



03065
1
20j

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

COLEGIO DE CIENCIAS Y HUMANIDADES
UNIDAD ACADEMICA DE LOS CICLOS
PROFESIONALES Y POSGRADO

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología Especialización,
Maestría y Doctorado en Ciencias del Mar

ESTIMACION DE TASAS DE FIJACION DE NITROGENO ATMOSFERICO EN LA BAHIA DE MAZATLAN, SINALOA, MEXICO

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

T E S I S

Que para obtener el grado de
Maestro en Ciencias del Mar
(Especialidad Oceanografía Química)

Presenta:

Luz María García de la Parra



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

CONTENIDO

I.	RESUMEN	
II.	INTRODUCCION.....	1
III.	ANTECEDENTES.....	12
IV.	AREA DE ESTUDIO.....	33
V.	METODOLOGIA.....	37
	1. Trabajo de Campo.....	37
	2. Trabajo de Laboratorio.....	38
	3. Fijación de nitrógeno.....	40
	4. Análisis de etileno por Cromatografía de gases...41	
VI.	RESULTADOS.....	45
VII.	DISCUSION.....	60
VIII.	CONCLUSIONES.....	79
IX.	RECOMENDACIONES.....	80
X.	BIBLIOGRAFIA CITADA.....	82

RESUMEN

Dada la importancia del nitrógeno como elemento esencial para todos los organismos vivos resulta importante evaluar el proceso de fijación de nitrógeno. Por medio de este proceso el nitrógeno atmosférico es transformado a una forma asimilable por los organismos para después ser incorporado a su biomasa celular.

Para evaluar la fijación de nitrógeno en la Bahía de Mazatlán debida a Oscillatoria erythraea, cianobacteria fijadora de nitrógeno, se realizaron varios muestreos. Estos se efectuaron en 7 estaciones distribuidas en el litoral de Mazatlán. También se registraron las condiciones ambientales en las que se encontró esta cianobacteria. El período de muestreo abarcó de julio de 1983 a marzo de 1984.

La prueba de fijación de nitrógeno se realizó mediante la técnica de reducción del acetileno. El producto de esta reducción, el etileno, se cuantificó por cromatografía de gases. Se encontró una amplia variación en los valores de fijación de nitrógeno. El valor promedio fue de 0.052 pg N/célula h para una densidad promedio de células de 22.8×10^6 células/m³, comparando este valor de fijación de nitrógeno con los encontrados en otros lugares se observa que es del orden de los encontrados en el Mar Caribe (0.077 pg N/célula h) y Océano Atlántico Tropical (0.078 pg N/célula h), pero inferior al del Océano Pacífico (0.285 pg

N/célula h) y Mar de China (0.33 pg N/célula h). Sin embargo se considera que la fijación de nitrógeno es importante en esta zona cuando se presentan los florecimientos de O. erythraea.



Dr. Laurence D. Miller.

Director De Tesis

LISTA DE FIGURAS

- FIGURA 1. Ciclo biogeoquímico del nitrógeno.
- FIGURA 2. Mecanismo de acción de la nitrogenasa.
- FIGURA 3. Ubicación de la Bahía de Mazatlán, Sin., México.
- FIGURA 4. Cromatogramas y curva estándar de etileno.
- FIGURA 5. Variación de la temperatura ($^{\circ}\text{C}$).
- FIGURA 6. Variación de la concentración del oxígeno disuelto (ml/l).
- FIGURA 7. Variación de la salinidad (o/oo).
- FIGURA 8. Variación de la irradiancia relativa (K).
- FIGURA 9. Variación del índice de transparencia I/I0).
- FIGURA 10. Variación de la concentración de nitratos ($\mu\text{g-at/l}$).
- FIGURA 11. Variación de la concentración de nitritos ($\mu\text{g-at/l}$).
- FIGURA 12. Variación de la concentración de fosfatos ($\mu\text{g-at/l}$).
- FIGURA 13. Tricomas y colonia de Oscillatoria erythraea.
- FIGURA 14. Variación de la abundancia de O. erythraea (células/l).
- FIGURA 15. Variación mensual de la abundancia de O. erythraea (células/l).
- FIGURA 16. Variación de la fijación de nitrógeno (pg N/cel h).
- FIGURA 17. Variaciones mensuales de la abundancia y la temperatura.
- FIGURA 18. Variaciones mensuales de la abundancia y la salinidad.
- FIGURA 19. Variaciones mensuales de la abundancia y la concentración de oxígeno.

LISTA DE TABLAS

- TABLA I. Distribución mundial de Oscillatoria
- TABLA II. Temperatura.
- TABLA III. Salinidad.
- TABLA IV. Concentración de oxígeno disuelto.
- TABLA V. Irradiancia.
- TABLA VI. Índice de transparencia.
- TABLA VII. Concentración de nitratos.
- TABLA VIII. Concentración de nitritos.
- TABLA IX. Concentración de fosfatos.
- TABLA X. Abundancia de Oscillatoria erythraea.
- TABLA XI. Fijación de nitrógeno.
- TABLA XII. Concentración promedio de los nutrientes inorgánicos y la relación N/P.

I N T R O D U C C I O N

El nitrógeno es un elemento esencial para todos los sistemas biológicos. Termodinámicamente la forma más estable del nitrógeno es el nitrógeno molecular y es hacia esta forma que el nitrógeno regresará según las condiciones de equilibrio. Esto explica el hecho de que la reserva más grande de nitrógeno sobre la tierra, 79%, esté en la atmósfera (Brock *et al.*, 1984).

En el mar la forma más abundante de este elemento se presenta como nitrógeno molecular disuelto. Se ha estimado que las concentraciones de saturación de este gas, en ambientes acuáticos, están en un intervalo de 7.8 a 16.4 x 10⁻⁴ M N dependiendo de la salinidad del agua (Herbert *et al.*, 1977). Estas reservas tanto de la atmósfera como del mar son inaccesibles para la mayoría de las plantas y animales debido a la poca reactividad química y biológica de esta forma del nitrógeno. Por consiguiente el nitrógeno molecular (N₂) debe ser fijado, para ser aprovechado por los organismos. La utilización del nitrógeno molecular (N=N) significa que se requiere gran cantidad de energía para romper el triple enlace del nitrógeno, proceso que no todos los organismos son capaces de llevar a cabo.

En ambientes acuáticos, además del gas nitrógeno molecular disuelto, los principales compuestos de nitrógeno que se presentan son: nitratos (NO₃⁻), nitritos (NO₂⁻), amonio (NH₄⁺) y nitrógeno orgánico. Este último

incluye gran variedad de productos de degradación de la materia orgánica tales como aminoácidos, urea y metilaminas entre otros. Las concentraciones de todos estos compuestos, tanto orgánicos como inorgánicos, están determinadas por procesos biológicos y geoquímicos tales como las surgencias, difusión, advección y el hundimiento de organismos muertos, factores que causan variaciones en la distribución de estos compuestos en la columna de agua.

Dado el papel fundamental de los NO_3^- , los NO_2^- y el NH_4^+ que tienen en la producción primaria, es importante conocer las formas en las cuales el nitrógeno está disponible, los mecanismos químicos y biológicos que transforman dichos compuestos, así como los organismos involucrados y la dinámica de estos procesos. Los mencionados compuestos existen dentro de un equilibrio dinámico entre los diferentes procesos presentes en el ciclo del nitrógeno. Tales procesos son controlados casi exclusivamente por las actividades de los distintos microorganismos.

Los compuestos de nitrógeno son introducidos al mar principalmente por aportes atmosféricos como escurrimientos, agua de lluvia, ríos, intemperismo, lixiviación de rocas, etc.

Una pequeña parte de estos compuestos nitrogenados se forman como resultado de las descargas eléctricas producidas por los relámpagos y la gran mayoría se obtiene por la fijación biológica del nitrógeno. Esta última está

restringida a la actividad de bacterias y cianobacterias. Por otro lado, anualmente se remueven 9×10^6 toneladas de nitrógeno orgánico del mar debido a procesos de sedimentación (Riley y Chester, 1971).

La importancia de la fijación de nitrógeno y de los procesos de transformación de otros compuestos nitrogenados se esquematiza a través del ciclo del nitrógeno (Fig. 1).

El nitrógeno es un componente indispensable para la formación de aminoácidos, proteínas, ácidos nucleicos y otras biomoléculas. El vasto suministro del nitrógeno molecular es accesible solamente a microorganismos con la capacidad específica de fijar nitrógeno. Por lo tanto, la mayoría de los organismos necesitan formas combinadas de este elemento para la incorporación a la biomasa celular.

La conversión biológica de los diferentes compuestos nitrogenados inorgánicos (NO_3^- , NO_2^- y NH_4^+) en nitrógeno orgánico (proteínas, ácidos nucleicos, etc.) se conoce como asimilación. El fitoplancton satisface la mayoría de sus necesidades asimilando los compuestos inorgánicos de nitrógeno presentes en el mar, siendo su aprovechamiento limitado a la zona eufótica debido a la fotosíntesis. Aunque los tres compuestos inorgánicos de nitrógeno, mencionados anteriormente, pueden ser absorbidos por la mayoría de las especies de fitoplancton, por lo general el amonio es usado preferencialmente (Riley y Chester, 1971). Sin embargo, puesto que las concentraciones de nitratos son normalmente más altas que las del amonio, el nitrato es para

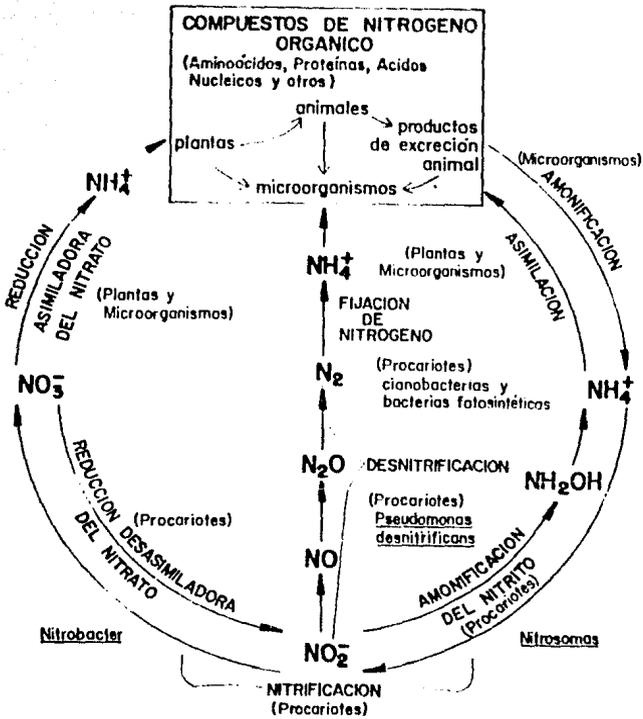
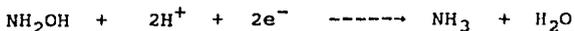
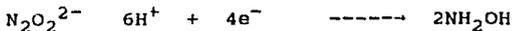


Figura 1. Ciclo biogeoquímico del nitrógeno indicando las formas químicas y los procesos involucrados (Tomado de Atlas y Bartha, 1981).

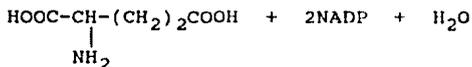
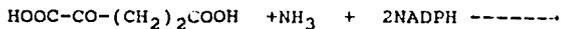
el fitoplancton la fuente principal de nitrógeno combinado (Herbert *et al.*, 1977). Además el nitrato es la más abundante de las tres formas de nitrógeno inorgánico en aguas superficiales con poca actividad biológica. En latitudes templadas cuando el crecimiento del fitoplancton ha removido la mayor parte del nitrato la forma más abundante es el amonio (Spencer, 1975). En áreas donde existen descargas urbanas el fitoplancton utiliza urea y ácido úrico. La habilidad para usar urea está restringida a algunas especies de fitoplancton, principalmente costeras y estuarinas, aunque cabe mencionar que son pocas las especies que utilizan compuestos de nitrógeno orgánico.

Cuando el nitrato se utiliza como fuente de nitrógeno, los organismos lo convierten intracelularmente a amonio, para después ser incorporado a los aminoácidos. Este proceso se llama reducción asimiladora del nitrato, porque el nitrógeno es asimilado en forma de proteína. Esta reducción se lleva a cabo en cuatro etapas:



El amonio producido por reducción, o asimilado directamente del agua de mar, que contiene este ión

disuelto, es convertido a ácido glutámico por la reacción con el ácido α -cetoglutarico en presencia de un agente reductor (NADPH).



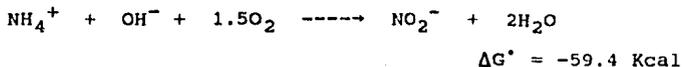
Todos los aminoácidos requeridos para la síntesis de las proteínas se forman a partir del ácido glutámico por reacciones de transaminación (Stryer, 1988; Lehninger, 1980).

A partir de la degradación de la materia orgánica el nitrógeno, en forma inorgánica, se reincorpora al ciclo biogeoquímico principalmente como amonio. Esta transformación se conoce como amonificación y es efectuada por varias especies de bacterias proteolíticas. Sin embargo, algunos compuestos orgánicos del nitrógeno son resistentes a la biodegradación y eventualmente se van al fondo del mar donde son incorporados a los sedimentos como material orgánico refractario.

Algo del amonio producido por amonificación se libera a la atmósfera donde es relativamente inaccesible a los sistemas biológicos. El amonio y otros compuestos de nitrógeno sufren en la atmósfera transformaciones químicas y fotoquímicas y a través de la precipitación pluvial regresan a la litósfera e hidrósfera. La cantidad estimada de nitrógeno por precipitación es de 2×10^8 ton/año (Atlas y

Bartha, 1981).

En ambientes aeróbicos el amonio puede ser oxidado primero a nitrito y después a nitrato en un proceso exergónico conocido como nitrificación. Este proceso de oxidación se lleva a cabo en dos pasos. El primero lo realizan las bacterias que oxidan amonio a nitrito (Nitrosomas) y el segundo las bacterias que oxidan el nitrito a nitrato (Nitrobacter) (Brock *et al.*, 1984).



La reducción de nitrato a nitrito también la realizan bacterias, algunas de las cuales son abundantes en el mar y en los sedimentos. Muchas especies del fitoplancton marino cuando crecen en aguas con concentraciones elevadas de nitrato excretan cantidades considerables de nitrito. Este fenómeno es más pronunciado a bajas intensidades luminosas. Tales condiciones existen en aguas costeras templadas en el otoño y en la parte más baja de la zona eufótica en aguas oceánicas tropicales (Spencer, 1975).

La desnitrificación, también llamada reducción desasimiladora, es la reducción biológica de nitrato hasta nitrógeno elemental. Microorganismos como las Pseudomonas denitrificans producen nitrógeno molecular cuando crecen en

aguas anóxicas, utilizando los iones nitrato como aceptores de electrones en lugar del oxígeno para la oxidación de la materia orgánica. La oxidación de la glucosa a través de la reducción de nitrato se describe como :



Este proceso es la principal vía por la cual el nitrógeno molecular se forma biológicamente y puesto que el N_2 está como fuente de nitrógeno, menos disponible a los organismos que el nitrato, la desnitrificación es un proceso hasta cierto punto perjudicial (Brock et al., 1984). La desnitrificación equivale a una pérdida neta de nitrógeno combinado de la biósfera perdiéndose alrededor de 2×10^8 ton N_2 /año (Postgate, 1981).

Por otro lado, el mencionado proceso es gran importancia ecológica ya que asegura la continuidad de los diferentes procesos involucrados en el ciclo del nitrógeno. La desnitrificación generalmente ocurre bajo concentraciones de oxígeno que no excedan de 0.10 ml/l (Goering y Dugdale, 1966).

La importancia de la fijación de nitrógeno en la productividad primaria radica en el hecho de que representa una fuente de nitrógeno inmediatamente disponible al fitoplancton (Goering et al., 1966). La fijación de nitrógeno consiste en la reducción de nitrógeno atmosférico a amonio. Posteriormente el amonio es

convertido a forma orgánica. En vista de que este proceso es endergónico se requiere una fuente abundante de energía. Fogg y Than Tun (1960) postularon que algunos organismos obtienen la energía necesaria para la fijación de nitrógeno de la radiación solar.

Se ha calculado que aproximadamente el 85% de la fijación de nitrógeno en la biósfera es de origen biológico, el resto se debe a fijación industrial y a fijación que se presenta químicamente en la atmósfera (Brock et al., 1984).

En general, el medio ambiente marino contiene pocas especies conocidas que fijen nitrógeno molecular. Entre éstas se encuentran algunas cianobacterias y ciertos grupos de bacterias. Cuantitativamente las cianobacterias contribuyen con la mayoría del nitrógeno fijado en ambientes acuáticos ya que se encuentran ampliamente distribuidas en aguas dulces, salobres y marinas (Herbert et al., 1977). Con excepción de especies de Oscillatoria las demás especies son litorales o costeras. Sin embargo las especies planctónicas que se presentan en mar abierto, donde la concentración de compuestos nitrogenados inorgánicos es baja, probablemente sean las más importantes en la economía del nitrógeno en los océanos.

Muchos estudios sobre Oscillatoria hacen de esta cianobacteria la más importante involucrada en la fijación de nitrógeno en mares tropicales y subtropicales (Dugdale et al., 1961, 1964; Goering et al., 1966; Taylor et al., 1973). Esta especie generalmente se presenta en aguas

térmicamente estratificadas, deficientes de nutrientes y que no muestran gran competencia con otras algas planctónicas (Spencer, 1975).

La fijación biológica de nitrógeno representa una fuente potencialmente importante de nitrógeno inorgánico en ambientes oligotróficos como los océanos (Dugdale *et al.*, 1971; Spencer, 1975; Sournia, 1970; Humm y Wicks, 1980). En cambio, es poco probable que en las regiones costeras la fijación de nitrógeno afecte los niveles de los diferentes compuestos de nitrógeno en la zona eufótica, dado que estas formas provienen de tres fuentes principales: aporte terrígeno, reciclaje y surgencias.

Los diferentes estudios realizados en la Bahía de Mazatlán han dado lugar a resultados aparentemente contradictorios. Así tenemos que Mee *et al.* (1984) consideraron a esta Bahía como tropical eutrófica y por otra parte los estudios fitoplanctónicos de Rojas (1984), han detectado florecimientos de Oscillatoria erythraea durante el verano. Esto llama la atención considerando que la presencia de esta cianobacteria ha sido reportada por muchos autores como característica de regiones oligotróficas dada su capacidad de fijar nitrógeno (Bowman y Lancaster, 1965; Dugdale *et al.*, 1971; Spencer, 1975; Sournia, 1970; Humm y Wicks, 1980).

Para resolver este aparente enigma, de que la fijación de nitrógeno se presenta tanto en regiones oligotróficas como en regiones eutróficas, como la Bahía de Mazatlán,

resulta interesante evaluar la fijación de nitrógeno en esta bahía y su importancia como contribuyente al ciclo del nitrógeno.

A N T E C E D E N T E S

Desde el siglo pasado existen estudios sobre leguminosas en las cuales se demostró que el nitrógeno atmosférico era convertido a diferentes formas combinadas por los organismos vivos. Este proceso se conoce como fijación de nitrógeno. En la naturaleza la fijación biológica de nitrógeno es controlada en parte por bacterias y cianobacterias de vida libre (fijación de nitrógeno no simbiótica) y las que existen en asociación con plantas (fijación de nitrógeno simbiótica). Esta asociación puede encontrarse en la filósfera o en la rizósfera.

