



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
ESCUELA NACIONAL DE ESTUDIOS SUPERIORES
UNIDAD MÉRIDA

APORTES DE CARBONO Y NITRÓGENO POR LA
BIOMASA DE *TRICHODESMIUM* SPP. Y SU RELACIÓN
CON LAS CONDICIONES OCEANOGRÁFICAS
ALREDEDOR DE LA ISLA COZUMEL

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADO EN
MANEJO SUSTENTABLE DE ZONAS COSTERAS

PRESENTA:

RICARDO MARTINEZ FIGUEROA

TUTOR

DRA. VANESA PAPIOL NIEVES

Profesor Titular A de Tiempo Completo ENES Unidad Mérida

COTUTOR

DR. JOSÉ CARLOS PINTADO PATIÑO

Profesor Asociado C de Tiempo Completo ENES Unidad Mérida



UNAM

ESCUELA
NACIONAL DE
ESTUDIOS
SUPERIORES

UNIDAD

MÉRIDA

MÉRIDA, YUCATÁN, 2025



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.

**PROTESTA UNIVERSITARIA DE INTEGRIDAD Y
HONESTIDAD ACADÉMICA Y PROFESIONAL
(Titulación o Graduación con trabajo escrito)**

De conformidad con lo dispuesto en los artículos 87, fracción V, del Estatuto General, 68, primer párrafo, del Reglamento General de Estudios Universitarios y 26, fracción I, y 35 del Reglamento General de Exámenes, me comprometo en todo tiempo a honrar a la institución y a cumplir con los principios establecidos en el Código de Ética de la Universidad Nacional Autónoma de México, especialmente con los de integridad y honestidad académica.

De acuerdo con lo anterior, manifiesto que el trabajo titulado: **Aportes de carbono y nitrógeno por la biomasa de *Trichodesmium* spp. y su relación con las condiciones oceanográficas alrededor de la isla Cozumel**, en la modalidad de **Tesis** que presenté para obtener el título de Licenciado(a) en **Manejo Sustentable de Zonas Costeras**, es original, de mi autoría y lo realicé con el rigor metodológico exigido por mi Entidad Académica, citando las fuentes de ideas, textos, imágenes, gráficos u otro tipo de obras empleadas para su desarrollo.

En consecuencia, acepto que la falta de cumplimiento de las disposiciones reglamentarias y normativas de la Universidad, en particular las ya referidas en el Código de Ética, llevará a la nulidad de los actos de carácter académico administrativo del proceso de titulación.

ATENTAMENTE



Ricardo Martinez Figueroa
No. de cuenta UNAM: 420142889

Datos del Alumno	Ricardo Martinez Figueroa Cel. 999 217 47 73 420142889@enesmerida.unam.mx Universidad Nacional Autónoma de México Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Mérida Licenciatura en Manejo Sustentable de Zonas Costeras 420142889
------------------	---

Datos del Jurado

Presidente: **Dr. Ismael de Jesús Mariño Tapia**

ENES-Mérida

Vocal **Dra. Vanesa Papiol Nieves**

ENES-Mérida

Secretario **Dr. José Carlos Pintado Patiño**

ENES-Mérida

Suplente **Dr. Carlos Francisco Rodríguez Gómez**

Universidad Veracruzana

Suplente **M en C. Daniela Guadalupe Medina Euán**

Cinvestav Unidad Mérida

*Sin dudarlo hui,
Surgieron las angustias y montón de incertidumbres,
Pero siempre tuve el apoyo de mis padres,
Y por ello les estaré eternamente agradecido.*

*La lejanía afianzó mi amor,
Te amo ma, te amo pa y te amo hermana.*

Agradecimientos

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento al proyecto Centro Mexicano de Innovación en Energía del Océano (CEMIE-Océano, Project CONACYT-SENER S0019-2014-06[0249795]), respaldado por la Secretaría de Energía (SENER) y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), por su invaluable apoyo a esta investigación. Asimismo, expreso mi reconocimiento y agradecimiento al Programa de Apoyo a Proyectos para Innovar y Mejorar la Educación de la UNAM por la beca brindada bajo el proyecto PAPIME <PE101725>. También extendiendo mi gratitud al Laboratorio de Biología de la Conservación (BioCon) de la UNAM, Campus Yucatán, y a sus técnicos académicos responsables, al Laboratorio de Producción Primaria del Centro de Investigación y de Estudios Avanzados del Instituto Politécnico Nacional (CINVESTAV) - Unidad Mérida y a la Escuela Nacional de Estudios Superiores Unidad Mérida (ENES Mérida), por los recursos y el conocimiento compartido.

Agradezco profundamente a mis directores de tesis, la Dra. Vanesa Papiol Nieves y el Dr. José Carlos Pintado Patiño, por su guía, dedicación y confianza en cada paso de este proyecto. Su experiencia y paciencia fueron fundamentales para alcanzar esta meta, así como su constante apoyo, que fue clave para superar los desafíos de esta tesis.

Quiero expresar también mi especial gratitud al Dr. Carlos Francisco Rodríguez Gómez, a la Biol. Fanny Merino Virgilio y a la Dra. Cecilia Enríquez Ortiz, quienes compartieron generosamente su conocimiento y experiencia, contribuyendo enormemente a mi crecimiento académico. Su enseñanza fue invaluable para ampliar mis capacidades y comprender mejor las complejidades de este trabajo.

Finalmente, a mi familia y amigos (Beti, Oda, Xime, Vic, Migue y Dani), mi más profundo agradecimiento por su apoyo incondicional, ánimo constante y paciencia (gracias por aguantarme), que me impulsaron a continuar en los momentos difíciles y celebrar cada logro en este camino.

Resumen

Palabras clave:

***Trichodesmium*, carbono, estratificación, Caribe mexicano, vorticidad, corriente de Yucatán**

Trichodesmium spp. es un género de cianobacterias que desempeña un papel crucial en la producción primaria y secundaria debido a los aportes de carbono y nitrógeno, tanto por su biomasa como por su capacidad diazotrófica, en ecosistemas marinos. En océanos tropicales y subtropicales esto puede representar hasta el 50% de la nueva producción global.

Los estudios realizados sobre la distribución y ecología de *Trichodesmium* han hallado que los principales factores que favorecen su abundancia son: altas temperaturas (entre 24 °C y 30 °C), una capa de mezcla poco profunda, de alrededor de 100 m, una columna de agua estable y condiciones oligotróficas. Sin embargo, pocos estudios han analizado el papel de variables hidrodinámicas.

