



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

Comportamiento hidrodinámico de los cocolitóforos y su relación con parámetros morfológicos en la Bahía de la Paz B. C. S.

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS
Oceanografía física

PRESENTA:

Lic. en Oceanología Aranza Gutiérrez Ramírez

TUTOR PRINCIPAL:

Dr. David Alberto Salas de León
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. María Luisa Machaín Castillo
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM
Dr. José Noel Carbajal Pérez
Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica
Dra. Elizabeth Durán Campos
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM
Dr. John Selvamony Armstrong Altrin Sam
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM

CD. MX., ENERO, 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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 esta 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.



Comportamiento hidrodinámico de los cocolitóforos y su relación con parámetros morfológicos en la Bahía de la Paz B. C. S.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS
Oceanografía física

PRESENTA:

Lic. en Oceanología Aranza Gutiérrez Ramírez

TUTOR PRINCIPAL:

Dr. David Alberto Salas de León
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM

COMITÉ TUTOR:

Dra. María Luisa Machaín Castillo
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM
Dr. José Noel Carbajal Pérez
Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica
Dra. Elizabeth Durán Campos
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM
Dr. John Selvamony Armstrong Altrin Sam
Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM

MÉXICO, CD. MX., ENERO, 2022

Agradecimientos

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), especialmente al Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología por darme la oportunidad de ser parte y apoyarme con una educación y preparación profesional de calidad.

Agradezco el apoyo financiero al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (CONACyT) por la beca recibida durante la realización de mis estudios y proyecto de investigación.

Quedo especialmente agradecida con mi director de Tesis. El Dr. David Alberto Salas de León, quien me acepto y acompañó en esta aventura, gracias por su apoyo, su interés, sus conocimientos, su paciencia, sus comentarios, y muchas gracias por no permitirme abandonar este proyecto.

A los integrantes de mi comité tutorial: Dra. María Luisa Machaín Castillo, Dr. José Noel Carbajal Pérez, Dra. Elizabeth Durán Campos, Dr. John Selvamony Armstrong Altrin Sam, por todo su tiempo, sus comentarios y sugerencias que permitieron crecer a este trabajo.

Quiero agradecer desde el fondo de mi corazón a la Dra. María del Carmen Álvarez García por darme aliento y creer en mi, por apoyarme e impulsar desde los orígenes de este trabajo, y por encaminarme a un continuo estado de preparación y cambio.

También quiero expresar mi agradecimiento a mi familia. Ya que esto no se habría logrado sin la ayuda y estímulo de ustedes. Por las comidas y los interminables monólogos de los problemas que se presentaban durante el recorrido de esta etapa. Por soportar los cambios de humor y por quererme más que nadie.

Índice General

1. Introducción	1
2. Antecedentes	4
2.1. Cocolitóforos	4
2.2. Hundimiento de un cocolito	5
3. Justificación	7
4. Objetivos	7
4.1. Objetivo general:	7
4.2. Objetivos específicos:	7
5. Metodología y diseño experimental	9
5.1. Área de estudio	9
Golfo de California	9
Masas de agua	9
Climatología y circulación oceánica.....	11
Zona de mínimo de oxígeno	13
Productividad primaria	14
Sedimentación	15
Bahía de La Paz.....	17
5.2. Identificación de partícula.....	21
Selección y descripción morfológica sistemática	21
5.3. Caracterización de hundimiento.....	21
5.4. Figura a escala	21
5.5. Experimento	22
5.6. Velocidad y tiempo de hundimiento.....	22
5.6.1. Velocidad Observada (V_o).....	22
5.6.2. Velocidad de hundimiento de las partículas (V_c).....	23
5.7. Distribución de las partículas	23
6. Resultados	25
6.1. Identificación de partículas	25
6.1.1. <i>Gephyrocapsa</i>	25
6.1.2. <i>Emiliania huxleyi</i>	27
6.1.3. <i>Florisphaera profunda</i>	29
6.1.4. <i>Umbilicosphaera</i>	31
6.1.5. <i>Helicosphaera</i>	34
6.2. Caracterización de hundimiento.....	37

6.2.1.	<i>Gephyrocapsa</i>	37
6.2.2.	<i>Emiliana huxleyi</i>	38
6.2.3.	<i>Florisphaera profunda</i>	38
6.2.4.	<i>Umbilicosphaera</i>	39
6.2.5.	<i>Helicosphaera</i>	41
6.3.	Velocidad y tiempo de hundimiento.....	41
6.3.1.	Velocidad Observada	41
6.3.2.	Velocidad Calculada	43
6.4.	Distribución de las partículas	45
7.	<i>Discusión</i>	51
7.1.	Caracterización de hundimiento.....	51
7.2.	Velocidad y tiempo de hundimiento.....	56
7.2.1.	Velocidades observadas.....	56
7.2.2.	Velocidades calculada	57
7.3.	Distribución de las partículas	60
8.	<i>Conclusiones</i>	65
9.	<i>Referencias</i>	67

Índice de figuras

Figura 1. Configuración espacial de las 14 unidades del fondo marino (Urcádiz et al., 2017).....	20
Figura 2. Posición inicial (distal, proximal, transversal y longitudinal) de las partículas en hundimiento del experimento por especie).....	22
Figura 3. Representación de <i>Gephyrocapsa</i> oceánica. Imagen de cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).....	26
Figura 4. Representación de <i>Gephyrocapsa ericsonii</i> Imagen de cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).....	26
Figura 5. <i>Emiliana huxleyi</i> (morfortipo A) cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).	27
Figura 6. <i>Emiliana huxleyi</i> (morfortipo B) cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).	28
Figura 7. <i>Emiliana huxleyi</i> (morfortipo C) cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).	28
Figura 8. Representación de <i>Florisphaera profunda</i> . Imagen de microscopio electrónico obtenida de la INA (Young et al., 2014).	30
Figura 9. <i>Florisphaera profunda</i> (var. <i>elongata</i>) cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).	30
Figura 10. <i>Umbilicosphaera anulus</i> cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).	32
Figura 11. <i>Umbilicosphaera foliosa</i> cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).	33
Figura 12. <i>Umbilicosphaera hulburtiana</i> cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).	33
Figura 13. <i>Umbilicosphaera sibogae</i> cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).	34
Figura 14. <i>Helicosphaera carteri</i> cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).	35
Figura 15. <i>Helicosphaera pavementum</i> cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).	36
Figura 16. <i>Helicosphaera wallichii</i> cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).	36
Figura 17. Trayectorias de hundimiento a la izquierda <i>G. oceánica</i> y a la derecha <i>G. ericsonii</i> . El color corresponde a la Pi de la trayectoria: distal (negro), proximal (azul), transversal (amarillo), longitudinal (rojo).	37
Figura 18. Trayectorias de hundimiento de <i>E. huxleyi</i> a la izquierda Morfortipo A y a la derecha Morfortipo B. El color corresponde a la Pi de la trayectoria: distal (negro), proximal (azul), transversal (amarillo), longitudinal (rojo), radial (verde).	38

Figura 19. Trayectorias de hundimiento de <i>F. profunda</i> . El color corresponde a la P_i de la trayectoria: distal (negro), proximal (azul), transversal (amarillo), longitudinal (rojo).	39
Figura 20. Trayectorias de hundimiento <i>Umblicosphaera</i> , izquierda superior <i>U. annulus</i> , derecha superior <i>U. foliosa</i> , izquierda inferior <i>U. hulburtiana</i> , derecha inferior <i>U. sibogae</i> . El color corresponde a la P_i de la trayectoria: distal (negro), proximal (azul), transversal (amarillo), longitudinal (rojo), radial (verde).	40
Figura 21. Trayectorias de hundimiento. El color corresponde a la P_i de la trayectoria: distal (negro), proximal (azul), transversal (amarillo), longitudinal (rojo).	41
Figura 22. Distribución espacial de hundimiento de las partículas esféricas e irregulares dentro de la capa de mezcla obtenida mediante modelo numérico en $T=1$ mes (graficas superiores) y $T= 6$ meses (graficas inferiores), para las velocidades $v = 6.09 \mu\text{m s}^{-1}$, $v = 4.78 \mu\text{m s}^{-1}$ y $v = 11.44 \mu\text{m s}^{-1}$	48
Figura 23. Distribución de hundimiento de las partículas esféricas en $T=12$ meses, a) <i>G. oceánica</i> $v = 6.39 \mu\text{m s}^{-1}$, b) <i>G. ericsonii</i> $v = 1.13 \mu\text{m s}^{-1}$, c) <i>E. huxleyi</i> Morfotipo A $v = 2.99 \mu\text{m s}^{-1}$, d) <i>E. huxleyi</i> Morfotipo B $v = 4.53 \mu\text{m s}^{-1}$, e) <i>E. huxleyi</i> Morfotipo C $v = 1.77 \mu\text{m s}^{-1}$, f) <i>F. profunda</i> Var. Profunda $v = 1.43 \mu\text{m s}^{-1}$, g) <i>F. profunda</i> Var. Elongata $v = 5.73 \mu\text{m s}^{-1}$, h) <i>U. annulus</i> $v = 5.73 \mu\text{m s}^{-1}$, i) <i>U. foliosa</i> $v = 8.56 \mu\text{m s}^{-1}$, j) <i>U. hulburtiana</i> $v = 7.08 \mu\text{m s}^{-1}$, k) <i>U. sibogae</i> $v = 5.73 \mu\text{m s}^{-1}$, l) <i>H. carteri</i> $v = 25.55 \mu\text{m s}^{-1}$, m) <i>H. pavementum</i> $v = 5.73 \mu\text{m s}^{-1}$, n) <i>H. wallichii</i> $v = 25.55 \mu\text{m s}^{-1}$	49
Figura 24. Distribución de hundimiento de las partículas irregulares en $T=12$ meses a) <i>G. oceánica</i> $v = 2.47 \mu\text{m s}^{-1}$, b) <i>G. ericsonii</i> $v = 0.47 \mu\text{m/s}$, $\mu\text{m s}^{-1}$, c) <i>E. huxleyi</i> Morfotipo A $v = 1.06 \mu\text{m s}^{-1}$, d) <i>E. huxleyi</i> Morfotipo B $v = 1.85 \mu\text{m s}^{-1}$, e) <i>E. huxleyi</i> Morfotipo C $v = 0.72 \mu\text{m s}^{-1}$, f) <i>F. profunda</i> Var. Profunda $v = 0.43 \mu\text{m s}^{-1}$, g) <i>F. profunda</i> Var. Elongata $v = 1.73 \mu\text{m s}^{-1}$, h) <i>U. annulus</i> $v = 2.23 \mu\text{m s}^{-1}$, i) <i>U. foliosa</i> $v = 3.48 \mu\text{m s}^{-1}$, j) <i>U. hulburtiana</i> $v = 2.68 \mu\text{m s}^{-1}$, k) <i>U. sibogae</i> $v = 2.07 \mu\text{m s}^{-1}$, l) <i>H. carteri</i> $v = 11.96 \mu\text{m s}^{-1}$, m) <i>H. pavementum</i> $v = 2.68 \mu\text{m s}^{-1}$, n) <i>H. wallichii</i> $v = 11.96 \mu\text{m s}^{-1}$	50

Índice de Tablas

Tabla 1. Propiedades y distribución de las masas de agua del Golfo de California (Torres, 1993).....	10
Tabla 2. Velocidades máximas, mínimas y promedio observadas de los experimentos. Tiempo mostrado en segundos (s) y velocidad en cm/s.	42
Tabla 3. Velocidades de hundimiento obtenidas a partir de las ecuaciones de Stokes (para esferas equivalentes) y Padisák et al. (2003).	44
Tabla 4. Velocidades de hundimiento estimadas a partir de las densidades propuestas por Bach et al., (2012).....	59
Tabla 5. Velocidades de hundimiento calculadas por Zhang et al. (2018).....	60
Tabla 6. Profundidades máximas de hundimiento de las partículas seleccionadas longitud de cocolito (lc), partícula esférica (Pe), partícula irregular Pi	63

Resumen

La velocidad de hundimiento de las partículas que se depositan a lo largo de la columna de agua es un factor de gran importancia en la determinación de la distribución y flujo de materia orgánica en el océano. En su mayoría dichas partículas están compuestas de organismos, agregados de organismos y pellets fecales, que se desarrollan en los primeros metros de la columna de agua. Una de sus principales características es el diminuto tamaño que los conforma, por lo que se encuentran sujetos a grandes cambios físicos y biológicos. En general la velocidad de hundimiento es calculada a partir de la ley de Stokes en donde se asume que todas las partículas presentan cuerpos esféricos; sin embargo, en la naturaleza dicha suposición es errónea, por lo que es necesario la estimación de la velocidad considerando otras características de las partículas como la forma y la orientación. En este estudio se realizó una serie de experimentos de caída libre para estimar la velocidad de hundimiento y el factor de resistencia de las partículas, a partir de videos tomados de los prototipos en una pecera graduada. De igual manera se calculó la velocidad de hundimiento para cuerpos esféricos e irregulares, usando el factor de resistencia obtenido de los experimentos y, se realizó un modelo de hundimiento y distribución, alimentado con datos de la Bahía de La Paz, B.C.S. En general las trayectorias de hundimiento presentaron comportamientos heterogéneos, con rangos de desplazamiento horizontal de 10 y 15 cm, velocidades promedio de 18.85 cm s^{-1} y movimientos ligeramente sinusoidales. La especie *F. profunda* se caracterizó por movimientos zigzagueantes y los mayores desplazamientos horizontales, mientras que las especies *G. ericsonii*, *E. huxleyi* morfotipo B y *U. anulus* presentaron poco desplazamiento y trayectorias uniformes. Se observó para las velocidades calculadas una diferencia de aproximadamente el doble entre las partículas esféricas y las irregulares. Dentro de la capa de mezcla la distribución fue homogénea, independientemente de la forma y el tamaño de las partículas; sin embargo, una vez que han pasado la capa su distribución es controlada por el tamaño para las partículas esféricas mientras que para las partículas irregulares se observó una ligera diferencia entre tamaños y formas.

Abstract

The sinking speed of the particles deposited along the water column is a factor of great importance in determining the distribution and flow of organic matter in the ocean. Most of these particles are composed of organisms, aggregates of organisms, and fecal pellets, which develop in the first few meters of the water column. One of their main characteristics is their tiny size, so they are subject to significant physical and biological changes. In general, the sinking speed is calculated from Stokes' law, where it is assumed that all particles have spherical bodies; however, in nature, this assumption is erroneous, so the estimation of the sinking speed considering other characteristics of the particle, such as shape and orientation, are necessary. A series of free fall experiments were carried out to estimate the sinking speed and the resistance factor of the particles from videos taken of the prototypes in a graduated fish tank. In the same way, the sinking speed for spherical and irregular bodies was calculated, using the resistance factor obtained from the experiments, and a sinking and distribution model was carried out, fed with data from the Bahía de La Paz B.C.S. In general, the sinking trajectories presented heterogeneous behaviors, with horizontal displacement ranges of 10 and 15 cm, average speeds of 18.85 cm s^{-1} , and slightly sinusoidal movements. The *F. profunda* species was characterized by zigzagging movements and the largest horizontal displacements, while the species *G. ericsonii*, *E. huxleyi* Morphotype B, and *U. anulus* presented slight displacement and uniform trajectories. A difference of approximately double between spherical and irregular particles was observed for the calculated velocities. Within the mixed layer, the distribution was homogeneous regardless of the shape and size of the particles; however, once they have passed the layer, their distribution is controlled by size for spherical particles, while for irregular particles, a slight difference between sizes and shapes was observed.

1. Introducción

El hundimiento y el flujo de materia orgánica en el océano son procesos que suministran una gran parte de la demanda metabólica de los organismos debajo de la superficie y afectan la distribución de carbono y otros elementos en la biosfera (McDonnell, 2011). El carbono orgánico en la superficie es transportado por partículas, que incluyen organismos, agregados de organismos y pellets fecales. Durante el hundimiento a través de la columna de agua, las partículas son propensas a una variedad de procesos (remineralización, desagregación, rempaquetamiento por zooplancton) que podrían afectar la composición y la cantidad de materia que se hunde (Durkin et al., 2015; Waniek et al., 2000).

En su mayoría se emplean trampas de sedimento para la determinación del flujo de materia orgánica hacia el fondo. Las trampas de sedimento han sido usadas durante las últimas dos décadas en la oceanografía química, biológica y geológica. Su uso ha contribuido significativamente en la obtención de información del transporte de materia y energía metabólica al océano profundo (Siegel y Deuse, 1997). En los últimos años se han desarrollado modelos de caída de materia, con la intención de relacionar la mayor cantidad de variables de las partículas sedimentadas y del ambiente donde se encuentran suspendidas.

La velocidad vertical con la que las partículas se depositan es un parámetro crítico, ya que determina la duración de la exposición a extensas transformaciones físicas y biológicas, responsables de la disminución observada del flujo de partículas con la profundidad. De acuerdo con estudios teóricos y empíricos, se sabe que un mayor tamaño de partícula ejerce un mayor control en la velocidad de hundimiento (Laurenceau et al., 2015; Dietrich, 1982). De igual manera, en la mayoría de las partículas se asume que la velocidad de hundimiento es una cantidad determinada por el volumen y el diámetro de una esfera equivalente a la partícula original (Eppley et al., 1967; Young, 1994; Padisák et al., 2003).

Una gran cantidad de estudios han determinado que existe otros parámetros que controlan la velocidad de hundimiento, algunos de ellos han sido recopilados por Laurenceau et al. (2015), dichos parámetros son: la forma (McNown y Malaika, 1950; Alldredge, 1988), porosidad o compacidad (Kajihara, 1971; Iversen y Ploug, 2010), permeabilidad (Matsumoto y Suganuma, 1977), estructura fractal (Johnson et al., 1996; Engel et al., 2009), contenido de minerales de alta densidad (Armstrong et al., 2001; Klaas y Archer, 2002; Passow y De La Rocha, 2006) o polisacáridos particulados de baja densidad (Engel y Schartau, 1999; Azetsu-Scott y Passow, 2004), especies fitoplanctónicas (Passow, 1991; Padisák et al., 2003) y estados fisiológicos (Bienfang et al., 1982; Waite et al., 1992; Muggli et al., 1996) o tamaños de organismos individuales (Boyd y Newton, 1995; Waite et al., 1997a).

Un cambio en la forma, orientación o composición genera una alteración en la velocidad de las partículas. Iversen y Ploug (2010) demostraron que los flujos de minerales de lastre (carbonato de calcio y ópalo) y los flujos de carbono orgánico están correlacionados en las zonas batipelágicas del océano. La incorporación de minerales biogénicos dentro de los agregados marinos podría proteger a la materia orgánica de la descomposición y/o incrementar la velocidad de hundimiento.

En un estudio realizado con organismos de formas cilíndricas, se reportó una menor resistencia en cuerpos con forma de bastones, lo que se traduce en un aumento en la velocidad de hundimiento. Mientras que las formas en espiral mostraron que el enrollamiento aumenta sustancialmente la resistencia (Padisak et al., 2003).

La modificación de una forma básica esférica genera una disminución de 2 a 5 veces de la velocidad de hundimiento con relación a una esfera equivalente. Dicha variación está relacionada a la influencia del número de Reynolds, donde el movimiento de las partículas pequeñas es calculado con la ecuación de Stokes (McNown y Malaika, 1950; Reynolds, 1984). De acuerdo con la ley de Stokes, la velocidad de hundimiento varía con relación al

tamaño de la partícula es por ello por lo que las partículas más grandes se hunden más rápido y tienen mayor probabilidad de llegar al océano profundo antes de ser remineralizadas por bacterias (Durkin et al., 2015).

Las partículas pequeñas pueden ser transportadas a la profundidad a través de dos mecanismos: la posibilidad de formar agregados en la superficie que puedan hundirse rápidamente por debajo de la capa superficial y desagregarse en la profundidad y, por el transporte generado por la “bomba de la capa de mezcla”, en donde la profundidad de la capa de mezcla en invierno transporta las partículas al fondo y durante primavera/verano aísla a las partículas de la superficie (Durkin et al., 2015). En diferentes trabajos (Huisman et al., 1999; Ghosal y Mandre, 2003; Ross, 2006; Ryabov et al., 2010; Delhez et al., 2010), se ha estudiado la influencia de la turbulencia en la inhibición y el incremento de la sedimentación. Debido a la complejidad de la capa de mezcla es difícil establecer el comportamiento de esta sobre el transporte de las partículas suspendidas, ya que factores como la estratificación o la mezcla generada por diferentes intensidades de viento produce cambios considerables.

2. Antecedentes

Considerando que la partícula en hundimiento es un organismo, existen algunos factores propios de la célula que intervienen en la velocidad de hundimiento como lo son la forma, el tamaño y la densidad, dichos factores incluso pueden variar en los diferentes estados del ciclo celular (Walsby y Holland, 2006).

De los sedimentos pelágicos el 50% está compuesto por estructuras mineralógicas de organismos que segregan carbonato cálcico como los cocolitóforos y foraminíferos (Faber y Preisig, 1994). Los cocolitóforos son algas unicelulares, que constituyen el 20% ($\sim 7 \text{ PgC}\cdot\text{y}^{-1}$) del total de la producción primaria en los océanos modernos (Sprengel et al., 2002; Rousseaux y Greegg, 2013).

La característica principal de los cocolitóforos es la formación de pequeñas placas calcáreas llamadas cocolitos, las cuales forman un conjunto fuera de la pared celular que se conoce como cocosfera (Sprengel et al., 2002). La morfología de los cocolitos es variada; sin embargo, la composición calcárea y el tamaño son bastante homogéneos (De Vargas et al., 2007).

2.1. Cocolitóforos

Los cocolitos son protistas que segregan carbonato de calcio, han formado parte importante del fitoplancton en el océano desde el Triásico (Falkowski y Knoll, 2011). Pertenecen a la clase *Prymnesiophyceae* dentro de la división *Haptophyta* (Green y Jordan, 1994). La característica principal de los cocolitóforos es la formación intracelular de pequeñas placas calcáreas llamadas cocolitos, las cuales forman un arreglo fuera de la pared celular que se conoce como cocosfera (Sprengel et al., 2002), su tamaño va de los 2.0 a 70.0 μm dependiendo de la especie (Schaechter, 2012; Young et al., 1997). Su clasificación se realiza principalmente por la morfología y la cristalografía de los cocolitos (Ohtsuka et al., 2015).

Son fotoautótrofos y habitan en los primeros 200 m de los océanos (zona eufótica) (Young et al., 1999).

2.2. Hundimiento de un cocolito

Para los cocolitóforos aproximadamente el 30% del volumen está compuesto por calcita (cocolitos), la calcita posee una densidad de 2.7 g cm^{-3} , por lo que un cocolito mayormente calcificado puede generar un incremento en la densidad y en la tasa de hundimiento (Young, 1994). Eppley et al. (1967) observaron que una célula calcificada de *Emiliana huxleyi* se hunde 4.5 veces más rápido que una célula desnuda. Incluso un cocolitóforo con una ligera calcificación conforma cerca del 5% del volumen, produciendo un exceso de densidad de 0.08 g cm^{-3} .