Los organismos más importantes de la fijación de nitrógeno simbiótica son las bacterias del género Rhizobium las cuales invaden las raíces de las leguminosas terrestres, desarrollando nódulos donde se lleva a cabo la fijación de nitrógeno. También se presenta asociación simbiótica, principalmente por Anabaena y Azospirillum lipoferum con no leguminosas.

Los microorganismos más importantes de la fijación de nitrógeno no simbiótica son: las cianobacterias con heterocistos (Anabaena, Nostoc) y las que no presentan heterocistos (Oscillatoria, Plectonema). Existe una amplia variedad de otras bacterias que son capaces de fijar nitrógeno tanto aeróbicas (Azotobacter) como anaeróbicas (Clostridium) (Stanier et al., 1976).

No obstante que se conoce este fenómeno desde hace mucho tiempo y de que más del 90% del nitrógeno total que es adicionado a la superficie terrestre es de origen biológico, fue apenas en las últimas décadas que este proceso se reconoció con certeza en el mar. La ausencia de datos en el pasado sobre fijación de nitrógeno en el mar se ha debido: (1) a que las técnicas para medir la fijación de N_2 , con el grado necesario de sensibilidad, se han desarrollado recientemente; (2) a que las angiospermas noduladas, las cuales contribuyen con la mayoría del nitrógeno combinado en la tierra, están totalmente ausentes en el mar; y (3) a que las organismos capaces de fijar nitrógeno en el mar como las cianobacterias y algunas bacterias son de distribución limitada (Stewart, 1971).

Los microorganismos fijadores de nitrógeno presentan una reacción química similar a la que se lleva a cabo en el proceso industrial Haber-Bosh para obtener amoníaco como fertilizante.



En el proceso industrial el hidrógeno es producido a partir de gas natural y la reacción requiere alta temperatura, elevada presión y la presencia de un catalizador. En cambio en los microorganismos fijadores de nitrógeno, el hidrógeno lo proporcionan moléculas orgánicas que funcionan como agentes reductores. Estas son proteínas

especializadas llamadas ferredoxinas o flavodoxinas, las cuales tienen pesos moleculares que oscilan entre 6000 y 24000 daltones y tienen en común la propiedad de existir en las formas oxidada y reducida convirtiéndose de una a otra con facilidad. Las ferredoxinas contienen átomos de hierro que son los responsables de las propiedades de oxidorreducción de estas moléculas. De esta manera los microorganismos llevan a cabo la reacción de fijación de nitrógeno a temperatura y presión ordinarias, en presencia de un catalizador biológico (Postgate, 1981).

El catalizador biológico responsable de este proceso recibe el nombre de nitrogenasa. Esta enzima se ha aislado en más de 25 microorganismos fijadores de nitrógeno y todas las nitrogenasas aisladas son en general muy parecidas, independientemente del microorganismo del cual procedan.

La nitrogenasa está formada de dos metaloproteínas completamente diferentes, ninguna de las dos es activa sin la otra. Una de ellas contiene átomos de Fe y Mo con un peso molecular de 216000 daltones. La otra es más pequeña con un peso molecular de 60000 daltones y sólo contiene átomos de Fe. Ambas proteínas son irreversiblemente destruidas por el oxígeno (Robson y Postgate, 1980). Asimismo, se ha observado que la nitrogenasa se ve afectada por la luz (Fogg *et al.*, 1973).

En síntesis, para que se realice el proceso de fijación de nitrógeno es necesario un agente reductor, dos proteínas, ATP, Mg^{2+} e intensidades adecuadas de luz. En forma

esquemática la acción de la nitrogenasa puede explicarse en la Figura 2.

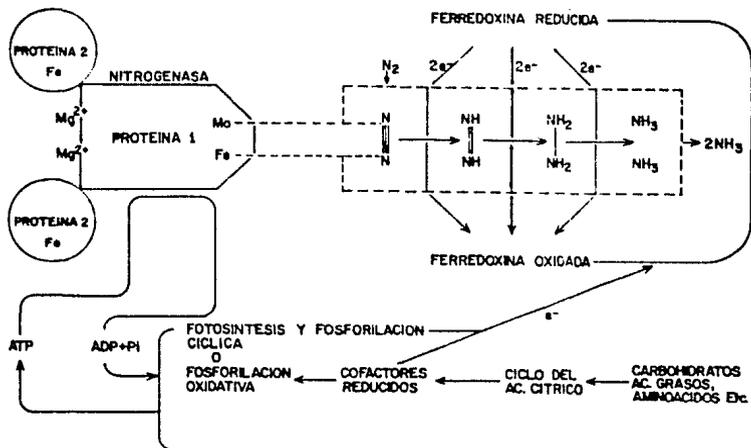


Figura 2. Mecanismo de acción de la nitrogenasa. (Tomado de Atlas y Bartha, 1981)

Debido a la sensibilidad de la nitrogenasa los microorganismos fijadores de nitrógeno han desarrollado mecanismos de regulación de su síntesis, de su actividad y de su protección. Con respecto a la regulación de la actividad de la nitrogenasa el producto de la utilización del ATP, el ADP, es un inhibidor de la enzima por lo tanto la cantidad de éste determina la velocidad con la que ésta funciona. El mecanismo de la regulación de la síntesis de la nitrogenasa consiste en que el principal producto de su actividad, el amoníaco, inhibe la síntesis de dicha enzima. Si en las proximidades hay amoníaco suficiente para las necesidades del microorganismo éste no sintetiza

nitrogenasa, y si hay menos de lo necesario, sintetiza únicamente la suficiente para satisfacer sus necesidades de fijación nitrógeno. Otras fuentes de nitrógeno como nitratos, urea y aminoácidos impiden con frecuencia la síntesis de la enzima, tal vez porque se convierten transitoriamente en amoníaco durante el metabolismo celular. Por lo general se produce nitrogenasa únicamente en el caso de que tenga una función y ésta es la fijación de nitrógeno (Postgate, 1981).

Existen varios mecanismos de protección de la nitrogenasa. Muchos microorganismos aeróbicos se comportan como microaerofílicos y pueden fijar nitrógeno en el aire únicamente si su respiración les permite reducir el nivel del oxígeno de su entorno hasta niveles inofensivos. En estos organismos, la respiración realiza una función protectora. Otro mecanismo protector es que ciertas cianobacterias filamentosas (Aphanizomenon flosaquae, Anabaena circinalis, Mostrac, Calothrix) han desarrollado células especializadas llamadas heterocistos que se encuentran intercaladas a lo largo del tricoma. Estos se desarrollan a partir de células vegetativas en respuesta a ciertas condiciones ambientales, tienen una pared gruesa translúcida que es impermeable a los gases (Humm y Wicks, 1980). A los heterocistos se les ha atribuido como principal función la de fijar nitrógeno (Stewart et al., 1968; Stewart, 1974; Fay et al., 1968; Fogg et al., 1973). Altas concentraciones de compuestos nitrogenados inhiben la

formación de heterocistos y existe una amplia correlación entre la formación de éstos y la fijación de nitrógeno. (Fogg et al., 1973; Horne y Goldman, 1972).

Algunas características relevantes de los heterocistos, en cuanto a su papel fundamental de ser los centros de actividad de la nitrogenasa, son: 1) tienen el fotosistema I activo por lo tanto pueden llevar a cabo la fosforilación oxidativa, 2) no desprenden oxígeno el cual inhibe a la nitrogenasa, 3) no fijan dióxido de carbono y 4) tienen una alta actividad reductora (Stewart, 1974).

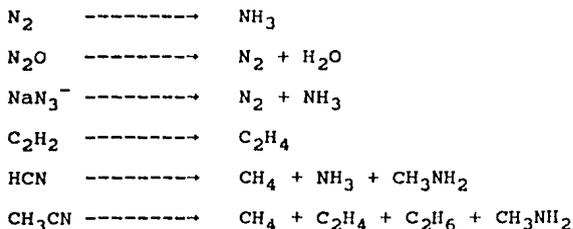
Fay y Walsby (1966) demostraron que en heterocistos aislados, la respiración es más vigorosa con respecto a las células vegetativas y en condiciones fuertemente reductoras. Es posible que la alta actividad respiratoria en los heterocistos proteja a la nitrogenasa del oxígeno (Fay et al., 1968; Stewart, 1980).

El mecanismo de protección de la nitrogenasa en especies que no poseen heterocistos (Spirulina sp, Oscillatoria sp o Gloeocapsa sp.) no se sabe con certeza. Sin embargo Carpenter y Price (1976) sugirieron que la fijación de nitrógeno en Oscillatoria se realiza en las células centrales de la colonia las cuales presentan una despigmentación en comparación con las células periféricas. Estas células centrales, así como los heterocistos, presentan las mismas características bioquímicas, no desprenden oxígeno protegiendo así a la nitrogenasa de la inactivación por este gas. Se ha observado que Oscillatoria

excreta polisacáridos para favorecer la formación de las colonias (Humm y Wicks, 1980) y de este modo crear un ambiente microaerobio como protección contra el oxígeno.

Esta cianobacteria también es muy sensible a la turbulencia, pues la acción de las olas separa los tricomas en la colonia permitiendo entrar al oxígeno y desactivar la nitrogenasa. Estas características explican porqué en períodos de calma las colonias de Oscillatoria tienen un desarrollo máximo que promueve los florecimientos (Carpenter y Price, 1976).

Para medir la acción reductora de la nitrogenasa, existen varios métodos, los cuales están basados en la cuantificación de los productos de reducción, obtenidos al actuar esta enzima sobre varios sustratos como pueden ser:



La mayoría de estos sustratos presentan alguna dificultad para cuantificar la acción reductora de la nitrogenasa. Algunos porque inhiben el metabolismo de la célula, como la azida de sodio y el ácido cianhídrico, y otros porque se dificulta la medición de los productos

obtenidos debido a que se presentan más de un producto de reducción o porque la técnica resulta complicada, costosa o no muy confiable. A excepción del acetileno los demás sustratos son inadecuados para estudios cuantitativos sobre organismos (Stewart, 1971; Burris, 1974).

Originalmente los métodos se basaban en mediciones de nitrógeno total por el método Kjeldahl, por mediciones de nitrógeno proteico o mediciones manométricas, las cuales son insuficientemente sensibles para medir in situ la fijación de nitrógeno (Burris, 1974).

El método más seguro para medir la fijación de nitrógeno es por espectrometría de masas con el uso del $^{15}\text{N}_2$, este método es directo, de alta sensibilidad y no está sujeto a factores de corrección (Burris, 1974; Dugdale et al., 1961, 1964; Stewart, 1965, 1967, 1971). Esta técnica consiste en exponer la muestra a una fase gaseosa conteniendo $^{15}\text{N}_2$ y después de un período de exposición adecuado (desde algunas horas hasta varios días), la muestra es analizada por espectrometría de masas para estimar la cantidad de $^{15}\text{N}_2$ incorporado. Las desventajas que presenta este método son el costo, el tiempo de realización, el que requiere de un espectrómetro de masas y de un técnico especializado. Esto dió como consecuencia que se trataran de desarrollar otras técnicas.

El empleo de la técnica de la reducción de acetileno superó ampliamente las dificultades mencionadas. Esta técnica fue empleada por Schöllhorn y Burris (1967) y por

Dilworth (1966). Esta basada en el poder reductor de la nitrogenasa sobre el acetileno para producir etileno. La velocidad de reducción puede ser utilizada como un índice de la velocidad de fijación de nitrógeno. Posteriormente esta técnica fue adaptada por Stewart *et al.* (1967) para mediciones *in situ*. En años recientes su uso ha sido común particularmente en ecosistemas acuáticos, debido a que representa varias ventajas: es rápida, sencilla y extremadamente sensible ; además el acetileno es muy soluble en agua mientras que el producto de la reacción, el etileno, es insoluble en agua. Es así que el etileno puede ser detectado rápidamente por cromatografía de gases utilizando un detector de ionización de flama. El etileno así producido es una medida indirecta de la actividad de la nitrogenasa en la muestra.

Todas las especies de cianobacterias filamentosas con heterocistos presentan fijación de nitrógeno, no obstante otras especies que no tienen heterocistos y las especies unicelulares también llevan a cabo dicha función (Fogg *et al.*, 1973).

Generalmente las cianobacterias (algas verde-azules) son microscópicas, pero en algunas especies tienden a agruparse en grandes colonias macroscópicas sostenidas por un polisacárido extracelular (Humm y Wicks, 1980). Existen dos grupos principales las coccoides y las filamentosas. Las especies coccoides crecen desde células simples hasta colonias de varios tamaños y formas. Las especies

filamentosas se presentan en hileras de células llamadas tricomas. Cuando el tricoma secreta una envoltura se conoce como filamento. Algunas de estas especies filamentosas han modificado sus células apicales y algunas producen esporas o células vegetativas ligeramente modificadas. Otras especies producen células especializadas llamadas heterocistos los cuales son considerados como los sitios donde se lleva a cabo la fijación de nitrógeno. Los heterocistos pueden ser del mismo tamaño que las células vegetativas o más grandes y se distinguen por la pared celular gruesa y refringente (Humm y Wicks, 1980; Stewart et al., 1968; Fay et al., 1968; Fogg et al., 1973).

Hasta ahora se conocen varias especies de cianobacterias que fijan nitrógeno. Estas se dividen en tres grupos:

- (1) Las formas unicelulares que fijan nitrógeno aeróbicamente como Gloeocapsa (Rippka et al., 1971).
- (2) Las especies filamentosas con heterocistos, las cuales son muy conocidas y abundantes principalmente en hábitats terrestres y en aguas dulces (Stewart, 1974). Se conocen más de 40 especies que fijan nitrógeno aeróbicamente (Anabaena, Calothrix, Nostoc). Sin embargo en el océano solamente se han encontrado dos géneros: Dichothrix fucicola una epífita del sargaso pelágico (Carpenter, 1972) y Richelia intracellularis endofita de las diatomeas Rhizosolenia (Mague et al., 1974), Hemiaulus haukii y H. membranaceus (Heinbokel, 1986).

(3) Las formas filamentosas que no poseen heterocistos como Lyngbya, Plectonema y Oscillatoria siendo ésta última la más abundante (Fogg et al., 1973; Sournia, 1970; Stewart, 1974).

En 1968 Sournia sustituyó el nombre de Trichodesmium por el de Oscillatoria y reconoció solamente cuatro especies responsables de mareas rojas: O. thiebautii, O. hildebrandtii, O. erythraea y O. contorta. Posteriormente estas cuatro especies se han agrupado en una sola, O. erythraea (Humms y Wicks, 1980). Estos autores reconocen a tres especies que son: O. erythraea, O. lutea y O. submembranacea.

Oscillatoria erythraea (Ehrenberg) Kützing. Pertenece a el orden de las Hormogonales y a la familia Oscillatoriaceae. Es una cianobacteria estrictamente planctónica. Se presenta en colonias y paquetes (Humm y Wicks, 1980). Carece de heterocistos, sin embargo fija nitrógeno molecular (Carpenter y Price, 1976).

Otra característica de O. erythraea es que presenta vacuolas de gas cuya membrana es altamente permeable a los gases. El gas que se encuentra dentro de ellas es una mezcla de gases del medio circundante. A estas vacuolas se les ha atribuido dos posibles funciones que actúan simultáneamente. Una es proveer a las células de flotabilidad y la otra es proteger a los tilacoides de intensidades altas de luz. Cuando la intensidad de luz es baja se forman suficientes vacuolas para permitir que las células floten, en cambio a

altas intensidades de luz probablemente la velocidad de fotosíntesis aumenta incrementándose la presión osmótica dentro de las células causando colapso de algunas vacuolas y por lo tanto disminuyendo la flotabilidad (Humm y Wicks, 1980). A la presencia de estas vacuolas se debe que esta cianobacteria se presente en mayor abundancia en aguas superficiales.

La mayoría de los estudios realizados hasta la fecha de tipo fisiológico y ecológico, indican que los organismos más comunes para fijar cantidades significativas de nitrógeno en el océano son las cianobacterias planctónicas, especialmente Oscillatoria erythraea. Dugdale et al. (1961) fueron los primeros en medir la fijación de nitrógeno en el mar, la que después fue confirmada por otros investigadores (Dugdale et al., 1964; Goering, 1966; Taylor et al., 1973; Carpenter y McCarthy, 1973; Carpenter y Price, 1976, 1977; Saino y Hattori, 1982).

Oscillatoria erythraea se presenta principalmente en aguas superficiales, térmicamente estratificadas de mares tropicales y subtropicales. Tiene una amplia distribución y se ha reportado en el Mar de los Sargazos (Dugdale et al., 1961; Dugdale et al., 1964; Carpenter, 1973; Carpenter y Price, 1977), en el Mar de Arabia (Dugdale et al., 1964) en el Mar Caribe (Carpenter y Price, 1977), en el Canal de Mozambique (Sournia, 1968), en el Océano Atlántico Tropical (Goering et al., 1966), en el Océano Pacífico Norte (Mague et al., 1974), Costa Norte del Golfo de México (Saino y

Hattori, 1982), etc. También se ha detectado hasta el norte en la costa sur de Irlanda, durante el verano, probablemente llevada por la corriente del Golfo; y hacia el sur hasta Nueva Zelanda (Stewart, 1971).

Anualmente forma florecimientos durante los meses más calientes del año, especialmente cuando la concentración de compuestos nitrogenados es baja (Stewart, 1974; Humm y Wicks, 1980). Existen numerosos reportes en la literatura sobre florecimientos de esta cianobacteria que indican que su presencia es común en mares tropicales. Como por ejemplo en las Islas Tonga hubo un florecimiento cuya duración fue de dos días completos (Bowman y Lancaster, 1965). En abril de 1968 en el Archipiélago Laccadive, India, fue detectado un florecimiento en una extensión de más de 100 millas (Qazim, 1970). Las principales características de este florecimiento fueron mínima concentración de nitratos y escasa población de otras especies de fito y zooplancton.

También en el Mar Báltico durante el verano, cuando la concentración de nutrientes es baja en la zona eufótica, son comunes los densos florecimientos de cianobacterias fijadoras de nitrógeno cuya contribución es de aproximadamente 10% de la entrada total de nitrógeno a esta área (Leppänen et al., 1988).

La distribución mundial de O. erythraea según una recopilación realizada por Carpenter (1983) es la siguiente: Durante la primavera desde los 30°N hasta los 30°S. Durante el verano la distribución es más amplia y abarca desde los

50°N hasta los 30°S, en el otoño desde los 40°N hasta los 30°S y en el invierno desde los 30°N hasta los 35°S. Se han registrado florecimientos desde 1830 por Ehrenberg al norte del Mar Rojo, en el Mar Mediterráneo, en el Océano Atlántico, Océano Pacífico, Océano Indico y al sur de China (Tabla 1).

Además de la importancia que tiene la fijación nitrógeno en el océano por cianobacterias planctónicas, de las cuales *O. erythraea* es la más estudiada, también es evidente la importancia de la fijación de nitrógeno en muchos tipos de ambientes costeros. Es indudable que este proceso contribuye significativamente a la economía del nitrógeno en estos ecosistemas (Gotto *et al.*, 1981).