El Caribe mexicano es un mar tropical permanentemente estratificado con un marcado carácter oligotrófico. En éste, se ha reportado la dominancia numérica de *Trichodesmium* en el ensamblaje de fitoplancton. Sin embargo, existe poco conocimiento sobre la relación de su abundancia con las propiedades del ambiente. Por otro lado, a pesar de alta abundancia en la región, no existe conocimiento de los aportes de C y N a este ambiente, mismos que pueden resultar de importancia dada la intensa oligotrofia.

En el presente trabajo se determinó la distribución vertical de la abundancia de las especies de *Trichodesmium* al norte de la isla Cozumel, Caribe mexicano, y se estimaron los aportes de C y N por su biomasa. El análisis vertical se realizó recolectando muestras e información ambiental de tres estratos de profundidad con diferencias marcadas en cuanto a su temperatura, salinidad y concentración de clorofila-*a*: superficie, máximo de clorofila y haloclina. La isla Cozumel presenta características batimétricas contrastantes a ambos lados asociadas a la presencia

del canal de Cozumel al oeste. Esto da lugar a variaciones en las propiedades hidrológicas e hidrodinámicas, por lo que la isla Cozumel constituye un laboratorio natural para analizar los efectos de distintas variables. Por esto, se comparó también la distribución de *Trichodesmium* entre ambos lados de la isla. Además, se analizó la distribución de distintas variables ambientales físicas (temperatura, salinidad, profundidad y densidad del agua), químicas (NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- , PO_4^{3-} , SiO_2 , DIN, y relaciones $\text{DIN}/\text{PO}_4^{3-}$ y DIN/SiO_2), biológicas (Chl - *a*) e hidrodinámicas (magnitud de la corriente, energía cinética, vorticidad adimensional, velocidad angular, divergencia, frecuencia de Brunt-Väisälä y número de Richardson) en el área de estudio mediante mediciones *in situ* y datos obtenidos del modelo HYCOM, y se evaluó su relación con la distribución de *Trichodesmium*.

La densidad de *Trichodesmium* varió entre 0.62 y 104.97 tri L⁻¹ por punto de muestreo, siendo más alta que lo reportado en el Atlántico Norte subtropical y el Pacífico, pero más baja que en el Golfo de México y el Caribe oriental. Las variaciones entre lados de la isla no fueron estadísticamente significativas, aunque se observó una tendencia a valores de densidad más elevados en el lado oeste (canal de Cozumel) en todos los estratos de profundidad. Entre estratos, se observó que *Trichodesmium* se distribuye principalmente en la superficie, donde la disponibilidad de nitrógeno inorgánico disuelto fue baja y la temperatura, alta. Los aportes de la biomasa de *Trichodesmium* en cuanto a C y N oscilaron entre 0.04 y 23.48 µg de C L⁻¹, y 0.01 y 3.87 µg de N L⁻¹, siendo más altos que lo reportado anteriormente en el Sistema Arrecifal Veracruzano del golfo de México. Estos valores destacan el papel de *Trichodesmium* como fuente de materia orgánica en el Caribe mexicano.

Se observó un levantamiento de las masas de agua en el oeste de la isla (canal de Cozumel) asociado a la intensificación de la corriente de Yucatán a su paso por el canal. Este levantamiento conllevó diferencias marcadas en las características ambientales que pueden repercutir en las diferentes densidades de *Trichodesmium* entre lados de la isla.

La densidad de *Trichodesmium* se relacionó, por un lado, con variables asociadas con la estratificación de la columna de agua: se observó una alta abundancia a altas temperaturas, y valores bajos de salinidad y densidad del agua, lo que coincide con estudios anteriores.

Por otro lado, se hallaron también relaciones significativas con variables hidrodinámicas como la divergencia. La alta densidad de *Trichodesmium* se relacionó con valores altos (tanto negativos como positivos) de divergencia.

Además, *Trichodesmium* fue más abundante en sitios con baja densidad de Chl - *a* y, aunque con una relación menos marcada, en sitios con baja concentración de nitrógeno inorgánico disuelto. Esto indica que la capacidad diazotrófica de *Trichodesmium* le permite proliferar en condiciones de escasez de nitrógeno biodisponible, diferenciándose de otros géneros fitoplanctónicos.

Los resultados de este trabajo, podrían orientar estrategias de manejo costero y conservación. En Cozumel, la población ha crecido en un 11% en los últimos 10 años y se han registrado aportes de aguas residuales en la región que pueden alterar la condición trófica del medio y, por ende, de *Trichodesmium*. Considerando la alta abundancia de *Trichodesmium* y la magnitud de los aportes de C y N que representa en la región, se recomienda ampliar el monitoreo de este género, integrando variables ambientales y mediciones *in situ*, también, implementar regulaciones para las actividades humanas, esto para garantizar un balance sostenible entre desarrollo humano y preservación ambiental.

Índice

Agradecimientos.....	II
Resumen.....	III
Lista de <i>Figuras</i> :.....	X
Lista de <i>Tablas</i> :	XV
Lista de <i>Ecuaciones</i> :	XVIII
1. Introducción.....	1
1.1 Antecedentes	3
1.1.1 <i>Trichodesmium</i>	3
1.1.1.1 Dominancia en ambientes tropicales y subtropicales	4
1.1.1.2 Regulación ambiental	4
1.1.1.3 Distribución y abundancia en el mar Caribe y sus alrededores	6
1.1.2 Condiciones en Cozumel y su influencia en la distribución de <i>Trichodesmium</i>	7
1.1.2.1 Características batimétricas e hidrodinámicas	7
1.1.2.2 Concentración de nutrientes inorgánicos.....	8
1.2 Preguntas de investigación	10
1.3 Hipótesis	10
1.4 Justificación	11
1.5 Objetivos	12
1.5.1 Objetivo General	12
1.5.2 Objetivos Particulares	12
2. Marco teórico.....	13
2.1 Ecología y distribución vertical de <i>Trichodesmium</i>	13
2.2 Columna de agua en un sistema estratificado oligotrófico	15

2.3 Condiciones oceanográficas e hidrodinámicas	17
2.3.1 Masas de agua	17
2.3.2 Condiciones barotrópicas y baroclínicas	18
2.3.3 Vorticidad - velocidad angular	20
2.3.4 Divergencia - convergencia.....	22
2.3.5 Frecuencia de Brunt-Väisälä y número de Richardson	23
3. Zona de estudio.....	25
3.1 Descripción geológica	26
3.2 Descripción climática	28
3.2.1 Temperatura	28
3.2.2 Precipitación	29
3.2.3 Vientos.....	29
3.3 Descripción oceanográfica.....	31
3.3.1 Corrientes	31
3.3.2 Oleaje	32
3.3.3 Mareas.....	32
3.3.4 Masas de agua	33
4. Metodología.....	34
4.1 Obtención de datos	34
4.1.1 Datos oceanográficos	34
4.1.1.1 In situ	34
4.1.1.2 Modelo HYCOM	35
4.1.2 Muestras de agua	37
4.2 Procesamiento de muestras de agua.....	39
4.2.1 Determinación de Clorofila - a (Chl - a).....	39
4.2.2 Determinación de concentración de nutrientes inorgánicos.....	40

