económicamente activa, se dedica a la agricultura, ganadería, caza y pesca. Lo anterior, sugiere que el problema de las descargas de aguas con nutrientes inorgánicos en la laguna La Mancha no se centra solamente en las actividades agrícolas de la región, sino también al incremento de los asentamientos humanos.

Estudios previos demuestran el impacto del desarrollo en la zona y de los asentamientos humanos en La Mancha, por ejemplo [Botello et al. \(2001\)](#) determinaron la presencia de hidrocarburos y los relacionaron con la influencia de la maquinaria y maniobras llevadas a cabo para el mantenimiento del gasoducto que atraviesa esta región. También se ha registrado la ocurrencia en la columna de agua del agente patógeno *Vibrio cholerae* así como de bacterias fecales ([Castañeda-Chávez et al., 2005](#)). Estos microorganismos se encuentran siempre en la columna de agua debido a los asentamientos humanos que circundan la laguna ([Castañeda-Chávez et al., 2005](#)).

En la Mancha la variabilidad temporal del nitrógeno inorgánico disuelto (NID), ortofosfatos y silicatos se asocio con la dinámica ambiental característica de cada época climática (Fig. 2.7). Durante la época de lluvias por efecto de la precipitación y las descargas de los ríos, el volumen de agua en la laguna aumentó (de 1200 m<sup>-3</sup> en secas a 1400 m<sup>-3</sup>, Tabla 2.1) incrementándose el flujo de intercambio con el mar (Lara-Domínguez *et al.*, 2006) resultando en una reducción en el tiempo de residencia (13 a 17 días). Espacialmente la salinidad y la concentración del oxígeno disuelto disminuyen en la zona sur (<15 ups y 1.99 mg l<sup>-1</sup>, 40%SAT) donde se registraron las concentraciones máximas de amonio (>20 µM), ortofosfatos (> 10 µM) y silicatos (> 50 µM, Fig. 2.6). Este comportamiento es similar al registrado en la Ensenda de la Paz donde Mendoza-Salgado *et al.* (2005) determinaron a partir de un modelo de masas en, que la precipitación y las descargas introducen agua dulce al interior del sistema provocando un incremento en el volumen y la reducción del tiempo de residencia con el subsecuente enriquecimiento por nitrógeno similar al reportado en este estudio.

Durante la época de nortes, las concentraciones promedio más altas de nutrientes son el resultado de un aumento en el tiempo de residencia (55 días) y la dinámica ambiental. En La Mancha durante los nortes, la salinidad en la zona norte fue mayor que en la zona sur (20 y 4.20 respectivamente), evidenciando la entrada de agua marina al sistema, tal intercambio puede inducir la resuspensión de los sedimentos del fondo y por ende la liberación de nutrientes a la columna de agua (Falcao y Vale, 1990).

Durante la época de nortes, el amonio fue la forma de nitrógeno dominante y su presencia puede ser considerada como un indicativo de nitrógeno reciclado y procedente de procesos de mineralización (Contreras *et al.*, 2005), mientras que las bajas concentraciones de nitratos mas nitritos se asocian con el proceso de desnitrificación, el cual se favorece en presencia de bajas cantidades de oxígeno disuelto, como las registradas en la laguna en la zona sur ( $2.82 \text{ ml}^{-1}$ , 59% SAT). Esto indica que el sistema se encontró dominado por una condición de heterotrofia (Tapia-González *et al.*, 2008). Tales condiciones han sido reportadas también en las lagunas de Dzilam, Celestún y Chelem en Yucatán (Herrera-Silveira *et al.*, 2002; Medina-Gómez y Herrera-Silveira, 2003).

En la laguna La Mancha durante la época de secas se alcanza una mayor estabilidad en la columna de agua debido a la disminución de la precipitación (Fig. 2.2) y los escurrimientos así como al incremento en el tiempo de residencia (23-31 días; Tabla 2.1). Este patrón es similar al reportado por Eyre y Balls (1999) para otros sistemas tropicales donde durante la temporada de secas el intercambio con el mar adyacente disminuye ( $-1.8 \text{ m}^{-3} \text{ seg}^{-1}$ ) en comparación a la época lluvias ( $-3.1 \text{ m}^{-3} \text{ seg}^{-1}$ ), reduciendo la exportación de nutrientes. Este comportamiento de las masas de agua sitúa a La Mancha como un sistema de pobre circulación dominado principalmente por el intercambio mareal y la descarga fluvial (Lara-Domínguez *et al.*, 2006). Este estado hidrodinámico debería representar condiciones cuando el sistema regresa a su homogeneidad vertical. Cuando la columna de agua no estratificada se favorece una mayor remineralización e incremento de nutrientes. Sin embargo en la Mancha,

la concentración de amonio, ortofosfatos y silicatos fueron las más bajas registradas durante el periodo de estudio. Lo anterior se debe probablemente a que esta época viene seguida de la apertura de la boca ([Psuty et al., 2009](#)).

### 2.5.3 Clorofila *a*

La concentración de clorofila más alta registrada en este estudio fue durante la época de nortes ( $61.11 \text{ mg m}^{-3}$ ) correspondiente con las concentraciones más altas de nutrientes ([Tabla. 2.2](#)) y con el tiempo de residencia más alto registrado en la laguna (55 días). La relación entre la concentración de clorofila, el tiempo de residencia y la concentración de nutrientes determinadas en este estudio ([Fig. 2.6](#)) sugieren que ambos parámetros inducen los cambios significativos en la concentración de clorofila registrados en este estudio y son comparables con aquellos observados en otras regiones costeras. Por ejemplo, [Gameiro y Brotas \(2010\)](#) determinaron que la concentración más alta de clorofila ( $50 \text{ mg m}^{-3}$ ) se asoció con la disminución de la descarga fluvial y altos tiempos de residencia (33 a 65 días) en el estuario de Tagus, Portugal. Estas estimaciones son similares a los valores registrados en este estudio para la época de nortes (55 días) sugiriendo que altos valores en el tiempo de residencia permitirán que el fitoplancton se desarrolle y crezca. [Knoopers et al. \(1991\)](#) también determinaron una tendencia similar en siete lagunas costeras de Brasil.

La relación negativa registrada entre el NID y la clorofila durante lluvias sugieren que la disminución en el tiempo de residencia provoca que las células fitoplanctónicas sean exportados al mar adyacente antes de que la biomasa se

pueda acumular ([Domingues et al., 2005](#)). [Monbet, \(1992\)](#) destacó el papel fundamental del régimen mareal en el control de la biomasa en función de la entrada de nutrientes en estuarios. En este estudio, en ambientes con regimenes macromareales (rango de marea > 2 m), en periodos repetidos de inestabilidad caracterizada por el aumento en la mezcla de la columna de agua, los niveles de sólidos suspendidos pueden generar una disminución en la concentración de clorofila, incluso cuando los nutrientes no son limitantes. En este régimen mareal (> 2 m) los sistemas suelen experimentar una mayor tolerancia al enriquecimiento por nitrógeno. En sistemas micromareales (intervalo mareal < 2 m, [Monbet, 1992](#)) el patrón es opuesto y supone que estos ambientes al estar sometidos a un proceso de menor intercambio de masas de agua que sus contrapartes macromareales, y al recibir materiales de una variedad de fuentes, son considerados como sumidero de sedimentos ([Cooper, 2001](#)).

Durante la época de nortes en la Mancha la concentración de biomasa fue la más alta ( $61.11 \text{ mg m}^{-3}$ ) probablemente debido al efecto combinado del incremento del tiempo de residencia durante la época (>50 días) con el proceso de resuspensión de los sedimentos. Esta interacción también puede incorporar nutrientes y probablemente fitoplancton (principalmente diatomeas) a la columna de agua ([Loverde-Oliveira y Huszar 2007](#)).



**Tabla 2. 8.** Comparación entre las constantes de saturación media ( $K_s$ ) para el fitoplancton y las concentraciones de nutrientes en la columna de agua en la laguna La Mancha.

Nutriente	$K_s$	Concentración promedio				Forma
		SECAS	LLUVIAS	NORTES	Anual	
Nitrógeno Inorgánico Disuelto	1.0-2.0 $\mu\text{M}$	20.26	15.70	31.56	18.40	( $\text{NH}_4^+ + \text{NO}_3^- + \text{NO}_2^-$ )
Fósforo Inorgánico Disuelto	0.1- 0.5 $\mu\text{M}$	32.78	7.79	3.01	13.92	( $\text{PO}_4^-$ )
Silicatos	1.0-5.0 $\mu\text{M}$	16.73	22.73	32.27	22.13	( $\text{SiO}_2$ )

$K_s$ = Valores tomados de Fisher *et al.*, 1988.

#### 2.5.4 Efecto de la concentración de nutrientes sobre el fitoplancton

Durante el periodo de estudio no se encontró que la concentración de nutrientes limitara el crecimiento del fitoplancton.

La comparación de las concentraciones promedio de nutrientes en la columna de agua con los valores de saturación media para el fitoplancton indicó que no existió limitación para la comunidad fitoplanctónica por ninguno de ellos (Tabla 2.8). Estos valores promedio registrados, se encontraron por arriba de la saturación media.

Sin embargo, los resultados de las relaciones estequiométricas de los nutrientes, mostraron una potencial limitación por nitrógeno dado que los resultados en la relación Si:N fue  $> 1.0$  y N:P  $< 10$ . Por el contrario, las relaciones Si:P= 16.46 y Si:N= 1.12 señalaron que no existió limitación de fósforo ni silicatos.

Lo anterior hizo evidente la necesidad de la implementación de un trabajo experimental de enriquecimiento de nutrientes que proporcionara información cuantitativa de la respuesta específica del fitoplancton, a la adición de nutrientes así como de los cambios potenciales en la estructura de la comunidad fitoplanctónica.

Más aun pueden ser útiles para discernir la interacción entre las concentraciones observadas y la respuesta directa de la comunidad del fitoplancton a través de sus tasas de crecimiento *in situ* y cambios en la composición taxonómica.

## **2.6 CONCLUSIONES**

Durante condiciones hidrodinámicas que favorecen la apertura de la boca de La Mancha, los parámetros físicos, químicos, nutrientes y clorofila *a*, están directamente relacionados con la variabilidad estacional (precipitación) y espacialmente con la zona de influencia (dulceacuícola o marina).

La profundidad y el volumen de agua en la laguna, reflejan la condición de boca abierta.

Durante el periodo de estudio (abril 2005 a octubre de 2007) las variables fisicoquímicas (temperatura, salinidad y oxígeno disuelto) variaron significativamente entre épocas climáticas; y aunque se observó una variación espacial, esta no fue significativa entre las zonas norte y sur del sistema.

La temperatura del agua y la salinidad, son los parámetros que mejor reflejan la variabilidad ambiental predominante en la zona de estudio durante las épocas de lluvias, nortes y secas.



La temperatura mostró los valores más bajos en la temporada de nortes, mientras que la más alta se registró en lluvias. Los valores de temperatura y salinidad más altos fueron registrados en la zona norte durante la época de secas.

El oxígeno disuelto presentó los valores más bajos durante lluvias y nortes y se asoció de forma negativa con valores altos de nutrientes (principalmente amonio y nitratos+nitritos).

Los nutrientes variaron temporal y espacialmente. El amonio, los nitratos más nitritos, y los silicatos, registraron la concentración más alta durante los nortes en la zona sur y las más bajas en secas en la zona norte; el amonio fue la forma nitrogenada dominante (80% del DIN).

La laguna La Mancha, exhibe una tendencia a la eutroficación, especialmente por efecto de incremento continuo de nitrógeno y ortofosfatos.

Durante la época de nortes, el ingreso de agua marina al sistema genera un tiempo de residencia alto que permite la remineralización de nutrientes, principalmente amonio; el cual es asimilado por el fitoplancton incrementando la concentración de biomasa durante la época. El incremento del tiempo de residencia en la época de secas es resultado de la reducción en la precipitación y las descargas de los ríos. Este incremento está asociado a la disminución del volumen de la Laguna y reducción en la concentración de nutrientes.

En época de lluvias, la precipitación y la mayor descarga del río Caño Grande incrementan el volumen de agua en laguna generando un mayor intercambio con el mar adyacente, así disminuyendo el tiempo de residencia e incrementando la exportación de nutrientes.

El incremento del tiempo de residencia en secas es resultado de la reducción en la precipitación y las descargas que además generan la pérdida de volumen y nutrientes del sistema.



## CAPÍTULO 3

# **EVALUACIÓN DE LA RESPUESTA DE LA COMUNIDAD FITOPLANCTÓNICA DE LA LAGUNA LA MANCHA AL ENRIQUECIMIENTO DE NUTRIENTES EN MICROCOSMOS**

### 3.1 INTRODUCCION

El proceso de enriquecimiento por nutrientes en los ecosistemas acuáticos, se ve reflejado cuando la productividad primaria deja de estar limitada por la disponibilidad de nutrientes (Cloern, 2001; de Jonge y Elliot, 2001). Aunque ocurre naturalmente en escalas de tiempo geológico, el proceso puede ser acelerado por actividades humanas, tales como la descarga de aguas residuales y la agricultura (Zou *et al.*, 2001), dando lugar al proceso de eutroficación (Nixon, 1995). Aunque otros nutrientes pueden potencialmente limitar la productividad primaria, el crecimiento y la acumulación de la biomasa fitoplanctónica (Howarth, 1988; Kocum *et al.*, 2002) el nitrógeno (N), fósforo (P), sílice (Si) y el hierro (Fe) son los nutrientes más importantes (Hecky y Kilham, 1988; Beardall *et al.*, 2001).

La determinación de las concentraciones de nutrientes (disueltos) y su uso en la relación estequiométrica, conocida como la proporción de Redfield, es el método más usado para inferir el grado de limitación del crecimiento fitoplanctónico (Klump y Martens, 1981) y la referencia para diferenciar entre la limitación por nitrógeno de la limitación por fósforo. Esto supone que el fitoplancton está limitado por nitrógeno, si el  $N:P < 16$  y que está limitado por fósforo, si el  $N:P > 16$ . Sin embargo, el uso de las relaciones estequiométricas para identificar una posible limitación conlleva ciertos problemas (Fong *et al.*, 1993). Es evidente que dentro del fitoplancton, la relación óptima puede variar para los diferentes grupos taxonómicos con un intervalo en el  $N:P$  de 10:1 hasta 30:1 (Boynton *et al.*, 1982; Atkinson y Smith, 1983; Brzezinski, 1985). De igual manera se asume la limitación por nutrientes sin tener prueba de ello,

además de que otros factores pueden ser los que limiten el crecimiento del fitoplancton (como la luz; Fisher *et al.*, 1995; 1999).

El uso de la relación N:P se basa en el supuesto de que las concentraciones de nutrientes son constantes; sin embargo, en algunos sistemas acuáticos como las lagunas costeras, éstos a menudo se suministran en pulsos (debidos al flujo de los ríos), por lo que la relación N:P se altera constantemente dependiendo de las tasas del pulso como de la asimilación algal (Fong *et al.*, 1993). De esta forma, las relaciones de nutrientes en la columna del agua pueden llegar a ser inadecuadas para el fitoplancton determinándose la limitación ya sea por N o P, y especialmente cuando está presente más de un grupo algal (Fong, *et al.*, 1993).

Una de las herramientas metodológicas empleadas como guía para medir el efecto del enriquecimiento por nutrientes es la experimentación y se basa en el uso de representaciones de ecosistemas a escala (Cloern, 2001). Uno de estos medios lo constituye el empleo de los denominados cosmos, los cuales pueden abarcar desde pequeños volúmenes de agua  $< 1 \text{ m}^3$  (microcosmos) hasta  $>1000 \text{ m}^3$ , (macrocosmos) (UNESCO, 1991). Los cosmos han sido reconocidos como herramientas experimentales valiosas para la investigación exploratoria y pruebas de hipótesis en comunidades naturales (Berg *et al.*, 1999; Breitburg *et al.*, 1999; Klug *et al.*, 2000).

Esta metodología ha sido empleada preponderantemente en lagos, en virtud de su facilidad de implementación y muestreo (Perrow *et al.*, 1997). Sin embargo también ha sido empleada con éxito en sistemas marinos (Micheli, 1999) demostrado

su utilidad para el estudio de las interacciones fito-zooplancton y en experimentos de enriquecimiento de nutrientes (Hecky y Kilham, 1988). Sin embargo, la mayor parte de las aplicaciones se han aplicado en sistemas de latitudes templadas (Fong *et al.*, 1993; Barlow *et al.*, 1998; Williams y Egge, 1998; Agawin *et al.*, 2000a; Duarte *et al.*, 1998; Duarte *et al.*, 2000a; Duarte *et al.*, 2000b), de condiciones oligotróficas (Duarte, 2004) y pocos son los que se han realizado en lagunas costeras (Fong, 1993; Kozlowsky-Suzuki y Bozelli, 2002; Loureiro *et al.*, 2005; Hlaili *et al.*, 2006; DeYoe *et al.*, 2007).

Las comparaciones entre la constante de saturación media ( $k_s$ ) y la concentración de nutrientes en la columna de agua generalmente se utilizan para evaluar la limitación del crecimiento del fitoplancton. Estudios anteriores en la Laguna de la Mancha indican que no hay limitación como resultado de la disponibilidad de nitrógeno y fosforo. Sin embargo, los resultados presentados en el capítulo 2 indican que existe una limitación por nitrógeno (Villalobos *et al.*, 1982; Barreiro-Güemes y Balderas-Cortés, 1991; Rivera-Guzmán, 2004). En este estudio se implementó un estudio experimental *in situ*, usando microcosmos en la laguna La Mancha, con la finalidad de establecer si existe o no una limitación potencial de nutrientes y determinar el efecto directo del enriquecimiento de nutrientes (N, P, Si y N:P) sobre el fitoplancton.



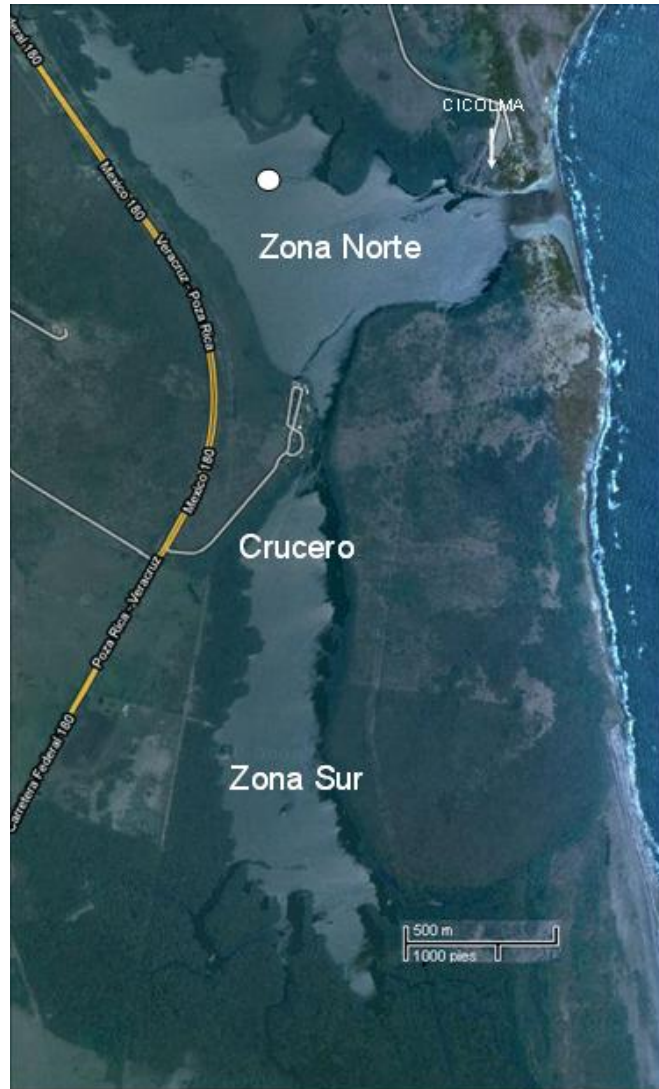
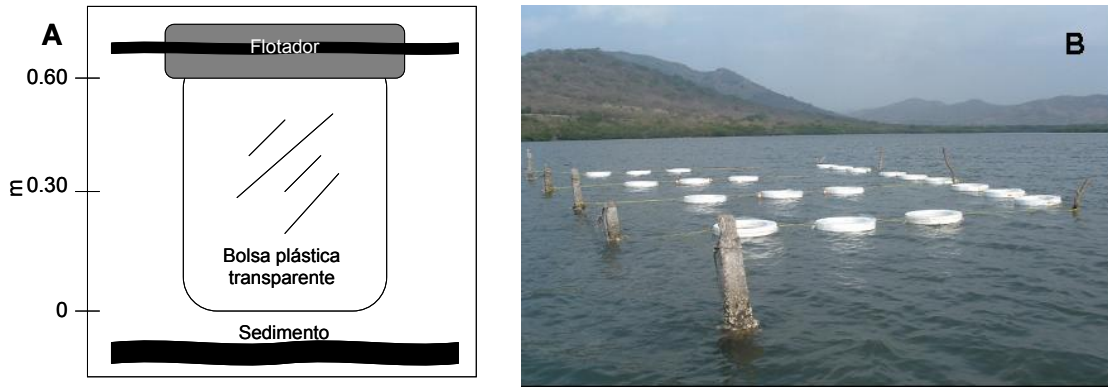


Fig. 3. 1. Área de Estudio, ● ubicación de los cosmos.

### 3.2 ÁREA DE ESTUDIO

Los experimentos de adición de nutrientes se llevaron a cabo en la laguna de La Mancha (Fig. 3.1). La instalación de los microcosmos se realizó en la zona norte de la laguna, aproximadamente a 700 m del Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA, INECOL A. C.).



**Fig. 3. 2.** Representación diagramática de los cosmos (A) y su instalación (B).

### 3.3. DISEÑO EXPERIMENTAL

#### 3.3.1 Procedimientos de muestreo

Los experimentos se llevaron a cabo del 28 de abril al 7 de mayo de 2006 y del 22 al 29 de abril de 2007, ambos durante la época de secas y del 5 al 14 de septiembre de 2006 y del 12 al 20 de septiembre de 2007, época de lluvias. Para la construcción de los microcosmos se usaron bolsas de plástico transparente (polietileno, 400  $\mu\text{m}$  grosor) de 200 L de capacidad. Las bolsas se mantuvieron en la superficie mediante flotadores de poliestireno compactado (**Fig. 3.2**).

#### 3.3.2 Montaje de los microcosmos

La toma del agua para el llenado de los microcosmos se realizó con una motobomba de agua autoaspirante de 1.4 HP (con un flujo de 42 litros por minuto, [Oleo-Mac modelo SA 18](#)), pasándola a través de una malla de 200  $\mu\text{m}$  con la finalidad de remover el mesozooplancton ([Escarvage et al., 1995](#); [Gilbert, 1998](#)). Los cosmos se dejaron reposar durante un día y posteriormente se adicionaron las soluciones stock correspondiente a cada tratamiento.

**Tabla 3. 1.** Cantidades de nutrientes adicionadas por tratamiento. El número equivale a las veces en las que fue aumentada la concentración de nutrientes.

Nutriente	Control	Tratamientos			N:P 16
		+N	+P	+Si	
$NH_4^+$	-	2			
$PO_4^-$			2		
$SiO_2$				2	
N:P 16					32

### 3.3.3 Tratamientos

El experimento involucró 4 tratamientos (+N, +P, +Si, y N:P 16) más un control (Tabla 3.1); cada tratamiento se trabajó por triplicado para conseguir reproductividad estadística y para subsanar la probabilidad de pérdida o daño de las bolsas. Durante el día de reposo, se determinó la concentración de nutrientes de la laguna justo en la zona donde se instalaron los microcosmos, para así poder calcular y preparar los tratamientos. Se añadieron soluciones stock en forma de amonio ( $NH_4^+$ , cloruro de amonio) como fuente de nitrógeno principal ya que es la forma de nitrógeno que domina en la laguna (Capítulo 2), solución de ortofosfatos ( $PO_4^{3-}$ , fosfato de potasio) y una solución de silicato de sodio ( $Na_2SiO_3 \cdot 5H_2O$ ). Una vez en el interior de la bolsas éstas se mezclaron manualmente.

Estudios previos en estuarios y lagunas costeras (Fong *et al.*, 1993; Henriksen *et al.*, 2002; Pilkaitytė *et al.*, 2004) han determinado que bajo este esquema experimental es posible registrar cambios entre la condición inicial y final aún cuando la duración del experimento sea de sólo poco tiempo (4 a 10 días).

### 3.3.4 Muestreo y análisis físico químico

En este estudio, la duración del experimento fue de 7 días, la toma de muestras se realizó durante los días 1, 3, 5 y 7, de las 9:00 a las 10:00 am. En cada ocasión se determinaron los parámetros físico químicos *in situ* con 2 sondas multiparamétricas previamente calibradas (Horiba, U22 y YSI 556MP). Posteriormente, se tomaron muestras de 250 ml para la determinación de nutrientes (amonio, nitratos más nitritos, ortofosfatos y silicatos) y clorofila *a*, aunque el volumen para la clorofila fue variable (150 a 250 ml). Durante el desarrollo del experimento, en cada uno de los tratamientos se tomaron dos muestras de 125 ml en frascos ámbar, una fue fijada con una solución de paraformaldehído (Sigma®) y PBS al 10 % (Marie *et al.*, 2005) neutralizada con hidróxido de sodio (0.1 M) y almacenadas en la oscuridad para su posterior análisis de picofitoplancton por citometría de flujo (menos de una semana). La segunda muestra sirvió para el análisis de fitoplancton y fue fijada *in situ* con una solución de lugol-acetato para su posterior análisis. La pérdida del volumen en cada cosmos por efecto de la toma de muestras represento apenas el 1% (1.5 l en total) en cada ocasión.

Las técnicas para la determinación de nutrientes y clorofila *a* fueron las mismas a las utilizadas en el análisis de las muestras de la laguna La Mancha (Ver Capítulo 2, apartado 2.4).

### 3.3.6 Composición del fitoplancton

El procesamiento de las muestras consistió en un análisis preliminar del material obtenido para observar ejemplares que no presentaron una pared gruesa o bien aquellos débilmente salificados, así como el reconocimiento de caracteres que únicamente se observan en el material “fresco”. Posteriormente se realizaron limpiezas y preparaciones permanentes de diatomeas siguiendo la técnica de montaje en resina sugerida por [Lara-Villa et al. \(1996\)](#), para observar las frústula limpias y observar con claridad las características en la que se basa la identificación de las especies.

La cuantificación de los taxa del fitoplancton se realizó mediante el método de [Uthermöhl \(1958\)](#); usando un microscopio invertido Zeiss Axiovert-25, provisto de contraste de fases; las observaciones se realizaron en forma de transectos paralelos a lo largo del área de la cámara de sedimentación ([Hasle, 1978](#)). Para el análisis de datos, se usó un tamaño de muestra de 300 individuos y para las especies dominantes fue >99 individuos ([Wetzel y Likens, 1991](#)). El número de células final de cada especie en cada muestra se cálculo de la siguiente forma:

$$\text{Numero de células} = \frac{C * A_1}{LWSV}$$

donde,  $C$  = # de organismos contados,  $A_1$  = área total de la base de la cámara en  $\text{mm}^2$ ,  $L$  = longitud y  $W$  = ancho del transecto en mm,  $S$  = # de transectos contados,  $V$  = volumen de la muestra sedimentada. Para jerarquizar la dominancia de las especies, se realizó un análisis de componentes principales ([Varona-Cordero y Gutiérrez, 2003](#)) para identificar a las especies que respondieron a la adición.

**Tabla 3. 2.** Pigmentos biomarcadores empleados para identificar cada grupo algal a partir de un análisis de cromatografía líquida de alta resolución (HPLC).

Pigmento	Grupo
Peridinina	Dinoflagelados
19' - Butanoiloxifuxantina	Pelagofitas
Fucoxantina	Diatomeas
19' - Hexanoiloxifucoxantina	Primnesiofitas
Divinil Clorofila a y b	Proclorofitas
Zeaxantina	Procariotes
Prasincoxantina	Prasinofitas
Clorofila b	Clorofitas
Aloxantina	Criptofitas

### 3.3.7 Tasa de crecimiento

Para cada tratamiento (C, +N, +P, +Si, y N:P 16) a partir de los datos de abundancia (células l<sup>-1</sup>) y biomasa (clorofila *a*), se calculó la tasa neta de crecimiento del fitoplancton:

$$\mu \text{ (divisiones día, } d^{-1}\text{)} = \frac{N_t}{N_0} * \frac{1}{t} \quad (\text{Guillard, 1973}).$$

donde *T* es el tiempo de incubación (en días) y *N<sub>t</sub>* y *N<sub>0</sub>* son la abundancia (o concentración de biomasa) inicial y final, respectivamente.

### 3.3.8 Cuantificación de pigmentos fotosintéticos mediante HPLC

Debido a que algunas especies que componen al fitoplancton son < 20 μm, en ocasiones éstas son difícilmente registradas o detectadas con de las técnicas rutinarias de microscopía óptica (Havskum *et al.*, 2004). El empleo de la quimiotaxonomía (detección de pigmentos específicos para cada grupo algal mediante cromatografía de líquidos de alta resolución (HPLC; **Tabla 3.2**), ha resultado ser de gran utilidad en el estudio de los cambios en la composición de



grupos fitoplanctónicos en áreas tanto oceánicas ([Latasa y Bidigare, 1998](#)) como costeras ([Schlüter \*et al.\*, 2000](#)), para comparar los resultados obtenidos por microscopía durante este estudio se realizó una evaluación de pigmentos por medio de HPLC.

Las muestras para HPLC fueron tomadas de cada cosmos con un equipo Millipore y filtros de 25 mm Ø, los cuales fueron almacenados a -60° C hasta su análisis. La extracción de pigmentos se realizó tras macerar los filtros utilizando metanol como solvente manteniéndolos a 4° C en la oscuridad durante un periodo de 24 hrs. Los pigmentos se extrajeron utilizando un ultrasonicador y su posterior centrifugación. Se recolectó el sobrenadante y se colocó en viales para su análisis por HPLC siguiendo la descripción de [Vidussi \*et al.\* \(1996\)](#). La concentración de los pigmentos y el aporte de los principales grupos fitoplanctónicos se determinó mediante una curva de calibración elaborada con base con estándares de los diferentes pigmentos diagnósticos ([Tabla 3.2; Jeffrey y Vesk, 1997](#)).

### 3.3.9 Citometría de flujo

La abundancia del picofitoplancton fue evaluada mediante la técnica de citometría de flujo, que permite conocer diversos parámetros relacionados con las características intrínsecas de las células, tales como su tamaño, complejidad (celular) y tipo ([Hofstraat \*et al.\*, 1994; Veldhuis y Krayy, 2000](#)).

El tamaño de las células se determinó mediante la calibración del citómetro con cultivos de especies de tamaños conocidos; la mejor estimación se alcanzó con muestras sin fijar, debido a que la fijación produce cierto grado de pérdida de volumen de las células así como de parámetros ópticos (Vaulot *et al.*, 1989). Las muestras fueron almacenadas en la oscuridad a baja temperatura (4° C) durante 24 hrs y así evitar la eventual disminución de fluorescencia (Jacquet *et al.*, 1998). Previo al análisis en el citómetro, se llevó a cabo una dilución (1:1) de los cultivos con una solución amortiguadora de buffer fosfato salino (PBS<sup>2</sup>), libre de calcio y magnesio y así evitar la formación de agregados. Adicionalmente, se usaron microesferas fluorescentes (de 1 µm de diámetro, Polysciences Inc.) para normalizar la emisión proveniente de la dispersión lateral o *side scatter* (SSC) y la fluorescencia naranja (FL2; Bernard *et al.*, 2000).

Debido a que el fitoplancton se adapta a cambios en el flujo de fotones así como a la concentración de nutrientes (Burkill y Galliene, 2001), es común que algunas características celulares como la dispersión de la luz pueda cambiar de acuerdo a dichas variables. Por ello, el voltaje de los fotomultiplicadores fue ajustado dependiendo del tamaño y fluorescencia de los organismos de interés (Marie *et al.*, 2005).

---

<sup>2</sup> PBS. El sistema hidráulico en un citómetro de flujo consta de dos fluidos, uno que contiene en suspensión a la muestra y otro que lo envuelve a fin de darle estabilidad (solución amortiguadora: buffer fosfato salino, PBS). Las células deben pasar una a una por delante del haz del láser, ambos fluidos (Solución fisiológica, PBS más aire) no se mezclan porque circulan a diferente presión (Becton Dickinson-México, 2000).



**Tabla 3. 3.** Resumen estadístico para las muestras analizadas por citometría de flujo.

Especie	Región	X-Mean	Y-Mean	Eventos	%Total
<i>Chlorella</i> sp. 1	R0	13.3	85.8	50000	100
	R1	53.7	96.8	46208	92.42
	R2	35.9	4.1	2213	4.43
<i>Chlorella</i> sp. 2	R0	12	7.2	50000	100
	R1	12	7.1	49731	99.4
	R2	-	-	-	-
<i>Nannochloropsis</i> sp.	R0	52.9	115.3	50000	100
	R1	53.4	121.9	48107	96.2
	R2	38	5.8	671	1.34

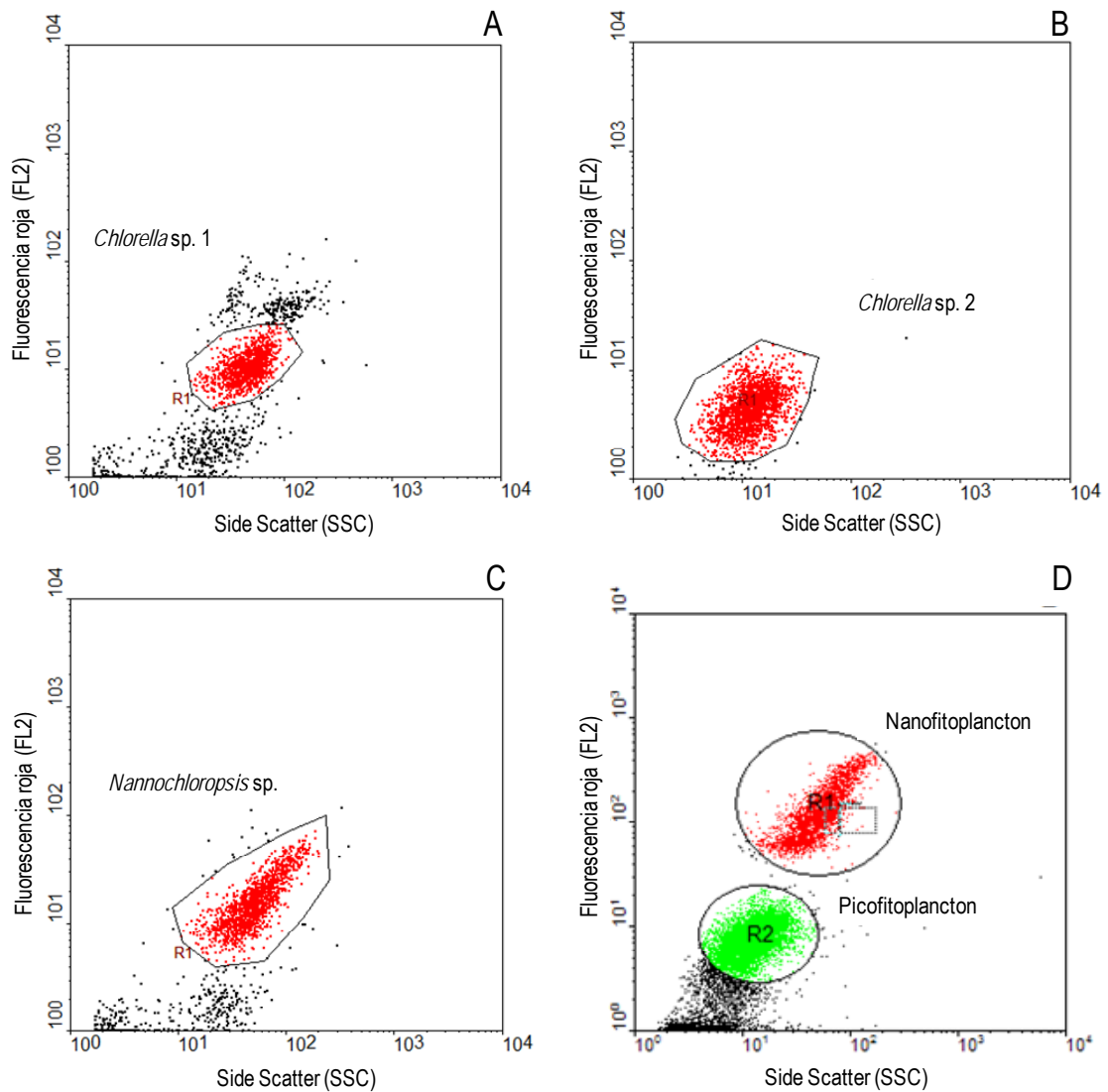
Las especificaciones técnicas de operación más comunes para pico y nanofitoplancton en un citómetro son: Forward Scatter (FSC)= E01, Side Scatter (SSC)= 300, Fluorescencia verde (FL1)= 660, Fluorescencia naranja (FL2)= 580 y fluorescencia roja (FL3)= 400 ([Lubián, 2005](#)).

La transformación y escalado es esencial tanto para la visualización como para el posterior tratamiento estadístico de los datos de citometría de flujo, la transformación logarítmica es el método comúnmente utilizado para hacer frente a la amplia gama de medidas de fluorescencia en los citómetros ([Novo y Wood, 2008](#)), por ello los parámetros de fluorescencia tomados en este estudio fueron transformados de esta manera. La adquisición de las muestras de los cultivos (y eventualmente de las muestras) fue de 50 000 eventos. El análisis de los datos generados por el citómetro se ejecutó con el programa WinMDI versión 2.9 ([facs.scripps.edu/software.html](http://facs.scripps.edu/software.html)) el cual fue empleado para discriminar poblaciones específicas.

### 3.3.10 Calibración del equipo y análisis de muestras

El análisis de los datos permitió una clara discriminación entre las fracciones pico (<5.0  $\mu\text{m}$ ) y nanofitoplanctónicas (>10.0  $\mu\text{m}$ ) de acuerdo a sus características ópticas en un orden superior al 90% (Tabla 3.3). Ambas fracciones fueron identificadas mediante el análisis de la luz dispersada en ángulo recto (o Side Scatter, SSC), así como por la fluorescencia natural de sus pigmentos principalmente clorofila *a* (fluorescencia roja), y ficobilinas (fluorescencia naranja; Fig. 3.3).

El picofitoplancton, como *Chlorella* sp 1 y sp. 2, presentaron relativamente una menor fluorescencia roja (promedio en la señal de 98 y 7.1 respectivamente) con respecto a *Nannochloropsis* sp. (Tabla. 3.3) la cual era mayor en tamaño (>10  $\mu\text{m}$ , nanofitoplancton), además cabe señalar que con las características empleadas en la discriminación, se pudo separar material vivo del no vivo, por ejemplo, en el análisis de *Chlorella* sp1 y *Nannochloropsis* sp se observaron claramente dos poblaciones identificadas como R1 y R2 (Fig. 3.3 A-B) ambas pertenecen a la misma muestra donde, las señaladas como R2 correspondieron con células muertas, ya que poseían una complejidad similar (eje x, promedios 35 y 38 respectivamente) pero una menor fluorescencia (intensidades promedio en la señal de 7.0 y 5.0).



**Fig. 3.3.** Caracterización a partir de autofluorescencia de los cultivos de fitoplancton, A) *Chlorella* sp. 1 (tamaño 5.0 μm), B) *Chlorella* sp. 2 (<4.0 μm), C) *Nannochloropsis* sp. (>10.0 μm) y D) diferenciación entre tamaños.

La abundancia (células ml<sup>-1</sup>) para cada población discriminada fue calculada como:

$$\text{Células ml}^{-1} = \frac{\text{Eventos}}{\text{Tasa de flujo}} * 1000$$

donde *eventos* = número de células adquiridas de la población de interés (picofitoplancton) y la *tasa de flujo* en μL min<sup>-1</sup>.

El biovolumen (bv en  $\mu\text{m}^3$ ) fue calculado como el producto entre la abundancia (células  $\text{ml}^{-1}$ ) y el promedio del volumen celular basado en la forma cocoide (esférico) del picofitoplancton (Sun y Liu, 2003). El volumen fue obtenido a partir de la calibración y corrección con las perlas fluorescentes del citómetro de flujo (Moreira-Turcq *et al.*, 1993; 2001). La contribución de la biomasa del picofitoplancton a la biomasa total fue determinada a partir del biovolumen, mientras que la biomasa ( $\text{mg m}^{-3}$ ) se obtuvo mediante el modelo:

$$\text{Clorofila } a = 4.036 (bv)^{0.66} \quad (\text{Felip y Catalan, 2000}).$$

### 3.3.2 Análisis estadístico

Los datos de biomasa (clorofila *a*), abundancia del picofitoplancton y nano-microfitoplancton fueron transformados ( $\log_{10} x+1$ ) para cumplir con los supuestos de normalidad (Zar, 1997). Un análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) fue utilizado para verificar el efecto de la adición de nutrientes. Posteriormente se aplicó un análisis *a posteriori*, empleando la prueba LSD de Fisher (prueba de la menor diferencia significativa) para identificar a los tratamientos que fueron significativamente diferentes del control (Montgomery, 1991). Adicionalmente se aplicó un análisis de escalonamiento multidimensional (MDS) sobre la abundancia final (día 7) de las fracciones pico y nano-microfitoplancton (por separado) para determinar si hubo algún cambio en la abundancia entre los tratamientos (McGarigal, 2000). Como medida de similitud se utilizó la distancia euclidiana para determinar las diferencias en la abundancia fitoplanctónica final entre los tratamientos (McGarigal, 2000).

El análisis estadístico se procesó en los paquetes estadísticos STATISTICA® 6.0, Number Cruncher Statistical System 2001 (NCSS), Multivariate Statistical Package 3.1 (MVSP) y Grapher 4.0 para Windows.

### **3. 4 RESULTADOS**

Los resultados presentados a continuación corresponden a los cuatro experimentos realizados durante las épocas de secas y lluvias de 2006 y 2007. Se muestran los resultados del efecto de la adición de nutrientes sobre la biomasa fitoplanctónica (clorofila *a*) y los resultados del análisis de la fracción picofitoplanctónica para todos los experimentos. Debido a que únicamente para la época de secas de los años 2006 y 2007 y no durante la época de lluvias de ambos años, se registró un efecto significativo sobre la biomasa y la abundancia del picofitoplancton, únicamente se presentan los resultados correspondientes al efecto sobre los pigmentos biomarcadores para la época de secas de 2006.

Por la misma razón solamente se presentan los resultados del efecto de la adición sobre el fitoplancton (fracción nano-microfitoplancton) para las épocas de secas, así como los tratamientos que fueron significativos.

**Tabla 3. 4.** Resumen estadístico de las variables físicas y químicas en los tratamientos (Control, +N, +P, +Si y N:P 16) durante cada época climática.