El resultado de la diferencia de densidades puede ser representada por la ley de Stokes contra el diámetro de las esferas. Para esferas de 4 a $20 \text{ }\mu\text{m}$ de diámetro, con un exceso de densidad de 0.1 a 0.5 g cm^{-3} contarían con una tasa de hundimiento de 1 a $100 \text{ }\mu\text{m s}^{-1}$ (Young, 1994). Debido a que la masa de un solo cocolito es aproximadamente $8 \times 10^{-6} \text{ }\mu\text{g}$ y su área superficial es $32 \text{ }\mu\text{m}^2$ la velocidad del hundimiento es extremadamente lenta, alrededor de $1.6 \text{ }\mu\text{m s}^{-1}$ o 13 cm día^{-1} (Honjo, 1975).

Gutierrez et al. (2019), reportaron una disminución de aproximadamente el 50% en la velocidad de hundimiento al considerar el factor de forma de las partículas, obteniendo velocidades de 0.64 y $0.30 \text{ }\mu\text{m s}^{-1}$ para la especie más pequeña (*Florisphaera profunda*) con diámetros de $1.5 \text{ }\mu\text{m}$ y, de 3.67 a $2.27 \text{ }\mu\text{m s}^{-1}$ para la especie más grande (*Ceratolithus cristatus*) con un diámetro de $3.6 \text{ }\mu\text{m}$, para la ley de Stokes y considerando el factor de resistencia respectivamente. Estos autores realizaron un modelo teórico dentro de la columna de agua; consideraron dos capas (capa de mezcla y aguas profundas), donde observaron que en la capa de mezcla la distribución de partículas es homogénea, pero una vez que las partículas pasan la capa, adquieren una distribución compacta presentando una

forma de lente convergente delgada, con el espesor central aumentando con una mayor velocidad de hundimiento.

3. Justificación

El transporte de partículas dentro del océano es un proceso por el cual se distribuyen distintos compuestos a través de la columna de agua, algunos de estos compuestos son empleados por los diferentes organismos que habitan los océanos y otros más son depositados en el fondo marino. En su mayoría las partículas poseen una gran variedad de formas, tamaños y densidades, las cuales tienen un efecto en su deposición (transporte, flujo) al fondo oceánico.

Una de las características despreciada es la forma, ya que se asume que toda partícula es un cuerpo esférico. La consideración de las características de las partículas proporcionaría información con mayor exactitud y precisión del transporte. Es por ello que sería de ayuda poder determinar la velocidad, el tiempo y su distribución en el proceso de hundimiento y, determinar su relación con el tamaño, densidad y forma de las partículas en hundimiento.

4. Objetivos

4.1. Objetivo general:

Determinar la influencia de las características de las partículas en el proceso de hundimiento en un ambiente oceánico dinámico.

4.2. Objetivos específicos:

Identificar las principales especies (mayor abundancia) de cocolitóforos de manera bibliográfica que se sedimenta en la Bahía de La Paz (Cuenca Alfonso).

Caracterizar del hundimiento de los cocolitos de las especies principales de cocolitóforos.

Estimar el efecto generado por cada variable seleccionada (tamaño y forma)

- Cuantificación la velocidad de hundimiento

- Cuantificación del tiempo de hundimiento
- Caracterizar la distribución de partículas en condiciones ambientales (de la Bahía de La Paz B.C.S.)
- Generar de un modelo para determinar la distribución de las partículas

5. Metodología y diseño experimental

5.1. Área de estudio

Golfo de California

El Golfo de California se localiza al este del Océano Pacífico (23° y 32° N y 107° a 114° W) entre la costa continental de México al este y la península de Baja California al oeste. Es la cuenca oceánica más joven, con su origen aproximadamente hace solo 5 millones de años, es considerado un mar marginal que presenta una orientación de norte a sur con una inclinación de 32° hacia el oeste con el polo norte como referencia. Con una extensión promedio de 1100 km de longitud y 150 km de ancho, cuenta con dos cuencas principales, el alto y el bajo Golfo de California, separadas por un archipiélago, el cual está formado por las islas Ángel de la Guarda, Tiburón, San Esteban y San Lorenzo. Los umbrales de San Esteban y Salsipuedes y el Canal de Ballenas, con profundidades de 1600 m, separan estas dos regiones. El archipiélago se caracteriza por tener una batimetría compleja, en esta zona la onda de marea incrementa su altura considerablemente y produce intensos procesos turbulentos. Es una cuenca de evaporación (la evaporación excede a la precipitación) única en el Océano Pacífico y posee una extraordinaria productividad primaria (Curry et al., 1982; Hernández, 2010; Salas de León et al., 2003; Torres, 1993).

Masas de agua

En Golfo de California convergen un conjunto de diferentes masas de agua (tabla 1), su distribución está ligada a cambios estacionales, a la batimetría y a la región dentro del Golfo. La distribución en las capas superficiales (primeros 500 m) es compleja, por la presencia de varias masas de agua que ocupan profundidades similares, debido a que las posiciones de las fronteras entre las masas de agua varían a lo largo del año (Caballero, 2010; Torres, 1993; Valdez, 2015).

Usando la clasificación de masas de agua descrita por Torres Orozco (1993), el Golfo de California se caracteriza por la presencia de seis masas de agua.

Tabla 1. Propiedades y distribución de las masas de agua del Golfo de California (Torres, 1993).

Masas de Agua	Salinidad	Temperatura (°C)
Agua del Golfo de California (AGC)	35.0	> 12.0
Agua Superficial Ecuatorial (ASE)	< 35.0	≥ 18.0
Agua de la Corriente de California (ACC)	< 34.5	12.0 ≤ 18.0
Agua Subsuperficial Subtropical(ASsSt)	34.5 < 35.0	9.0 < 18.0
Agua Intermedia del Pacifico (AIP)	34.5 < 34.8	4.0 < 9.0
Agua Profunda del Pacifico (APP)	> 34.5	< 4.0

En general gran parte del volumen total del Golfo de California es ocupado por las masas de agua AIP (33%) y APP (41%), mientras que el resto es ocupado en menores proporciones por las masas de agua ASsSt (19%), AGC (6%) y ASE (1%). En el Alto Golfo y en áreas costeras someras del Norte del Golfo la masa de agua AGC es dominante, mientras que el ASsSt es dominante en la región de las Islas, en donde contribuye con más del 70% del volumen del Canal de Ballenas (Torres, 1993).

La distribución espacial de las masas de agua profundas está fuertemente restringida por la batimetría del Golfo. El AIP es dominante en la región central (50%) y su desplazamiento hacia el interior del Golfo corresponde con la isobata de 500 m. Mientras que el APP domina las cuencas profundas de la región sur y penetra hasta la isobara de 1200 m. Por otro lado, el comportamiento estacional del ASE en el Golfo de California depende del patrón de circulación del Pacifico Tropical Oriental (Torres, 1993).

Climatología y circulación oceánica

En el Golfo de California por la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) (centro de baja presión), el centro de alta presión del Pacífico Norte y el centro de baja presión del Desierto de Sonora definen las condiciones climáticas. Por su orientación el patrón de vientos al que se encuentra sometido cambia estacionalmente; en invierno los vientos van de norte a sur, generando condiciones frías y secas, producto del aire proveniente de la masa continental de Norteamérica y, en verano de sur a norte, propiciando condiciones cálidas y húmedas, resultado del aire proveniente de la zona marítima tropical (Badan et al., 1985; Badan et al., 1991; Douglas et al., 2007).

De noviembre a marzo, la ZCIT junto con el centro atmosférico anticiclónico del Pacífico nororiental y el centro atmosférico ciclónico del desierto de Sonora, crean un gradiente barométrico que ocasiona intensos vientos fríos del noroeste de 8 a 12 m s^{-1} , que recorren longitudinalmente el golfo, induciendo el transporte de Agua del Golfo de California (AGC) hacia el sur, generando surgencias a lo largo de la costa oriental (Álvarez Borrego y Lara, 1991; Badan et al., 1985; Badan et al., 1991; Bray y Robles, 1991; Douglas et al., 2003; Monreal Gómez y Salas de León, 1998).

De junio a agosto, la ZCIT domina los vientos alisios del sureste, mientras que el centro de alta presión subtropical provoca una intensificación de los vientos del sureste (5 m s^{-1}), llevando consigo humedad a la costa oriental del Golfo de California, principalmente en la porción sur, y produciendo el transporte del ASE a su interior, por la baja velocidad de los vientos y las altas temperaturas del verano se produce una fuerte estratificación a lo largo de la columna, se ha sugerido que se generan surgencias sobre la costa occidental (Badan et al., 1985; Badan et al., 1991; Bray y Robles, 1991; Douglas et al., 1993; Douglas et al., 2003; Marinone, 2003; Pares et al., 2003; Roden, 1972).

La principal fuente de variabilidad climática en el Golfo de California está relacionada a eventos de El Niño. Observaciones realizadas en eventos de El Niño muestran una anomalía de agua cálida más temprana, más profunda y persistente en todo el golfo, que produce una mayor penetración y un mayor tiempo de residencia de las aguas ecuatoriales, asociadas con anomalías positivas del nivel del mar, una mayor ocurrencia de tormentas y un incremento neto en la precipitación (Pérez y Urrutia, 2010).

La formación de zonas de surgencias costeras son inducidas debido a la intensa y variable circulación producida por los vientos y la batimetría del golfo, las cuales cambian con las diferentes costas del golfo, en invierno están en la costa este del golfo con circulaciones anticiclónicas y en verano en la costa oeste con circulaciones ciclónicas. Debido a la interacción con la batimetría se generan fuertes ajustes en las corrientes las cuales se transforman (vía vorticidad) en movimientos verticales, que transportan aguas frías del fondo hacia la superficie. Las regiones de agua fría superficial del área del archipiélago son el resultado de la interacción de las corrientes de marea con la compleja topografía de la zona (Badan et al., 1985; Carbajal, 1993; Marinone, 1998; Marinone, 2003; Martínez y Allen, 2004; Monreal Gómez et al., 1991; Paden et al., 1993; Salas de León et al., 2003).

El Golfo de California ha sido dividido en diversas regiones considerando sus características hidrológicas y biológicas (fotosintéticas) en tres y cuatro regiones respectivamente. Las regiones hidrológicas son divididas en: 1) la región norte, comprendida entre la boca del Río Colorado y la Isla Tiburón; se caracteriza por ser una zona somera con profundidades promedio de 200 m y grandes variaciones en sus parámetros físicos (temperatura y salinidad) y en sus mareas; 2) la región central, localizada entre la Isla Tiburón y Topolobampo, una zona profunda con fuertes variaciones en la salinidad y, por último 3) la región sur comprendida entre Topolobampo y Cabo Corrientes con profundidades mayores a 3000 m, tiene comunicación directa con el Océano Pacífico, sus características termohalinas y de marea están determinadas por las características del Pacífico. Mientras

que las regiones biológicas son comprendidas por: 1) alto golfo, 2) parte central, 3) parte sur y 4) parte oeste de la región de las islas (Lluch y Arias, 2000; López et al., 2000).

Zona de mínimo de oxígeno

Existen dos factores principales en el océano que regulan la concentración de oxígeno disuelto (OD), el intercambio de gases con la atmósfera y la actividad fotosintética del fitoplancton, en superficie la concentración máxima es de 8.5 ml L^{-1} ; sin embargo, existen zonas empobrecidas en este gas, a estas zonas se les conoce como zonas de mínimo oxígeno (ZMO). Las ZMO presentan gradientes pronunciados con concentraciones subóxicas, menores a 0.5 ml L^{-1} ($20 \mu\text{mol L}^{-1}$) en las capas intermedias, la capa mesopelágica (100 – 1200 m) y parte de la capa epipelágica (0 - 100 m) por debajo de la pycnoclina superficial. Frente a las costas de México (Pacífico Oriental Tropical frente México, POTM) se encuentra la ZMO del Pacífico más importante a nivel mundial, es la región geográficamente más extensa del mundo, representa el 67% del volumen subóxico con concentraciones de menos de 0.5 ml L^{-1} ($20 \mu\text{mol L}^{-1}$) de todos los océanos. En la ZMO del POTM se ha reportado que su límite superior se posiciona cercano a la superficie, aproximadamente a los 100 m de profundidad, con concentraciones tan bajas como 0.1 ml L^{-1} ($4.5 \mu\text{mol L}^{-1}$) de OD (Caballero, 2010; Cepeda et al., 2009; Cepeda, 2010; Maske et al., 2019; Gupta y Machain, 1993).

En el Golfo de California y a lo largo de la costa suroccidental de México, la presencia de la ZMO determina una estratificación muy clara en la columna de agua a partir de los 75 a 150 m, según la región, y hasta 700 a 800 m aproximadamente. Para la sección longitudinal norte del golfo ($28^{\circ} 16' \text{ N}$ a $26^{\circ} 40' \text{ N}$) el intervalo medio de profundidad de OD con concentraciones menores de 0.5 y 0.2 ml L^{-1} se encontró entre 255 y 1386 m y entre 366 y 1055 m respectivamente, el espesor medio entre ambas oxilíneas (0.5 y 0.2 ml L^{-1}) en zonas con una columna de agua menor a 800 m es de 75 m. La tendencia de ambas oxilíneas es que se presenten en aguas más someras conforme se avanza hacia el sureste. Para la zona sur del golfo y costas de Jalisco y Sinaloa ($26^{\circ} 6' \text{ N}$ a $22^{\circ} 0' \text{ N}$) el intervalo medio de

profundidad de OD con concentraciones menores de 0.5 ml L^{-1} a 74 y 1269 m, y con concentraciones menores 0.2 ml L^{-1} se encontró entre 89 y 1021 m, respectivamente. Mientras que para las costas suroeste de México ($19^{\circ} 17' \text{ N}$ a $16^{\circ} 50' \text{ N}$) el intervalo medio de profundidad de OD con concentraciones menores de 0.5 y 0.2 ml L^{-1} se encontró entre 53 y 1230 m y entre 66 y 1054 m respectivamente (Hendrickx y Serrano, 2010).

La formación de una ZMO depende de los patrones de circulación, de las altas tasas de productividad primaria y de la geomorfología de la cuenca. Alta producción primaria dan como resultado altas tasas de respiración y procesos de oxidación de materia orgánica particulada y disuelta, mientras que la morfología característica de la cuenca impide la ventilación constante, haciendo de estas zonas aún más deficientes en este elemento. El grado de influencia de la ZMO hacia el norte del Golfo de California es controlado por la intensa mezcla vertical, la cual transporta oxígeno hacia las aguas profundas y atenúa la ZMO al sur de la región de las islas y los umbrales. Por lo tanto, se sugiere que la ZMO en el Golfo de California es producto del balance entre la intrusión de aguas pobres en oxígeno del océano Pacífico este, el aporte de material orgánico, su respiración y el proceso de ventilación por la mezcla vertical (Álvarez y Lara, 1991; Caballero, 2010; Cepeda, 2010; Segovia et al., 2013).

Productividad primaria

El Golfo de California es considerado una de las zonas de mayor productividad primaria del mundo, en el que existe una variación estacional o interanual claramente marcada, presenta valores mayores a $1 \text{ g C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ y pueden sobrepasar los $4 \text{ g C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$, se ha propuesto que las surgencias costeras que ocurren con la alternancia estacional en ambos márgenes del golfo, dan lugar a dicha productividad primaria, durante el verano, a lo largo de la costa de Baja California, cuando la circulación de los vientos y las corrientes fluyen al norte; y durante el invierno se dan a lo largo de los márgenes continentales del Golfo, cuando la circulación es hacia el sur. Sin embargo, se cree que son cuatro los procesos que

permiten la advección de nutrientes a la zona fótica y que contribuyen a la producción del fitoplancton: la mezcla por vientos y surgencias costeras, principalmente a lo largo del margen continental; mezcla por mareas y turbulencia en la parte norte del golfo, especialmente en el Canal de Ballenas y alrededor de las grandes islas; circulación termohalina y ondas costeras atrapadas (Álvarez y Lara, 1991; Badan et al., 1985; Douglas et al., 2007).

Estudios realizados con trampas de sedimentos muestran la variación estacional del plancton como respuesta a la dinámica oceánica-climática. En estos estudios se encontró que el plancton presenta su mínima abundancia durante los meses de verano cuando las aguas superficiales son cálidas y estratificadas. En noviembre, con el cambio de dirección y el aumento en la velocidad de los vientos del noroeste que generan surgencias, el rompimiento de la termoclina, el enfriamiento de las aguas superficiales y la alta concentración de nutrientes, se da un rápido incremento en el flujo del plancton, el cual es asincrónico presentándose al inicio de la sucesión el florecimiento de diatomeas, las cuales son un grupo oportunista, con altas tasas de división celular que puede inducir rápidamente un incremento en nutrientes, seguido por el de cocolitofóridos y silicoflagelados, grupos que presentan su máxima abundancia más tarde en la sucesión, lo que refleja su tolerancia a condiciones de aguas más estratificadas y con menos nutrientes y finalmente los foraminíferos, los cuales tienen un periodo de flujo más prolongado, de 2 a 3 meses, debido a que tienen un ciclo de vida más largo; así como, la habilidad de alimentarse de diferentes grupos de plancton (Gómez, 2011; Thunell et al., 1996).

Sedimentación

El Golfo de California es una cuenca que sirve como receptáculo para todo tipo de sedimentos, como sedimentos finos (fracciones de tamaño limo arcilla) superficiales de origen terrígeno, biogénico (ópalo y calcáreo) y autigénicos (componentes ricos en manganeso). El depósito de sedimentos terrígenos de grano fino hacia el golfo está

influenciado por la litología de las cuencas de drenaje, la precipitación y los patrones de escorrentía, el transporte eólico y los patrones de circulación del agua (Baba et al., 1991).

En la región norte del golfo el efecto de las presas en el río Colorado ha afectado el patrón de dispersión de los sedimentos, el cual ha cambiado de longitudinal a transversal y ha promovido fuentes de aporte de sedimento alterno como son sedimentos eólicos, principalmente del desierto de Sonora. El transporte de sedimentos de las regiones central y sur del golfo es por lo general, completamente lateral y proviene de ambos márgenes del golfo. Algunos trabajos sugieren que en la costa occidental del Golfo de California los sedimentos terrígenos llegan al fondo de las cuencas por medio de escorrentías de origen pluvial, esto ocurre principalmente durante el verano, cuando la precipitación es mayor. Por otro lado, en la parte interna del Golfo de California, una parte significativa del material terrígeno proviene de las tormentas de polvo que se forman sobre el desierto de Sonora, y también de la resuspensión de partículas por medio del oleaje que generan las tormentas. En contraste, durante el invierno, las surgencias generan alta productividad superficial con un alto aporte de sedimentos biogénicos hacia el fondo marino, especialmente del lado oriental del golfo donde ocurren las surgencias costeras (Álvarez y Lara, 1991; Baumgartner et al., 1991; Carriquiry et al., 2001; Douglas, 1993; Gómez, 2011; González et al., 2010; Molina et al., 2002; Nava et al., 2001).

La región sureste del golfo es dominada por sedimentos terrígenos provenientes de los ríos del continente. Este aporte se ve favorecido por una mayor precipitación local; además, se ha propuesto que el transporte eólico de las regiones áridas del norte juega un papel importante en el depósito de sedimentos en las cuencas centrales. Los giros que se desarrollan en el centro y sur del golfo transportan nutrientes desde esta zona de surgencias hacia el lado peninsular, al tiempo que también pueden generar pequeñas surgencias que aumentan la productividad en el lado occidental; en consecuencia, se deposita una mayor cantidad de partículas biogénicas en esta temporada (Baba et al., 1991; Baumgartner et al., 1991; Douglas et al., 2007; Gaxiola et al., 1999; Gómez, 2011).

Por otra parte, en la región suroeste se registra por lo general una baja precipitación (25-50 cm año⁻¹) por lo que se presenta un decremento de componentes terrígenos, con mayor aporte biogénico. Los sedimentos ricos en sílice biogénico están concentrados en los taludes y, se encuentran constituidos principalmente por diatomeas y en una menor proporción por radiolarios y silicoflagelados y son el resultado de una tasa relativamente alta de depósito cerca de las áreas de alta productividad a lo largo de los márgenes del golfo como lo son las áreas de surgencias; así como, por una mejor preservación de material biogénico que coincide con la zona de oxígeno mínimo en el golfo ($O_2 < 0.2 \text{ ml L}^{-1}$) y finalmente por procesos de clasificación que concentran el material biogénico grueso en los taludes, permitiendo que las partículas finas, incluyendo la materia orgánica, sean uniformemente distribuidas. El contenido de carbonato biogénico (foraminíferos y coccolitofóridos) disminuye al incrementar la profundidad, especialmente con profundidades asociadas a aguas intermedias y a la zona de oxígeno mínimo; además, se ve afectado por la disolución en la columna de agua y en el piso marino (Baba et al., 1991; Douglas et al., 2007; Gómez, 2011).

Este aporte diferencial de sedimentos hace posible el depósito de láminas claras de origen biológico intercaladas con láminas oscuras de origen predominantemente terrígeno. En los lugares donde la zona de mínimo oxígeno (ZMO) se superpone a los sedimentos, la ausencia de bioturbación debida a la inhibición de la macrofauna bentónica, permite la conservación de los sedimentos laminados (Álvarez y Lara, 1991; Donegan y Schrader, 1982).

Bahía de La Paz

La Península de Baja California tiene una larga línea de costa con muchas bahías y lagunas, entre las que destaca la Bahía de La Paz como una de las más importantes, localizada al suroeste del Golfo de California, es la de mayor extensión en la costa este de la Península de Baja California, con 80 km de largo y hasta 35 km de ancho. Se encuentra situada en la

región suroeste del Golfo de California entre los paralelos $24^{\circ} 47'$ y $24^{\circ} 10'$ norte, y los meridianos $110^{\circ} 20'$ y $110^{\circ} 45'$ oeste. La topografía de su fondo no es uniforme, está conformado por plataformas estrechas con depresiones y bloques elevados, la parte sur es relativamente somera (hasta 40 m), mientras que la parte norte es la zona más profunda con la depresión Alfonso (hasta 450 m de profundidad). La conexión con el golfo ocurre a través de dos aperturas, la Boca Grande, amplia y profunda (220 y 320 m) localizada al norte, y el Canal San Lorenzo, somero y estrecho, localizado al este (Aguirre, 2007; Chávez et al., 1994; Obeso et al., 2008b; Salinas et al., 2003; Urcádiz et al., 2017).

Debido a la situación geográfica de la Bahía de La Paz, ésta se encuentra relativamente aislada de la mayor parte de los procesos hidrofísicos que se dan en el Golfo de California. La Bahía de la Paz, presenta interacción y un forzamiento dinámico con su zona oceánica adyacente a través de Boca Norte y el Canal San Lorenzo. Dentro de ella ocurren diversos procesos físicos, como arrastres y mezclas por viento, mezcla por mareas, intercambio de calor y evaporación. Es por lo anterior que su estructura termohalina llega a presentar diferencias con el golfo, e incluso a mostrar características particulares principalmente cerca de la superficie y en las zonas someras. El intercambio de agua entre la bahía y el golfo se realiza a través de la boca principal (que tiene profundidades de hasta 350 m) y parcialmente por el Canal de San Lorenzo (hasta 18 m de profundidad) en la parte este de la bahía, dicho intercambio puede estar potencialmente forzado por el complejo campo de corrientes. En la Bahía de La Paz, se han documentado solo tres masas de agua: Agua del Golfo de California, Agua Superficial Ecuatorial y Agua Subsuperficial Subtropical (Aguirre, 2007; Guevara, 2011; Salinas et al., 2003).