Relativamente pocos datos están disponibles sobre la magnitud de la fijación de nitrógeno bacteriana en el mar. La primera prueba de fijación de nitrógeno bacteriana *in situ*, en un ambiente marino fue obtenida por Brooks *et al.* (1971). Ellos detectaron fijación de nitrógeno en los sedimentos del estuario Waccasassa en la costa del Golfo de Florida. Aislaron *Clostridium* y encontraron bajas velocidades de fijación de nitrógeno del orden de 0.6 ng N/g h. También Brezonik y Harper (1969) detectaron fijación de nitrógeno en aguas anóxicas probablemente debida a bacterias heterotróficas. Keirn y Brezonik (1971) midieron la fijación de nitrógeno en la columna de agua del Lago Mize, Florida y en algunos sedimentos lacustres. Se presentó un patrón vertical y estacional en un período relativamente

TABLA 1. Distribución mundial de *Oscillatoria erythroa* (Carpenter, 1983). Se presentan las densidades de *O. erythroa* en tricomas/m³, los autores que han detectado su presencia y su localización. Para convetir los datos de otros investigadores se supuso que un tricoma tiene 100 células y que una colonia tiene 200 tricomas. Las concentraciones están entre la superficie y los 15 m de profundidad.

AUTOR	AÑO	LOCALIZACION	(tricomas/m ³)	OBSERVACIONES
MAR ROJO				
Ehrenberg, C.G.	1830	Mar Rojo Nte.	Florecimiento	diciembre
Mobius, K.	1880	"	"	agosto
Montagne, C.	1844	"	"	julio
Carter, B.J.	1863	"	"	junio
Kimor y Goldansky	1977	Gfo. de Elat	10 ² -10 ⁴	ciclo anual
MAR MEDITERRANEO				
Ignatiades, L. (Carpenter, 1983)		Mar Egeo y Gfo. Sarconicos	Florecimiento	sin patrón estacional
Feldman, J.	1932	Mar Mediterráneo (Banyuls, Francia)	"	
Voltolina, D.	1975	Laguna de Venecia	"	invierno
Vatova, A.	1928	Mar Adriático Nte	"	invierno
Margalef, R.	1969	Sur de España	2x10 ³	nov.-mayo
OCEANO ATLANTICO				
McCarthy y Carpenter	1979	España y Bermudas	2.8x10 ³	verano
Dugdale et al	1961	cerca Bermudas	0.5x10 ³	verano
		"	2.1x10 ³	otoño
Hulburnt, E.M.	1962	Cabo Cod y Bermudas	1.4x10 ⁵	verano
	1968	Gfo. de México	1.67x10 ⁵	otoño
	1962	Corr. Worecuatorial	1.1x10 ⁶	invierno
Carpenter y McCarthy	1975	Mar Sargazo oeste	1.0x10 ³	verano
	"	"	1.0x10 ⁴	otoño

		Atlántico Nte.	1.0×10^3	verano
Dunstan y Hosford	1977	cerca costa Georgia	1.9×10^6	verano
	"	"	2.9×10^5	otoño
	"	"	1.4×10^5	invierno
	"	"	$1.44 \times 10^6 / m^2$	primavera
Margalef, R.	1973	costa oeste Africa	4.2×10^6	verano
Establier y Margalef	1964	cerca Cadiz, España	-----	otoño
Steven y Glombitza	1972	cerca Barbados	3.65×10^5	verano
	"	"	10^3	otoño
Sander y Steven	1973	"	3.5×10^5	primavera
Lohman, H.	1920	Atlántico Nte. (20° N y Ecuador)	10^4	verano
Wille, N. Bentschel, P.	1904 1932	Corr. Ecuatorial "	altas conc. 4.7×10^4	verano otoño, inv. y primavera
Ostenfeld, C. Farran, G.P.	1898 1932	Atlántico Nte. costa sur Irlanda	-----	otoño
Marshall, H.G.	1971	costa sureste E.U.	sup. 1.28×10^5	"
Curli, E.	1959	noreste Gfo. México	-----	otoño
Sato, et al.	1966	Recife, Brazil	1.25×10^4	"
			5.2×10^4	"
Taylor, et al. Kovalera	1973 1976	Corr. Florida sureste Africa	----- 5.0×10^5	invierno "
Calef y Grice	1966	costa noreste Suramérica	2.61×10^5	primavera
An, C.N.	1971	Atlántico Sur (costa africana)	1.8×10^5	"

OCEANO PACIFICO

Marumo y Asaoka	1974	Pacifico Central	2.0×10^2	verano
	"	Corr. Kuroshio	10^6	"
	"	"	10^5	otoño
	"	sur de Hawaii	10PT2PT	otoño
Marumo, et al.	1975	Pacifico Oeste (cerca Hawaii)	5.0×10^2	28° N primavera
			10^4	25° N "
			10^4	20° N "
Reid, P.	1973 y 1974	norte Hawaii	2.5×10^3	verano

Reid, F. (Carpenter, 1983)	----	Pacifico norte Hawaii	10^2 8.9×10^2 3.5×10^3	invierno primavera primavera
Nagasawa y Maruno	1967	Pacifico Noreste	$10^5 - 10^6$	verano
Revelante y Gilmartin	1982	Gran Barrera Arrecifal	5.0×10^5	otoño
"	"	"	1.5×10^7	verano
1976	"	"	1.5×10^7	primavera
Venrick, E. (Carpenter, 1983)	----	norte Hawaii	1.78×10^4	otoño

OCEANO INDICO

Carpenter y Price	1976	Mar Arábigo	Florecimientos	invierno y primavera
Bryceton y Fay	1981	"	"	"
Nagabhushanan, A.K.	1967	Isla Minicoy	"	"
Cleve, P.T.	1901	Islas Maldiva	"	"
Durairatnam, M.	1963	Lqa. Sri Lanka	$2.5 - 20 \times 10^5$	"
Devassy et al.	1978	costa este India	3.9×10^4 tri/ml	"
Qasin, S.Z.	1970	Islas Laccadive	2.67×10^6	"
Bryceson, I.	1980	Dar es Salaam (costa Africa)	10^6 1.2×10^7	primavera inv. y prim
"	"	"	10^6	otoño
Chacko, P. I.	1950	sur India	20×10^7	verano
"	"	"	Florecimientos	otoño
Dugdale et al.	1964	Mar Arábigo Nte	Florecimientos	otoño

SUR DE CHINA Y MAR ARAFURA

Saino y Hattori	1979	China sur	4×10^4	invierno
Von Fraunfeld (en Wille, 1904)	1862	"	10^2	verano y otoño
"	1862	"	10^4	invierno y primavera

corto durante el verano. Las velocidades máximas fueron 3.26 $\mu\text{g N/l h}$ a una profundidad de 5 y 10 m. Se aislaron tres bacterias heterotróficas (Clostridium, Thiospirillum y Chromatium). También en los sedimentos hubo fijación, la cual disminuyó con la profundidad.

Se ha detectado fijación de nitrógeno bacteriana en una comunidad de organismos marinos bénticos. En un ecosistema modelo de laboratorio con organismos bénticos la fijación ocurrió a 10 $\text{nmol C}_2\text{H}_4/\text{cm}^2$ en 24 horas. Se aislaron las bacterias Klebsiella pneumoniae y Enterobacter aurogenes (Werner et al., 1974).

Al noreste de Escocia, en la Bahía Kingoodie, fue detectada fijación de nitrógeno in situ en sedimentos estuarinos, y se aislaron Azotobacter, Desulfovibrio, Klebsiella y Enterobacter (Herbert, 1975). Se observó muy baja actividad en condiciones anaeróbicas y ninguna actividad en condiciones aeróbicas.

Whitney et al. (1975) midieron la fijación de nitrógeno en Flax Pond un estero en la costa norte de Long Island, N. Y., durante el verano. La velocidad promedio de fijación de nitrógeno en toda el área fue de 96.3 $\mu\text{g N/m}^2 \text{ h}$, como resultado de las altas densidades de cianobacterias y bacterias.

Klebsiella pneumoniae fue la principal contribuyente de la fijación de nitrógeno observada a finales de primavera y finales de otoño en sedimentos del estuario intermareal del Río Lune, costa noreste de Inglaterra (Jones, 1982).

En comunidades de pastos marinos y de manglares, las epífitas fijadoras de nitrógeno también juegan un papel importante en la economía del nitrógeno. Estas comunidades representan un excelente sustrato para numerosas especies de algas (café, rojas coralinas, verde-azules, verdes y diatomeas) que crecen epifíticamente. En la Bahía Redfish, Texas, Goering y Parker (1972) midieron la fijación de nitrógeno en cuatro especies de pastos marinos, encontrando a Calothrix sp. como el principal organismo responsable de la fijación. En la costa sur de Florida se encontraron tasas bajas de fijación de nitrógeno en la filósfera de Thalassia testudinum (Capone y Taylor, 1977). También en la costa de Florida, las epífitas de las comunidades de sargazo presentaron altos niveles de fijación de nitrógeno (Carpenter, 1972; Philips et al., 1986).

Se encontró fijación de nitrógeno asociada a hojas de Rhizophora mangle, cuya contribución es importante en un estuario de Biscayne, Florida (Gotto y Taylor, 1976). En ambientes como la costa de Texas, en donde se encuentran áreas extensas dominadas por manglar (Avicenia nitida), algas y Spartina alterniflora, las cianofitas epífitas y las bacterias contribuyeron a la fijación de nitrógeno (Gotto et al., 1981).

La fijación de nitrógeno asociada con macroalgas verdes en Long Island, N.Y. se atribuyó a varias especies de cianobacterias endofíticas. El crecimiento de éstas estuvo

limitado por la luz debido a que sólo del 5 al 10% de la luz incidente era transmitida a través de la capa superficial de la macroalga (Gerard et al., 1990).

De la Lanza Espino et al. (1986) trabajando en una laguna litoral al noroeste de México, detectaron fijación de nitrógeno asociada a la descomposición de detritus. La fijación se debió a las cianobacterias Phormidium tenue y Calothrix braunii.

En relación a los estudios fitoplanctónicos realizados en el Golfo de California se conoce el trabajo de Gilmartin y Revelante (1978). Ellos detectaron en la parte sur del Golfo una abundancia mayor al 25% de Oscillatoria hildebrandtii, y describen a esta especie característica del Pacífico Tropical Este oligotrófico.

En la Bahía de Mazatlán existen trabajos sobre mareas rojas (Cortés, 1987 y 1991; Mee et al., 1984). También se analizó el fitoplancton durante un ciclo anual detectándose una cantidad considerable de Oscillatoria sp. durante el verano (Rojas, 1984). Por los resultados de estos estudios esta zona se considera medianamente rica por su abundancia fitoplanctónica (1.04×10^6 células/l).

Los objetivos que se persiguen al realizar este trabajo son:

1. Identificar los miembros de O. erythraea responsables de la fijación de nitrógeno en la Bahía de Mazatlán, Sin., México.

2. Conocer la abundancia y distribución de los miembros de *O. erythraea*.
3. Determinar las condiciones ambientales que favorecen su presencia.
4. Estimar la tasa de fijación de nitrógeno.

A R E A D E E S T U D I O

La Bahía de Mazatlán se encuentra situada geográficamente a los 23°11'55" de latitud Norte y a los 106°25'20" de longitud Oeste (Secretaría de Marina, 1974), en el sur del estado de Sinaloa, México (Fig. 3).

Esta área es una zona de transición entre el Golfo de California y el Océano Pacífico, y está influenciada por las condiciones que prevalecen en la parte inferior del Golfo de California. Dicha zona está definida como el área triangular limitada por la costa de México entre Mazatlán y Cabo Corrientes y por dos líneas imaginarias tendidas desde Cabo San Lucas a estos puntos respectivamente (Roden y Emilsson, 1984).

Se ha distinguido esta área por un estructura termohalina vertical complicada, caracterizada por frentes, remolinos e intrusiones. Esto se debe a la mezcla de tres distintas masas de agua en la capa superior: (1) el flujo saliente del Golfo de California que acarrea agua caliente y de alta salinidad ($T \geq 18^{\circ}\text{C}$, $S \geq 35$ o/oo) hacia el sur; (2) la Corriente de California que transporta agua fría y de baja salinidad ($T = 15\text{-}20^{\circ}\text{C}$, $S = 33.6\text{-}34$ o/oo) hacia el sureste; y (3) la Contracorriente Norecuatorial del Pacífico Norte proveniente del sur de México, que conduce agua caliente y de baja salinidad ($T \geq 26^{\circ}\text{C}$, $S \leq 34.6$ o/oo) hacia el noroeste, esta agua es la más ligera de todas y flota sobre las del Golfo de California y de la Corriente California (Roden y Emilsson, 1984).

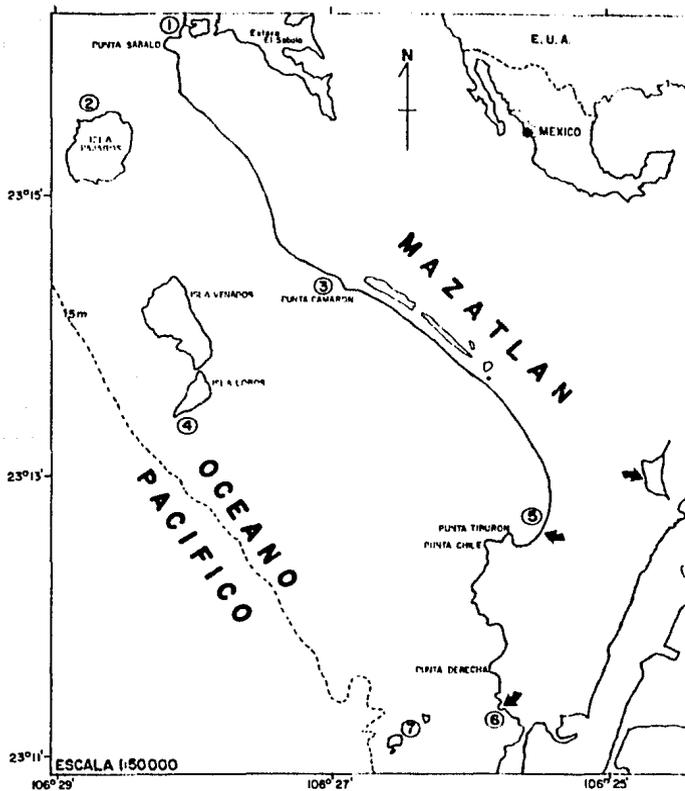


Figura 3. Ubicación de la Bahía de Mazatlán, Sin., México. Se indica la localización de las estaciones de colecta durante el período de julio de 1983 a marzo de 1984. Las flechas muestran los sitios de las descargas urbanas.

Estas tres masas de agua pierden rápidamente sus características por la intensa mezcla que ocurre en el área, dando por resultado una estructura vertical termohalina en cuatro capas.

Existe una capa superficial caliente con salinidades entre 34.8 a 35.2 o/oo, que se origina en el Golfo por evaporación y es acarreada a la entrada del mismo por advección. Debajo de esta capa existe otra capa somera de 50 m de espesor, cuya temperatura varía de 15 a 18°C y la salinidad varía de 34.3 a 34.6 o/oo. Debajo de ésta existe otra capa hasta los 400 m y después la capa profunda de salinidad mínima, que se encuentra entre los 600 y 900 m. A profundidades mayores de los 900 m las condiciones son casi uniformes, aumentando la salinidad con la profundidad.

Corrientes y Transportes

Las primeras observaciones directas de corriente indican que en la mitad sur del Golfo de California, las corrientes de superficie cambian de dirección de acuerdo con la estación del año, fluyen hacia el sureste durante el invierno y hacia el noroeste en verano con velocidades menores de 0.2 m/seg (Granados y Schwartzlose, 1977).

Mediciones recientes de corriente directa (Emilsson y Alatorre, 1980), indican que la mayor actividad tiene lugar en los primeros 200 m, y que en primavera y verano la corriente va hacia el norte sobre el lado continental y hacia el sur por el lado de la Península de Baja California en la mitad inferior del Golfo. Estos registros muestran una

corriente media de 0.35 m/seg hacia el noroeste cerca de la superficie.

La Bahía de Mazatlán es considerada como una bahía tropical eutrófica (Mee et al., 1984) que está influenciada en verano por aguas oligotróficas provenientes del sur y en invierno por surgencias esporádicas (Roden y Emilsson, 1984; Emilsson y Alatorre, 1984). Durante todo el año recibe descargas urbanas no tratadas ricas en materia orgánica.

También se ha observado que durante el período primaveral hay una intrusión de agua fría del fondo hacia la zona costera de la Bahía, debida a procesos netamente locales (Mee et al., 1979).

El clima de la región está clasificado como AWO (w) (e) según García (1973), lo que significa que es cálido subhúmedo, con lluvias en verano, vientos predominantes del noroeste en invierno y del suroeste en verano.

En 1982 se presentó una elevada actividad ciclónica en esta región (13 sistemas entre tormentas, depresiones y huracanes), con la entrada a tierra del huracán "Paul" (30 de septiembre) con vientos de más de 100 km/h.

En 1983 en el mes de julio se inició la época de lluvias, y penetraron a tierra al sur de Sinaloa la tormenta "Adolfo" (28 de mayo) y el huracán "Tico" (19 de octubre) con vientos superiores a los 200 km/h. La mayor actividad ciclónica en esta región se presentó en septiembre y se registraron 15 sistemas (tormentas, depresiones y huracanes) (SARH, 1982, 1983).

M E T O D O L O G I A

Trabajo de Campo

El período durante el cual se llevó a cabo este estudio fue de julio de 1983 a marzo de 1984. Las estaciones de muestreo se ubicaron en siete sitios abarcando la mayor parte de esta área (Fig. 3). Cuatro de las estaciones se encuentran cerca de la costa y las tres restantes en sitios alejados de ella. En total se efectuaron veinticuatro muestreos.

Se midieron in situ los siguientes parámetros:

- 1) La temperatura superficial (50 cm) empleando un termómetro de cubeta con un intervalo de 0 - 50°C.
- 2) La irradiancia relativa utilizando un irradiómetro sub-acuático (Kahlsico, modelo 268 WA310).
- 3) La turbidez por medio de un disco Secchi.

Además se colectaron muestras de agua superficial, utilizando una botella Van Dorn, de las que se tomaron alícuotas para determinar posteriormente en el laboratorio lo siguiente:

- 1) La salinidad en una alícuota de 120 ml.
- 2) La concentración de nutrientes tales como fosfatos (PO_4^{3-}), nitratos (NO_3^-), y nitritos (NO_2^-). Se tomaron alícuotas de 150 ml y se filtraron inmediatamente a través de filtros de membrana con poro de 0.45 μm . Los filtrados se transportaron al

laboratorio en una hielera a 4°C.

- 3) La concentración de oxígeno disuelto. Se tomaron muestras de agua en frascos tipo "BOD" de 300 ml y se fijaron con $MnSO_4$ y KI-NaOH (Strickland y Parsons, 1972).
- 4) La concentración de células de *O. erythraea*. Se tomaron alícuotas de 150 ml, que se preservaron con una solución de acetato-lugol en una proporción de 1:100 (Vollenweider, 1969).
- 5) La fijación de nitrógeno. Para concentrar las muestras de fitoplancton se hicieron arrastres superficiales a 0.5 m, a baja velocidad (2 nudos) durante 10 min, con una red de plancton de 62 μm de luz de malla. El plancton así colectado se colocó en cubetas con 20 litros de agua del sitio de colecta y de esta manera se trasladaron al laboratorio.

Trabajo de Laboratorio

La salinidad se midió con un salinómetro de inducción (Plessey Environmental Systems modelo 6230N).

La concentración de oxígeno disuelto se midió por el método de Winkler modificado (Strickland y Parsons, 1972) utilizando un titulador automático (Metrohn).

La medición de la concentración de fosfatos, nitratos y nitritos se realizó en un autoanalizador de cuatro canales

(Chemlab) utilizando las técnicas convencionales (Brewer y Riley, 1965; Chan y Riley, 1966).