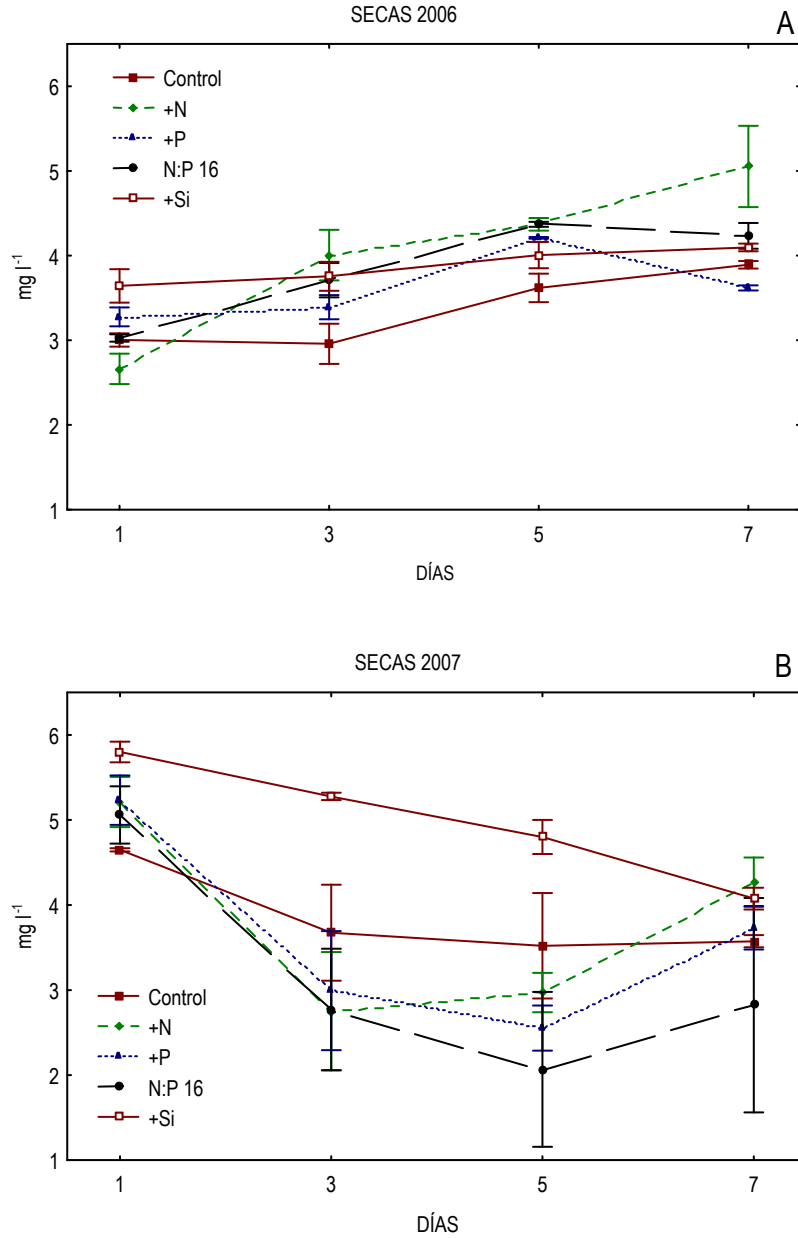
<b>SECAS 2006</b>	Laguna		Control		+N		+P		+Si		N:P 16	
Parámetro	Prom	DE	Prom	DE	Prom	DE	Prom	DE	Prom	DE	Prom	DE
Temperatura (°C)	29.20 ±	2.89	28.91 ±	0.52	28.90 ±	0.48	29.08 ±	0.55	28.88 ±	0.48	28.82 ±	0.41
Salinidad (ups)	34.80 ±	4.60	32.00 ±	2.69	30.78 ±	1.30	30.00 ±	2.40	31.00 ±	3.57	32.63 ±	1.34
OD (mg l <sup>-1</sup> )	4.32 ±	0.49	3.19 ±	0.68	3.68 ±	1.06	3.63 ±	0.57	3.36 ±	0.79	4.91 ±	1.89
%SAT	96.66		71.63		82.52		81.33		81.93		81.15	
pH	7.90 ±	0.15	7.87 ±	0.12	7.73 ±	0.18	7.88 ±	0.17	8.10 ±	0.12	7.88 ±	2.82
<b>SECAS 2007</b>	Laguna		Control		+N		+P		+Si		N:P 16	
Parámetro	Prom	DE	Prom	DE	Prom	DE	Prom	DE	Prom	DE	Prom	DE
Temperatura (°C)	28.72 ±	1.64	28.53 ±	0.77	28.61 ±	0.91	28.51 ±	0.87	28.63 ±	0.78	28.56 ±	0.81
Salinidad (ups)	22.51 ±	8.41	25.32 ±	7.55	24.94 ±	8.35	27.84 ±	1.04	27.61 ±	1.01	27.86 ±	1.00
OD (mg l <sup>-1</sup> )	3.44 ±	0.67	6.38 ±	1.46	5.98 ±	0.95	5.97 ±	0.76	4.99 ±	0.70	5.93 ±	0.75
%SAT	73.79		94.01		88.38		89.60		86.77		89.12	
pH	8.04 ±	0.14	8.21 ±	0.10	8.21 ±	0.07	8.24 ±	0.05	8.27 ±	0.10	8.22 ±	0.07
<b>LLUVIAS 2006</b>	Laguna		Control		+N		+P		+Si		N:P 16	
Parámetro	Prom	DE	Prom	DE	Prom	DE	Prom	DE	Prom	DE	Prom	DE
Temperatura (°C)	31.33 ±	1.42	30.11 ±	0.83	30.14 ±	0.80	30.11 ±	0.74	30.06 ±	0.82	29.94 ±	0.72
Salinidad (ups)	20.00 ±	8.04	25.48 ±	12.23	23.69 ±	13.86	27.21 ±	8.79	24.75 ±	0.99	25.18 ±	12.42
OD (mg l <sup>-1</sup> )	2.75 ±	0.83	6.92 ±	1.01	7.16 ±	1.21	7.64 ±	1.53	6.97 ±	0.88	8.02 ±	2.75
%SAT	62.46		92.22		108.16		123.69		93.61		124.43	
pH	8.26 ±	0.16	8.11 ±	0.49	8.17 ±	0.20	8.04 ±	0.49	8.43 ±	0.39	7.79 ±	0.68
<b>LLUVIAS 2007</b>	Laguna		Control		+N		+P		+Si		N:P 16	
Parámetro	Prom	DE	Prom	DE	Prom	DE	Prom	DE	Prom	DE	Prom	DE
Temperatura (°C)	29.65 ±	2.04	29.81 ±	0.68	29.79 ±	0.67	29.84 ±	0.71	28.91 ±	0.10	29.90 ±	0.64
Salinidad (ups)	28.00 ±	17.42	26.79 ±	0.99	26.89 ±	1.26	26.75 ±	1.53	27.65 ±	0.80	26.61 ±	0.46
OD (mg l <sup>-1</sup> )	3.85 ±	1.62	5.65 ±	0.29	5.78 ±	0.58	5.63 ±	0.35	5.99 ±	0.14	5.67 ±	0.39
%SAT	73.95		86.34		88.33		85.69		90.60		86.63	
pH	7.80 ±	0.51	8.14 ±	0.06	8.13 ±	0.12	8.11 ±	0.05	7.92 ±	0.01	8.13 ±	0.04

Prom= promedio, DE= desviación estándar.

### 3.4.1 Cambios de las variables físico-químicas en el interior de los microcosmos

Con el fin de determinar la representatividad de los resultados (Carter *et al.*, 2005) en cada uno de los cosmos se midieron las mismas variables físico-químicas que en la laguna con el objetivo de evaluar las diferencias entre el interior y el exterior de los microcosmos en cada una de las épocas climáticas.

Durante la época de secas de 2006 y 2007, la temperatura promedio en los microcosmos fue similar entre estos y laguna presentando muy poca variación ( $< 30$  ° C en secas y  $>30$  ° C durante lluvias) y no representó diferencias (Tabla 3.4). La salinidad fue diferente entre ambos años, registrando valores promedio de  $31 \pm 1.5$  ups en 2006 y de  $25 \pm 2.8$  ups en 2007 (Capítulo 2). Los datos de temperatura, salinidad y pH dentro de los cosmos fueron similares a los registrados en la laguna, permaneciendo así durante la duración de los experimentos (Tabla 3.4). La concentración del oxígeno disuelto fue diferente entre los tratamientos con respecto a la laguna al final de los experimentos y entre los tratamientos durante la época de secas de 2007 (Tabla. 3.4).



**Fig. 3. 4.** Variación del oxígeno disuelto ( $\text{mg l}^{-1}$ ) en cada tratamiento durante los experimentos de secas 2006 (A) y secas 2007 (B).

Durante la época de secas del 2006, las diferencias significativas con respecto al Control ( $ANDEVA MR F_{3,8} = 8.14, p < 0.05$ ) se registraron hasta los días 5 y 7 en los tratamientos +N, +P y N:P 16, con una tendencia al incremento en la concentración de oxígeno (Fig. 3.4A).



Los tratamientos +N, +P y +Si también fueron distintos al control durante secas 2007 (*ANDEVA MR*  $F_{3,8} = 5.36$ ,  $p < 0.05$ ), donde el oxígeno disminuye hacia el día 3 y se incrementa al final del experimento (Fig. 3.4B).

### 3.4.3 Condiciones iniciales de nutrientes

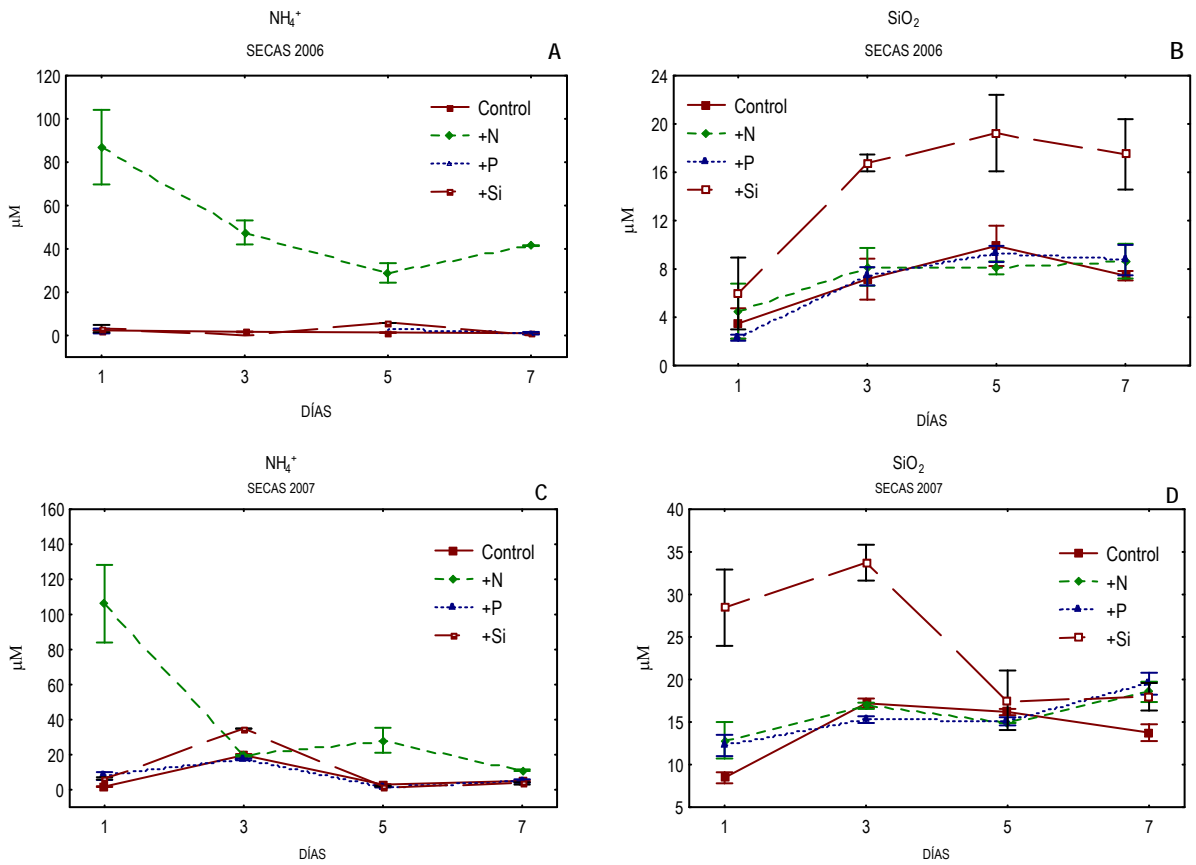
La concentración de nutrientes en la zona norte de la laguna, donde fueron instalados los microcosmos, fue previamente medida a su instalación. Durante la época de secas 2006 y 2007 la concentración de amonio fue de  $2.40 \pm 0.06$  y  $4.47 \pm 0.87$   $\mu\text{M}$  respectivamente. Los ortofosfatos presentaron una concentración de  $6.23 \pm 2.17$   $\mu\text{M}$  durante secas 2006 y de  $6.28 \pm 0.82$   $\mu\text{M}$  en 2007. Los silicatos fueron más altos durante 2007 ( $7.95 \pm 2.72$   $\mu\text{M}$ ) que en 2006 ( $3.50 \pm 2.18$   $\mu\text{M}$ ). Durante la época de secas de ambos años la relación N:P sugiere una potencial limitación por nitrógeno debido a que el valor obtenido fue  $< 16$ .

Durante la época de lluvias de 2006, la concentración de ortofosfatos y silicatos fue mayor y más variable que en 2007 ( $10.82 \pm 1.74$   $\mu\text{M}$  y  $7.95 \pm 2.72$   $\mu\text{M}$  respectivamente). Mientras que la concentración de amonio en esta época fue similar en ambos años:  $13.93 \pm 6.33$   $\mu\text{M}$  en 2006 y  $12.37 \pm 9.49$   $\mu\text{M}$  en 2007. La relación N:P durante lluvias fue  $> 16$  indicando limitación por fósforo.

#### 3.4.4 Variación de los nutrientes

Durante la época de secas de 2006, en el tratamiento +N, la concentración de amonio ( $\text{NH}_4^+$ ) disminuyó progresivamente hasta el día 5 y se incrementó hacia el día 7 (Fig. 3.5A). En secas de 2007 la concentración de amonio disminuyó inmediatamente después de la adición (día 3) y se incrementó para el día 5 (Fig. 3.5B) mientras que en los tratamientos Control, +P y +Si la concentración de nitrógeno permaneció sin cambios (Fig. 3.5A). La disminución en la concentración de nitrógeno sugiere la asimilación de amonio dentro de los microcosmos; por su parte los ortofosfatos permanecieron sin cambios significativos entre los tratamientos (datos sin mostrar).

Durante secas de 2006, los silicatos exhibieron un patrón de incremento (Fig. 3.5 B), posiblemente porque la solución de silicatos adicionada, no se disolvió inmediatamente sino que fue gradual durante los días de duración del experimento. En secas del 2007 la disminución en la concentración de los silicatos hacia el día 5 sugiere una asimilación (Fig. 3.5 D). Sin embargo los resultados del efecto sobre clorofila *a* y sobre la respuesta específica del fitoplancton no corroboraron tal suposición (ver más adelante).



**Fig. 3. 5.** Variación de los nutrientes, nitrógeno y silicatos ( $\mu\text{M}$ ) en cada tratamiento durante los experimentos de secas 2006 (A-B) y 2007 (C-D).

### 3.4.5 EFECTO DE LA ADICIÓN DE NUTRIENTES SOBRE LOS PIGMENTOS FOTOSINTÉTICOS

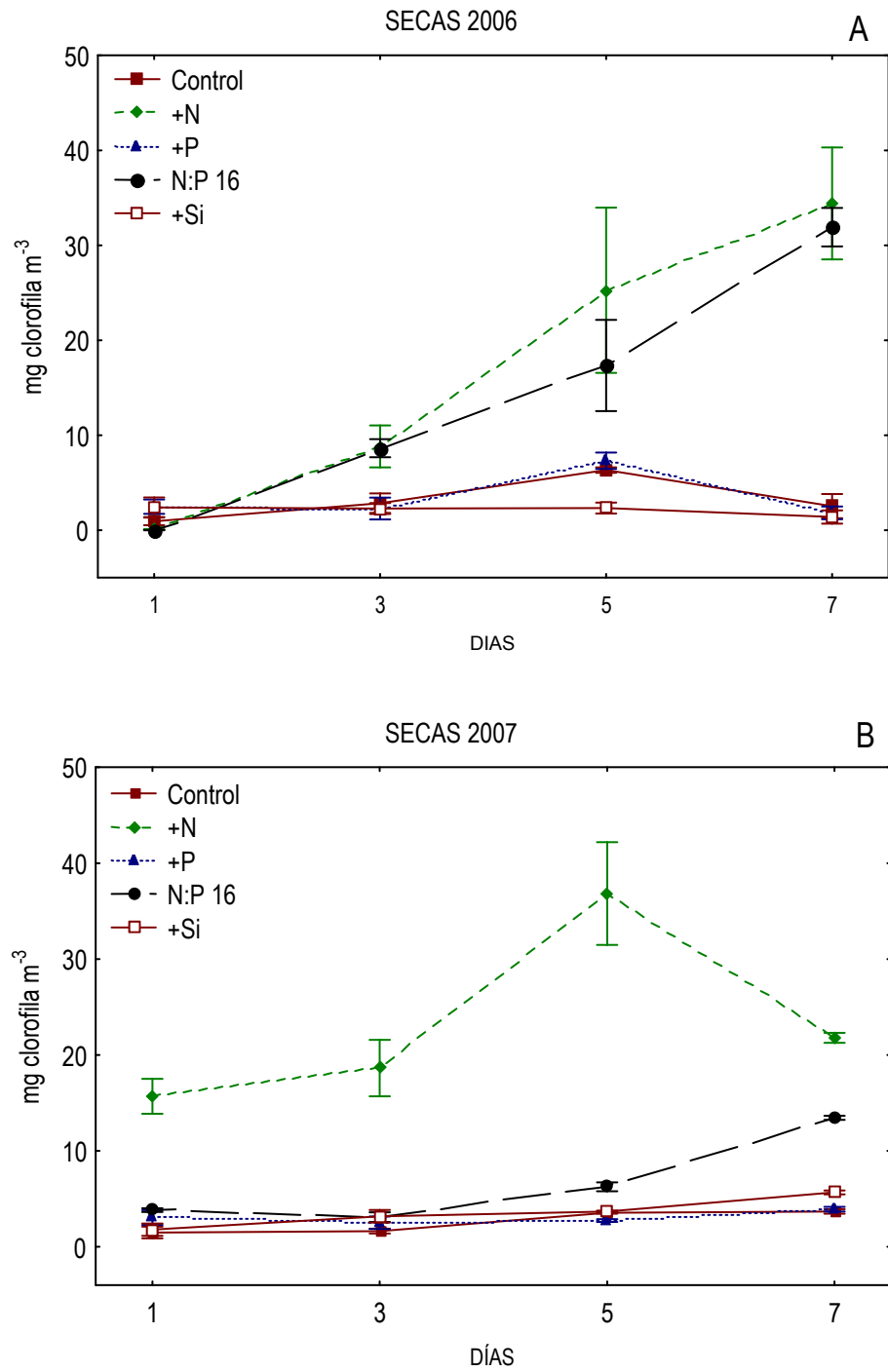
#### 3.4.5.1 Biomasa fitoplanctónica (clorofila a)

Durante los experimentos realizados en las épocas de secas (2006 y 2007), la concentración de clorofila a se incrementó significativamente en los tratamientos +N y N:P 16 (ANDEVA MR,  $p < 0.05$ ; Fig. 3.6).

En la época de secas de 2006, el análisis de varianza, ANDEVA-MR, demostró que existieron diferencias significativas entre tratamientos, el tiempo y a su interacción (Tabla 3.6). La prueba de comparaciones múltiples (prueba LSD de Fisher, ANEXO 3) mostró que los tratamientos +N y N:P 16 fueron distintos al control. Durante el experimento la concentración de clorofila *a* se incrementó progresiva y significativamente desde el inicio y hasta el día 5 en ambos tratamientos (Fig. 3.6A) pasando de 0.95 mg m<sup>-3</sup> a 25.26 mg m<sup>-3</sup> en el tratamiento +N y de 0.10 a 17.35 mg m<sup>-3</sup> en el tratamiento N:P 16 (Tabla 3.5).

Por el contrario, en los tratamientos a los que se les adició fósforo (+P) se registraron concentraciones similares a las del control (Fig. 3.6A).

Durante la época de secas de 2007, también se registraron diferencias significativas entre los tratamientos durante el experimento (Tabla 3.6); en el tratamiento +N la concentración inicial de clorofila *a* fue de 15.69 mg m<sup>-3</sup> superior a la registrada en el Control (1.49 mg m<sup>-3</sup>) alcanzando un concentración significativamente distinta de 26.14 mg m<sup>-3</sup> (Fig. 3.6B) hacia el día 5 (ANEXO 2); mientras que en el tratamiento N:P 16, el incremento gradual de clorofila alcanzó la concentración significativamente diferente hasta el día 7 (13.45 mg m<sup>-3</sup>, Tabla 3.5). El tratamiento más fósforo (+P) mostró un ligero incremento en la concentración de clorofila *a* durante el día 5, alcanzando valores de 7.31 mg m<sup>-3</sup>, sin embargo tal incremento no mostró diferencias significativamente respecto al Control (Tabla 3.5).



**Fig. 3. 6.** Efecto de la adición de nutrientes (+N, +P y N:P 16) sobre biomasa fitoplanctónica (clorofila a) durante la época de secas 2006 (A) y secas 2007 (B).

**Tabla 3. 5.** Concentración de la biomasa fitoplanctónica (clorofila *a*) en cada tratamiento durante secas de los años 2006 y 2007 (promedio  $\pm$  desviación estándar).

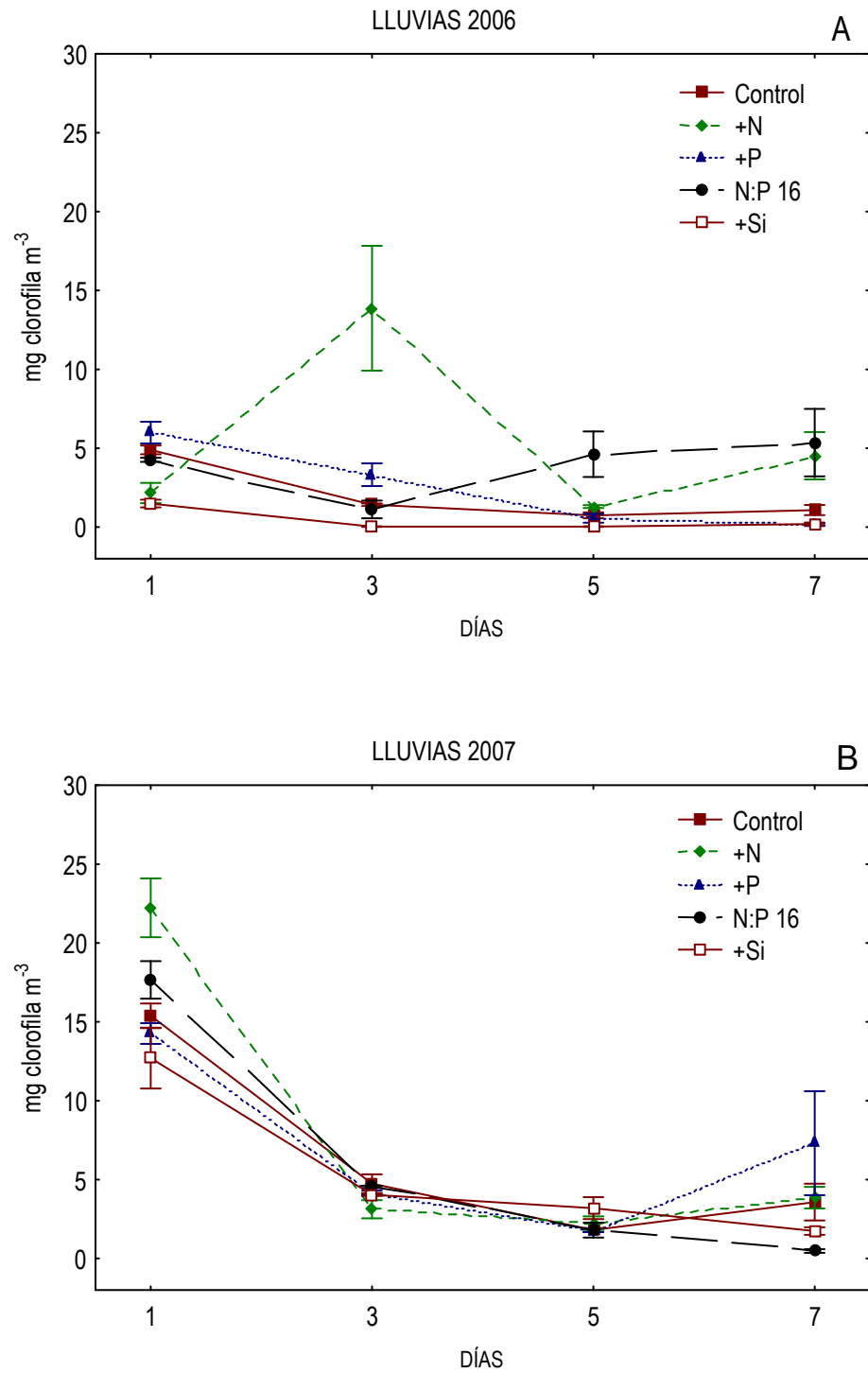
<b>Secas 2006</b>									
Días	Control		+N		+P		N:P 16		+Si
1	0.95 $\pm$ 1.48	0.10 $\pm$ 0.00	2.49 $\pm$ 2.62	0.00 $\pm$ 0.00	2.39 $\pm$ 3.67				
3	2.85 $\pm$ 3.57	8.83 $\pm$ 7.64	2.29 $\pm$ 3.96	8.63 $\pm$ 3.32	2.29 $\pm$ 1.99				
5	6.34 $\pm$ 1.00	25.26 $\pm$ 30.15	7.31 $\pm$ 3.00	17.35 $\pm$ 16.62	2.33 $\pm$ 2.02				
7	2.54 $\pm$ 4.39	34.41 $\pm$ 20.42	1.83 $\pm$ 2.35	31.91 $\pm$ 7.03	1.39 $\pm$ 2.41				
<b>Secas 2007</b>									
1	1.49 $\pm$ 2.12	15.69 $\pm$ 6.31	3.07 $\pm$ 2.66	3.83 $\pm$ 0.68	1.79 $\pm$ 2.22				
3	1.64 $\pm$ 0.91	18.64 $\pm$ 10.21	2.51 $\pm$ 2.26	3.10 $\pm$ 1.76	3.19 $\pm$ 2.29				
5	3.56 $\pm$ 0.36	26.14 $\pm$ 21.40	2.74 $\pm$ 0.51	6.26 $\pm$ 1.59	3.69 $\pm$ 0.30				
7	3.69 $\pm$ 0.81	21.80 $\pm$ 1.80	3.93 $\pm$ 0.84	13.45 $\pm$ 0.74	5.68 $\pm$ 0.72				

**Tabla 3. 6.** Tabla del análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) del efecto de los nutrientes por tratamiento durante los días del experimento sobre la clorofila *a* durante la época de secas de los años 2006 y 2007.

<b>Secas 2006</b>	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Nivel de probabilidad
A: Tratamientos	3	2.34	0.78	4.58	0.037817*
B(A): microcosmos	8	1.36	0.17		
C: Días	3	5.17	1.72	19.29	0.000001*
Interacción AC	9	3.43	0.38	4.26	0.002133*
BC(A)	24	2.14	0.09		
<b>Secas 2007</b>					
A: Tratamientos	3	4.49	1.5	44.67	0.000024*
B(A): microcosmos	8	0.27	0.03		
C: Días	3	0.76	0.25	4.11	0.017437*
Interacción AC	9	0.27	0.03	0.49	0.865904
BC(A)	24	1.47	0.06		

\* Diferencias significativas  $p < 0.05$ .

Durante la época de lluvias de 2006, no se registraron diferencias significativas entre los tratamientos, el tiempo y su interacción ( $p > 0.05$ , Tabla 3.8) y aunque la concentración de clorofila *a* en el tratamiento +N pasó de 2.17 mg m<sup>-3</sup> al inicio del experimento y alcanzó una concentración de 13.87 mg m<sup>-3</sup> para el día 3 (Fig. 3.7A), ésta disminuyó al final del experimento (ANEXO 2).



**Fig. 3. 7.** Efecto de la adición de nutrientes (+N, +P y N:P 16) sobre la biomasa fitoplanctónica (clorofila a) durante la época de lluvias 2006 (A) y lluvias 2007 (B).

**Tabla 3. 7.** Concentración de la biomasa fitoplanctónica (clorofila a) en cada tratamiento durante lluvias de los años 2006 y 2007 (promedio  $\pm$  desviación estándar).

<b>Lluvias 2006</b>									
Días	Control	+N	+P	N:P 16	+Si				
1	4.89 $\pm$ 0.96	2.17 $\pm$ 2.24	6.00 $\pm$ 2.38	4.27 $\pm$ 0.46	1.49 $\pm$ 0.85				
3	1.42 $\pm$ 0.28	13.87 $\pm$ 13.70	3.32 $\pm$ 2.51	1.12 $\pm$ 1.58	0.04 $\pm$ 0.06				
5	0.75 $\pm$ 0.65	1.30 $\pm$ 0.32	0.56 $\pm$ 0.97	4.62 $\pm$ 5.01	0.03 $\pm$ 0.05				
7	1.08 $\pm$ 1.12	4.52 $\pm$ 5.21	0.15 $\pm$ 0.26	5.36 $\pm$ 7.43	0.19 $\pm$ 0.33				
<b>Lluvias 2007</b>									
1	15.38 $\pm$ 2.69	22.23 $\pm$ 6.46	14.26 $\pm$ 2.26	17.66 $\pm$ 4.12	12.70 $\pm$ 6.67				
3	4.74 $\pm$ 2.06	3.12 $\pm$ 2.00	4.17 $\pm$ 0.46	4.54 $\pm$ 0.25	4.05 $\pm$ 0.29				
5	1.81 $\pm$ 0.44	2.24 $\pm$ 1.48	1.68 $\pm$ 0.00	1.80 $\pm$ 1.63	3.19 $\pm$ 2.40				
7	3.57 $\pm$ 4.04	3.86 $\pm$ 2.37	7.31 $\pm$ 11.41	0.47 $\pm$ 0.39	1.74 $\pm$ 0.82				

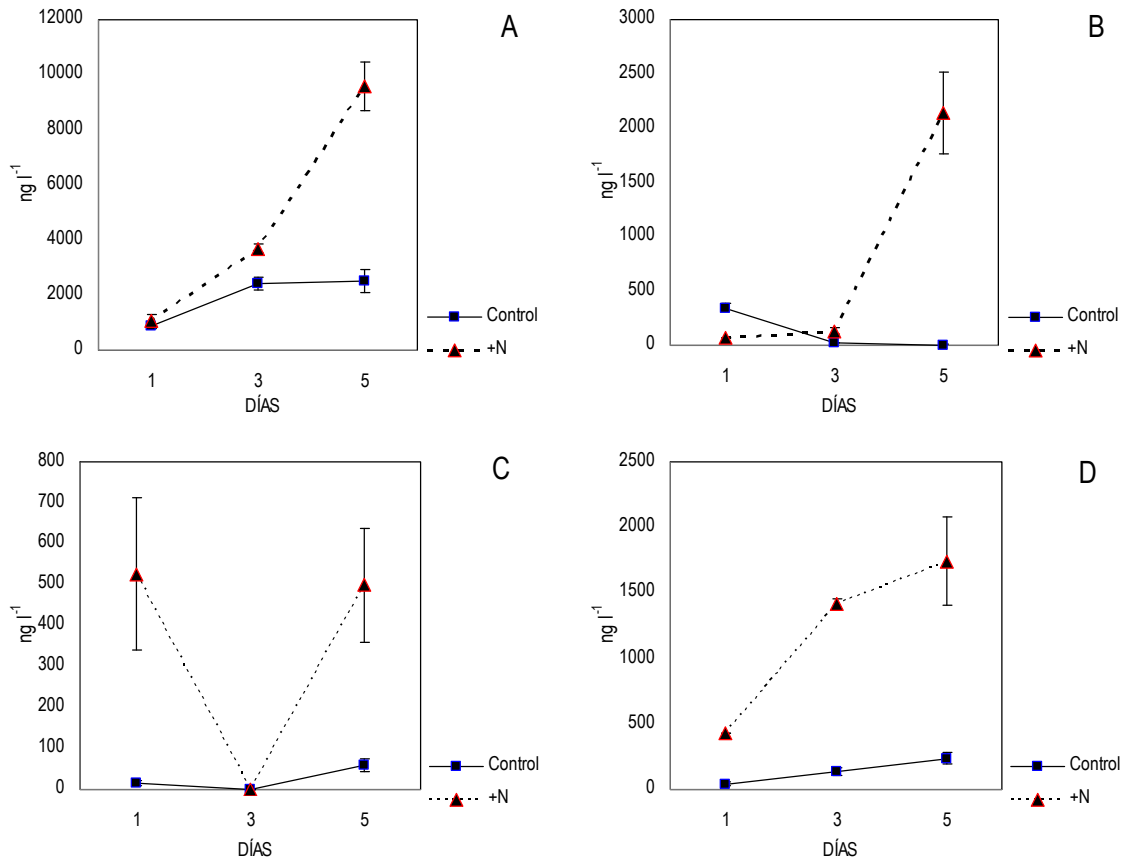
**Tabla 3. 8.** Tabla del análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) del efecto de los nutrientes sobre la clorofila a durante la época de lluvias de los años 2006 y 2007.

<b>Lluvias 2006</b>	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Nivel de probabilidad
A: Tratamiento	3	85.08	28.36	2.02	0.1892
B(A): microcosmos	8	112.1	14.01		
C: Días	3	70.58	23.53	1.03	0.3957
Interacción AC	9	336.8	37.42	1.65	0.1606
BC(A)	23	522.84	22.73		
<b>Lluvias 2007</b>					
A: Tratamientos	3	16.66	5.55	0.42	0.7500
B(A): microcosmos	8	106.55	13.32		
C: Días	3	1787.41	595.8	38.3	0.000000*
Interacción AC	9	174.55	19.39	1.25	0.3100
BC(A)	24	373.39	15.56		

\* Diferencias significativas  $p < 0.05$ 

En los experimentos realizados en la época de lluvias de 2007 no se registró una respuesta significativa ( $p > 0.05$ , [Tabla 3.8](#)) por la adición de nutrientes por separado (+N, +P) o en combinación (N:P 16); la concentración inicial en todos los tratamientos (Control, +N, +P y N:P 16) fue la más alta ([Tabla 3.7](#)) y progresivamente disminuyó al final del experimento ([Fig. 3.7B](#)).





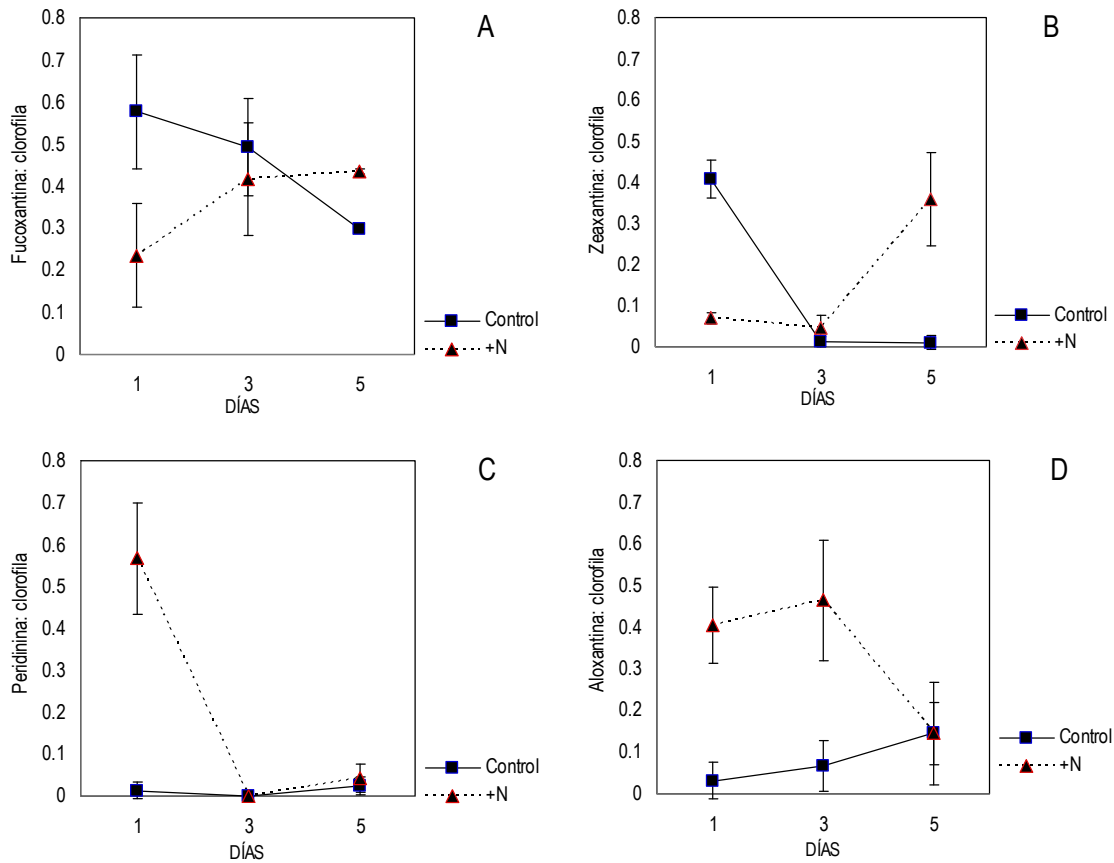
**Fig. 3. 8.** Efecto de la adición de nutrientes (+N) sobre los pigmentos biomarcadores (ng l<sup>-1</sup>) durante la época de lluvias 2006. A, Fucoxantina; B, Zeaxantina; C, Peridina y D, Aloxantina. Las barras representan la desviación estándar.

### 3.4.5.2 Efecto de la adición sobre los pigmentos biomarcadores

El efecto de la adición de nutrientes sobre los pigmentos biomarcadores se evaluó solamente en el tratamiento +N, siendo el único que tuvo efectos significativos ANDEVA MR,  $p < 0.05$ ; Fig. 3.6) en la concentración de biomasa fitoplanctónica (clorofila *a*) registrado durante los experimentos realizados en la época de secas 2006 (únicamente de los días 1 a 5).

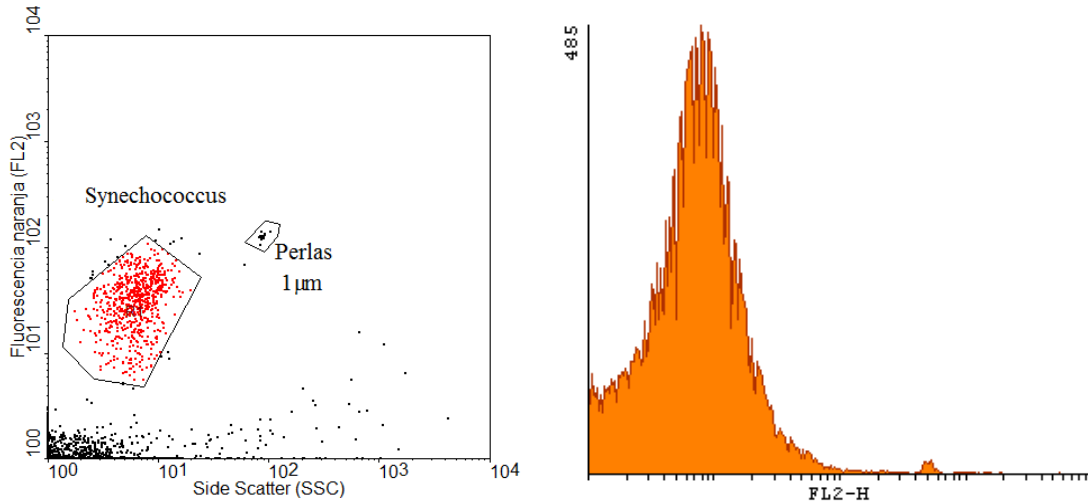
Se comprobó el efecto del enriquecimiento por +N sobre los pigmentos biomarcadores fucoxantina (característico de diatomeas), zeaxantina (cianofitas) y aloxantina (criptofitas). La concentración de fucoxantina, zeaxantina y aloxantina se incrementó progresivamente a partir del día 1 (271.18, 74.69, 431.62 ng l<sup>-1</sup>, respectivamente), hasta alcanzar una concentración significativamente mayor (ANOVA-MR,  $p < 0.05$ ) con respecto al control durante el día 5 (fucoxantina, 1265.27 ng l<sup>-1</sup>; zeaxantina, 132.55 ng l<sup>-1</sup> y aloxantina, 1417.46 ng l<sup>-1</sup>, Fig. 3.8 A-B y D), mientras que la concentración de peridina (dinoflagelados), comparada con el Control fue más alta en el tratamiento +N pero hacia el día 5 la concentración fue similar a la registrada en el día 1 (525.99 y 498.77 ng l<sup>-1</sup>, Fig. 3.8C).

Adicionalmente se calcularon las relaciones (cocientes) de cada pigmento contra la clorofila *a*, los cuales son un indicador de la contribución relativa de los grupos fitoplanctónicos a la biomasa total. Estos cocientes fueron usados como referencia de la asimilación de nutrientes y a través de los cuales se puede identificar una posible sucesión algal (Descy *et al.*, 2000).



**Fig. 3. 9.** Variación de las relaciones (cocientes) A, fucoxantina: clorofila; B, zeaxantina: clorofila; C, peridina: clorofila y D, aloxantina: clorofila durante secas 2006. Las barras representan la desviación estándar.

Las relaciones fucoxantina: clorofila y zeaxantina: clorofila se relacionaron positivamente con la adición de +N ya que se incrementaron progresivamente a lo largo del experimento y sugieren una asimilación del nitrógeno de parte de las diatomeas y las cianobacterias respectivamente (Fig. 3.9 A-B). En contraste la relación peridina: clorofila se relacionó negativamente con la adición de +N lo que sugiere una disminución en la contribución de los dinoflagelados a la biomasa total (Fig. 3.9 C).



**Fig. 3. 10.** Citograma de la fluorecencia naranja (FL2, Ficoeritrina) vs Side Scatter que muestra la discriminación óptica de *Synechococcus* sp.