4.2.2.1 Amonio (NH_4^+)	40
4.2.2.2 Nitrito (NO_2^-)	41
4.2.2.3 Nitrato (NO_3^-)	41
4.2.2.4 Fosfato (PO_4^{3-}).....	42
4.2.2.5 Silicato (SiO_2)	43
4.2.2.6 Nitrógeno inorgánico disuelto (DIN) y relaciones DIN/ PO_4^{3-} y DIN/ SiO_2	43
4.2.3 Identificación, conteo y medición de <i>Trichodesmium</i>	44
4.3 Procesamiento de datos	46
4.3.1 Estimación de parámetros hidrodinámicos	46
4.3.2 Visualización de parámetros hidrodinámicos	50
4.3.3 Estimación de la cantidad de C y N contenido en la biomasa de <i>Trichodesmium</i> a partir de su biovolumen	51
4.3.4 Análisis de patrones de distribución de <i>Trichodesmium</i>	54
4.3.5 Análisis de la relación entre la distribución de <i>Trichodesmium</i> y las variables ambientales	55
4.3.5.1 Integración de parámetros biológicos, químicos, físicos e hidrodinámicos en base de datos	55
4.3.5.2 Análisis visual y estadístico	55
5. Resultados	57
5.1 Características oceanográficas.....	58
5.1.1 Diagramas <i>T - S</i>	58
5.1.2 Mapas de parámetros físicos e hidrodinámicos con la magnitud de corriente en diferentes niveles de profundidad	60
5.1.2.1 Magnitud de la corriente	60
5.1.2.2 Temperatura	60
5.1.2.3 Salinidad.....	63

5.1.2.4 Vorticidad adimensional.....	63
5.1.2.5 Divergencia.....	66
5.2 Chl - a y nutrientes inorgánicos.....	68
5.3 <i>Trichodesmium</i>	75
5.3.1 Especies, abundancia y características morfológicas.....	75
5.3.2 Patrones de distribución de la abundancia, densidad, biovolumen y aportes de C y N de <i>Trichodesmium</i>	76
5.4 Distribución de <i>Trichodesmium</i> en relación con variables ambientales	83
5.4.1 Análisis visual de transectos verticales.....	83
5.4.1.1 Parámetros físicos con la densidad de <i>Trichodesmium</i>	84
5.4.1.2 Parámetros hidrodinámicos con la densidad de <i>Trichodesmium</i>	90
5.4.2 Análisis estadístico mediante regresiones lineales, polinomiales y exponenciales.....	102
6. Discusiones.....	111
6.1 Características oceanográficas.....	111
6.2 Chl - a y nutrientes inorgánicos.....	116
6.3 <i>Trichodesmium</i> y sus patrones de distribución	118
6.4 Relación de <i>Trichodesmium</i> con variables ambientales	120
6.5 Aportaciones para el manejo costero.....	126
7. Conclusiones.....	128
8. Referencias bibliográficas	131
9. Anexos	148

Lista de Figuras:

Figura 1. Colonia esférica de <i>Trichodesmium thiebautii</i> (Aké-Castillo et al., 2019).	13
Figura 2. Colonia acicular de <i>Trichodesmium erythraeum</i> (Aké-Castillo et al., 2019).	14
Figura 3. Mapa de la zona de estudio. La zona de estudio se enmarca con un recuadro blanco. Se señala la localización en letras blancas bordeadas en negro: el canal de Cozumel, canal de Yucatán, península de Yucatán, isla de Cozumel, cuenca de Yucatán y mar Caribe.	26
Figura 4. Mapa de las estaciones muestreadas alrededor de la isla Cozumel en la campaña oceanográfica CEMIE-1. Cada estación se identifica con la sigla del lado de la isla (E: este; O: oeste) y un número aleatorio. La letra n al final del identificador de la estación indica los muestreos nocturnos. El polígono amarillo delimita la zona de descarga de datos del modelo HYCOM.	35
Figura 5. Modelo de cilindro (arriba) y cono (abajo) elípticos para la determinación del biovolumen de <i>Trichodesmium</i> (Miyai, 1988). La letra a representa la anchura y la b la longitud.	53
Figura 6. Tricoma libre de <i>T. erythraeum</i> con enfoque de 100X.	53
Figura 7. Mitad de una colonia de <i>T. erythraeum</i> con enfoque de 10X.	54
Figura 8. Diagramas T - S (°C y UPS, respectivamente) y caracterización de masas de agua presentes alrededor de Cozumel, en estaciones al (a) O , y (b) E. Las masas de agua se refieren a: CSW, SUW, TACW, AAIW y NADW. Mediante la barra de color se indica la profundidad (m) de los datos. Se indican los cambios de densidad del agua (isopicnas) (kg m^{-3}) con los contornos y números grises.	59
Figura 9. Mapas de temperatura (en °C) en el plano horizontal en los niveles de profundidad de (a) 10 m, (b) 80 m, (c) 125 m y (d) 250 m. Las flechas indican la dirección de la corriente y su tamaño indica la magnitud (m s^{-1}). Cada estación se identifica con la sigla del lado de la isla (E: este; O: oeste) y un número aleatorio. La letra n al final del identificador de la estación indica los muestreos nocturnos.	62
Figura 10. Mapas de salinidad (en UPS) en el plano horizontal en los niveles de profundidad de (a) 10 m, (b) 80 m, (c) 125 m y (d) 250 m. Las flechas indican la	