Algunas investigaciones del patrón de corrientes de marea en la bahía mostraron que durante el flujo y reflujos las corrientes de marea se encuentran en el rango de $3 - 8 \text{ cm s}^{-1}$, y la intensidad de estas corrientes no puede cambiar significativamente la estructura termohalina. Se han registrado mareas con una bajamar mínima de 1.04 m y una pleamar

máxima de 1.33 m, con amplitudes promedio de 2.37 m y registros máximos de 2.62 m (Chávez et al., 1994; Salinas et al., 2003).

Se ha reportado la presencia de una capa de mezcla profunda y el hundimiento de la termoclina y la haloclina durante los otoños e inviernos, cuando los vientos son persistentes y fuertes del noroeste, la bahía fue dominada por la ausencia de una capa de mezcla y la presencia de una termoclina desarrollada durante verano, producida por una intensa radiación solar, intensa evaporación y vientos débiles con calmas frecuentes. Las primaveras en la Bahía de La Paz (BLP) se caracterizan por una ausencia de la capa mezcla y una termoclina escarpada, existiendo similitudes térmicas entre ellas. La profundidad de la bahía permite la estratificación de su columna de agua y su no-uniformidad espacial da origen a un estado baroclínico (Obeso et al., 2008; Salinas et al., 2003).

La región de La Paz presenta un clima seco y árido (BWh), semidesértico, con temperatura media anual entre 22 y 24 °C, con una evaporación anual (215 mm) que excede la precipitación (media anual menor de 200 mm), esta última debida en su mayor parte a las lluvias generadas por tormentas tropicales durante el verano-otoño (Obeso et al., 2008; Salinas et al., 2003).

La depresión Alfonso recibe sedimentos terrígenos, eólicos y hemipelágicos. Hacia el sureste de la BLP la profundidad disminuye desde los 220 m hasta la línea de costa, configurando una plataforma con pendiente suave donde el fondo marino contiene arenas finas de origen terrígeno. A partir de un análisis de agrupamiento jerárquico realizado por Urcádiz et al. (2017), pudieron agrupar la Bahía de La Paz en 14 unidades; sin embargo, cerca del 90% del área estudiada es representada en cuatro unidades (figura 1). La unidad 1ª se caracteriza por tener una profundidad promedio de 61 ± 25 m y un tamaño medio de grano de $4.5 \pm 0.6 \Phi$, correspondiente a limo grueso y limo muy grueso. Es la unidad con menor tamaño medio de grano (y se puede atribuir a que la zona tiene la menor o nula

influencia de la energía del oleaje. Por consiguiente, representa un área para el depósito de sedimentos terrígenos o por hundimiento de partículas en suspensión en la columna de

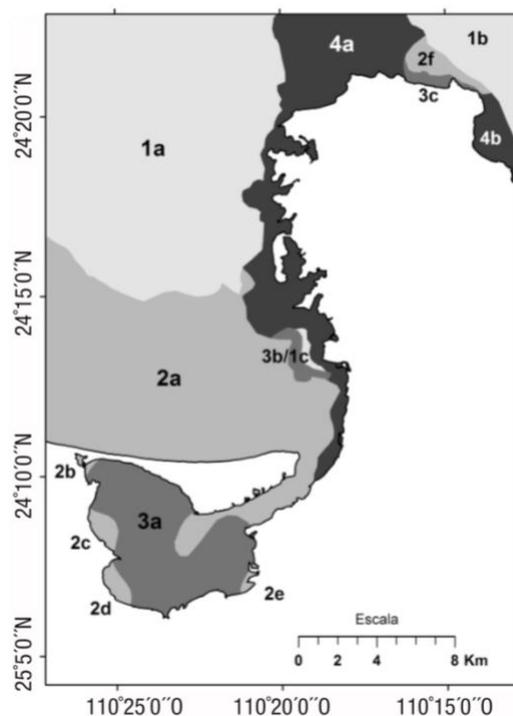


Figura 1. Configuración espacial de las 14 unidades del fondo marino (Urcádiz et al., 2017).

agua. La unidad 2^a presenta una profundidad de 19 ± 10 m, una pobre a moderada clasificación del sedimento ($1.1 \pm 0.3 \Phi$) y muy bajo contenido de CaCO_3 ($13 \pm 4.2\%$). En las unidades 1^a y 2^a se observan comúnmente orificios en el sedimento realizados por organismos de la infauna bentónica. La unidad 3^a se caracteriza por una muy mala clasificación del sedimento ($2.2 \pm 0.7 \Phi$) y baja profundidad (2.2 ± 1.9 m). La unidad 4^a se encuentra a 13 ± 10 m de profundidad y presenta el mayor contenido de CaCO_3 ($72 \pm 20\%$) y el mayor tamaño medio de grano, con arenas finas a gruesas ($1.4 \pm 0.8 \Phi$). La unidad 4^a presenta una pobre a moderada clasificación del sedimento ($1 \pm 0.3 \Phi$).

5.2. Identificación de partícula

Selección y descripción morfológica sistemática

Con base en estudios realizados en la zona (Ziveri y Thunell, 2000; Rochín, 2014; Urcádiz-Cázares, 2005; Sidón, 2012) se han seleccionado las especies representativas de cocolitofóridos [*Gephyrocapsa* (*oceánica* y *ericsonii*), *Emiliana huxleyi* (tipo A y B), *Florisphaera*. (*var. profunda* y *Elongata*), *Umbilicosphaera* (*U. anulus*, *U. foliosa*, *U. hulburtiana* y *U. sibogae*) y *Helicosphaera* (*H. carteri*, *H. pavementum* y *H. wallichii*)], de las cuales se realizará una descripción morfológica usando como referencia la guía para la terminología de cocolitos y nanofósiles calcáreos (Young et al., 1997), y Nannotax3 (Young et al., 2014).

5.3. Caracterización de hundimiento

Con base en la metodología propuesta por Padisák se realizaron una serie de experimentos para caracterizar las trayectorias de hundimiento (componente z) y se determinó la velocidad de hundimiento para las partículas con su forma original (irregular) y en el supuesto de que sean cuerpos esféricos con volúmenes equivalentes (regulares).

5.4. Figura a escala

Con el fin de identificar la relación de la forma en el desplazamiento, se elaboraron figuras a escala, amplificando el tamaño de la partícula original a 5 cm. Para la realización de la figura a escala se diseñó cada una de las partículas usando un material de modelado para replicar las formas características de las partículas seleccionadas.

5.5. Experimento

Para el experimento, se consideró un sistema controlado, sin interacción dinámica del ambiente, durante el experimento no se tomaron en cuenta la diferencia de densidades

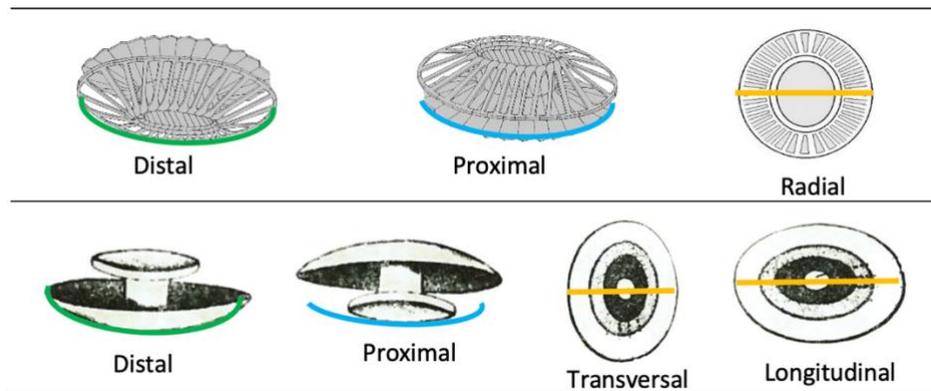


Figura 2. Posición inicial (distal, proximal, transversal y longitudinal) de las partículas en hundimiento del experimento por especie).

que existen entre la partícula y el medio en el que se desplaza. Se realizaron pruebas de caída libre con los prototipos de las diferentes especies. Considerando las variaciones morfológicas se realizaron diversas pruebas empleando los diferentes planos de la partícula en distintas posiciones iniciales P_i (figura 2). Durante las pruebas se tomaron videos del desplazamiento (en los ejes x, y, z), para su posterior análisis con el programa Tracker (video modelling and modelling tool), los datos obtenidos se analizaron y se calculó la velocidad y tiempo de hundimiento. Para la caracterización de las trayectorias las coordenadas espaciales y temporales de hundimiento se graficaron en Matlab.

5.6. Velocidad y tiempo de hundimiento

5.6.1. Velocidad Observada (V_o)

La velocidad de hundimiento observada, se obtendrá usando los datos de las coordenadas temporales y espaciales de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$V_o = d/t \quad (1)$$

5.6.2. Velocidad de hundimiento de las partículas (V_c)

Para calcular la velocidad de hundimiento de las partículas se emplearon las ecuaciones de Stokes (ec. 2) y Padisák et al. (2003) (ec. 3), asumiendo que presentan cuerpos esféricos y su forma original correspondientemente:

$$V_{Sc} = \frac{2}{9} g r^2 \frac{\Delta\rho}{\eta} \quad (2)$$

$$V_{Pc} = \frac{2gr^2(p' - p)}{g\eta\Phi} \quad (3)$$

Donde: V_{Pc} es la velocidad terminal de hundimiento ($\mu\text{m s}^{-1}$), g es atracción gravitacional (9.8 m s^{-2}), r es el radio de la célula (μm), $\Delta\rho$ es el exceso de densidad de la célula (=densidad de la célula – densidad del agua); η es la viscosidad del agua, p' es la gravedad específica de la partícula en hundimiento, p es la gravedad específica del medio, Φ es el factor de resistencia de la forma (número adimensional que expresa la diferencia en la velocidad de hundimiento de una partícula de volumen esférico y densidad idénticos). El factor de resistencia fue obtenido con base en pruebas de velocidad de hundimiento de las especies muestra y esferas equivalentes.

5.7. Distribución de las partículas

Sobre los 100 m de la capa de mezcla, en un modelo de trayectorias de hundimiento Lagrangiano se asume que las partículas presentan un comportamiento pasivo y se sumergen en una columna de agua con un flujo turbulento. Contrastando con la capa inferior, donde el transporte se realiza en un flujo laminar. La posición de las partículas se

calculó con una malla de acuerdo a las velocidades, que se basan en el flujo en el cual son transportados. La velocidad del flujo se obtuvo a partir de una interpolación bilineal de los puntos cercanos en la malla donde se conoce la velocidad de las corrientes. La velocidad de hundimiento también fue considerada dada la forma de las partículas.

En la capa de mezcla, las partículas son consideradas pasivas, el modelo Lagrangiano es bidimensional, con la capa isotrópica horizontal representada a lo largo del eje x y la capa vertical a lo largo del eje z . La distribución inicial de las partículas es homogénea en la capa horizontal donde se consideró una extensión de 10 km con una profundidad de 50 m. Para simular la turbulencia, el modelo fue alimentado para la capa de mezcla con datos de perfiles de temperatura de la zona de estudio (Aguirre, 2007; Obeso-Nieblas et al., 2014) obteniendo la velocidad de difusión del calor, donde se consideraron $6.09 \times 10^{-6} \text{ m s}^{-1}$, $4.78 \times 10^{-6} \text{ m s}^{-1}$, y $11.44 \times 10^{-6} \text{ m s}^{-1}$, como velocidades promedio. Las posiciones de las partículas fueron monitoreadas con el paso del tiempo. En la capa horizontal (dirección horizontal) se contempló las corrientes presentes de la zona de estudio, mientras que, en la dirección vertical, el efecto del hundimiento se debió a la gravedad y a la diferencia de densidades del agua de mar y las partículas. Una vez que las partículas abandonan la capa de mezcla turbulenta, el transporte se realizó a través de un flujo laminar, donde se estiman las velocidades de hundimiento de las partículas con la ley de Stokes (ec. 1) y la ecuación propuesta por Padisák et al. (2003).

6. Resultados

A continuación se presentaran los resultados de estudio bibliográfico de las principales especies de fitoplancton en la Bahía de La Paz.

6.1. Identificación de partículas

6.1.1. *Gephyrocapsa*

Estructura similar a *Emiliana*, escudos generalmente sólidos, sin ranuras entre los elementos. Las especies de *Gephyrocapsa* están presentes en todos los océanos del mundo y es común que dominen tanto las poblaciones de plancton y ensamblajes fósiles.

- *Gephyrocapsa oceánica*

G. oceánica especie de aguas cálida (12 °C a 30 °C), generalmente a esta especie se le encuentra en agregados de dos o más células. Presenta una cocosfera circular a sub-circular, de talla grande 9 a 12 µm (6 a 10 µm) de diámetro, conformada entre 10 y 25 cocolitos de tipo placolito (varia con relación a la etapa en el ciclo de vida). Cada cocolito tiene una apertura central amplia también elíptica con estrías radiales poco marcadas y un margen del borde regular, con puente en un ángulo superior a 45° en el eje longitudinal, el tubo interno sobresale para formar un cuello alrededor del área central, su tamaño es de 3.5 a 6 µm de largo (Bollmann, 1997; Bollmann y Klaas, 2008; Cros y Fortuño, 2002; Torres, 2012; Young et al., 2003).

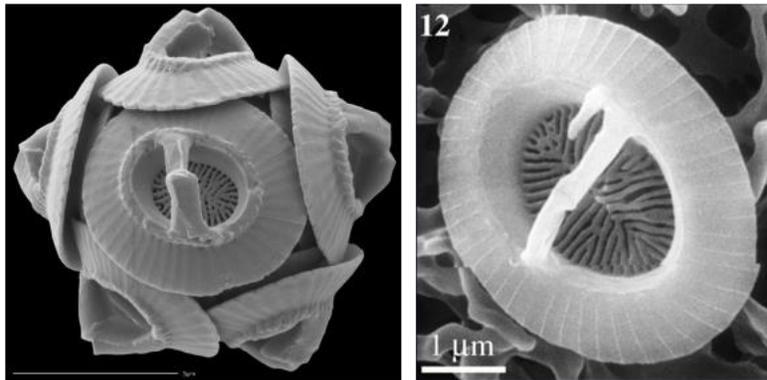


Figura 3. Representación de *Gephyrocapsa oceanica*. Imagen de cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).

- ***Gephyrocapsa ericsonii***

G. ericsonii especie con cocosfera circular de talla pequeña (4 a 5 μm de diámetro) compuesta aproximadamente de 8 a 10 cocolitos elípticos de tipo placolito (1.5 a 2.5 μm); cada cocolito tiene una apertura central amplia también elíptica y un borde delgado con estrías radiales marcadas a lo largo de este; margen del borde irregular. Sobre la apertura central hay un puente muy pequeño y delgado formado por dos espinas que salen de ambos lados del borde central de cada cocolito y se juntan en la parte media formando un ángulo poco pronunciado. Las muestras suelen presentar hendiduras entre los elementos de protección distales. Estos morfotipos a veces se han denominado especies separadas (*G. protohuxleyi*), pero se integran con *G. ericsonii* normal (Bollmann, 1997; Torres, 2012; Young et al., 2003).

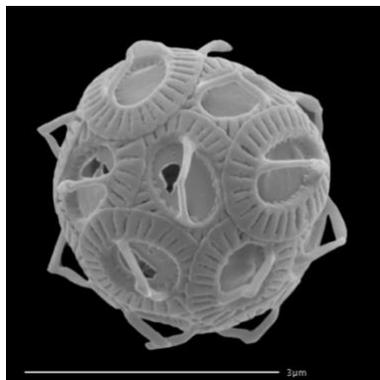


Figura 4. Representación de *Gephyrocapsa ericsonii* Imagen de cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).

6.1.2. *Emiliana huxleyi*

Esta especie es la más cosmopolita y abundante de los coccolitóforos en los mares actuales. Cocosfera pequeña esférica a subesférica con considerable variación de tamaño (3 a 10 μm de diámetro), a menudo con múltiples capas de cocolitos (aproximadamente de 10 a 50 cocolitos por esfera). Los cocolitos en forma de disco (placolitos) están formados por elementos en forma de T. Presenta hendiduras entre todos los elementos del escudo distal y algunos elementos del escudo proximal, y su tamaño oscila entre los 2 a 5 μm . Se han reconocido cuatro morfotipos basados en la morfología de heterococolitos (A, B, C y corona). Cabe señalar que se observa una variación adicional, no genotípica, en el grado de calcificación, lo que lleva a un cierre variable del área central y al corte del escudo proximal (Chang, 2019; Cros y Fortuño, 2002; Torres, 2012; Young et al., 2003; Young et al., 2014; Young et al., 2017).

- **Morfotipo A**

Morfotipo A (*huxleyi*) tamaño 3 a 4 μm con un escudo distal con elementos robustos, los elementos curvos en zona central (Cros y Fortuño, 2002; Young et al., 2003; Young et al., 2014; Young et al., 2017).

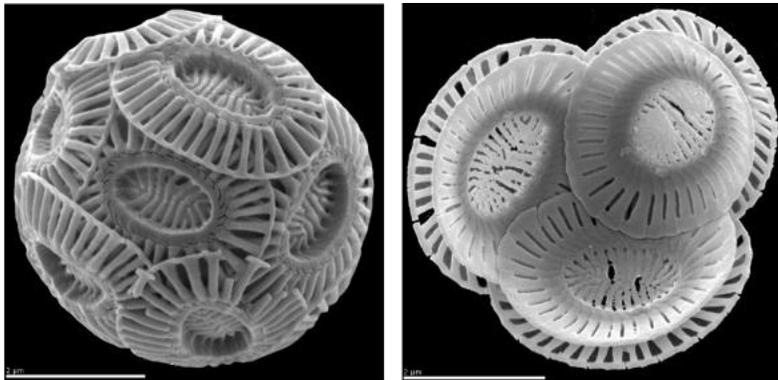


Figura 5. *Emiliana huxleyi* (morfotipo A) cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).

- **Morfotipo B**

Morfotipo B (pujosiae) cocosfera de tamaño aproximado de 6 a 10 μm compuesta de cocolitos de tamaño 3.5 a 5 μm posee escudo delicado, zona central con estructuras irregulares, escudo proximal a menudo más ancho que la protección distal (Cros y Fortuño, 2002; Young et al., 2003; Young et al., 2014; Young et al., 2017).

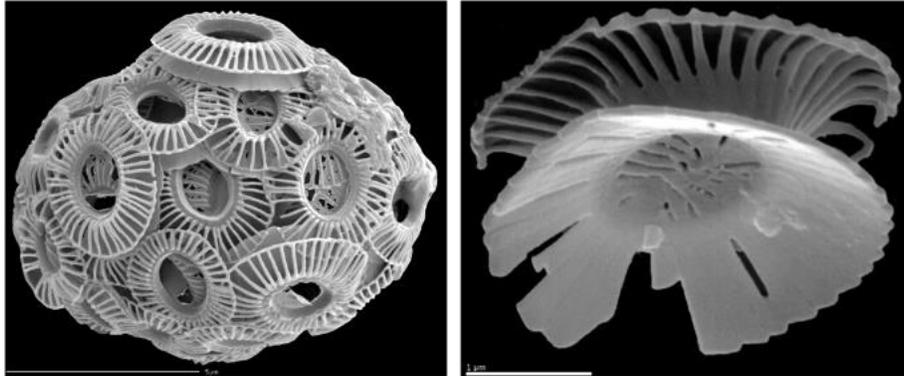


Figura 6. *Emiliana huxleyi* (morfotipo B) cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).

- **Morfotipo C**

Morfotipo C (kleijneae) cocolitos de tamaño 2.5 a 3.5 μm posee un escudo delicado área central abierta o cubierta por una placa delgada (Cros y Fortuño, 2002; Young et al., 2003; Young et al., 2014; Young et al., 2017).

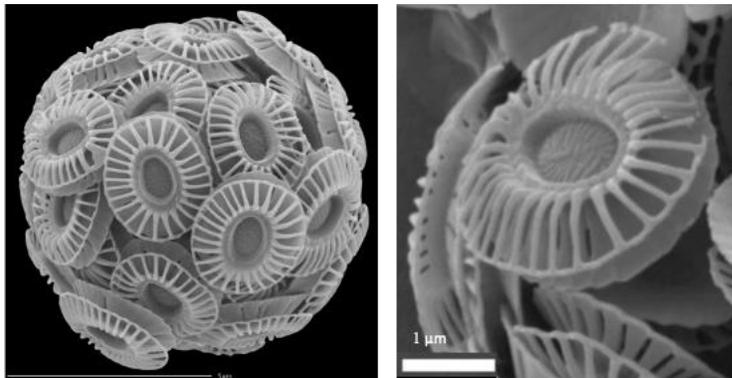


Figura 7. *Emiliana huxleyi* (morfotipo C) cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).

6.1.3. *Florisphaera profunda*

Cocolitos formados por un solo ángulo de calcita con forma de placas ahusadas ligeramente cóncavo-convexas con tamaños de 1.5 a 6 μm , que forman cocosferas en forma de alcachofa o flor con tamaños de 6 a 16 μm , con una abertura apical prominente. Especies fóticas profundas abundantes, especialmente debajo de aguas superficiales oligotróficas (Young et al., 2003; Young et al., 2014; Young et al., 2017).

F. profunda es una especie de cocolitóforo que habita en las profundidades y que es dominante en los océanos tropicales y subtropicales, cuya abundancia relativa es moderna y las muestras fósiles que se pueden utilizar para reconstruir cuantitativamente las condiciones ambientales del pasado (Hernández et al., 2019).

La ecología de *F. profunda* es poco conocida; sin embargo, parece estar adaptada a condiciones de poca luz y alto contenido de nutrientes e incluso puede ser heterótrofa. La especie domina los conjuntos de cocolitóforos en la zona fótica inferior (> 100 m) durante todo el año en los giros centrales oligotróficos subtropicales y es un componente común de los conjuntos de cocolitóforos fósiles en sedimentos marinos que se remontan a cuatro millones de años (Quinn et al., 2005).

- ***Var. Profunda***

Cocosfera elíptica en vista lateral y circular a sub-circular en vista transversal, la cocosfera tiene un arreglo formado por varias capas de cocolitos. Especie formada por múltiples cocolitos de tipo nannolito, los nanolitos presentan una forma de pequeñas láminas irregulares, compuestas por unidades simples de calcita. Se pueden reconocer una variedad de morfotipos diferentes, incluidas las formas con muescas, estriadas y espinosas. La variedad profunda es más pequeña, más cuadrangular y tiene un patrón zigzagueante de líneas en la base y en la parte superior. La longitud de este nanolito varía de 1.7 a 3 μm con un tamaño de la cocosfera entre 6 a 10 μm , y un rango de nanolitos por esfera de 30 a 200

(Cros y Fortuño, 2002; Torres, 2012; Young et al., 2003; Young et al., 2014; Young et al., 2017).

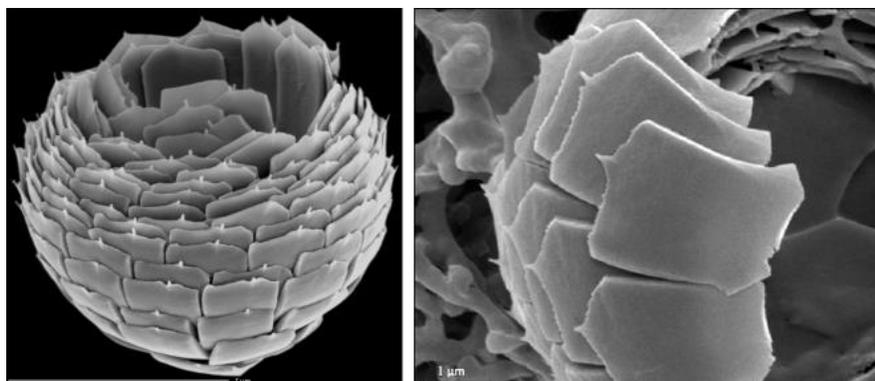


Figura 8. Representación de *Florisphaera profunda*. Imagen de microscopio electrónico obtenida de la INA (Young et al., 2014).