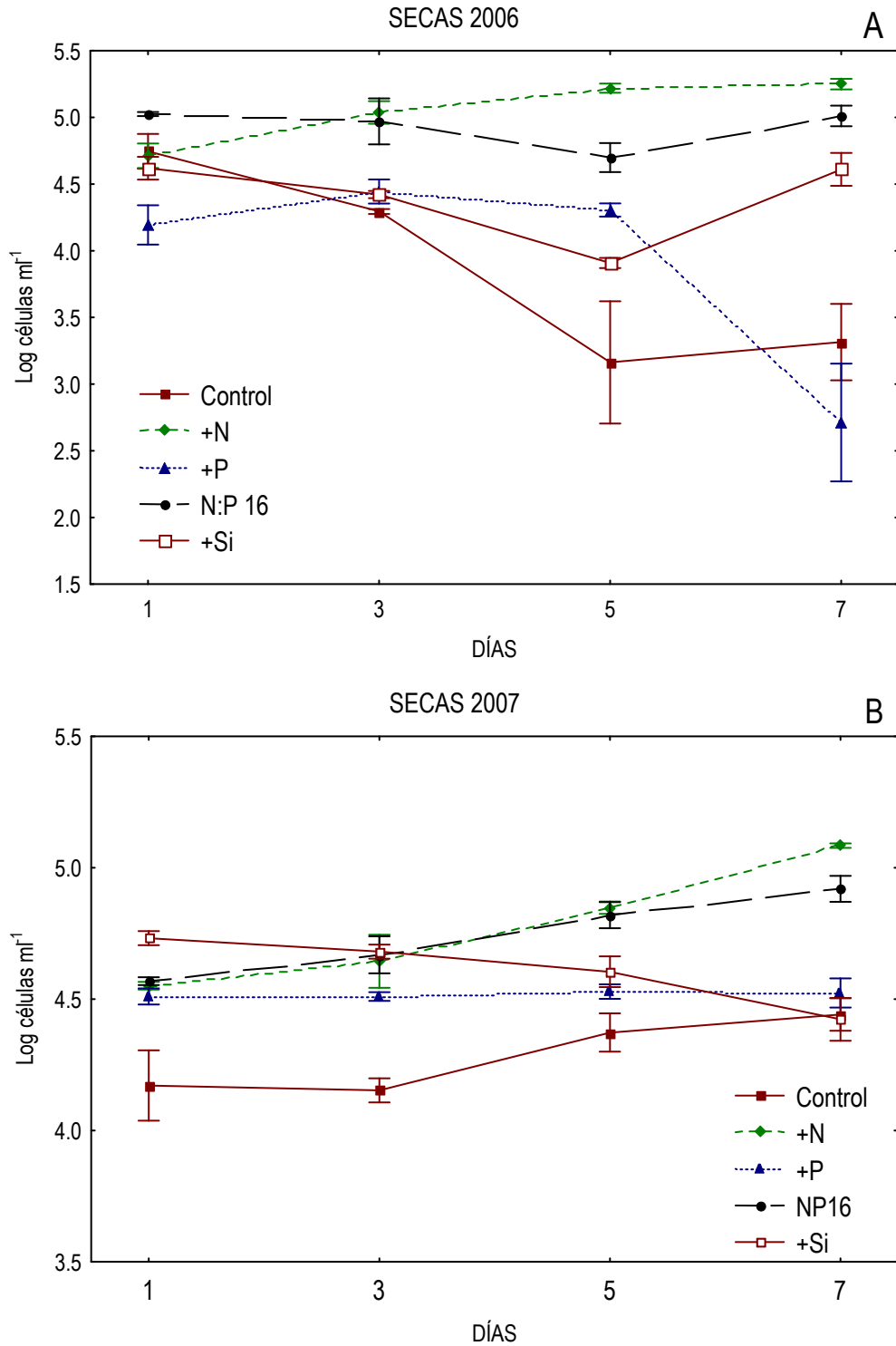
### 3.4.6 Efecto del enriquecimiento sobre el fitoplancton

#### 3.4.6.1 Efecto de la adición sobre la abundancia del Picofitoplancton

*Caracterización óptica.* De acuerdo con los resultados obtenidos por citometría de flujo (FCM), se identificó una población de picofitoplancton ( $\leq 3.0 \mu\text{m}$ ). Las células de esta población emitieron una alta fluorecencia naranja (presencia de ficoeritrina) más que la fluorecencia roja (clorofila *a*). Los resultados anteriores así como el análisis de la bibliografía ([Agawin et al., 2000b, 2002](#); [Burkill y Gallienne, 2001](#); [Crosbie y Furnas, 2001](#); [Moreira-Turcq et al., 1993; 2001](#)), indican a que dicha población corresponde a *Synechococcus* sp. (**Fig. 3.10**).

Durante la época de secas 2006, el ANDEVA-MR determinó que la abundancia del picofitoplancton respondió de forma significativa a la adición de nutrientes registrándose diferencias significativas entre los tratamientos durante los días del experimento como en el efecto combinado (tratamiento-días; [Tabla 3.10](#)). De acuerdo con la prueba de comparaciones múltiples de Fisher (LSD, ANEXO 3) en el tratamiento +N, se promovió el máximo incremento en la abundancia (células ml<sup>-1</sup>, [Tabla 3.9](#)) y crecimiento del picofitoplancton (divisiones d<sup>-1</sup>; [Tabla 3.13](#)): la abundancia inicial fue de 60 x 10<sup>3</sup> alcanzando un máximo de 202 x 10<sup>3</sup> células ml<sup>-1</sup> al final del experimento. En el tratamiento N:P 16, la abundancia se incrementó hacia el día 3 y disminuyó en el día 7 (145 x 10<sup>3</sup> y 816 x 10<sup>3</sup> células ml<sup>-1</sup>) y su tasa de crecimiento fue menor a la del tratamiento +N ([Fig. 3.14A](#)). En el tratamiento +P la abundancia no registró un incremento significativo.

En los experimentos realizados durante el año 2007 en la época de secas, la abundancia y crecimiento del picofitoplancton mostraron un efecto a la adición de nutrientes ([Fig. 3.11B y 3.14A-B](#)). Se registraron diferencias significativas entre tratamientos ( $p < 0.05$ , ANDEVA-MR, [Tabla 3.10](#)) siendo los tratamientos +N, +P y N:P 16 fueron diferentes al Control (prueba LSD de Fisher, ANEXO 2). Sin embargo en el tratamiento +P aún cuando fue diferente al Control, la abundancia no cambió durante la duración del experimento. La abundancia inicial de los tratamientos +N y N:P 16 fue similar (35.7 x 10<sup>3</sup> en +N y 37.2 x 10<sup>3</sup> células ml<sup>-1</sup> en N:P 16) y al final del experimento se alcanzó la máxima abundancia en el tratamiento +N (122 x 10<sup>3</sup> células ml<sup>-1</sup>).

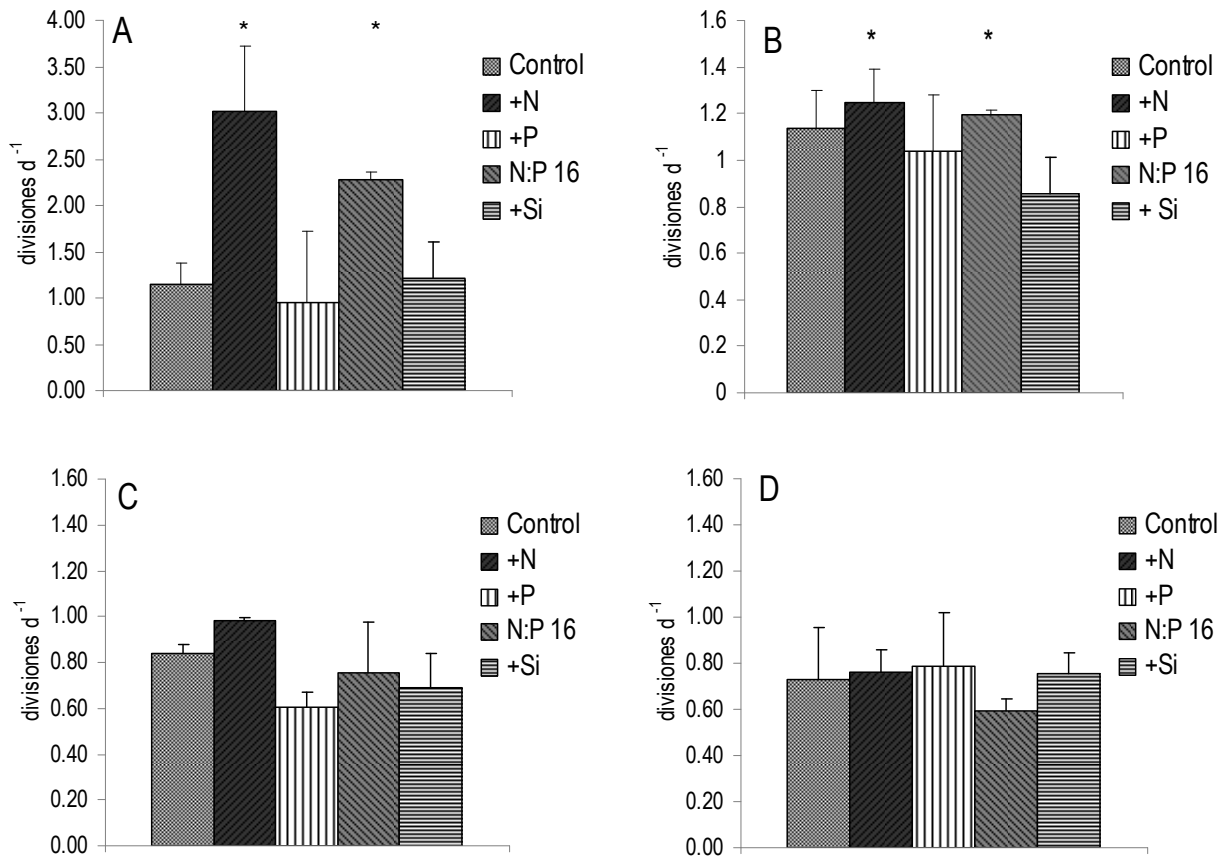


**Fig. 3. 11.** Efecto de la adición de nutrientes (+N, +P y N:P 16) sobre la abundancia del picofitoplancton ( $\log \text{células ml}^{-1}$ ) durante la época de secas 2006 (A) y secas 2007 (B). ■ Control, ▲ +N, ◆ +P y ●N:P 16.

**Tabla 3. 9.** Abundancia del picofitoplancton (células  $\times 10^3 \text{ ml}^{-1}$ ) en cada tratamiento durante la época de secas de los años 2006 y 2007.

<b>Secas 2006</b>										
Días	Control		+N		+P		N:P 16		+Si	
1	73.30	± 49.10	60.00	± 33.30	25.50	± 30.20	106.00	± 12.70	49.07	± 35.80
3	19.90	± 3.07	126.00	± 81.20	32.90	± 22.40	145.00	± 116.00	26.83	± 6.07
5	8.49	± 8.64	170.00	± 42.50	21.40	± 9.15	54.60	± 39.40	8.34	± 2.35
7	5.44	± 5.29	202.00	± 53.70	9.66	± 16.60	81.60	± 35.80	57.69	± 59.80
<b>Secas 2007</b>										
1	22.30	± 24.70	35.70	± 4.20	33.00	± 8.19	37.20	± 4.40	45.93	± 3.88
3	14.80	± 5.17	55.20	± 46.20	32.50	± 4.39	52.00	± 30.70	48.67	± 14.40
5	26.10	± 13.10	71.30	± 13.50	34.30	± 7.03	69.70	± 28.80	43.40	± 21.68
7	30.00	± 14.80	122.00	± 8.80	35.50	± 14.80	87.40	± 31.80	30.84	± 21.84
<b>Lluvias 2006</b>										
Días	Control		+N		+P		N:P 16		+Si	
1	11.19	± 3.81	7.47	± 2.33	10.65	± 3.67	17.45	± 9.82	15.46	± 7.97
3	1.35	± 0.23	3.45	± 1.03	1.28	± 0.10	34.00	± 13.50	2.19	± 0.19
5	1.28	± 1.02	3.36	± 1.48	0.44	± 0.00	11.83	± 0.68	0.73	± 0.45
7	0.21	± 0.14	3.91	± 3.37			34.05	± 0.07	3.30	± 1.27
<b>Lluvias 2007</b>										
1	42.85	± 0.87	33.64	± 2.80	31.59	± 6.96	45.30	± 1.08	19.83	± 4.77
3	1.40	± 0.64	0.24	± 0.12	1.43	± 0.37	1.73	± 0.46	1.98	± 0.45
5	4.77	± 3.22	2.01	± 1.17	2.66	± 0.68	0.90	± 0.24	3.97	± 0.11
7	7.05	± 5.77	0.61	± 0.29	0.85	± 0.40	1.87	± 0.35	1.28	± 0.38

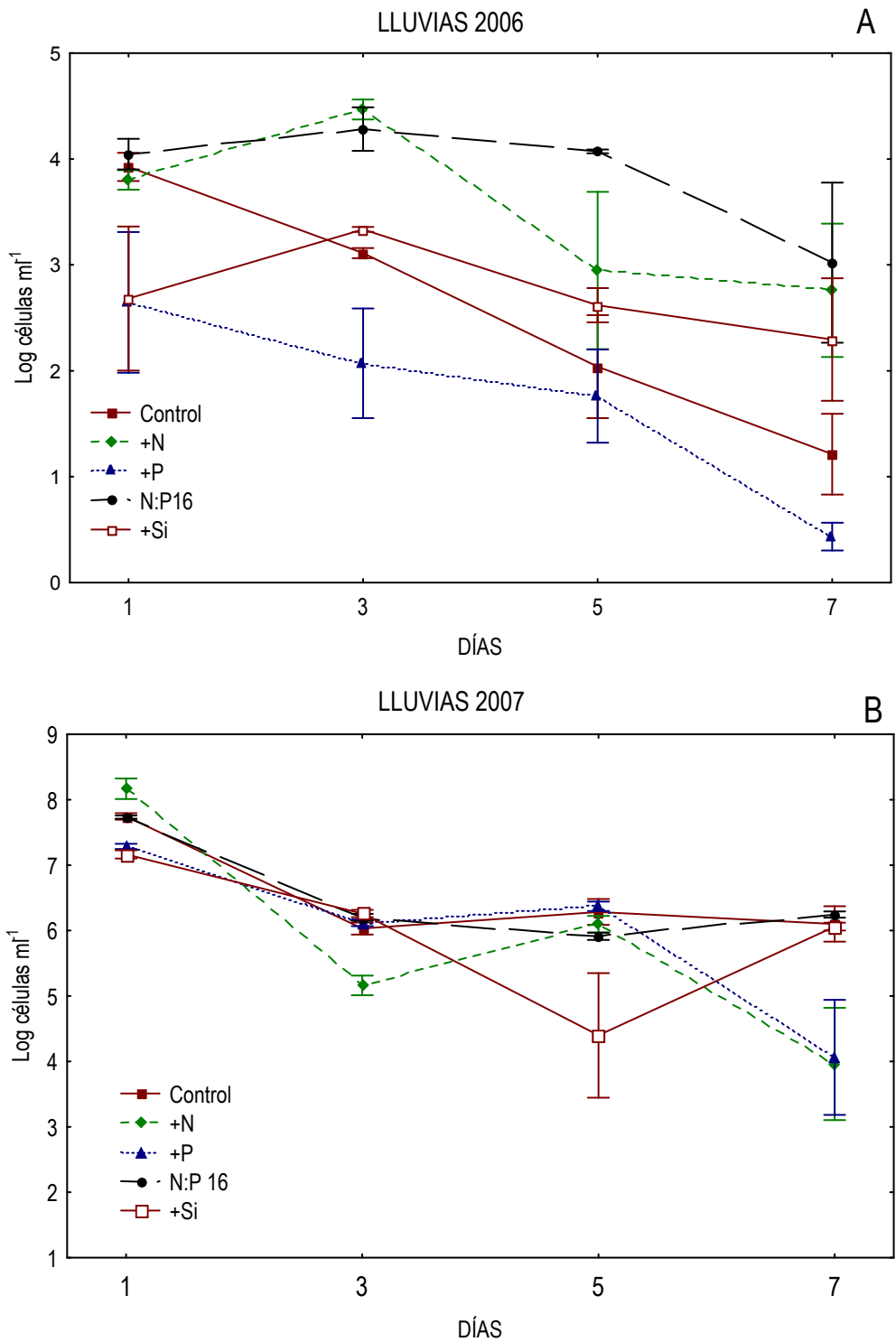
Promedio  $\pm$  desviación estándar,  $n=3$ .



**Fig. 3. 12.** Tasa de crecimiento (divisiones  $d^{-1}$ ) para la biomasa fitoplanctónica durante las épocas de secas (A, 2006 y B 2007) y lluvias (C, 2006 y D 2007).

Durante los experimentos realizados durante la época de lluvias en 2006 y 2007 no se registró efecto sobre el fitoplancton por la adición de nutrientes ( $p > 0.05$ , ANDEVA-MR). En todos los tratamientos la abundancia de células disminuyó después del día 1 (Fig. 3. 13) por lo que la tasa de crecimiento tampoco mostró diferencias (Fig. 3. 14).





**Fig. 3. 13.** Efecto de la adición de nutrientes (+N, +P, +Si y N:P 16) sobre la abundancia del picofitoplancton ( $\log \text{células ml}^{-1}$ ) durante la época de lluvias 2006 (A) y lluvias 2007 (B).

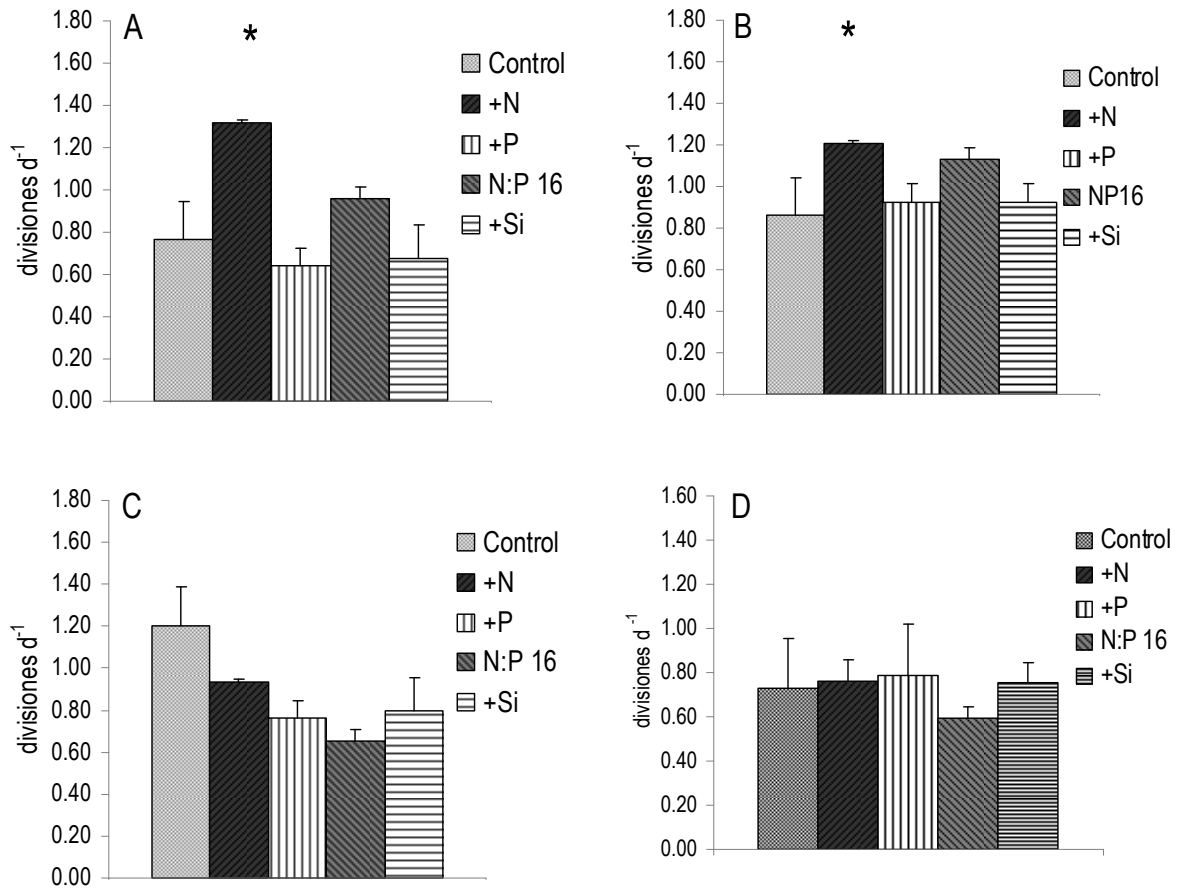
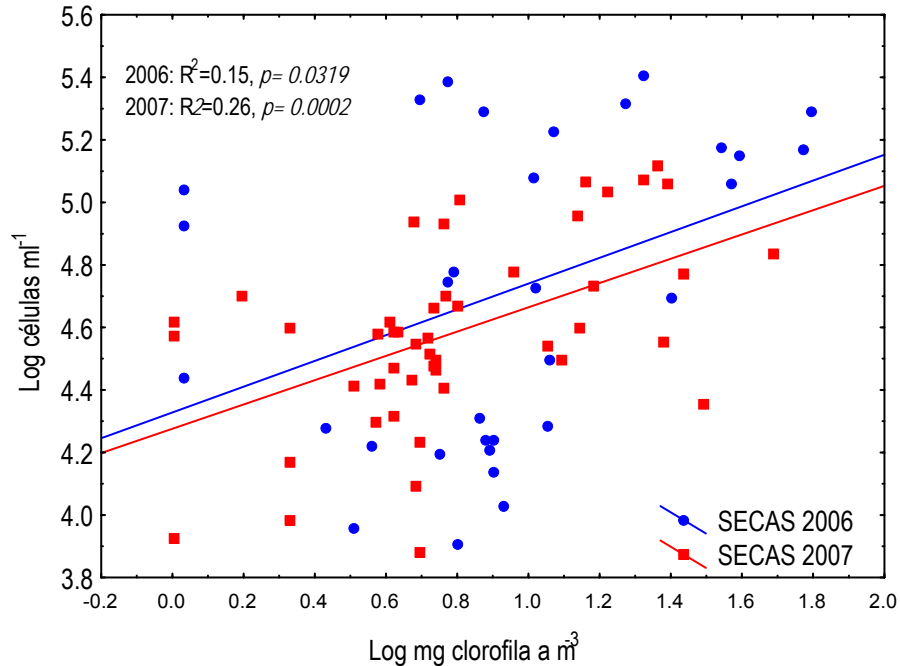


Fig. 3. 14. Tasa de crecimiento (divisiones d<sup>-1</sup>) de la la abundancia del picofitoplancton durante las épocas de secas (A, 2006 y B 2007) y lluvias (C, 2006 y D 2007).

Tabla 3. 10. Tabla del análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) del efecto de los nutrientes por tratamiento durante los días del experimento sobre la abundancia del picofitoplancton durante la época de secas de los años 2006 y 2007.

<b>SECAS 2006</b>	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Nivel de probabilidad
A: Tratamientos	3	14.8	4.93	9.99	0.004421*
B(A): microcosmos	8	3.95	0.49		
C: Días	3	3.25	1.08	2.46	0.087229*
Interacción AC	9	8.66	0.96	2.19	0.060852*
BC(A)	24	10.55	0.44		
<b>SECAS 2007</b>					
A: Tratamientos	3	1.89	0.63	11.16	0.003131*
B(A): microcosmos	8	0.45	0.06		
C: Días	3	0.65	0.22	5.91	0.003619*
Interacción AC	9	0.26	0.03	0.78	0.632602
BC(A)	24	0.88	0.04		

\* Diferencias significativas  $p < 0.10$



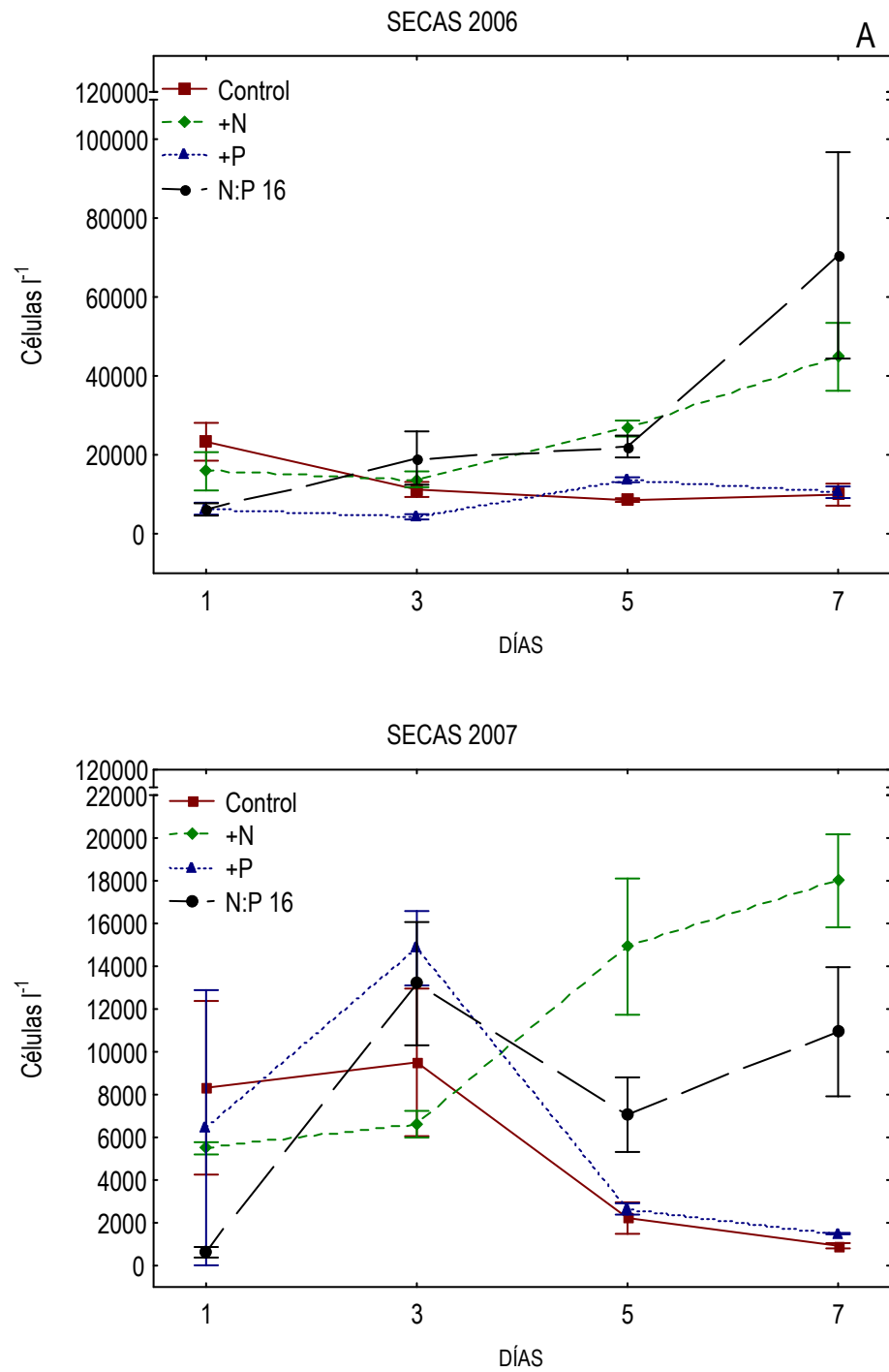
**Fig. 3. 15.** Relación entre el picofitoplancton (células  $\text{ml}^{-1}$ ) y la biomasa fitoplanctónica (mg clorofila  $\text{a m}^{-3}$ ). La línea representa la regresión de acuerdo al modelo *log-log*.

A partir de un modelo de regresión para ambas temporadas se determinó una relación significativa con sentido positivo entre la abundancia del picofitoplancton y la concentración de biomasa fitoplanctónica (2006,  $R^2=0.15$ ,  $p=0.0319$  y 2007,  $R^2=0.26$ ,  $p=0.002$  Fig. 3.15). Lo anterior se relacionó con el incremento del biovolumen, principalmente en el tratamiento +N, el cual pasó de  $1.26 \times 10^5 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$  al inicio del experimento (similar al control,  $1.58 \times 10^5 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$ ) a  $2.24 \times 10^5 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$  durante el día 5 en secas 2006 y de  $4.35 \times 10^5 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$  a  $1.25 \times 10^6 \text{ mm}^3 \text{ l}^{-1}$  en secas 2007. A partir de estos resultados, se observa que la fracción del picofitoplancton aportó el 60 y 65.59 % de la biomasa total en cada época respectivamente. Durante la época de lluvias, igual que la clorofila *a*, el comportamiento registrado por parte del picofitoplancton durante los años 2006 y 2007 no mostró efecto por la adición de nutrientes.

### 3.4.6.2 Efecto sobre la abundancia, dominancia y diversidad

Durante la época de secas 2006, la adición de nutrientes por separado (+N) o en combinación con fósforo (N:P 16) resultó en un incremento significativo de la abundancia durante el experimento y su interacción con los tratamientos ( $p < 0.10$ , **Tabla 3.11**) así como en un marcado cambio en la dominancia de especies fitoplanctónicas al final del experimento. Durante el año 2006 la abundancia inicial en el tratamiento de control fue de  $23.3 \times 10^3$  células  $l^{-1}$  (superior al resto de los tratamientos; **Fig. 3.16**) sin embargo, ésta disminuyó progresivamente hacia el final del experimento, contrario al comportamiento de los tratamientos +N y N:P 16, en los cuales progresivamente se incrementó la abundancia del fitoplancton por efecto de la adición. La abundancia alcanzó su máximo valor el día 7, principalmente en el tratamiento N:P 16 ( $44.8$  y  $70.5 \times 10^3$  células  $l^{-1}$  respectivamente).

De manera similar, durante secas 2007, también se registró un efecto significativo de la adición de nutrientes entre tratamientos, el tiempo y su interacción (**Tabla 3.11**), la prueba de comparaciones múltiples (Fisher, LSD, ANEXO 2) indicó que la abundancia en el tratamiento +N, fue estadísticamente distinta al Control, alcanzando la máxima abundancia hacia el día 7 ( $19 \times 10^3$  células  $l^{-1}$ ) seguida del tratamiento N:P 16 ( $10.1 \times 10^3$  células  $l^{-1}$ ; **Fig. 3.16B**).



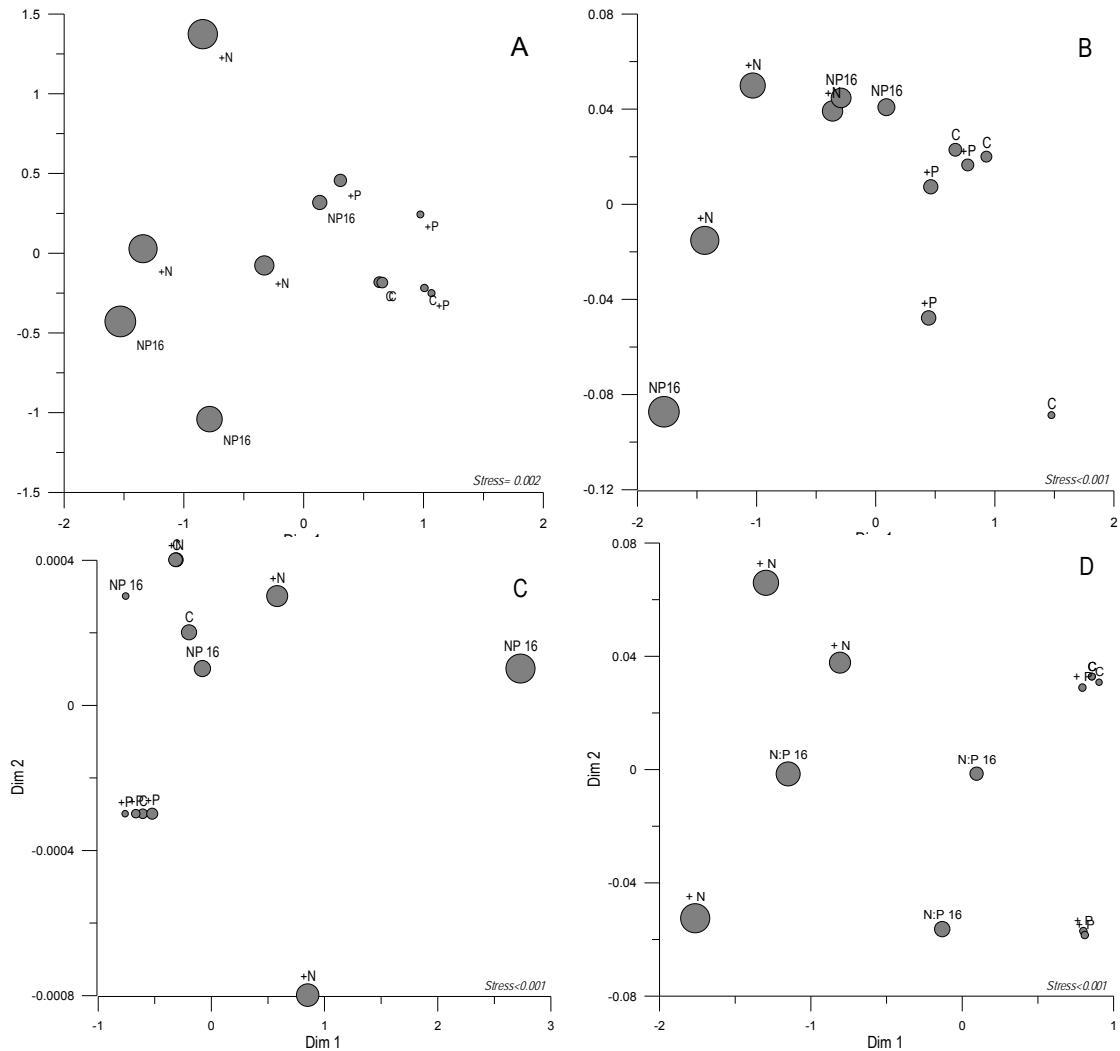
**Fig. 3. 16.** Efecto de la adición de nutrientes (+N, +P y N:P 16) sobre la abundancia del fitoplancton (células  $l^{-1}$ ) durante la época de secas 2006 y secas 2007. ■ Control, ▲ +N, ◆ +P y ● N:P 16.

**Tabla 3. 11.** Tabla del análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) del efecto de los nutrientes por tratamiento durante los días del experimento sobre la abundancia del fitoplancton (células l<sup>-1</sup>) durante la época de secas de Iso años 2006 y 2007.

<b>SECAS 2006</b>	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Nivel de probabilidad
Fuente					
A: Tratamiento	3	1.06	0.35	1.67	0.24886
B(A): microcosmos	8	1.69	0.21		
C: Días	3	0.9	0.3	2.42	0.092101*
AC	9	2.38	0.26	2.14	0.068507*
BC(A)	23	2.85	0.12		
<b>SECAS 2007</b>					
A: Tratamiento	3	2.59	0.86	4.25	0.045105*
B(A): microcosmos	8	1.62	0.2		
C: Días	3	3.41	1.14	5.07	0.007667*
AC	9	4.54	0.5	2.25	0.056611*
BC(A)	23	5.16	0.22		

\* Diferencias significativas  $p < 0.10$ .

Los cambios en la abundancia final (día 7) de los experimentos realizados durante la época de secas (años 2006 y 2007) fueron confirmados mediante el resultado del análisis de escalonamiento multidimensional (MDS, Fig. 3.17). Tanto para la abundancia del picofitoplancton (Fig. 3.17 A-B) como para la fracción nanomicrofitoplanctónica (Fig. 3.17 C-D), los resultados mostraron que en función de la abundancia final registrada, las réplicas de los tratamientos +N y N:P 16 se ordenaron lejos de los tratamientos Control y +P. La disimilitud promedio entre el Control y tratamiento + P fue bajo tanto para el experimento de secas de 2006 como para el de secas 2007, mientras que una mayor diferencia con el Control se encontró en el tratamiento N:P 16 en secas 2006 y en el tratamiento +N en secas 2007 (Tabla 3.12).



**Fig. 3. 17.** Ordenación resultado del análisis de escalonamiento multidimensional (MDS) de la abundancia del picofitoplancton (A-B, Secas 2006 y 2007) y nano-microfitoplancton (C-D, Secas 2006 y 2007) entre los tratamientos (C, control, +N, +P y N:P 16).

Durante la época de secas (2006 y 2007) la dominancia de especies cambió por efecto de la adición de nutrientes. Al inicio del experimento en el día 1, la comunidad se encontró dominada principalmente por dinoflagelados que representaron más del 60 y 57% de la comunidad total respectivamente (Fig. 3.18). Durante la época de secas de 2006 el análisis de varianza demostró que hubo diferencias significativas entre grupos fitoplanctónicos, el tiempo de duración del experimento y su interacción con los tratamientos ( $p < 0.10$ , Tabla 3.13).

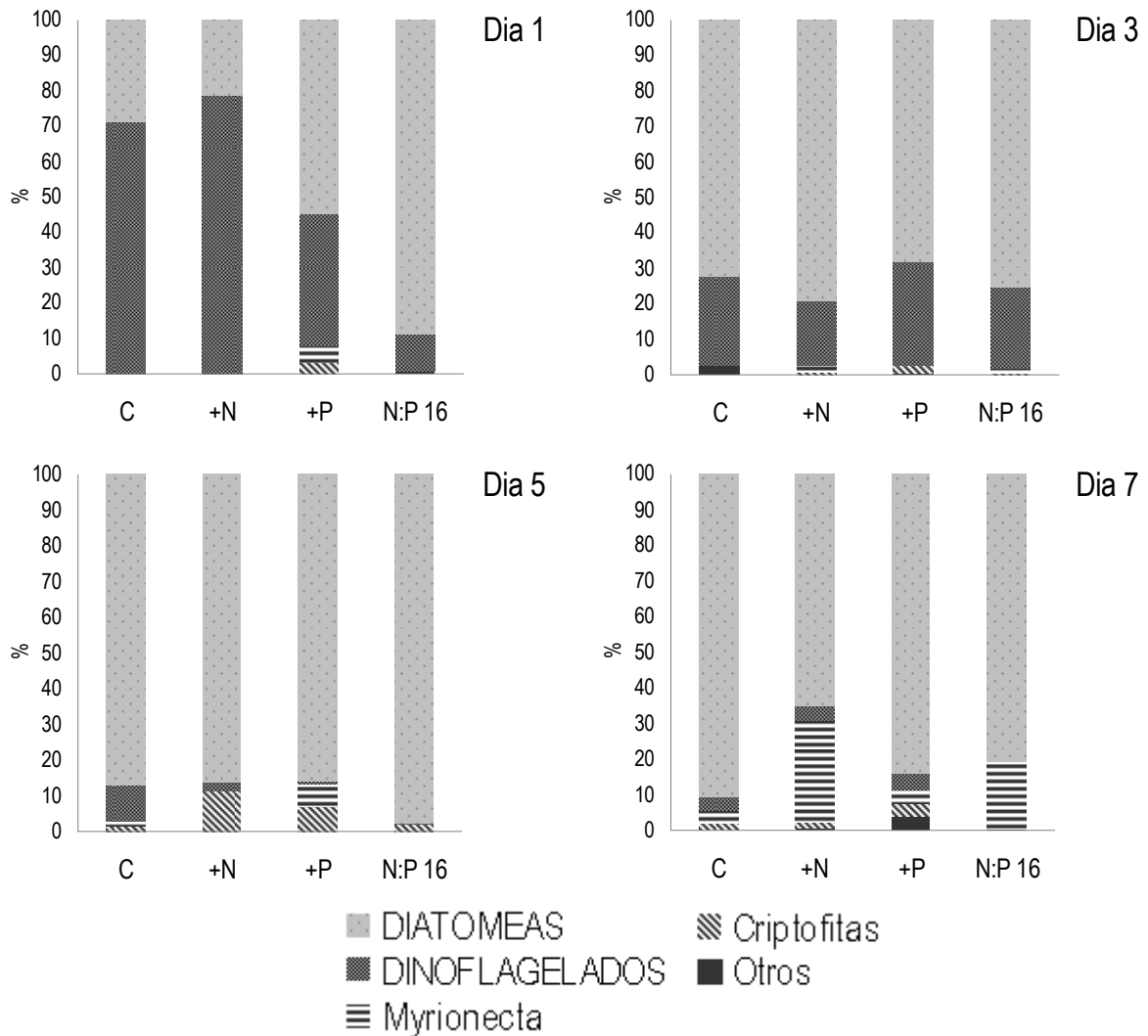
**Tabla 3. 12. Disimilitud de la abundancia final (día 7) entre los tratamientos.**

<b>Nano-microfitoplancton</b>				
<b>Secas 2006</b>	Control	+N	+P	N:P 16
Control				
+N	0.77 ± 0.52			
+P	0.30 ± 0.18	1.02 ± 0.54		
N:P 16	1.26 ± 1.39	1.37 ± 0.91	1.35 ± 1.54	
<b>Secas 2007</b>				
Control				
+N	2.16 ± 0.41			
+P	0.07 ± 0.02	2.09 ± 0.41		
N:P 16	1.27 ± 0.57	0.97 ± 0.58	1.20 ± 0.57	
<b>Picofitoplancton</b>				
<b>Lluvias 2006</b>	Control	+N	+P	N:P 16
Control				
+N	1.72 ± 0.54			
+P	0.29 ± 0.17	1.55 ± 0.80		
N:P 16	1.50 ± 0.81	1.00 ± 0.73	1.59 ± 0.84	
<b>Lluvias 2007</b>				
Control				
+N	0.27 ± 0.32			
+P	0.51 ± 0.23	0.04 ± 0.05		
N:P 16	0.96 ± 0.72	0.72 ± 0.88	0.66 ± 0.95	

(Promedio ± desviación estándar,  $n=3$ ).

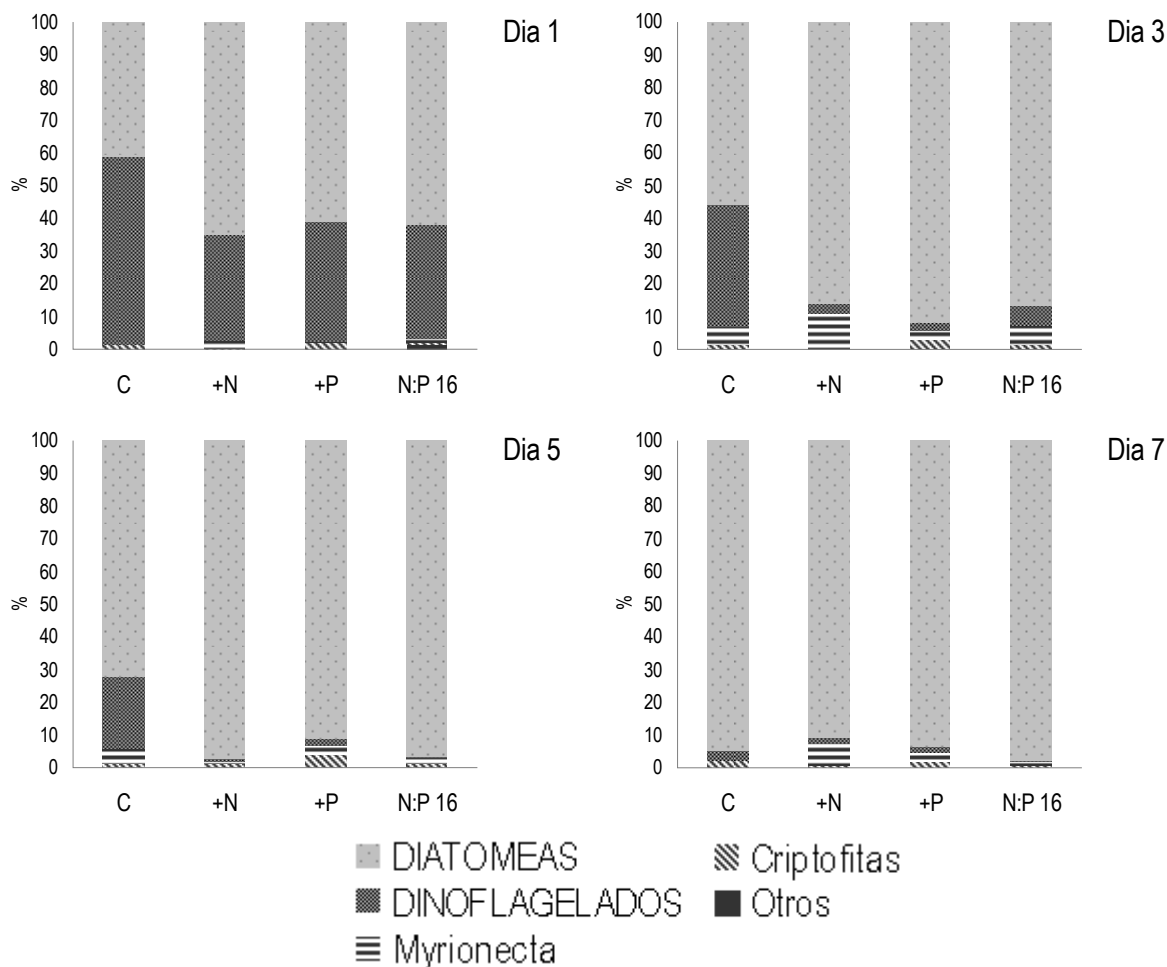
A partir del día 3 en el tratamiento +N, las diatomeas se incrementaron de 21.4 a 86.2% con respecto al Control (Fig. 3.18); hacia el día 5 las criptofitas también se incrementaron para luego disminuir (en el día 7) posterior al incremento del ciliado *Myrionecta rubra* quien fue registrado en los tratamientos +N y N:P 16 (Fig. 3.18).