La determinación del ión nitrato se basa en la reducción a ión nitrito a través de una columna de cadmio. Posteriormente la muestra reducida es tratada primero con una solución de sulfanilamida y después con una solución de naftiletiléndiamina para obtener un compuesto azo colorido cuya intensidad es medida en un colorímetro a una longitud de onda de 550 nm. La desviación estándar del método es $\pm 3.2 \mu\text{g NO}_3\text{-N/l}$ (en muestras de $200 \mu\text{g NO}_3\text{-N/l}$).

Para medir la concentración del ion nitrito se sigue el mismo método anterior omitiendo solamente el paso de la columna de cadmio.

La determinación del ión fosfato se basa en el tratamiento de este ión con un reactivo ácido que contiene ión molibdato, ácido ascórbico y antimonio (III). Con esto se obtiene un complejo colorido de molibdeno azul-violeta que contiene fósforo y antimonio en una relación 1:1. La concentración de este complejo fue medida en un colorímetro a una longitud de onda máxima de 815 nm. La desviación estándar del método es de $\pm 0.0002 \mu\text{g PO}_4^{-3}/\text{l}$ (en muestras de $40 \mu\text{g PO}_4^{-3}/\text{l}$).

Abundancia de *O. erythraea*

El conteo de células (*O. erythraea*) se hizo aplicando la técnica de Hasle (1978), con un microscopio de objetivos invertidos (American Optical modelo Biostar) con contraste

de fases y con ocular micrométrico de 12.5 X provisto con una escala micrométrica de una reglilla calibrada (cada 10 micras), ajustando el objetivo a 20 X. Se utilizaron cámaras volumétricas compuestas de 50 ml. El conteo de células en los tricomas se realizó midiendo la longitud de cada tricoma dividiéndola entre la longitud promedio de las células obteniéndose así el número de células por tricoma y después se extrapoló a un litro (Cortés, 1988).

Fijación de Nitrógeno

Para medir la tasa de fijación de nitrógeno en las muestras de fitoplancton concentradas obtenidas durante los arrastres, se utilizó la técnica de reducción de acetileno (Stewart *et al.*, 1967).

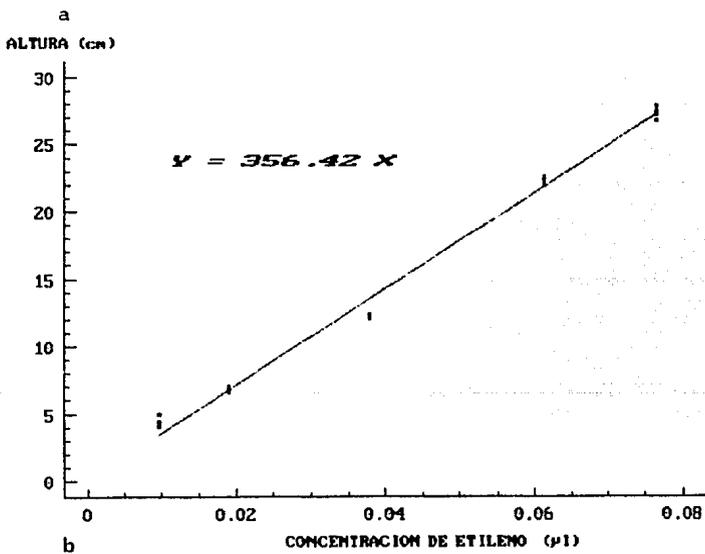
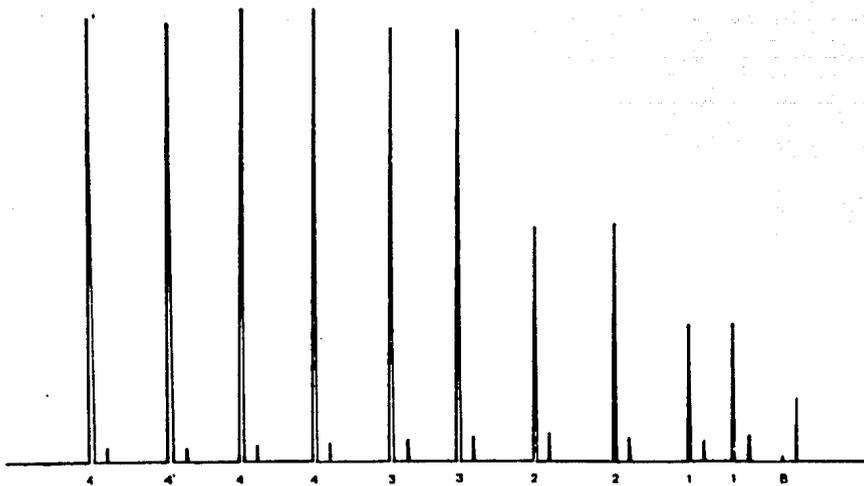
Con ayuda de pipetas Pasteur y aprovechando la flotabilidad de las células de *O. erythraea*, éstas se aislaron y concentraron, en agua de mar filtrada a través de filtros de membrana con poro de 0.45 μm . Después de este procedimiento se tomaron alícuotas de 3 o 5 ml, dependiendo de la concentración de la cianobacteria, que se colocaron en tubos de ensayo (vacutainer) de 5 a 8 ml de capacidad respectivamente. Estas muestras se burbujearon con argón durante 1.5 min, introduciendo el gas por medio de una jeringa hipodérmica para desplazar el aire presente en las muestras. En seguida los tubos se sellaron con tapones de hule (tipo septum) burbujearo con argón la muestra, durante el mismo tiempo, con ayuda de un par de agujas

hipodérmicas, una de entrada del gas y otra de salida. Al mismo tiempo se preparó un control de agua de mar filtrada tratándose de la misma manera. Inmediatamente después, a todos los tubos, se les inyectó 1 ml de acetileno obtenido recientemente a partir de la reacción entre el carburo de calcio y el agua. Se aseguró que en todos los tubos la presión interna fuera igual a la presión atmosférica. Posteriormente se incubaron durante 2 horas en condiciones de luz y temperatura similares a los de los sitios de recolección.

Análisis de Etileno por Cromatografía de Gases

Una vez transcurrido el tiempo de incubación se midió la cantidad de etileno producido. Con una microjeringa se tomó una submuestra de 50 μ l de la fase gaseosa de cada tubo y se analizaron en un cromatógrafo de gases (Varian modelo 3700) equipado con un detector de ionización de flama y con una columna de acero de un metro de longitud de 1/8" de diámetro interno. La columna fue empacada con Porapak-T. La temperatura de operación fue de 80°C utilizando helio como gas acarreador con un flujo de 30 ml/min.

Las concentraciones de etileno de cada muestra fueron registradas en un cromatograma (Fig. 4). Para cuantificar el etileno producido se midieron las alturas de los picos obtenidos en el cromatograma relacionándolas con una curva estándar preparada con soluciones a diferentes concentraciones de etileno (QP) diluido en argón.



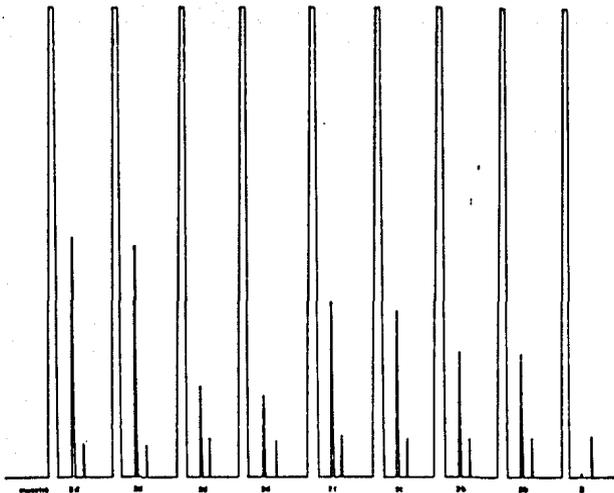


Figura 4. a) Cromatograma de una muestra estándar de etileno a diferentes concentraciones. b) Curva estándar de etileno. c) Cromatograma de una muestra después de la incubación con acetileno.

Después del análisis cromatográfico las muestras fueron fijadas con una solución de acetato-lugol (1:100 v/v según Vollenwider, 1969). Se tomó una alícuota de cada una de estas muestras que varió desde 0.1 a 1 ml, según la concentración, y se colocó en una cámara volumétrica para medir la cantidad de células por la técnica de Hasle (1978). Debido a la alta concentración de tricomas en estas muestras, y a que estos se presentaron en diversos tamaños, se hizo una clasificación en chicos que contenían de 5 a 30 células, medianos de 31 a 85 y grandes de 86 en adelante. La totalidad de los diferentes tamaños de tricomas se contabilizó por medio de transectos diametrales con un aumento de 6.3 X. Posteriormente se llevó a cabo el conteo

de las células utilizando un aumento de 40 X. Para cada tamaño de tricoma se obtuvo un valor promedio del número de células presentes. De este modo se relaciona la cantidad de etileno producido con el número de células presentes en cada muestra y así de una forma indirecta se obtiene la cantidad de nitrógeno fijado por célula en una hora.

R E S U L T A D O S

A continuación se presentan los resultados obtenidos en este trabajo, en primer lugar los parámetros fisicoquímicos, en seguida los parámetros biológicos y finalmente la prueba de fijación de nitrógeno.

TEMPERATURA

La variación de la temperatura del agua superficial, entre las estaciones de muestreo, fue similar (Fig. 5). El intervalo de temperatura durante el período de este estudio osciló de 23.0 a 33.8°C ($\Delta T = 10.8^\circ\text{C}$). Se registraron las temperaturas más altas de julio a octubre ; la variación en este período fue de 30.5 a 33.8°C. Posteriormente se detectó un cambio relativamente brusco en noviembre y después fue disminuyendo paulatinamente hasta enero donde se registró la temperatura mínima (23°C) . A partir de esta fecha la temperatura empieza nuevamente a aumentar progresivamente, detectándose en marzo una temperatura de 25.2°C (Tabla II).

OXIGENO DISUELTO

El intervalo observado en la concentración de oxígeno disuelto a lo largo de todo el muestreo fue de 3.93 a 6.71 ml/l ($\Delta O_2 = 2.78 \text{ ml/l}$) (Fig. 6). En todas las estaciones durante los meses de agosto a octubre hubo un descenso en la concentración de este gas, siendo más evidente en la

Temperatura
(° C)

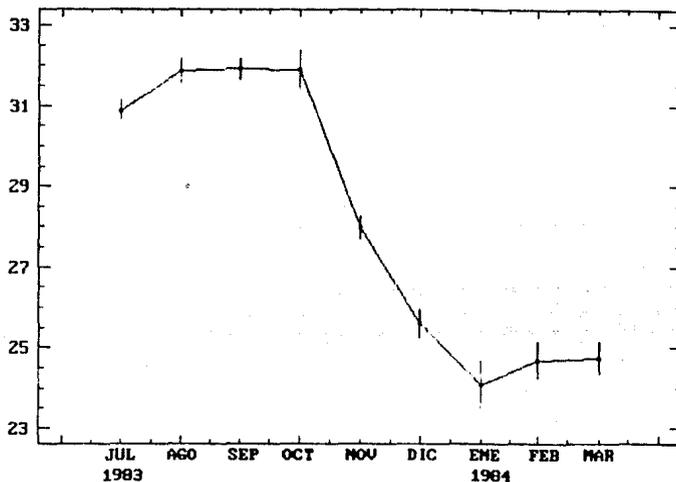


Figura 5. Variación de la temperatura superficial (°C). Se presenta la media mensual de las estaciones de muestreo y la desviación estándar.

estación 6 en donde se obtuvieron los valores más bajos, debido posiblemente a que este sitio coincide con una de las descargas urbanas de la Ciudad de Mazatlán. El 1, 8 y 17 de agosto de 1983 y el 24 de enero de 1984 se registraron en todas las estaciones un aumento siendo en la estación 2 donde se presentó el valor más alto (6.71 ml/l) Tabla IV.

SALINIDAD

La salinidad superficial presentó una variación de 28.8 a 35.16 o/oo ($\Delta S = 6.2$ o/oo) (Fig. 7). En general en todos los sitios de muestreo se detectó una disminución en los

Concentración de
Oxígeno disuelto
(ml / l)

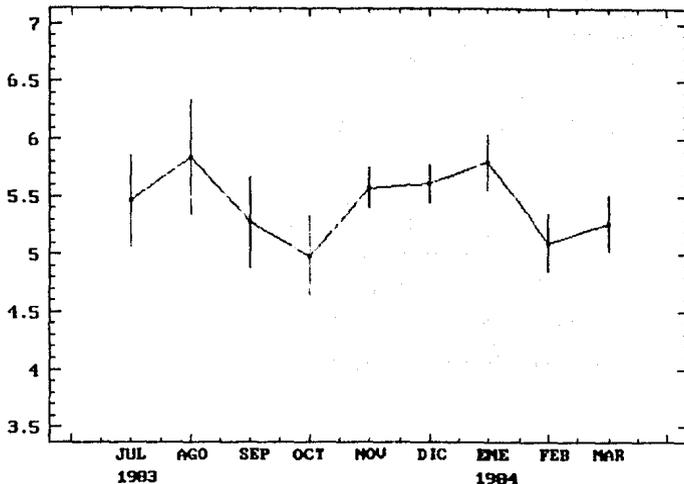


Figura 6. Variación de la concentración del oxígeno disuelto (ml/l). Se presenta la media mensual de las estaciones de muestreo y la desviación estándar.

meses de agosto y septiembre, relacionando esto a la época de lluvias. Después fue aumentando progresivamente presentándose los valores más altos durante el invierno (diciembre a marzo, $x = 34.78$ o/oo), correspondiendo a la época de sequía.

Comparando cada una de las estaciones de muestreo se observa que en la estación 1 se presentó una considerable disminución en el mes de septiembre, detectándose en este sitio la más baja salinidad durante todo el estudio, probablemente como consecuencia de que en ese sitio se encuentra la salida del Estero El Sábalo (Tabla III). A

finales de octubre se presentó una disminución en la estación 6 (33.06 o/oo) y otra baja de salinidad en la estación 1 en noviembre (33.7 o/oo).

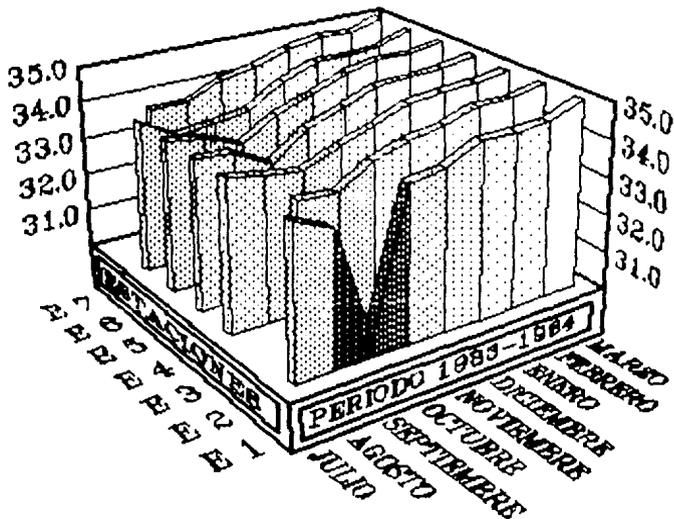


Figura 7. Variación de la salinidad (o/oo) en las estaciones de muestreo.

IRRADIANCIA

Los valores de irradiancia relativa superficial transformados a coeficiente de extinción (K) se localizan en la Tabla V. El intervalo de variación durante todo el muestreo fue de 0.348 a 2.772 m^{-1} ($\Delta K = 2.424 \text{ m}^{-1}$). Como promedios mensuales el valor medio más alto se presentó en septiembre (1.05 m^{-1}) y el valor medio más bajo se observó en

diciembre (0.713 m^{-1}) (Fig. 8). Tomando en cuenta los promedios por día de muestreo el promedio más alto fue el 13 de septiembre de 1983 (1.546 m^{-1}) y el más bajo fue el 6 de diciembre (0.544 m^{-1}).

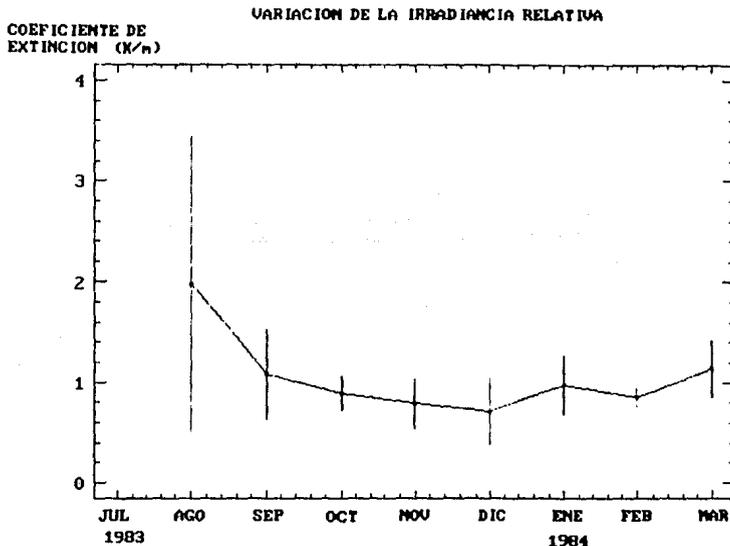


Figura 8. Variación de la irradiancia relativa $K \text{ (m}^{-1}\text{)}$. Se presenta la media mensual de las estaciones de muestreo y la desviación estándar.

INDICE DE TRANSPARENCIA

El índice de transparencia (I/I_0) presentó grandes variaciones durante todo el muestreo detectándose un ligero aumento en invierno (Fig. 9). El intervalo de variación fue de 0.427 a 0.918 ($\Delta I/I_0 = 0.491$). Como promedios mensuales

la mayor transparencia se observó en enero (0.848) y la mínima en julio y agosto de 1983 (0.699). Como promedios por día de muestreo la mayor transparencia se observó el 24 de enero de 1984 (0.849) y la mínima el 22 de julio de 1983 (0.552) (Tabla VI).

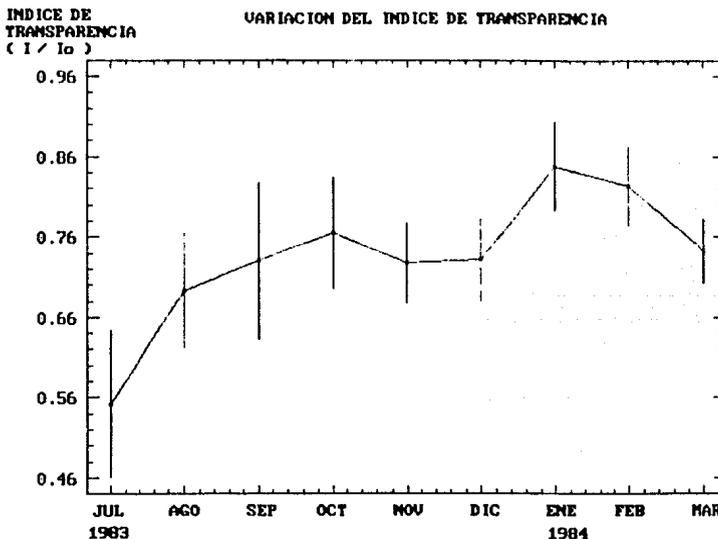


Figura 9. Variación del índice de transparencia (I/I₀). Se presenta la media mensual de las estaciones de muestreo y la desviación estándar.