- ***Var. Elongata***

Más alargado. Una posible definición morfométrica podría ser una longitud de 4 a 6 μm , pero no está claro que este sea realmente un genotipo discreto. El tamaño de la cocosfera oscila entre los 10 a 16 μm ; y está conformada por un rango de nanolitos por esfera de 70 a 100 unidades. Kleijne (1991) observó un holococolito con una forma similar y sugirió que era una etapa del ciclo de vida de esta variedad (Young et al., 2003; Young et al., 2014; Young et al., 2017).

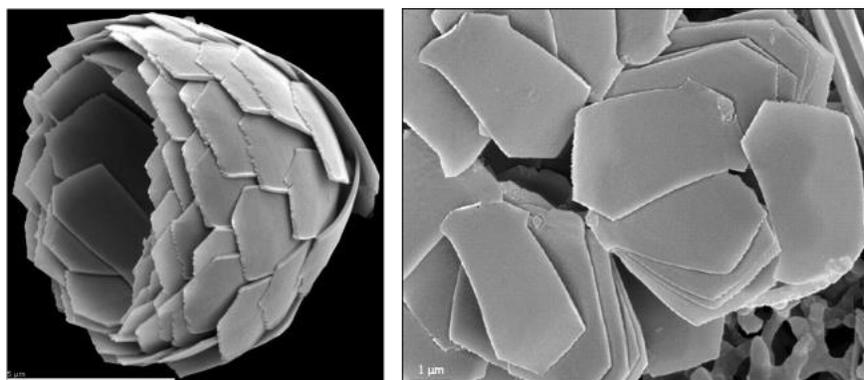


Figura 9. *Florisphaera profunda* (var. elongata) cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).

La principal diferencia entre las dos variedades de *F. profunda* es la forma del extremo apical de sus cocolitos. En este sentido, el extremo apical de *F. profunda* var. *profunda* es recta o en zigzag y *F. profunda* var. *elongata* es redondeada o posee un pico obtuso en ángulo. Las cocosferas de *F. profunda* var. *profunda* y var. *elongata* difieren en términos de su tamaño, se presentaron variaciones morfológicas adicionales en ambas variedades, incluidas estrías en la superficie distal de *F. profunda* var. *elongata* y la presencia de una pequeña espina dorsal en especímenes raros de *F. profunda* var. *profunda* (Quinn et al., 2005).

6.1.4. *Umbilicosphaera*

La principal diferencia de *Umbilicosphaera* de otros cocolitos morfológicamente similares como *Calcidiscus* es el ancho de la abertura central, no siendo un criterio completamente satisfactorio. Un tamaño mayor en la abertura central significa que el anillo del protococolito es relativamente ancho y que el número de elementos para un tamaño de cocolito dado es mayor, y por lo tanto son más estrechos y menos visibles. Los cocolitos presentan formas circulares o elípticas, y un área central abierta, los elementos del escudo distal suelen mostrar complejas uniones torcidas. El escudo proximal puede ser monocíclico (por ejemplo, *U. sibogae*, *U. rotula*) o bicíclico (por ejemplo, *U. foliosa*, *U. hulburtiana*) y puede ser más grande o más pequeño que el escudo distal; con rangos de tamaño para los cocolitos de 3 a 10 μm , y para la cocosfera de 8 a 30 μm (Baumann et al., 2016; Young et al., 2003; Young et al., 2014; Young et al., 2017).

La diferencia morfológica más notable es la proporción del escudo distal, que es más pequeño que el escudo proximal en *U. sibogae*, mientras que es más grande que el escudo proximal en *U. foliosa*. Baumann y Sprengel (2000) utilizaron con éxito el tamaño de los poros y el diámetro del escudo distal para distinguir las dos especies. Otras dos especies de *Umbilicosphaera* existentes, *U. anulus* y *U. hulburtiana*, son reconocibles en los sedimentos superficiales pero tienen cocolitos elípticos (Baumann et al., 2016).

- ***U. anulus***

Cocolitos ampliamente elípticos con borde estrecho y área central amplia y abierta. Incluido en *Umbilicosphaera*, debido a la morfología y estructura del cocolito, que es similar a la de *U. sibogae*. Cocolitos elípticos de tamaño aproximado de 3 a 6 μm , con un tamaño de cocosfera de 10 a 20 μm compuesta por 30 a 60 cocolitos por esfera (Young et al., 2003; Young et al., 2014; Young et al., 2017).

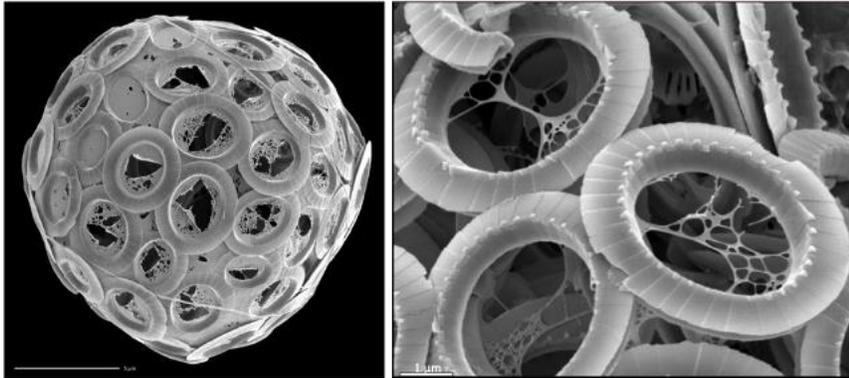


Figura 10. *Umbilicosphaera anulus* cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).

- ***U. foliosa***

U. foliosa posee cocosferas esféricas compactas de entre 10 a 12 μm de longitud en su parte más larga. Los cocolitos circulares de tipo placolito con una apertura circular central estrecha en donde usualmente se les observa una espina central o protuberancia en forma de gancho (la cual pierden con facilidad). Su escudo distal suele ser más grande que el escudo proximal, tiene dos bandas de estrías radiales y el borde del cocolito es irregular, y tiene un diámetro de 4.2 a 7.0 μm (tamaño promedio de 5.5 μm) y consta de 18 a 37 (promedio de 29) elementos radiales. Este taxón fue considerado como una variedad de *U. sibogae* (*U. sibogae* var. *Foliosa*) pero existen fuertes diferencias morfológicas entre *U. sibogae* y *U. foliosa*. Los datos genéticos moleculares indican que son especies hermanas y sugieren una divergencia en el Mioceno (Baumann et al., 2016; Baumann y Sprengel, 2020; Torres, 2012; Young et al., 2014; Young et al., 2017).

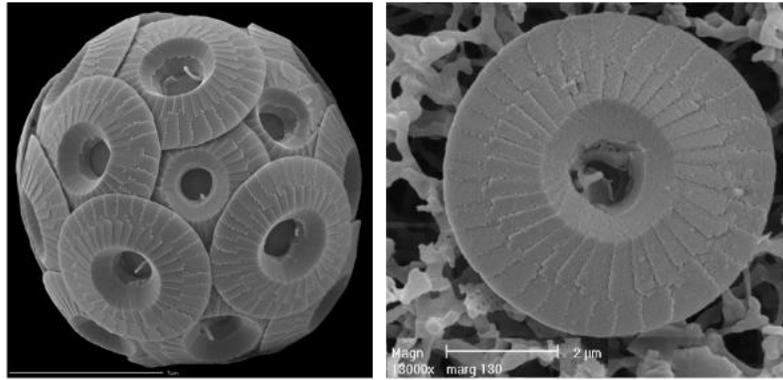


Figura 11. *Umbilicosphaera foliosa* cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).

- ***U. hulburtiana***

Los cocolitos son elípticos y pueden tener nódulos alrededor de la cresta del escudo distal, por lo demás similares a *U. foliosa*, incluido el escudo proximal. Cocolitos elípticos de tamaño aproximado de 4 a 6 μm , con un tamaño de cocosfera de 8 a 10 μm compuesta por 14 a 30 cocolitos por esfera (Young et al., 2003; Young et al., 2014; Young et al., 2017).

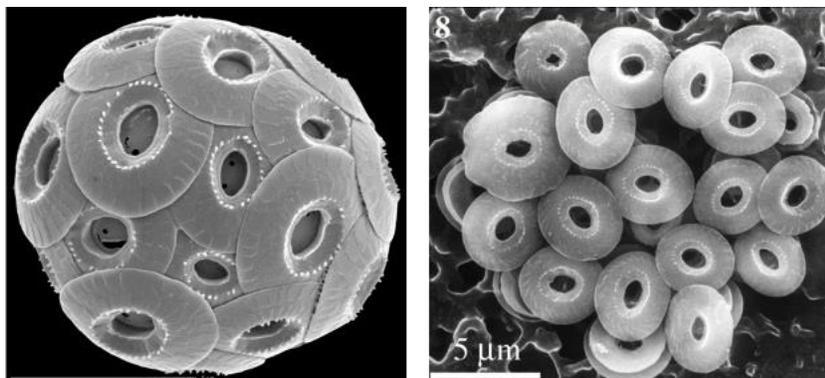


Figura 12. *Umbilicosphaera hulburtiana* cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).

- ***U. sibogae***

U. sibogae forma cocosferas esféricas grandes (20 a 30 μm) no móviles cubiertas con placolitos circulares. Forma una gran cocosfera con alrededor de 40 a 100 placolitos circulares parcialmente entrelazados, que tienen una abertura central relativamente

grande. Los escudos proximales suelen ser más grandes o tan grandes como los escudos distales, tiene un diámetro de 2.9 a 6.0 μm (tamaño promedio de 4.1 μm) y consta de 18 a 34 (promedio de 27) elementos (Baumann y Sprengel, 2020; Baumann et al., 2016; Young et al., 2014; Young et al., 2017).

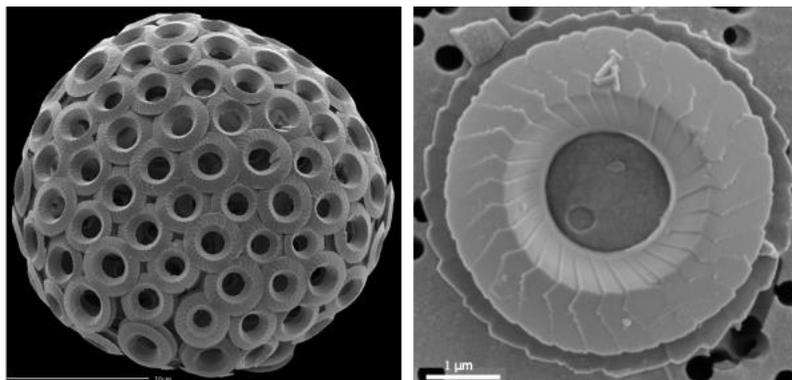


Figura 13. *Umbilicosphaera sibogae* cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).

6.1.5. *Helicosphaera*

Especies vivas y neógenas de tamaño mediano a grande (7 a 11 μm). Se pueden reconocer varios subgrupos en función de la presencia o ausencia de una barra disjunta (ópticamente discontinuas), la orientación de la barra, la forma del reborde; sin embargo, también existe una variación significativa dentro de todas las especies, especialmente en el grado de desarrollo del ala. Presentan cocosferas elipsoidales con una prominente apertura flagelar. Cocolitos dispuestos en espiral alrededor de la cocosfera y generalmente varían en tamaño y forma. El borde exterior (unidades en V) del cocolito se modifica en una brida helicoidal que termina en un ala o una espiga. *H. hyalina* y *H. wallichii* a menudo se han considerado como variedades de *H. carteri*, ya que son similares en tamaño y cocosferas (Chang, 2019; Young et al., 2003; Young et al., 2014; Young et al., 2017).

- ***H. carteri***

H. carteri forma cocosferas de fase heterococolítica elipsoidal de tamaño mediano a grande (15 a 17 μm de largo). Compuesta de 16 a 40 cocolitos elípticos de tipo helicolito que miden entre 8 y 11 μm de longitud en su pare más larga. Los helicolitos presentan dos ranuras alargadas en la parte central del cocolito; el borde es en general grueso, hacia uno de los extremos este borde se engrosa aún más, y en esta zona más ancha del borde presenta estrías poco marcadas, que al parecer sirve como zona de ensamblaje con otros cocolitos (Chang, 2019; Torres, 2012; Young et al., 2003; Young et al., 2014; Young et al., 2017).



Figura 14. *Helicosphaera carteri* cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).

- ***H. pavementum***

Especie más pequeña que *H. carteri*, reborde estrecho, ala pequeña; área central cerrada o con dos pequeños poros en línea; elementos de manta confinados al área central y una cresta débil a menudo los rodea. Cocosferas de tamaño alrededor de los 10 a 13 μm , consta de aproximadamente 15 a 25 cocolitos ligeramente superpuestos de tamaños alrededor de los 4 y 5 μm . Los cocolitos están dispuestos para formar un bucle en espiral continuo alrededor del eje apical de la cocosfera. Cocolitos heliciformes delgados, fuertemente convexos distalmente, cóncavos proximalmente. La pestaña espiral estrecha consta de muchos elementos semiunidos orientados radialmente. Lado distal del disco central construido con elementos rectangulares dispuestos concéntricamente. La mayoría de los cocolitos no tienen agujeros en el disco central, pero algunos individuos desarrollan uno o dos agujeros redondos o alargados a lo largo de la línea media (Okada y McIntyre, 1977; Young et al., 2003; Young et al., 2014; Young et al., 2017).

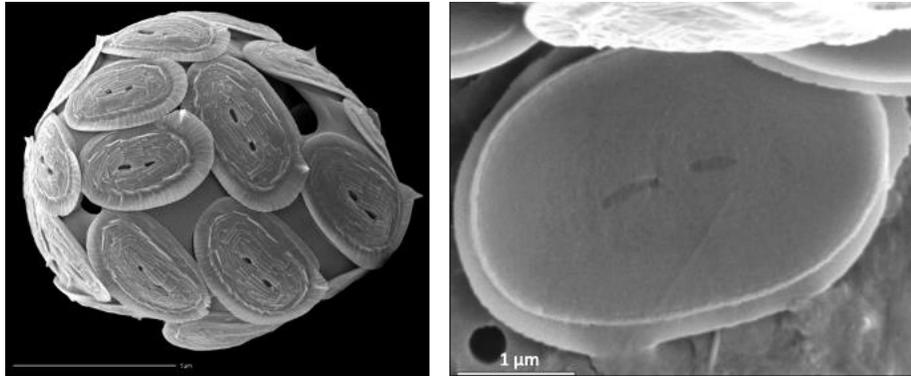


Figura 15. *Helicosphaera pavementum* cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).

- ***H. wallichii***

Similar a *H. carteri*, con diferencia en el área central del cocolito (con hendiduras oblicuas, en lugar de dos hendiduras en línea), puente normalmente mejor desarrollado; y cocolitos quizás un poco más grandes (longitud del cocolito 7 a 12 µm). Oblicuidad de las hendiduras: en vista distal, las hendiduras se giran entre 10 y 20° en el sentido de las agujas del reloj (alejándose del ala), este es el sentido "normal" de oblicuidad en *Helicosphaera*, como muestran muchas especies fósiles (Chang, 2019; Cros y Fortuño, 2002; Young et al., 2003; Young et al., 2014; Young et al., 2017).

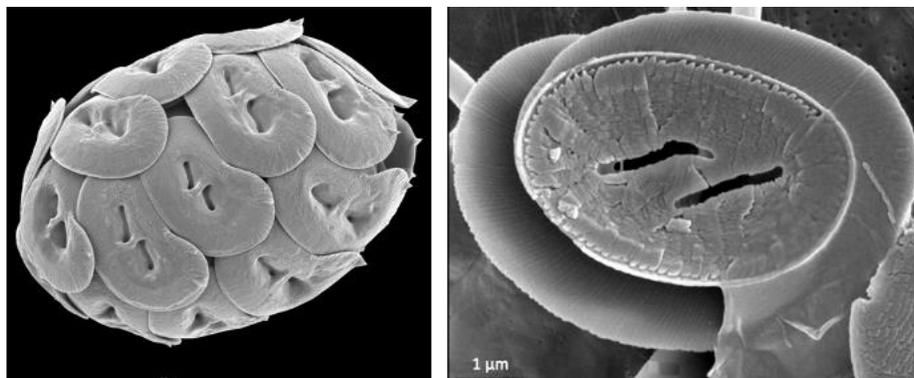


Figura 16. *Helicosphaera wallichii* cocosfera y cocolito de microscopio electrónico, obtenidas de nannotax (Young et al., 2014).

6.2. Caracterización de hundimiento

Se realizaron pruebas de las especies representativas del área de estudio. En general las trayectorias de hundimiento presentaron movimientos heterogéneos para todas las especies, los rangos de movimiento máximos fueron ente 10 y 15 cm en la horizontal y los mínimos aproximadamente de 1 cm. En su mayoría las diferentes especies presentaron poco desplazamiento horizontal, contrastando con el desplazamiento observado de *F. profunda*.

6.2.1. *Gephyrocapsa*

Las trayectorias observadas a partir de los experimentos realizados mostraron poco desplazamiento horizontal a través de la columna de agua, con un rango en el eje x de 1 a 4 cm para ambas especies. *G. oceánica* presento los mayores desplazamientos en horizontales, siendo la posición inicial (P_i) longitudinal la de mayor amplitud, el movimiento observado presenta un ligero patrón sinusoidal, haciéndose más amplio a mayor

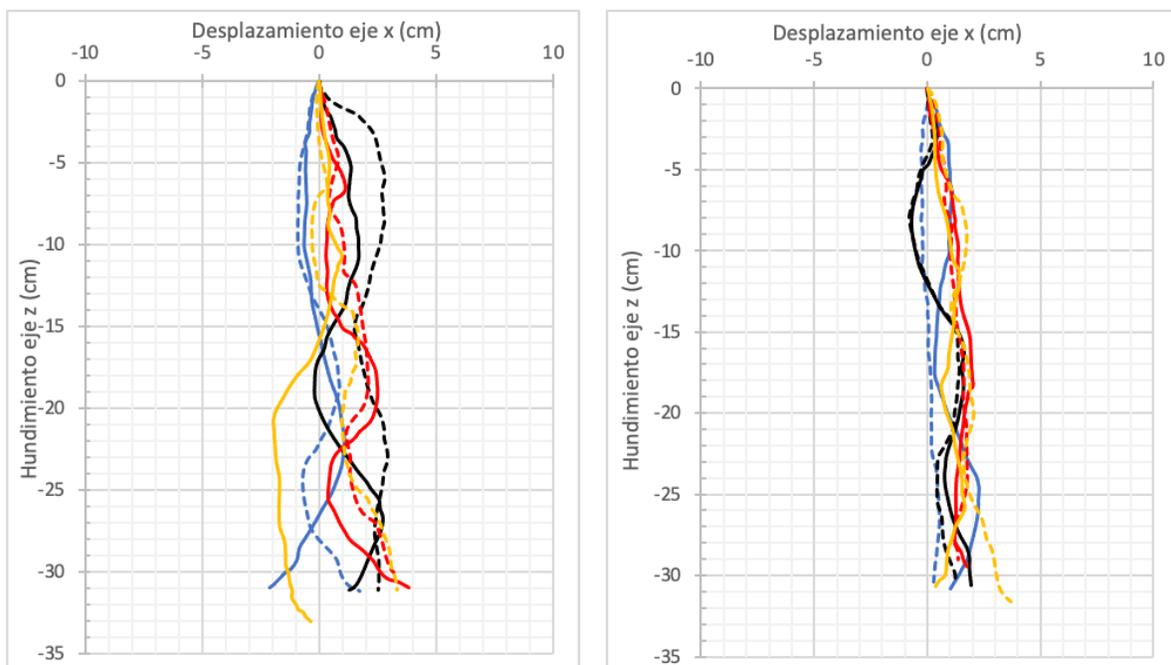


Figura 17. Trayectorias de hundimiento a la izquierda *G. oceánica* y a la derecha *G. ericsonii*. El color corresponde a la P_i de la trayectoria: distal (negro), proximal (azul), transversal (amarillo), longitudinal (rojo).

profundidad. Mientras que *G. ericsonii* presento trayectorias con poco desplazamiento horizontal, en su mayoría cercanas al origen, el mayor desplazamiento observado fue en la posición inicial (Pi) transversal con 4 cm en el eje x en la zona más profunda.

6.2.2. *Emiliana huxleyi*

Las trayectorias descritas por los prototipos de *E. huxleyi* presentaron un incremento en el desplazamiento en el eje x con forme incrementaba la profundidad, para el morfotipo A las trayectorias presentaron un patrón sinusoidal con inflexiones cerca de los 5 y 25 cm de profundidad y un rango de movimiento de 2 a 4 cm en x , el morfotipo B describió movimientos cortos y rectos con desplazamiento de 2 cm aproximadamente.

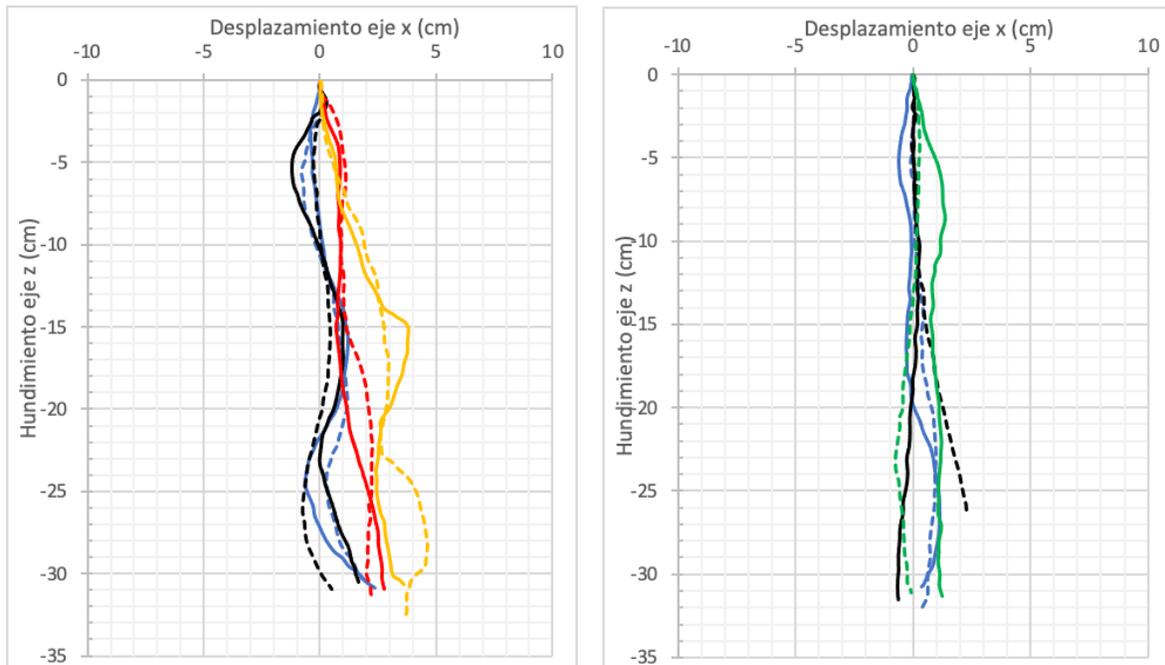


Figura 18. Trayectorias de hundimiento de *E. huxleyi* a la izquierda Morfotipo A y a la derecha Morfotipo B. El color corresponde a la Pi de la trayectoria: distal (negro), proximal (azul), transversal (amarillo), longitudinal (rojo), radial (verde).