**Fig. 3. 18.** Contribución por grupo fitoplanctónico a la abundancia total durante las épocas de secas 2006.

Durante la época de secas de 2007, también se registraron diferencias entre grupos, los días de duración y su interacción (Tabla 3.13). En los tratamientos +N y N:P 16 a partir del día 3 las diatomeas incrementaron su proporción de 60% al inicio del experimento hasta alcanzar el 90% de la composición total (Fig. 3.18) mientras que en el tratamiento +P, las criptofitas se incrementaron durante los días 3 y 5. Cabe destacar que en ambos experimentos los dinoflagelados disminuyeron en la comunidad, incluso en el Control (Fig. 3.18).



**Tabla 3. 13.** Tabla del análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) del efecto de los nutrientes por tratamiento durante los días del experimento sobre la composición por grupos fitoplanctónicos (células l<sup>-1</sup>) durante la época de secas de los años 2006 y 2007.

<b>SECAS 2006</b>					
Fuente	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Nivel de probabilidad
A: Tratamiento	3	5.56	1.85	1.67	0.174554
B: GRUPO	4	304.40	76.10	68.73	0.000000*
AB	12	23.03	1.92	1.73	0.064256*
C: Días	3	16.30	5.43	4.91	0.002741*
AC	9	11.04	1.23	1.11	0.36038
BC	12	93.06	7.76	7.00	0.000000*
ABC	36	47.32	1.31	1.19	0.235
<b>SECAS 2007</b>					
Fuente	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Nivel de probabilidad
A: Tratamiento	3	2.29	0.76	1.08	0.360712
B: GRUPO	4	239.67	59.92	84.37	0.000000*
AB	12	14.45	1.20	1.70	0.072009*
C: Días	3	33.27	11.09	15.62	0.000000*
AC	9	7.15	0.79	1.12	0.35252
BC	12	63.45	5.29	7.45	0.000000*
ABC	36	23.59	0.66	0.92	0.598483

### 3.4.6.3 Diversidad

El efecto de la adición de nutrientes durante los experimentos realizados en la época de secas 2006 y 2007 tuvo un efecto sobre el índice de diversidad de Shannon. Aunque esta diferencia se observó únicamente en los días de duración del experimento no así para los tratamientos y su interacción ( $p > 0.05$ , Tabla 3.14). En el año 2006 en el tratamiento de Control fluctuó entre 2.1-3 hasta el día 5 y al final del experimento se registró el valor más bajo (1.90 bits ind<sup>-1</sup>). En el caso de el tratamiento +N el índice de diversidad alcanzó un máximo durante el día 3 (3.90 bits ind<sup>-1</sup>) explicado por la presencia de 25 especies (Fig. 3.19A). La diversidad disminuyó hacia el día 7 con un valor de equitatividad bajo (0.55).

Para el caso del tratamiento N:P 16 se registró el valor más alto al inicio del experimento (3.46 bits ind<sup>-1</sup>) y hacia el día 7 el valor fue de 0.99 bits ind<sup>-1</sup>, con apenas 7 especies registradas.

Durante la época de secas de 2007, tampoco se encontraron diferencias significativas entre tratamientos, únicamente a través de los días de duración del experimento. Se registraron 33 especies por lo que en general la diversidad fue baja. En los tratamientos Control, +N y +P la diversidad se incrementó desde el inicio hasta el día 5 para descender hacia el día 7 (Fig. 3.19B). Como en el caso de el tratamiento N:P 16, en el año 2006, se registró la presencia de apenas 10 especies al final del experimento con el valor de diversidad más bajo (0.90 bits ind<sup>-1</sup>).

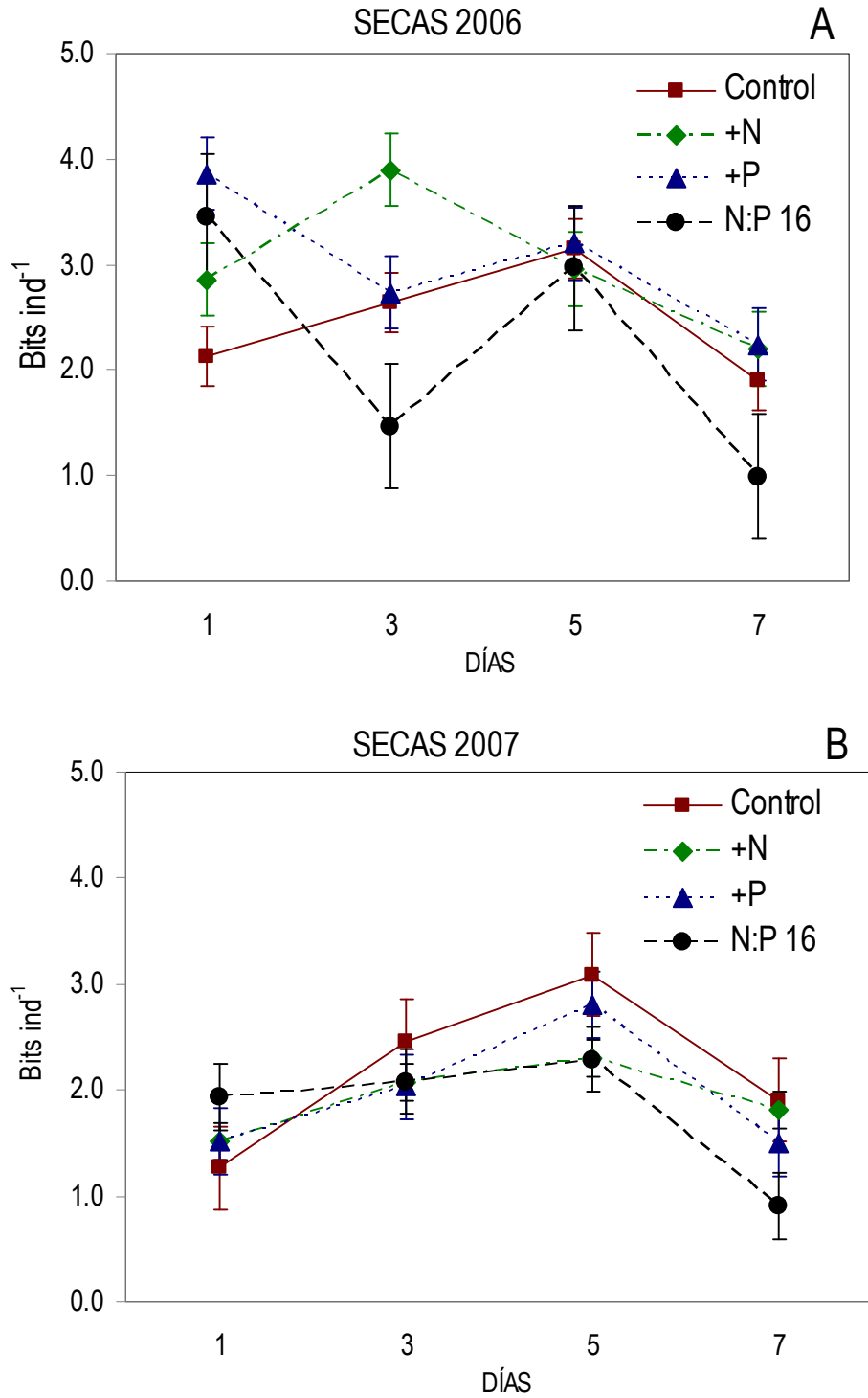


Fig. 3. 19. Variación de la diversidad (Índice de Shannon, bits ind<sup>-1</sup>) en cada tratamiento durante la época de secas 2006 (A) y secas 2007 (B).

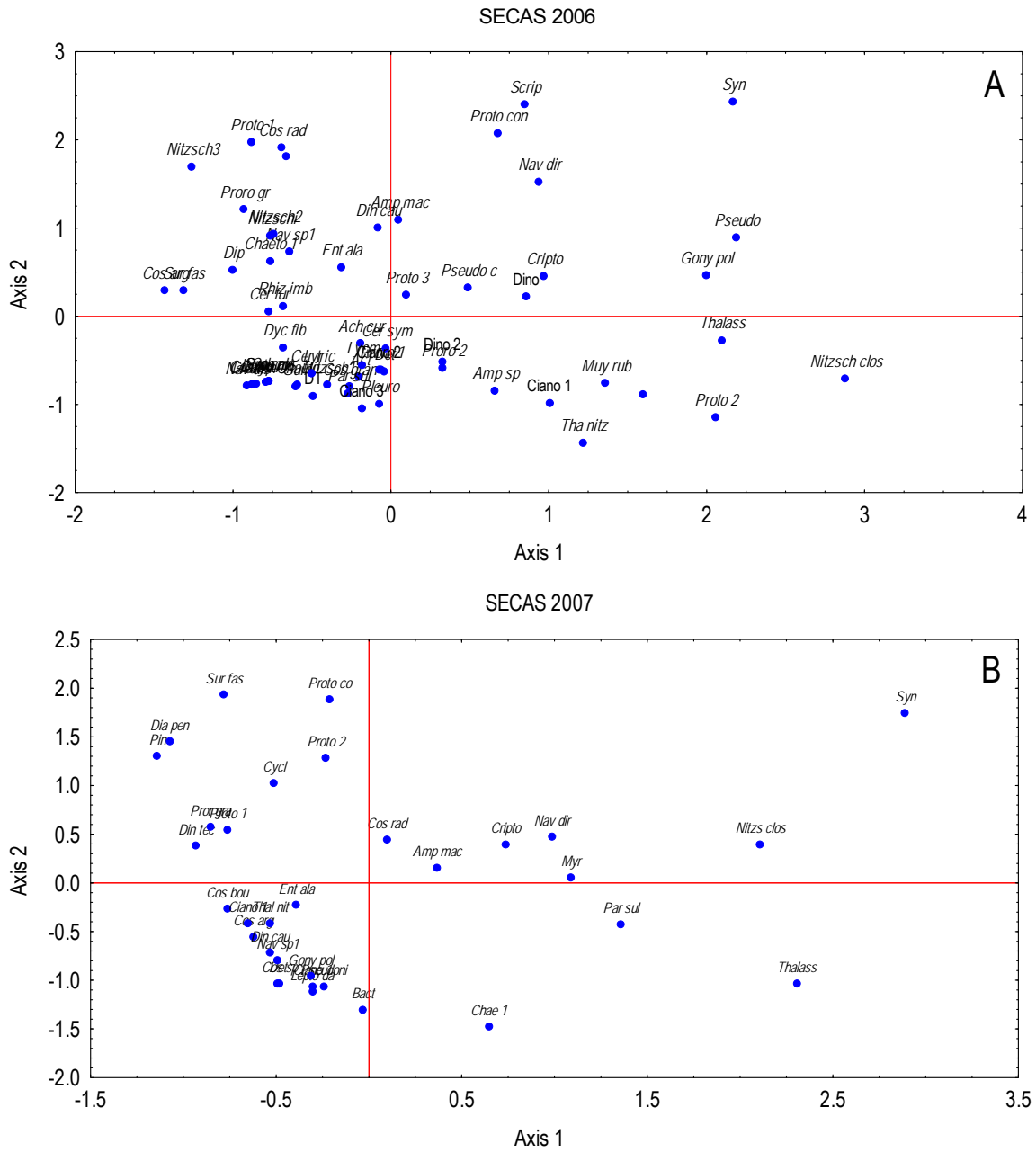
**Tabla 3. 14.** Tabla del análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) del efecto de los nutrientes por tratamiento durante los días del experimento sobre la diversidad (índice de Shannon, bits ind<sup>-1</sup>) durante la época de secas de los años 2006 y 2007.

<b>SECAS 2006</b>					
Fuente	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Nivel de probabilidad
A: Días	3	2.63	0.88	1.70	0.18738
B: Tratamiento	3	5.80	1.93	3.74	0.020749*
AB	9	5.86	0.65	1.26	0.297195
<b>SECAS 2007</b>					
Fuente	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Nivel de probabilidad
A: Días	3	5.80	1.93	3.74	0.020734*
B: Tratamiento	3	2.63	0.88	1.69	0.187787
AB	9	5.84	0.65	1.25	0.298824

### 3.4.6.5 Respuesta específica a la adición

La estructura de las asociaciones fitoplanctónicas, derivadas del efecto de la adición de nutrientes fue definida mediante un Análisis de Componentes Principales (ACP) a partir de la abundancia de los taxa. Para identificar a las especies que respondieron a la adición, se invirtió la matriz de datos dando por resultado que las muestras individuales (tratamientos) fueron convertidas en las variables y las especies en las observaciones, ejecutándose el ACP sobre esta matriz (Varona-Cordero *et al.*, 2003).

El resultado del ACP mostró un patrón en el efecto de la adición de nutrientes, el porcentaje de varianza explicada se concentró en el resultado de los 2 primeros componentes principales, quienes en cada época explicaron el 70% de la varianza total. El primer componente explicó el 47.27 y 60.76 % durante la época de secas de 2006 y 2007 respectivamente, mientras que el segundo componente explicó el 8.11 y 16.91%. El listado de especies usado en el ACP se muestra en el ANEXO 3 y contiene los autovalores (*loadings*) de cada especie.



**Fig. 3. 20.** Proyección de los dos primeros componentes principales realizado sobre la abundancia final del fitoplancton para cada tratamiento durante la época de secas 2006 (A) y secas 2007 (B).

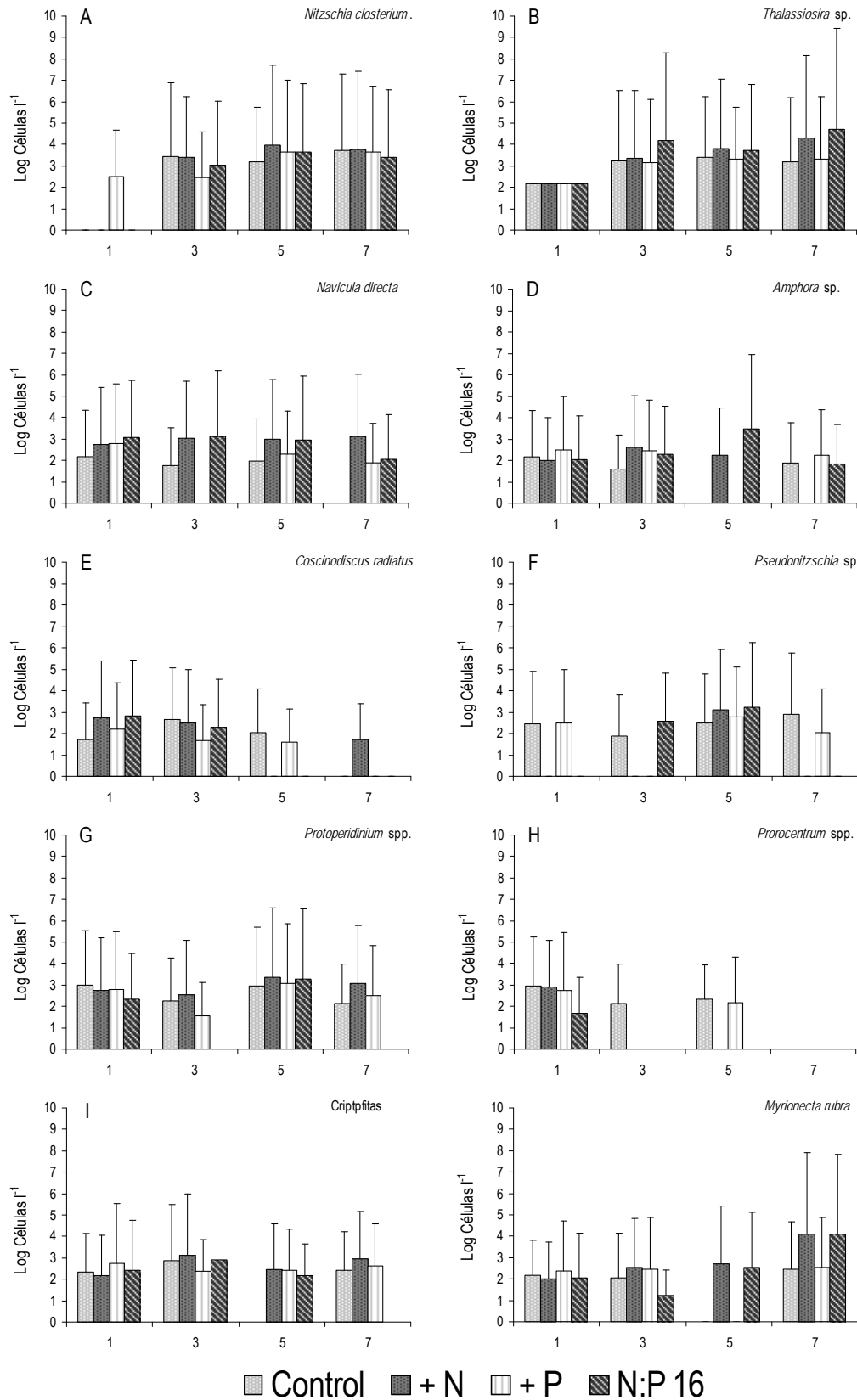


Fig. 3. 21. Variación de la abundancia (log<sub>10</sub> células l<sup>-1</sup>) del nano-microfitoplancton en cada tratamiento durante secas del 2006.

**Tabla 3. 15.** Tasa de crecimiento del fitoplancton (divisiones  $d^{-1}$ ) en los diferentes tratamientos durante secas de los años 2006 y 2007. Los valores en negritas presentan diferencias significativas ( $p < 0.10$ ) con respecto al control de acuerdo con una prueba de  $t$ .

<b>Secas 2006</b>	Control	+N	+P	N:P 16
<i>Amphora</i>	-0.11 ± 0.24	<b>0.09</b> ± <b>0.25</b>	-0.09 ± 0.19	<b>0.77</b> ± <b>1.12</b>
<i>Coscinodiscus radiatus</i>	0.07 ± 0.85	-0.5 ± 3.15	-0.11 ± 0.14	-0.43 ± 0.34
<i>Navicula directa</i>	-0.11 ± 0.13	<b>0.16</b> ± <b>0.02</b>	-0.29 ± 0.64	-0.04 ± 0.17
<i>Nitzschia closterium</i>	0.82 ± 0.15	<b>1.2</b> ± <b>0.27</b>	0.56 ± 0.41	<b>0.99</b> ± <b>0.18</b>
<i>Prorocentrum</i> spp.	-0.35 ± 0.08	-0.48 ± 0.1	-0.16 ± 0.29	0.01 ± 0.01
<i>Protoperdinium</i> spp.	-0.29 ± 0.16	0.31 ± 0.76	-0.1 ± 0.08	0.17 ± 0.48
<i>Pseudonitzschia</i> sp.	0.09 ± 0.46	<b>0.55</b> ± <b>0.23</b>	-0.07 ± 0.28	<b>0.82</b> ± <b>0.1</b>
<i>Thalassiosira</i> sp.	0.55 ± 0.1	<b>1.07</b> ± <b>0.16</b>	0.49 ± 0.2	<b>1.02</b> ± <b>0.13</b>
Criptofita	0 ± 0.2	0.02 ± 0.28	0.14 ± 0.43	-0.12 ± 0.16
<i>Myrionecta rubra</i>	-0.07 ± 0.23	<b>0.59</b> ± <b>0.45</b>	0.03 ± 0.3	0.14 ± 0.24
<i>Synechococcus</i> sp.	0.76 ± 0.15	<b>1.32</b> ± <b>0.22</b>	0.64 ± 0.23	0.96 ± 0.08
<b>Secas 2007</b>				
<i>Amphora</i>	0.39 ± 0.08	0.43 ± 0.43	-0.33 ± 0.16	<b>0.50</b> ± <b>0.06</b>
<i>Coscinodiscus radiatus</i>	0.14 ± 0.63	0.02 ± 0.39	0.17 ± 0.10	0.31 ± 0.18
<i>Navicula directa</i>	0.81 ± 0.05	1.68 ± 0.04	0.87 ± 0.01	0.97 ± 0.16
<i>Nitzschia closterium</i>	0.38 ± 0.11	<b>1.16</b> ± <b>0.15</b>	-0.10 ± 0.02	<b>1.42</b> ± <b>0.29</b>
<i>Protoperdinium</i> spp.	-0.96 ± 0.08	0.83 ± 0.05	-0.56 ± 0.36	-0.35 ± 0.05
<i>Surirella fastuosa</i>	-0.49 ± 0.07	<b>1.22</b> ± <b>0.37</b>		0.92 ± 0.25
<i>Thalassiosira</i> sp.	0.69 ± 0.05	<b>1.30</b> ± <b>0.19</b>	0.71 ± 0.07	<b>1.19</b> ± <b>0.02</b>
Criptofita	-0.40 ± 0.23	1.14 ± 0.30	0.82 ± 0.22	1.26 ± 0.41
<i>Myrionecta rubra</i>		<b>1.23</b> ± <b>0.32</b>	-0.78 ± 0.27	1.52 ± 0.36
<i>Synechococcus</i> sp.	1.10 ± 0.18	<b>1.29</b> ± <b>0.01</b>	1.01 ± 0.08	<b>1.12</b> ± <b>0.06</b>

Durante la época de secas para ambos años, los dos primeros componentes principales presentaron claramente un comportamiento causado por efecto de la adición de nutrientes, al separar sobre el componente 1 (cuadrante positivo-negativo) a las especies que respondieron (en términos de abundancia y crecimiento) a la adición +N y N.P 16 (Fig. 3.20 A-B) hacia el final del experimento (días 5 y 7). Los valores más altos coincidieron con las especies estimuladas por la adición de nitrógeno (+N), reflejado en su abundancia y en su crecimiento (es decir, cuando sus tasas de crecimiento fueron significativamente diferentes al Control; Tabla 3.15).



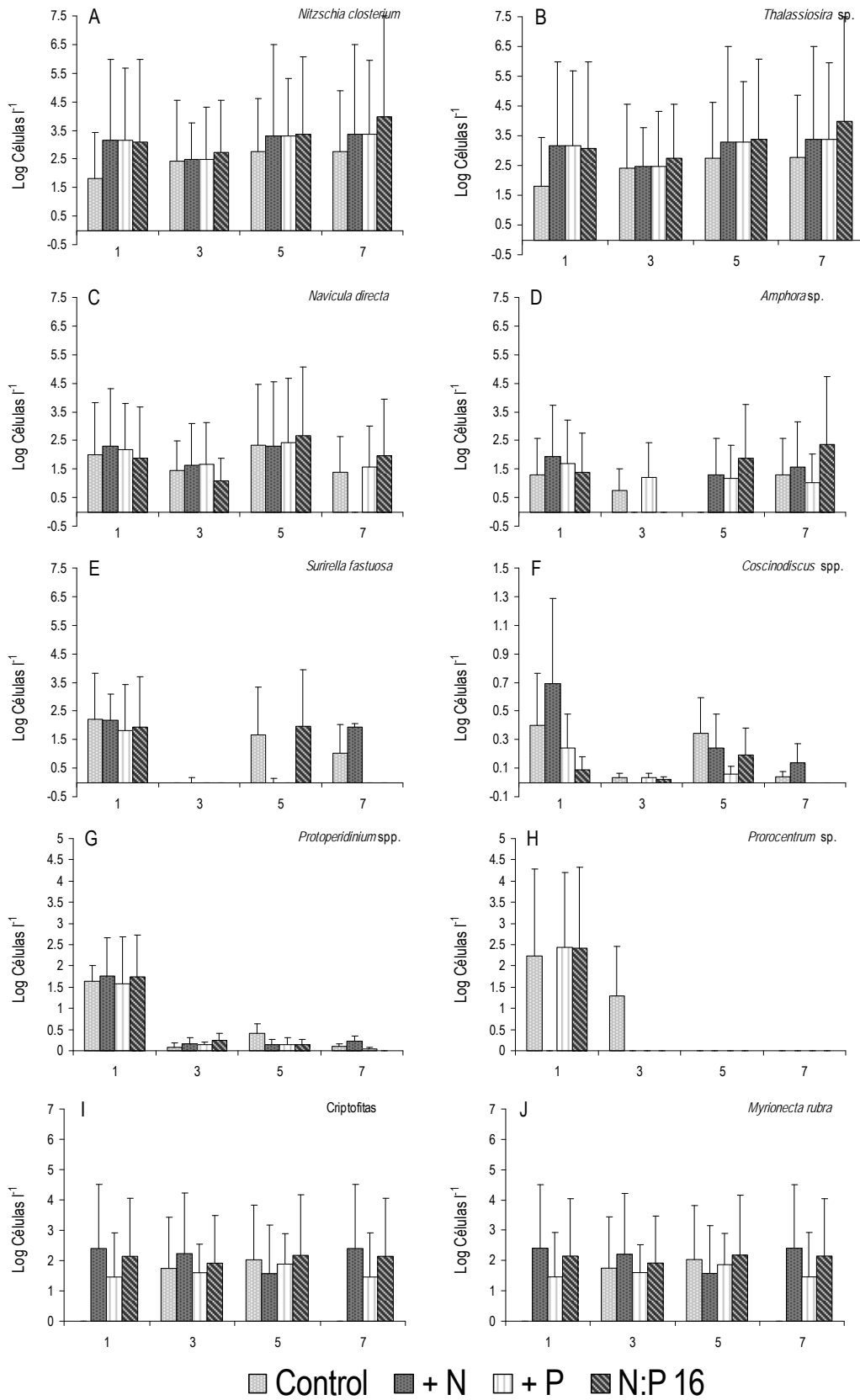


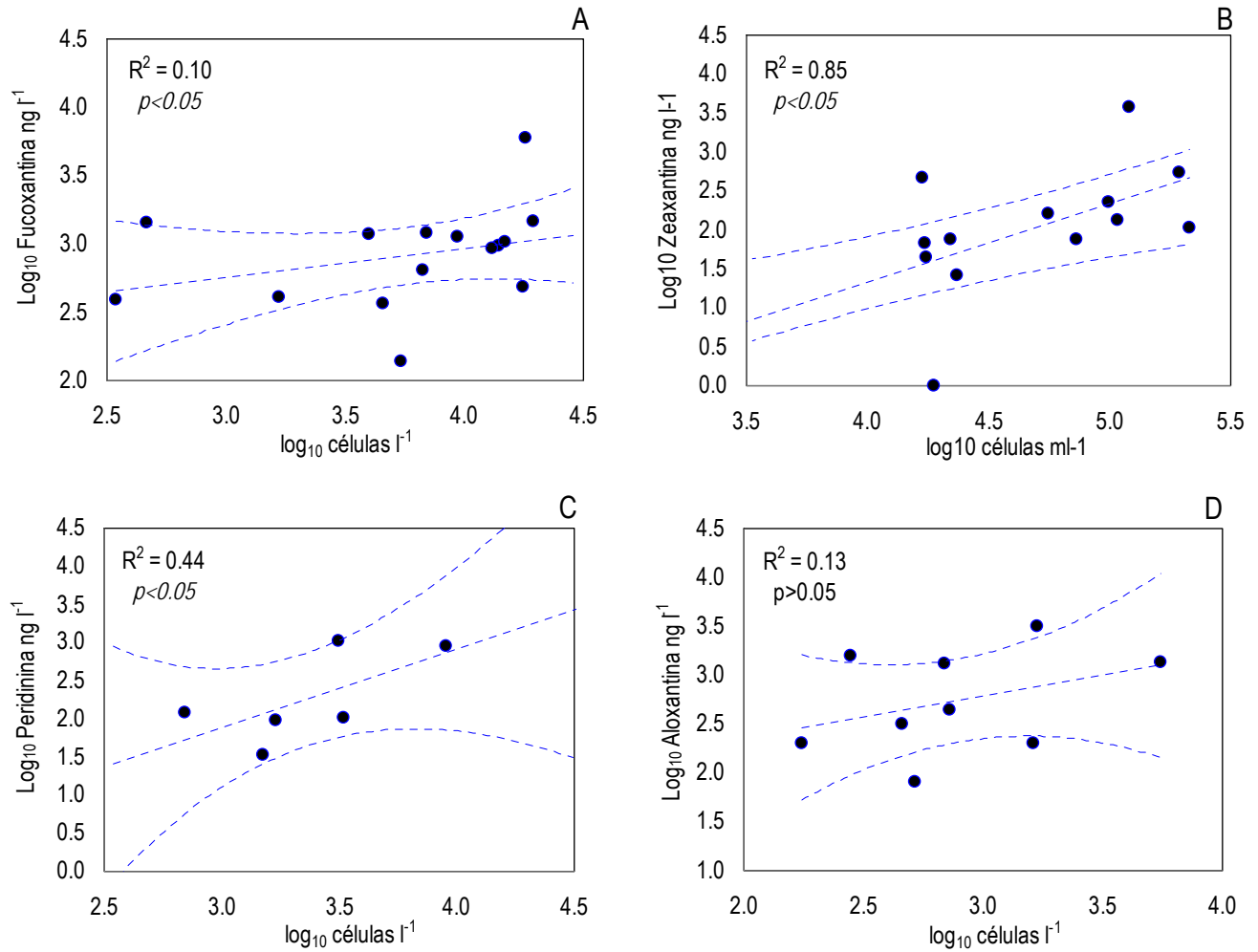
Fig. 3.22. Variación de la abundancia ( $\log_{10}$  células  $l^{-1}$ ) del nano-microfitoplancton en cada tratamiento durante secas del 2007.

Estas especies incluyen a la picocianobacteria *Synechococcus* sp. (1.32 divisiones  $d^{-1}$ ), y la diatomea *Nitzschia closterium* (1.20 divisiones  $d^{-1}$ ), las criptofitas y el ciliado *Myrionecta rubra* (0.59 divisiones  $d^{-1}$ ; Fig. 3.21- 3.22), así como también las especies de diatomeas estimuladas por la adición de N:P 16, *Thalassiosira* sp. (1.07 divisiones  $d^{-1}$ ) *Navicula directa* (0.16 divisiones  $d^{-1}$ ), *Amphora macilenta* (0.09 divisiones  $d^{-1}$ ) y *Pseudonitzschia* sp. (0.55 divisiones  $d^{-1}$ ).

En contraste en el componente 2 (cuadrante negativo-positivo), se ordenaron las especies que presentaron las máximas abundancias durante los primeros días del experimento (días 1 y 3), tales como los dinoflagelados *Protoperidinium* spp., *Prorocentrum* spp. y *Scropsiella*, al igual que las diatomeas *Coscinodiscus* sp., *Chaetoceros* sp. y *Surirella fastuosa* (Fig. 3.21- 3.22).

#### 3.4.6.6 Relación con los pigmentos biomarcadores

Se realizó un análisis de regresión del tipo doble logarítmico ó *log-log* (Zar, 1997) sobre la abundancia de los principales grupos fitoplanctónicos (diatomeas, dinoflagelados, picocianobacterias y criptofitas) y la concentración de los pigmentos biomarcadores fucoxantina, zeaxantina, peridinina y aloxantina, con la finalidad de corroborar la relación entre ambas (Fig. 3.23).



**Fig. 3. 22.** Relación entre la abundancia del fitoplancton (Log<sub>10</sub> células l<sup>-1</sup>) y la concentración de pigmentos (Log<sub>10</sub> ng l<sup>-1</sup>). A, Fucoxantina vs abundancia de diatomeas; B, Zeaxantina vs picocianobacterias; C, Peridinin vs dinoflagelados y D, aloxantina vs criptofitas.

Los resultados mostraron una relación positiva significativa ( $p < 0.05$ ) entre la concentración de los pigmentos fucoxantina vs abundancia de las diatomeas, de la zeaxantina vs picocianobacterias, peridinin vs dinoflagelados ( $R^2 = 0.10$ ,  $R^2 = 0.85$  y  $R^2 = 0.44$ ,  $p < 0.05$ ; Fig. 3.23 A-C). Estos datos sugieren un mayor aporte de las diatomeas y las picocianobacterias a la biomasa total al final del experimento (días 5 y 7; Fig. 3.15) mientras que los dinoflagelados tuvieron su mayor contribución al inicio del experimento. La abundancia de criptofitas y la concentración de aloxantina no mostró ningún tipo relación ( $R^2 = 0.003$ ,  $p > 0.05$ ; Fig. 3.23 D).

## 3.5 DISCUSION

### 3.5.1 Consideraciones experimentales

A pesar de que los trabajos de enriquecimiento por nutrientes proporcionan información relevante sobre los efectos de la adición de nutrientes en el crecimiento del fitoplancton y la estructura de la comunidad, su interpretación no es sencilla sobre todo cuando se trata de interpretar y extrapolar los resultados a los sistemas naturales. En este estudio, algunos de los inconvenientes metodológicos de los microcosmos (principalmente el confinamiento) fueron reducidos al mínimo mediante la realización de los experimentos a corto plazo (Matveev, 1991). Los resultados obtenidos fueron similares a los reportados en otros trabajos experimentales realizados en ambientes estuarinos y costeros (Tabla 2.20), donde la duración de los experimentos varió entre 4 y 5 días.

Además se sabe que una mejor aproximación experimental se obtiene cuando los tratamientos se incuban *in situ* bajo las condiciones naturales de luz, temperatura, turbulencia y fotoperiodo (Xu *et al.*, 2010). En este estudio la incubación *in situ* garantizó que las condiciones de luz y temperatura fueran similares a las de la zona donde fueron instalados los microcosmos (Tabla 3.4).

**Tabla 3. 16.** Resultados de estudios en ambientes estuarinos con microcosmos *in situ*. La información en paréntesis indica la forma en la que el nutriente fue adicionado y el orden de magnitud.

SISTEMA	Limitación potencial de nutrientes	Duración del experimento	Estimulación de Clorofila	Método de evaluación	Grupo algal estimulado	Época con limitación potencial	Referencia
<b>Estuarino</b>							
Laguna La Mancha México	Nitrógeno (NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> )	7 días (2)	Sí	Espectrofotometría	Diatomeas pennales <i>Synechococcus</i>	Secas	Este estudio
Rio Hunter (estuario) Australia	Nitrógeno (NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> ) Fósforo	4 días (2)	Sí	Espectrofotometría	-	Otoño	Hitchcock <i>et al.</i> (2010)
Estuario Barataria Louisiana, USA	Nitrogeno (NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> ) Fósforo	4-7 días (32)	Sí	Fluorometrico	Diatomeas céntricas Cianofitas	Otoño Verano	Ren <i>et al.</i> (2009)
Laguna Madre Texas, EUA	Nitrógeno (NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> )	16 días (20)	-	-	<i>Aureobrya lagunensis</i> <i>Synechococcus</i>	Verano	DeYoe <i>et al.</i> (2007)
Laguna Bizerte Túnez	Nitrógeno (NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> ) Fósforo	5 días (20)	Sí	Espectrofotometría	Diatomeas céntricas dinoflagelados	Invierno Verano	Hlaili <i>et al.</i> (2006)
Estuario Housatonic Massachusetts, USA	Nitrógeno (NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> ) Fósforo	-	Sí	Fluorometrico	Diatomeas Cianofitas Criptofitas	Primavera Verano	Klug (2006)
Laguna Ria Formosa Portugal	Nitrógeno (NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> )	7 días	Sí	Fluorometrico	Diatomeas céntricas y pennales	Verano	Loureiro <i>et al.</i> (2005)
Bahia Galveston Texas	Nitrógeno (NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> )	24 hrs	Sí	HPLC	Diatomeas Flagelados	Primavera Verano	Örnólfssdóttir <i>et al.</i> (2004)
Laguna Imboassica Brasil	Nitrógeno (NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> )	Días	SI	Espectrofotometría	Cianofitas <i>Synechococcus</i>	Lluvias	Kozlowsky-Suzuki y Bozelli (2002)
Estuario Oosterschelde Holanda	Nitrógeno (NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> ) SiO <sub>2</sub>	30 (2)	Sí	HPLC	Diatomeas pennales Flagelados	Verano	Escaravage <i>et al.</i> (1999)
Estuario de Tijuana México-USA	Nitrógeno (NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> ) Fósforo	2 meses (4)	Sí	Fluorometrico	Cianofitas		Fong <i>et al.</i> (1993)
Lagunas del sureste de Rhode Island, USA	Nitrógeno (NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> )	7 meses (8)	Sí	Fluorometrico	Eustigmatofíceas Diatomeas céntricas flagelados	Verano	Taylor <i>et al.</i> (1995)
<b>Costero</b>							
Bahia de Brest Francia	SiO <sub>2</sub>	16 (4)	-	-	Diatomeas céntricas	Primavera	Foullaron <i>et al.</i> (2007)
Mar Baltico	Nitrógeno (NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> )	20 días (1)	Sí	Espectrofotometría	Clorofitas Diatomeas pennales <i>Nitzschia</i> <i>Synechococcus</i>	Verano	Vuorio <i>et al.</i> (2005)
Bahia Beatriz nueva Zelanda	Nitrógeno (NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> )	4 días	Sí	Fluorometrico	Diatomeas céntricas y pennales	Verano Invierno	Carter <i>et al.</i> (2005)
Fiordo Trondheimsfjord Noruega	SiO <sub>2</sub> Nitrógeno	16 días (20)	-	-	Diatomeas		Roberts <i>et al.</i> (2003)
Mar Baltico india	Nitrógeno (NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> ) Fósforo	10 (2)	Sí	Espectrofotometría	Diatomeas céntricas	Verano	Lagus <i>et al.</i> (2004)
Espegrend Bergen, Noruega	Amonio (NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> )	30 (2)	Sí	Fluorometrico	Diatomeas Flagelados	Verano	Williams y Egge (1998)

La causa probable por la cual en los experimentos realizados en la época de lluvias no se registró un efecto a la adición de nutrientes, sobre la abundancia de células (picofitoplancton) y la biomasa fitoplanctónica fue posiblemente el tiempo de residencia. [Domingues et al. \(2011\)](#) señalan que los experimentos realizados en mesocosmos no pueden ser extrapolados a un sistema natural donde el tiempo de residencia del agua es bajo, debido a que las células son exportadas desde el estuario antes de que la biomasa se pueda acumular. En la laguna La Mancha la biomasa fitoplanctónica se relacionó de forma positiva con el tiempo de residencia ([Capítulo 2. Fig. 2.8](#)), seguramente durante la época de lluvias cuando el tiempo de residencia es más bajo, la biomasa fitoplanctónica no se acumuló en el sistema debido a que las condiciones de alta descarga exportaron al fitoplancton fuera de la laguna. En contraste, durante secas, el tiempo de residencia se incrementó y fue suficientemente largo para permitir la acumulación de fitoplancton. Por ello el incremento en la concentración de la biomasa fitoplanctónica (clorofila *a*) registrado durante los experimentos realizados en secas de 2006 y 2007 en la laguna La Mancha, puede considerarse un evento real que muy probablemente suceda bajo condiciones naturales.

### *3.5.2 Background ambiental*

La variación de los parámetros físicos, químicos y nutrientes durante los meses en los que se llevo a cabo los experimentos se discuten en el Capítulo 2.

### 3.5.2 Efecto de la adición en la estructura del fitoplancton

Este estudio describe el efecto del enriquecimiento de nutrientes sobre el fitoplancton en la laguna La Mancha, Veracruz. Los experimentos llevados a cabo durante la época de secas de 2006 y 2007 demostraron que la adición de +N y N:P 16 indujeron un incremento tanto en la biomasa fitoplanctónica medida como clorofila *a* (Fig. 3.6) como un incremento en la abundancia (células l<sup>-1</sup>, Fig. 3.11, 3.16), en la respuesta diferenciada en la composición por tallas (Fig. 3.17) y en el cambio en la dominancia de especies (Fig. 3.18). Esta sucesión se caracterizó por pasar de una comunidad compuesta principalmente por dinoflagelados y diatomeas, cuya estrategia es el almacenamiento de recursos, a otra compuesta por especies pequeñas de crecimiento rápido como *Nitzschia closterium* y *Thalassiosira* sp. así como de la picocianobacteria *Synechococcus* sp. Estas últimas especies eventualmente dominaron en los experimentos abatiendo la diversidad. Lo anterior fue apoyado por los resultados obtenidos por CMF y HPLC, que mostraron la presencia de los pigmentos biomarcadores de cada grupo, así como su relación entre la abundancia de cada uno y la concentración de pigmentos específica (Fig. 3.23).

### 3.5.3 Fracción nano-microfitoplanctónica

La concentración de silicatos registrada en este estudio durante el ciclo 2005-2007 (Tabla 2.2) y durante los experimentos realizados en la época de secas 2006 y 2007 fue < 2.0 µM; Egge y Asksness (1992) reportaron que las diatomeas dominan (numéricamente) la comunidad fitoplanctónica cuando las concentraciones de silicatos se encontraron por encima de 2.0 µM. Estos resultados sugieren que para el

caso de La Mancha, las diatomeas serían la población dominante en la laguna y en los experimentos desde el inicio hasta el final. Esto último, sin importar el efecto de adición de nutrientes. Como se discutió anteriormente los cambios en la densidad y composición de la comunidad de fitoplancton soportan esta generalización.

En los experimentos *in situ*, la comunidad fitoplanctónica inicial estuvo dominada por dinoflagelados heterótrofos del género *Protoberidinium*, *Prorocentrum* y *Scropsiella* las cuales fueron sustituidas por una comunidad dominada por diatomeas pennales y céntricas como *Nitzschia closterium* y *Thalassiosira* sp. (Fig. 3.21- 3.22). Esto confirma que la concentración de silicatos ( $2.0 \mu\text{M}$ ) referida por Egge y Asksness (1992) no debe considerarse como un criterio definitivo para predecir la dominancia de diatomeas y se sugiere que debe prestarse más atención a los pulsos de nutrientes (enriquecimiento) y su impacto en la estructura de la comunidad.

El estímulo que promovió el aumento en la abundancia y crecimiento de las diatomeas en los tratamiento +N y N:P 16 (Fig. 3.18) coincidió con lo reportado por Estrada *et al*, (1987). Los autores reportaron que bajo condiciones experimentales, la abundancia de diatomeas se incrementará posterior al primer pulso de nutrientes. Esto debido a la presencia de la población inóculo que determina incremento en densidad, particularmente en ambientes (microcosmos) con suficiente nitrógeno. Lo anterior sugiere que, al menos durante algún tiempo después de cada adición, las cantidades absolutas de Si, N y P serán suficientes para permitir la absorción por parte de las diatomeas de rápido crecimiento aún cuando el N: P no esté equilibrado.