dirección de la corriente y su tamaño indica la magnitud ($m s^{-1}$). Cada estación se identifica con la sigla del lado de la isla (E: este; O: oeste) y un número aleatorio. La letra n al final del identificador de la estación indica los muestreos nocturnos.....	64
Figura 11. Mapas de vorticidad adimensional en el plano horizontal en los niveles de profundidad de (a) 10 m, (b) 80 m, (c) 125 m y (d) 250 m. Las flechas indican la dirección de la corriente y su tamaño indica la magnitud ($m s^{-1}$). Cada estación se identifica con la sigla del lado de la isla (E: este; O: oeste) y un número aleatorio. La letra n al final del identificador de la estación indica los muestreos nocturnos.....	65
Figura 12. Mapas de la divergencia (en s^{-1}) en el plano horizontal en los niveles de profundidad de (a) 10 m, (b) 80 m, (c) 125 m y (d) 250 m. Las flechas indican la dirección de la corriente y su tamaño indica la magnitud ($m s^{-1}$). Cada estación se identifica con la sigla del lado de la isla (E: este; O: oeste) y un número aleatorio. La letra n al final del identificador de la estación indica los muestreos nocturnos.....	67
Figura 13. Mapa de la zona de estudio en que se indican las estaciones visitadas durante la campaña oceanográfica CEMIE-1 y se representan los transectos norte y sur.....	83
Figura 14. Mapas de la temperatura ($^{\circ}C$) en profundidad, a lo largo del: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de <i>Trichodesmium</i> ($tri L^{-1}$) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde al perfil de la isla Cozumel.....	85
Figura 15. Mapas de la salinidad (UPS) en profundidad, a lo largo del: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de <i>Trichodesmium</i> ($tri L^{-1}$) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde al perfil de la isla Cozumel.....	87
Figura 16. Mapas de la densidad del agua ($kg m^{-3}$) en profundidad, a lo largo del: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de <i>Trichodesmium</i> ($tri L^{-1}$) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde al perfil la isla Cozumel.	89

Figura 17. Mapas de la magnitud de la corriente ($m s^{-1}$) en profundidad, a lo largo del: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de *Trichodesmium* ($tri L^{-1}$) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde a la isla Cozumel. 91

Figura 18. Mapas de la energía cinética ($kg m^2 s^{-2}$) en profundidad, a lo largo del: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de *Trichodesmium* ($tri L^{-1}$) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde al perfil de la isla Cozumel. 93

Figura 19. Mapas de la vorticidad adimensional en profundidad, a lo largo del: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de *Trichodesmium* ($tri L^{-1}$) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde al perfil de la isla Cozumel. 95

Figura 20. Mapas de la velocidad angular ($rad s^{-1}$) con la profundidad: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de *Trichodesmium* ($tri L^{-1}$) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde al perfil de la isla Cozumel. 97

Figura 21. Mapas de la divergencia (s^{-1}) en profundidad, a lo largo del: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de *Trichodesmium* ($tri L^{-1}$) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde al perfil de la isla Cozumel. 99

Figura 22. Mapas de la frecuencia de Brunt-Väisälä ($cycl h^{-1}$) en profundidad, a lo largo del: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de *Trichodesmium* ($tri L^{-1}$) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde al perfil de la isla de Cozumel. 101

Figura 23. Regresiones entre la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) y la Chl - a (Chl - a) (mg m^{-3}). R^2 ajustado: coeficiente de determinación ajustado ; p: valor de significancia estadística (< 0.05). Se identifica el lado (E y O) y el estrato (S (< 10 m), M y H) al que pertenece cada valor, mediante los colores y las diferentes formas. 104

Figura 24. Regresiones entre la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) y las concentraciones de (a) NH_4^+ , (b) NO_2^- , (c) NO_3^- , (d) PO_4^{3-} , en ($\mu\text{mol L}^{-1}$). R^2 ajustado: coeficiente de determinación ajustado ; p: valor de significancia estadística (< 0.05). Se identifica el lado (E y O) y el estrato (S (< 10 m), M y H) al que pertenece cada valor, mediante los colores y las diferentes formas. 106

Figura 25. Regresiones entre la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) y las concentraciones de (a) SiO_2 , (b) DIN, las relaciones de (c) $\text{DIN}/\text{PO}_4^{3-}$ y (d) DIN/SiO_2 , en ($\mu\text{mol L}^{-1}$). R^2 ajustado: coeficiente de determinación ajustado ; p: valor de significancia estadística (< 0.05). Se identifica el lado (E y O) y el estrato (S (< 10 m), M y H) al que pertenece cada valor, mediante los colores y las diferentes formas. 107

Figura 26. Regresiones entre la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) y (a) la temperatura ($^\circ\text{C}$), (b) la salinidad (UPS), (c) la profundidad (m) y (d) la densidad del agua (kg m^{-3}). R^2 ajustado: coeficiente de determinación ajustado ; p: valor de significancia estadística (< 0.05). Se identifica el lado (E y O) y el estrato (S (< 10 m), M y H) al que pertenece cada valor, mediante los colores y las diferentes formas. 108

Figura 27. Regresiones entre la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) y (a) la magnitud de la corriente (m s^{-1}), (b) la energía cinética ($\text{kg m}^2 \text{s}^{-2}$), (c) la vorticidad adimensional y (d) la velocidad angular (rad s^{-1}). R^2 ajustado: coeficiente de determinación ajustado ; p: valor de significancia estadística (< 0.05). Se identifica el lado (E y O) y el estrato (S (< 10 m), M y H) al que pertenece cada valor, mediante los colores y las diferentes formas..... 109

Figura 28. Regresiones entre la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) y (a) la divergencia (s^{-1}) y (b) la frecuencia de Brunt-Väisälä (cycl h^{-1}). R^2 ajustado: coeficiente de determinación ajustado ; p: valor de significancia estadística (< 0.05).

Se identifica el lado (E y O) y el estrato (S (< 10 m), M y H) al que pertenece cada valor, mediante los colores y las diferentes formas.110

Figura 29. Mapas del número de Richardson en profundidad, a lo largo del: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde al perfil de la isla de Cozumel. 148

Lista de *Tablas*:

Tabla 1. Condiciones termohalinas y rango de profundidad de las masas de agua características del Caribe mexicano.....	33
Tabla 2. Localización geográfica, momento y profundidad de las estaciones visitadas durante la campaña CEMIE-1. Cada estación se identifica con la sigla del lado de la isla (E: este; O: oeste) y un número aleatorio. La letra n al final del identificador de la estación indica los muestreos nocturnos.....	36
Tabla 3. Procesos y forzamientos, resueltos y contemplados en el modelo HYCOM, experimento GOMu0.04/expt_90.1m000 (Metzger et al., 2014).....	37
Tabla 4. Profundidad de muestreo en estratos: S (< 10 m), M y H en cada estación.	38
Tabla 5. Parámetros integrados en base de datos para el análisis de la distribución y aportes de C y N por <i>Trichodesmium</i> en relación con las variables ambientales.	56
Tabla 6. Concentraciones y concentraciones \bar{X} de Chl - a (mg m^{-3}), NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- , PO_4^{3-} , SiO_2 , DIN, relaciones DIN/ PO_4^{3-} y DIN/ SiO_2 , en ($\mu\text{mol L}^{-1}$), por estrato: S (< 10 m), M y H, en estaciones al E.	69
Tabla 7. Concentraciones y concentraciones \bar{X} de Chl - a (mg m^{-3}), NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- , PO_4^{3-} , SiO_2 , DIN, relaciones DIN/ PO_4^{3-} y DIN/ SiO_2 , en ($\mu\text{mol L}^{-1}$), por estrato: S (< 10 m), M y H, en estaciones al O.....	70
Tabla 8. Concentraciones \bar{X} de Chl - a (mg m^{-3}), NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- , PO_4^{3-} , SiO_2 , DIN, relaciones DIN/ PO_4^{3-} y DIN/ SiO_2 , en ($\mu\text{mol L}^{-1}$), por estrato: S (< 10 m), M y H, en lado E.....	73
Tabla 9. Concentraciones \bar{X} de Chl - a (mg m^{-3}), NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- , PO_4^{3-} , SiO_2 , DIN, relaciones DIN/ PO_4^{3-} y DIN/ SiO_2 , en ($\mu\text{mol L}^{-1}$), por estrato: S (< 10 m), M y H, en lado O.....	73
Tabla 10. Especies de <i>Trichodesmium</i> , conteo de tricomas libres y longitud y anchura \bar{X} (μm), en estaciones al E y O de la isla Cozumel.....	75
Tabla 11. Colonias de <i>Trichodesmium</i> , conteo de su número de tricomas y longitud y anchura máximas (μm) (observadas solamente en estaciones al O).....	76

Tabla 12. Análisis permutacional de la varianza (PERMANOVA) sobre la densidad de *Trichodesmium* (tri L⁻¹), respecto a los factores (fuentes de variación) de lado y estrato, así como para la interacción entre lado y estrato (estrato: lado). DF: Grados de libertad; SS: Suma de cuadrados; R²: coeficiente de determinación; F: estadístico F; p: valor de significancia estadística. Los resultados significativos (p < 0.05) están marcados en negrita..... 77

Tabla 13. Análisis permutacional de la varianza (PERMANOVA) sobre el biovolumen (mm³ L⁻¹), el C (µg L⁻¹) y N (µg L⁻¹) de *Trichodesmium*, respecto a los factores (fuentes de variación) de lado y estrato, así como para la interacción entre lado y estrato (estrato: lado). DF: Grados de libertad; SS: Suma de cuadrados; R²: coeficiente de determinación; F: estadístico F; p: valor de significancia estadística. Los resultados significativos (p < 0.05) están marcados en negrita. 78

Tabla 14. Comparación múltiple de medias (método Tukey) sobre la densidad de *Trichodesmium* (tri L⁻¹), respecto a los pares de estratos. p ajustado: valor de significancia estadística ajustado. Los resultados significativos (p ajustado < 0.05) están marcados en negrita. 78

Tabla 15. Comparación múltiple de medias (método Tukey) sobre el biovolumen de (mm³ L⁻¹) y el C y N (µg L⁻¹) de *Trichodesmium*, respecto a los pares de grupos formados con los factores de lado y estrato, así como para la interacción entre lado y estrato (estrato: lado). p ajustado: valor de significancia estadística ajustado. Los resultados significativos (p ajustado < 0.05) están marcados en negrita. 79

Tabla 16. Abundancia (n) y densidad de tricomas (tri L⁻¹), biovolumen (mm³ L⁻¹), C (µg L⁻¹) y N (µg L⁻¹) de *Trichodesmium*, en las estaciones y \bar{X} al E de Cozumel. Se indica el estrato de profundidad en el que se recolectaron las muestras: S (< 10 m), M y H. Los * en la columna de abundancia y densidad señalan que en estas estaciones no hubo registros de *Trichodesmium* debido a que no se recolectaron muestras de agua concentrada de fitoplancton..... 80

Tabla 17. Abundancia (n) y densidad de tricomas (tri L⁻¹), biovolumen (mm³ L⁻¹), C (µg L⁻¹) y N (µg L⁻¹) de *Trichodesmium*, en las estaciones y \bar{X} al O de Cozumel. Se indica el estrato de profundidad en el que se recolectaron las muestras: S (< 10 m), M y H..... 81

Tabla 18. Promedios de abundancia promedio de tricomas (n), densidad de tricomas (tri L⁻¹), biovolumen (mm³ L⁻¹), C (µg L⁻¹) y N (µg L⁻¹) de *Trichodesmium*, por estrato: S, M y H y por lado E y O de isla Cozumel. 82

Tabla 19. Regresiones entre la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L⁻¹) y los parámetros biológicos, químicos, físicos e hidrodinámicos. Las regresiones seleccionadas se basaron en el valor de R² más alto y la significancia estadística (p < 0.05), exploradas para los diferentes parámetros mediante regresiones lineales, polinomiales y exponenciales. Los resultados significativos están marcados en negrita. 103

Lista de *Ecuaciones*:

Ecuación 1. Ecuación simplificada de Navier - Stokes.....	18
Ecuación 2. Ecuación de la vorticidad absoluta.	20
Ecuación 3. Ecuación de la velocidad angular.	22
Ecuación 4. Ecuación de la divergencia.	22
Ecuación 5. Ecuación de la frecuencia de Brunt-Väisälä.	24
Ecuación 6. Ecuación del número de Richardson.	24
Ecuación 7. Estimación de la Chl - a mediante la ecuación de Jeffrey & Humphrey (1975).....	39
Ecuación 8. Ecuación para convertir la concentración de nutrientes de $\mu\text{g-at}$ (N, P o Si) L^{-1} a $\mu\text{mol L}^{-1}$	40
Ecuación 9. Determinación de la concentración de NH_4^+ (Strickland & Parsons, 1972).....	40
Ecuación 10. Determinación de la concentración de NO_2^- (Strickland & Parsons, 1972).....	41
Ecuación 11. Determinación de la concentración de NO_3^- (Strickland & Parsons, 1972).....	42
Ecuación 12. Determinación de la concentración de PO_4^{3-} (Strickland & Parsons, 1972).....	42
Ecuación 13. Determinación de la concentración de SiO_2 (Strickland & Parsons, 1972).....	43
Ecuación 14. Determinación de la concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (DIN).....	43
Ecuación 15. Determinación de la magnitud de la corriente.	47
Ecuación 16. Determinación de la energía cinética.....	47
Ecuación 17. Determinación de la vorticidad adimensional.	47
Ecuación 18. Determinación de la velocidad angular.....	48
Ecuación 19. Determinación de la divergencia.....	48
Ecuación 20. Determinación de la frecuencia de Brunt-Väisälä (TEOS-10, 2010).....	49
Ecuación 21. Determinación del número de Richardson.....	49