6.2.3. *Florisphaera profunda*

Para *F. profunda* las trayectorias descritas presentaron movimientos zigzagueantes, con un desplazamiento horizontal máximo de 15 cm aproximadamente, en la posición inicial

proximal. Para la posición inicial distal a una profundidad de 15 cm muestra una caída libre recta. En general el rango de desplazamiento para esta especie es de 2 a 5 cm.

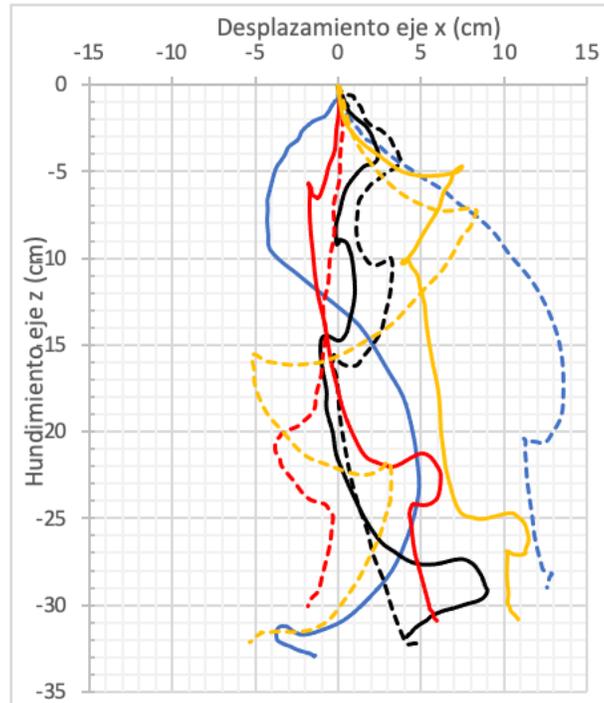


Figura 19. Trayectorias de hundimiento de *F. profunda*. El color corresponde a la Pi de la trayectoria: distal (negro), proximal (azul), transversal (amarillo), longitudinal (rojo).

6.2.4. *Umbilicosphaera*

Para el género *Umbilicosphaera* las trayectorias presentan una gran variedad en el desplazamiento y patrón de movimiento, de igual manera los rangos de desplazamiento para estas especies oscilan entre los 2 a 5 cm y 1 a 2 cm. *U. anulus* fue la especie que presento un movimiento más homogéneo con desplazamientos en el eje x de 2 cm, a una profundidad de 15 cm en la posición inicial distal se observa una ligera inflexión. *U. foliosa* y *U. sibogae* se caracterizaron por movimientos sinusoidales; sin embargo, *U. foliosa* presento poco desplazamiento en el eje x a diferencia de *U. sibogae*, quien tuvo un rango de movimiento de 5 cm, en esta especie se observó con mayor claridad el incremento de la amplitud en x con el incremento de la profundidad. Para *U. hulburtiana* los movimientos descritos presentan un ligero patrón zigzagante con inflexiones notables a 10 cm de profundidad aproximadamente y pequeños movimientos a mayor profundidad, el rango de

desplazamiento fue de 2 a 5 cm siendo las posiciones iniciales transversales y longitudinales las de mayor desplazamiento.

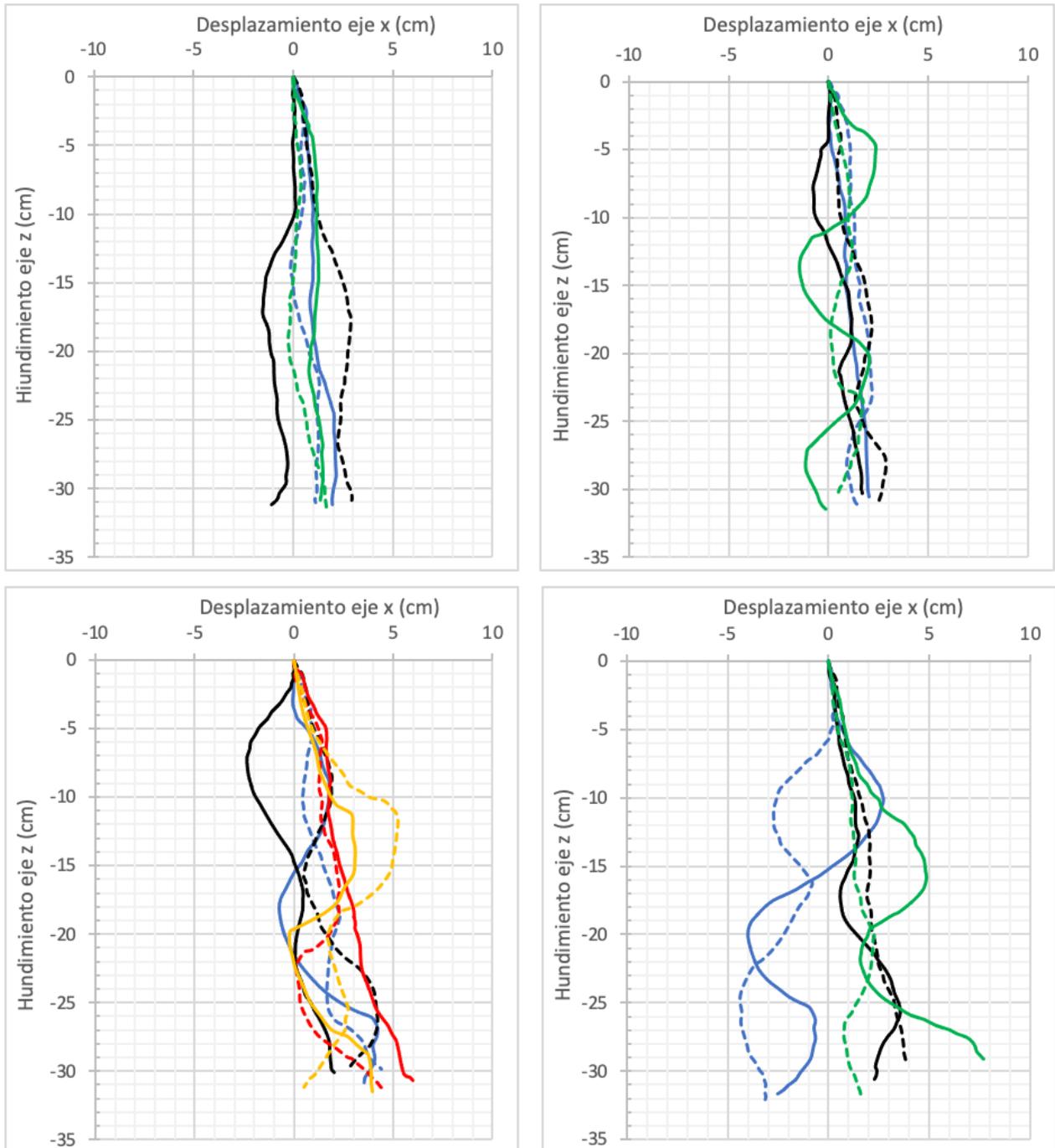


Figura 20. Trayectorias de hundimiento *Umbilicosphaera*, izquierda superior *U. anulus*, derecha superior *U. foliosa*, izquierda inferior *U. hulburtiana*, derecha inferior *U. sibogae*. El color corresponde a la Pi de la trayectoria: distal (negro), proximal (azul), transversal (amarillo), longitudinal (rojo), radial (verde).

6.2.5. *Helicosphaera*

Para el prototipo de *Helicosphaera* se observaron trayectorias de tipo sinusoidal con desplazamientos de aproximadamente 3 cm para las posiciones iniciales distal, proximal y transversal, para la posición inicial longitudinal el desplazamiento máximo observado fue de 5 cm en la parte más profunda, esta posición también presentó la trayectoria más uniforme con una ligera desviación a los 15 cm de profundidad.

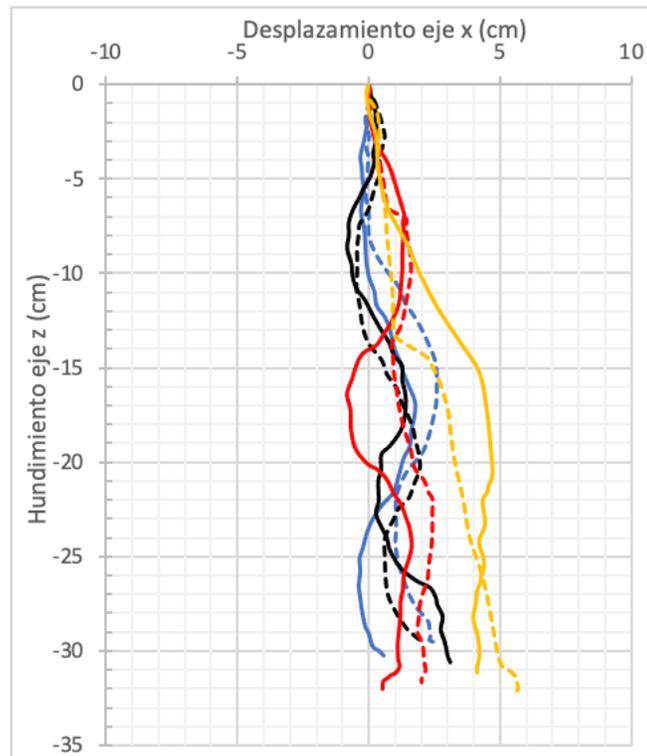


Figura 21. Trayectorias de hundimiento. El color corresponde a la Pi de la trayectoria: distal (negro), proximal (azul), transversal (amarillo), longitudinal (rojo).

6.3. Velocidad y tiempo de hundimiento

6.3.1. Velocidad Observada

Teniendo en cuenta los experimentos realizados, la velocidad de hundimiento promedio (\bar{V}_s) fue de 18.85 cm s^{-1} , siendo la especie *F. profunda* la que presentó la menor velocidad

(11.12 cm s⁻¹) y el género *Helicosphaera* con la mayor velocidad (31.97 cm s⁻¹). En general el rango de velocidades presentadas por los prototipos de las diferentes especies fue muy amplio.

Para *G. oceánica* la velocidad promedio observada fue de 18.84 cm s⁻¹, con una velocidad máxima y mínima en la posición inicial longitudinal, mientras que *G. ericsonii* presento sus velocidades máximas y mínimas en las posiciones longitudinal y distal respectivamente, para ambas especies las velocidades de hundimiento máximas y mínimas son muy semejantes con aproximadamente una diferencia de 1 cm s⁻¹ entre ellas. *E. huxleyi* presento rangos de velocidad entre los 14 y 23 cm s⁻¹, con las velocidades más altas para el Morfotipo B. Las velocidades máximas se observaron en la posición inicial transversal para el morfotipo A y en la posición radial para el morfotipo B, mientras que las velocidades mínimas se observaron en la posición distal para ambos prototipos. *F. profunda* presento un rango de velocidad de 19.03 y 11.12 cm s⁻¹ con las posiciones iniciales longitudinal y distal respectivamente. El género *Umbilicosphaera* presento un rango de velocidades promedio de 17.58 a 19.78 cm s⁻¹, las velocidades máximas fueron observadas en la posición inicial radial para las especies *U. anulus*, *U. foliosa* y *U. sibogae*, mientras que para la velocidad máxima se obtuvo en la posición inicial transversal *U. hulburtiana*. El prototipo de *Helicosphaera* presento el valor máximo de velocidad de todas las pruebas con la posición inicial transversal.

Tabla 2. Velocidades máximas, mínimas y promedio observadas de los experimentos. Tiempo mostrado en segundos (s) y velocidad en cm/s.

Especies	\bar{V} (cm/s)	V_{max} (cm/s)	V_{min} (cm/s)
<i>Gephyrocapsa oceánica</i>	18.84	22.90	16.74
<i>Gephyrocapsa ericsonii</i>	20.39	23.38	17.49
<i>Emiliania huxleyi</i> Morfotipo A	17.28	19.82	14.64
<i>Emiliania huxleyi</i>	19.88	22.69	16.76

Morfotipo B			
<i>Florisphaera profunda</i>	14.69	19.03	11.12
<i>Umbilicosphaera anulus</i>	18.88	23.28	17.63
<i>Umbilicosphaera foliosa</i>	19.78	24.33	18.02
<i>Umbilicosphaera hulburtiana</i>	18.44	21.79	16.44
<i>Umbilicosphaera sibogae</i>	17.58	19.64	16.73
<i>Helicosphaera</i>	22.76	31.97	18.44
Promedio	18.85	22.88	16.40

6.3.2. Velocidad Calculada

De acuerdo con las velocidades calculadas para las diferentes especies considerándolas partículas esféricas y partículas irregulares, se observaron grandes diferencias. Las velocidades obtenidas para esferas equivalentes presentaron cerca del doble del valor de las velocidades para partículas irregulares. La velocidad máxima se obtuvo con las especies de *H. carteri* y *H. wallichii*, con $25.55 \mu\text{m s}^{-1}$ para esferas equivalentes y de $11.96 \mu\text{m s}^{-1}$ para la ecuación propuesta por Padisák et al. (2003) para partículas irregulares, mientras que la velocidad mínima fue obtenida con la especie *G. ericsonii*, $1.13 \mu\text{m s}^{-1}$ para esferas equivalentes y de $0.47 \mu\text{m s}^{-1}$ para la ecuación propuesta por Padisák et al. (2003) para partículas irregulares.

Tabla 3. Velocidades de hundimiento obtenidas a partir de las ecuaciones de Stokes (para esferas equivalentes) y Padisák et al. (2003).

	Especies	Longitud cocolito (μm)	V_{Stokes} ($\mu\text{m s}^{-1}$)	$V_{Padisák}$ ($\mu\text{m s}^{-1}$)	Φ
a.	<i>Gephyrocapsa oceánica</i>	4.75	6.39	2.47	2.38
b.	<i>Gephyrocapsa ericsonii</i>	2	1.13	0.47	2.20
c.	<i>Emiliana huxleyi</i> Morfotipo A	3.25	2.99	1.06	2.59
d.	<i>Emiliana huxleyi</i> Morfotipo B	4	4.53	1.85	2.25
e.	<i>Emiliana huxleyi</i> Morfotipo C	2.5	1.77	0.72	2.25
f.	<i>Florisphaera profunda</i> Var. <i>Profunda</i>	2.25	1.43	0.43	3.05
g.	<i>Florisphaera profunda</i> Var. <i>Elongata</i>	4.5	5.73	1.73	3.05
h.	<i>Umbilicosphaera anulus</i>	4.5	5.73	2.23	2.37
i.	<i>Umbilicosphaera foliosa</i>	5.5	8.56	3.48	2.26
j.	<i>Umbilicosphaera hulburtiana</i>	5	7.08	2.68	2.43
k.	<i>Umbilicosphaera sibogae</i>	4.5	5.73	2.07	2.55
l.	<i>Helicosphaera carteri</i>	9.5	25.55	11.96	1.97
m.	<i>Helicosphaera pavementum</i>	4.5	5.73	2.68	1.97
n.	<i>Helicosphaera wallichii</i>	9.5	25.55	11.96	1.97
	Promedio	4.73	7.71	3.27	2.38

6.4. Distribución de las partículas

La distribución de las partículas fue estimada considerando una posición inicial en los primeros 50 m de profundidad en la columna de agua. Dentro de la capa de mezcla la distribución fue determinada por las fluctuaciones de las velocidades de difusión de calor como criterio para estimar su hundimiento. Los perfiles de temperatura revelaron que el calor inducido por la radiación solar en superficie tarda alrededor de seis meses en alcanzar una profundidad de 100 m. Bajo el supuesto de que los cocolitos están suspendidos y sujetos a movimientos turbulentos, el hundimiento de los cocolitos se basó en el mismo criterio de los perfiles de temperatura. En general, se observó que las partículas alcanzaban el límite inferior de la capa de mezcla (CM) en un periodo de nueve meses aproximadamente. Se encontró que ambos tipos de partículas (esféricas: partículas estimadas mediante la ley de Stokes, irregulares: partículas estimadas mediante la ecuación propuesta por Padisák et al., 2003) tenían una distribución espacial homogénea similar dentro de la capa de mezcla. Una vez sobrepasado la CM, las partículas quedaron sujetas a un transporte por flujo laminar donde la velocidad de hundimiento de la partícula es descrita por la ley de Stokes para cuerpos esféricos y la ecuación de Padisák para cuerpos irregulares.

Dentro de la capa turbulenta la distribución de las partículas regulares e irregulares, presento un comportamiento similar (fig. 22). Después de un tiempo transcurrido igual a un mes ($T = 1$) algunas de las partículas alcanzaron a desplazarse aproximadamente de 5 a 10 m de la posición inicial para las tres velocidades propuestas, siendo a la velocidad de $11.44 \mu\text{m s}^{-1}$ donde las partículas lograron alcanzar una mayor profundidad (60 m). Considerando un tiempo transcurrido de seis meses el desplazamiento observado para las partículas fue de alrededor de 40 m, las profundidades máximas alcanzadas para las velocidades de 6.09 y $4.78 \mu\text{m s}^{-1}$ fueron de 80 m, aproximadamente mientras que para la velocidad de $11.44 \mu\text{m s}^{-1}$ la profundidad alcanzada fue de alrededor de 100 m. Se observó que la distribución de las partículas a lo largo de la columna de agua aún conserva la forma de la posición inicial,

las 500 partículas se encuentran dentro de un rango de profundidad de aproximadamente 40 m, reduciendo el espacio de su distribución conforme aumenta el tiempo y la profundidad.

Por debajo de la capa de mezcla, donde se considera que el transporte se realiza mediante un flujo laminar, la distribución de las partículas presenta comportamientos heterogéneos. Teniendo en consideración el tamaño y la forma de cada especie seleccionada, la profundidad máxima alcanzada varió considerablemente, de igual manera se observó una gran diferencia entre las partículas esféricas e irregulares. Con un tiempo transcurrido de $T = 12$ meses una parte de las 500 partículas logró pasar la capa de mezcla, para $v = 6.09 \mu\text{m s}^{-1}$ un total de 217 partículas lograron sobrepasar la capa de mezcla, para $v = 4.78 \mu\text{m s}^{-1}$ fueron de 150 partículas, mientras que para $v = 11.44 \mu\text{m s}^{-1}$ todas las partículas (500 partículas) cruzaron la capa de mezcla.

Dado que la velocidad de cada una de las especies fue diferente, la distribución a lo largo de la columna de agua presentó comportamientos diferentes; sin embargo, se puede observar cierta similitud entre aquellas partículas que presentan un tamaño cercano. Para las partículas con un tamaño de 2 a $2.5 \mu\text{m}$: *G. ericsonii*, *E. huxleyi* Morfotipo C y *F. profunda* Var. Profunda, la profundidad máxima alcanzada para partículas regulares (Fig. 23) fue de 163 m, 198 m y 180 m respectivamente, mientras que la profundidad máxima para estas especies considerando su forma (partículas irregulares, Fig. 24) fue de 125 m, 140 m y 123 m respectivamente. La distribución observada a lo largo de la columna de agua para las partículas regulares se caracteriza por abarcar un área aproximada de 150 m entre las profundidades de 50 m a 200 m. Mientras que para las partículas irregulares el área de distribución es de aproximadamente 70 m entre las profundidades de 70 a 140 m.

Para partículas de 3 a $4 \mu\text{m}$: *E. huxleyi* Morfotipo A y Morfotipo B, la profundidad máxima alcanzada para partículas regulares (Fig. 23) fue de 266 m y 351 m respectivamente, mientras que la profundidad máxima para partículas irregulares (Fig. 24) fue de 159 m y 202

m respectivamente. De igual manera que para las partículas de menor tamaño, se observó que la distribución a lo largo de la columna de agua para las partículas regulares se caracteriza por abarcar un área mayor que para partículas irregulares. El área de distribución para partículas regulares fue de aproximada de 200 y 300 m entre las profundidades de 50 a 200 m y 50 a 300 m para *E. huxleyi* Morfotipo A y *E. huxleyi* Morfotipo B respectivamente. Mientras que para las partículas irregulares el área de distribución fue de aproximadamente 80 m y 130 m entre las profundidades de 70 a 150 m y 70 y 200 m.

Para partículas de tamaño 4.5 y 4.75 μm (*G. oceánica*, *F. profunda* Var. *Elongata*, *U. anulus*, *U. sibogae* y *H. pavementum*), la profundidad máxima alcanzada para partículas regulares (Fig. 23) fue de 452 m para la especie de *G. oceánica*, dado que la profundidad máxima de la zona es de 450 m podemos considerar que estas partículas han llegado al fondo marino y se han depositado en los sedimentos, mientras que para *F. profunda* Var. *Elongata*, *U. anulus*, *U. sibogae* y *H. pavementum* las profundidades máximas fueron de 417 m para las 4 especies. Mientras que la profundidad máxima para partículas irregulares (Fig. 24) fue de 236 m, 196 m, 222 m, 215 m y 247 m respectivamente, esta diferencia observada entre las partículas de igual tamaño es debido a su forma característica de cada especie y a su factor de resistencia particular. El área de distribución para partículas regulares fue de aproximada de 400 m entre las profundidades de 50 m a 400 m y 450 m, dando como resultado una distribución de partículas en toda la columna de agua. Mientras que para las partículas irregulares el área de distribución es de aproximadamente 150 m y 200 m entre las profundidades de 70 a 200 m y 70 y 250 m.

Para partículas de tamaño 5 y 5.5 μm : *U. foliosa* y *U. hulburtiana*, la profundidad máxima alcanzada para partículas regulares (Fig. 23) fue de 450 m para ambas especies, por lo que estas partículas han llegado al fondo marino y se han depositado en los sedimentos. Mientras que la profundidad máxima para partículas irregulares (Fig. 24) fue de 292 m y 248 m respectivamente. El área de distribución para partículas regulares fue de aproximadamente 400 m entre las profundidades de 50 m a 450 m, dando como resultado

una distribución de partículas en toda la columna de agua. Mientras que para las partículas irregulares el área de distribución es de aproximadamente 250 m y 200 m entre las profundidades de 70 a 300 m y 70 y 250 m.

Para las partículas de mayor tamaño $9.5 \mu\text{m}$: *H. carteri* y *H. wallichii*, la profundidad máxima alcanzada para partículas regulares e irregulares fue de 450 m, teniendo ambas partículas y ambas especies que llegan al fondo marino y se depositan en los sedimentos. La diferencia entre las partículas regulares e irregulares consiste en el número de partículas que llega al fondo, teniendo un total de 158 partículas para los cuerpos regulares y de 95 partículas para los cuerpos irregulares. De igual manera el área de distribución para ambos tipos de partículas presento un comportamiento similar de 400 m entre las profundidades de 50 a 450 m, dando como resultado una distribución de partículas en toda la columna de agua.