El cambio de la dominancia de dinoflagelados por diatomeas reportado durante los experimentos de la época de secas 2006 y 2007 (Fig. 3.18) es consistente con el modelo general (Mandala) de sucesión en ambientes naturales descrito por Margalef *et al.* (1979). Este modelo enfatiza que los dinoflagelados no son capaces de competir con las diatomeas en ambientes ricos en nutrientes o bajo condiciones de limitación (Guisande *et al.*, 2002; Frangópulos *et al.*, 2004; Gallardo, *et al.*, 2008). La razón probable bajo la cual los dinoflagelados dominaron la comunidad durante la época de secas en la laguna La Mancha fue que, durante la temporada, se alcanzaron periodos de relativa estabilidad por efecto de la disminución en la precipitación, la descarga de ríos y a los grandes tiempos de residencia que se alcanzaron durante el estiaje (30 días, Tabla 2.1). Esto influyó en una reducción en el intercambio de la laguna con con el mar adyacente. Bajo tales condiciones los dinoflagelados que presentan locomoción, pueden regular su posición en la columna de agua, permitiéndoles sobrevivir en aguas estratificadas y asimilar nutrientes en otras capas con mejores condiciones en comparación con organismos que son inmóviles (Cullen y MacIntyre, 1998).

Los dinoflagelados identificados en este estudio (*Protoperidinium* spp., *Prorocentrum* spp. y *Scropsiella* sp.) corresponden con la forma de vida Tipo II descrita por Smayda y Reynolds, (2001; 2003). El habitat de estas especies es un ambiente costero, químicamente perturbado (enriquecido por nutrientes, como es el caso de la laguna La Mancha, Tabla 2.2), somero y eventualmente estratificado. Las especies dentro de dicha categoría son reconocidos como *C-estrategas* (Reynolds,

1987), e incluye especies potencialmente invasoras, pequeñas (que tienen una relación superficie-volumen alta), competitivas y de crecimiento rápido y que proliferan después de un período de elevación de nutrientes alcanzando una gran abundancia. En contraste la disminución de diatomeas más grandes: *Coscinodiscus* spp. y *Chaetoceros* sp. cuya presencia fue notable en los primeros días del experimento (Figs. 3.21-3.22) se debió a dos factores. Primero a la influencia del confinamiento por efecto “cosmos” (ambiente experimental) que provoca su pérdida por sedimentación (Svensen *et al.*, 2001) y segundo, por ser especies cuya estrategia es el almacenamiento (Sommer, 1984).

Para ambientes sometidos a pulsos de nutrientes como estuarios y lagunas costeras, Collos (1986) propone dos estrategias de respuesta para el fitoplancton. La primera estrategia, supone que las especies poseen un retraso en su crecimiento (hasta 24 h) y son capaces de almacenar nutrientes en su interior, tal es el caso de las diatomeas grandes (>20  $\mu\text{m}$ ) que por la presencia de vacuolas son capaces de almacenar nitrógeno (principalmente nitratos; Raven, 1992). Además, estas especies tienen tasas de crecimiento más lentas (Furnas, 1990) basado en el hecho de que existe una correlación negativa entre el crecimiento máximo y el tamaño celular (Sarhou *et al.*, 2005).

La segunda estrategia propuesta por Collos (1986), es aquella donde las especies tienen una rápida asimilación de nutrientes y por ende el almacenamiento de éstos en el interior de la célula es mínimo y su división celular es rápida. Esta estrategia es al parecer el caso de las diatomeas más pequeñas (<20  $\mu\text{m}$ ) tales

como *Nitzschia closterium* y *Thalassiosira* sp. que respondieron a la adición de nutrientes, indicando que las diatomeas pequeñas son buenas competidoras en la asimilación de nutrientes, estas características las ubica en la parte final del modelo de sucesión propuesto por Margalef *et al.* (1979) y les confiere ser clasificadas como especialistas rápidos (*velocity specialist*). Sommer, (1985). Una especie que se ajusta a esta estrategia, es aquella que se espera que tenga un incremento significativo en su abundancia inmediatamente después de un pulso de nutrientes con una duración muy corta. Collos (1986) propone que esta estrategia resultaría ventajosa siempre y cuando el pulso de nutrientes ocurre a una frecuencia alta, tal como en el caso de la adición en los microcosmos (Fig. 3.6, 3.7).

En este estudio, la adición de nutrientes en los microcosmos favoreció a las especies *Nitzschia closterium* y *Thalassiosira* sp. como lo propone Collos, (1986) y es probable que se ajusten a esta estrategia de crecimiento rápido considerando que alcanzaron su abundancia máxima en el día 5 después de la adición (Fig. 3.21-3.22). La caracterización de estas especies como especialistas rápidos se basa en el hecho de que por un lado, *Nitzschia closterium* y *Thalassiosira* sp. han sido reportadas como especies comunes en estuarios y lagunas costeras con tendencias a la eutrofización (Pitt *et al.*, 2007). Al tratarse de especies relativamente pequeñas, con una tasa de crecimiento y una relación superficie-volumen alta (S-V), y que seguramente en ambientes naturales les confiere ventaja para utilizar los nutrientes disponibles eficientemente (Finkel *et al.*, 2010; Tabla 3.15).

La diatomea penal *Nitzschia closterium* ha sido reportada en la laguna La Mancha, Veracruz cuando los nutrientes se incrementan (Legaria, 2003). De igual manera, Martínez-López *et al.* (2007) reportaron para el complejo lagunar San Ignacio-Navachiste-Macapule que el nanofitoplancton y *N. closterium* respondieron de forma rápida (incrementando su abundancia) a la reducción de las condiciones de limitación por efecto del incremento de los nutrientes (principalmente nitrógeno). Estos nutrientes que son incorporados están disponibles como resultado de la precipitación y los drenes municipales y agrícolas durante la transición entre la época de lluvias a secas. Las diatomeas (penales) son también responsables de florecimientos, como el caso de *N. closterium* quien fue la especie responsable del florecimiento durante el verano en la laguna costera Mar Menor (España) y representa entre 80-90% de la abundancia total bajo condiciones de temperatura de 25- 30° C (Gilabert, 2001), similares a la reportadas en este estudio (26.31- 32.09 °C, Tabla 2.2). De manera similar, en la laguna Fusaro, Nápoles (Italia) cuando las condiciones de intercambio con el mar son limitadas (Sarno *et al.*, 1993) se desarrolla un florecimiento de *Thalassiosira* ( $114.92 \times 10^6$  células l<sup>-1</sup>).

### 3.5.4 Fracción picofitoplanctónica

#### 3.5.4.1 Picofitoplancton en la laguna La Mancha

El intervalo en la abundancia del picofitoplancton determinada por citometría de flujo (CMF) en la laguna La Mancha durante las épocas de secas de 2006 y 2007 es consistente con los registros reportados para otros ambientes estuarinos, donde se empleó dicho método para su determinación (Tabla 3.16). La distribución de *Synechococcus* sp. estuvo relacionada con el gradiente espacial de salinidad y temporal de la temperatura

**Tabla 3. 17.** Abundancias del picofitoplancton (*Synechococcus* sp.) registradas en diferentes ambientes estuarinos., citometría de flujo: CMF y epifluorescencia: EPI.

Sistema	Abundancia Células x 10 <sup>3</sup> ml <sup>-1</sup>		Diametro µm	Método	Salinidad ups	Temperatura °C	Latitud	Referencia
Laguna La Mancha							Tropical	
Secas 2006	2.16		2.54	CMF	32.00	29.20		Este estudio
	0.20	54.00			31.48 - 32.52	29.11 - 34.89		
Tratamiento +N	201.96		3.25		30.78			
Tratamiento N:P 16	114.41		3.11		28.82			
Secas 2007	4.31		2.93		25.32	28.72		
	0.30	14.30			24.75 - 25.89	27.08 - 30.36		
Tratamiento +N	121.64		3.16		24.94			
Tratamiento N:P 16	87.35		2.78		27.86			
Laguna Araruama	260.00		-	FCM	37.00	34.00	Tropical	Vieira <i>et al.</i> (2008)
Brasil	109.00	411.00				31.0 - 37.0		
Laguna Grado	75.15		-	EPI	30.50	22.35	Templado	Paoli <i>et al.</i> (2007)
	0.30	150.00			26.0 - 35.0	19 - 25		
Laguna Marano	7.01				23.90	13.30		
	0.30	14.00			17.6 - 30.2	5.30 - 21.30		
Laguna Venecia	223.00				27.20	19.65		
	2.00	112.50			21.6 - 32.8	13 - 26.30		
Laguna Pialassa Baiona	44.00				44.50	12.25		
	8.00	80.00			44.50	12.20 - 12.30		
Laguna Cesine	596.00				5.50	16.70		
Costa Mar Adriatico	1.00	119.00			4.7 - 6.3	12.7 - 20.7		
Laguna Thau	35.00		2.00	CMF	36.21	15.28	Templado	Bec <i>et al.</i> (2005)
Mediterraneo Frances	0.25	8.20			31.3 - 38.8	6.5 - 23.3		
Bahia de Pensacola	1500 - 3000		2.00	EPI-CMF		21.00	Subtropical	Murrell y Lores (2004)
Florida						11.0 - 31.0		
Costa Baja California	10.40		-	CMF	-	-	Subtropical	Millan-Nuñez <i>et al.</i> (2004)
Pacífico	0.19	76.70						
Laguna Madre	800.00		2.00	CMF	40.87	31.26	Subtropical	Buskey <i>et al.</i> (2003)
Texas					39.50 - 42.90	29.30 - 32.50		
Cabo Bolinao, Filipinas	25.80		-	CMF	34	29.00	Tropical	Agawin <i>et al.</i> (2003)
	0.13	20.86			32.0 - 36.0	26.0 - 32.0		
Laguna Imboassica	2.8		-	CMF	5.06	24.9	Tropical	Kozlowsky-Suzuki y Bozelli 2002.
Brasil	2.5	3.5			4.0 - 6.0	21.0 - 29.0		
Estuario Krka	2.80	36.00	1.72 - 3.0	CMF	33.00	-	Templado	Moreira-Turq <i>et al.</i> (2001)
Croacia	7.60	42.00						
Delta del Rhone	5.00	37.00						
Francia								
Laguna Varano	148.00		0.5 - 1.5	EPI	26.5	18.90	Templado	Caroppo (2000)
Mar Adriatico	0.70	448.50			23.70 - 29.30	8.7 - 29.1		
Bahia Florida	5.00		0.9 - 3.0	EPI	31	22.70	Subtropical	Phlips <i>et al.</i> (1999)
Florida					25.0 - 37.0	12.4 - 33.0		
Laguna Thau	33.20		2.00	CMF	32.5	14.50	Templado	Vaquer <i>et al.</i> (1996)
Mar Mediterraneo	0.78	26.00			30.0 - 35.0	7.0 - 22.0		

Hacia la zona de influencia de agua dulce (zona sur) se registraron las abundancias más bajas (83.37 y 1.70 x 10<sup>3</sup> células ml<sup>-1</sup> en promedio durante secas 2006 y 2007 respectivamente). La abundancia de este género, la abundancia se

incrementó en la zona norte alcanzando valores de  $2.82 \times 10^{-3}$  durante 2006 y de  $6.27 \times 10^3$  células  $\text{ml}^{-1}$  durante 2007 (Tabla 3.16). Se asume que esta cepa pertenece al grupo con características estenohalinas (Rosales *et al.*, 2005) y por lo tanto el patrón de distribución espacial encontrado es un rasgo distintivo de estas poblaciones que están presentes en ambientes de transición, tales como estuarios y lagunas costeras (Vidal *et al.*, 2007; Paoli, *et al.*, 2007; Schapira *et al.*, 2010).

El hecho de que el género *Synechococcus* spp. está reconocido como un taxa abundante en las zonas salobres (Paretsky *et al.*, 1999; Schapira *et al.*, 2010) sugiere que al ser muy pequeñas (1-2  $\mu\text{m}$ ) las especies de este género están bien adaptadas a condiciones de alta estabilidad en la columna de agua (Cullen y MacIntyre, 1998); como las que se alcanzaron durante la época de secas en los años 2006 y 2007 en la laguna La Mancha (Capítulo 2).

La temperatura registrada durante la época de secas en 2006 y 2007 en este estudio, fue similar en ambos años (29.20 y 28.72° C respectivamente; Tabla 2.2) sin embargo la mayor abundancia de *Synechococcus* se registró en el año de 2006, debido probablemente a que la precipitación en el año 2007 fue mayor que 2006 (175.50 mm y 30 mm respectivamente). Esta variación interanual tuvo un efecto en la disminución de la salinidad, la cual fue de 22.51 ups en la laguna, significativamente menor a la registrada en 2006 (34.80 ups). Beardall y Giordano, (2002) mencionan que aún cuando existan temperaturas altas (30° C) *Synechococcus* spp. no necesariamente alcanzará sus máximas abundancias en condiciones de baja salinidad (<30 ups).

#### 5.4.1 Picofitoplancton en los microcosmos

La proliferación de *Synechococcus* sp. (junto con las diatomeas *Nitzschia closterium* y *Thalassiosira* sp.) provocó una disminución en el índice de diversidad (Fig. 3.19). Estrada *et al.* (2003), mencionan que en experimentos de este tipo es común encontrar una alta variabilidad en el resultado del índice debido a las fluctuaciones propias de las poblaciones entre cada una de las repeticiones por tratamiento.

Sin embargo, a pesar de lo anterior, otros trabajos (Beisner, 2001) han demostrado que bajo condiciones de enriquecimiento de nutrientes es posible registrar una disminución en el valor del índice de diversidad y un aumento de la equitatividad por efecto de la dominancia de algunas especies. Este comportamiento se observó en este estudio, donde en los tratamientos +N y N:P 16 la diversidad descendió progresivamente hasta alcanzar el valor mas bajo hacia el final del experimento (Fig. 3.19), mientras que en el Control aumentó de forma gradual hasta el día 5. Spatharis *et al.* (2007), señalan que un pulso súbito de nutrientes en altas concentraciones, puede afectar en gran medida la sucesión natural de organismos a través de la dominancia de una sola especie, y por lo tanto puede aumentar la posibilidad de un florecimiento de algas nocivas (FAN) reduciendo la diversidad.

La capacidad de los diferentes subgrupos de cianobacterias para explotar las distintas formas de nitrógeno, puede ser otro factor selectivo a considerar como un elemento que promovió su desarrollo y eventual dominancia durante este estudio

(principalmente en el tratamiento +N); en la laguna La Mancha la principal forma de nitrógeno (más del 70% [Contreras et al., 2005](#)) así como en el presente estudio fue el amonio ([Capítulo 2, Tabla 2.3](#)); esta misma forma nitrogenada fue la que se adicionó en los tratamientos ([Tabla. 3.1](#)). Estudios experimentales indican que la fuente de nitrógeno puede explicar la dominancia de las cianobacterias en ambientes acuáticos (de agua dulce), y que las especies que no son capaces de fijar nitrógeno atmosférico como algunas especies del orden de las Chroococcales (tales como *Microcystis tenuissima*, *Microcystis* spp. y *Synechococcus* sp.) se favorecen por la adición de amonio ([Blomqvist et al., 1994](#)).

[Bec et al. \(2005\)](#) registraron para la laguna de Thau (costa Mediterránea, Francia) un aumento en la abundancia de *Synechococcus* sp. correlacionada con el incremento en la concentración de amonio en la columna de agua, favoreciendo la producción primaria regenerada en el sistema. [Caroppo et al. \(2006\)](#) también reportaron para la costa del Mar Adriático, que el patrón estacional del picofitoplancton se encontró significativamente correlacionado con el amonio y de forma negativa con los nitratos, mientras que [Fouilland et al. \(2002\)](#) en un experimento en el que la forma de nitrógeno adicionada fue el amonio, registraron para la fracción picofitoplanctónica, un incremento significativo de la biomasa en apenas 12 horas del inicio del experimento.

De acuerdo con [Chan et al. \(2002\)](#), la dominancia de grupos específicos del fitoplancton se encontrará favorecida de manera directa e indirecta por la época climática. Primero de manera indirecta por medio de la interacción de los organismos



con los factores físicos químicos, tales como salinidad, temperatura, tiempo de residencia y nutrientes. Y directamente sobre sus tasas de duplicación ( $\mu$ , divisiones por día), la cual es el parámetro base del crecimiento fitoplanctónico (Smayda, 1997b).

Un parámetro relacionado directamente con el crecimiento es el tamaño, y éste es el único factor que afecta el comportamiento fisiológico entre especies (Finkel *et al.*, 2010). Se ha identificado que diferentes grupos taxonómicos se caracterizan por poseer diferencias fisiológicas fundamentales, en general los taxa fitoplanctónicos más grandes tienen intrínsecamente una tasa de crecimiento mayor por unidad de volumen (Raven *et al.*, 2006) que sus contrapartes más pequeños ( $<0.20 \mu\text{m}$ ).

Se conoce que la abundancia de *Synechococcus* spp. alcanza niveles de florecimiento cuando encuentra las condiciones óptimas de salinidad y nutrientes, tal como se registró en este estudio bajo la adición de nutrientes, principalmente de +N (Fig. 3.5). Para ambientes estuarinos se han reportado florecimientos (*blooms*) de este género en la Bahía de Pensacola, Florida (Murrell y Loes. 2004), la Bahía de Florida (Phlips *et al.*, 1999) y la laguna de Venecia, Mar Adriático (Sorokin *et al.*, 2004). Bajo esas circunstancias se mencionan en la literatura que las células de *Synechococcus* spp. pueden alcanzar un mayor tamaño ( $\approx 3.0 \mu\text{m}$ ) aunque no son capaces de crecer tan rápido (Rosales *et al.*, 2004), en este estudio al final del experimento (día 7), la población de *Synechococcus* sp. alcanzó un tamaño promedio de  $3.25 \mu\text{m}$  en el tratamiento +N durante la época de secas 2006 y de  $3.16$

$\mu\text{m}$  en secas 2007. En términos de biovolumen la abundancia de *Synechococcus* sp. en el tratamiento +N alcanzó valores de  $2.24 \times 10^5 \text{ mm l}^{-1}$ , y representó 60-65% de la biomasa total. Lo anterior sugiere que el incremento del biovolumen en el tratamiento +N es una respuesta fisiológica de dicha especie a la adición de nitrógeno (como amonio).

El incremento en el tamaño celular aparentemente provee más espacio al interior de las células para almacenar nitrógeno (DeYoe *et al.*, 2007). Se ha reportado que todos los grupos de *Synechococcus* contienen ficocianina, pero solo algunas cepas marinas contienen ficoeritrina (Olson *et al.*, 1988). Esta ficobiliproteína desempeña dos papeles funcionalmente distintos en este organismo, primero como reserva de nitrógeno y segundo como colector de cuanta para realizar la fotosíntesis (Wyman *et al.*, 1985). Los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que la población identificada en la laguna La Mancha, corresponde con una cepa capaz de almacenar nitrógeno en función del contenido de ficoeritrina registrada por CMF (Fig.3.10).

### 3.6 CONCLUSIONES

El efecto de la adición de nutrientes provocó un incremento significativo en la concentración de biomasa fitoplanctónica (clorofila *a*) y de los pigmentos biomarcadores (fucoxantina y aloxantina) en los tratamientos +N y NP:16 con respecto al control.



La adición de nutrientes por separado (+N) y en combinación con fósforo (N:P 16) resultaron en un incremento significativo de la abundancia de especies fitoplanctónicas y en un marcado cambio en la dominancia de las mismas, esto fue confirmado con el cambio en la proporción clorofila a: pigmentos biomarcadores.

Los resultados confirman que cuando se adiciona el nutriente limitante, algunos taxa fitoplanctónicos tienen la capacidad de aumentar su contribución relativa al total de biomasa a costa de los demás. La adición de nitrógeno generó un cambio en la contribución relativa de grupos, pasando de una comunidad inicial dominada por dinoflagelados (60-70%) a otra dominada por diatomeas y picocianobacterias. Los dinoflagelados mostraron poca respuesta a la adición de nutrientes. Lo anterior probablemente se debió a que este tipo de organismos fueron excluidos competitivamente por otros taxa debido a sus tasas de crecimiento más lentas.

Específicamente la abundancia del picofitoplancton (*Synechococcus* sp.) se relacionó con la adición de nitrógeno (+N), lo que sugiere que el picofitoplancton (en términos de abundancia y clorofila a) estaba limitado por nitrógeno mientras que las diatomeas tales como *Nitzschia closterium* y *Thalassiosira* sp., fueron estimuladas por la adición de N:P 16 lo cual sugiere que había una co-limitación. Lo anterior implica que el incremento de nutrientes en la laguna la Mancha puede alterar la dinámica fitoplanctónica.

## **CAPÍTULO 4**

### **CONCLUSIONES GENERALES**

#### 4.1 Consideraciones

Identificar los factores que limitan al fitoplancton es un objetivo fundamental en la evaluación de los cambios en los parámetros físicos, químicos y de nutrientes en un sistema acuático. Estudios experimentales *in situ* se han utilizado ampliamente para tratar de proporcionar esta información (Heacky y Kilham, 1998; de la Briose y Palenik, 2007). Resultados de estudios experimentales reportados con anterioridad (Tabla 3.14) muestran que la adición de nutrientes puede estimular al fitoplancton, sin embargo las generalizaciones hechas a partir de estos trabajos deben ser tomadas con precaución (Daehler y Strong, 1996) debido a que los experimentos se han llevado a cabo a una escala relativamente pequeña. Se ha argumentado que las respuestas observadas en ellos puede estar limitados para su extrapolación al sistema donde se realizó el estudio (Carpenter, 1996). Similarmente, se ha puesto en cuestionamiento si la estimulación de la productividad primaria o la acumulación de biomasa en respuesta a la adición de nutrientes, es prueba suficiente de que las comunidades del fitoplancton se encontraban limitadas.

Para eliminar estas limitaciones, en este trabajo se interpretaron los resultados en el contexto del conocimiento de la dinámica del fitoplancton en el sistema y su relación con la variabilidad de los parámetros físicos, químicos y nutrientes en diferentes lagunas costeras, incluyendo Carretas-Pereyra (CP) y Chantuto-Panzacola (CHP) en Chiapas (Capítulo 1), y laguna La Mancha en Veracruz. (Capítulo 2). En esta última también se evaluó la variabilidad de los mismos parámetros y su relación con estructura de la comunidad de fitoplancton usando microcosmos (Capítulo 2). En

estos experimentos se determinó la respuesta de la comunidad fitoplanctónica (composición taxonómica y biomasa) a la adición de nutrientes (**Capítulo 3**).

Cuando las respuestas fueron consistentes, es decir, cuando los resultados fueron similares en ambientes y tiempos diferentes, la evidencia de la relación entre los parámetros físicos, químicos y nutrientes o el efecto de la adición de nutrientes sobre el fitoplancton fueron directos y por lo tanto pueden generalizarse a todo el sistema.

#### 4.2 Condiciones físico químicas en los sistemas

La variación espacio temporal de los parámetros físicos y químicos registrada en las lagunas Caretas-Pereyra, Chantuto-Panzacola, Chiapas y La Mancha, Veracruz estuvo influenciada principalmente por las variaciones ambientales, el intercambio mareal a través de las bocas de comunicación con el mar en cada sistema, así como de los escurrimientos continentales, pero con diferente magnitud de flujos estacionales y anuales.

La variación temporal de la temperatura se relacionó principalmente con los cambios estacionales de cada localidad, tal como lo sugiere la relación entre la temperatura ambiental y la temperatura superficial registrada en las lagunas ( $r= 0.32$  en CHP y CP y  $r=0.67$  en la Mancha, ambas con un nivel  $p < 0.05$ ).

La distribución espacial de la salinidad, así como la geomorfología de cada laguna divide a los sistemas en zonas hidrológicas muy bien diferenciadas que

cambian su cobertura según la época climática: de esta manera se reconocen la zona de influencia marina (*ZIM*) en los sistemas Carretas-Pereyra y Chantuto-Panzacola ([Fig. 1.3](#)) y la zona norte en La Mancha ([Fig. 2.1.](#)) que están caracterizadas por una alta concentración de oxígeno disuelto ( $<4 \text{ mg l}^{-1}$ ), salinidad (25 ups) y temperatura ( $28^\circ \text{ C}$ ) mientras que en la zona de influencia dulceacuícola (*ZID*) en los sistemas de Chiapas y la zona sur en La Mancha dominan condiciones de baja salinidad ( $<5 \text{ ups}$ ), baja concentración de oxígeno ( $<4 \text{ mg l}^{-1}$ ) y concentraciones de nutrientes mas altas (principalmente amonio).

Durante el periodo de estudio, las lagunas se encuentran sometidas a un regimen de precipitación similar. En la zona del Pacífico mexicano, donde se ubican las lagunas Carretas-Pereyra y Chantuto-Panzacola, la precipitación anual registrada fue de 1,635 y 1,472 mm (2002 y 2003 respectivamente) mientras que en la región del Golfo donde se sitúa la Mancha fue de 2,104.7 mm en 2005, 1,453 mm en 2006 y 1,667.5 en 2007. En los meses de mayor precipitación la concentración de nutrientes se incrementó, principalmente en la zona ZID en Chiapas y en la zona sur en la Mancha ([Tabla 1.1 y 2.2](#)), sin embargo, durante estos meses el tiempo de residencia disminuyó provocando que las células fitoplanctónicas fueran exportadas al mar adyacente antes de que la biomasa se pudiera acumular ([Domingues et al., 2005; 2011](#)).

En los sistemas costeros de Chiapas, la disminución de la precipitación y los escurrimientos durante la época de secas, provocaron que el tiempo de residencia aumente (26 días) permitiendo que el fitoplancton se desarrolle y crezca tal como lo

sugiere la alta concentración de biomasa registrada en los sistemas ( $16.64 \text{ mg m}^{-3}$ ). En la Mancha, la dinámica ambiental generada por efecto de los “nortes” introduce agua marina al sistema promoviendo la resuspensión de sedimentos y nutrientes los cuales son asimilados por el fitoplancton provocando un aumento en la biomasa ( $61.11 \text{ mg m}^{-3}$ ). Además, el grado de aislamiento al que se somete la laguna durante la época provee el tiempo necesario para que la biomasa se acumule tal como se observa en la relación entre la biomasa y el tiempo de residencia (Fig. 2.7).

En conclusión, el establecimiento de zonas con características físico-químicas similares llamadas zonas de similar influencia (ZSI) (Boyer *et al.*, 1997) permite la diferenciación de comunidades planctónicas “exclusivas” (Barreiro-Güemes y Aguirre-León, 1999; Souissi *et al.*, 2000). Además, este estudio indica que los grupos de especies fitoplanctónicas, grupos funcionales o asociaciones deben, en principio, ser más útiles para detectar los patrones de variabilidad que el análisis de la presencia de especies “indicadoras” (Rojo y Alvarez-Cobelas, 2000) como generalmente se realiza, sobre todo en sistemas costeros mexicanos. Sin embargo se requiere llevar a cabo estudios comparativos en latitudes tropicales donde la influencia de ríos y niveles de eutrofización permitan establecer patrones generales en la composición de las comunidades de fitoplancton que sirvan para validar el modelo de sucesión discutido a escalas latitudinales.



#### 4.2. Grupos fitoplanctónicos en las lagunas

En las lagunas costeras del Estado de Chiapas, Carretas-Pereyra y Chantuto-Panzacola los grupos fitoplanctónicos registrados son una combinación de especies marinas, estuarinas propias de estos sistemas y dulceacuícolas provenientes de los ríos adyacentes.

Durante la época de secas, las asociaciones fitoplanctónicas estuvieron determinadas por la intrusión de agua marina que provee a los sistemas de un alto número de especies neríticas tales como *Coscinodiscus* spp., *Dityllum brightwelli*, y *Skeletonema costatum*, así como el silicoflagelado *Dictyocha fibula*. La abundancia de estas especies mostró una correlación significativa con la salinidad y también con las diatomeas pennadas fitoplanctónicas, las cuales se distribuyen principalmente en la ZIM. En la ZID las asociaciones estuvieron determinadas en su mayoría por dinoflagelados y diatomeas salobres como *Cyclotella* sp., *Entomoneis alata* y *Surirella* spp., quienes representan a las especies verdaderamente estuarinas de los sistemas.

En la época de lluvias, cuando la salinidad es reducida (<1 ups, principalmente en la ZID) existió un incremento en el número y densidad de especies dulceacuícolas que dominan la estructura de las asociaciones. Estas especies se correlacionaron con los nutrientes (ortofosfatos y silicatos principalmente). Además, algunas diatomeas tales como *Coscinodiscus* y *Cyclotella* se sitúan a lo largo de un gradiente de salinidad desde las bocas de ambos sistemas.

La dominancia de grupos como las clorofitas y las cianofitas en la zona ZID durante la época de lluvias, donde la influencia de la descarga es directa, provee evidencia que soporta lo sugerido por [Tomas y Gibson \(1990\)](#), quienes señalan que evolutivamente esos grupos poseen una mayor tolerancia a la turbulencia con respecto a las diatomeas. En la laguna La Mancha, las especies que durante los experimentos realizados en este estudio, respondieron de manera específica a la adición particular de +N y N:P 16 pertenecieron a grupos funcionales bien diferenciados, en virtud de sus adaptaciones fisiológicas. De los estudios realizados sobre el fitoplancton en La Mancha, [Villalobos-Figueroa et al, \(1984\)](#) establecen que al interior de la laguna existen grupos funcionales cuya distribución corresponde con la zonación hidrológica del sistema. [Legaria, \(2003\)](#) determinó que en la zona de influencia del río Caño Grande (zona sur) se registra la presencia de grupos con afinidad dulceacuícola, principalmente representados por clorofilas, cianofitas y diatomeas penadas (del género *Nitzschia*); mientras que en la zona norte se registró la presencia de diatomeas (centricas *Thalassiothrix* sp., *Chaetoceros* spp., *Biddulphia* sp., y penadas *Tropidoneis* sp.) al igual que dinoflagelados (*Protoperidinium* spp., *Dinophysis* sp.).

La clasificación espacial del fitoplancton en la laguna La Mancha de [Legaria \(2003\)](#) tiene como fundamento principal la halotolerancia de los taxa. Este criterio se relaciona con la distribución espacial de las especies en virtud de la salinidad, debido a que es el método más común para asociar espacialmente los sitios de muestreo por zonas en un sistema heterogéneo (polihalina, mesohalina, etc.) de acuerdo con

el Sistema Venecia (Anónimo, 1959). Sin embargo, este enfoque no necesariamente refleja el funcionamiento real de un ecosistema, ya que un grupo taxonómico representado por especies con diferentes características estructurales y/o funcionales no es suficiente para describir la dinámica de la comunidad fitoplanctónica y del ecosistema (Costa *et al.*, 2009). Por lo tanto, la ocurrencia de la mayoría de las especies es difícil de predecir debido a las condiciones que favorecen a ciertos grupos taxonómicos y que estas condiciones a veces son ambiguas y con frecuencia se superponen.

Una definición más completa, identifica a los grupos funcionales como asociaciones no filogenéticas de organismos que se basan en características fisiológicas, morfológicas u otras, que responden a patrones recurrentes o factores similares (Margalef *et al.*, 1979; Tozzi *et al.*, 2004; Alves de Souza *et al.*, 2008; Latasa *et al.*, 2010). Padisák *et al.* (2009) señalan que básicamente existen dos premisas en la definición de grupos funcionales. La primera, establece que una especie funcionalmente bien adaptada, es probable que tolere con mayor éxito condiciones de limitación que los individuos de una especie menos adaptados. Este es el caso de las diatomeas *Nitzschia closterium* y *Thalassiosira* sp. y la picocianobacteria *Synechococcus* sp., que formaron parte de la población inóculo en la laguna La Mancha y que posterior a la adición de nutrientes dominaron la comunidad en términos de abundancia (Fig. 3.21-3.22).

La segunda premisa menciona que un hábitat que típicamente muestra condiciones de limitación por luz o por nutrientes (nitrógeno o fósforo), es más probable que sea poblado por especies con adaptaciones adecuadas para desarrollarse y crecer bajo estrés. En este estudio de ecosistemas costeros mexicanos en laltitudes tropicales, las condiciones hidrológicas reportadas para la época de secas de los años 2006 y 2007, manifestaron una potencial limitación por nitrógeno. Durante esta época, la comunidad fitoplanctónica estuvo compuesta principalmente por dinoflagelados, tales como *Protoberidinium* spp., *Prorocentrum* spp. y *Scropsella* sp. lo cual es consistente con el modelo de la Mandala de Margalef ([Margalef et al., 1979](#)).

Esta definición clásica y simple para definir grupos funcionales ([Margalef et al., 1979](#)), describe la sucesión del fitoplancton a lo largo de un espacio ecológico definido por la turbulencia y los niveles de nutrientes. Este modelo, revela una secuencia de sucesión de especies, en el que bajo condiciones de mezcla y alta concentración de nutrientes las diatomeas dominan (estrategas *r*) mientras que los dinoflagelados se desarrollan bajo condiciones de oligotrofia y de estratificación (estrategas *K*). Este modelo explica adecuadamente el patrón clásico de sucesión estacional de diatomeas-dinoflagelados (en sistemas templados); y también explica en buena medida el cambio de especies registrado en este estudio por efecto de la adición de nutrientes (dinoflagelados- diatomeas, [Fig. 3.16](#)).

Recientemente, Reynolds (1988) y Reynolds *et al.* (2002) propusieron un nuevo enfoque para ambientes de agua dulce, similar al de Margalef y que puede ser extrapolado a condiciones marinas (y estuarinas). La innovación de este nuevo modelo consiste en que ahora, los grupos funcionales se dividen en tres estrategias principales (estrategas: C, S y R) en lugar de sólo dos (*r* y *K*). Este modelo ha sido ampliamente utilizado tanto para el fitoplancton de agua dulce como para dinoflagelados marinos productores de florecimientos algales nocivos (FAN; Smayda y Reynolds, 2001, 2003). Basado en los resultados del análisis de escalonamiento multidimensional (MDS) ejecutado sobre la abundancia del pico y nanofitoplancton hacia el final del experimento (día 7; Fig. 3.14), fue posible caracterizar a los grupos funcionales dentro de las tres estrategias de adaptación básicas (C-S-R) propuestas por Reynolds (Reynolds, 1988; Reynolds *et al.*, 2002).

Partiendo de la ordenación del análisis MDS, se trazaron los límites de cada estrategia de acuerdo con la respuesta obtenida en cada tratamiento (Fig. 3.14); lo anterior dio como resultado que las especies S-estrategas (tolerantes al estrés) fueron aquellas que conformaron la población inicial (sin ser dominantes) y cuyo crecimiento no fue estimulado por el efecto de la adición de nutrientes (tratamientos Control y +P, Fig. 4.1) tales como las diatomeas grandes (>20  $\mu\text{m}$ ) de los géneros *Coscinodiscus* spp., *Chaetoceros* spp. y *Surirella* sp.

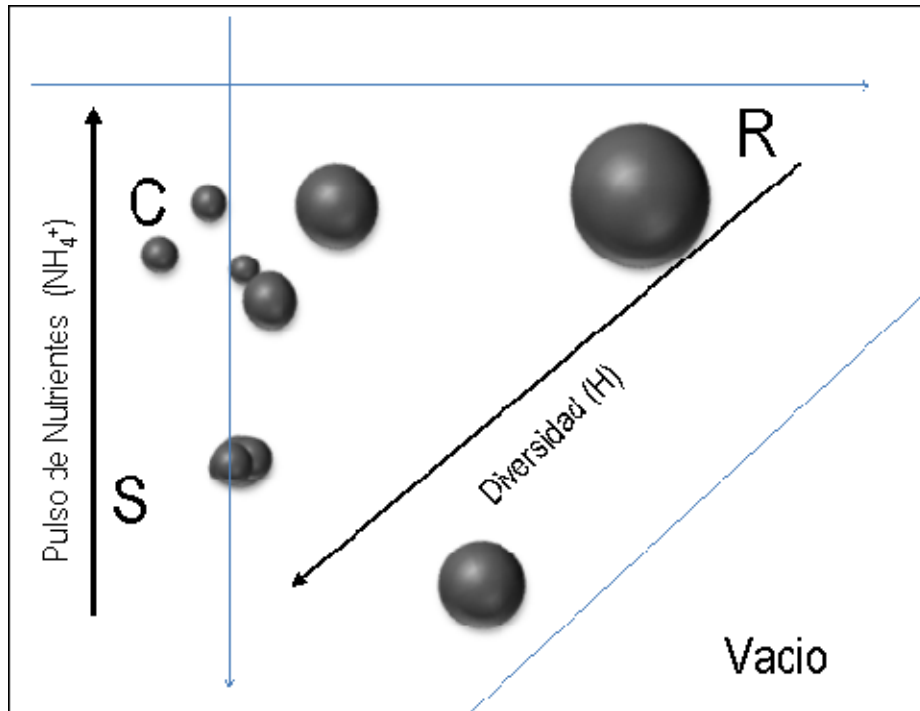
Tabla. 4.1. Características morfológicas del fitoplancton.

Especie	Forma de la célula	DLM $\mu\text{m}$	Relación superficie- volumen	Tasa de crecimiento divisiones día	Estrategia C - S - R
<i>Chaetoceros</i> spp.	Prisma elíptica	142 - 344	1.06 - 1.11 <sup>1</sup>	1.80 - 3.20 <sup>10</sup>	- S
<i>Coscinodiscus</i> spp.	Cilindro	78 - 90	0.28 <sup>1,3</sup>	0.15-0.20 <sup>10</sup>	0.07 - 0-14 S
<i>Nitzschia closterium</i>	2 conos + 2 cilindros	130 - 175	1.84 <sup>1,5</sup>	0.45-4.7 <sup>7,10</sup>	1.2 - 1.16 R
<i>Thalassiosira</i> spp.	Cilindro	113 - 352	1.09 - 0.44 <sup>1,3</sup>	4.30 <sup>10</sup>	1.07 - 1.30 R
<i>Surirella</i> sp.	Prisma sobre base elíptica	138 - 145	0.03	2.92 <sup>10</sup>	-1.71 S
<i>Dynophysis</i> spp.	Elipsoide	82 - 160	0.05 - 0.01 <sup>2,3</sup>	0.35- 0.41 <sup>11</sup>	- S
<i>Protoperdinium</i> sp.	2 conos	68 - 110	0.35 <sup>9</sup>	0.30-0.50 <sup>9</sup>	0.31 - 0.83 C
<i>Scrippsiella trochoidea</i>	Elipsoide	16 - 36	0.44 <sup>1,3</sup>	0.51-1.10 <sup>12</sup>	- C
<i>Synechococcus</i> sp.	Esfera	1 - 2	1.3 <sup>6</sup> - 2.02*	2.89 <sup>4</sup>	1.29 - 1.32 R

DLM, diámetro lineal máximo. \* Este estudio; <sup>1</sup>Sun y Liu, 2003; Vadrucci *et al.*, 2007; <sup>2</sup>Alves de Souza *et al.*, 2008; <sup>3</sup>Finkel *et al.*, 2010; <sup>4</sup>Irwin *et al.*, 2006; <sup>5</sup>Tambi *et al.*, 2009; <sup>6</sup>Verity y Robertson, 1992; <sup>7</sup>Hlaili *et al.* 2006; <sup>8</sup>Snoeijs *et al.*, 2002; <sup>9</sup>Jeong y Latz, 1994; <sup>10</sup>Furnas; 1990; <sup>11</sup>Graneli *et al.*, 1997; <sup>12</sup>Costas, 1990.

Dichas especies se caracterizan por tener un tamaño grande y una baja relación superficie volumen (S/V), además de tasas de crecimiento lentas (Tabla 4.1). Estos organismos dominan bajo condiciones de disminución de recursos (nutrientes) y pueden utilizar estrategias como la mixotrofia y la migración vertical para obtener nutrientes o como en el caso de las diatomeas más grandes, almacenar recursos en sus grandes vacuolas (Raven, 1987). Al respecto, Collos (1986) predice que cuando la disponibilidad de nutrientes sea a una baja frecuencia la estrategia de almacenamiento de estas especies ofrecera una ventaja adaptativa.

Las especies C-estrategas (*invasoras, oportunistas*) son aquellas que poseen una relación S/V alta en virtud de su pequeño tamaño (Fig. 4.1). En esta categoría se ubican las especies registradas al inicio de los experimentos (tratamientos Control y +P) que dominaron la comunidad, incluyendo a los dinoflagelados relativamente pequeños de los géneros *Prorocentrum*, *Dinophysis* y *Scrippsiella*.



**Fig. 4.1.** Representación esquemática de los grupos funcionales que responden a la adición de nutrientes incorporándolos en el modelo de Reynolds en la laguna La Mancha durante la época de secas 2006 y 2007. El tamaño de las burbujas corresponde con la abundancia final en cada tratamiento.

Tales especies son muy sensibles al pastoreo, razón por la que probablemente no presentaron abundancias muy altas al inicio del experimento (comunidad inicial). Sin embargo, suelen ser dominantes en ambientes estratificados con altas concentraciones de nutrientes y alta irradianza. Estas últimas condiciones fueron muy similares a las condiciones hidrológicas registradas en la laguna La Mancha durante la época de secas, lo que promovió su dominancia durante la época (2006 fotoperiodo de  $\approx 13$  hrs e irradianza  $1623.30 \text{ m mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; 2007 fotoperiodo de  $\approx 12$  hrs e irradianza  $1500.28 \text{ m mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; [CICESE, 2009](#)).

Por último, las diatomeas *Nitzschia closterium* y *Thalassiosira* sp. así como la picocianobacteria *Synechococcus* sp., pueden ser catalogadas como *R-estrategas* (ruderales) debido principalmente a que fueron las especies que fueron estimuladas por la adición de +N y N:P 16 (Fig. 4.1) además de que estas especies han sido registradas en ambientes perturbados (Martínez-López *et al.*, 2007) y además, cumplen con la primer premisa de grupos funcionales sugerida por Padisák *et al.*, (2009). Debido principalmente a que por su forma, generalmente alargada (*Thalassiosira* es cilíndrica y *Nitzschia closterium* posee la forma de prisma sobre la base de un paralelogramo, Sun y Liu, 2003; Vadrucci *et al.*, 2007), tienen una relación superficie volumen alta (*Thalassiosira* y *N. closterium* poseen una relación  $S/V > 1.5 \mu\text{m}^{-1}$ , Tabla 4.1). Este valor en el cociente, les ofrece la ventaja de almacenar recursos (energía luminosa) en condiciones de mezcla y altas concentraciones de nutrientes, como por ejemplo, como la capacidad de *Synechococcus* sp. para almacenar nitrógeno por la presencia de ficoeritrina. Así, el diagrama C-S-R obtenido en este estudio (Fig. 4.1) como resultado de la adición de nutrientes, fue consistente con lo reportado en condiciones naturales para otros ambientes.

Vila y Masó (2005) usando una una aproximación multivariada similar a la utilizada en este estudio (ACP inverso, donde los sitios son las observaciones y las especies las variables), evaluaron la densidad y composición de los grupos funcionales fitoplanctónicos asociados con aguas impactadas por efecto antropogénico (eutroficación) en la costa mediterránea española. Los autores



encontraron una correspondencia entre los cuatro grupos funcionales identificados con las condiciones hidrológicas del sitio de estudio, categorizando a las diatomeas *Thalassiosira* y *Nitzschia closterium* dentro del grupo funcional “diatomeas de verano-otoño”. La presencia de estos taxa estuvo correlacionada principalmente con la temperatura y se caracterizaron por producir florecimiento, similar al desarrollado en la laguna La Mancha, durante la experimentación con microcosmos en la época de secas (abundancia  $> 10^5$  células l<sup>-1</sup>).