Ecuación 22. Ecuación para la estimación del biovolumen de tricomas libres de *Trichodesmium*, según el modelo de cilindro elíptico de Miyai (1988)..... 52

Ecuación 23. Ecuación para la estimación del biovolumen de colonias aciculares de *Trichodesmium*, según el modelo de cono elíptico de Miyai (1988). 52

1. Introducción

Trichodesmium spp. (en adelante *Trichodesmium*) es crucial para la producción primaria y secundaria marina por su capacidad diazotrófica y por su contribución a la biomasa primaria en ecosistemas acuáticos. En océanos tropicales y subtropicales puede representar hasta el 50% de la nueva producción a nivel global (Capone et al., 1997, 2005; Karl et al., 2002; Mahaffey et al., 2005). Dada su importancia, existen numerosos estudios sobre su distribución y factores que la regulan (Aristegui et al., 2017; Capone et al., 1998; Fernández et al., 2010; Figueroa-Torres, 1994; González Taboada et al., 2010; Holl et al., 2007; Jiang et al., 2015; Karl et al., 1992; Navarro et al., 2000; Sacilotto Detoni et al., 2016).

En el Caribe mexicano, los estudios previos se han centrado principalmente en la distribución de su abundancia (Rodríguez-Gómez et al., 2022; Troccoli Ghinaglia et al., 2004), y no han proporcionado información sobre su contribución a los aportes de carbono (C) y nitrógeno (N) en la región. En términos de abundancia se ha reportado que es uno de los géneros dominantes en la comunidad fitoplanctónica, por lo que su contribución en cuanto a biomasa primaria podría resultar significativa en un ambiente oligotrófico como el Caribe mexicano. Esta región es de gran importancia estratégica, tanto en términos de biodiversidad marina como por potencial energético derivado de la energía de las corrientes marinas (Alcérreca-Huerta et al., 2019).

Entre los principales factores abióticos que regulan la distribución de *Trichodesmium* se encuentran: la alta temperatura, bajos niveles de nitrógeno en formas biodisponibles y baja concentración de nutrientes (oligotrofia). Se prevé que la mayoría de estos factores se modifiquen a raíz del cambio climático (Boyd y Doney, 2002), por lo que es de importancia generar conocimiento de base sobre la distribución y aportes de *Trichodesmium* en la región. Además, el incremento de la actividad antrópica y su influencia en la zona costera del Caribe mexicano repercuten en la disponibilidad de nutrientes en la región. Esto se ve acentuado por el notable incremento poblacional en Cozumel de 79,535 habitantes en 2010

(INEGI, 2010) a 88,626 habitantes en 2020 (INEGI, 2020), lo que representa un aumento del 11.4%. Además, Cozumel constituye un destino turístico importante a nivel mundial por los arrecifes coralinos que alberga, por lo que la economía local está íntimamente ligada a la salud de los ecosistemas marinos adyacentes (Palafox-Muñoz y Collantes, 2009). Por otro lado, existe interés en el aprovechamiento de energías renovables por corrientes marinas en el área por lo que este estudio generará conocimiento para poder evaluar sus impactos. Por lo anterior, comprender cómo los distintos factores oceanográficos físicos, químicos e hidrológicos interaccionan y afectan a *Trichodesmium* es fundamental para evaluar el impacto potencial de los distintos cambios en el medio.

Cozumel presenta características batimétricas, hidrológicas e hidrodinámicas diferentes a ambos lados de la isla que hacen del sitio un laboratorio natural (Rodríguez-Gómez et al., 2022) para analizar los efectos de distintas variables.

La presente investigación pretende generar conocimiento y contribuir en el entendimiento de cómo *Trichodesmium* contribuye a los aportes de C y N mediante su biomasa, así como su posible relación con las condiciones oceanográficas circundantes. Por lo tanto, este trabajo puede brindar elementos para establecer una base de conocimiento que permita evaluar posibles impactos derivados del cambio climático o la actividad antrópica en dichos aportes. Se prevé que los resultados de esta investigación puedan contribuir para futuras investigaciones dirigidas a la toma de decisiones en el manejo costero, por ejemplo, en términos de las regulaciones en la descarga de las aguas residuales al medio marino o en el estudio de los efectos del calentamiento global.

1.1 Antecedentes

En esta sección se recopila información sobre estudios previos de la cianobacterias diazotróficas *Trichodesmium*, sobre su distribución y abundancia, y las variables ambientales que la regulan, así como sobre la importancia de sus efectos en el medio marino. Se hace hincapié en ambientes tropicales y subtropicales, con un enfoque particular en el mar Caribe. Asimismo, se recopila información sobre algunas condiciones en la región alrededor de la isla de Cozumel, entre las que se encuentran: distribución y características de las masas de agua, características hidrodinámicas y batimétricas dominantes, así como las concentraciones de nutrientes inorgánicos.

1.1.1 *Trichodesmium*

Trichodesmium es un género de cianobacterias filamentosas relevante debido a su naturaleza diazotrófica, que es la capacidad de fijar N_2 a amonio (NH_4^+), misma que puede contribuir entre el 25% y el 50% del N biodisponible en los océanos del mundo (Capone et al., 1997; Karl et al., 2002; Mahaffey et al., 2005).

Se estima que, en los océanos y mares tropicales y subtropicales oligotróficos, en donde principalmente se distribuye este género, contribuye con la fijación de aproximadamente 50 a 80 Tg de N año⁻¹ (Capone et al., 1997; Jiang et al., 2015; Shiozaki et al., 2017; Tang et al., 2020). La fijación de N alivia las limitaciones en la producción primaria, lo que permite el sustento de una mayor biomasa y por ende el almacenamiento de mayores cantidades de carbono en el compartimento biótico (Karl et al., 2002; Sun, 2011), contribuyendo a regular los equilibrios globales de dióxido de carbono (CO_2) entre la atmósfera y el océano (Falkowski, 1997).

Además de su contribución a la producción primaria y secundaria a través de la generación de amonio mediante la fijación de N_2 (Capone et al., 1997; Karl et al., 2002; Mahaffey et al., 2005), la biomasa de *Trichodesmium* constituye una fuente de alimento importante para los consumidores primarios, pues contiene formas de N fácilmente asimilables por otros organismos (Carpenter et al., 2004; Escribano y Castro, 2004).