NUTRIENTES

La variación de los nitratos, nitritos y fosfatos a través del tiempo fue similar en todas las estaciones de muestreo, presentándose las concentraciones más altas durante los meses de agosto y al inicio de septiembre. En los meses de octubre a marzo la concentración fue disminuyendo rápidamente.

El valor más alto obtenido para nitratos fue de

1.36 $\mu\text{g-at/l}$ en la estación 7 el 17 de agosto y el valor más bajo fue menor al límite de detección ($0.001 \mu\text{g-at/l}$); esto se observó en muchos casos principalmente en los meses de septiembre, finales de noviembre y diciembre de 1983 y enero de 1984 (Fig. 10). Como promedios mensuales en agosto se presentó la más alta concentración ($0.2364 \mu\text{g-at/l}$) y el más bajo se detectó en septiembre ($0.011 \mu\text{g-at/l}$) y en diciembre ($0.009 \mu\text{g-at/l}$) de 1983. El promedio por día más alto fue el 17 de agosto ($0.3701 \mu\text{g-at/l}$). En las estaciones 1, 2 y 3 aumentó la concentración en el mes de noviembre correspondiendo a la estación 3 el valor más alto ($0.896 \mu\text{g-at/l}$) (Tabla VII).

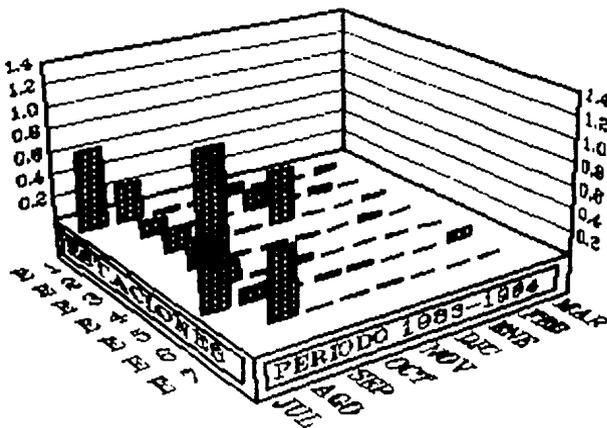


Figura 10. Variación de la concentración de nitratos (NO_3^-) ($\mu\text{g-at/l}$) en las estaciones de muestreo.

La concentración más alta para nitritos fue de 0.524 $\mu\text{g-at/l}$ en la estación 7 el 17 de agosto de 1983 y el valor más bajo fue de 0.02 $\mu\text{g-at/l}$ en la estación 2 el 24 de enero de 1984. (Fig. 11). Los promedios mensuales más altos se registraron en agosto (0.1884 $\mu\text{g-at/l}$) y el más bajo fue en septiembre (0.0735 $\mu\text{g-at/l}$). El promedio por día más alto fue el 17 de agosto de 1983 (0.2988 $\mu\text{g-at/l}$) y el más bajo fue el 23 de septiembre de 1983 (0.0567 $\mu\text{g-at/l}$) (Tabla VIII).

CONCENTRACION DE NITRITOS ($\mu\text{g-at/l}$)

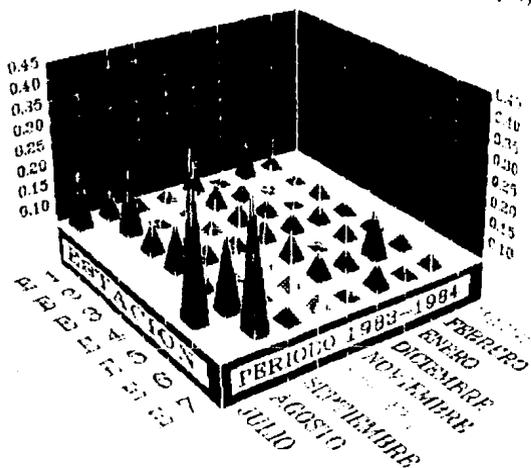


Figura 11. Variación de la concentración de nitritos (NO_2^-) ($\mu\text{g-at/l}$) en las estaciones de muestreo.

Para fosfatos el valor más alto se registró el 17 de agosto de 1983 en la estación 4 (1.354 $\mu\text{g-at/l}$) y el valor más bajo se observó en la estación 7 el 9 de febrero de 1984 (0.02 $\mu\text{g-at/l}$) (Fig. 12). El promedio mensual más alto para fosfatos fue en agosto de 1983 (0.56 $\mu\text{g-at/l}$) y el más bajo en febrero de 1984 (0.117 $\mu\text{g-at/l}$). Por día el promedio más alto se presentó el 1 de agosto de 1983 (0.782 $\mu\text{g-at/l}$) y el más bajo fue el 9 de febrero de 1984 (0.1172 $\mu\text{g-at/l}$) (Tabla IX).

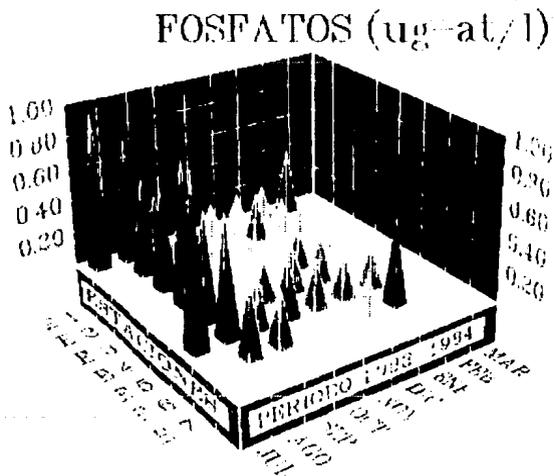


Figura 12. Variación de la concentración de fosfatos ($\text{PO}_4\text{-P}$) ($\mu\text{g-at/l}$) en las estaciones de muestreo.

IDENTIFICACION DE LA ESPECIE RESPONSABLE DE LA FIJACION DE NITROGENO.

Las muestras colectadas y fijadas *in situ*, sin concentrar, se observaron al microscopio, detectándose la presencia de filamentos aislados y en algunas ocasiones agrupados en paquetes. Debido a la presencia de vacuolas de gas en *O. erythraea* casi siempre estos organismos se concentran en la superficie cuando las condiciones de luz y turbulencia son favorables. También se observaron en forma abundante otros grupos fitoplanctónicos como diatomeas y dinoflagelados. Por los estudios fitoplanctónicos realizados en la Bahía de Mazatlán (Rojas, 1984) y por su capacidad de reducir el acetileno se confirma que la cianobacteria más abundante en esta zona es *Oscillatoria erythraea* (Fig. 13).

ABUNDANCIA Y DISTRIBUCION DE *Oscillatoria erythraea*

De las muestras de agua superficial, colectadas en cada una de las estaciones, se hizo el conteo de las células tanto de los tricomas como de las colonias (Cortés, 1988). Los resultados se encuentran en la Tabla IX. La concentración promedio mensual máxima se presentó en agosto y en octubre de 1983 y fue de 2.40×10^4 y 1.05×10^5 células/l respectivamente. La concentración promedio mensual mínima se obtuvo en septiembre de 1983 y fue de 2.85×10^3 células/l.

La concentración de células observada en cada estación durante el período del muestreo se aprecia en la Figura 14,

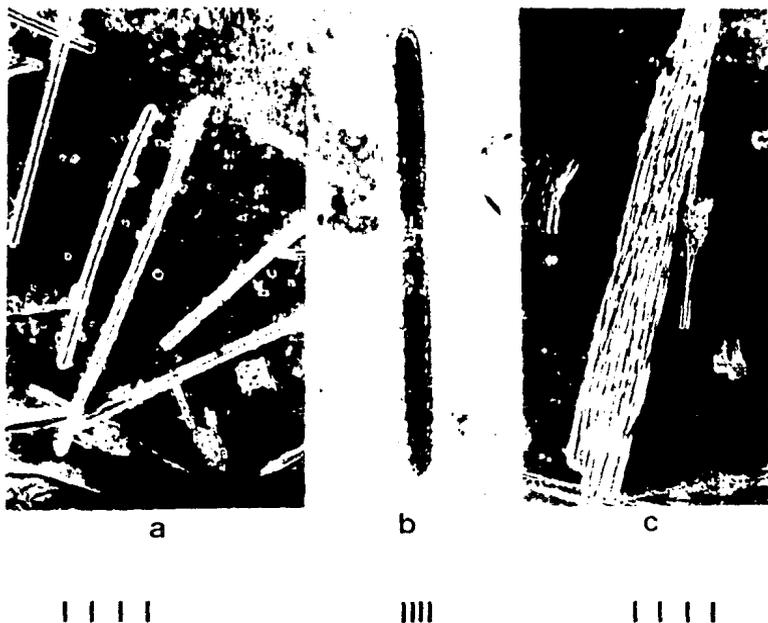


Figura 13. a) Tricoma de *O. erythraea*. b) Tricoma aislado de *Oscillatoria erythraea*. Colonia fusiforme. Escala 10 μ m.

coincidiendo casi en todas las estaciones de muestreo un aumento de células en los meses de agosto octubre y noviembre de 1983 (Fig. 15). Las máximas concentraciones durante todo el muestreo se presentaron el 7 y 13 de octubre de 1983 en las estaciones 2 (6.5×10^5 células/l) y 4 (6.3×10^5 células/l). En noviembre de 1983 hubo un aumento considerable en las estaciones 5, 6 y 7. En diciembre de

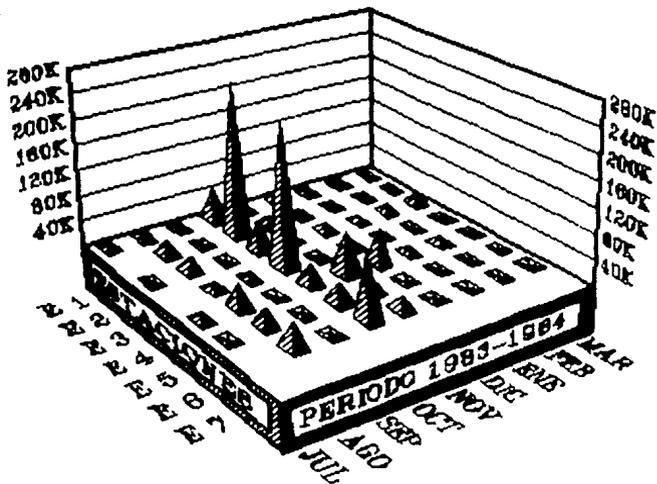


Figura 14. Variación de la abundancia de *Oscillatoria erythroa* (células/l) en las estaciones de muestreo.

1983 se presentó un ligero aumento en la estación 5. El 13 de septiembre y el 6 de diciembre de 1983 no se detectaron organismos fijadores de nitrógeno en ninguna de las estaciones, excepto en la estación 1 (Tabla X).

Haciendo una comparación de la abundancia relativa, entre cada una de las estaciones, se observó que las estaciones que se encuentran cercanas a la costa (1, 3, 5 y 6) existe una menor concentración con respecto a las estaciones alejadas de la misma (2, 4 y 7).

DENSIDAD DE
CELULAS (cel/l)
x 1000

VARIACION DE LA DENSIDAD DE CELULAS
Oscillatoria erythroa

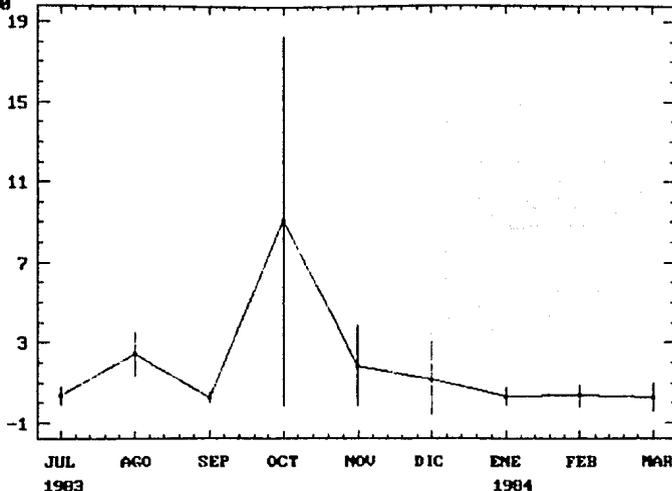


Figura 15. Variación mensual de la abundancia de *O. erythroa* (células/l). Se presenta la media mensual de las estaciones de muestreo y la desviación estándar.

TASA DE FIJACION DE NITROGENO.

La prueba de fijación de nitrógeno se realizó únicamente en las muestras donde se consideró, después de observar una alícuota al microscopio, que existían suficientes cianobacterias. Dicha prueba se efectuó en las muestras colectadas el 23 de agosto, el 7 y 13 de octubre, el 14 y 29 de noviembre y el 14 de diciembre de 1983 y el 12 de enero de 1984.

Se encontraron grandes variaciones en los valores de fijación de nitrógeno (Fig. 16). El intervalo de variación

fue de 1.86×10^{-4} a 1.58×10^{-1} pg N₂/cel h. El valor más

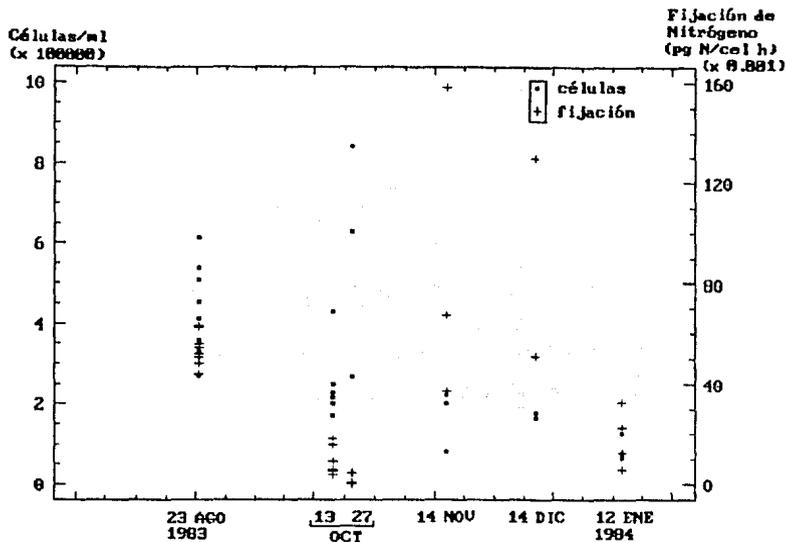


Figura 16. Variación de la fijación de nitrógeno (pg N/célula h). Se indican las fechas en que se realizó la prueba de reducción del acetileno.

bajo se obtuvo con organismos colectados el 13 de octubre de 1983 en la estación 3 y el más alto correspondió al 29 de noviembre de 1983 con organismos colectados en la estación 5 (Tabla XI). El cálculo de la cantidad de nitrógeno fijado a partir de la producción de etileno se hizo estequiométricamente al conocer la relación de 3 moles de acetileno reducido por una mol de nitrógeno fijado (3:1), se sabe además que la relación de etileno producido en referencia al amoníaco es de 1.5 (Bergersen, 1970). Sin embargo, Carpenter y McCarthy (1975) y Carpenter y Price

(1977) hicieron pruebas de calibración entre los métodos de reducción del acetileno y ^{15}N , encontrando una relación de aproximadamente 6 moles de etileno producido por mol de N_2 fijado. Para fines comparativos esta relación suele usarse tentativamente.

DISCUSION

Análisis de los parámetros fisicoquímicos en relación a la abundancia y distribución de Oscillatoria erythraea.

Con los resultados obtenidos se pudo observar que la cianobacteria más abundante responsable de la fijación de nitrógeno en la Bahía de Mazatlán fue O. erythraea. Esto está de acuerdo a lo que muchos autores han reportado sobre la aparición de O. erythraea en mares tropicales y subtropicales con bajas concentraciones de compuestos nitrogenados (Stewart, 1974; Humm y Wicks, 1980).

En lo que concierne a la temperatura es bien conocido que O. erythraea se presenta durante los meses más calientes del año en aguas térmicamente estratificadas, como se observó en la Bahía de Mazatlán. Las temperaturas más altas observadas durante el verano y hasta octubre coinciden con la concentración más alta de células de O. erythraea especialmente en octubre cuando la temperatura fue de 32.5°C (Fig. 17). En esta fecha se presentó un florecimiento de esta cianobacteria con una duración probablemente de una semana. No obstante que la temperatura en invierno baja hasta los 23°C O. erythraea se encontró en la bahía aunque en bajas concentraciones. Esto significa que en ningún momento la temperatura, en el intervalo observado (23-32.8°C), fue un factor limitante, ya que se ha considerado que esta especie es activa fisiológicamente a 20°C (Marumo y Nagasawa, 1976). Es importante mencionar que

en inviernos de años anteriores no se había encontrado esta

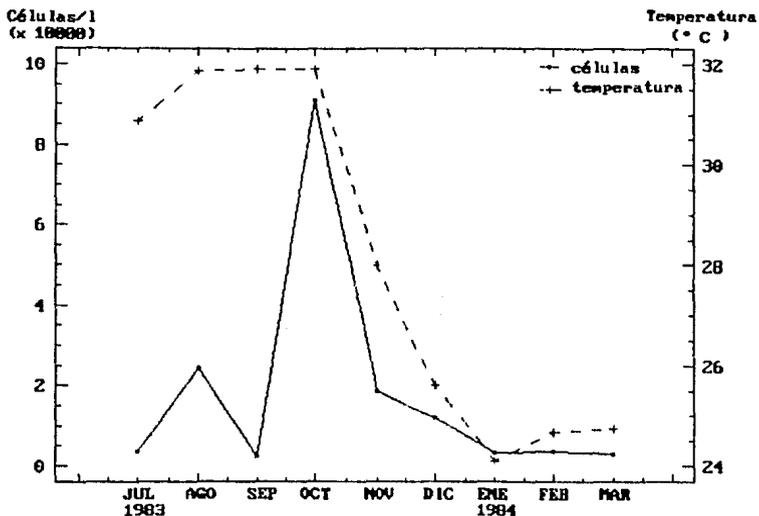


Figura 17. Variaciones mensuales de la abundancia de *O. erythraea* (células/l) y la temperatura (°C).

especie (Rojas, 1984). Este hecho es el resultado de que en el período de colecta, la Bahía de Mazatlán estuvo influenciada por el fenómeno denominado Oscilación del Sur (ENSO = Event Niño Southern Oscillation) (Mee, et al., 1985). Lo cual significa que aguas más cálidas provenientes del Pacífico Tropical favorecieron la proliferación de esta cianobacteria.

Normalmente de julio a septiembre se presenta la época de lluvias y esta época es la de mayor actividad ciclónica (SARH, 1982, 1983). Lo anterior se reflejó en una

disminución de la salinidad en todas las estaciones, este efecto fue más pronunciado en la estación 1 la cual está influenciada por las aguas provenientes del Estero El Sábalo (Fig. 18). En el mes de septiembre de 1983 se registró la concentración menor de células de *O. erythraea*, lo que concuerda con los resultados de Ramamurthy *et al.* (1972), quienes consideraron a esta especie como estenohalina.