Además, Vila y Masó (2005), también identificaron el grupo funcional de “dinoflagelados formadores de florecimientos” (FAN), incluidos los géneros *Prorocentrum* y *Scropsiella*, los cuales proliferaron bajo condiciones de escasa amplitud mareal produciendo una elevada biomasa. Este patrón fue similar a la relación reportada en este estudio para la laguna La Mancha, entre la clorofila a y los nutrientes (nitrógeno), característica de ambientes micromareales (Fig. 2.6) y por el mayor aporte de este grupo (dinoflagelados) a la biomasa total al inicio de los experimentos confirmada por el cociente peridinina:clorofila obtenido por HPLC (Fig. 3.9C).

Alves de Souza *et al.* (2008) también determinaron para la zona costera de Chile la aplicabilidad del modelo de las estrategias C-S-R a la comunidad fitoplanctónica, usando la relación S/V y las dimensiones lineales de los organismos como criterios de caracterización. Utilizando un análisis multivariado (correspondencia múltiple y correspondencia canónica) los autores identificaron tres grupos funcionales de diatomeas, las cuales se agruparon dentro de la categoría R-

estrategas mientras que los dinoflagelados se caracterizaron en distintas categorías. La especie *Ceratium pentagonum* fue identificada como un *R*-estratega asociado principalmente con el nitrato, mientras que *Scropsiella trochoidea* se agrupó como *C*-estratega asociado con la estabilidad de la columna de agua, similar al patrón reportado en este estudio.

Basado en esta información es claro que los grupos funcionales describen con mayor eficiencia la interacción de la comunidad de fitoplancton con las condiciones ambientales en comparación con la sola identificación de los principales grupos taxonómicos. Este enfoque no sólo permite identificar los principales factores que regulan al fitoplancton asociándolos con el patrón temporal o latitudinal (Bonilla *et al.*, 2005; Alves de Souza *et al.*, 2008) o con un factor estresor (Costa *et al.*, 2009; Devercelli, 2010), sino también son una excelente herramienta para evaluar el impacto de la adición de nutrientes bajo un esquema experimental, como fue el caso para el estudio de la Laguna de la Mancha (Capítulo 3). En este estudio, y a partir del análisis MDS, la respuesta de la comunidad de fitoplancton a la adición de nutrientes se caracterizó por una sucesión de organismos *S-C* estrategias (población inicial) seguida por una *R*-estrategas. Más aun, los organismos que reportaron mayor crecimiento en los experimentos a corto plazo fueron las *R*-estrategas.

**REFERENCIAS**

Adolf, J. E., Yeager, C. L. y Miller, W. D. 2006. Environmental forcing of phytoplankton floral composition, biomass, and primary productivity in Chesapeake Bay, USA. *Estuarine Coastal Shelf Science*, 67: 108- 122.

Agawin, N. S. R., Agustí, S. y C. M. Duarte 2002. Abundance of Antarctic picophytoplankton and their response to light and nutrient manipulation. *Aquatic Microbial Ecology*, 29: 161- 172.

Agawin, N. S. R., Duarte, C. M. y S. Agustí. 2000a. Nutrient and temperature control of the contribution of picoplankton to phytoplankton biomass production. *Limnology and Oceanography*, 45: 591- 600.

Agawin, N. S. R., Duarte, C. M. y S. Agustí. 2000b. Response of Mediterranean Synechococcus growth and loss rates to experimental nutrient inputs. *Marine Ecology Progress Series*, 206: 97- 106.

Agawin, N. S. R., Duarte, C. M., Agustí, S. y L. McManus. 2003. Abundance, biomass and growth rates of Synechococcus sp. in a tropical coastal ecosystem (Philippines, South China Sea). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56: 493- 502.

Agawin, N.S.R., Duarte, C. M. y S. Agustí. 1998. Growth and abundance of Synechococcus sp. in a Mediterranean Bay: seasonality and relationship with temperature. *Marine Ecology Progress Series*, 170: 45- 53.

Aké-Castillo, J. A. y Vázquez, G. 2008. Phytoplankton variation and its relation to nutrients and allochthonous organic matter in a coastal lagoon on the Gulf of Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 78, 705-714.

Alongi, D. M. 1998. *Coastal Ecosystems Processes*. CRC Press, USA, 419 pp.

Alves de Souza, C., González, M. T. y J. L. Iriarte. 2008. Functional groups in marine phytoplankton assemblages dominated by diatoms in fjords of southern Chile. *Journal of Plankton Research*, 30: 1233 - 1243.

Anónimo. 1959. Symposium on the classification of brackish waters. Venice 8-14 April 1958. *Archivio di Oceanografia e Limnologia*, Volume 11. Suplemento (Simposio sulla Classificazione della Acque Salmastre. Venecia 8-14 Aprile, 1958).

Atkinson, M. y S. Smith. 1983. C:N:P ratios of Benthic marine plants. *Limnology and Oceanography*, 28: 568- 574.

Barlow, R. G., Mantoura, R. F. C., Cummings, D. G., Pound, D. W. y R. P. Harris. 1998. Evolution of phytoplankton pigments in mesocosms experiments. *Estuarine coastal and Shelf Science*, 46: 15- 22.

Barlow, R., Stuart, V., Lutz, V. Sessions, H., Sathyendranath, S., Platt, T., Kyewalanga, M., Clementson, L., Fukusawa, M., Watanaba S. y E. Devred. 2007. Seasonal pigment patterns of surface phytoplankton in the southern hemisphere. *Deep Sea Research I*, 54:1687- 1703.

Barreiro-Güemes, M. T., y A. Aguirre-León. 1999. Distribución espacio-temporal de la biomasa fitoplanctónica en el sistema Pom-Atasta, Campeche, México. *Revista de Biología Tropical*, 47:27-35.

Barreiro-Güemes., M. T. y J. Balderas-Cortes. 1991. Evaluación de algunas comunidades de productores primarios de la laguna de La Mancha, Veracruz. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología UNAM*, 18: 229- 245.

Barreiro-Güemes., M. T. y M. T. Martínez A., 1990. *Evaluación de algunas comunidades de productores primarios de la laguna de la Mancha, Veracruz*. Resumen VIII Congreso Nacional de Oceanografía. 13 p.

Beardall, J. y M. Giordano. 2002. Ecological implications of microalgal and cyanobacterial CO<sub>2</sub> concentrating mechanisms, and their regulation. *Functional Plant Biology*, 29: 335- 347.

Beardall, J., E. Young y S. Roberts. 2001. Approaches for determining phytoplankton nutrient limitation. *Aquatic Sciences*, 63: 44- 69.

Bec, B., Hussein-Ratrema, J., Collos, Y., Souchu, P. y A. Vaquer. 2005. Phytoplankton seasonal dynamics in a Mediterranean coastal lagoon: emphasis on the picoeukaryote community. *Journal of Plankton Research*, 27: 881- 894.

Becton Dickinson-México. 2000. *Introducción a la citometría de flujo. Citometría de Flujo: Manual Curso teórico-práctico básico*. BD Biociencias, México D.F., 26 p.

Beisner, B. E. 2001. Plankton community structure in fluctuating environments and the role of productivity. *Oikos*, 95: 496- 510.

Berg, G. M., Gilbert, P. M. y C. Chen. 1999. Dimension effects on enclosures on ecological processes in pelagic systems. *Limnology and Oceanography*, 44: 1331-1340.

Bernard, L., Schäfer, H., Joux, F., Courties, C., Muyzer, G. y P. Lebaron. 2000. Genetic diversity of total, active and culturable marine bacteria in coastal seawater. *Aquatic Microbial Ecology*, 23: 1- 11.

Blomqvist, P., Pettersson, A. y P. Hyenstrand, 1994. Ammonium-nitrogen: A key regulatory factor causing dominance of non- nitrogen-fixing cyanobacteria in aquatic systems. *Archiv für Hydrobiologie*, 132: 141- 164.



Bonilla, S., Conde, D., Aubriot, L. y M. Pérez .2005. Influence of hydrology on phytoplankton species composition and life strategies in a subtropical coastal lagoon periodically connected with the Atlantic Ocean. *Estuaries and Coast*, 28: 884- 895

Botello, A. V., Calva, L. G. B., y G. V. Ponce. 2001. Polycyclic aromatic hydrocarbons in sediments from coastal lagoons of Veracruz State, Gulf of México. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 67: 889- 897.

Bourelly, P. 1966. *Les algues d'eau douce. Initiation á la systématique. Tome I: Les algues vertes*. Éditions N-Boubée y Cie. 3 Place Saint-André-des Arts. Paris, Vle.

Bourelly, P. 1968. *Les algues d'eau douce. Initiation á la systématique. Tome II: Les algues juanes et brunes. Chrysophycées, Phéophycées, Xantophycées et Diatomées*. Éditions N-Boubée y Cie. 3 Place Saint-André-des Arts. Paris, Vle.

Bourelly, P. 1970. *Les algues d'eau douce. Initiation á la systématique. Tome III: Les algues bleues et rouges. Les Eugléniens, Peridiniens et Cryptomonadines*. Éditions N-Boubée y Cie. 3 Place Saint-André-des Arts. Paris, Vle.

Boyer, J. N. 2006. Shifting N and P limitation along a north-south gradient of mangrove estuaries in South Florida. *Hydrobiologia*, 569, 167–177.

Boyer, J. N., Fourqurean, J. W. y Jones, R. D. 1997. Spatial trends in water chemistry of Florida Bay and White water Bay: Zones of similar influence. *Estuaries*, 20, 743–758.

Boynton, W., Kemp, W. y C. Keefe. 1982. A comparative analysis of nutrients and other factors influencing estuarine phytoplankton production. In: Kennedy, V. (ed), *Estuarine comparisons*. Academic. 69-90 pp.

Breitburg, D. L. J. G. Sanders y C. C. Gilmour. 1999. Variability responses to nutrients and trace element, and transmission of stressor effects through an estuarine food web. *Limnology and Oceanography*, 44: 837- 863.

Brower, J. E. y Zar, J. H. 1981. *Field and Laboratory Methods for General Ecology*. W.M.C. Brown Co. Publisher, 194 pp.

Brzezinski, M. A. 1985. The Si:C:N ratio of the marine diatoms: interspecific variability and the effect of some environmental variables. *Journal of Phycology*, 21: 347- 357.

Burkill, P. H. y C. P. Galliene. 2001. Optical Particle Characterization. *Encyclopedia of Aquatic Sciences*. Academic Press. 2040-2048.

Buskey, E. J., DeYoe, H., Jochem, F. J. y T. A. Villareal. 2003. Effects of mesozooplankton removal and ammonium addition on planktonic trophic structure

during a bloom of the Texas 'brown tide': a mesocosm study. *Journal of Plankton Research*, 25: 215- 228.

Cardoso, C. M. D. 1979. El clima de Chiapas y Tabasco. Instituto de Geografía, UNAM, México, 99 pp.

Caroppo, C. 2000. The contribution of picophytoplankton to community structure in a Mediterranean brackish environment. *Journal of Plankton Research*, 22: 381- 397.

Caroppo, C., Turicchia, S. y M. C. 2006. Margheri. Phytoplankton assemblages in coastal waters of the northern Ionian Sea (eastern Mediterranean), with special reference to cyanobacteria. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 86: 927- 937

Carpenter, S. R. 1996. Microcosm experiments have limited relevance for community and ecosystem ecology. *Ecology* 77: 677 - 680.

Carter, C. M. Ross, A. H. Schiel, D. R. Howard-Williams, C. y B. Hayden. 2005. In situ microcosms on the influence of nitrate and Light on phytoplankton community composition. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 326: 1- 13.

Castañeda. L. O. y F. E. Contreras. 2001. *Serie bibliográfica comentada sobre ecosistemas costeros mexicanos*. UAMI- CEDELM. CD- ROM. México.

Castañeda-Chávez, M. R., Pardo-Sedas, V., Orrantia-Borunda, E., y F. Lango-Reynoso. 2005. Influence of water temperature and salinity on seasonal occurrences of *Vibrio cholerae* and enteric bacteria in oyster-producing areas of Veracruz, Mexico. *Marine Pollution Bulletin*, 50: 1641- 1648.

Chagas, G. G. y Suzuki, M. S. 2005. Seasonal hydrochemical variation in a tropical coastal lagoon (Acú Lagoon, Brazil). *Brazilian Journal of Biology.*, 65, 597–607.

Chan, T. U. y Hamilton, D. P. 2001. Effect of freshwater flow on the succession and biomass of phytoplankton in a seasonal estuary. *Marine and Freshwater Research*, 52: 869–884.

Chan, T. U., Hamilton, D. P., Robson, B. J., Hodges, B. R. y C. Dallimore. 2002. Impacts of hydrological changes on phytoplankton succession in the Swan River, Western Australia. *Estuaries*, 25: 1406- 1415.

CICESE. 2009. *Programa MAR V0.9 para Windows*.

Cloern, J. E. 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. *Marine Ecology Progress Series*, 210:223- 253.



Cloern, J. E., Alpine, A. E., Cole, B. E. Wong, R. L. J. Arthur, J. F. y M. D. Ball. 1983 River discharge controls phytoplankton dynamics in the northern San Francisco Bay Estuary. *Estuarine Coastal Shelf Science*, 16: 415–429.

CNA. 2010. Estación climatológica 30353 La Mancha, Actopan. En: *Listado de estaciones climatológicas contenido en el Extractor Rápido de Información Climatológica III (ERICIII)*, procesado por el CSVA.

Collos, Y. 1986. Time-lag algal growth dynamics: biological constraints on primary production in aquatic environments. *Marine Ecology Progress Series*. 33:193-206.

Contreras, E. F. y B .G Warner. 2004. Ecosystem characteristics and Management considerations for coastal wtlands in Mexico. *Hydrobiologia*, 511: 267-284.

Contreras, E. F., Rivera-Guzmán, N. E. y R. Segura-Aguilar. 2005. Nutrientes y productividad primaria fitoplanctónica en una laguna costera tropical intermitente del Golfo de México. *Hidrobiológica*, 15 (3): 299- 310.

Cooper, J. A. G. 2001. Geomorphological variability among microtidal estuaries from the wave-dominated South African coast. *Geomorphology*, 40: 99- 122.

Costa, L. S., Huzar, V. L. M. y A. R. Ovalle. 2009. Phytoplankton functional groups in a tropical estuary: hydrological control and nutrient limitation. *Estuaries and Coasts*, 32: 508 - 521.

Costas, E. 1990. Genetic variability in growth rates of marine dinoflagellates. *Genetica*, 83: 99-102.

Crosbie, N D. y M. J. Furnas, 2001. Abundance, distribution and flow cytometric characterization of picophytoprookaryote population in central (17°S) and southern (20°S) shelf waters of Great Barrier Ref. *Journal of Plankton Research*, 23: 809- 828.

Cullen y MacIntyre. 1998. Behavior, physiology and the niche of depth-regulating phytoplankton. In: Anderson, D.M., Cembella, A.D. y G. M. Hallegraeff (eds). *Physiological Ecology of Harmful Algal Blooms*. NATO ASI Series, Vol. G 41.

Daehler, C. C. y D. R. Strong, 1996. Can you bottle nature? The roles of microcosms in ecological research. *Ecology*, 77: 663 - 664.

de Castro, M., Gómez-Gesteira, M. y Prego, R. 2000. Wind and tidal influence on water circulation in a Galician Ria (NW Spain). *Estuarine Coastal Shelf Science*, 51: 161–176.

de Jonge, VV. N. y M. Elliot. 2001. Eutrophication. *Encyclopedia of Aquatic Sciences*. Springer. 852-870 pp.

de la Briose, D. y B. Palenik. 2007. Immersed in situ microcosms: A tool for the assessment of pollution impact on phytoplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 341: 274 - 281.

de la Lanza, E. G. y H. M. Lozano. 1999. Comparacion fisicoquímica de las lagunas de Alvarado y Términos. *Hidrobiológica*, 9: 15- 30.

de la Lanza, E. G., Sánchez-Santillán, N., y A. H. Esquivel. 1998. Análisis temporal y espacial fisicoquímico d una laguna costera tropical a través del análisis multivariado. *Hidrobiológica*, 8: 89- 96.

Dervercelli, M. 2010. Changes in phytoplankton morpho-functional groups induced by extreme hydroclimatic events in the middle Paraná River (Argentina). *Hydrobiologia*, 639: 5 -19.

Descy, J-P., Higgins, H. W., Mackey., D. J., Hurley, J. P. y T. M. Frost. 2000. Pigment ratios and phytoplankton assessment in northern Wisconsin lakes. *Journal of Phycology*, 36: 274- 286.

DeYoe, R. H, Buskey, E. J. y F. J. Jochem. 2007. Physiological responses of *Aureumbra lagunensis* and *Synechococcus* sp. to nitrogen addition in a mesocosms experiment. *Harmful Algae*, 6: 48- 55.

Domingues, R. B., Anselmo, T. P., Sommer, U. y H. M. Galvao. 2011. Nutrient limitation of phytoplankton growth in the freshwater tidal zone of a turbid, Mediterranean estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 91: 282- 297.

Domingues, R. B., Barbosa, A., y H. Galvão. 2005. Nutrients, light and phytoplankton succession in a temperate estuary (the Guadiana, south-western Iberia). *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 64: 249-260.

Duarte, C. M. 2004. The effect of nutrients additions on the partitioning of nutrients in an experimental Coastal Mediterranean system. *Biogeochemistry*, 68: 153- 167.

Duarte, C. M., Agustí, S. y M. P. Satta. 1998. Partitioning particulate light absorption: A budget for a Mediterranean bay. *Limnology and Oceanography*, 43: 236- 244.

Duarte, C. M., Agustí, S. y N. S. R. Agawin. 2000a. Response of a Mediterranean Phytoplankton to increased nutrient inputs: a mesocosms experiment. *Marine Ecology Progress Series*, 198: 61- 70.

Duarte, C. M., Agustí, S., Gasol, J., Vaque, D. y E. Vázquez-Domínguez. 2000b. Effect of nutrient supply on the biomass structure of planktonic communities: an experimental test on a Mediterranean Coastal community. *Marine Ecology Progress Series*, 206: 87- 95.





Edge, J. K. y D. L. Asknes. 1992. Silicate as regulating nutrient in phytoplankton competition. *Marine Ecology Progress Series*, 83: 281- 289.

Escarvage, V., Peperzak L., y Prins T. C. 1995. The development of a Phaeocystis bloom in a mesocosm experiment in relation to nutrients, irradiance and coexisting algae. *Ophelia*, 42: 55- 74.

Escarvage, V., T. Prins, C., Nijdam, C., Smaal, A. C. y J. C. H. Peeters, 1999. Response of phytoplankton to nitrogen input reduction in mesocosm experiments. *Marine Ecology Progress Series*, 179: 187- 199.

Estrada M, Alcaraz M, Marrasé C. 1987. Effects of turbulence on the composition of phytoplankton assemblages in marine microcosms. *Marine Ecology Progress Series*, 38:267- 281.

Estrada, M., Berdalet, E., Vila, M. y C. Marrasé. 2003. Effects of pulsed nutrient enrichment on enclosed phytoplankton: ecophysiological and sucesional responses. *Aquatic Microbial Ecology*, 32: 61-71.

Eyre, B. D. 1998. Transport, retention and transformation of material in Australian estuaries. *Estuaries*, 21: 540-551.

Eyre, R. y P. Balls. 1999. A comparative study of nutrient behavior along the salinity gradient of tropical and temperate estuaries. *Estuaries*, 22: 313- 326.

Falcao, M. y C. Vale. 1990. Formosa ecosystem: benthic nutrient remineralization and tidal variability of nutrients in the water. *Hydrobiologia*, 207: 137-146.

Felip, N. y J. Catalan. 2000. The relationship between phytoplankton biovolume and chlorophyll in a deep oligotrophic lake: decoupling in their spatial and temporal maxima. *Journal of Plankton Research*, 22: 91- 105.

Figueiredo da Silva, J., Duck, R. W., Hopkins, T. S. y M. Rodrigues. 2002. Evaluation of the nutrient inputs to a coastal lagoon: the case of the Ria de Aveiro, Portugal. *Hydrobiologia*, 475/476: 379- 385.

Finkel., Z. V., Beardall, J., Flynn, K. J. Qiugg, A., Rees, T. A. y J. A. Raven. 2010. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, 32: 119 - 137.

Finkel., Z. V., Beardall, J., Flynn, K. J. Qiugg, A., Rees, T. A. y J. A. Raven. 2010. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research*, 32: 119- 137.

Fisher T. R., A. B. Gustafson, K. Sellner, R. Laucouture, L. W. Hass, R. L. Wetzel, R. Magnien, D. Everitt, B. Michaelis y R. Karrh. 1999. Spatial and temporal variation of resource limitation in Chesapeake Bay. *Marine Biology*, 133: 763- 778.

Fisher T. R., Melack J. M., Grobbelaar J. U., y Howarth R. W. 1995. Nutrient limitation of phytoplankton and eutrophication of inland, estuarine, and marine waters. In: Tiessen H (ed) *Phosphorus in the global cycle*. John Wiley y Sons, New York, 301–322 pp.

Fisher T. R., Peele E. R., Ammerman. J. W. y Harding L. W. 1992. Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 82:51- 63

Flores-Verdugo, F., Briceño R. D., Gonzáles, F., y O. M. Calvario. 1995. Balance de carbono en un ecosistema estuarino de boca efímera de la costa noroccidental de México (estero el Verde, Sinaloa). En: Gonzáles-Farías y J. de la Rosa. (eds) *Temas de Oceanografía biológica en México*. Vol. II. UABC, Ensenada, B. C. México. 137-158 p.

Flores-Verdugo, F., Moreno-Casasola, P., Agraz-Hernández, C. M., López-Rosas, H., Benítez-Pardo, D. y A. C. Travieso-Bello. 2007. La topografía y el hidroperiodo: dos factores que condicionan la restauración de los humedales costeros. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 80: 33- 47.

Fogg, G. E. 1991. The phytoplanktonic ways of life. *New Phytologist*, 118: 191–232.

Fong, P., J. B. Zedler, y R. M. Donohoe. 1993. Nitrogen vs phosphorus limitation of algal biomass in shallow Coastal lagoons. *Limnology and Oceanography*, 38: 906- 923.

Fouilland, E., Descolas-Gros, C., Collos, Y., Vaquer, A., Souchu, P., Gasc, A., Bibent, B. y V. Pons. 2002. Influence of nitrogen enrichment on size-fractionated in vitro carboxylase activities of phytoplankton from Thau Lagoon (Coastal Mediterranean Lagoon, France). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 275: 147- 171.

Foullaron, P. Claquin, S. L', Helguen, P., Huonnic, V., Martin-Jézéquel, A., Masson, S. N., Longphuir, P., Pondaven, G., Thouzeau y A. Leynaert. 2007. Response of a phytoplankton community to increased nutrient inputs: A mesocosms experiment in the Bay of Brest (France). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 351: 188- 198.

Frangópulos, M., Guisande, C., Deblas, C., e I. Maneiro. 2004. Toxin production and competitive abilities under phosphorus limitation of Alexandrium species. *Harmful Algae*, 3: 131- 139.



Fuentes-Yaco, C., Salas de León, D. A., Monreal-Gómez, M. A y F. Vera-Herrera. 2001. Environmental forcing in a tropical estuarine ecosystem: the Palisade River in the southern Gulf of Mexico. *Marine and Freshwater Research*, 52: 735- 744.

Furnas, M. J. 1990. In situ growth rates of marine phytoplankton: approaches to measurement, community and species growth rates. *Journal of Plankton Research*, 12: 1117- 1151.

Gaarder, T. y Gran, H. H. 1927. Investigations of the production of plankton in the Oslo Fjord. *Rapp. P. V. Reun. Cons. Per. Int. Explor. Mer.*, 42, 1–48.

Gallardo, R. J. J., Cerón, G. M. C., Garcia, C. F., Mirón, S. A. Belarbi, E. H. y E. M. Grima. 2008. New culture approaches for yessotoxin production from the Dinoflagellate *Protoceratium reticulatum*. *Biotechnology Progress*, 23: 339- 350.

Gameiro, C. y V. Brotas. 2010. Patterns of phytoplankton variability in the Tagus Estuary (Portugal). *Estuaries and Coast*, 33: 311- 323.

Gameiro, C., Catalane, P., Caritas. M. T. y V. Brotas. 2004. Variability in chlorophyll and phytoplankton composition in an estuarine system. *Hydrobiologia*, 525: 113- 124.

García, E. 2004. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. 5ª Ed. Instituto de Geografía- UNAM. 90 p.

Gilbert, J. 2001. Seasonal plankton dynamics in a Mediterranean hypersaline Coastal lagoon: the Mar Menor. *Journal of Plankton Research*, 23: 207- 217.

Gilbert, P. M. 1998. Interactions of top-down and bottom-up control in planktonic nitrogen cycling. *Hydrobiologia*, 363: 1- 12.

Granata, T. C. 1991. Diel periodicity in growth and sinking rates of the centric diatom *Coscinodiscus concinnus*. *Limnology and Oceanography*, 36, 132–139.

Graneli, E., Anderson, D. M., Carlsson, P. y S. Y. Maestrini. 1997. Light and dark carbon uptake by Dinophysis species in comparison to other photosynthetic and heterotrophic dinoflagellates. *Aquatic Microbial Ecology*, 13: 177 - 186.

Guerrero-Ruiz, M. 2000a. Estructura trófica de la ictiofauna de la laguna de La Mancha. In García-Franco J., *Curso de Ecología de Campo. Posgrado en Ecología y Manejo de Recursos Naturales*. 160 p.

Guillard, 1973. Division rates, In: *Handbook of phycological methods Vol, I*, pp 289-312. Ed. by J. Stein. New York: Cambridge Univ, Press.

Guisande, C., Frangópulos, M., Maneiro, I., Vergara A. R. e I. Riveiro. 2002. Ecological advantages of toxin production by the dinoflagellate *Alexandrium minutum* under phosphorus limitation. *Marine Ecology Progress Series*, 225: 169- 176.

Hasle, G. R. 1978. Using the inverted microscope. En: Sournia, A. (ed) *Phytoplankton Manual*. 191-196 p.

Havskum, H., Schlüter, L., Scharek, R. Berdalet. E. y S. Jacquet. 2004. Routine quantification of phytoplankton groups-microscopy or pigments analyses?. *Marine Ecology Progress Series*, 273: 31- 42.

Hearn, C. J. y B.J. Robson. 2002. On the effects of wind and tides on the hydrodynamics of a shallow Mediterranean estuary. *Continental Shelf Research*, 22: 2655- 2672.

Hecky, R. E. y P. Kilham. 1988. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: a review of recent evidence on the effect of enrichment. *Limnology and Oceanography*, 33: 796 - 822.

Hecky, R. E. y P. Kilham. 1988. Nutrient limitation of Phytoplankton in freshwater and marine environments: a review of recent evidence on the effect of enrichment. *Limnology and Oceanography*, 33: 796- 822.

Henriksen, P. B. Riemann, H. Kass, H., Sorensen, M. y H. L. Sorensen. 2002. Effects of nutrient limitation and irradiance on marine Phytoplankton pigments. *Journal of Plankton Research*, 24: 835- 858.

Hernández -Becerril, D. U. y Bravo-Sierra, E. 2001. Planktonic silicoflagellates (Dictyochophyceae) from the Mexican Pacific. *Botanica Marina*, 44, 417–423.

Hernández-Becerril, D. U. 2000. Morfología y Taxonomía de algunas de las especies de diatomeas del género *Coscinodiscus* de las costas del Pacífico mexicano. *Revista de Biología Tropical*, 48, 7–18.

Hernández-Trejo H., Priego-Santander A. G., López-Portillo J., y E. Isunza-Vera. 2006. Los paisajes físico-geográficos de los manglares de la laguna de La Mancha, Veracruz, México. *Interciencia*, 31:211–219.

Herrera-Silveira, J. A. Medina-Gómez, I. y R. Coli. 2002. Trophic status based on nutrient concentration scales and primary producers community of tropical coastal lagoons influenced by groundwater discharges. *Hydrobiologia*, 475/476: 91–98.

Herrera-Silveira, J. A. y Morales-Ojeda, S. M. 2009. Evaluation of the health status of a coastal ecosystem in southeast Mexico: assessment of water quality, phytoplankton and submerged aquatic vegetation. *Marine Pollution Bulletin*, 59, 72–86.

Hitchcock. J. N., Mitrovic, S. M., Kobayashi, T. y D. P. Westhorpe. 2010. Responses of estuarine bacterioplankton, phytoplankton and zooplankton to dissolved organic carbon (DOC) and inorganic nutrient additions. *Estuaries and Coasts*, 33: 78-91.



Hlaili, A. S., Chikhaoui, M.-A. y H. H. Mabrouk. 2006. Effects of N and P supply on phytoplankton in Bizerte Lagoon (western Mediterranean). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 333: 79- 96.

Hofstraat, J. W., van Zeijl, W. J. M., de Vreeze, M. E. J., Peeters, J. C. H., Peperzak, L., Colijn, F., y T. W. M. Redemaker. 1994. Phytoplankton monitoring by flow cytometry. *Journal of Plankton Research*, 16: 1197- 1224.

Howarth, R W. 1988. Nutrient limitation of the net primary production in marine ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19:89- 110.

Huisman, J. y Sommeijer, B. 2002. Maximal sustainable sinking velocity of phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*, 244: 39–48.

INEGI. 2005. Censo de población 2005. [www.inegi.org.mx](http://www.inegi.org.mx)

INEGI. 2007. Censo Agrícola, Ganadero y Forestal 2007. [www.inegi.org.mx](http://www.inegi.org.mx)

INE-SEMARNAP. 1999. *Programa de manejo de la Reserva de la Biosfera La Encrucijada*. Instituto Nacional de Ecología, Secretaría el Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca, México.

Irwin, A. J., Finkel, Z. V., Schofield, O. M. E. y P. G. Falkowski. 2006. Scaling-up from nutrient physiology to the size-structure of phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 28: 459 - 471.

Jacquet, S., Lennon, J. F., y D. Vaultot. 1998. Application of a compact automatic sea water sampler to high frequency picoplankton studies. *Aquatic Microbial Ecology*, 14:309- 14.

Jeffrey, S. W. y M. Vesk. 1997. Introduction to marine phytoplankton and their pigment signatures. 37- 84 pp. En: Jeffrey, S. W., R. F. C. Mantoura y S. W. Wright (Eds.). *Phytoplankton pigments in Oceanography*. SCOR-UNESCO. Francia, p. 661.

Jeong, H. J. y M. I. Latz. 1995. Growth and grazing rates of the heterotrophic dinoflagellates *Protoperdinium* spp. on red tide dinoflagellates. *Marine Ecology Progress Series*, 106: 173 - 185.

Ketchum, B. H. 1954. Relation between circulation and planktonic populations in estuaries. *Ecology*, 35, 191–200.

Kjerfve, B. (ed.), 1994. *Coastal Lagoon Processes*. Elsevier Sc., Oceanography Series, 60: 577 pp.

Kjerfve, B., y K. E. Magill. 1989. Geographic and hydrodynamic characteristics of shallow coastal lagoons. *Marine Geology*, 88: 187-199.

Klug, J. L. J. M. Fisher, A. R. Ives y B. Dennis. 2000. Compensatory dynamics in planktonic community responses to pH perturbations. *Ecology*, 81: 387- 398.

Klump, J. V. y C. S. Martens. 1981. Biogeochemical cycling in an inorganic-rich coastline marine basin 2. Nutrient sediment-water exchange processes. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 45: 101- 121.

Knoopers, B., Kjerfve, B., y J-P. Carmouze. 1991. Trophic state and water turn-over in six choked coastal lagoons in Brazil. *Biogeochemistry*, 14: 149- 166.

Kocum, E., G. J. C. Under wood, y B. D. Nedwell. 2002. Simultaneous measurement of phytoplanktonic primary production, nutrient and light availability along a turbid, eutrophic UK east Coasts estuary (the Colne Estuary). *Marine Ecology Progress Series*, 163: 89- 98.

Kozlowsky-Suzuki, B. y R. L., Bozelli. 2002. Experimental evidence of the effect of nutrient enrichment on the zooplankton in a brazilian coastal lagoon. *Brazilian Journal of Biology*, 62: 835-846.

Lagus, A. Suomela, J. Weithoff, G. Heikkila, K. Helminen y J. Sipura. 2004. Species-specific differences in phytoplankton responses to N and P enrichments and the N:P ratio in the Archipelago Sea, Northern Baltic Sea. *Journal of Plankton Research*, 26: 779- 798.

Lankford, R. R. 1977. Coastal lagoon of Mexico. Their origins and classification. En: Wiley, M. (Ed). *Estuarine proceses*. Academic Press Inc. 182-215 pp.

Lara-Domínguez, A. L., Day J. W., Yáñez-Arancibia, A. y E. Sainz-Hernández. 2006. A dynamic characterization of water flux through a tropical ephemeral inlet, La Mancha lagoon, Gulf of Mexico. En: Sing, V.P y Y. J. Xu (eds): *Coastal hydrology and processes: proceedings of the AIH 25th Anniversary Meeting and International Conference "Challenges in Coastal Hydrology and water quality"*. Section 7: Coastal Processes and analysis, 34: 413-422

Lara-Domínguez, A. L., Yáñez-Arancibia, A., Day, J. W., y E. Reyes. 2005 *Environmental characterization of La Mancha Lagoon, Gulf of Mexico: An assessment to establish its conservation state and recover its functional dynamics*. 18th International Conference of the Estuarine Research Federation, Abstract Book, 104 p.

Lara-Villa, M. A., Moreno-Ruiz, J. L. y E. J. Amaro-Mauricio. 1996. *Fitoplancton. Conceptos básicos y técnicas de laboratorio*. UAM-I. 227 p.

Lassen, M. F., Bramm, M. E. y Richardson, K. 2004. Phytoplankton community composition and size distribution in the Langat River estuary, Malaysia. *Estuaries*, 27, 716–727.



Latasa, M. y R. R. Bidigare. 1998. A comparison of phytoplankton populations of the Arabian Sea during the Spring Intermonsoon and Southwest Monsoon of 1995 as described by HPLC-analyzed pigments. *Deep-Sea Research II*, 45: 2133- 2170.

Latasa, M., Scharek, R., Vidal, M., Vila-Reixach, G., Gutiérrez-Rodríguez, A., Emalianov, M. y J. M. Gasol. 2010. Preferences of phytoplankton groups for waters of different trophic status in the northwestern Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 407: 27 - 42.

Lauria, M. L., Purdie, D. A. y Sharples, J. 1999. Contrasting phytoplankton distribution controlled by tidal turbulence in an estuary. *Journal of Marine Systems*, 21, 189–197.

Legaria M., L. 2003. *Dinámica del fitoplancton y su relación con variables físico-químicas en la laguna costera La Mancha, Ver., Méx.* Tesis de licenciatura. Universidad Veracruzana, Facultad de Biología, Xalapa, Veracruz. 132 p.

Legendre, L., Rassoulzadegan, F. y J. Michaud 1999. Identifying dominant process (physical versus biological) in pelagic marine ecosystems from field estimates of chlorophyll-a and phytoplankton production. *Journal of Plankton Research*, 21: 1643- 1658.

Licea, S., Moreno, J. L. y Santoyo, H. 1995. *Dinoflageladas del Golfo de California. México.* Universidad Autónoma de Baja California Sur, México, 165 pp.

Lima-Mena, M. A. 1992. *Desarrollo turístico de la laguna “La Mancha”, Municipio de Actopan Veracruz y línea de conducción de agua potable (Dimensionamiento Hidráulico).* Informe Servicio Social. UAM-I. 41 p.

Lloret, J., Marín A. y L. Marín –Guirao. 2008. Is coastal lagoon eutrophication likely to be aggravated by global climate change?. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 78: 403- 412.

Lopes, C. B., Lillebø, A. I. y Dias, J. M. 2007. Nutrient dynamics and seasonal succession of phytoplankton assemblages in a southern European estuary: Ria de Aveiro, Portugal. *Estuarine Coastal Shelf Science*, 67, 480–490.

Loureiro, S., Newton, A. y J. Icely. 2005. Effects of nutrient enrichment on primary production in the Ria Formosa Coastal lagoon (Southern Portugal). *Hydrobiologia*, 550: 29- 45.

Loverde-Oliveira, S. M. y V. L. M. Huszar, 2007. Phytoplankton ecological responses to the flood pulse in a Pantanal lake, Central Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 19:117-130.

Lubián, L. M. 2005. *Citometría de Flujo: Una herramienta con amplias posibilidades de aplicación en la investigación de microorganismos acuáticos.* Memorias Congreso de Ficología, La Habana, Cuba. CD-ROM.

Lucas, C. H., Banham, C. y Holligan, P. M. 2001 Benthic-pelagic exchange of microalgae at a tidal flat. 2. Taxonomic analysis. *Maine Ecoogy Progress Series*, 212, 39–52.

Maclsaac, J. J. y Dugdale, R. C. 1972. Interactions of light and inorganic nitrogen in controlling nitrogen uptake in the sea. *Deep Sea Res.*, 19, 209–232.

Mallin, M. A. y Pearl, H. W. 1992. Effects of variable irradiance on phytoplankton productivity in shallow estuaries. *Limnology and Oceanography*, 37, 54–62.

Margalef, R., Estrada, M. y D. Blasco. 1979. Functional morphology of organisms involved in red tides, as adapted to decaying turbulence. In Taylor, D. and Seliger, H. (eds), *Toxic Dinoflagellate Blooms*. Elsevier, New York. 89 - 94 pp.

Margalef, R., Estrada, M. y D. Blasco. 1979. Functional morphology of organisms involved in red tides, as adapted to decaying turbulence. In Taylor, D. and Seliger, H. (eds), *Toxic Dinoflagellate Blooms*. Elsevier, New York. 89- 94 pp.

Marie, D., N. Simon y D. Vaultot. 2005. Phytoplankton Cell Counting by Flow Cytometry. In: Andersen, R. A. (ed). *Algal culturing techniques*. Elsevier Academic Press. Chapter 17: 253- 268.

Martínez-López, A. Escobedo-Urías, D., Reyes, S. A. y R. M. T. Hernández. 2007. Phytoplankton response to nutrient runoff in a large lagoon system in the Gulf of California. *Hidrobiologica*, 17: 101-112.

Matveev, V. 1991. Self-maintaining plankton: pelagic Cladocera in small microcosms with lake water. *Hydrobiologia*, 225: 301- 307.

Mc Garigal, K., Cushman, S. y S. Stafford. 2000. *Multivariate statistics for wildlife and Ecology Research*. Springer-Verlag New York, Inc. 283 pp.

Medina-Gómez, I., y J. A. Herrera-Silveira. 2003. Spatial characterization of water quality in a Karstic coastal lagoon without anthropogenic disturbance: a multivariate approach. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 58: 455- 465.

Mee, D. 1977. Coastal lagoons. En: Riley, J. P. y R. Chester (Eds). *Chemical Oceanography*, 7 Cap. 42: 441- 490 pp.

Melo, S., Bozelli, R. L. y F. A. Esteves. 2007. Temporal and spatial fluctuations of phytoplankton in a tropical coastal lagoon, southeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 67: 475- 783.

Mendoza-Salgado, R. A., Lechuga-Devéze, C. H. y A. Ortega-Rubio. 2005. Identifying rainfall effects in an arid Gulf of California coastal lagoon. *Journal of Environmental Management*, 75: 183- 187.





Micheli, F. 1999. Eutrophication, fisheries, and consumer-resource dynamics in marine pelagic ecosystems. *Science*, 285: 1396- 1399.

Millán-Núñez, E., Sieracki, M. E., Millán-Núñez, R., Lara-Lara, J. R., Gaxiola-Castro, G. y C. C. Trees. 2004. Specific absorption coefficient and phytoplankton biomass in the southern region of the California current. *Deep-Sea Research II*, 51: 817- 826.

Monbet. Y. 1992. Control of phytoplankton biomass in estuaries: A comparative analysis of microtidal and macrotidal estuaries. *Estuaries*, 15: 563- 571.

Montgomery, D. C. 1991. *Diseño y análisis de experimentos*. Limusa-Wiley, México, 686 p.

Moran-Silva, A., Martínez-Franco, L. A., Chávez-López, R., Franco-López, J., Bedia-Sánchez, C. M., Contreras-Espinosa, F., Gutiérrez-Mendieta, F. J. Brown-Peterson, N. J. y M. S. Peterson. 2005. Seasonal and spatial patterns in salinity, nutrients, and chlorophyll a in the Alvarado lagoonal system, Veracruz, Mexico. *Gulf and Caribbean Research*, 17: 133 -143.

Moreira-Turcq, P. F., Cauwet, G. y J. M. Martin. 2001. Contribution of flow cytometry to estimate picoplankton biomass in estuarine systems. *Hydrobiologia*, 462: 157- 168.

Moreira-Turcq, P. F., Martin, J. M. y A. Fleury, 1993. Chemical and Biological characterization of particles by flow cytometry in the Krka estuary, Croatia. *Marine Chemistry*, 43: 115- 126.

Moreno, J. L., Licea, S. y Santoyo, H. 1995. *Diatomeas del Golfo de California. México*. Universidad Autónoma de Baja California Sur, México, 273 pp.

Mousseau, L., Klein, B., Legendre, L., Dauchez, S., Tamigneux, E., Tremblay, J. E., y R. Grant-Ingram. 2001. Assessing the trophic pathways that dominate planktonic food webs: an approach based on ecological ratios. *Journal of Plankton Research*, 23: 765- 777.

Murphy, J y P. Riley. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analítica Chemica Acta*, 27: 31- 36.

Murrell, M. C. y E. M. Lores. 2004. Phytoplankton and zooplankton seasonal dynamics in a subtropical estuary: importance of cyanobacteria. *Journal of Plankton Research*, 26: 371- 382.

Muylaert, K. y Sabbe, K. 1999 Spring phytoplankton assemblages in and around the maximum turbidity zone of estuaries of the Elbe (Germany), the Schelde (Belgium/The Netherlands) and the Gironde (France). *Journal of Marine Systems*, 22, 133–149.

Nixon, W. S. 1995. Coastal marine eutrophication: A definition, social causes, and future concerns. *Ophelia*, 41: 199- 219.

Novo, D. y J. Wood. 2008. Flow cytometry histograms: transformations, resolution, and display. *Cytometry A*, 73: 685 -692.

Olson, R. J., Chisholm, S. W., Zettler, E. R. y E. V. Armbrus. 1988. Analysis of *Synechococcus* pigment types in the sea using single and dual beam flow cytometry. *Deep Sea Research*, 35: 425- 440.

Örnólfssdóttir, E. B., Lumsden, S. E. y J. L. Pinckney. 2004. Phytoplankton community growth-rate response to nutrient pulses in a shallow turbid estuary, Galveston Bay, Texas. *Journal of Plankton Research*, 26: 325- 339.

Ortega, M. M. 1984. *Catálogo de algas continentales recientes de México*. UNAM, México, 566 pp.

Padisák, J., Crossetti, L. O. y L. Naselli-Flores. 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia*, 621: 1 - 19.

Paoli, A., Celussi, M., Valeri, A., Larato, C., Bussani, A., Umani, S. F., Vadrucci, M. R., Mazziotti, C. y del Negro, P. 2007. Picocyanobacteria in Adriatic transitional environments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 75: 13- 20.

Partensky, F., Blanchot, J. y Vaultot, D. 1999. Differential distribution and ecology of *Prochlorococcus* and *Synechococcus* in oceanic waters: a review. *Bulletin de l'Institut Oceanographique (Monaco)*, 19: 457- 475.

Peragallo, M. 1965. *Diatoméés marines de France, districts maritimes voisins*. Atlas. A. Asher & Co, Amsterdam.

Perrow, M. R., Meijer, M-L., Dawidowicz, P. y H. Coops. 1997. Biomanipulation in shallow lakes: state of the art. *Hydrobiologia*, 342-343: 355-365.