1.1.1.1 Dominancia en ambientes tropicales y subtropicales

Trichodesmium presenta una alta abundancia y dominancia en diversos ambientes tropicales y subtropicales. Por ejemplo, en el estrecho de Makassar en Indonesia, se determinó que dominaban las comunidades fitoplanctónicas con una densidad relativa > 60% (Rachman et al., 2021), y en el océano Atlántico suroccidental subtropical dominó y contribuyó con más del 60% a la clorofila - a (Chl - a) en dos temporadas climáticas (Lima et al., 2019).

Esta dominancia podría resultar en floraciones algales nocivas como es el caso de un registro en las aguas costeras de la India en el 2008, la cual afectó la calidad del agua al aumentar drásticamente la concentración de amonio hasta los 284.36 $\mu\text{mol L}^{-1}$ (Mohanty et al., 2010). Se ha registrado que, durante la fase terminal de tales florecimientos *Trichodesmium* libera enormes cantidades de amonio, pigmentos, carbono orgánico disuelto (Aristegui et al., 2017; Mohanty et al., 2010) y toxinas, tales como las trichotoxinas (Schock et al., 2011), paliotoxinas (Kerbrat et al., 2010) y neurotoxinas (Cox et al., 2005). Se ha documentado que estas toxinas provocan efectos adversos, incluso mortalidad, en las larvas de crustáceos (Narayana et al., 2014; Sacilotto Detoni et al., 2016). En costas de México no se han registrado florecimientos nocivos del género (Figueroa-Torres, 1994; Troccoli Ghinaglia et al., 2004).

1.1.1.2 Regulación ambiental

La distribución y por consiguiente la producción y fijación de C y N por parte de *Trichodesmium* se encuentra limitada por diversos factores ambientales. Diversos autores argumentan que la temperatura es uno de los más importantes. Según Capone et al. (1997), la temperatura más baja para el crecimiento de *Trichodesmium* es de 20 °C. Estudios posteriores, como el de Fu et al. (2014), demostraron que los límites térmicos de *Trichodesmium* varían entre 18 °C y 30 °C, con una temperatura óptima de crecimiento que se sitúa aproximadamente en los 26 °C. Un estudio realizado un año antes por Bergman et al. (2013) informó que el rango de temperatura óptima de crecimiento se encuentra entre 24 °C y 30 °C. Por otro lado, algunos autores reportaron que la distribución de *Trichodesmium* no está

relacionada con la temperatura por sí misma, sino que su abundancia se ve favorecida por condiciones de alta irradiancia solar, una capa de mezcla poco profunda, de alrededor de 100 m, una columna de agua estable y condiciones oligotróficas (Carpenter et al., 2004; Hood, 2004).

La estratificación se ha identificado como un factor que determina la abundancia de las comunidades de fitoplancton (Mena et al., 2019) y se ha reportado que aguas estratificadas inhiben la productividad (Lozier et al., 2011). Boyd y Doney (2002), integrando información de (i) forzamientos ambientales obtenidos de un modelo acoplado océano-atmósfera de circulación, (ii) un modelo de dinámica ecológica para capas de mezcla y (iii) bases de datos de nutrientes subsuperficiales y depósitos de hierro atmosférico en el mar, predijeron un incremento del 27% en la fijación de N por diazotrofia mediada por *Trichodesmium* asociada a los efectos combinados de la reducción del espesor de la capa de mezcla, la mayor estratificación de la columna de agua y cambios en la distribución de nutrientes.

En el contexto actual y futuro de calentamiento global, la profundidad y estabilidad de la capa de mezcla podrían verse influenciadas por el esperado aumento de la temperatura de la superficie del mar (Bopp et al., 2001; Cox et al., 2000). Este incremento en la temperatura estaría asociado con una mayor intensidad de la estratificación, lo que reduciría la disponibilidad de nutrientes debido al menor intercambio vertical generado por dicha estratificación (Boyd y Doney, 2002). Además, un factor extra para considerar es que el calentamiento global también se ha sugerido que puede alterar las velocidades de las corrientes marinas, lo que a su vez podría afectar la mezcla de la columna de agua (Peng et al., 2022). Como resultado, estos factores provocarían cambios en la distribución, abundancia y productividad de *Trichodesmium*.

La capacidad de fijar N₂ permite a *Trichodesmium* proliferar en ambientes con baja disponibilidad de otros nutrientes nitrogenados, por lo que es un buen competidor en aguas pobres en nutrientes. De hecho, la proliferación de *Trichodesmium* está limitada principalmente por el fósforo (P) y el hierro (Fe) y no

por el N como sucede para la mayoría de los organismos fitoplanctónicos (Berman-Frank et al., 2007; Glibert & Burkholder, 2011; Sañudo-Wilhelmy et al., 2001). El fitoplancton asimila N y P aproximadamente en una proporción fija de 16N:1P, por lo cual una entrada de N por fijación aumenta la absorción de P, volviéndose este último nutriente limitante para *Trichodesmium* (Nuester et al., 2012; Sañudo-Wilhelmy et al., 2001; Ye et al., 2012). Por otro lado, la disponibilidad de Fe se considera un factor crucial que limita la distribución, el crecimiento y la actividad metabólica de *Trichodesmium* (Berman-Frank et al., 2007; Falkowski, 1997; Richier et al., 2012). Esto debido a que la enzima clave para la fijación de N₂, la nitrogenasa, contiene Fe (Berman-Frank et al., 2001, 2007; Richier et al., 2012).

1.1.1.3 Distribución y abundancia en el mar Caribe y sus alrededores

Trichodesmium ha sido registrado en la región del mar Caribe, que es un ejemplo claro de aguas oligotróficas permanente estratificadas (Carpenter y Price, 1977; Navarro et al., 2000; Rodríguez-Gómez et al., 2022). Sin embargo, la información disponible sobre *Trichodesmium* es parcial y poco actualizada. En general, la información existente se limita a las tasas de fijación de C y N, o bien a su abundancia. Por ejemplo, se han reportado diversas estimaciones en cuanto las tasas de fijación biológica de N₂: 1.3 mg m⁻² día⁻¹ (Carpenter y Price, 1977), 0.004 - 0.228 mmol m⁻² día⁻¹ (Capone et al., 1997) y 0.70 y 3.57 mmol m⁻² día⁻¹ (Carpenter & Romans, 1991). En términos de abundancia, se ha reportado una abundancia variable de *Trichodesmium* de entre 1 a 700 colonias m⁻³ o aproximadamente entre 100 a 70,000 cel L⁻¹ en la región Caribe oriental influenciada por la descarga del río Orinoco (Navarro et al., 2000). En el Caribe mexicano, se han reportado abundancias de hasta 89,522 cel L⁻¹, en aguas oceánicas alrededor de Cozumel (Rodríguez-Gómez et al., 2022) y de hasta 3,600 cel L⁻¹ en la zona costera de la misma isla (comunicación personal: Vanesa Papiol).