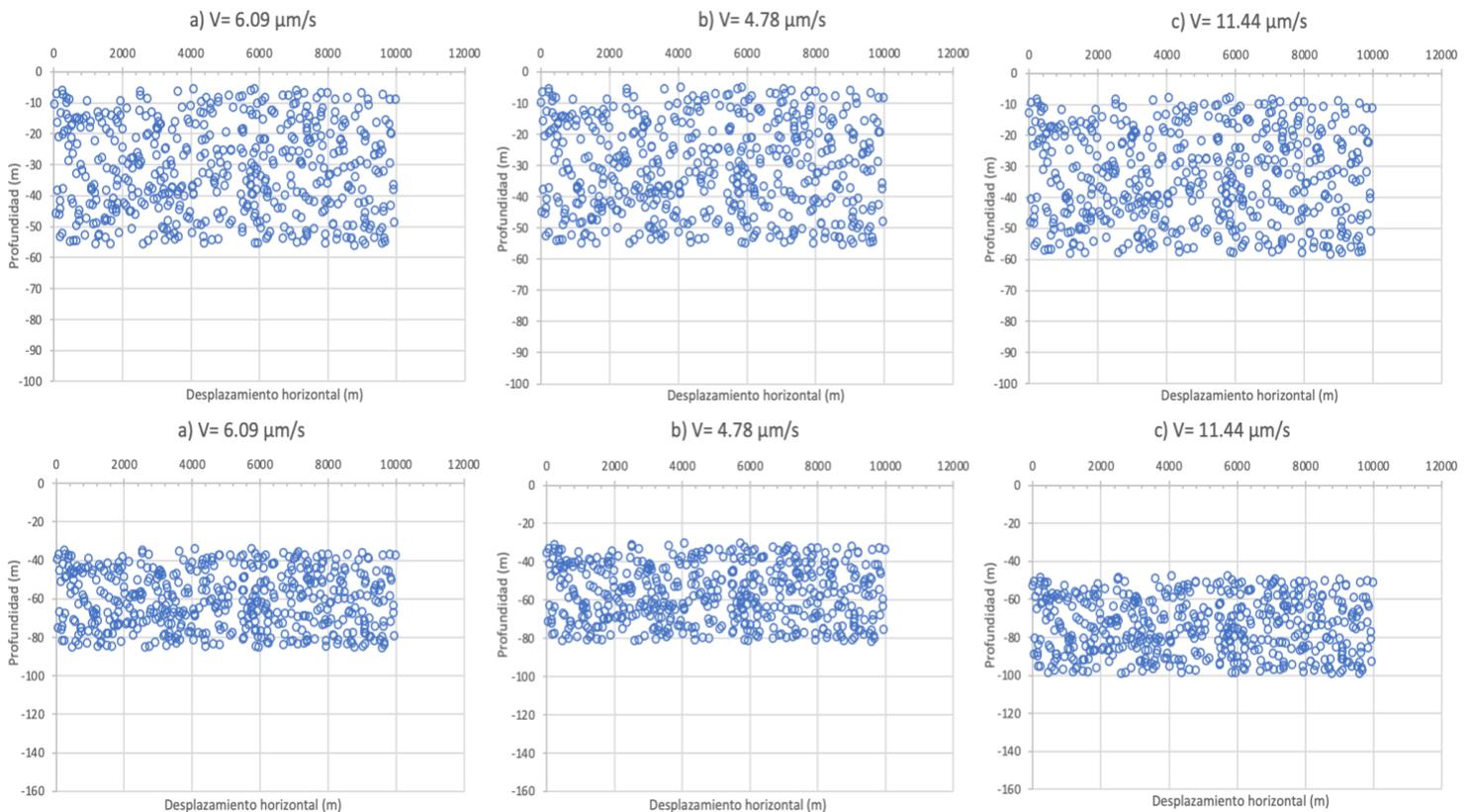


Figura 22. Distribución espacial de hundimiento de las partículas esféricas e irregulares dentro de la capa de mezcla obtenida mediante el modelo numérico en $T = 1$ mes (graficas superiores) y $T = 6$ meses (graficas inferiores), para las velocidades de $6.09 \mu\text{m s}^{-1}$, $4.78 \mu\text{m s}^{-1}$ y $11.44 \mu\text{m s}^{-1}$.

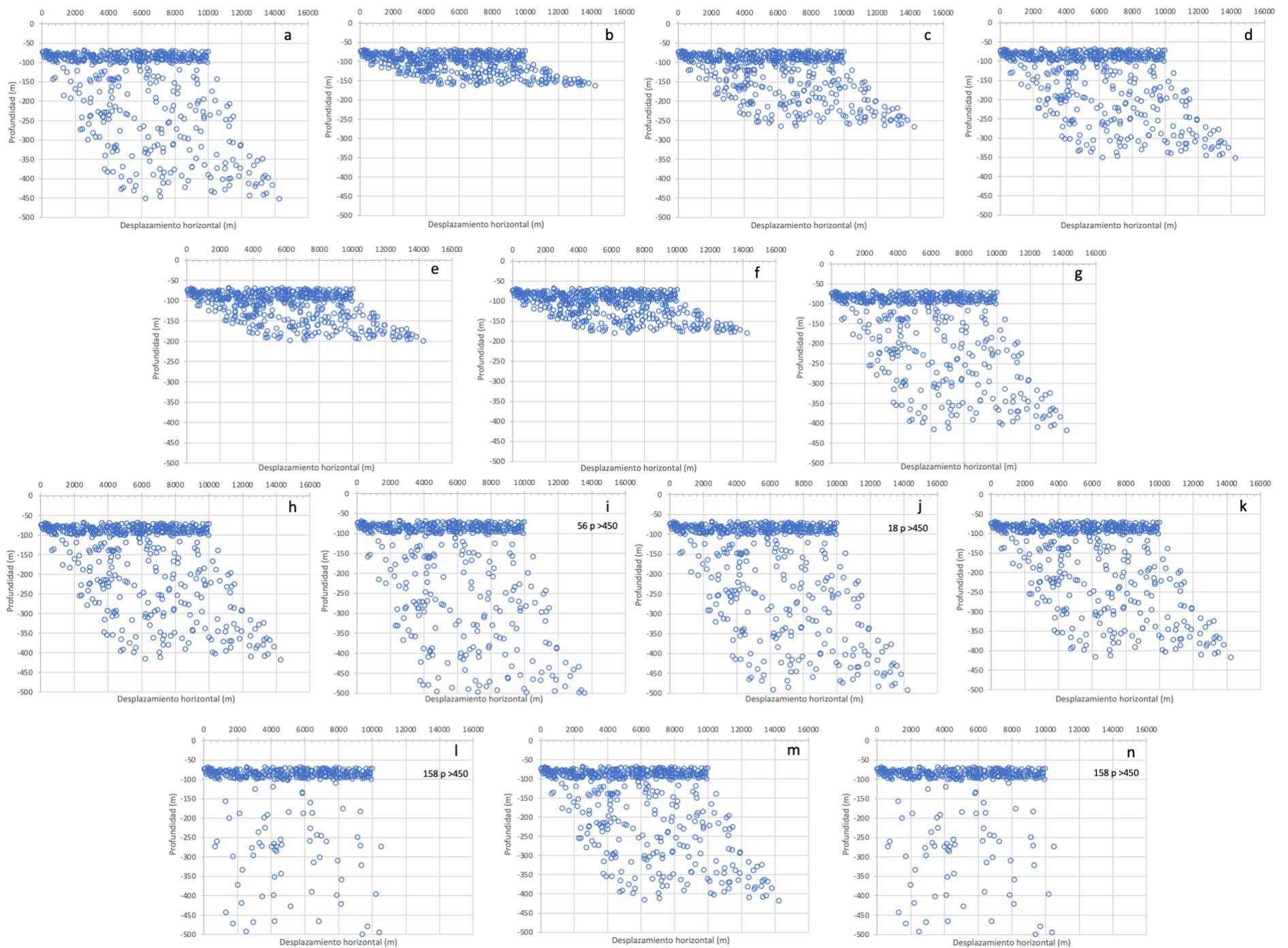


Figura 23. Distribución de hundimiento de las partículas esféricas en $T = 12$ meses, a) *G. oceánica* $v = 6.39 \mu\text{m s}^{-1}$, b) *G. ericsonii* $v = 1.13 \mu\text{m s}^{-1}$, c) *E. huxleyi* Morfotipo A $v = 2.99 \mu\text{m s}^{-1}$, d) *E. huxleyi* Morfotipo B $v = 4.53 \mu\text{m s}^{-1}$, e) *E. huxleyi* Morfotipo C $v = 1.77 \mu\text{m s}^{-1}$, f) *F. profunda* Var. Profunda $v = 1.43 \mu\text{m s}^{-1}$, g) *F. profunda* Var. Elongata $v = 5.73 \mu\text{m s}^{-1}$, h) *U. anulus* $v = 5.73 \mu\text{m s}^{-1}$, i) *U. foliosa* $v = 8.56 \mu\text{m s}^{-1}$, j) *U. hurburtiana* $v = 7.08 \mu\text{m s}^{-1}$, k) *U. sibogae* $v = 5.73 \mu\text{m s}^{-1}$, l) *H. carteri* $v = 25.55 \mu\text{m s}^{-1}$, m) *H. pavimentum* $v = 5.73 \mu\text{m s}^{-1}$, n) *H. wallichii* $v = 25.55 \mu\text{m s}^{-1}$.

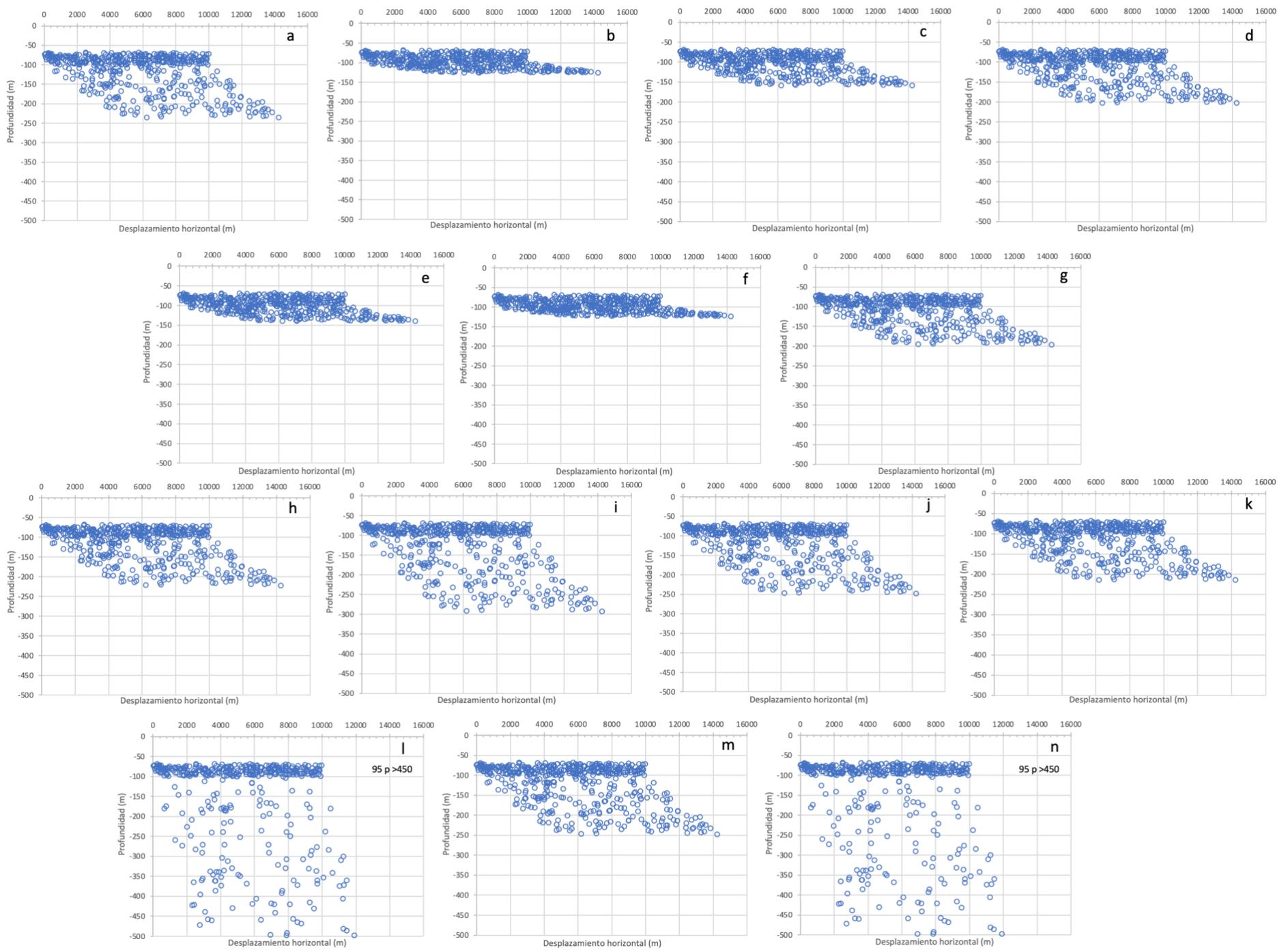


Figura 24. Distribución de hundimiento de las partículas irregulares en $T = 12$ meses a) *G. oceánica* $v = 2.47 \mu\text{m s}^{-1}$, b) *G. ericsonii* $v = 0.47 \mu\text{m/s}$, $\mu\text{m s}^{-1}$, c) *E. huxleyi* Morfotipo A $v = 1.06 \mu\text{m s}^{-1}$, d) *E. huxleyi* Morfotipo B $v = 1.85 \mu\text{m s}^{-1}$, e) *E. huxleyi* Morfotipo C $v = 0.72 \mu\text{m s}^{-1}$, f) *F. profunda* Var. Profunda $v = 0.43 \mu\text{m s}^{-1}$, g) *F. profunda* Var. Elongata $v = 1.73 \mu\text{m s}^{-1}$, h) *U. anulus* $v = 2.23 \mu\text{m s}^{-1}$, i) *U. foliosa* $v = 3.48 \mu\text{m s}^{-1}$, j) *U. hulbertiana* $v = 2.68 \mu\text{m s}^{-1}$, k) *U. sibogae* $v = 2.07 \mu\text{m s}^{-1}$, l) *H. carteri* $v = 11.96 \mu\text{m s}^{-1}$, m) *H. pavimentum* $v = 2.68 \mu\text{m s}^{-1}$, n) *H. wallichii* $v = 11.96 \mu\text{m s}^{-1}$.

7. Discusión

Los cocolitos presentan una amplia diversidad de tamaños y formas en el medio ambiente, esta diversidad es de gran importancia ya que interviene en los procesos de suspensión a lo largo de la columna de agua y en la sedimentación una vez que logran llegar al fondo marino. Con base en los resultados obtenidos se ha identificado que la diferencia de tamaño y forma generan variaciones en las velocidades y trayectorias de hundimiento y en la distribución a lo largo de la columna de agua.

7.1. Caracterización de hundimiento

Con el fin de identificar el comportamiento del desplazamiento de las partículas y su relación con la morfología de las diferentes especies seleccionadas de la Bahía de La Paz (BLP), los experimentos realizados fueron llevados a cabo despreciando el factor de tamaño de cada una de las partículas, y centrando el estudio en las características particulares de cada especie.

En general las trayectorias de hundimiento descritas por las diferentes morfologías seleccionadas presentaron movimientos heterogéneos para todas las especies, los desplazamientos presentaron rangos de movilidad y movimientos muy diferentes. Los rangos de movimiento máximos fueron entre 10 y 15 cm en la horizontal y los mínimos aproximadamente de 1 cm. En su mayoría las diferentes especies presentaron poco desplazamiento horizontal, contrastando con el desplazamiento observado de *F. profunda* con movimientos erráticos y con la mayor distancia recorrida en la horizontal. Contrastando con *G. ericsonii*, *E. huxleyi* Morfotipo B y *U. anulus* donde sus desplazamientos fueron conformados por movimientos uniformes y directos, estas tres especies presentaron los menores desplazamientos en la horizontal.

Algunos autores mencionan que la variación de la forma incluso la inclinación, genera una diferencia considerable en la velocidad de hundimiento. La modificación de una forma básica esférica, ya sea como cilindros, placas u otras formas más complejas, generan una disminución de 2 a 5 veces la velocidad de hundimiento en relación a una esfera equivalente (McNown y Malaika, 1950; Reynolds, 1984).

A partir de resultados experimentales se observó que la especie *G. ericsonii* presentó trayectorias con menor desplazamiento en la horizontal en comparación con *G. oceanica*; dicho desplazamiento por parte de *G. ericsonii* se encuentra relacionado a que alcanza la posición de mayor estabilidad a menor distancia del punto de origen. Teniendo en consideración el tamaño del escudo distal de ambas especies, es posible explicar el desplazamiento de *G. oceanica*, siendo la especie que presenta escudos con bordes ligeramente mayores en comparación a *G. ericsonii*, lo que se traduce en una mayor superficie y por lo tanto una mayor resistencia.

Las trayectorias más cerca a su origen horizontal (Pi proximal) para ambas especies mostraron los menores desplazamientos en el eje x y fueron las más cercanas al eje de origen (0 cm). Contrario a lo esperado por parte de la Pi distal (las más alejadas a su origen horizontal), siendo la segunda posición con mayor desplazamiento en el eje x , se observó una mayor inclinación en los extremos de la partícula, produciendo cambios en la dirección de desplazamiento de la partícula a lo largo de la trayectoria de hundimiento.

En la naturaleza las partículas en hundimiento presentan diversas posiciones iniciales a lo largo del recorrido, si estas posiciones producen un efecto hidrodinámico en el movimiento de la partícula las restricciones del medio se verán reducidas, traducándose esto a un incremento de la velocidad, por el contrario si la posición inicial contribuye al incremento de la resistencia del medio el resultado será el decremento de la velocidad de hundimiento, de tal manera que la variación en la velocidad dependerá de la resistencia del cuerpo de la partícula hacia el medio. Padišák et al. (2003) observaron que la posición inicial afectaba la

velocidad de hundimiento de la partícula. A partir de experimentos realizados observaron que los cuerpos cilíndricos mantenían una posición de hundimiento única durante toda la trayectoria. Aquellos con una Pi horizontal se hundieron más lentamente que los de Pi transversal; así mismo, determinaron que la Pi vertical presentó el hundimiento de mayor rapidez.

Para el género *Gephyrocapsa* se observó en los primeros 15 cm que las Pi transversal y longitudinal se mantuvieron cerca del punto (eje) de origen en la trayectoria de hundimiento, alcanzando su posición de mayor estabilidad a los 15 cm de profundidad; sin embargo, esta posición no permaneció constante a lo largo de la columna de agua, *G. oceanica* presentó mayor número de cambios de dirección del desplazamiento en el eje x principalmente en la Pi longitudinal, se observó que estos cambios se dieron en dirección del eje mayor de la partícula.

Las principales diferencias en las trayectorias de hundimiento de los morfotipos de la especie *E. huxleyi* se encuentran estrechamente relacionadas a la morfología de ambas partículas; el morfotipo A se caracteriza por presentar una forma elipsoidal (en su área superficial mayor) con un eje mayor y bordes con estructuras más gruesas, dando como resultado un mayor desplazamiento en la horizontal y un mayor número de cambios en la dirección; mientras que el morfotipo B, que presenta una forma circular (en su área superficial mayor) más regular y estructuras más delgadas que forman los bordes de los escudos, produciendo posiciones iniciales de mayor estabilidad, se caracteriza con poco desplazamiento en el eje x y trayectorias más uniformes, contrastando con los desplazamientos del morfotipo A.

Para el morfotipo A se observó un comportamiento similar al del género *Gephyrocapsa* en las Pi transversal y longitudinal; permaneciendo las Pi hasta la mitad de la columna de agua y cambiando de dirección y orientación alrededor de los 15 cm de profundidad. Mientras que las Pi proximal y distal presentaron tres cambios de dirección bien marcados a 5 y 15

cm de profundidad y otro entre los 20 y 25 cm, para el morfotipo A, mientras que en el morfotipo B se observó cuatro cambios ligeros de dirección a 5, 10, 20 y 25 cm de profundidad en la Pi proximal y dos cambios a 7 y 15 cm en la Pi radial.

El desplazamiento mostrado por la especie *U. anulus* presento las trayectorias más uniformes del genero *Umbilicosphaera*, dicho comportamiento se encuentra asociado principalmente a la reducida área superficial de esta especie, ya que se caracteriza por presentar una abertura y bordes delgados en el escudo del cocolito (partícula), traducido en una menor resistencia; contrario a lo esperado por la especie *U. sibogae*, que presenta una morfología similar a *U. anulus*, que mostro trayectorias sinusoidales con un incremento en el desplazamiento en el eje x a mayor profundidad, este comportamiento se encuentra relacionado a la diferencia entre los bordes proximal y distal del escudo que caracteriza a esta especie.

Para este género se observaron varios cambios de dirección a lo largo de las trayectorias de hundimiento descritas para cada especie, exceptuando la especie *U. anulus*; para las especies *U. foliosa* y *U. hulburtiana* sobresalen las trayectorias heterogéneas con un gran número de cambios de dirección a lo largo de la columna de agua y ningún patrón definido, este comportamiento puede ser el resultado de los bordes del escudo de estas especie, ya que en comparación con *U. anulus* y *U. sibogae* presentan bordes más amplios y aberturas centrales más angostas. Entre las *U. foliosa* y *U. hulburtiana* se observó una ligera diferencia en las distancias recorridas en la dirección del eje de las x (dirección horizontal), siendo la especie *U. hulburtiana* la que mostro mayores desplazamientos, producto de la forma elipsoidal (en su área superficial mayor).

Para el género de *Helicosphaera* las trayectorias de hundimiento fueron semejantes a las observadas por las especies *G. oceanica* y *U. hulburtiana*, con trayectorias sinusoidales y varios cambios de dirección a lo largo de la columna de agua en la mayoría de sus Pi, a excepción de la Pi distal la cual presenta las trayectorias más uniformes para esta partícula.

Una de las características de este género es el borde que sobresale en el escudo distal, lo que la hace tener mayor resistencia en uno de los lados de la partícula y es más propensa al cambio de dirección causado por este borde.

En un estudio realizado con organismos con formas cilíndricas, se reportó una menor resistencia en cuerpos con forma de bastones, lo que se traduce en un aumento en la velocidad de hundimiento; mientras que las formas en espiral mostraron que el enrollamiento aumenta sustancialmente la resistencia (Padisák et al., 2003). Así mismo, la velocidad y trayectoria específica de cada partícula radica en la superficie en contacto con el medio. De manera que aquellas partículas en donde su superficie de contacto es menor, la resistencia presentada hacia el medio es menor, dando como resultado una velocidad mayor, un tiempo de hundimiento menor y una trayectoria más uniforme. McNown y Malaika (1950) y Dietrich (1982), establecen que las partículas tendrán mayor estabilidad si el área máxima proyectada se encuentra en la misma dirección de la caída y, que la estabilidad de las partículas con formas ligeramente asimétricas varía a través de la dirección del movimiento, contrastando con las partículas simétricas que presentan una posición estable con su proyección máxima en dirección al hundimiento.

F. profunda fue la especie con los mayores desplazamientos en el eje x y las trayectorias más heterogéneas en comparación con las otras especies; presenta grandes cambios de dirección generados en su mayoría por la parte más ancha de su eje mayor, debido a su morfología las trayectorias presentan un patrón zigzagueante.