Phlips, E. J., Badylak, S., T. C. Lynch. 1999. Blooms of the picoplanktonic cyanobacterium *Synechococcus* in Florida Bay, a Subtropical Inner-Shelf Lagoon. *Limnology and Oceanography*, 44: 1166- 1175.

Pielou, E. C. 1984. *Mathematical Ecology*. John Wiley and Sons, USA.

Pilkaitytė, R. A. Schoor y H. Schubert. 2004. Response of phytoplankton communities to salinity changes a mesocosm approach. *Hydrobiologia*, 513: 27- 38.

Pitt, A. K., Kingsford, M. J., Rissik, D. y K. Koop. 2007. Jellyfish modify the response of planktonic assemblages to nutrient pulses. *Marine Ecology Progress Series*, 351: 1- 13.

Psuty, N. P., Martínez, M. L., López-Portillo, J., Silveira, T. M., García-Francos, J. G. y N. A. Rodríguez. 2009. Interaction of alongshore sediment transport and habitat conditions at Laguna La Mancha, Veracruz, Mexico. *Journal of Coastal Conservation*, 13: 77–87.

Ramos-Miranda, J., L. Quiniou., D. Flores-Hernández., T. Do-Chi., L. Ayala-Pérez y A. Sosa-López. 2005. Spatial and temporal changes in the nekton of the Terminos Lagoon, Campeche, Mexico. *Journal of Fish Biology*, 66: 513- 530.

Raven, J. A. 1987. The role of vacuoles. *New Phytologist*, 106: 357-422

Raven, J. A., Finkel, Z. V. y A. J. Irwin. 2006. Picophytoplankton: bottom-up and top-down controls on ecology and evolution. *Vie Milieu*, 55: 209- 215.

Raven, J., Woolenweber, B. y L. Handley. 1992. A comparison of ammonium and nitrate as nitrogen sources for photolithotrophs. *New Phytologist*, 121: 19-32.

Redield, A. C. 1958. The biological control of chemical factors in the environment. *American Scientist*, 46: 205- 222.

Redield, A. C., Ketchum, B. H. y F. A. Richards. 1963. The influence of the organisms on the composition of sea water. In: *The Sea*, Vol. 2. Hill MM. N.NY, 26-77 pp.

Ren, L., Rabalais, N. N., Turner, R. E., Morrison, W. y W. Mendenhall. 2009. Nutrient Limitation on Phytoplankton Growth in the Upper Barataria Basin, Louisiana: Microcosm Bioassays. *Estuaries and Coasts*, 32- 958- 974.

Reynolds, C. S. 1988. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. In Sandgren, C. D. (ed.). *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press. 388 - 433 pp.

Reynolds, C. S., Huszar, V., y Kruk, C., Naselli-Flores, L y S. Melo. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 24: 417 - 428.

Rivera-Guzmán, N. E. 2004. *Evaluación espacio-temporal de la productividad primaria en la columna de agua en la laguna de La Mancha, Ver. Informe final de servicio social*. UAM-I. 44 p.

Rivera-Guzmán, N. E. 2008. *Variación espacio temporal de los parámetros fisicoquímicos, biológicos y de la distribución de pastos marinos en la laguna La Mancha*. Tesis de Maestría. INECOL, A. C. 91 p.

Roberts, E. C., Davidson, K. y L. C. Gilpin. 2003. Response of temperate microplankton communities to N:Si ratio perturbation. *Journal of Plankton Research*, 25: 1485- 1495.

Rojo, C. y M. Alvarez-Cobelas. 2000. A plea for more ecology in phytoplankton ecology. *Hydrobiologia*, 424: 141-146.

Rosales, N., Loreto, C., Bermudez, J. y E. Morales. 2004. Intermediate renewal rates enhance the productivity of the cyanobacterium *Synechococcus* sp. in semicontinuous cultures. *Cryptogamie Algol*, 25: 207- 216.

Round, F. E., Crawford, R. M. y Mann, D. G. 1990. *The Diatoms. Biology and morphology of the genera*. University Press, Cambridge.

Salasde León D. A, Monreal-Gómez M. A. y G. Colunga-Enríquez. 1992. Hidrografía y circulación geostrofica en el sur de la Bahía de Campeche. *Geofís. Int.* 3: 315-323

Salgado-Ugarte, I. H. 1992. *Introducción al análisis exploratorio de datos biológicos. Fundamentos y aplicaciones*. Marc Ediciones. UNAM. México.

Sánchez-Gil, P., Yáñez-Arancibia, A., Ramírez-Gordillo, J., Day, J. W. y P.H. Templet. 2004. Some socio-economic indicators in the Mexican states of the Gulf of Mexico. *Ocean and Coastal Management*, 47: 581- 596.

Santoyo, R. H. 1994. Fitoplancton y productividad. In de la Lanza-Espino, E. G. y Cáceres, M. C. (eds), *Las lagunas costeras y el litoral Mexicano*. Universidad Autónoma de Baja California, pp. 221-245.

Sarno, D., Zingone, A., Saggiomo, V., y Carrada, G. C. 1993. Phytoplankton biomass and species composition in a Mediterranean Coastal lagoon. *Hydrobiologia*, 271: 27- 40.

Sarthou, G., Timmermans, K. R., Blain, S., y P. Tréguer. 2005. Growth physiology and fate of diatoms in the ocean: a review. *Journal of Sea Research*, 53; 25- 42.

Schapira, M., Buscot, M-J., Pollet, T., Leterme, S. C. y L. Seuront. 2010. Distribution of picophytoplankton communities from brackish to hypersaline waters in a South Australian Coastal lagoon. *Saline Systems*, 6: 2- 16.

Schlülter, L., F. Mohlenberg, H. Havstrum y 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.

Schwartz, M. C. 1942. Photometric determination of silica in the presence of phosphates. *Ind. Eng. Chem. Anal. Ed.* 14: 893- 895.



SCOR-UNESCO. 1980. Determination of photosynthetic pigments in sea water. *UNESCO Monographs on Oceanographic Methodology*, 1. Paris, France. 69 pp.

SEMARNAT-CNA. 2005. *Estadísticas del Agua en México*. México, 26 pp.

Shanks, A. L. y McCulloch, A. 2003 Fortnightly periodicity in the abundance of diatom and dinoflagellate taxa at a coastal study site. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 296, 113–126.

Sherman, B. S., Webster, I. T. y Jones, G. J. 1998. Transitions between Aulacoseira and Anabaena dominance in a turbid river weir pool. *Limnology and Oceanography*, 43, 1902–1915.

Simonsen, R. 1974. The diatom plankton of the Indian Ocean Expedition of R. V. METEOR, 1964–65. *METEOR Forsch.- Ergebnisse, Reihe D.*, 19, 1–107.

Smayda, T. J. 1997a. What is a bloom? A commentary. *Limnology and Oceanography*, 42, 1132–1136.

Smayda, T. J. 1997b. Harmful algal blooms: their ecophysiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea. *Limnology and Oceanography*, 42, 1137–1153.

Smayda, T. y C. S. Reynolds. 2001. Community Assembly in Marine Phytoplankton: Application of Recent Models to Harmful Dinoflagellate Blooms. *Journal of Plankton Research*, 23: 447- 461.

Smayda, T.J., Reynolds, C.S., 2003. Strategies of marine dinoflagellate survival and some rules of assembly. *Journal of Sea Research*, 49: 95 - 106.

SMN-CNA. 2008. Datos diarios de la precipitación de los meses de agosto y octubre. [www.smn.cna.gob.mx](http://www.smn.cna.gob.mx).

Snoeijs, P., Busse, S. y M. Patapova. 2002. The importance of diatom cell size in community analysis. *Journal of Phycology*, 38: 265 - 272.

Sokal, R. y Rohlf, F. J. 1981. *Biometry*. Freeman, San Francisco, California.

Solórzano, L. 1969. Determination of ammonia in natural water by phenol-hypochlorite method. *Limnology and Oceanography*, 14: 799- 801.

Sommer, U. 1985. Differential migration of cryptophyceae in Lake Constance. *Cont. Mar. Sci.* 27 Suppl.: 166-175.

Sommer, U. 1984. The paradox of plankton: Fluctuations of phosphorus availability maintain diversity of phytoplankton in flow-through cultures. *Limnology and Oceanography*, 29: 366-636.

Sorokin, P. Y., Sorokin, Y. I., Boscolo, R y O. Giovanardi. 2004. Bloom of Picrocyanobacteria in the Venice Lagoon During Summer-Autumn 2001: Ecological Sequences. *Hydrobiologia*, 523: 71- 85.

Souissi S., Yahia-Kéfi O. D., y M. N. D., Yahia. 2000. Spatial characterization of nutrient dynamics in the Bay of Tunis (south-western Mediterranean) using multivariate analyses: consequences for phyto and zooplankton distribution. *Journal of Plankton Research*, 22: 2039-2059.

Spatharis, S., Tsirtsis, G., Danielidis, D. B., Chi, T. D. y D. Mouillot. 2007. Effects of pulsed nutrient inputs on phytoplankton assemblage structure and blooms in an enclosed Coastal area. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73: 807- 815.

Strickland, J. y Parsons, T. R. 1972. *A Practical Handbook of Seawater Analysis*. Fisheries Research Board of Canada, 310 pp.

Su, H. M., Lin, H. J. y Hung, J. J. 2004. Effects of tidal flushing on phytoplankton in a eutrophic tropical lagoon in Taiwan. *Estuarine Coastal Shelf Science*, 6, 739–750.

Sun, J. y D. Liu. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 25: 1331 - 1346.

Suzuki, M. S., Figueredo, R. O., Castro, S. C., Sulva, C. F., Pereira, E. A., Silva, J. A. y G. T. Aragon. 2002. Sand bar opening in a coastal lagoon (Iquipari) in the Northern region of Rio de Janeiro state: hydrological and hydrochemical changes. *Brazilian Journal of Biology*, 62: 51- 62.

Svensen, C., Egge, J. K. Y J. E. Stiansen. 2001. Can silicate and turbulence regulate the vertical flux of biogenic matter? A mesocosm study. *Marine Ecology Progress Series*, 217: 67- 80.

Tabachnick, B. G. y Fidell, L. S. 1989. *Using Multivariate Statistics*. Harper and Row, New York.

Tambi, H., Flaten, A. F., Egge, J. K., Bodtker, G., Jacobsen, A. y Thingstad. 2009. Relationships between phosphate affinities and cell size and shape in various bacteria and phytoplankton. *Aquatic Microbial Ecology*, 57: 311 - 320.

Tapia-González, F. U., Herrera-Silveira, J. A. y M. L. Aguirre-Macedo. 2008. Water quality variability and eutrophic trends in karstic tropical coastal lagoons of the Yucatán Peninsula. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76: 418- 430.

Taylor, D.I., S.W. Nixon, Granger, S.L. Buckley, B.A. McMahon, J.P. y H.-J. Lin. 1995. Responses of Coastal lagoon plant communities to different forms of nutrient enrichment - a mesocosm experiment. *Aquatic Botany*, 52: 19- 34.



Ter Braak, C. J. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67, 1167–1179.

Tilman, D., Kilham, S. S. y Kilham, P. 1982. Phytoplankton community ecology: the role of limiting nutrients. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 349-372.

Tomas, C. R. 1997. *Identifying Marine Phytoplankton*. Academic Press, San Diego, USA.

Tomas, W. H., y C. H. Gibson. 1990. Effects of small-scale turbulence on microalgae. *Journal of Applied Phycology*, 2: 71-77.

Tozzi, S., Schofield, O. y P. Falkowski. 2004. Historical climate change and ocean turbulence as selective agents for two key phytoplankton functional groups. *Marine Ecology Progress Series*, 274: 123- 132.

Travieso-Bello A. C. 2000. *Biodiversidad del paisaje costero de La Mancha, Actopan, Veracruz*. Tesis. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México. 119 pp.

Trigueros, J. M. y Orive, E. 2000. Tidally driven distribution of phytoplankton blooms in a shallow macrotidal estuary. *Journal of Plankton Research*, 22, 969–986.

Trigueros, J. M. y Orive, E. 2001. Seasonal variations of diatoms and dinoflagellates in a shallow, temperate estuary, with emphasis on neritic assemblages. *Hydrobiologia*, 444, 119–133.

UNESCO. 1991. *Manual on marine experimental ecosystems*. Unesco Technical papers in marine science. 61. Paris. 178 p.

Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitteilungen der International Vereinigung für theoretische und Angewandte Limnologie*, 9, 1–38.

Utrera-López, M. E. y P. Moreno-Casasola. 2008. Mangrove litter dynamics in La Mancha Lagoon, Veracruz, México. *Wetlands Ecology and Management*, 16:11–22.

Vadrucci, M. R., Cabrini, M. y A. Basset. 2007. Biovolume determination of phytoplankton guilds in transitional water ecosystems of Mediterranean Ecoregion. *Transitional Waters Bulletin*, 2. 83 - 102.

Vaquer, A., Troussellier, M., Courties, C y B. Bibent. 1996. Standing stock and dynamics of picophytoplankton in the Thau Lagoon (northwest Mediterranean Coasts). *Limnology and Oceanography*, 41(8): 1821- 1828.

Varona-Cordero, F. 2004. *Estudio comparativo de los cambios en la composición, distribución y abundancia de la comunidad fitoplanctónica de dos lagunas costeras y su relación con las variaciones de los parámetros físicos y químicos*. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma Metropolitana, DCBS.

Varona-Cordero, F. y F. J. M. Gutiérrez. 2003. Estudio multivariado de la fluctuación espacio-temporal de la comunidad fitoplanctónica en dos lagunas costeras del estado de Chiapas. En: Meave del Castillo M. E y M. Castillo-Rivera (eds.): *Planctología*. Número especial *Hidrobiológica*, 13: 177-194.

Vaulot, D., Courties, C., y F. Partensky. 1989. A simple method to preserve oceanic phytoplankton for flow cytometric analyses. *Cytometry* 10:629–35.

Veldhuis, M. J. W. y G. W. Kray. 2000. Application of flow cytometry in marine Phytoplankton research: current applications and future perspectives. *Scientia Marina*, 64: 121-134.

Verity, P. G. y C. Y. Robertson. 1992. Relationships between cell volume and the carbon and nitrogen content of marine photosynthetic nanoplankton. *Limnology and Oceanography*, 37: 1434 - 1446

Vidal, L., Rodríguez-Gallego, L., Conde, D., Martínez-López, W. y Bonilla, S. 2007. Biomass of autotrophic picoplankton in subtropical Coastal lagoons: Is it relevant?. *Limnetica*, 26: 441- 452.

Vidussi, F., H. Claustre, J. J. Bustillos-Guzmán, C. Cailleau y J. C. Marty. 1996. Determination of Chlorophylls and carotenoids of marine phytoplankton: separation of chlorophyll a from divinyl-chlorophyll a and zeaxanthin from lutein. *Journal of Plankton Research*, 18: 2377- 2382.

Vieira, R. P., Gonzales, A., Cardoso, A. M. Oliveira, D. N., Albano, R. M., Clementino, M. M., Martins, O. B. y R. Paranhos. 2008. Relationships between bacterial diversity and environmental variables in a tropical marine environment, Rio de Janeiro. *Environmental Microbiology*, 10: 189-199.

Vila, M., y M. Masó. 2005. Phytoplankton functional groups and harmful algal species in anthropogenically impacted waters impacted waters of the NW Mediterranean Sea. *Scientia Marina*, 69: 31 - 45.

Villalobos-Figueroa A., De la Parra E., Galván B., Cacho O. y M. Izaguirre. 1984. *Estudio hidrobiológico en la Laguna de La Mancha, Municipio de Actopan, Veracruz. 1979– 1980*. Cuadernos de Divulgación num. 15, Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa, Veracruz

Vuorio, K., Lagus, A., Lehtimäki, J., Suomela, J. y H. Helminen. 2005. Phytoplankton community responses to nutrient and iron enrichment under different nitrogen and phosphorus ratios in the Northern Baltic Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 322: 39- 52.





Wetzel, G. R. and Likens, E. G. 1991. *Limnological Analyses*. Springer-Verlag. N. York, Inc. 391 pp.

Williams, P. J. le B. y J. K. Egge. 1998. The management and behaviour of the mesocosms. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 46: 3- 14.

Wyman, M., Gregory, R. P. F. y Carr, N. G. 1985. Novel role for phycoerythrin in a marine cyanobacterium *Synechococcus* strain DC2. *Science*, 230: 818- 820.

Xu , H., Paerl, H. W., Qin, B., Zhu, G. y G. Gao. 2010. Nitrogen and phosphorus inputs control phytoplankton growth in eutrophic Lake Taihu. *Limnology and Oceanography*, 55: 420- 432.

Yáñez-Espinosa, L. A., López-Portillo, G., Barreales, y J. B. Saamantha. 2009. Variación anatómica de la madera de *Avicennia germinans* en la laguna de La Mancha, Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 85: 7-15.

Zar, J. H. 1997. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall. Englewood Clifs, N. Jersey. 663 p.

Zou, L., Zhang, J., Pan W-X. y Y-P Zhan. 2001. In situ nutrient enrichment experiments in the Bohai and Yellow Sea. *Journal of Plankton Research*, 2310: 1111-1119.

## **ANEXOS**

### ***ANEXO 1. Análisis Estadístico Capítulo 2***



ANÁLISIS DE VARIANZA Y PRUEBAS DE COMPARACION MULTIPLE  
CICLO 2005- 2007  
VARIACIÓN TEMPORAL

Fig. A. 1. Variación temporal de los parámetros físicos y químicos por época climática en la laguna La Mancha, las letras representan las diferencias significativas de acuerdo con la prueba de comparaciones multiple *pos hoc* de Tukey ( $p < 0.05$ ).. 193

Tabla. A1. 1. Análisis de varianza de las variables físicas y químicas sobre cada época climática..... 194

Tabla. A1. 2. Resultado de las pruebas de *pos hoc* de Tukey sobre cada época climática. .... 194

Tabla. A1. 3. Análisis de varianza de las variables físicas y químicas sobre cada mes de muestreo durante el ciclo 2005-2007. .... 194

Tabla. A1. 4. Resultado de las pruebas de *pos hoc* de Tukey de las variables físicas y químicas sobre cada mes de muestreo durante el ciclo 2005-2007..... 195

Tabla. A1. 5 Análisis de varianza de los nutrientes sobre cada mes de muestreo durante el ciclo 2005-2007. .... 196

Tabla. A1. 6. Resultado de las pruebas de *pos hoc* de Tukey de los nutrientes sobre cada mes de muestreo durante el ciclo 2005-2007..... 196

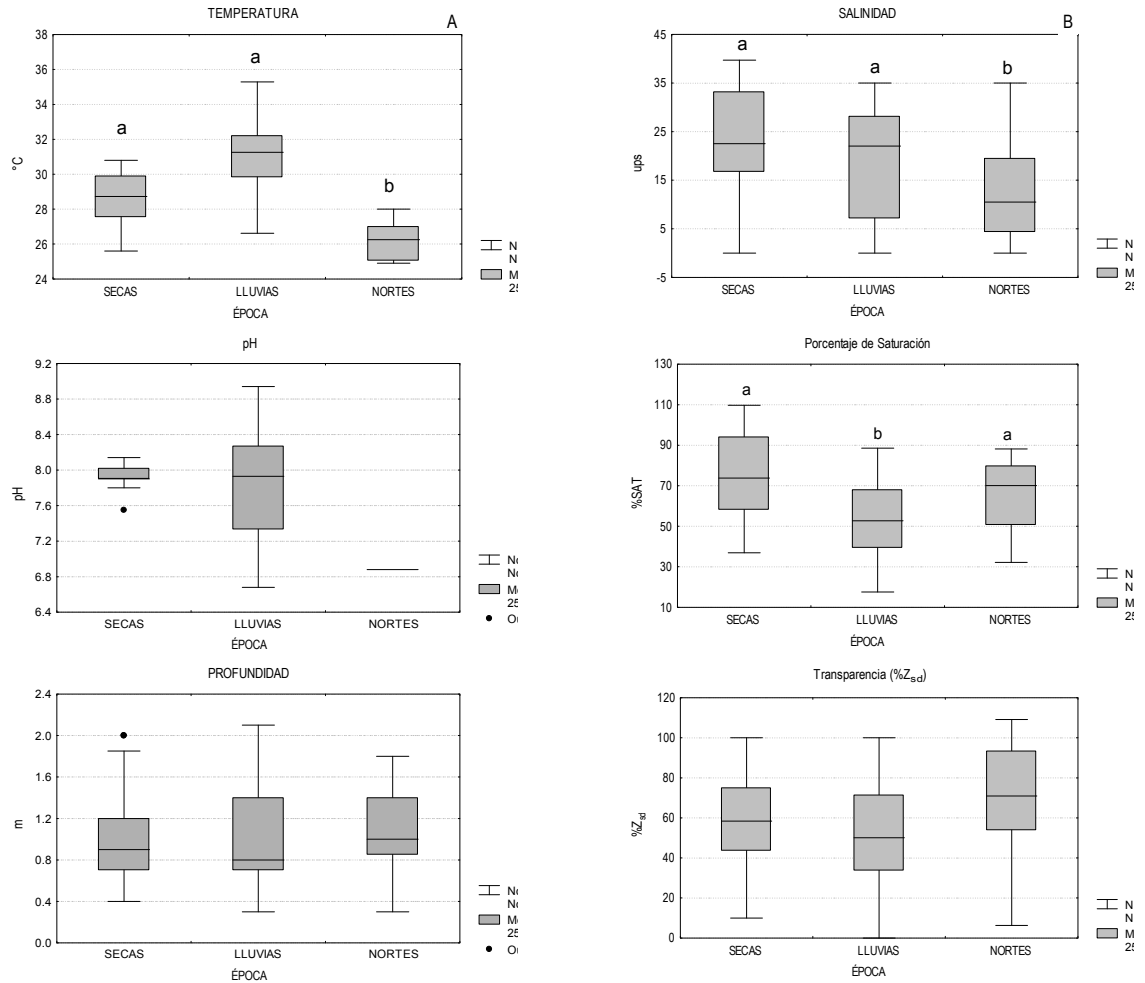


Fig. A. 1. Variación temporal de los parámetros físicos y químicos por época climática en la laguna La Mancha, las letras representan las diferencias significativas de acuerdo con la prueba de comparaciones múltiple *post hoc* de Tukey ( $p < 0.05$ ).

PRUEBAS DE COMPARACIÓN MÚLTIPLE CICLO 2005- 2007.

Tabla. A1. 1. Análisis de varianza de las variables físicas y químicas sobre cada época climática.

Parámetros	SS Effect	df Effect	MS Effect	SS Error	df Error	MS Error	F	p
Temperatura (° C)	185.99	2	92.99	225.38	64	3.52	26.41	4.34476E-09
Salinidad (ups)	608.76	2	304.38	8434.05	67	125.88	2.42	0.096838787
Oxígeno Disuelto (ml <sup>-1</sup> )	9.96	2	4.98	71.82	66	1.09	4.58	0.013747264
Porcentaje de Saturacion (%SAT)	1648.23	2	824.11	72340.79	63	1148.27	0.72	0.491816955
Transparencia (Z <sub>sd</sub> )	0.16	2	0.08	5.26	58	0.09	0.88	0.421865442
Transparencia (%Z <sub>sd</sub> )	4583.06	2	2291.53	56594.49	59	959.23	2.39	0.100547281
pH	1.26	2	0.63	39.95	60	0.67	0.95	0.393945824
Clorofila a (mg m <sup>-3</sup> )	10209.17	2	5104.58	27869.73	57	488.94	10.44	0.000137019

Tabla. A1. 2. Resultado de las pruebas de *pos hoc* de Tukey sobre cada época climática.

Temperatura	Secas	Lluvias	Nortes	Salinidad	Secas	Lluvias	Nortes
	M=28.593	M=30.958	M=26.175		M=23.085	M=18.785	M=12.925
Secas		0.0008	0.0326	Secas		0.4684	0.1738
Lluvias	0.0008		0.0001	Lluvias	0.4684		0.5517
Nortes	0.0326	0.0001		Nortes	0.1738	0.5517	
Clorofila	M=18.528	M=23.057	M=59.406	OD	M=3.4900	M=2.6851	M=3.3946
Secas		0.8129	0.0015	Secas		0.0524	0.9818
Lluvias	0.8129		0.0050	Lluvias	0.0524		0.3677
Nortes	0.0015	0.0050		Nortes	0.9818	0.3677	

Tabla. A1. 3. Análisis de varianza de las variables físicas y químicas sobre cada mes de muestreo durante el ciclo 2005-2007.

Parámetros	SS Effect	df Effect	MS Effect	SS Error	df Error	MS Error	F	p
Temperatura (° C)	257.74	9	28.64	153.63	57	2.70	10.63	1.86304E-09
Salinidad (ups)	3870.93	9	430.10	5171.88	60	86.20	4.99	5.14573E-05
Oxígeno Disuelto (ml <sup>-1</sup> )	35.74	9	3.97	46.04	59	0.78	5.09	4.32429E-05
Porcentaje de Saturacion (%SAT)	45321.91	9	5035.77	28667.10	56	511.91	9.84	7.49536E-09
Transparencia (Z <sub>sd</sub> )	1.58	8	0.20	3.84	52	0.07	2.67	0.01538423
Transparencia (%Z <sub>sd</sub> )	20056.69	8	2507.09	41120.86	53	775.87	3.23	0.004576299
Profundidad (m)	2.11	8	0.26	11.29	53	0.21	1.24	0.295491489
pH	15.36	9	1.71	25.86	53	0.49	3.50	0.0018597
Clorofila a (mg m <sup>-3</sup> )	15947.36	8	1993.42	22131.54	51	433.95	4.59	0.000291878

Tabla. A1. 4. Resultado de las pruebas de *pos hoc* de Tukey de las variables físicas y químicas sobre cada mes de muestreo durante el ciclo 2005-2007.

TEMPERATURA											SALINIDAD										
Valores marcados representan diferencias significativas p < .05000											Valores marcados representan diferencias significativas p < .05000										
abr-05	jul-05	sep-05	dic-05	mar-06	jun-06	sep-06	oct-06	abr-07	sep-07		abr-05	jul-05	sep-05	dic-05	mar-06	jun-06	sep-06	oct-06	abr-07	sep-07	
M=27.760	M=29.443	M=31.900	M=26.175	M=28.657	M=29.849	M=31.309	M=32.910	M=29.123	M=29.638		M=17.720	M=3.1000	M=28.013	M=12.925	M=29.643	M=14.286	M=22.041	M=21.473	M=20.360	M=22.477	
abr-05	0.8325	0.0069	0.8758	0.9970	0.5948	0.0359	0.0004	0.9466	0.8342		abr-05	0.2949	0.7609	0.9981	0.5818	0.9999	0.9992	0.9997	1.0000	0.9982	
jul-05	0.8325	0.1612	0.0152	0.9961	1.0000	0.5177	0.0077	1.0000	1.0000		jul-05	0.2949	0.0003	0.6160	0.0002	0.4333	0.0112	0.0157	0.0298	0.0086	
sep-05	0.0069	0.1612	0.0002	0.0165	0.3819	0.9996	0.9767	0.0692	0.6367		sep-05	0.7609	0.0003	0.0549	1.0000	0.1721	0.9691	0.9456	0.8895	0.9812	
dic-05	0.8758	0.0152	0.0002	0.1517	0.0037	0.0002	0.0002	0.0420	0.1074		dic-05	0.9981	0.6160	0.0549	0.0401	1.0000	0.7095	0.7785	0.8877	0.6527	
mar-06	0.9970	0.9961	0.0165	0.1517	0.9348	0.0980	0.0005	0.9999	0.9975		mar-06	0.5818	0.0002	1.0000	0.0401	0.0812	0.8739	0.8199	0.6882	0.9080	
jun-06	0.5948	1.0000	0.3819	0.0037	0.9348	0.8105	0.0296	0.9979	1.0000		jun-06	0.9999	0.4333	0.1721	1.0000	0.0812	0.8603	0.9064	0.9655	0.8176	
sep-06	0.0359	0.5177	0.9996	0.0002	0.0980	0.8105	0.7170	0.2955	0.9092		sep-06	0.9992	0.0112	0.9691	0.7095	0.8739	0.8603	1.0000	1.0000	1.0000	
oct-06	0.0004	0.0077	0.9767	0.0002	0.0005	0.0296	0.7170	0.0025	0.1548		oct-06	0.9997	0.0157	0.9456	0.7785	0.8199	0.9064	1.0000	1.0000	1.0000	
abr-07	0.9466	1.0000	0.0692	0.0420	0.9999	0.9979	0.2955	0.0025	1.0000		abr-07	1.0000	0.0298	0.8695	0.8877	0.6882	0.9655	1.0000	1.0000	1.0000	
sep-07	0.8342	1.0000	0.6367	0.1074	0.9975	1.0000	0.9092	0.1548	1.0000		sep-07	0.9982	0.0086	0.9812	0.6527	0.9080	0.8176	1.0000	1.0000	1.0000	

Secchi (Z <sub>50</sub> )											Secchi % (Z <sub>50</sub> %)										
Valores marcados representan diferencias significativas p < .05000											Valores marcados representan diferencias significativas p < .05000										
abr-05	jul-05	sep-05	dic-05	mar-06	jun-06	sep-06	oct-06	abr-07	sep-07		abr-05	jul-05	sep-05	dic-05	mar-06	jun-06	sep-06	oct-06	abr-07	sep-07	
M=3.7000	M=1.8571	M=7.2857	M=6.7500	M=5.4571	M=4.7500	M=5.8571	M=0.0000	M=6.5000	M=6.1429		M=26.333	M=25.340	M=53.705	M=80.216	M=66.517	M=56.395	M=64.862	M=0.0000	M=74.709	M=68.153	
abr-05	0.9758	0.4935	0.6981	0.9820	0.9995	0.9396		0.7846	0.8845		abr-05	1.0000	0.8246	0.0773	0.3717	0.7400	0.4288		0.1569	0.3194	
jul-05	0.9758	0.0128	0.0355	0.2663	0.6537	0.1549		0.0554	0.1003		jul-05	1.0000	0.6134	0.0146	0.1505	0.4936	0.1896		0.0404	0.1184	
sep-05	0.4935	0.0128	1.0000	0.9386	0.7917	0.9859		0.9998	0.9968		sep-05	0.8246	0.6134	0.6942	0.9941	1.0000	0.9978		0.8887	0.9871	
dic-05	0.6981	0.0355	1.0000	0.9826	0.9342	0.9995		1.0000	1.0000		dic-05	0.0773	0.0146	0.6942	0.9908	0.8006	0.9810		1.0000	0.9961	
mar-06	0.9820	0.2663	0.9386	0.9926		0.9999	1.0000	0.9984	0.9999		mar-06	0.3717	0.1505	0.9941	0.9908		0.9989	1.0000	0.9998	1.0000	
jun-06	0.9995	0.6537	0.7917	0.9342	0.9999	0.9986		0.9693	0.9928		jun-06	0.7400	0.4936	1.0000	0.8006	0.9989	0.9997		0.9460	0.9968	
sep-06	0.9396	0.1549	0.9859	0.9995	1.0000	0.9986		1.0000	1.0000		sep-06	0.4288	0.1896	0.9978	0.9810	1.0000	0.9997		0.9991	1.0000	
oct-06											oct-06										
abr-07	0.7846	0.0554	0.9998	1.0000	0.9984	0.9693	1.0000		1.0000		abr-07	0.1569	0.0404	0.8887	1.0000	0.9998	0.9460	0.9991		1.0000	
sep-07	0.8845	0.1003	0.9968	1.0000	0.9999	0.9928	1.0000	1.0000			sep-07	0.3194	0.1184	0.9871	0.9961	1.0000	0.9968	1.0000	1.0000		1.0000

OXÍGENO DISUELTTO											POCENTAJE DE SATURACIÓN										
Valores marcados representan diferencias significativas p < .05000											Valores marcados representan diferencias significativas p < .05000										
abr-05	jul-05	sep-05	dic-05	mar-06	jun-06	sep-06	oct-06	abr-07	sep-07		abr-05	jul-05	sep-05	dic-05	mar-06	jun-06	sep-06	oct-06	abr-07	sep-07	
M=2.6882	M=1.8834	M=2.3122	M=3.3946	M=4.1698	M=2.4135	M=3.3873	M=2.3073	M=3.3829	M=3.8071		M=53.833	M=35.143	M=46.031	M=65.101	M=91.859	M=50.156	M=128.11	M=51.403	M=70.874	M=68.425	
abr-05	0.9090	0.9996	0.9577	0.2177	1.0000	0.9603	0.9996	0.9619	0.6006		abr-05	0.9481	0.9999	0.9986	0.2166	1.0000	0.0003	1.0000	0.9709	0.9955	
jul-05	0.9090	0.9957	0.9957	0.0627	0.0005	0.9804	0.0651	0.9960	0.0667	0.0051	jul-05	0.9481	0.9959	0.9959	0.3030	0.0008	0.9621	0.0001	0.9384	0.1150	0.5486
sep-05	0.9996	0.9957	0.4093	0.0079	1.0000	0.4189	1.0000	0.4248	0.0683		sep-05	0.9999	0.9959	0.8535	0.0127	1.0000	0.0001	1.0000	0.5662	0.9223	
dic-05	0.9577	0.0627	0.4093	0.8221	0.5499	1.0000	0.4029	1.0000	0.9968		dic-05	0.9986	0.3030	0.8535	0.4608	0.9631	0.0003	0.9790	1.0000	1.0000	
mar-06	0.2177	0.0005	0.0079	0.8221	0.0151	0.8141	0.0077	0.8092	0.9988		mar-06	0.2166	0.0008	0.0127	0.4608	0.0333	0.1040	0.0438	0.7709	0.9001	
jun-06	1.0000	0.9804	1.0000	0.5499	0.0151	0.5603	1.0000	0.5666	0.1145		jun-06	1.0000	0.9621	1.0000	0.9631	0.0333	0.0001	1.0000	0.7835	0.9779	
sep-06	0.9603	0.0651	0.4189	1.0000	0.8141	0.5603	0.4124	1.0000	0.9963		sep-06	0.0003	0.0001	0.0001	0.0003	0.1040	0.0001	0.0001	0.0007	0.0150	
oct-06	0.9996	0.9960	1.0000	0.4029	0.0077	1.0000	0.4124	0.4183	0.0666		oct-06	1.0000	0.9384	1.0000	0.9790	0.0438	1.0000	0.0001	0.8377	0.9863	
abr-07	0.9619	0.0667	0.4248	1.0000	0.8092	0.5666	1.0000	0.4183	0.9960		abr-07	0.9709	0.1150	0.5662	1.0000	0.7709	0.7835	0.0007	0.8377	1.0000	
sep-07	0.6006	0.0051	0.0683	0.9968	0.9988	0.1145	0.9963	0.0666	0.9960		sep-07	0.9955	0.5486	0.9223	1.0000	0.9001	0.9779	0.0150	0.9863	1.0000	

PH											Clorofila a										
Valores marcados representan diferencias significativas p < .05000											Valores marcados representan diferencias significativas p < .05000										
abr-05	jul-05	sep-05	dic-05	mar-06	jun-06	sep-06	oct-06	abr-07	sep-07		abr-05	jul-05	sep-05	dic-05	mar-06	jun-06	sep-06	oct-06	abr-07	sep-07	
M=7.8800	M=7.2100	M=7.2238	M=6.8800	M=7.8429	M=8.4643	M=8.1329	M=8.2786	M=7.9900	M=7.0686		M=35.221	M=18.077	M=18.077	M=59.406	M=14.188	M=20.662	M=13.865	M=43.293	M=10.325	M=0.0000	
abr-05	0.8795	0.8919	0.9903	1.0000	0.9438	0.9999	0.9958	1.0000	0.7094		abr-05	0.9264	0.9264	0.6590	0.8022	0.9709	0.7890	0.9995	0.6237		
jul-05	0.8795	1.0000	1.0000	0.7932	0.0431	0.3071	0.1428	0.5430	1.0000		jul-05	0.9264	1.0000	0.0139	1.0000	1.0000	1.0000	0.3821	0.9987		
sep-05	0.8919	1.0000	1.0000	0.8130	0.0475	0.3270	0.1546	0.5677	1.0000		sep-05	0.9264	1.0000	0.0139	1.0000	1.0000	1.0000	0.3821	0.9987		
dic-05	0.9903	1.0000	1.0000	0.9926	0.8404	0.9564	0.9168	0.9800	1.0000		dic-05	0.6590	0.0139	0.0139	0.0121	0.0266	0.0112	0.8738	0.0018		
mar-06	1.0000	0.7932	0.8130	0.9926	0.8097	0.9987	0.9743	1.0000	0.5533		mar-06	0.8022	1.0000	1.0000	0.0121	0.0266	0.9998	1.0000	0.2958	1.0000	
jun-06	0.9438	0.0431	0.0475	0.8404	0.8097	0.9963	1.0000	0.9560	0.0152		jun-06	0.9709	1.0000	1.0000	0.0266	0.9998	0.9997	0.9997	0.5290	0.9902	
sep-06	0.9999	0.3071	0.3270	0.9564	0.9987	0.9963	1.0000	1.0000	0.1464		sep-06	0.7890	1.0000	1.0000	0.0112	1.0000	0.9997	0.2822	1.0000		
oct-06	0.9968	0.1428	0.1546	0.9168	0.9743	1.0000	1.0000	0.9987	0.0585		oct-06	0.9995	0.3821	0.3821	0.8738	0.2958	0.5290	0.2822		0.0983	
abr-07	1.0000	0.5430	0.5677	0.9800	1.0000	0.9560	1.0000	0.9987	0.3091		abr-07	0.6237	0.9987	0.9987	0.0018	1.0000	0.9902	1.0000	0.0983		
sep-07	0.7094	1.0000	1.0000	1.0000	0.5533	0.0152	0.1464	0.0585	0.3091		sep-07										

Tabla. A1. 5 Análisis de varianza de los nutrientes sobre cada mes de muestreo durante el ciclo 2005-2007.

	Effect	Effect	Effect	Error	Error	Error	F	p
NH4 <sup>+</sup> (µM)	5935.87	9	659.54	6819.46	57	119.64	5.51	1.9437E-05
NO3 <sup>-</sup> + NO2 <sup>-</sup> (µM)	651.92	8	81.49	4226.46	46	91.88	0.89	0.53485129
PO4 (µM)	850.74	9	94.53	656.64	58	11.32	8.35	7.4104E-08
SiO2 (µM)	6742.55	9	749.17	10267.20	58	177.02	4.23	0.00030233
N:P	2660.71	9	295.63	1826.46	56	32.62	9.06	2.6796E-08
Si:P	5937.50	9	659.72	16413.91	57	287.96	2.29	0.02847372
Si:N	14744.56	9	1638.28	30703.29	56	548.27	2.99	0.0056182

Tabla. A1. 6. Resultado de las pruebas de *pos hoc* de Tukey de los nutrientes sobre cada mes de muestreo durante el ciclo 2005-2007.