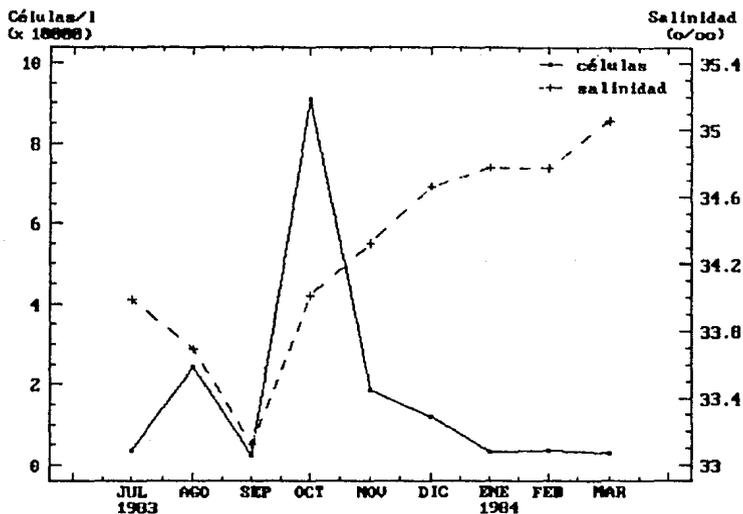


Figura 18. Variaciones mensuales de la abundancia de *O. erythraea* (células/l) y la salinidad (o/oo).

Comparando los promedios de salinidad registrados durante todo el muestreo en las diferentes estaciones se observó claramente la influencia de las estaciones que están cerca de la costa (1, 6 y 5) en donde se registraron

menores salinidades con respecto a las estaciones que se encuentran alejadas (2, 4 y 7). La estación 3 aunque es costera no está influenciada por descargas urbanas ni escurrimientos. Esto coincide con la concentración de células de Oscillatoria erythraea, en las estaciones cercanas a la costa la concentración fue menor con respecto a las alejadas. Probablemente esto indique que las condiciones que se presentaron lejos de la costa son más favorables para el crecimiento de esta cianobacteria.

Con respecto al oxígeno disuelto, durante el mes de octubre se registró la concentración más baja de este gas (4.98 ml/l). Esto coincidió con que también en este mes se observó la mayor concentración de células de O. erythraea. (Fig. 19). La concentración de oxígeno desempeña un papel muy importante en relación a la propiedad que tiene esta especie de fijar nitrógeno atmosférico, debido a que la enzima responsable de la fijación de nitrógeno es muy sensible al oxígeno (Stewart, 1969; Fogg et al., 1973; Stewart, 1980; Humm y Wicks, 1980; Robson y Postgate, 1980). Se ha reportado que concentraciones elevadas de oxígeno, observadas en el Océano Pacífico Norte Central inhiben en 75% la velocidad de fijación de nitrógeno (Mague et al., 1977). También se ha observado que la muerte fotooxidativa de cianobacterias fijadoras de nitrógeno es la responsable de la rápida descomposición de los florecimientos durante el verano y posiblemente también sea la causa de la ausencia de estos florecimientos en invierno (Abeliovich y Shilo,

1972).

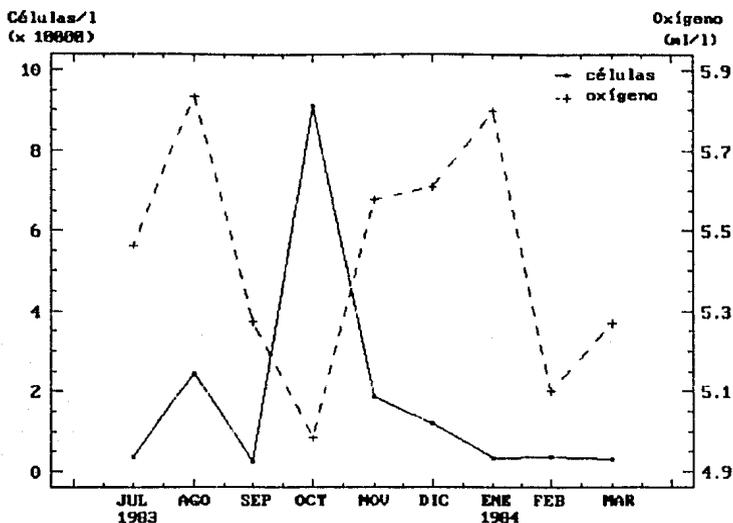


Figura 19. Variaciones mensuales de la abundancia de *Q. erythraea* (células/l) y la concentración del oxígeno disuelto (ml/l).

Las altas concentraciones de oxígeno que se presentaron en la Bahía de Mazatlán durante el invierno se ven favorecidas por la disminución de la temperatura, lo que permite una mayor solubilidad de este gas y consecuentemente la disminución en la concentración de células de *Q. erythraea*. Comparando las concentraciones de oxígeno en cada estación de muestreo se observó que la estación 6, donde se presentó la mínima concentración de oxígeno, también se observó la mínima concentración de *Q. erythraea*. En estas condiciones de concentración de oxígeno debería esperarse

una alta concentración de células, sin embargo el resultado obtenido parece indicar que la concentración de oxígeno no es el único factor para que estas cianobacterias se presenten. Lo mismo sucedió en la estación 5 que también está influenciada por otra descarga de la ciudad.

Cabe señalar que el índice de transparencia observado fue mayor en verano, pero dado que la bahía no es homogénea hubo distintos patrones en cada una de las estaciones. También se observó que este índice fue mayor en las estaciones que están alejadas de la costa y menor en las cercanas. Esta situación no es nada sorprendente debido a que las estaciones que están cercanas a la costa están sujetas a turbulencia, como resultado de la acción de las olas que provoca turbidez por la resuspensión de los sedimentos. Este hecho influye directamente en la concentración de células, ya que una de las condiciones favorables para que esta especie prolifere es en mares calmados (Carpenter y Price, 1976).

En este estudio se detectaron concentraciones mayores de células en las estaciones alejadas de la costa con respecto a las que están influenciadas por los fenómenos costeros.

Otro de los factores importantes para que se presenten las cianobacterias fijadoras de nitrógeno es la concentración de nutrientes, principalmente los compuestos nitrogenados (NO_3^- , NO_2^-) y los fosfatos (PO_4^{-3}). Como ya ha sido observado O. erythraea se presenta cuando la

concentración de los compuestos nitrogenados es escasa (Goering et al., 1966; Stewart, 1974; Leppänen et al., 1988), ya que por este medio se introduce nitrógeno al ecosistema el cual es un elemento limitante para la producción primaria.

En la zona costera de la Bahía de Mazatlán, *O. erythraea* no ha sido muy estudiada, más se sabe que ésta se presenta tanto en condiciones eutróficas (Mee et al. , 1984) como en condiciones oligotróficas tales como las observadas en este estudio (Tablas VII, VIII y IX).

Es importante señalar que la relación N:P desempeña una función importante con respecto a la dominancia de especies en diferentes ambientes acuáticos (Ryther y Dunstan, 1971). En la Bahía de Mazatlán se observó una relación baja de N:P, indicando únicamente que la concentración de fósforo fue más alta que la de nitrógeno total ($\text{NO}_3 + \text{NO}_2$) (Tabla X).

Ryther y Dunstan (1971) establecieron que en aguas costeras es incuestionable que el nitrógeno es el factor que limita y controla el crecimiento algal y la eutroficación. Dicha aseveración podría no ser válida para los organismos fijadores de nitrógeno ya que existe una hipótesis sobre el alto requerimiento de fósforo de dichos organismos (Doremus, 1982). Lo anterior está basado en que dichos organismos muestran valores de K_s (constante media de saturación) mucho más altos con respecto a otras especies de fitoplancton, particularmente *Oscillatoria* ($K_s = 9\mu\text{M}$) (McCarthy y Carpenter, 1979).

Existen pruebas que confirman el hecho de que las cianobacterias requieren elevadas concentraciones de fósforo para crecer a velocidades equivalentes a las de otras especies como algas verdes y diatomeas. Esto indica claramente que tanto la relación N:P como la concentración de fósforo interactúan para determinar la dominancia de cianobacterias en ambientes acuáticos. Así se ha observado que las cianobacterias llegan a ser dominantes cuando la relación N:P es baja (McCarthy y Carpenter, 1979). Los florecimientos son típicos de aguas con exceso de fósforo y consecuentemente una baja relación N:P (Lepänem *et al.*, 1988). Varios autores han demostrado que existe una correlación entre fijación de nitrógeno y fósforo disuelto (Horne y Goldman, 1972).

En la Bahía de Mazatlán, cuyo comportamiento no es netamente oceánico ni netamente costero, la presencia de esta cianobacteria está de acuerdo a lo que se ha establecido para zonas oceánicas de presentarse cuando la concentración de compuestos nitrogenados es muy baja. Por otro lado se observó que la concentración de fosfatos es mayor que la de nitrógeno total, lo que genera una relación N:P menor que uno.

Esto es significativo al saber que el requerimiento de nitrógeno y fósforo del fitoplancton marino se encuentra en una relación de 15:1 en ambientes oceánicos y de 5:1 en ambientes costeros sujetos a la influencia de descargas urbanas (Ryther y Dunstan, 1971). Tomando en cuenta

promedios mensuales de las concentraciones de nitrógeno total y fosfatos las relaciones N:P más bajas observadas en la zona de estudio se presentaron durante los meses de agosto, septiembre, octubre y noviembre de 1983 coincidiendo únicamente en agosto y octubre con la mayor concentración de células de O. erythraea. En el área de Mazatlán en un estudio previo se reportaron relaciones N:P de aproximadamente igual a uno (Mee et al., 1984) y en este trabajo la relación fue menor (0.64) debido posiblemente a que las condiciones climatológicas e hidrológicas fueron diferentes. Aunque la relación en la concentración de estos nutrientes es importante para el crecimiento de esta cianobacteria, existen otros factores que pueden ser limitantes. Las concentraciones de hierro y molibdeno son importantes debido a que estos elementos se requieren para la síntesis de la nitrogenasa y cuya concentración en el mar es extremadamente baja (Stewart, 1971). Rueter et al. (1990) demostraron en cultivos de Oscillatoria la importancia del hierro en la fotosíntesis y en la fijación de nitrógeno, y sugirieron que Oscillatoria juega un papel central en los ciclos biogeoquímicos del Fe, C y N.

Es evidente que la distribución y abundancia de O. erythraea, durante el tiempo en el cual se hizo este estudio, no dependen de un solo factor sino de las interacciones de una multiplicidad de factores (Stewart, 1969). Entre las más importantes se pueden mencionar:

- 1) La disponibilidad de las fuentes de energía, como materia orgánica y energía radiante. Puesto que las cianobacterias son los únicos organismos en que dentro de ellos y algunas veces dentro de una misma célula se llevan a cabo dos de los principales procesos los cuales mantienen la vida sobre la tierra: la fijación de nitrógeno y la fotosíntesis, mismos que requieren energía.
- 2) Las concentraciones de oxígeno, las cuales tienen un efecto notable en la síntesis de la nitrogenasa. Como ya se ha mencionado altas concentraciones de oxígeno inhiben la síntesis de la enzima y también la respiración.
- 3) La salinidad es otro factor determinante. Esta cianobacteria se ha reportado como estenohalina (Ramamurthy et al., 1972) y se observó que a bajas salinidades (28.8 o/oo) no se presenta Q. erythraea.
- 4) La disponibilidad de fósforo así como también las fuentes de compuestos nitrogenados. Existe una extensa literatura donde se demuestra que cuando están presentes los compuestos nitrogenados se inhibe la síntesis de la nitrogenasa. El grado y tipo de inhibición depende de la concentración de los mencionados compuestos. Por otra parte se ha observado que cuando existe una relación baja de N:P o cuando se adiciona fósforo se favorece la fijación de nitrógeno.

- 5) Las concentraciones de hierro y molibdeno. Se ha observado estimulación en la fijación de nitrógeno cuando se adicionan estos micronutrientes (Stewart, 1969; Ramamurthy, 1974).

La fijación de nitrógeno por organismos planctónicos es un proceso extremadamente variable en el espacio y en el tiempo (Goering et al., 1966; Horne y Goldman, 1972). En el presente estudio los resultados indican que hubo condiciones que favorecieron la presencia de O. erythraea en la Bahía de Mazatlán. Los más evidentes pueden ser: La baja concentración de compuestos nitrogenados (promedio total 0.173 $\mu\text{g-at N/l}$). Las altas temperaturas observadas durante el verano (32.5°C), la mínima turbulencia, todo esto está de acuerdo con Carpenter y Price (1976).

Las condiciones mencionadas se observaron principalmente en las estaciones que se encontraron alejadas de la costa. Claramente se infiere que los diversos factores que influncian a las zonas costeras, como son los escurrimientos, la turbulencia y contribuciones antropogénicas afectan las condiciones óptimas para el desarrollo de O. erythraea.

Desde el punto de vista ecológico la importancia de que se presente O. erythraea en esta zona radica en su capacidad fijadora de nitrógeno, debido a que por este medio se introduce nitrógeno combinado al ecosistema. Esto representa en cierto grado una alternativa para mantener el equilibrio global del ciclo del nitrógeno.

En el océano el proceso de fijación de nitrógeno es importante principalmente en aguas oligotróficas como las que se presentan en la Bahía de Mazatlán en algunas épocas del año. Un aporte de nitrógeno adicional a la zona eufótica a través de la fijación contribuye significativamente a la producción fitoplanctónica, y por lo tanto influye en el resto de la cadena trófica. En zonas costeras como esta bahía dicho proceso es más complejo por las diferentes perturbaciones a la que está sujeta. No obstante, en esta zona la cantidad total de nitrógeno adicionado a la zona eufótica por fijación probablemente no sea muy importante para la población total de fitoplancton, pero sí para el mantenimiento de los organismos fijadores de nitrógeno principalmente cuando las condiciones favorecen los llamados florecimientos.

El valor promedio total de fijación de nitrógeno fue de 0.052 pg N_2 /célula h para una densidad promedio de población de 22.8×10^6 células/ m^3 . Este valor es relativamente más bajo si se compara con el obtenido por Carpenter y Price (1977) para el Mar Caribe (0.077 pg N_2 /célula h) para una densidad promedio de población de 46.4×10^6 célula/ m^3 en las capas superficiales (0 y 15 m); y ligeramente superior comparado al del Mar de los Sargazos (0.033 pg N_2 /célula h) para una densidad promedio de población de 3.93×10^6 célula/ m^3 .

La fijación de nitrógeno debió ser considerable en el mes de octubre que fue cuando se presentó la mayor

abundancia de *O. erythraea*, sin embargo los resultados indican una muy baja velocidad de reducción del acetileno lo cual significa que los organismos fijaron una cantidad mínima de nitrógeno, lo que se debió probablemente a que dichos organismos no estuvieron activos fisiológicamente tal vez porque estuvieron sometidos a mayor tensión durante la colecta. Tomando en cuenta esta observación y haciendo el promedio de fijación de nitrógeno omitiendo los datos del mes de octubre, se obtiene un valor de fijación de nitrógeno de $0.063 \text{ pg N}_2/\text{célula h}$ para una densidad promedio de población de $24.6 \times 10^6 \text{ célula/m}^3$. Esto representa un flujo de nitrógeno de $1.32 \text{ } \mu\text{g-at N/m}^3 \text{ día}$ similar al obtenido por Mee et al., (1984) y más cercano al obtenido para el Mar Caribe (Tabla I).

Haciendo una estimación de cuánto sería la fijación de nitrógeno en el mes de octubre tomando en cuenta el promedio total de la población de *O. erythraea* y el promedio de fijación obtenido sin tomar en cuenta los valores muy bajos observados para este mes se obtiene una fijación de nitrógeno de $6.6 \times 10^6 \text{ pg N/m}^3 \text{ h}$. Si ahora comparamos este valor con el obtenido por Carpenter y Price (1977) para el Mar Caribe ($3.5 \times 10^6 \text{ pg N/m}^3 \text{ h}$) se observa que es superior y por lo tanto también para el valor observado en el Mar de los Sargazos ($1.3 \times 10^5 \text{ pg N/m}^3 \text{ h}$). Esto demuestra que la fijación de nitrógeno es considerable cuando se presentan los florecimientos en la Bahía de Mazatlán.

La variabilidad observada en la fijación de nitrógeno

probablemente se deba a que la prueba de reducción de acetileno se realizó in vitro y no in situ. Lo que ocasiona que los organismos fijadores de nitrógeno, al no estar en su ambiente natural estén sometidos a fuertes tensiones por lo cual no realizan su función reductora (del N_2 o del acetileno) eficientemente. Q. erythraea es muy susceptible a los cambios ambientales bruscos como los que se dieron desde su recolección concentrando las muestras de fitoplancton, su transportación al laboratorio, hasta cuando se realizó la prueba de reducción del acetileno.

Se han estudiado los efectos de concentrar el fitoplancton sobre la prueba de reducción del acetileno observándose disminución en la actividad de la nitrogenasa (Leonardson, 1983). Dicha disminución se atribuyó a que la concentración del fitoplancton provoca rompimiento mecánico de los filamentos y separación de los tricomas ocasionando aumento en la difusión del oxígeno y por lo tanto inactivación de la nitrogenasa. Este comportamiento ya había sido observado en esta especie (Taylor et al., 1973; Carpenter y Price, 1976; Bryceson y Fay, 1981).

Se ha visto que los organismos planctónicos cambian su medio ambiente por medio de su actividad metabólica, esto es más notorio en suspensiones concentradas de organismos como las que se dan en recipientes experimentales. Entre estos cambios pueden incluirse el pH, la concentración de oxígeno, carbón inorgánico disuelto, etc. También se observó reducción en la actividad de la nitrogenasa cuando las

muestras de fitoplancton concentradas estuvieron en condiciones de subsaturación de la intensidad luminosa. Por todo lo anterior el fitoplancton no debe ser concentrado antes de realizar la prueba de reducción del acetileno ya que conduce a estimaciones erróneas y es imposible introducir factores de corrección confiables.

Taylor et al. (1973) observaron que cuando la prueba de reducción del acetileno no se realiza dentro de las primeras dos horas después de la recolección de los organismos, los tricomas eventualmente se desintegran y colapsan presentándose en masas amorfas las cuales no reducen el acetileno. Esta desintegración fue más rápida con organismos colectados de poblaciones densas.

En este estudio se observó claramente el efecto de la alta concentración del fitoplancton. El 13 de octubre de 1983 cuando se detectó la más baja velocidad de fijación de nitrógeno (1.86×10^{-4} pg N/cel h), ésta correspondió a una de las más altas concentraciones de células (8.4×10^5 células/ml) de *O. erythraea*. En cambio el 14 de noviembre se obtuvo una alta velocidad de fijación (1.58×10^{-1} pg N/célula h) cuando el número de células fue 2.23×10^5 células/ml (3.76 veces menor).

El transporte de los organismos después de su recolección es un factor importante que hay que tomar en cuenta. En varias ocasiones las muestras concentradas se colocaron en frascos de vidrio y se considera que fueron sobreexpuestas a la luz sufriendo fotooxidación y un

sobrecalentamiento. Posteriormente en el laboratorio los organismos sufrían otro cambio de luminosidad y temperatura, estos efectos tal vez contribuyeron a la disminución de la actividad de la nitrogenasa.

En la naturaleza *Q. erythraea* posiblemente tenga mecanismos que eviten la exposición prolongada a altas intensidades luminosas. Uno de éstos es controlar la flotabilidad vía las vesículas de gas, puesto que la posible fotoinhibición observada *in vitro* no necesariamente ocurre en la naturaleza (McCarthy y Carpenter, 1979).