Dietrich (1982), argumenta que una curvatura en el borde del área máxima proyectada induce una separación del flujo y aumenta el coeficiente de arrastre en una partícula en sedimentación, por lo que reduce la velocidad para un mismo diámetro. De manera que a partir de la forma de la partícula puede llegar a inducirse una inestabilidad en el hundimiento, provocando una disminución de la velocidad vertical de sedimentación producto de la rotación u oscilación de la partícula.

7.2. Velocidad y tiempo de hundimiento

7.2.1. Velocidades observadas

En la mayoría de los trabajos en donde se estima velocidades de hundimiento de partículas se asume que los cuerpos presentan formas esféricas; sin embargo, en el medio natural esta suposición no se cumple, ya que existe una gran diversidad de formas en las partículas que son transportadas. Para poder identificar el efecto que tiene el factor de la forma de cada partícula y la diferencia existente entre un cuerpo esférico, se realizaron pruebas considerando y despreciando el tamaño de cada partícula.

Asumiendo que todas las partículas presentan tamaños semejantes, obtuvimos rangos de velocidades de hundimiento muy variado. Observamos que las velocidades obtenidas del género *Helicosphaera* presentan los valores más altos contrastando con lo esperado, ya que esta especie presenta un tamaño mayor en uno de los bordes del escudo en comparación con los otros bordes y con otras especies empleadas en este trabajo, lo que nos llevó a pensar en un principio que podría generar una de las velocidades más bajas, por lo que tardaría más tiempo en llegar al final de la columna de agua.

Las especies que presentaron mayor velocidad de hundimiento fueron aquellas con bordes delgados en sus escudos (*G. ericsonii* y *E. huxleyi* morfotipo B) exceptuando a *U. foliosa* quien presenta una de las tres mayores velocidades; mientras que las velocidades más bajas obtenidas fueron para *F. profunda* la cual se caracterizó por los desplazamientos más grandes en el eje x , seguida por *E. huxleyi* morfotipo A y *U. sibogae*.

Para el género *Umblicosphaera* se observaron distintas velocidades; considerando las características morfológicas similares de *U. anulus* y *U. sibogae* quienes presentan bordes

delgados y aperturas centrales ligeramente mayores, encontrando diferencias en las velocidades obtenidas de 18.88 y 17.58 cm s⁻¹ respectivamente.

7.2.2. Velocidades calculada

Considerando el factor de tamaño, característico de cada una de las especies seleccionadas y que tiene una fuerte influencia en la velocidad y tiempo de hundimiento, y al mismo tiempo teniendo en cuenta la diferencia de forma de cada especie (partículas irregulares), se compararon dichas partículas con una esfera de volumen y densidad equivalentes; y se observó que existe una diferencia mayor al doble entre las velocidades obtenidas en la mayoría de las especies, siendo mayor la velocidad de las esferas equivalentes (partículas regulares), incluso en algunos casos superando tres veces la velocidad de las partículas irregulares.

De acuerdo con algunos autores (Eppley et al., 1967; Young, 1994; Padisák et al., 2003) la velocidad de hundimiento está relacionada con el tamaño de la partícula principalmente; sin embargo, McNown y Malaika (1950) mencionan que la esfericidad, la circularidad y la redondez son parámetros significativos que tienen un efecto en la velocidad, de manera que están relacionados con las fuerzas que intervienen en el movimiento de la partícula.

A partir de la ley de Stokes y de la ecuación propuesta por Padisák et al. (2003), se observó un incremento en la velocidad de hundimiento de ambas partículas con relación al aumento del diámetro. Las diferencias de velocidades entre las especies fueron determinadas por los tamaños de cada una, aquellas especies de mayor tamaño presentaron las velocidades más grandes en ambas partículas irregulares y esféricas. Esto se puede ver claramente en la familia de *Helicosphaera* donde las especies *H. carteri* y *H. wallichii* con tamaños de 9.5 µm presentaron las velocidades más grandes (partícula esférica 25.55 µm s⁻¹ y partícula irregular 11.96 µm s⁻¹) mientras que *H. pavementum* con tamaño de 4.5 µm presento una velocidad mucho menor (partícula esférica 5.73 µm s⁻¹ y partícula irregular 2.68 µm s⁻¹). Sin

embargo, para aquellas partículas de tamaños cercanos o iguales, pero morfologías distintas las velocidades obtenidas entre ellas muestran diferencias entre las velocidades obtenidas a partir de la ley de Stokes y la ecuación de Padisák et al. (2003), tal es el caso de las especies *F. profunda* Var. *Elongata*, *U. anulus*, *U. sibogae* y *U. pavimentum*, donde el tamaño de estas partículas es de $4.5 \mu\text{m}$ y la velocidad para la ley de Stokes fue de $5.73 \mu\text{m s}^{-1}$ para las cuatro especies, mientras que la velocidad obtenidas con la ecuacion de Padisák et al. (2003) fue de $1.73 \mu\text{m s}^{-1}$, $2.23 \mu\text{m s}^{-1}$, $2.07 \mu\text{m s}^{-1}$ y $2.68 \mu\text{m s}^{-1}$, respectivamente. Es claro que existe una diferencia en la velocidad relacionada a la morfología, esta diferencia puede ser explicada por la resistencia que genera cada partícula. Zhang et al. (2018) reportaron un comportamiento similar, con la especie de *H. carteri* quien presento velocidades menores en comparación a un grupo de cocolitos de tamaños más pequeños, esta velocidad puede explicarse por la estructura única del cocolito, donde el borde ancho de *H. carteri* puede aumentar significativamente la fuerza de arrastre.

En un estudio realizado (Bach et al., 2012) donde se consideró una variación en la densidad de las partículas, producto de una calcificación o descalcificación presente en la célula, se reportaron para las especies de *G. oceánica* con tamaños de $8.04 \mu\text{m}$ (1.21 g cm^{-3}) y $5.39 \mu\text{m}$ (1.07 g cm^{-3}) velocidades de $6.18 \mu\text{m s}^{-1}$ y $0.61 \mu\text{m s}^{-1}$ respectivamente, mientras que para *E. huxleyi* con tamaños de $6.41 \mu\text{m}$ (1.23 g cm^{-3}), $7.12 \mu\text{m}$ (1.16 g cm^{-3}) y $3.62 \mu\text{m}$ (1.09 g cm^{-3}) velocidades de $4.37 \mu\text{m s}^{-1}$, $3.48 \mu\text{m s}^{-1}$ y $0.39 \mu\text{m s}^{-1}$. Considerando el tamaño reportado por los autores podemos inferir que las velocidades calculadas corresponden a una cocofera para los mayores tamaños de ambas especies. Comparando nuestros resultados podemos observar una diferencia considerablemente grande para aquellas partículas con tamaños semejantes, *G. oceánica* ($4.75 \mu\text{m}$, $V = 6.39 \mu\text{m s}^{-1}$) y *E. huxleyi* ($3.25 \mu\text{m}$, $V = 2.99 \mu\text{m s}^{-1}$), dicha diferencia podemos considerar que se debe en parte al tamaño, pero en su mayoría a la diferencia de densidad presentes en ambas partículas. Incluso estimando la velocidad de hundimiento tomando en cuenta las diferentes densidades y considerando un solo tamaño de la partícula, los resultados obtenidos muestran una clara diferencia (Tabla 4).

Tabla 4. Velocidades de hundimiento estimadas a partir de las densidades propuestas por Bach et al. (2012).

Especies	Longitud (μm)	V_{Stokes} ($\mu\text{m s}^{-1}$)	$\rho_{particula}$ (g cm^{-3})
<i>Gephyrocapsa oceánica</i>	4.75	6.39	1.55
<i>Gephyrocapsa oceánica</i> (Bach et al., 2012)	4.75	2.21	1.21
<i>Gephyrocapsa oceánica</i> (Bach et al., 2012)	4.75	0.49	1.07
<i>Emiliana huxleyi</i> Morfotipo A	3.25	2.99	1.55
<i>Emiliana huxleyi</i> (Bach et al., 2012)	3.25	1.15	1.23
<i>Emiliana huxleyi</i> (Bach et al., 2012)	3.25	0.75	1.16
<i>Emiliana huxleyi</i> (Bach et al., 2012)	3.25	0.35	1.09

Se observó que el factor de resistencia es el mismo para algunas de las especies, esto resultado de las similitudes morfológicas ya que en su mayoría dichas coincidencias corresponden a organismos (partículas) de la misma familia, en los casos donde este hecho no se cumple es debido a que presentan tamaños diferentes o debido al grosor de las partes que conforman el escudo (a la calcificación de los diferentes organismos).

Zhang et al. (2018) en un estudio realizado en un experimento a partir de métodos de sedimentación y gravedad reportaron velocidades de hundimiento semejantes a las calculadas a partir del factor de resistencia (Padisák et al., 2003) para las especies *Gephyrocapsa oceánica* y *Florisphaera profunda* (tabla 5). De igual manera compararon las velocidades obtenidas de manera experimental con velocidades terminales de esferas de

calcita calculadas por la ley de Stokes, donde observaron una diferencia en la velocidad de hundimiento promedio de los cocolitos de aproximadamente el 10% al 50%.

Tabla 5. Velocidades de hundimiento calculadas por *Zhang et al. (2018).

Especies	Longitud	V_{Stokes} ($\mu\text{m s}^{-1}$)	$V_{Padisák}$ ($\mu\text{m s}^{-1}$)	*Longitud	$*V_{Stokes}$ ($\mu\text{m s}^{-1}$)
	cocolito (μm)			cocolito (μm)	
<i>Gephyrocapsa oceánica</i>	4.75	6.39	2.47	4.18	3.25
<i>Emiliana huxleyi</i> Morfortipo A	3.25	2.99	1.06	2.5	2.36
<i>Florisphaera profunda</i> Var. <i>Profunda</i>	2.25	1.43	0.43	1.50 1.78	0.43 0.42
<i>Umbilicosphaera sibogae</i>	4.5	5.73	2.07	4.06	3.52
<i>Helicosphaera carteri</i>	9.5	25.55	11.96	8.93	7.05

En general Zhang et al. (2018), indicaron que las velocidades de hundimiento de los cocolitos aumentan con la longitud del escudo distal. Y que la diversidad en la morfología, en especial el área centrada (abierta o cerrada) produce una variación en la velocidad de hundimiento. Además de la forma de los cocolitos, la temperatura también es crucial para las separaciones de los cocolitos debido a la dependencia de las velocidades de descenso de la temperatura.

7.3. Distribución de las partículas

Procesos climáticos y físicos como cambios en los patrones de circulación inducidos por monzones, variaciones en las descargas de ríos, la estructura de la columna de agua, han sido considerados reguladores de los flujos de sedimentos en el mar (Aguirre, 2007; Durkin et al., 2015; Lange et al., 1994). Considerando una columna de agua en donde la mayoría

de los procesos físicos son despreciados, y únicamente se toma en cuenta la velocidad de hundimiento de la termoclina, los resultados obtenidos de la distribución de las partículas a lo largo de la columna de agua para las dos partículas descritas en este trabajo, mostraron comportamientos similares en la primera capa de la columna de agua, mientras que en la segunda capa de la columna las diferencias de hundimiento fueron evidentes y considerablemente grandes.

Si bien la morfología y el tamaño de los organismos son de los principales factores que intervienen en la velocidad de hundimiento existen otros parámetros relacionados al medio ambiente en donde se realiza el transporte que intervienen de forma significativa. Zhang et al. (2018) señalaron que una menor densidad y viscosidad producto de un incremento en la temperatura de 15 a 30 °C genera un incremento de aproximadamente 43% en la velocidad de hundimiento de las partículas.

Teniendo en cuenta la posición inicial planteada para caracterizar la distribución de las partículas a lo largo de la columna de agua, se observó en el transcurso de un mes para ambas partículas un hundimiento y una distribución muy semejante, con un hundimiento de aproximadamente 5 m y una distribución bastante homogénea con partículas aglomeradas en el área más profunda; con el transcurso del tiempo se observó que las partículas se hundían con un rango de cinco metros por mes (con una tasa de 5 m mes⁻¹) aproximadamente y sin ninguna modificación en la distribución.

Este comportamiento y las similitudes en la distribución por ambas partículas lo asociamos al tiempo que le toma a la termoclina y a los procesos que influyen en dicho hundimiento, si bien no son tomados en consideración propiamente, es importante recordar que están fuertemente ligados al desarrollo de la termoclina y su comportamiento. La turbulencia y la circulación secundaria dentro de la capa de mezcla conservan a las pequeñas partículas que conforman el fitoplancton en aguas superficiales durante más tiempo del que sugiere su lenta velocidad de hundimiento (Gardner et al. 1995). En un ambiente con las condiciones

dinámicas naturales de los primeros 100 m de profundidad las velocidades y distribución presentarían comportamientos más complejos, por lo que en esta zona de la columna de agua ni el tamaño ni la forma son factores que determinan realmente la velocidad de hundimiento de estas partículas.

Se ha estudiado en un gran número de trabajos la influencia de la turbulencia en la inhibición y el incremento de la sedimentación. Debido a la complejidad de la capa de mezcla (CM), es difícil indicar el efecto que produce sobre el transporte de las partículas suspendidas en esta capa, ya que factores como la estratificación o la mezcla generada por diferentes intensidades de viento generan cambios considerables (Delhez et al., 2010; Ghosal y Mandre, 2003; Huisman et al., 1999; Ross, 2006; Ryabov et al., 2010).

Les toma alrededor de nueve meses para la mayoría de las partículas alcanzar el límite inferior de la CM, una vez que las partículas han pasado el límite, la distribución y la velocidad para cada partícula (esférica e irregular) presenta grandes diferencias, ya que su comportamiento se debe principalmente a las diferencias de tamaño y forma. A un tiempo transcurrido de doce meses una parte del total de las partículas pasó el límite de CM, la llegada del número de partículas vario dependiendo de la “velocidad de difusión de calor” que caracteriza la CM.

Para la distribución de las partículas esféricas e irregulares por debajo de la CM, se observó que las partículas esféricas presentaban mayores profundidades, en comparación a las partículas irregulares, la diferencia observada entre el máximo hundimiento de ambas partículas vario dependiendo de la especie (tabla 6), el promedio para las partículas esféricas fue de 377 m mientras que para las partículas irregulares fue de 243 m. Sin embargo, en ambos casos se encontró que conservan una relación directamente proporcional entre el diámetro de la partícula y la velocidad de hundimiento y por lo tanto una mayor profundización, por lo que las especies como *H. carteri* y *H. wallichii* con tamaños de 9.5 μm logran llegar al límite inferior de la columna de agua a 450 m de profundidad para

ambas partículas, mientras que las especies de menor tamaño como *G. ericsonii*, *E. huxleyi* morfotipo C y *F. profunda* Var. *Profunda*, presentaron las menores distancias de hundimiento (la menor profundización) para partículas esféricas, con profundidades máximas de 163 m, 198 m y 179 m respectivamente, mientras que para partículas irregulares las profundidades máximas fueron de 125 m, 139 m y 123 m. Es importante resaltar para las especies de mayor tamaño, si bien ambas lograron llegar al fondo de la columna de agua existe una diferencia entre las partículas esféricas e irregulares en cuanto al número de partículas que alcanzaron dicha profundidad.

Tabla 6. Profundidades máximas de hundimiento de las partículas seleccionadas longitud de cocolito (l_c), partícula esférica (P_e), partícula irregular (P_i).

Especies	$l_c(\mu\text{m})$	P_e (m)	(m)	Diferencia (m)	Φ
<i>Gephyrocapsa oceánica</i>	4.75	452	236	216	2.38
<i>Gephyrocapsa ericsonii</i>	2	163	125	38	2.20
<i>Emiliana huxleyi</i> Morfotipo A	3.25	266	159	107	2.59
<i>Emiliana huxleyi</i> Morfotipo B	4	351	202	149	2.25
<i>Emiliana huxleyi</i> Morfotipo C	2.5	198	140	58	2.25
<i>Florisphaera profunda</i> Var. <i>Profunda</i>	2.25	180	123	57	3.05
<i>Florisphaera profunda</i> Var. <i>Elongata</i>	4.5	417	196	221	3.05
<i>Umbilicosphaera anulus</i>	4.5	417	222	195	2.37
<i>Umbilicosphaera foliosa</i>	5.5	450	292	158	2.26
<i>Umbilicosphaera hulburtiana</i>	5	450	248	202	2.43
<i>Umbilicosphaera sibogae</i>	4.5	417	215	202	2.55
<i>Helicosphaera carteri</i>	9.5	450	450	0	1.97
<i>Helicosphaera pavementum</i>	4.5	417	247	170	1.97
<i>Helicosphaera wallichii</i>	9.5	450	450	0	1.97
Promedio		377	243	134	

Las diferencias entre las partículas irregulares comparadas entre las diferentes especies seleccionadas se relacionan principalmente a la diferencia de tamaño; sin embargo, aquellas especies que presentaban tamaños iguales, pero morfologías diferentes se caracterizaron con diferentes profundidades máximas, tal es el caso de las especies *F. profunda* Var. *Elongata*, *U. anulus*, *U. sibogae* y *U. pavementum*, donde el tamaño de estas partículas es de 4.5 μm y la profundidad máxima alcanzada fue de 417 m para cuerpos esféricos para las cuatro especies y de 196 m, 122 m, 214 m y 247 m para cuerpos irregulares. Si bien las diferencias entre partículas de diferente forma son menores en comparación con las partículas esféricas existe un distintivo entre las diferentes morfologías.

El área de distribución que se presentó a lo largo de la columna de agua fue considerablemente amplia en un tiempo transcurrido de doce meses, el área de las partículas esféricas contrastó con el área de las partículas irregulares, siendo las primeras las que presentan una mayor extensión de distribución en la mayoría de las especies, a excepción de las especies de tamaños menores a 3 μm , mientras que aquellas mayores a 4.5 μm abarcando casi en su totalidad a la columna de agua. Las partículas irregulares menores a 3.5 μm se agruparon entre los límites de la capa de mezcla y los primeros metros por debajo de ella, teniendo un área de distribución compacta en comparación a las demás especies, principalmente con aquellas especies de mayor tamaño (9.5 μm), la cuales abarcaron toda la columna de agua, mientras que las especies con un rango de tamaño de 4 μm a 6 μm abarcaron la mitad de la columna de agua una parte aglomeradas en los límites de la capa de mezcla.

8. Conclusiones

La velocidad de hundimiento de las partículas que son transportadas a lo largo de la columna de agua es de gran importancia ya que con base en ella se puede determinar el tiempo en el que las partículas sedimentadas se encuentran expuestas a diversas transformaciones.

Una mayor área superficial (superficie de contacto) por parte de las estructuras (escudos) de los cocolitos genera mayor resistencia, dando como resultado trayectorias de hundimiento heterogéneas con gran desplazamiento horizontal. Por lo que aquellas especies con estructuras delgadas en los bordes del escudo o áreas centrales abiertas presentan trayectorias de hundimiento con poco desplazamiento horizontal. Las trayectorias de las especies empleadas en los experimentos varían dependiendo del área superficial, por lo que la especie *F. profunda* presentó los mayores desplazamientos, mientras que las especies *G. ericsonii*, *E. huxleyi* Morfotipo B y *U. anulus* se caracterizaron por los menores desplazamientos horizontales.

Independientemente de la posición inicial de hundimiento, la partícula tendera a orientarse en la posición de mayor estabilidad a lo largo de la trayectoria de hundimiento; sin embargo, dicha posición no permanece constante ya que las diferentes formas y bordes de la morfología de la partícula interrumpen dicha estabilidad.

Si bien el área superficial de las partículas es directamente proporcional al desplazamiento, para la velocidad de hundimiento la relación observada es inversa, como se observa en las especies *G. ericsonii* y *E. huxleyi* Morfotipo B. Una variación en la forma de la partícula generara una alteración en la velocidad de hundimiento, como lo es para el género de *Helicosphaera*, que se caracterizó por las mayores velocidades de hundimiento experimentales y calculadas, la forma asimétrica de este género muestra ser una variable positiva para la velocidad de hundimiento.

Es claro que el tamaño es el principal factor que controla la velocidad de hundimiento, sin embargo, despreciar las variaciones producidas por la morfología de la partícula podría generar un error en la estimación de la velocidad, ya que existe una diferencia mayor al doble de las velocidades calculadas para partículas esféricas y partículas irregulares. Se observó una clara diferencia entre aquellas partículas cuyo tamaño es igual o muy cercano y morfología difiere entre ellas.

En un ambiente turbulento como lo es la capa de mezcla, el tamaño y la forma de la partícula son factores despreciados en el proceso de hundimiento y distribución. Por lo que estas se verán controladas principalmente por los procesos que ocurren en esta capa. Mientras que una vez las partículas sobrepasen la capa de mezcla, las características propias de la partícula (tamaño y forma) tendrán un mayor efecto en la velocidad y distribución.

Se encontró que tanto para partículas esféricas como irregulares se conserva una relación directamente proporcional entre el diámetro de la partícula y la velocidad de hundimiento y por lo tanto una mayor profundización; sin embargo, para tamaños semejantes la diferencia promedio entre la profundidad máxima de ambas partículas fue de 134 m, siendo las partículas esféricas las de mayor hundimiento.

9. Referencias

- Aguirre, B.F. (2007). Cambios temporales en los componentes y los flujos de la materia en hundimiento en Cuenca Alfonso, Bahía de La Paz, durante el período 2002-2005 (Doctoral dissertation, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas).
- Allredge, A.L., Gotschalk, C. (1988). In situ settling behavior of marine snow 1. *Limnology and Oceanography*, 33(3), 339-351.
- Álvarez, B.S., Lara, L.J.R. (1991). The Physical Environment and Primary Productivity of the Gulf of California: Chapter 26: Part V. Physical Oceanography, Primary Productivity, Sedimentology. En: Caballero, R., B. D., (2010). Registro oceanográfico de los últimos 2000 años con base en los foraminíferos bentónicos de bahía de La Paz, Golfo de California, tesis para obtener el título de Bióloga, UNAM, Facultad de Ciencias.
- Armstrong, R.A., Lee, C., Hedges, J.I., Honjo, S., Wakeham, S.G. (2001). A new, mechanistic model for organic carbon fluxes in the ocean based on the quantitative association of POC with ballast minerals. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49(1-3), 219-236.
- Azetsu-Scott, K., Passow, U. (2004). Ascending marine particles: Significance of transparent exopolymer particles (TEP) in the upper ocean. *Limnology and Oceanography*, 49(3), 741-748.
- Baba, J., Peterson, C.D., Schrader, H.J. (1991). Modern Fine-Grained Sediments in the Gulf of California: Chapter 27: Part V. Physical Oceanography, Primary Productivity, Sedimentology.