AMONIO										SILICATOS									
Valores marcados representan diferencias significativas p < .05000										Valores marcados representan diferencias significativas p < .05000									
abr-05	jul-05	sep-05	dic-05	mar-06	jun-06	sep-06	oct-06	abr-07	sep-07	abr-05	jul-05	sep-05	dic-05	mar-06	jun-06	sep-06	oct-06	abr-07	sep-07
M=2.7244	M=4.4333	M=14.623	M=21.727	M=31.670	M=14.262	M=10.135	M=1.7624	M=5.3735	M=17.292	M=11.114	M=24.282	M=31.087	M=32.266	M=29.511	M=32.708	M=27.622	M=5.8699	M=9.7917	M=13.640
abr-05	1.0000	0.7796	0.1803	0.0038	0.8083	0.9857	1.0000	1.0000	0.5313	abr-05	0.8592	0.3603	0.2833	0.4776	0.2572	0.6282	0.9998	1.0000	1.0000
jul-05	1.0000	0.7665	0.1835	0.0009	0.8012	0.9926	1.0000	0.9998	0.4692	jul-05	0.8592	0.9936	0.9936	0.9803	0.9996	0.9719	1.0000	0.2464	0.5773
sep-05	0.7796	0.7665	0.9800	0.1251	1.0000	0.9988	0.4690	0.4490	1.0000	sep-05	0.3603	0.9936	0.9803	1.0000	1.0000	1.0000	0.0250	0.1041	0.3151
dic-05	0.1803	0.1835	0.9800	0.8547	0.9723	0.7102	0.0698	0.0424	0.9994	dic-05	0.2833	0.9803	1.0000	1.0000	1.0000	0.9997	0.0156	0.0697	0.2326
mar-06	0.0038	0.0009	0.1251	0.8547	0.1087	0.0171	0.0003	0.0004	0.3123	mar-06	0.4776	0.9996	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.0853	0.2567	0.5578
jun-06	0.8083	0.8012	1.0000	0.9723	0.1087	0.9994	0.5098	0.4863	1.0000	jun-06	0.2572	0.9719	1.0000	1.0000	1.0000	0.9993	0.0130	0.0596	0.2058
sep-06	0.9857	0.9926	0.9988	0.7102	0.0171	0.9994	0.9118	0.8786	0.9653	sep-06	0.6282	1.0000	1.0000	0.9997	1.0000	0.9993	0.0893	0.2866	0.6253
oct-06	1.0000	1.0000	0.4690	0.0698	0.0003	0.5098	0.9118	1.0000	0.2167	oct-06	0.9998	0.2464	0.0250	0.0156	0.0853	0.0130	0.0893	0.9999	0.9836
abr-07	1.0000	0.9998	0.4490	0.0424	0.0004	0.4863	0.8786	1.0000	0.2180	abr-07	1.0000	0.5773	0.1041	0.0697	0.2567	0.0596	0.2866	0.9999	0.9999
sep-07	0.5313	0.4692	1.0000	0.9994	0.3123	1.0000	0.9653	0.2167	0.2180	sep-07	1.0000	0.8882	0.3151	0.2326	0.5578	0.2058	0.6253	0.9836	0.9999

ORTOFOSFATOS										REALACION N:P									
Valores marcados representan diferencias significativas p < .05000										Valores marcados representan diferencias significativas p < .05000									
abr-05	jul-05	sep-05	dic-05	mar-06	jun-06	sep-06	oct-06	abr-07	sep-07	abr-05	jul-05	sep-05	dic-05	mar-06	jun-06	sep-06	oct-06	abr-07	sep-07
M=1.7624	M=1.8636	M=6.5705	M=3.0117	M=3.0348	M=1.9685	M=10.536	M=11.681	M=2.6563	M=2.7829	M=2.6904	M=5.9297	M=0.7272	M=17.001	M=22.075	M=9.2731	M=1.3033	M=9.2157	M=17.065	M=6.9707
abr-05	1.0000	0.4303	0.9999	0.9998	1.0000	0.0045	0.0009	1.0000	1.0000	abr-05	0.9960	0.9993	0.9995	0.0002	0.7185	1.0000	1.0000	0.9995	0.9718
jul-05	1.0000	0.2335	0.9997	0.9998	1.0000	0.0005	0.0002	1.0000	1.0000	jul-05	0.9960	0.8320	0.8320	0.8451	0.0016	0.9950	0.9539	0.9264	0.8452
sep-05	0.4303	0.2335	0.6168	0.7201	0.2608	0.4655	0.1471	0.4841	0.5311	sep-05	0.9993	0.8320	1.0000	0.0001	0.1002	1.0000	1.0000	1.0000	0.4306
dic-05	0.9999	0.9997	0.6168	1.0000	0.9999	0.0037	0.0006	1.0000	1.0000	dic-05	0.9995	0.8451	1.0000	0.0001	0.1079	1.0000	1.0000	1.0000	0.4509
mar-06	0.9998	0.9998	0.7201	1.0000	0.9999	0.0100	0.0016	1.0000	1.0000	mar-06	0.0002	0.0016	0.0001	0.0001	0.0096	0.0001	0.0001	0.0001	0.0011
jun-06	1.0000	1.0000	0.2608	0.9999	0.9999	0.0006	0.0002	1.0000	1.0000	jun-06	0.7185	0.9950	0.1002	0.1079	0.0096	0.2372	0.1849	1.0000	0.9990
sep-06	0.0045	0.0005	0.4655	0.0037	0.0100	0.0006	0.9997	0.0020	0.0025	sep-06	1.0000	0.9539	1.0000	1.0000	0.0001	0.2372	1.0000	1.0000	0.6970
oct-06	0.0009	0.0002	0.1471	0.0006	0.0016	0.0002	0.9997	0.0003	0.0004	oct-06	1.0000	0.9264	1.0000	1.0000	0.0001	0.1849	1.0000	1.0000	0.6150
abr-07	1.0000	1.0000	0.4841	1.0000	1.0000	0.0020	0.0003	1.0000	1.0000	abr-07	0.9995	0.8452	1.0000	1.0000	0.0001	0.1080	1.0000	1.0000	0.4511
sep-07	1.0000	1.0000	0.5311	1.0000	1.0000	0.0025	0.0004	1.0000	1.0000	sep-07	0.9718	1.0000	0.4306	0.4509	0.0011	0.9990	0.6970	0.6150	0.4511

RELACION Si:P										Unequal N HSD: Variable: Si_N (ciclo 05 07-v5.sta)									
Valores marcados representan diferencias significativas p < .05000										Valores marcados representan diferencias significativas p < .05000									
abr-05	jul-05	sep-05	dic-05	mar-06	jun-06	sep-06	oct-06	abr-07	sep-07	abr-05	jul-05	sep-05	dic-05	mar-06	jun-06	sep-06	oct-06	abr-07	sep-07
M=5.5496	M=33.825	M=10.514	M=12.841	M=12.150	M=16.303	M=2.6176	M=4.9289	M=3.6570	M=4.4802	M=3.9233	M=5.9802	M=1.6074	M=1.3492	M=6.4757	M=3.4143	M=2.4359	M=1.5614	M=54.075	M=74635
abr-05	0.2260	1.0000	0.9996	0.9998	0.9910	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	abr-05	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.0393
jul-05	0.2260	0.2558	0.3968	0.4608	0.6482	0.0337	0.0175	0.0458	0.0580	jul-05	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.0246
sep-05	1.0000	0.2558	1.0000	1.0000	0.9997	0.9968	0.9823	0.9990	0.9996	sep-05	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.0091
dic-05	0.9996	0.3968	1.0000	1.0000	1.0000	0.9798	0.9338	0.9903	0.9951	dic-05	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.0091
mar-06	0.9998	0.4608	1.0000	1.0000	1.0000	0.9928	0.9711	0.9969	0.9986	mar-06	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.0078
jun-06	0.9910	0.6482	0.9997	1.0000	1.0000	0.8831	0.7664	0.9241	0.9488	jun-06	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.0143
sep-06	1.0000	0.0337	0.9968	0.9798	0.9928	0.8831	1.0000	1.0000	1.0000	sep-06	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.0116
oct-06	1.0000	0.0175	0.9823	0.9338	0.9711	0.7664	1.0000	1.0000	1.0000	oct-06	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.0095
abr-07	1.0000	0.0458	0.9990	0.9903	0.9969	0.9241	1.0000	1.0000	1.0000	abr-07	0.0393	0.0246	0.0096	0.0091	0.0078	0.0143	0.0116	0.0095	0.0080
sep-07	1.0000	0.0580	0.9996	0.9951	0.9986	0.9488	1.0000	1.0000	1.0000	sep-07	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	0.0080

***ANEXO 2. Análisis Estadístico Capítulo 3***





## 2.1 ENRIQUECIMIENTO DE NUTRIENTES

### ANÁLISIS DE VARIANZA Y PRUEBAS DE COMPARACION MULTIPLE

Tabla. A2.1.1. Tabla del análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) del efecto de los nutrientes por tratamiento durante los días del experimento sobre la clorofila <i>a</i> durante la época de secas 2006 .....	200
Tabla. A2.1.2. Análisis de comparaciones múltiples sobre la biomasa fitoplanctónica durante secas 2006, efecto de la adición sobre los tratamientos.....	200
Tabla. A2.1.3. Análisis de comparaciones múltiples sobre la biomasa fitoplanctónica durante secas 2006, efecto de la adición sobre cada día de duración del experimento.....	200
Tabla. A2.1.4. Análisis de comparaciones múltiples sobre la biomasa fitoplanctónica durante secas 2006. Interacción tratamiento-días.....	201
Tabla. A2.1. 5. Tabla del análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) del efecto de los nutrientes por tratamiento durante los días del experimento sobre la clorofila <i>a</i> durante la época de secas 2007.....	202
Tabla. A2.1.6. Análisis de comparaciones múltiples sobre la biomasa fitoplanctónica durante secas 2007, efecto de la adición sobre los tratamientos.....	202
Tabla. A2.1.7. Análisis de comparaciones múltiples sobre la biomasa fitoplanctónica durante secas 2007, efecto de la adición sobre cada día de duración del experimento.....	202
Tabla. A2.1.8. Análisis de comparaciones múltiples sobre la biomasa fitoplanctónica durante secas 2007. Interacción tratamiento-días.....	203
Tabla. A2.1.9. Tabla del análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) del efecto de los nutrientes por tratamiento durante los días del experimento sobre la abundancia del picofitoplancton durante la época de secas 2006. ....	204
Tabla. A2.1.10. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del picofitoplancton durante secas 2006, efecto de la adición sobre los tratamientos.	204
Tabla. A2.1.11. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del picofitoplancton durante secas 2006, efecto de la adición sobre cada día de duración del experimento.....	204
Tabla. A2.1.12. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del picofitoplancton durante secas 2006. Interacción tratamiento-días.....	205

Tabla. A2.1.13. Tabla del análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) del efecto de los nutrientes por tratamiento durante los días del experimento sobre la abundancia del picofitoplancton durante la época de secas 2007. ....	206
Tabla. A2.1.14. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del picofitoplancton durante secas 2007, efecto de la adición sobre los tratamientos.	206
Tabla. A2.1.15. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del picofitoplancton durante secas 2007, efecto de la adición sobre cada día de duración del experimento.....	206
Tabla. A2.1.16. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del picofitoplancton durante secas 2007. Interacción tratamiento-días.....	207
Tabla. A2.1.17. Tabla del análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) del efecto de los nutrientes por tratamiento durante los días del experimento sobre la abundancia del nano-microfitoplancton durante la época de secas 2006. ....	208
Tabla. A2.1.18. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del nano-microfitoplancton durante secas 2006, efecto de la adición sobre los tratamientos.	208
Tabla. A2.1.19. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del nano-microfitoplancton durante secas 2006, efecto de la adición sobre cada día de duración del experimento. ....	208
Tabla. A2.1.20. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del nano-microfitoplancton durante secas 2006. Interacción tratamiento-días.....	209
Tabla. A2.1.21. Tabla del análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) del efecto de los nutrientes por tratamiento durante los días del experimento sobre la abundancia del nano-microfitoplancton durante la época de secas 2007. ....	210
Tabla. A2.1.22. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del nano-microfitoplancton durante secas 2007, efecto de la adición sobre los tratamientos.	210
Tabla. A2.1.23. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del nano-microfitoplancton durante secas 2007, efecto de la adición sobre cada día de duración del experimento. ....	210
Tabla. A2.1.24. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del nano-microfitoplancton durante secas 2007. Interacción tratamiento-días.....	211

**BIOMASA FITOPLANCTÓNICA (CLOROFILA *a*) Secas 2006**

Tabla. A2. 1. Tabla del análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) del efecto de los nutrientes por tratamiento durante los días del experimento sobre la clorofila *a* durante la época de secas 2006

Fuente	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Nivel de probabilidad
A: Tratamiento	3	2.34	0.78	4.58	0.037817*
B(A): Cosmos	8	1.36	0.17		
C: Días	3	5.17	1.72	19.29	0.000001*
Interacción AC	9	3.43	0.38	4.26	0.002133*
BC(A)	24	2.14	0.09		

\*Diferencias específicas  $p < 0.05$

Tabla. A2. 2. Análisis de comparaciones múltiples sobre la biomasa fitoplanctónica durante secas 2006, efecto de la adición sobre los tratamientos.

**Fisher's LSD Multiple-Comparison Test**

Alpha=0.050 Error Term=B(A) DF=8 MSE=0.1705354 Critical Value=2.30

Grupo	Count	Different from groups
C	12	N:P 16, +N
+P	12	N:P 16, +N
+N	12	C, +P
N:P 16	12	C, +P

Tabla. A2. 3. Análisis de comparaciones múltiples sobre la biomasa fitoplanctónica durante secas 2006, efecto de la adición sobre cada día de duración del experimento.

**Fisher's LSD Multiple-Comparison Test**

Alpha=0.050 Error Term=BC(A) DF=24 MSE=8.931875E-02 Critical Value=2.06

Group	Count	Different From Groups
1	12	3, 7, 5
3	12	1, 7, 5
5	12	1, 3
7	12	1, 3

Tabla. A2. 4. Análisis de comparaciones múltiples sobre la biomasa fitoplanctónica durante secas 2006. Interacción tratamiento-días.

Fisher's LSD Multiple-Comparison Test		
Alpha=0.050 Error Term=BC(A) DF=24 MSE=8.931875E-02 Critical Value=2.06		
Group	Count	Different From Groups
Control,1	3	(C,5), (+P,5), (+N,3), (N:P 16,3) (N:P 16,5), (+N,5), (+N,7), (N:P 16,7)
Control,3	3	(N:P 16,3), (N:P 16,5), (+N,5), (+N,7) (N:P 16,7)
Control,5	3	(+N,1), (N:P 16,1), (C,1), (+P,3), (C,7) (+P,7), (+N,7), (N:P 16,7)
Control,7	3	(C,5), (+P,5), (+N,3), (N:P 16,3) (N:P 16,5), (+N,5), (+N,7), (N:P 16,7)
+N,1	3	(C,5), (+P,5), (+N,3), (N:P 16,3) (N:P 16,5), (+N,5), (+N,7), (N:P 16,7)
+N,3	3	(+N,1), (N:P 16,1), (C,1), (+P,3), (C,7) (+P,7), (+N,7), (N:P 16,7)
+N,5	3	(+N,1), (N:P 16,1), (C,1), (+P,3), (C,7) (+P,7), (+P,1), (C,3)
+N,7	3	(+N,1), (N:P 16,1), (C,1), (+P,3), (C,7) (+P,7), (+P,1), (C,3), (C,5), (+P,5), (+N,3) (N:P 16,3)
+P,1	3	(N:P 16,3), (N:P 16,5), (+N,5), (+N,7) (N:P 16,7)
+P,3	3	(C,5), (+P,5), (+N,3), (N:P 16,3) (N:P 16,5), (+N,5), (+N,7), (N:P 16,7)
+P,5	3	(+N,1), (N:P 16,1), (C,1), (+P,3), (C,7) (+P,7), (+N,7), (N:P 16,7)
+P,7	3	(C,5), (+P,5), (+N,3), (N:P 16,3) (N:P 16,5), (+N,5), (+N,7), (N:P 16,7)
N:P 16,1	3	(C,5), (+P,5), (+N,3), (N:P 16,3) (N:P 16,5), (+N,5), (+N,7), (N:P 16,7)
N:P 16,3	3	(+N,1), (N:P 16,1), (C,1), (+P,3), (C,7) (+P,7), (+P,1), (C,3), (+N,7), (N:P 16,7)
N:P 16,5	3	(+N,1), (N:P 16,1), (C,1), (+P,3), (C,7) (+P,7), (+P,1), (C,3)
N:P 16,7	3	(+N,1), (N:P 16,1), (C,1), (+P,3), (C,7) (+P,7), (+P,1), (C,3), (C,5), (+P,5), (+N,3) (N:P 16,3)

**BIOMASA FITOPLANCTÓNICA (CLOROFILA *a*) Secas 2007**

Tabla. A2. 5. Tabla del análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) del efecto de los nutrientes por tratamiento durante los días del experimento sobre la clorofila *a* durante la época de secas 2007.

Fuente	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Nivel de probabilidad
A: Tratamiento	3	4.49	1.50	44.67	0.000024*
B(A): Cosmos	8	0.27	0.03		
C: Días	3	0.76	0.25	4.11	0.017437*
Interacción AC	9	0.27	0.03	0.49	0.865904
BC(A)	24	1.47	0.06		

\*Diferencias específicas  $p < 0.05$

Tabla. A2. 6. Análisis de comparaciones múltiples sobre la biomasa fitoplanctónica durante secas 2007, efecto de la adición sobre los tratamientos.

**Fisher's LSD Multiple-Comparison Test**

Alpha=0.050 Error Term=B(A) DF=8 MSE=0.033525 Critical Value=2.30

Group	Count	Different From Groups
Control	12	N:P 16, + N
+N	12	Control, + P, N:P 16
+ P	12	N:P 16, + N
N:P 16	12	Control, + P, + N

Tabla. A2. 7. Análisis de comparaciones múltiples sobre la biomasa fitoplanctónica durante secas 2007, efecto de la adición sobre cada día de duración del experimento.

**Fisher's LSD Multiple-Comparison Test**

Alpha=0.050 Error Term=BC(A) DF=24 MSE=6.133056E-02 Critical Value=2.06

Group	Count	Different From Groups
1	12	7
3	12	7
5	12	
7	12	1, 3

Tabla. A2. 8. Análisis de comparaciones múltiples sobre la biomasa fitoplanctónica durante secas 2007. Interacción tratamiento-días.

<b>Fisher's LSD Multiple-Comparison Test</b>		
Alpha=0.050 Error Term=BC(A) DF=24 MSE=6.133056E-02 Critical Value=2.063899		
Group	Count	Different From Groups
Control,1	3	(N:P 16,5), (N:P 16,7), (+ N,1), (+ N,3) (+ N,5), (+ N,7)
Control,3	3	(N:P 16,5), (N:P 16,7), (+ N,1), (+ N,3) (+ N,5), (+ N,7)
Control,5	3	(N:P 16,7), (+ N,1), (+ N,3), (+ N,5) (+ N,7)
Control,7	3	(N:P 16,7), (+ N,1), (+ N,3), (+ N,5) (+ N,7)
+ N,1	3	(Control,1), (Control,3), (+ P,3), (+ P,1) (+ P,5), (N:P 16,3), (Control,5) (Control,7), (N:P 16,1), (+ P,7)
+ N,3	3	(Control,1), (Control,3), (+ P,3), (+ P,1) (+ P,5), (N:P 16,3), (Control,5) (Control,7), (N:P 16,1), (+ P,7)
+ N,5	3	(Control,1), (Control,3), (+ P,3), (+ P,1) (+ P,5), (N:P 16,3), (Control,5) (Control,7), (N:P 16,1), (+ P,7), (N:P 16,5)
+ N,7	3	(Control,1), (Control,3), (+ P,3), (+ P,1) (+ P,5), (N:P 16,3), (Control,5) (Control,7), (N:P 16,1), (+ P,7), (N:P 16,5)
+ P,1	3	(N:P 16,7), (+ N,1), (+ N,3), (+ N,5) (+ N,7)
+ P,3	3	(N:P 16,7), (+ N,1), (+ N,3), (+ N,5) (+ N,7)
+ P,5	3	(N:P 16,7), (+ N,1), (+ N,3), (+ N,5) (+ N,7)
+ P,7	3	(N:P 16,7), (+ N,1), (+ N,3), (+ N,5) (+ N,7)
N:P 16,1	3	(N:P 16,7), (+ N,1), (+ N,3), (+ N,5) (+ N,7)
N:P 16,3	3	(N:P 16,7), (+ N,1), (+ N,3), (+ N,5) (+ N,7)
N:P 16,5	3	(Control,1), (Control,3), (+ N,5), (+ N,7)
N:P 16,7	3	(Control,1), (Control,3), (+ P,3), (+ P,1) (+ P,5), (N:P 16,3), (Control,5) (Control,7), (N:P 16,1), (+ P,7)

**ABUNDANCIA DEL PICOFITOPLANCTON- SECAS 2006**

Tabla. A2. 9. Tabla del análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) del efecto de los nutrientes por tratamiento durante los días del experimento sobre la abundancia del picofitoplancton durante la época de secas 2006.

<b>SECAS 2006</b>					
Fuente	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Nivel de probabilidad
A: Tratamientos	3	14.8	4.93	9.99	0.004421*
B(A): Cosmos	8	3.95	0.49		
C: Días	3	3.25	1.08	2.46	0.087229*
Interacción AC	9	8.66	0.96	2.19	0.060852*
BC(A)	24	10.55	0.44		

\*Diferencias específicas  $p < 0.05$

Tabla. A2. 10. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del picofitoplancton durante secas 2006, efecto de la adición sobre los tratamientos.

**Fisher's LSD Multiple-Comparison Test**

Alpha=0.050 Error Term=B(A) DF=8 MSE=0.4938 Critical Value=2.30

Group	Count	Different From Groups
C	12	N:P16, +N
+N	12	C, +P
+P	12	N:P16, +N
N:P16	12	C, +P

Tabla. A2. 11. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del picofitoplancton durante secas 2006, efecto de la adición sobre cada día de duración del experimento.

**Fisher's LSD Multiple-Comparison Test**

Alpha=0.050 Error Term=BC(A) DF=24 MSE=0.439 Critical Value=2.06

Group	Count	Different From Groups
7	12	1, 3
5	12	
1	12	7
3	12	7

Tabla. A2. 12. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del picofitoplancton durante secas 2006. Interacción tratamiento-días.

Fisher's LSD Multiple-Comparison Test		
Alpha=0.050 Error Term=BC(A) DF=24 MSE=0.4397889 Critical Value=2.06		
Group	Count	Different From Groups
C,1	3	(+P,7), (C,5), (C,7)
C,3	3	(+P,7), (C,5)
C,5	3	(C,3), (+P,5), (+P,3), (N:P16,5), (+N,1) (C,1), (N:P16,3), (N:P16,7), (N:P16,1) (+N,3), (+N,5), (+N,7)
C,7	3	(+P,3), (N:P16,5), (+N,1), (C,1), (N:P16,3) (N:P16,7), (N:P16,1), (+N,3), (+N,5), (+N,7)
+N,1	3	(+P,7), (C,5), (C,7)
+N,3	3	(+P,7), (C,5), (C,7)
+N,5	3	(+P,7), (C,5), (C,7)
+N,7	3	(+P,7), (C,5), (C,7)
+P,1	3	(+P,7)
+P,3	3	(+P,7), (C,5), (C,7)
+P,5	3	(+P,7), (C,5)
+P,7	3	(+P,1), (C,3), (+P,5), (+P,3), (N:P16,5) (+N,1), (C,1), (N:P16,3), (N:P16,7) (N:P16,1), (+N,3), (+N,5), (+N,7)
N:P16,1	3	(+P,7), (C,5), (C,7)
N:P16,3	3	(+P,7), (C,5), (C,7)
N:P16,5	3	(+P,7), (C,5), (C,7)
N:P16,7	3	(+P,7), (C,5), (C,7)



**ABUNDANCIA DEL PICOFITOPLANCTON- SECAS 2007**

Tabla. A2. 13. Tabla del análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) del efecto de los nutrientes por tratamiento durante los días del experimento sobre la abundancia del picofitoplancton durante la época de secas 2007.

<b>SECAS 2007</b>					
Fuente	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Nivel de probabilidad
A: Tratamientos	3	1.89	0.63	11.16	0.003131*
B(A): Cosmos	8	0.45	0.06		
C: Días	3	0.65	0.22	5.91	0.003619*
Interacción AC	9	0.26	0.03	0.78	0.632602
BC(A)	24	0.88	0.04		

\*Diferencias específicas  $p < 0.05$

Tabla. A2. 14. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del picofitoplancton durante secas 2007, efecto de la adición sobre los tratamientos.

**Fisher's LSD Multiple-Comparison Test**

Alpha=0.050 Error Term=B(A) DF=8 MSE=5.645208E-02 Critical Value=2.30

Group	Count	Different From Groups
C	12	+P, NP16, +N
+N	12	C, +P
+P	12	C, NP16, +N
NP16	12	C, +P

Tabla. A2. 15. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del picofitoplancton durante secas 2007, efecto de la adición sobre cada día de duración del experimento.

**Fisher's LSD Multiple-Comparison Test**

Alpha=0.050 Error Term=BC(A) DF=24 MSE=3.679375E-02 Critical Value=2.06

Group	Count	Different From Groups
1	12	5, 7
3	12	7
5	12	1
7	12	1, 3

Tabla. A2. 16. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del picofitoplancton durante secas 2007. Interacción tratamiento-días.

## Fisher's LSD Multiple-Comparison Test

Alpha=0.050 Error Term=BC(A) DF=24 MSE=3.679375E-02 Critical Value=2.06

Group	Count	Different From Groups
C,1	3	(+P,1), (+P,3), (+P,7), (+P,5), (+N,1) (NP16,1), (+N,3), (NP16,3), (NP16,5), (+N,5) (NP16,7), (+N,7)
C,3	3	(+P,1), (+P,3), (+P,7), (+P,5), (+N,1) (NP16,1), (+N,3), (NP16,3), (NP16,5), (+N,5) (NP16,7), (+N,7)
C,5	3	(NP16,5), (+N,5), (NP16,7), (+N,7)
C,7	3	(NP16,5), (+N,5), (NP16,7), (+N,7)
+N,1	3	(C,3), (C,1), (NP16,7), (+N,7)
+N,3	3	(C,3), (C,1), (+N,7)
+N,5	3	(C,3), (C,1), (C,5), (C,7), (+P,1), (+P,3) (+P,7)
+N,7	3	(C,3), (C,1), (C,5), (C,7), (+P,1), (+P,3) (+P,7), (+P,5), (+N,1), (NP16,1), (+N,3) (NP16,3)
+P,1	3	(C,3), (C,1), (+N,5), (NP16,7), (+N,7)
+P,3	3	(C,3), (C,1), (+N,5), (NP16,7), (+N,7)
+P,7	3	(C,3), (C,1), (+N,5), (NP16,7), (+N,7)
+P,5	3	(C,3), (C,1), (NP16,7), (+N,7)
NP16,1	3	(C,3), (C,1), (NP16,7), (+N,7)
NP16,3	3	(C,3), (C,1), (+N,7)
NP16,5	3	(C,3), (C,1), (C,5), (C,7)
NP16,7	3	(C,3), (C,1), (C,5), (C,7), (+P,1), (+P,3) (+P,7), (+P,5), (+N,1), (NP16,1)

**ABUNDANCIA DEL NANO-MICROFITOPLANCTON- SECAS 2006**

Tabla. A2. 17. Tabla del análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) del efecto de los nutrientes por tratamiento durante los días del experimento sobre la abundancia del nano-microfitoplancton durante la época de secas 2006.

<b>SECAS 2006</b>					
Fuente	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Nivel de probabilidad
A: Tratamiento	3	1.06	0.35	1.67	0.24886
B(A): Cosmos	8	1.69	0.21		
C: Días	3	0.90	0.30	2.42	0.092101*
AC	9	2.38	0.26	2.14	0.068507*
BC(A)	23	2.85	0.12		

\*Diferencias específicas  $p < 0.05$

Tabla. A2. 18. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del nano-microfitoplancton durante secas 2006, efecto de la adición sobre los tratamientos.

**Fisher's LSD Multiple-Comparison Test**

Alpha=0.050 Error Term=B(A) DF=8 MSE=0.21 Critical Value=2.30

Group	Count	Different From Groups
C	12	
+ N	12	
+ P	11	
N:P 16	12	

Tabla. A2. 19. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del nano-microfitoplancton durante secas 2006, efecto de la adición sobre cada día de duración del experimento.

**Fisher's LSD Multiple-Comparison Test**

Alpha=0.050 Error Term=BC(A) DF=23 MSE=0.12 Critical Value=2.06

Group	Count	Different From Groups
3	12	7
1	11	
5	12	
7	12	3

Tabla. A2. 20. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del nano-microfitoplancton durante secas 2006. Interacción tratamiento-días.

Fisher's LSD Multiple-Comparison Test

Alpha=0.050 Error Term=BC(A) DF=23 MSE=0.1237055 Critical Value=

Group	Count	Different From Groups
C,1	3	(+ P,3), (N:P 16,1), (+ P,1), (C,7)
C,3	3	
C,5	3	(+ N,7), (N:P 16,7)
C,7	3	(+ N,5), (C,1), (+ N,7), (N:P 16,7)
+ N,1	3	
+ N,3	3	
+ N,5	3	(+ P,3), (N:P 16,1), (+ P,1), (C,7)
+ N,7	3	(+ P,3), (N:P 16,1), (+ P,1), (C,7), (C,5)
+ P,1	2	(+ N,5), (C,1), (+ N,7), (N:P 16,7)
+ P,3	3	(N:P 16,5), (+ N,5), (C,1), (+ N,7) (N:P 16,7)
+ P,5	3	
+ P,7	3	
N:P 16,1	3	(N:P 16,5), (+ N,5), (C,1), (+ N,7) (N:P 16,7)
N:P 16,3	3	
N:P 16,5	3	(+ P,3), (N:P 16,1)
N:P 16,7	3	(+ P,3), (N:P 16,1), (+ P,1), (C,7), (C,5)

**ABUNDANCIA DEL NANO-MICROFITOPLANCTON- SECAS 2007**

Tabla. A2. 21. Tabla del análisis de varianza de medidas repetidas (ANDEVA-MR) del efecto de los nutrientes por tratamiento durante los días del experimento sobre la abundancia del nano-microfitoplancton durante la época de secas 2007.

<b>SECAS 2007</b>					
Fuente	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Cuadrados medios	F	Nivel de probabilidad
A: Tratamiento	3	2.59	0.86	4.25	0.045105*
B(A): Cosmos	8	1.62	0.20		
C: Días	3	3.41	1.14	5.07	0.007667*
AC	9	4.54	0.50	2.25	0.056611*
BC(A)	23	5.16	0.22		

\*Diferencias específicas  $p < 0.05$

Tabla. A2. 22. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del nano-microfitoplancton durante secas 2007, efecto de la adición sobre los tratamientos.

**Fisher's LSD Multiple-Comparison Test**

Alpha=0.050 Error Term=B(A) DF=8 MSE=0.202853 Critical Value=2.30

Group	Count	Different From Groups
C	12	+ N
+ N	12	C, + P
+ P	11	+ N
N:P 16	12	

Tabla. A2. 23. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del nano-microfitoplancton durante secas 2007, efecto de la adición sobre cada día de duración del experimento.

**Fisher's LSD Multiple-Comparison Test**

Alpha=0.050 Error Term=BC(A) DF=23 MSE=0.2242757 Critical Value=2.06

Group	Count	Different From Groups
1	11	5, 3
3	12	1
7	12	
5	12	1

Tabla. A2. 24. Análisis de comparaciones múltiples sobre la abundancia del nano-microfitoplancton durante secas 2007. Interacción tratamiento-días.

Fisher's LSD Multiple-Comparison Test

Alpha=0.050 Error Term=BC(A) DF=23 MSE=0.2242757 Critical Value=2.06

Group	Count	Different From Groups
C,1	3	
C,3	3	(N:P 16,1), (+ P,1), (C,7)
C,5	3	(N:P 16,3), (+ N,5), (+ P,3), (+ N,7)
C,7	3	(N:P 16,5), (+ N,3), (C,3), (N:P 16,7) (N:P 16,3), (+ N,5), (+ P,3), (+ N,7)
+ N,1	3	(N:P 16,1)
+ N,3	3	(N:P 16,1), (+ P,1), (C,7)
+ N,5	3	(N:P 16,1), (+ P,1), (C,7), (+ P,7), (C,5)
+ N,7	3	(N:P 16,1), (+ P,1), (C,7), (+ P,7), (C,5) (+ P,5)
+ P,1	2	(N:P 16,5), (+ N,3), (C,3), (N:P 16,7) (N:P 16,3), (+ N,5), (+ P,3), (+ N,7)
+ P,3	3	(N:P 16,1), (+ P,1), (C,7), (+ P,7), (C,5)
+ P,5	3	(+ N,7)
+ P,7	3	(N:P 16,7), (N:P 16,3), (+ N,5), (+ P,3) (+ N,7)
N:P 16,1	3	(+ N,1), (N:P 16,5), (+ N,3), (C,3) (N:P 16,7), (N:P 16,3), (+ N,5), (+ P,3) (+ N,7)
N:P 16,3	3	(N:P 16,1), (+ P,1), (C,7), (+ P,7), (C,5)
N:P 16,5	3	(N:P 16,1), (+ P,1), (C,7)
N:P 16,7	3	(N:P 16,1), (+ P,1), (C,7), (+ P,7)



ANEXO 2.2

Tabla. A2.2.1. Listado de especies registradas durante la época de secas 2006 y sus autovalores (*loadings*) de de acuerdo al Análisis de Componentes Principales. 213

Tabla. A2.2.2. Listado de especies registradas durante la época de secas 2007 y sus autovalores (*loadings*) de de acuerdo al Análisis de Componentes Principales. 214

Tabla. A2.2.3. Prueba *t* sobre las tasas de crecimiento del fitoplancton durante secas 2006 en los tratamientos +N y N:P 16 vs Control..... 215

Tabla. A2.2.4. Prueba *t* sobre las tasas de crecimiento del fitoplancton durante secas 2007 en los tratamientos +N y N:P 16 vs Control..... 215

## LISTADO DE ESPECIES SECAS 2006

Tabla. A2.2.1. Listado de especies registradas durante la época de secas 2006 y sus autovalores (*loadings*) de acuerdo al Análisis de Componentes Principales.

Clave	Especie	Abundancia	CP	CP	CP
		Cel l <sup>-1</sup>	1	2	3
Ach cur	<i>Achnantes curvistrum</i> Brun	1.36E+04	-0.19	-0.31	0.11
Act	<i>Actinocyclus</i> sp. Ehrenberg, 1837	3.09E+02	-0.20	-0.69	-0.56
Amp mac	<i>Amphora macilenta</i> Gregory	1.50E+04	0.05	1.09	1.95
Amp sp	<i>Amphora proteus</i> Gregory	1.21E+03	0.66	-0.85	-0.95
Calyp	<i>Calyptrella robusta</i> Hernandez -Becerril y Meave del Castillo	8.07E+02	-0.85	-0.77	0.43
Chaeto	<i>Chaetoceros pendulus</i> Kartsten	6.92E+01	-0.59	-0.78	0.08
Chaeto 1	<i>Chaetoceros</i> sp. Ehrenberg, 1844	8.77E+02	-0.76	0.62	-0.28
Cocco	<i>Cocconeis</i> sp. Ehrenberg, 1837	1.73E+02	-0.77	-0.74	0.23
Cos arg	<i>Coscinodiscus argus</i> Ehrenberg	3.00E+03	-1.43	0.29	2.04
Cos bou	<i>Coscinodiscus bouvet</i> Karsten	1.11E+03	-0.87	-0.77	0.47
Cos gran	<i>Coscinodiscus granii</i> Gough	1.47E+02	-0.26	-0.80	-0.42
Cos rad	<i>Coscinodiscus radiatus</i> Ehrenberg	7.70E+03	-0.69	1.91	1.06
Det	<i>Detonula pumila</i> (Castracane) Schütt	3.60E+02	-0.04	-0.63	-0.82
Dip	<i>Diploneis</i> sp. Ehrenberg ex Cleve, 1894	3.27E+03	-1.00	0.52	0.05
Ent ala	<i>Entomoneis alata</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	3.98E+03	-0.31	0.55	0.70
Gramm	<i>Grammatophora marina</i> (Lyngbye) Kützing	1.50E+03	-0.88	-0.78	0.51
Guin	<i>Guinardia delicatula</i> (Cleve) Hasle	1.38E+02	-0.60	-0.80	0.16
Lepto mi	<i>Leptocylindrus minimus</i> Gran	2.31E+02	-0.79	-0.75	0.27
Lycm	<i>Licmophora</i> sp. C. Agardh	5.26E+02	-0.18	-0.56	-0.28
Nav dir	<i>Navicula directa</i> (Wm. Smith) Ralfs in Pitchard	2.57E+04	0.94	1.52	0.97
Nav dis	<i>Navicula distans</i> (Wm. Smith) Ralfs in Pitchard	2.77E+03	-0.91	-0.79	0.59
Nav sp1	<i>Navicula</i> sp. Bory de Saint-Vincent, 1822	6.20E+03	-0.64	0.73	1.06
Nitzccha	<i>Nitzschia closterium</i> Wv. Smith	1.36E+05	2.88	-0.71	1.44
Nitzsch1	<i>Nitzschia granulata</i> Grunow in Cleve y Möller	2.71E+03	-0.40	-0.78	0.08
Nitzsch2	<i>Nitzschia</i> sp. Hassall, 1845	3.58E+03	-0.74	0.93	-0.81
Nitzsch3	<i>Nitzschia longa</i> Grunow in Cleve y Grunow	6.62E+03	-1.26	1.69	0.34
Par sul	<i>Paralia sulcata</i> (Ehrenberg) Cleve	2.51E+03	-0.27	-0.88	0.38
Pleuro	<i>Pleurosigma</i> sp. W. Smith, 1852	3.02E+03	-0.07	-1.00	0.14
Prob ala	<i>Proboscia alata</i>	1.73E+02	-0.77	-0.74	0.23
Pseudo	<i>Pseudonitzschia</i> sp. H. Peragallo in H. & M. Peragallo, 1900	1.77E+04	2.19	0.89	-1.53
Pseudo c	<i>Pseudosolenia calcal-avis</i> (Schultze) Sundström	1.44E+03	0.49	0.32	-1.11
Rhiz imb	<i>Rhizosolenia imbricata</i> Brightwell	2.65E+02	-0.68	0.11	-0.29
Sur fas	<i>Surirella fastuosa</i> Ehrenberg	1.82E+03	-1.31	0.29	1.10
Syn crys	<i>Synedra crystalina</i> (Agardh) Kützing	1.73E+02	-0.77	-0.74	0.23
Tha nitz	<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow) Hustedt	7.17E+03	1.22	-1.44	1.21
Thalass	<i>Thalassiosira</i> sp. Cleve, 1873	3.48E+05	2.10	-0.28	2.92
Dyc fib	<i>Dyctiocha fibula</i> Ehrenberg	1.61E+02	-0.68	-0.36	-0.14
Ciano 1	<i>Ciano filamentosa</i> Anabaena	2.15E+03	1.01	-0.99	-1.03
Ciano 2	<i>Ciano filamentosa</i> Oscillatoria	4.64E+02	-0.07	-0.61	-0.75
Ciano 3	<i>Ciano filamentosa</i> Spirulina	1.47E+03	-0.18	-1.05	0.19
Cer fur	<i>Ceratium furca</i> var. <i>eugrammun</i> (Ehrenberg) Schiller	7.38E+02	-0.77	0.05	0.00
Cer sym	<i>Ceratium symmetricum</i> Pavillard	5.80E+02	-0.03	-0.37	-0.73
Dino	<i>Dinoflagelado desnudo tipo Gymnodinium</i>	1.60E+03	0.86	0.22	-1.22
Din cau	<i>Dinophysis caudata</i> Saville-Kent	2.12E+03	-0.08	1.00	-0.50
Gony pol	<i>Gonyaulax polygrama</i> Stein	1.25E+04	2.00	0.46	-1.34
Proro 1	<i>Prorocentrum</i> sp. Ehrenberg, 1834	5.11E+02	-0.06	-0.61	-0.75
Proro 2	<i>Prorocentrum dentatum</i> Stein	5.83E+02	0.33	-0.59	-1.09
Proro gr	<i>Prorocentrum gracile</i> Schütt	3.11E+03	-0.93	1.21	-0.51
Proro mic	<i>Prorocentrum micans</i> Ehrenberg	4.04E+03	-0.66	1.81	-0.86
Proto co	<i>Protoperidinium conicum</i> (Gran) Balech	1.68E+04	0.68	2.07	-0.75
Proto 2	<i>Protoperidinium steinii</i> (Jørgensen) Balech	5.99E+04	2.06	-1.15	-1.02
Proto 3	<i>Protoperidinium crassipes</i> (Kofoid) Balech	8.92E+00	0.10	0.24	-0.71
Scrip	<i>Scripsiella trochoidea</i> (Stein) Loeblich	3.21E+04	0.85	2.40	-1.98
Cripto	<i>Cryptofita Cryptomonas</i> sp. Ehrenberg, 1831	1.26E+04	0.97	0.45	0.84
Muy rub	<i>Myrionecta rubra</i> (Lohmann, 1908) Jankowski, 1976.	8.29E+04	1.36	-0.76	1.62
Syn	<i>Synechococcus</i> sp. Nägeli, 1849	2.54E+05	2.17	2.43	2.69



Tabla. A2.2.2. Listado de especies registradas durante la época de secas 2007 y sus autovalores (loadings) de acuerdo al Análisis de Componentes Principales.

Clave	Especie	Abundancia Células l <sup>-1</sup>	CP 1	CP 2
Amp mac	<i>Amphora macilenta</i> Gregory	1.79E+03	0.40	-0.02
Bact	<i>Bacteriastrum</i> sp.	5.26E+02	-0.57	-1.18
Chae 1	<i>Chaetoceros</i> sp. Ehrenberg, 1844	2.53E+03	-0.01	-1.62
Cos arg	<i>Coscinodiscus argus</i> Ehrenberg	5.54E+01	-0.80	-0.26
Cos bou	<i>Coscinodiscus bouvet</i> Karsten	2.75E+02	-0.81	0.07
Cos rad	<i>Coscinodiscus radiatus</i> Ehrenberg	1.27E+03	0.27	0.36
Cos sp	<i>Coscinodiscus</i> sp. Ehrenberg, 1839	2.31E+01	-0.86	-0.75
Cycl	<i>Cyclotella</i> sp. (Kützing) Brébisson, 1838	5.81E+02	-0.05	1.14
Det	<i>Detonula pumila</i> (Castracane) Schütt	1.85E+01	-0.87	-0.75
Ent ala	<i>Entomoneis alata</i> (Ehrenberg) Ehrenberg	2.86E+02	-0.45	-0.05
Lepto da	<i>Leptocylindrus danicus</i> Cleve	1.66E+02	-0.73	-0.90
Nav sp1	<i>Navicula</i> sp. <i>Bory de Saint-Vincent, 1822</i>	1.25E+02	-0.78	-0.53
Nav dir	<i>Navicula directa</i> (Wm. Smith) Ralfs in Pitchard	4.95E+03	1.09	0.02
Pseudoni	<i>Pseudonitzschia</i> sp. H.Peragallo in H. & M. Peragallo, 1900	9.23E+01	-0.65	-0.88
Thal nit	<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow) Husted	1.38E+02	-0.65	-0.16
Thalass	<i>Thalassiosira</i> sp. Cleve, 1873	3.48E+04	1.68	-1.89
Sur fas	<i>Surirella fastuosa</i> Ehrenberg	1.05E+03	0.08	2.08
Nitzccha	<i>Nitzschia closterium</i> Wv. Smith	6.16E+04	2.08	-0.50
Par sul	<i>Paralia sulcata</i> (Ehrenberg) Cleve	7.03E+03	1.07	-0.95
Dia pen	Diatomea penal	1.38E+02	-0.38	1.76
Ciano 1	Ciano filamentosa <i>Anabaena</i>	1.66E+02	-0.71	-0.86
Din cau	<i>Dinophysis caudata</i> Saville-Kent	8.31E+01	-0.78	-0.44
Din tec	Dinoflagelado tecado	2.63E+02	-0.70	0.73
Gony pol	<i>Gonyaulax polygrama</i> Stein	1.94E+02	-0.67	-0.75
Pror gra	<i>Prorocentrum gracile</i> Schütt	4.36E+02	-0.55	0.87
Proto 1	<i>Protoperidinium</i> sp. 1	4.52E+02	-0.47	0.80
Proto 2	<i>Protoperidinium</i> sp. 2	2.64E+03	0.31	1.26
Proto co	<i>Protoperidinium conicum</i> (Gran) Balech	3.01E+04	0.57	1.80
Cripto	Criptofita <i>Cryptomonas</i> sp. Ehrenberg, 1831	2.57E+03	0.84	0.05
Myr	<i>Myrionecta rubra</i> (Lohmann, 1908) Jankowski, 1976.	4.57E+03	1.01	-0.39
Syn	<i>Synechococcus</i> sp. Nägeli, 1849	4.17E+04	3.35	0.41

Tabla. A2.2.3. Prueba *t* sobre las tasas de crecimiento del fitoplancton durante secas 2006 en los tratamientos +N y N:P 16 vs Control.

Especie	Control vs +N		Control vs N:P 16	
	<i>t</i>	<i>P</i> ( <i>T</i> ≤ <i>t</i> )	<i>t</i>	<i>P</i> ( <i>T</i> ≤ <i>t</i> )
<i>Amphora macilenta</i>	-0.79	0.24	-0.96	0.39
<i>Coscinodiscus radiatus</i>	3.86	0.01	1.50	0.21
<i>Navicula directa</i>	-1.39	0.12	0.45	0.68
<i>Nitzschia closterium</i>	-1.72	0.08	-1.29	0.27
<i>Prorocentrum</i> spp.	1.69	0.08	-8.45	0.00
<i>Protoperdinium</i> spp.	-1.54	0.10	-1.43	0.23
<i>Pseudonitzschia</i>	-1.52	0.01	-3.13	0.04
<i>Thalassiosira</i> sp.	-4.55	0.010	-4.82	0.01
Criptofita	-0.11	0.46	0.84	0.45
<i>Myrionecta rubra</i>	0.05	0.10	-1.04	0.36
<i>Synechococcus</i> sp.	-3.59	0.02	-1.92	0.06

Tabla. A2.2.4. Prueba *t* sobre las tasas de crecimiento del fitoplancton durante secas 2007 en los tratamientos +N y N:P 16 vs Control.

Especie	Control vs +N		Control vs N:P 16	
	<i>t</i>	<i>P</i> ( <i>T</i> ≤ <i>t</i> )	<i>t</i>	<i>P</i> ( <i>T</i> ≤ <i>t</i> )
<i>Amphora macilenta</i>	-0.58	0.295	-2.61	0.030
<i>Coscinodiscus radiatus</i>	-4.04	0.008	-2.94	0.021
<i>Navicula directa</i>	-1.90	0.065	-3.35	0.014
<i>Nitzschia closterium</i>	-0.44	0.341	-0.99	0.188
<i>Prorocentrum</i> spp.	-	-	-	-
<i>Protoperdinium</i> spp.	-31.30	0.000	0.21	0.422
<i>Suirella fastuosa</i>	-5.23	0.003	-3.49	0.013
<i>Thalassiosira</i> sp.	-13.23	0.000	-2.41	0.037
Criptofita	-3.33	0.015	-4.26	0.007
<i>Myrionecta rubra</i>	-2.17	0.048	-1.70	0.082
<i>Synechococcus</i> sp.	-0.83	0.226	-0.18	0.432



***ANEXO 3. Artículo Publicado***

Disponible en:

<http://dl.dropbox.com/u/16950068/JPlanktonRes-32%289%29-1283-Varona%20et%20al.pdf>