La actividad de la nitrogenasa también presenta variaciones diurnas, frecuentemente hay mayor actividad en la mañana hasta el mediodía, disminuyendo en la tarde y muy notablemente por la noche (Stewart *et al.*, 1967; Fogg *et al.*, 1973; Saino y Hattori, 1978). Así mismo Bergman y Carpenter (1991) observaron que las muestras de *Oscillatoria* colectadas durante el día fueron totalmente activas mientras que las colectadas en la noche fueron incapaces de fijar nitrógeno. Ellos sugieren que la nitrogenasa se sintetiza *de novo* cada mañana. En este estudio, por problemas logísticos, la hora en que se incubaron las muestras no fue siempre la misma. En algunos casos la incubación se realizó en la tarde (16-18 horas) con la consecuente disminución de la actividad de la nitrogenasa.

Cabe mencionar que cuando se habla de disminución o inhibición de la actividad de la nitrogenasa posiblemente en algunos casos lo que se inhibe es la síntesis de esta enzima

y en algunos otros estas variaciones se deben a diferencias fisiológicas tales como la edad de las colonias (Carpenter, 1972).

Con lo dicho anteriormente se considera que los resultados obtenidos corresponden a una subestimación de la tasa de fijación de nitrógeno. Además de los factores ya mencionados, Fogg *et al.* (1973) enfatizaron que uno de los errores que se cometen frecuentemente es el muestreo, debido a que la distribución de estos organismos no es uniforme sino que se presentan formando parches o manchas. Es importante señalar que, en zonas costeras, la distribución fitoplanctónica también se ve afectada por corrientes de superficie a lo largo de la costa, en el área de estudio éstas fluyen hacia el sureste durante el invierno y hacia el noroeste en verano (Granados y Schwartzlose, 1977). Mague *et al.* (1974) observaron una distribución irregular del fitoplancton fijador de nitrógeno en el Océano Pacífico Norte Central.

Es de suma importancia la fijación de nitrógeno en la zona eufótica, puesto que este fenómeno genera una fuente de nitrógeno aprovechable para los organismos. Puede ser que *Q. erythraea* se descomponga como resultado de la acción bacteriana, o que el nitrógeno fijado entre al ecosistema como nitrógeno disuelto vía productos extracelulares y de esta manera está disponible inmediatamente al resto del fitoplancton. Otra posibilidad es que los organismos después de muertos se hundan y salgan

de la zona eufótica lo que ocasionaría una pérdida de este nutriente en dicha zona. Para los organismos herbívoros Q. erythraea representa una fuente directa de nitrógeno a través del pastoreo. Existe poca información sobre si Q. erythraea es consumida por otros organismos. Ramamurthy (1970) observó que esta especie es consumida por dos peces pelágicos del Océano Indico, Hilsa kanagurta y Rastrelliger kanagurta, peces que son alimento de la gaviota Larus brunicephalus. Esto podría indicar que la forma de consumo por pastoreo es la menos estudiada. Posiblemente desde el punto de vista fisiológico y ecológico la forma más importante por la cual el nitrógeno fijado entra al ciclo del nitrógeno es a través de productos extracelulares. Se ha calculado para Calothrix scopulorum que hasta el 64 % del nitrógeno fijado es liberado extracelularmente, (Stewart, 1971) principalmente como aminoácidos y péptidos los cuales pueden ser consumidos directamente y aprovechados para el crecimiento de otros organismos, o bien transformados a amonio por medio de las bacterias proteolíticas.

En un estudio sobre consumo de aminoácidos por Oscillatoria rubescens, Feuillade y Krupka (1986) observaron que esta cianobacteria consume aminoácidos, los cuales son rápidamente incorporados a las proteínas.

Kerby et al. (1988) hicieron estudios sobre producción de amonio y aminoácidos en cianobacterias fijadoras de nitrógeno obteniendo cantidades considerables de estos

compuestos.

Es evidente que los florecimientos de Q. erythraea observados y su relación fijadora de nitrógeno tiene importancia en la Bahía de Mazatlán.

CONCLUSIONES

Con los resultados y análisis efectuados durante el desarrollo de este trabajo se concluye lo siguiente:

- 1) La fijación de nitrógeno en la Bahía de Mazatlán, medida por el método de reducción del acetileno, se debió principalmente a Oscillatoria erythraea.
- 2) La tasa de fijación de nitrógeno global determinada en la Bahía de Mazatlán durante el período del muestreo fue relativamente baja y similar a las reportadas para el Mar del Caribe y Mar de los Sargazos.
- 3) La variabilidad observada, en la tasa de fijación de nitrógeno, fue el resultado de utilizar un método indirecto in vitro.
- 4) La abundancia de O. erythraea presentó dos valores máximos, uno en agosto y otro más pronunciado en octubre, coincidiendo con las condiciones de temperatura y salinidad máximas.
- 5) Las concentraciones de los compuestos nitrogenados (NO_2 y NO_3) presentes en este período no inhiben la fijación de nitrógeno.

R E C O M E N D A C I O N E S

- a) Hacer arrastres más lentos y por menos tiempo para no dañar las células y no someterlas a tensiones. Si es posible no concentrar las muestras de fitoplancton debido a que se ha observado una muy baja velocidad de reducción del acetileno con gran cantidad de células.
- b) No exponer las muestras de fitoplancton colectadas demasiado tiempo a la radiación solar. Probablemente esta exposición prolongada ocasionó la inhibición de la nitrogenasa.
- c) Evitar la agitación durante el trayecto al laboratorio, debido a que ésta desintegra a las colonias y se permite que el oxígeno inhiba la síntesis de la nitrogenasa.
- d) Realizar la prueba de reducción del acetileno lo más rápido posible, de preferencia in situ.
- e) Llevar a cabo los muestreos a varias profundidades para conocer la distribución de O. erythraea en la columna de agua.

f) Tratar de muestrear un florecimiento desde su inicio hasta su desaparición. Con la intención de saber con precisión la duración y con esto poder evaluar la importancia de su contribución al ciclo del nitrógeno en el ecosistema.

g) Intentar evaluar cuando Q. erythraea es más activa fisiológicamente.

R E S U M E N

Dada la importancia del nitrógeno como elemento esencial para todos los organismos vivos resulta importante evaluar el proceso de fijación de nitrógeno. Por medio de este proceso el nitrógeno atmosférico es transformado a una forma asimilable por los organismos para después ser incorporado a su biomasa celular.

Para evaluar la fijación de nitrógeno en la Bahía de Mazatlán debida a Oscillatoria erythraea, cianobacteria fijadora de nitrógeno, se realizaron varios muestreos. Estos se efectuaron en 7 estaciones distribuidas en el litoral de Mazatlán. También se registraron las condiciones ambientales en las que se encontró esta cianobacteria. El período de muestreo abarcó de julio de 1983 a marzo de 1984.

La prueba de fijación de nitrógeno se realizó mediante la técnica de reducción del acetileno. El producto de esta reducción, el etileno, se cuantificó por cromatografía de gases. Se encontró una amplia variación en los valores de fijación de nitrógeno. El valor promedio fue de 0.052 pg N/célula h para una densidad promedio de células de 22.8×10^6 células/m³, comparando este valor de fijación de nitrógeno con los encontrados en otros lugares se observa que es del orden de los encontrados en el Mar Caribe (0.077 pg N/célula h) y Océano Atlántico Tropical (0.078 pg N/célula h), pero inferior al del Océano Pacífico (0.285 pg N/célula h) y Mar de China (0.33 pg N/célula h). Sin embargo se considera que la fijación de nitrógeno es importante en esta zona cuando se presentan los florecimientos de O. erythraea.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- ABELIOVICH, A y M. SHILO, 1972. Photooxidative death in blue-green algae. J. Bacteriol. 111: 682-689.
- ATLAS, R. M. y R. BARTHA, 1981. Microbial Ecology: Fundamentals and Applications. Adisson- Wesley Pub. Co. U.S.A. 560 pp.
- BERGERSEN, F. J., 1970. The cuantitative relationship between nitrogen fixation and the acetylene-reduction assay. Aust. J. Biol. Sci. 23: 1015-1025.
- BERGMAN, B. y E. J. CARPENTER, 1991. Nitrogenase confined to randomly distributed trichomes in the marine cyanobacterium Trichodesmium thiebautii. J. Phycol. 27: 158-165.
- BOWMAN, T. E. y L. J. LANCASTER, 1965. A bloom of the planktonic blue-green alga, Trichodesmium erythraeum, in the Tonga Islands. Limnol. and Oceanogr. 10: 291-292.
- BREWER, P. G. y J. P. RILEY, 1965. The automatic determination of nitrate in seawater. Deep-Sea Res. 12: 765-772.
- BROCK, T., SMITH y MADIGAN, 1984. Biology of Microorganisms 4a. Ed. Englewood Cliffs, N. Prentice-Hall. 847 pp.
- BROOKS, R. H., P. L. BREZONIK, H. D. PUTNAM y M. A. KEIRN, 1971. Nitrogen fixation in an estuarine environment: The Waccasassa on the Florida Gulf Coast. Limnol. and Oceanogr. 16: 701-710.
- BRYCESON, I. y P. FAY, 1981. Nitrogen fixation in Oscillatoria (Trichodesmium) erythraea in relation to bundle formation and trichome differentiation. Mar. Biol. 61: 159-166.
- BURRIS, R. H., 1974. Methodology. En: Quispel, A.(Ed.). The biology of nitrogen fixation. North Holland Press. Amsterdam: 9-33.
- CAPONE, D. G. y B. F. TAYLOR, 1977. Nitrogen fixation (Acetylene reduction) in the Phyllosfere of Thalassia testudinum. Marine Biology 40: 19-28.
- CARPENTER, E. J., 1972. Nitrogen fixation by a blue-green epiphyte on pelagic Sargassum. Science 178: 1207- 1209.

- CARPENTER, E. J., 1973. Nitrogen fixation by Oscillatoria (Trichodesmium) thiebautii in the south western Sargasso Sea. Deep-Sea Res. 20: 285-288.
- CARPENTER, E. J., 1983. Nitrogen fixation by marine Oscillatoria (Trichodesmium) in the world's oceans. En: Capone, D. G. y E. J. Carpenter (Eds.). Nitrogen in the Marine Environment. Academic Press, New York: 65-103.
- CARPENTER, E. J. y J. J. McCARTHY, 1975. Nitrogen fixation and uptake of combined nitrogenous nutrients by Oscillatoria (Trichodesmium) thiebautii in the western Sargasso Sea. Limnol. and Oceanogr. 20: 389-401.
- CARPENTER, E. J. y C. C. PRICE (IV), 1976. Marine Oscillatoria (Trichodesmium): Explanation for aerobic nitrogen fixation without heterocysts. Science, 191: 1278-1280.
- CARPENTER, E. J. y C. C. PRICE (IV), 1977. Nitrogen Fixation distribution and production of Oscillatoria (Trichodesmium) spp. in the Western Sargasso and Caribbean Seas. Limnol. Oceanogr. 22: 60-72.
- CARPENTER, E. J., C. D. VAN RAALTE y I. VALIELA, 1978. Nitrogen fixation by algae in a Massachusetts salt marsh. Limnol. Oceanogr. 23: 318-327.
- CHAN, K. M. y J. P. RILEY, 1966. The automatic determination of phosphate in seawater. Deep-Sea Res. 13: 467-471.
- CORTES ALTAMIRANO R., 1987. Observaciones de mareas rojas en la Bahía de Mazatlán, Sin. México. Ciencias Marinas, 13: 1-19.
- CORTES ALTAMIRANO R., 1988. Abundancia de Oscillatoria erythraea (cianobacteria planctónica marina) en el litoral de Mazatlán, Sin., México. Rev. Lat-amer. Microbiol. 30: 169-179.
- CORTES ALTAMIRANO R. Y A. NUÑEZ PASTEN, 1991. Registros de mareas rojas en la Bahía de Mazatlán, Sin. México (1985-1990). Revista de Investigación Científica, 2: 44-55.
- DE LA LANZA ESPINO G., V. ARENAS FUENTES y M. RODRIGUEZ MEDINA, 1986. The nitrogen fixation associated to halophytes decay in a litoral lagoon at northwestern México. An. Inst. Cienc. Mar Limnol. Univ. Nac. Auton. Mex., 13: 339-344.
- DILWORTH, M. J., 1966. Acetylene reduction by nitrogen-fixing preparations from Clostridium pasterianum. Biochim. Biophys. Acta, 127:285-294.

- DOREMUS, C., 1982. Geochemical control of dinitrogen fixation in the open sea. Biol. Oceanogr. 1: 429-436.
- DUGDALE, R. C., 1976. Nutrient cycles. En: Cushing, D. H. y Walsh, J. J. (Eds.). The Ecology of the Seas. p.141-172.
- DUGDALE, R. C., D. W. MENZEL y J. H. RYTHER. 1961. Nitrogen fixation in the Sargasso Sea. Deep-Sea Res. 7: 298-300.
- DUGDALE, R. C., J. GOERING y J. H. RYTHER, 1964. High Nitrogen fixation rates in the Sargasso Sea and the Arabian Sea. Limnol. and Oceanogr. 2: 507-510.
- EMILSSON, I. y M. A. ALATORRE, 1984. Investigaciones recientes sobre la circulación en la parte exterior del Golfo de California. En: Ayala-Castañares, A.F. B. Phleger, R. C. Schwartzlose y J. Vargas (Eds.). The Gulf of California. UNAM, Mexico. (En prensa).
- FAY, P., W. D. P. STEWART, A. E. WALSBY y G. E. FOGG, 1968. Is the heterocyst the site of nitrogen fixation in Blue green algae? Nature. 220: 810-812.
- FEUILLADE, M. y H. KRUPKA, 1986. The amino acids uptake of Oscillatoria rubescens D.C. (blue green algae). Arch. Hydrobiol. 107P: 441-463.
- FOGG, G. E. y THAN-TUN, 1960. Interrelations and assimilation of elementary nitrogen in a blue-green alga. Proc. Roy. Soc. London. 153: 111-127.
- FOGG, G. E., W. D. P. STEWART, P. FAY y A. E. WALSBY, 1973. The blue-green algae. Academic Press. New York. 310 pp.
- GARCIA, D., 1973. Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. UNAM. 246 pp.
- GERARD, V. A., S. E. DUNHAM y G. ROSENBERG, 1990. Nitrogen fixation by cyanobacteria associated with Codium fragile (Chlorophyta): Environmental effects and transfer of fixed nitrogen. Mar. Biol. 105: 1-8.
- GILMARTIN, M. y N. REVELANTE, 1978. The phytoplankton characteristics of the barrier island lagoons of the Gulf of California. Estuar. Coast. Mar. Sci. 7: 29-47.
- GOERING, J. J., R. C. DUGDALE y D. W. MENZEL, 1966. Estimates of in situ rates of nitrogen uptake by Trichodesmium sp. in the Tropical Atlantic Ocean. Limnol. Oceanogr. 11: 614-620.

- GOERING, J. J. y P. L. PARKER, 1972. Nitrogen fixation by epiphytes on sea grasses. Limnol. Oceanogr., 17: 320-323.
- GOTTO, J. W., F. R. TABITA y C. VAN BAALEN, 1981. Nitrogen fixation in intertidal environments the Texas Gulf Coast. Estuar. Coast. Shelf Sci., 12: 231-235.
- GRANADOS, J. L. y R. SCHWARTZLOSE, 1977. Corrientes superficiales en el Golfo de California. En: Manrique, F. A. (Ed.). Memorias del V Congreso Nacional de Oceanografía. Guaymas, Son. 22-25 de octubre 1977: 271-278.
- HASLE, G. R., 1978. Using the inverted microscope. En: Sournia A. (Ed.). Phytoplankton Manual. UNESCO Publications, Paris: 191-196.
- HERBERT, R. A., 1975. Heterotrophic nitrogen fixation in shallow estuarine sediments. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 18: 215-255.
- HERBERT, R. A. C. M. BROWN y S. O. STANLEY, 1977. Nitrogen Assimilation in Marine Environments. En: Skirrow, F. A. y J. M. Shewan (Eds.). Aquatic Microbiology. Academic Press, London. New York, San Francisco.
- HORNE, A. J. y C. R. GOLDMAN, 1972. Nitrogen fixation in Clear Lake, California. I. Seasonal variation and the role of heterocysts. Limnol. Oceanogr., 17: 678-692.
- HUMM, H. J. y S. R. WICKS, 1980. Introduction and Guide to the Marine Blue-Green Algae. Wiley-Interscience, New York. 194 pp.
- JONES, K., 1982. Nitrogen fixation in the temperate estuarine intertidal sediments of the River Lune. Limnol. Oceanogr., 27: 455-460.
- KEIRN, M. A. y P. L. BREZONIK, 1971. Nitrogen fixation by bacteria in Lake Mize, Florida, and in some lacustrine sediments. Limnol. Oceanogr., 16: 720-731.
- KERBY, N. W., G. W. NIVEN, P. ROWELL y W.D.P. STEWART, 1988. Ammonia and aminoacid production by cyanobacteria. Algal Biotechnology. 277-286.
- LEHNINGER, A.L., 1980. Bioquímica. 2ª ed. Omega. Barcelona. 1177 pp.
- LEONARDSON, L., 1983. Effects of concentrating phytoplankton on the acetylene-reduction assay for nitrogenase activity. Freshwater Biol., 13: 265-274.

- LEPPAENEN, J. M., 1988. Nitrogen fixation of cyanobacteria (blue-green algae) and the nitrogen cycle of the Baltic Sea. Symbiosis, 6: 181-194.
- MAGUE, T. H., N. M. WEARE y O. HOLM-HANSEN, 1974. Nitrogen fixation in the North Pacific Ocean. Mar. Biol., 24: 109-110.
- MAGUE, T. H., F. C. MAGUE y O. HOLM-HANSEN, 1977. Physiology and chemical composition of nitrogen-fixing phytoplankton in the Central North Pacific Ocean. Mar. Biol., 41: 213-227.
- MARUMO, R. y S. NAGASAWA, 1976. Seasonal variation of the standing crop of a pelagic blue-green algae, Trichodesmium in the Kuroshio water. Bull. Plankton. Soc., JPN., 23: 19-25.
- MCCARTHY, J. J. y E. J. CARPENTER, 1979. Oscillatoria (Trichodesmium) thiebautii (Cyanophyta) in the Central North Atlantic Ocean. J. Phycol., 15: 75-82.
- MEE, L. D., R. CORTES ALTAMIRANO Y L. M. GARCIA DE LA PARRA, 1984. Di-nitrogen fixation in a eutrophic tropical bay. Estuar. Coast. Shelf Sci., 19: 477-483.
- MEE, L. D., A. RAMIREZ FLORES, F. FLORES VERDUGO Y F. GONZALEZ FARIAS, 1985. Coastal Upwelling and Fertility of the Southern Gulf of California: Impact of the 1982-83 ENSO Event. Tropical Ocean-Atmosphere Newsletter, 31: 9-10.
- PHILIPS, E. J. M. WILLIS y A. VERCHICK, 1986. Aspects of nitrogen in Sagassum communities off the coast of Florida. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 102: 99-119.
- POSTGATE, J., 1981. Fijación del Nitrógeno. Omega S. A. Barcelona 82 pp.
- QASIM, S. Z., 1970. Some characteristics of a Trichodesmium bloom in the Laccadives. Deep-Sea Res., 17: 655-660.
- RAMAMURTHY, V. D., 1970. Antibacterial activity of the marine blue-green alga Trichodesmium erythraeum in the gastrointestinal contents of the sea gull Larus brunicephalus. Mar. Biol., 6: 74-76.
- RAMAMURTHY, V. D., 1972. Procedures adopted for the laboratory cultivation of Trichodesmium erythraeum. Mar. Biol., 14: 232-234.
- RAMAMURTHY, V. D., 1974. Effects of Molybdenum and EDTA on nitrogen fixation by Trichodesmium erythraeum. Science y Culture, 40: 500-501.