- Bach, L. T., Riebesell, U., Sett, S., Febiri, S., Rzepka, P., Schulz, K.G. (2012). An approach for particle sinking velocity measurements in the 3–400 μm size range and considerations on the effect of temperature on sinking rates. *Marine Biology*, 159(8), 1853-1864.
- Badan, D.A., Koblinsky, C.J., Baumgartner, T., (1985). Spring and summer in the Gulf of California: Observations in the Gulf of California. *Oceanologica Acta*, 8, 13-22.
- Badan, A.D., Clive, E., Merrifield, A. C.D. Winant, (1991). The lower atmosphere over the Gulf of California. *J. Geophys. Res.* 96: 16877-16896.
- Baumann, K.H., Sprengel, C. (2000). Morphological variations of selected coccolith species in a sediment trap north of the Canary Islands. *Journal of Nanoplankton Research*, 22(3), 185-193.
- Baumann, K.H., Saavedra-Pellitero, M., Böckel, B., Ott, C. (2016). Morphometry, biogeography and ecology of *Calcidiscus* and *Umbilicosphaera* in the South Atlantic. *Revue de Micropaléontologie*, 59(3), 239-251.
- Baumgartner, T.R., Ferreira, B.V., Moreno, H.P. (1991). Varve Formation in the Central Gulf of California: A Reconsideration of the Origin of the Dark Laminae from the 20th Century Varve Record: Chapter 30: Part V. Physical Oceanography, Primary Productivity, Sedimentology.
- Bienfang, P.K., Harrison, P.J., Quarmby, L.M. (1982). Sinking rate response to depletion of nitrate, phosphate and silicate in four marine diatoms. *Marine Biology*, 67(3), 295-302.

- Bollmann, J. (1997). Morphology and biogeography of *Gephyrocapsa* coccoliths in Holocene sediments. *Marine Micropaleontology*, 29(3-4), 319-350.
- Bollmann, J., Klaas, C. (2008). Morphological variation of *Gephyrocapsa oceanica* Kamptner 1943 in plankton samples: implications for ecologic and taxonomic interpretations. *Protist*, 159(3), 369-381.
- Boyd, P., Newton, P. (1995). Evidence of the potential influence of planktonic community structure on the interannual variability of particulate organic carbon flux. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 42(5), 619-639.
- Bray, N.A., Robles, J.M. (1991). Physical oceanography of the gulf of California. In Dauphin, J.P. y B.R.T. Simoneit (eds.), *The Gulf and Peninsular Province of the Californias*. AAPG Memoir, 47: 511-553.
- Caballero, R.B.D. (2010). Registro oceanográfico de los últimos 2000 años con base en los foraminíferos bentónicos de bahía de La Paz, Golfo de California, tesis para obtener el título de Bióloga, UNAM, Facultad de Ciencias.
- Carbajal, N. (1993). Modelling of the circulation in the Gulf of California. Tesis de Doctorado, Universidad de Hamburgo, Alemania, 186 p.
- Cepeda, J. (2010). Respuesta de los productores primarios a algunos procesos dinámicos en la región de transición del Pacífico oriental tropical mexicano (Doctoral dissertation, Tesis de doctorado. México: Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada).

- Cepeda, M.J., Beier, E., Gaxiola, C.G., Lavín, M.F., Godínez, V.M. (2009). Effect of the oxygen minimum zone on the second chlorophyll maximum. *Ciencias Marinas*, 35(4), 389-403.
- Chang, F.H., National Institute of Water and Atmospheric Research (N.Z.), (issuing body.) (2019). The marine biota of New Zealand: catalogue and description of the coccolithophores (Haptophyta, Coccolithophyceae), calcareous, scale-bearing microalgae, in New Zealand waters. NIWA, National Institute of Water and Atmospheric Research, Wellington, New Zealand
- Cortés, M.Y., Bollmann, J., Cervantes-Duarte, R., Douglas, R., Silverberg, N., Turrent, C., (2003). Cocolitofóridos en muestras de plancton y sedimentos superficiales de la Cuenca Alfonso: resultados preliminares. Resumen del IX congreso Asociación de investigadores del Mar de Cortés, A. C., BCS (resumen).
- Cros, L., Fortuño, J.M. (2002). Atlas of northwestern Mediterranean coccolithophores. *Scientia Marina*, 66(S1), 1-182.
- De Vargas, C., Aubry, M.P., Probert, I., Young, J., (2007). Origin and evolution of coccolithophores: From coastal hunters to oceanic farmers. In: Falkowski, P., Knoll, A.H. (Eds.), *Evolution of Primary Producers in the Sea*, pp. 251–285.
- Delhez, E.J., Deleersnijder, E. (2010). Residence time and exposure time of sinking phytoplankton in the euphotic layer. *Journal of theoretical biology*, 262(3), 505-516.
- Dietrich, W.E. (1982). Settling velocity of natural particles. *Water resources research*, 18(6), 1615-1626.

- Donegan, D., Schrader, H. (1982). Biogenic and abiogenic components of laminated hemipelagic sediments in the central Gulf of California. *Marine Geology*, 48(3-4), 215-237.
- Douglas R., Gonzalez-Yajimovich, O., Ledesma-Vazques, J., Stainess-Urias, F. (2007). Climate forcing, primary production and the distribution of Holocene biogenic sediments in the Gulf of California. *Quaternary Science Reviews*, 26: 115-129.
- Douglas, M.W., Maddox, R.A., Howard, K., Reyes, S. (1993). The mexican monsoon. *Journal of Climate*, 6(8), 1665-1677.
- Douglas, R., González, Y.O., Gorsline D., Staines-Urias, F., Arreola-Hernández, F. (2003). Holocene Ocean-Climate Variations in the Gulf of California, Mexico. *Pages News*, 11 (2-3): 26-28.
- Durkin, C.A., Estapa, M.L., Buesseler, K.O. (2015). Observations of carbon export by small sinking particles in the upper mesopelagic. *Marine Chemistry*, 175, 72-81.
- Engel, A., Szlosek, J., Abramson, L., Liu, Z., Lee, C. (2009). Investigating the effect of ballasting by CaCO₃ in *Emiliana huxleyi*: I. Formation, settling velocities and physical properties of aggregates. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 56(18), 1396-1407.
- Engel, A., Schartau, M. (1999). Influence of transparent exopolymer particles (TEP) on sinking velocity of *Nitzschia closterium* aggregates. *Marine Ecology Progress Series*, 182, 69-76.

- Eppley, R.W., Holmes, R.W., Strickland, J.D. (1967). Sinking rates of marine phytoplankton measured with a fluorometer. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 1(2), 191-208.
- Faber, W.W., Preisig, H.R. (1994). Calcified structures and calcification. In: Wetherbee, R., Andersen, R.A., Pickett-Heaps, J.D. (Eds.), *Protists. In: The Protistan Cell Surface*. Springer, Vienna, pp. 78–105.
- Falkowski, P., Knoll, A.H. (2011). *Evolution of Primary Producers in the Sea*. Elsevier Science.
- Gardner, W.D., Chung, S.P., Richardson, M.J., Walsh, I.D. (1995). The oceanic mixed-layer pump. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 42(2-3), 757-775.
- Gaxiola, C.G., Alvarez, B.S., Lavín, M.F., Zirino, A., Nájera, M.S. (1999). Spatial variability of the photosynthetic parameters and biomass of the Gulf of California phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 21(2).
- Ghosal, S., Mandre, S. (2003). A simple model illustrating the role of turbulence on phytoplankton blooms. *Journal of mathematical biology*, 46(4), 333-346.
- Gómez, Z.L.E. (2011). Variabilidad climática en el sur del Golfo de California, durante los últimos 1800 años : patrones y posibles causas. Tesis para obtener el grado académico de Maestra en ciencias, UNAM, Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología.
- González, Y.O. (2004). Holocene sedimentation in the southern Gulf of California and its climatic implications (pp. 4473-4473). University of Southern California.

- González Y., O. E., Gorsline, D.S., Douglas, R.G. (2007). Frequency and sources of basin floor turbidites in Alfonso Basin, Gulf of California, Mexico: Products of slope failures. *Sedimentary Geology*, 199(1-2), 91-105.
- Gorsline, D.S., De Diego, T., Nava-Sanchez, E.H. (2000). Seismically triggered turbidites in small margin basins: Alfonso Basin, western Gulf of California and Santa Monica Basin, California borderland. *Sedimentary Geology*, 135(1-4), 21-35.
- Green, J.C., Jordan, R.W. (1994). Systematic history and taxonomy. En: *The Haptophyte Algae* (eds. J.C. Green y B.S.C Leadbeater), Clearedon Press, Oxford, 1-21 p.
- Gupta, B.K.S., Machain, C.M.L. (1993). Benthic foraminifera in oxygen-poor habitats. *Marine Micropaleontology*, 20(3-4), 183-201.
- Hendrickx, M.E., Serrano, D. (2010). Impacto de la zona de mínimo de oxígeno sobre los corredores pesqueros en el Pacífico mexicano. *Interciencia*, 35(1), 12-18.
- Hernández-Almeida, I., Ausín, B., Saavedra-Pellitero, M., Baumann, K.H., Stoll, H.M. (2019). A dataset of modern and fossil distribution of coccolithophore species *Florisphaera profunda* in the world' s ocean. *Data in brief*, 22, 826-829. <https://doi.org/10.1016/j.dib.2018.12.079i>.
- Hernández, C., R.E., (2010), Los silicoflagelados de los laminados de la Cuenca de La Paz Golfo de California; sus implicaciones oceanográficas y climáticas durante el Holoceno tardío, tesis para obtener el título de Licenciatura en Biología, UNAM, Facultad de Ciencias.
- Honjo, S. (1975). Dissolution of suspended coccoliths in the deep-sea water column and sedimentation of coccolith ooze. *Dissolution of Deep-Sea Carbonates* (eds) Sliter

W.B., Bé A.W.H., Berger, W.H. Cushman Found Foraminiferal Research Special Publication, No. 13, 115-128.

Huisman, J.E.F., van Oostveen, P., Weissing, F.J. (1999). Critical depth and critical turbulence: two different mechanisms for the development of phytoplankton blooms. *Limnology and oceanography*, 44(7), 1781-1787

Iversen, M., Ploug, H. (2010). Ballast minerals and the sinking carbon flux in the ocean: carbon-specific respiration rates and sinking velocity of marine snow aggregates. *Biogeosciences* 7: 2613-2624.

Johnson, C.P., Li, X., Logan, B.E. (1996). Settling velocities of fractal aggregates. *Environmental science y technology*, 30(6), 1911-1918.

Kajihara, M. (1971). Settling velocity and porosity of large suspended particle. *Journal of the Oceanographical Society of Japan*, 27(4), 158-162.

Klaas, C., Archer, D.E. (2002). Association of sinking organic matter with various types of mineral ballast in the deep sea: Implications for the rain ratio. *Global Biogeochemical Cycles*, 16(4), 63-1.

Lange, C.B., Treppke, U.F., Fischer, G. (1994). Seasonal diatom fluxes in the Guinea Basin and their relationships to trade winds, hydrography, and upwelling events. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 41(5-6), 859-878.

Laurenceau-Cornec, E.C., Trull, T.W., Davies, D.M., Christina, L., Blain, S. (2015). Phytoplankton morphology controls on marine snow sinking velocity. *Marine Ecology Progress Series*, 520, 35-56.

- Lavín, M.F., Beier, E., Badan, A. (1997). Estructura hidrográfica y circulación del Golfo de California: Escalas estacional e interanual. Contribuciones a la oceanografía física en México. Monografía, 3, 141-171.
- Lavín, M.F., Castro, R., Beier, E., Godínez, V.M., Amador, A., Guest, P. (2009). SST, thermohaline structure, and circulation in the southern Gulf of California in June 2004 during the North American Monsoon Experiment. *Journal of Geophysical Research*, 114, C02025, doi:10.1029/2008JC004896.
- Lluch, C.S.E., Arias, A., J.P. (2000). Sobre la importancia de considerar la existencia de centros de actividad biológica para la regionalización del océano: El caso del Golfo de California. En: BAC Centros de Actividad Biológica del Pacífico mexicano, D. Lluch-Belda, J. Elourduy-Garay, S.E. Lluch-Cota y G. Ponce-Díaz Ed., CIB, CICIMAR y CONACYT, La Paz, BCS, 255-264 pp.
- López, M.J., Nevárez, M.M.O., Leyva, C.A., Sánchez, O. (2000). Análisis de tres variables oceanográficas en la región de Guaymas, Sonora, México. En: BAC Centros de Actividad Biológica del Pacífico mexicano, D. Lluch-Belda, J. Elourduy-Garay, S.E. Lluch-Cota y G. Ponce-Díaz Ed., CIB, CICIMAR y CONACYT, La Paz, BCS, 229-254
- Marinone, S.G. (1998). Effects of the topography stress on the tide and wind induced residual currents in the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*, 103, 18437- 18446.
- Marinone, S.G. (2003). A Three-dimensional model of the mean and seasonal circulation of the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*, 108(C10), np.

- Martínez, J.A., Allen, J.S. (2004). A modeling study of coastal-traped wave propagation in the Gulf of California. Part I: Response to remote forcing. *Journal of Physical Oceanography*, 34, 1313-1331.
- Maske, H., Escobar, E., Sánchez, L., Almeda, J. C. O., Chapa, B. C., Sosa, A. R., Hernández, A.J.M. (2019), Capítulo 5 ZONA DEL MÍNIMO DE OXÍGENO EN EL PACÍFICO MEXICANO. En: Primer reporte del Estado del Estado del Ciclo del Carbono en México: Agenda Azul y Verde.
- Matsumoto, K., Suganuma, A. (1977). Settling velocity of a permeable model floc. *Chemical Engineering Science*, 32(4), 445-447.
- McDonnell, A.M. (2011). Marine particle dynamics: sinking velocities, size distributions, fluxes, and microbial degradation rates (Doctoral dissertation, Massachusetts Institute of Technology).
- McNown, J.S., Malaika, J. (1950). Effects of particle shape on settling velocity at low Reynolds numbers. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 31(1), 74-82.
- Molina, C.A., Perez, C.L., Monreal, G.M.A. (2002). Laminated sediments in the Bay of La Paz, Gulf of California: a depositional cycle regulated by pluvial flux. *Sedimentology*, 49(6), 1401–1410. doi:10.1046/j.1365-3091.2002.00505.x
- Monreal Gómez, M.A., Salas de León, D.A. (1998). Dinámica y estructura termohalina. *El Golfo de Tehuantepec: el ecosistema y sus recursos*, 2, 13-26.
- Monreal Gómez, M.A., Salas de León, D.A., Fernández-Barajas, M.E. (1991). Simulación numérica de la circulación baroclinica en el Golfo de California. *GEOS*, 11, 43.

- Monreal Gómez, M.A., Molina-Cruz, A., Salas-de-León, D.A. (2001). Water masses and cyclonic circulation in Bay of La Paz, Gulf of California, during June 1998. *Journal of Marine Systems* 30: 305-315.
- Muggli, D.L., Lecourt, M., Harrison, P.J. (1996). Effects of iron and nitrogen source on the sinking rate, physiology, and metal composition of an oceanic diatom from the subarctic Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 132, 215-227.
- Nava, S.E.H., Gorsline, D.S., Molina, A. (2001). The Baja California peninsula borderland: structural and sedimentological characteristics. *Sedimentary Geology*. 144: 63-82.
- Okada, H., McIntyre, A. (1977). Modern coccolithophores of the Pacific and North Atlantic Oceans. *Micropaleontology*. 23(1): 1-55. Gs
- Paden, C.A., Winant, C.D., Abbott, M.R. (1993). Tidal and atmospheric forcing of the upper ocean in the Gulf of California: 2. Surface heat flux. *Journal of Geophysical Research*, 98, 20091-20103.
- Padisák, J., Soróczki-Pintér, É., Rezner, Z. (2003). Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton— an experimental study. In *Aquatic biodiversity* (pp. 243-257). Springer, Dordrecht.
- Pares, A.F., Mascarenhas, A., Marinone, S.G. (2003). Temporal and spatial variation of the surface winds in the Gulf of California. *Geophysical Research Letters*. 30, (PA: 6294); 6.
- Passow, U. (1991). Species-specific sedimentation and sinking velocities of diatoms. *Marine Biology*, 108(3), 449-455.

- Passow, U., De La Rocha, C.L. (2006). Accumulation of mineral ballast on organic aggregates. *Global Biogeochemical Cycles*, 20(1).
- Pérez, C., L. (2006). Climate and ocean variability during the middle and late Holocene recorded in laminated sediments from Alfonso Basin, Gulf of California, Mexico. *Quaternary Research*, 65(03), 401–410.
- Pérez, L.C., Urrutia, J.F. (2010). Holocene laminated sediments from the southern Gulf of California: geochemical, mineral magnetic and microfossil study. *Journal of Quaternary Science*, 25 (6): 989–1000.
- Quinn, P.S., Cortés, M.Y., Bollmann, J. (2005). Morphological variation in the deep ocean-dwelling coccolithophore *Florisphaera profunda* (Haptophyta). *European Journal of Phycology*, 40(1), 123-133.
- Reynolds, C.S. (1984). *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press.
- Rochín-Bañaga, H., (2012). Aporte de Carbonato de calcio en Cuenca Alfonso mediante el flujo de nanoplancton calcáreo: La Paz, B.C.S, Universidad Autónoma de Baja California Sur, tesis de Licenciatura, 59 pp.
- Rochín, B., H. (2014). Contribución de cocolitóforos y foraminíferos al flujo de carbonato de calcio en Cuenca Alfonso, BCS (Doctoral dissertation, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas).
- Roden, G.I., (1972). Thermohaline structure and baroclinic flow across the gulf of California entrance and in the Revillagigedo Islands region. *Jour. Physic. Ocean.* 2: 177-183.

- Rodríguez, C., A.P. (2002). Elementos mayores y traza en sedimentos y macroalgas de la Bahía de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis de Maestría, CICIMAR- IPN, La Paz.
- Ross, O. N. (2006). Particles in motion: How turbulence affects plankton sedimentation from an oceanic mixed layer. *Geophysical research letters*, 33(10).
- Rousseaux, Cecile S., and Watson W. Gregg, (2013), "Interannual variation in phytoplankton primary production at a global scale." *Remote Sensing* 6.1: 1-19.
- Ryabov, A. B., Rudolf, L., y Blasius, B. (2010). Vertical distribution and composition of phytoplankton under the influence of an upper mixed layer. *Journal of Theoretical Biology*, 263(1), 120-133.
- Salas de León D.A., N. Carbajal Pérez, M.A. Monreal Gómez (2003). Residual circulation and tidal stress in the Gulf of California. *Journal of Geophysical Research*, 108(C10), 15-1 – 15-12.
- Segovia, Z. J. A., Delgadillo, H. F., Huerta, D. M. Á., Muñoz, B. A., Galindo, M. S., Hernández, J. M., y Torres, E. V. (2013). Concentración de hierro disuelto en la zona del mínimo de oxígeno frente al umbral de San Esteban, golfo de California. *Ciencias marinas*, 39(2), 231-237.
- Sidón, C., K., (2012). Variación de la distribución vertical y estacional de los coccolitóforos en la Cuenca Alfonso, Bahía de La Paz (Feb-2007-Ene-2008). Tesis de Licenciatura: UABCS, 50 p.
- Siegel, D. A., y Deuser, W. G. (1997). Trajectories of sinking particles in the Sargasso Sea: modeling of statistical funnels above deep-ocean sediment traps. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 44(9-10), 1519-1541.

- Silverberg, N., Aguirre-Bahena y F., Mucci, A., (2014). Time-series measurements of settling particulate matter in Alfonso Basin, La Paz Bay, southwestern Gulf of California. *Continental Shelf Research*, 84: 169–187.
- Silverberg, N., Aguirre-Bahena, F., Cortés-Martínez, M. Y., y Urcádiz-Cázares, F. J. (2007). Flujos verticales de carbono orgánico e inorgánico particulado en Cuenca Alfonso, Bahía de La Paz, y comparación con otros ambientes en el norte de México. *Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México: Instituto Nacional de Ecología, CICESE*.
- Sprengel, C., K.-H. Baumann, J. Henderiks, R. Henrich y S. Neuer. (2002). Modern coccolithophore and carbonate sedimentation along a productivity gradient in the Canary Islands region: seasonal export production and surface accumulation rates. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 49, 3577-3598.
- Thunell, R.C., C. Pride, P. Ziveri, F. Muller-Karger, C. Sancetta y D. Murray, (1996). Plankton response to physical forcing in the Gulf of California. *Journal of Plankton Research*, 18(11): 2017-2026.
- Torres Martinez, Roció. (2012). "Composición, abundancia y distribución de cocolitofóridos del Pacifico Tropical mexicano (abril-mayo, 2010)". (Tesis de Licenciatura). Universidad Nacional Autónoma de México, México. Recuperado de <https://repositorio.unam.mx/contenidos/163929>
- Torres, E. O., (1993). Análisis volumétrico de las masas de agua en el golfo de California. Tesis de maestría, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), Baja California, México. 80 pp

- Urcádiz, C. F. J., (2005). Flujo de cocolitos (cocolitofóridos) y su aporte de CaCO₃ evaluado con trampa de sedimentos en la Cuenca Alfonso (Bahía de La Paz), Golfo de California, México: La Paz, B. C. S., Universidad Autónoma de Baja California Sur, Tesis de licenciatura, 62 pp.
- Valdez, M. H., (2015). Respuesta de los foraminíferos bentónicos a la variabilidad climática y oceánica durante el holoceno en la Región Sur del Golfo de California, tesis para obtener el grado de Maestra en ciencias, UNAM Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología.
- Waite, A. M., Thompson, P. A., y Harrison, P. J. (1992). Does energy control the sinking rates of marine diatoms?. *Limnology and Oceanography*, 37(3), 468-477.
- Waite, A., Fisher, A., Thompson, P. A., y Harrison, P. J. (1997). Sinking rate versus cell volume relationships illuminate sinking rate control mechanisms in marine diatoms. *Marine Ecology Progress Series*, 157, 97-108.
- Walsby, A. E. y D. P. Holland. (2006). Sinking velocities of phytoplankton measured on a stable density gradient by laser scanning. *Journal of the Royal Society Interface*, 3, 429-439.
- Waniek, J., Koeve, W., y Prien, R. D. (2000). Trajectories of sinking particles and the catchment areas above sediment traps in the northeast Atlantic. *Journal of Marine Research*, 58(6), 983-1006.
- Young, J. R., Geisen, M., Cros, L., Kleijne, A., Sprengel, C., Probert, I., & Østergaard, J. (2003). A guide to extant coccolithophore taxonomy. *Journal of Nanoplankton Research*, Special Issue, 1, 1-132.

- Young, J. R., J. A. Bergen, P. R. Bown, J. A. Burnett, A. Fiorentino, R. W. Jordan, A. Kleijne, B. Van Niel, A. T. Romein y K. Von Salts. (1997). Guidelines for coccolith and calcareous nannofossil terminology. *Palaeontology*, 40, 875-912.
- Young, J. R., S. A. Davis, P. R. Bown y S. Mann. (1999). Coccolith Ultrastructure and Biomineralisation. *Journal of Structural Biology*, 126, 195-215.
- Young, J., P. Bown y J. Lees. (2014). Nannotax3 website. International Nannoplankton Association. 21 Apr 2014. URL: <http://ina.tmsoc.org/Nannotax3>
- Young, J.R., (1994). Functions of Coccoliths. In: Winter, A. y Siesser, W.G., (Eds.), *Coccolithophores*, Cambridge University Press, New York, 63-82.
- Young, J.R., Bown P.R., Lees J.A. (2017) Nannotax3 website. International Nannoplankton Association. Accessed 21 Apr. 2017. URL: <http://www.mikrotax.org/Nannotax3>
- Zhang, H., Stoll, H., Bolton, C., Jin, X., & Liu, C. (2018). A refinement of coccolith separation methods: measuring the sinking characteristics of coccoliths. *Biogeosciences*, 15(15), 4759-4775.
- Ziveri, P., y Thunell, R., (2000), Coccolithophore export production in Guaymas Basin, Gulf of California: response to climate forcing. *Deep-Sea Research II*, 47: 2073-2100.