- RAMAMURTHY, V. D., R. A. SELVAKUMAR y R. M. S. BHARGAVA, 1972. Studies on the blooms of Trichodesmium erythraeum (Ehr.) in the waters of the Central West Coast of India. Curr. Sci., 41: 803-805.
- RILEY, J. P. y R. CHESTER, 1971. Micronutrient elements. Introduction to Marine Chemistry. Academic press. London. 152-174.
- RIPPKA, R., A. NEILSON, R. KUNISAWA y G. COHEN-BAZIRE, 1971. Nitrogen fixation by unicellular blue-green algae. Arch Microbiol., 76: 341-348.
- ROBSON, R. L. y J. R. POSTGATE, 1980. Oxygen and hydrogen in biological nitrogen fixation. Ann. Rev. Microbiol., 34: 183-207.
- RODEN, G. I. y I. EMILSSON, 1984. The Physical Oceanography of the Gulf of California. En: . Ayala-Castañares, A. F. B. Phleger, R. C. Schwartzlose y J. Vargas, (Eds.). The Gulf of California. UNAM, Mexico City (en prensa).
- ROJAS TREJO, S. P., 1984. Ciclo anual del fitoplancton en la Bahía de Mazatlán. Sin. México (1980). Tesis profesional. Univ. Auton. Edo. Mor., Cuernavaca, Morelos, México 54 pp.
- RUETER, G. J., K. OHKI y Y. FUJITA, 1990. The effect of iron nutrition on photosynthesis and nitrogen fixation in cultures of Trichodesmium (Cyanophyceae). J. Phycol., 26: 30-35.
- RYTHER, J. H. y W. M. DUNSTAN, 1971. Nitrogen, phosphorus and eutrophication in the coastal marine environment. Science, 171: 1008-1013.
- SAINO, T. y A. HATTORI, 1978. Diel variation in nitrogen fixation associated with the marine blue-green alga, richodesmium, as measured by the acetylene-reduction technique. Arch. Mikrobiol., 88: 205-212.
- SAINO, T. y A. HATTORI, 1982. Aerobic nitrogen fixation by the marine non-heterocystous cyanobacterium Trichodesmium (Oscillatoria) spp.: Its protective mechanism against oxygen. Mar. Biol., 70: 251- 254.
- SARH, 1982. Boletín Climatológico Anual. Vol. VIII, No. 17 Dir. Gral. Serv. Met. Nac.
- SARH, 1983. Boletín Climatológico Anual. Vol. IX, No. 17. Dir. Gral. Serv. Met. Nac.

- SCHÖLLHORN, R. y R. H. BURRIS, 1967. Acetylene as a competitive inhibitor of N_2 fixation. Proc. Nat. Acad. Sci., 58: 213-216.
- SECRETARIA DE MARINA, 1974. Estudio geográfico de la región de Mazatlán, Sin. Dir. Gral. Oceanogr. Señal. Marit. México, D. F. 353 pp.
- SPENCER, C. P., 1975. The Micronutrient Elements. En: Riley, J. P. and G. S. Skirrow (Eds.). Chemical Oceanography Vol 2. Academic Press Inc. London LTD. 647 pp.
- STEWART, W. D. P., 1971. Nitrogen fixation in the sea. En: Costlow, J. D. P. (Ed.). Fertility of the Sea. Gordon and Breach, London: 537-564.
- STEWART, W. D. P., 1974. Blue-green algae. En: Quispel, A. (Ed.). The Biology of Nitrogen Fixation. North-Holland. Publishing Company, Amsterdam: 202-237.
- STEWART, W. D. P., 1980. Some aspects of structure and function in N_2 -fixing cyanobacteria. Ann. Rev. Microbiol., 34: 497-536.
- STEWART, W. D. P., G. P. FITZGERALD y R. H. BURRIS, 1967. In situstudies on N_2 fixation using the acetylene reduction technique. Proc. Nat. Acad. Sci., 58: 2071-2078.
- STEWART, W. D. P., G. P. FITZGERALD y R. H. BURRIS, 1968. Acetylene reduction by nitrogen fixing blue-green algae. Archiv. für Mikrobiologie, 62: 336-348.
- STRYER, L., 1988. Bioquímica. Tercera edición. Editorial Reverté, Barcelona. 1084 pp.
- SOURNIA, A., 1968. La Cyanophycée Oscillatoria (=Trichodesmium) dans le plancton marine: Taxonomie et observations dans le Canal de Mozambique. Nova Hedwigia, 15: 1-12.
- SOURNIA, A., 1970. Les cyanophycées dans le plancton marin. Année Biologique, 11: 64-76.
- STRICKLAND, J. D. H. y T. R. PARSONS, 1972. A practical handbook of sea water analysis. 2ª Ed. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada, Bull. No 167, 310 pp.
- TAYLOR, B.F., C. C. LEE y J. S. BUNT, 1973. Nitrogen fixation associated with the marine blue-green alga, Trichodesmium, as measured by the acetylene-reduction technique. Arch. Mikrobiol. 88: 205-212.

VOLLENWEIDER, R. A., J. F. TALLING y D. F. WESTLAKE, 1969. A Manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. London International Biological Programme; Oxford. Edinburgh. Blackwell. Scient. Publ. Oxford. 213 pp.

WERNER, D., H. J. EVANS, y R. J. SEIDER, 1974. Facultatively anaerobic nitrogen-fixing bacteria from the marine environment. Can. Microbiol. 20: 59-64.

WHITNEY, D. E., G. M. WOODWELL y R. W. HOWARTH, 1975. Nitrogen fixation in Flax Pond: A long Island salt marsh. Limnol. Oceanogr. 20: 640-643.

Tabla II. TEMPERATURA (°C)

FECHA	ESTACIONES							MED
	1	2	3	4	5	6	7	
14 JUL	30.50		31.00	31.00	31.00	32.00		31.10
22 JUL	30.60		30.60	30.70	30.70	30.70		30.66
1 AGO	31.10	31.20	31.30	31.50	32.40	32.50	32.00	31.71
8 AGO	31.00	32.00	32.00	31.50	31.90	32.00		31.73
17 AGO	31.00	31.00	31.00	31.80	32.00	32.00	32.20	31.57
23 AGO	32.00	32.00			32.00			32.00
31 AGO	32.00	32.00	32.00	33.00	33.00	32.00	32.00	32.29
13 SEP	32.00	31.50	31.50	32.00	32.00	32.00	32.00	31.86
20 SEP	31.00	31.50		31.00	31.50			31.25
23 SEP	32.00	32.00	32.50	32.50	32.50	32.00	32.00	32.21
27 SEP	31.00	31.00			31.30	31.50		31.20
30 SEP	31.50	31.80	32.50	33.00	32.50	32.70	32.00	32.29
7 OCT	32.00	32.50	32.50	33.00	33.00	33.00	33.80	32.83
13 OCT	31.00	31.50	32.00	32.50	32.00	33.00	33.00	32.14
27 OCT	30.00	30.50	30.50	31.50	31.00	31.00	30.50	30.71
7 NOV	29.50	29.50	29.50	29.00	29.00	29.80	29.50	29.40
14 NOV	27.00	27.50	27.10	27.50	27.50	28.00	28.00	27.51
29 NOV	26.80	27.00	27.00	26.50	27.20	27.50	27.50	27.07
6 DIC	24.00	24.80	25.00	25.00	25.80	25.50	25.50	25.09
14 DIC	26.00	26.00	26.20	26.00	26.50	26.00	26.20	26.13
12 ENE	23.50	23.80	24.50	25.50	24.00	25.00	25.00	24.47
24 ENE	23.00	23.00	23.00	23.00	25.00	25.00	24.00	23.71
9 FEB	24.50	23.80	25.20	24.80	24.50	25.00	25.00	24.69
16 MAR	24.50	25.00	25.20	25.00	25.00	24.50	24.00	24.74

Tabla III. SALINIDAD (o/oo)

FECHA	ESTACIONES							MED
	1	2	3	4	5	6	7	
14 JUL	34.00		34.00	34.00	34.00	34.00		34.00
22 JUL	34.00		34.00	33.97	33.97	33.97		33.98
1 AGO	34.00	34.08	34.20	34.33	34.13	33.63	34.05	34.06
8 AGO	33.91	33.91	33.90	33.89	33.92	33.97		33.92
17 AGO	32.64	32.22	33.15	33.27	32.94	32.27	33.02	32.79
23 AGO	33.92	34.04			33.94			33.97
31 AGO	33.31	34.08	34.03	34.05	34.01	33.86	34.02	33.91
13 SEP	29.91	33.67	33.84	33.90	33.76	33.80	33.75	33.23
20 SEP	28.81	32.48		32.23	32.29			31.45
23 SEP	30.35	33.93	33.31	33.29	33.22	33.41	33.41	32.89
27 SEP	34.15	34.06			34.08	33.75		34.01
30 SEP	29.24	33.91	33.89	34.11	33.81	33.27	33.93	33.17
7 OCT	33.90	34.04	33.90	33.87	33.74	33.77	33.89	33.87
13 OCT	34.41	34.41	34.33	34.35	34.30	34.24	34.47	34.36
27 OCT	33.92	33.97	33.96	33.92	33.92	33.06	33.94	33.81
7 NOV	34.36	34.14	34.10	34.18	34.06	34.07	34.16	34.15
14 NOV	33.70	34.50	34.45	34.41	34.46	34.17	34.37	34.29
29 NOV	34.52	34.54	34.47	34.52	34.50	34.52	34.54	34.52
6 DIC	34.64	34.66	34.67	34.67	34.67	34.65	34.66	34.66
14 DIC	34.72	34.47	34.69	34.78	34.70	34.67	34.58	34.66
12 ENE	34.78	34.75	34.77	34.78	34.81	34.55	31.54	34.71
24 ENE	34.46	34.98	34.80	34.74	34.99	34.71	35.10	34.83
9 FEB	34.68	34.81	34.83	34.84	34.86	34.66	34.72	34.77
16 MAR	35.00	35.09	35.00	35.09	35.16	34.97	35.04	35.05

Tabla IV. OXIGENO DISUELTO (ml/l)

FECHA	ESTACIONES							MED
	1	2	3	4	5	6	7	
14 JUL	6.10		5.87	5.63	5.63	4.69		5.58
22 JUL	5.63		5.58	5.16	5.16	5.16		5.34
1 AGO	6.57	6.71	6.57	6.57	6.57	5.63	6.10	6.39
8 AGO	6.10	6.10	6.15	6.10	5.73	5.20		5.90
17 AGO	5.86	5.86	5.86	5.86	5.86	5.86	5.86	5.86
23 AGO	5.94	5.94			5.80			5.89
31 AGO	5.75	5.15	5.18	5.23	5.10	4.64	5.18	5.18
13 SEP	5.36	5.17	5.47	5.17	5.22	5.22	5.25	5.27
20 SEP	5.28	5.30		5.28	5.22			5.27
23 SEP	5.78	5.43	5.78	5.43	5.46	5.86	5.72	5.64
27 SEP	4.90	4.75			4.61	4.03		4.57
30 SEP	5.01	5.80	5.51	5.11	5.33	4.75	5.67	5.31
7 OCT	5.33	5.33	5.40	5.04	5.33	5.51	5.35	5.33
13 OCT	5.09	4.96	4.88	5.06	4.92	4.77	5.01	4.96
27 OCT	4.81	4.80	4.70	4.67	4.75	3.93	5.01	4.67
7 NOV	5.41	5.47	5.50	5.45	5.55	5.22	5.42	5.43
14 NOV	5.94	5.62	5.51	5.65	5.38	5.36	5.48	5.56
29 NOV	5.81	5.80	5.67	5.70	5.74	5.65	5.73	5.73
6 DIC	5.79	5.50	5.54	5.30	5.68	5.50	5.47	5.54
14 DIC	5.52	5.77	5.97	5.61	5.70	5.65	5.54	5.68
12 ENE	5.88	5.67	5.75	5.80	5.96	5.13	5.68	5.70
24 ENE	5.90	5.85	6.09	5.98	5.58	6.19	5.71	5.90
9 FEB	5.35	5.18	4.95	5.19	5.28	4.57	5.18	5.10
16 MAR	5.42	5.10	5.50	5.54	5.11	4.85	5.37	5.27

Tabla V. IRRADIANCIA (K/m)

FECHA	ESTACIONES							MED
	1	2	3	4	5	6	7	
14 JUL								
22 JUL								
1 AGO								
8 AGO	3.45	0.87	3.89	4.22	4.32	3.10		3.31
17 AGO	1.12	1.00	0.86	0.62	0.81	0.81	0.68	0.84
23 AGO								
31 AGO								
13 SEP	1.64	1.79	1.45	1.12	0.62	2.77	1.44	1.55
20 SEP	1.39	0.94		1.18	0.96			1.11
23 SEP	0.79		0.94	0.99	0.94	0.84	0.71	0.87
27 SEP	0.78	0.78			0.96	0.58		0.78
30 SEP	1.07	0.81	1.33	0.90	0.94	0.86	0.67	0.94
7 OCT	0.60	1.00	0.67	0.71	0.84	0.88	0.94	0.80
13 OCT	0.88	0.67	1.12	0.84	1.00	0.94	0.94	0.91
27 OCT	1.12	1.32	0.69	0.81	0.87	0.84	0.95	0.94
7 NOV	1.02	0.93	0.85	1.39	0.49	0.67	0.67	0.86
14 NOV	1.16	1.18	0.67	0.65	0.65	1.12	0.67	0.87
29 NOV	0.60	0.81	0.84	0.66	0.48	0.61	0.54	0.65
6 DIC	0.36	0.66	0.81	0.60	0.36	0.52	0.49	0.54
14 DIC	0.35	0.81	0.58	0.62	1.39	1.39	1.02	0.88
12 ENE	0.86	1.14	1.25	1.25	1.02	0.84	0.81	1.02
24 ENE	1.58	0.89	0.52	0.63	1.12	0.56	1.12	0.92
9 FEB	0.85	1.02	0.88	0.84	0.67	0.87	0.86	0.86
16 MAR	1.67	0.94	0.91	1.02	1.10	0.89	1.43	1.14

Tabla VI. INDICE DE TRANSPARENCIA (I/I₀)

FECHA	ESTACIONES							MED
	1	2	3	4	5	6	7	
14 JUL								
22 JUL	0.623		0.653		0.506	0.427		0.552
1 AGO	0.799	0.711	0.588	0.753	0.520	0.463	0.522	0.622
8 AGO	0.653	0.753	0.568	0.810	0.494	0.494		0.629
17 AGO	0.810	0.839	0.810	0.831	0.786	0.653	0.810	0.791
23 AGO	0.653	0.810			0.653			0.705
31 AGO	0.653	0.755	0.568	0.779	0.711	0.730	0.810	0.715
13 SEP	0.494	0.810	0.640	0.870	0.755	0.786	0.831	0.741
20 SEP	0.463	0.831		0.755	0.494			0.636
23 SEP	0.653	0.673	0.653	0.810	0.653	0.831	0.870	0.735
27 SEP	0.755	0.870			0.786	0.810		0.805
30 SEP	0.818	0.843	0.653	0.873	0.653	0.870	0.905	0.802
7 OCT	0.680	0.843	0.653	0.670	0.653	0.711	0.814	0.718
13 OCT	0.755	0.831	0.653	0.831	0.670	0.810	0.652	0.772
27 OCT	0.810	0.870	0.755	0.843	0.653	0.810	0.900	0.806
7 NOV	0.494	0.680	0.427	0.711	0.653	0.568	0.755	0.613
14 NOV	0.786	0.831	0.810	0.840	0.786	0.810	0.755	0.803
29 NOV	0.755	0.818	0.711	0.775	0.802	0.690	0.818	0.767
8 DIC	0.755	0.680	0.755	0.740	0.568	0.680	0.680	0.694
14 DIC	0.810	0.767	0.680	0.856	0.680	0.775	0.810	0.768
12 ENE	0.831	0.870	0.810	0.900	0.786	0.810	0.914	0.846
24 ENE	0.810	0.887	0.810	0.909	0.711	0.900	0.918	0.849
9 FEB	0.755	0.810	0.786	0.878	0.786	0.843	0.900	0.823
16 MAR	0.73	0.78	0.75	0.77	0.65	0.75	0.75	0.74

Tabla X. ABUNDANCIA DE *Oscillatoria erythroa* (cel/l)

FECHA	ESTACIONES							MED
	1	2	3	4	5	6	7	
14 JUL	0		0		11360	0		2840
22 JUL	7960		1080		9300	0		4585
1 AGO	6860	5280	7840	7720	42360	0	23280	13334
8 AGO	18020	4120	4860	6260	1960	14200		8237
17 AGO	22240	29920	20620	9120	45700	15520	54940	28294
23 AGO	13200	19000			49340			27180
31 AGO	5920	59380	55420	5960	48520	80840	37300	41908
13 SEP	0	0	0	0	0	0	0	0
20 SEP	18640	0		3700	0			5585
23 SEP	8000	0	0	9840	0	2340	0	2883
27 SEP	1600	1060			0	8000		2665
30 SEP	2640	1100	1320	4980	0	0	11660	3100
7 OCT	67680	655180	62300	49480	81820	71140	154120	163103
13 OCT	96200	40640	64220	631640	10600	26620	66760	133811
27 OCT	0	31400	18060	0	0	0	72800	17466
7 NOV	3540	24200	10440	3100	192580	0	23300	36737
14 NOV	7460	0	9900	0	1140	47220	37880	14800
29 NOV	1860	19640	440	440	0	5440	0	3974
6 DIC	7800	0	0	0	0	0	0	1114
14 DIC	25880	440	26220	0	106620	0	0	22737
12 ENE	0	0	15400	0	22720	0	0	5446
24 ENE	8580	0	0	0	0	0	0	1228
9 FEB	0	0	13760	0	11660	0	0	3631
16 MAR	0	0	20294	0	0	0	0	2899

Tabla XI. FIJACION DE NITROGENO

FECHA	FIJACION DE NITROGENO (pg N/cel h) * 10 ⁻³	ABUNDANCIA (cel/ml)
23 AGO 83	55.8	355050
	43.7	454650
	54.4	506450
	51.7	269120
	50.3	331130
	62.7	410240
	55.9	537210
	63.1	611980
	48.1	358670
	7 OCT 83	5.5
5.9		248981
4.1		215984
15.7		228229
18.3		200220
13 OCT 83	9.1	429491
	0.186	841050
	0.371	628845
14 NOV 83	4.36	267688
	37.1	199997
	157.88	223382
14 DIC 83	67.4	82076
	129.9	164339
	50.8	176620
12 ENE 84	12.4	65866
	22.4	77147
	32.9	70369
	5.74	126933
	22.6	125746

Tabla XII. PROMEDIOS MENSUALES DE NUTRIENTES Y LA RELACION N / P

MESES	FOSFATOS	NITRITOS	NITRATOS	NO ₃ + NO ₂	N / P
AGOSTO	0.664	0.188	0.236	0.425	0.640
SEPTIEMBRE	0.239	0.073	0.011	0.085	0.354
OCTUBRE	0.195	0.088	0.020	0.107	0.548
NOVIEMBRE	0.185	0.106	0.106	0.213	1.153
DICIEMBRE	0.230	0.088	0.010	0.098	0.426
ENERO	0.236	0.098	0.016	0.114	0.484
FEBRERO	0.117	0.084	0.021	0.105	0.894