1.1.2 Condiciones en Cozumel y su influencia en la distribución de *Trichodesmium*

1.1.2.1 Características batimétricas e hidrodinámicas

Cozumel está rodeada por una estrecha plataforma continental y sus características batimétricas son contrastantes en cada uno de sus lados. En el lado E la pendiente del talud continental es muy pronunciada y alcanza profundidades mayores a 2000 m (Athié et al., 2011). En el lado O de la isla se encuentra el canal de Cozumel, el cual separa la isla de la península de Yucatán y presenta 18 km de ancho con profundidades del orden de 400 m (Alcérreca-Huerta et al., 2019).

De manera muy importante, la hidrodinámica de la isla y sus inmediaciones se encuentra dominada por la intensa corriente de Yucatán (CY), con una velocidad promedio cerca de los 1.5 m s^{-1} y una dirección persistente hacia el norte (Athié et al., 2011; Carrillo et al., 2015; Ochoa et al., 2001; Sheinbaum, 2002). En el lado O de la isla, la CY se intensifica debido a un efecto de constricción y canalización por la presencia del canal de Cozumel (Alcérreca-Huerta et al., 2019; Athié et al., 2011). Esto provoca diferencias en la profundidad y estabilidad de la capa de mezcla, así como en la disponibilidad de nutrientes, entre ambos lados de la isla (Rodríguez-Gómez et al., 2022). Considerando que ambos factores son importantes para la distribución de *Trichodesmium*, se puede considerar que Cozumel puede constituir un laboratorio natural para estudiar su influencia.

La intensificación de la corriente en el canal, además, ha adquirido importancia debido a la posibilidad de aprovechamiento de su potencia para satisfacer las demandas energéticas de la población de la isla Cozumel. En 2015, la Secretaría de Energía (SENER) y el CONACyT promovieron un proyecto en el canal de Cozumel (Centro Mexicano de Innovación en Energía - Océano: CEMIE-Océano¹) para investigar las opciones de aprovechamiento energético de las corrientes del océano. En 2017 se reportó que la zona es uno de los lugares más adecuados para la instalación de turbinas debido a la intensidad de las corrientes

¹ <https://cemieoceano.mx/>

marinas (SECTUR, 2017). Según el estudio por Alcérreca et al. (2019), la isla Cozumel podría abastecerse de 3.2 MW (aproximadamente el 10% de su consumo eléctrico) a partir de la CY en la región, considerando una entrega de potencia utilizando turbinas de eje horizontal y la teoría *Blade Element Momentum*.

1.1.2.2 Concentración de nutrientes inorgánicos

En cuanto a los nutrientes inorgánicos reportados en Cozumel o sus inmediaciones, diversos autores a lo largo de diferentes años han proporcionado la siguiente información: Berberian y Starr (1977), en sus estudios de las aguas epipelágicas en los alrededores de Cozumel, registraron valores de nitratos (NO_3^-) $< 5 \mu\text{mol L}^{-1}$, silicatos (SiO_2) $< 5 \mu\text{mol L}^{-1}$ y fosfatos (PO_4^{3-}) $< 5 \mu\text{mol L}^{-1}$. En una investigación llevada a cabo en aguas costeras de Akumal y Bahía Xaak, cerca de Cozumel, Mutchler et al. (2007) reportaron concentraciones de NO_3^- de $3.3 \mu\text{mol L}^{-1}$, NH_4^+ de $2 \mu\text{mol L}^{-1}$ y PO_4^{3-} de $0.3 \mu\text{mol L}^{-1}$. Finalmente, en el estudio más reciente realizado por Rodríguez-Gómez et al. (2022) en las aguas epipelágicas alrededor de Cozumel, se registraron valores de NO_3^- de $13.6 \mu\text{mol L}^{-1}$, NH_4^+ de $0.10 \mu\text{mol L}^{-1}$, PO_4^{3-} de $1.02 \mu\text{mol L}^{-1}$ y SiO_2 de $14.69 \mu\text{mol L}^{-1}$. En este último trabajo, también se encuentra que en la haloclina, la proporción N:P es aproximadamente 16:1, valor similar a la proporción que el fitoplancton comúnmente asimila.

El crecimiento poblacional y el aumento de las actividades humanas en la zona costera han incrementado significativamente el flujo de nutrientes hacia los ecosistemas acuáticos (Rabalais et al., 2014). Esto ha provocado impactos como la alteración del funcionamiento de dichos ecosistemas, resultando, por ejemplo, en la pérdida de biodiversidad y la degradación de la calidad del agua (Rabalais et al., 2014).

En el Caribe mexicano, la afluencia turística también contribuye de manera importante a la alteración de la calidad del agua (Hernández-Terrones et al., 2015). Este fenómeno se manifiesta a través del aumento en la introducción de aguas residuales, destacando la presencia de compuestos nitrogenados (Larsen et al., 2013). Este incremento en compuestos nitrogenados puede desencadenar la eutrofización, que es una de las principales amenazas para las zonas costeras a

nivel global (Malone y Newton, 2020). La eutrofización, a su vez, impacta los procesos de producción biológica y las características físico-químicas de los ecosistemas costeros, provocando alteraciones en su estructura y funcionamiento (Malone y Newton, 2020). Se ha observado que los ecosistemas marinos costeros típicamente oligotróficos experimentan cambios en su estructura y funcionamiento ecológico debido al aumento en la disponibilidad de nutrientes nitrogenados (Troccoli et al., 2004). En Cozumel, el incremento del turismo (Palafox-Muñoz y Collantes, 2009) cobra relevancia, ya que se ha observado que el aumento de nutrientes, proveniente tanto de la diazotrofia de *Trichodesmium* favorecida por el calentamiento global (sección 1.1.1.2) como del aporte de estos por fuentes antrópicas, podría favorecer el crecimiento del sargazo u otras macroalgas (Lapointe et al., 2021), generando impactos significativos en los arrecifes de coral (Arias-González et al., 2017; van Tussenbroek et al., 2017).

1.2 Preguntas de investigación

1. ¿Cómo se distribuye *Trichodesmium* alrededor de la isla de Cozumel?
2. ¿Cuáles son los aportes de C y N por la biomasa *Trichodesmium*?
3. ¿Cuál es la relación de las condiciones oceanográficas alrededor de la isla de Cozumel con la distribución y los aportes de *Trichodesmium*?

1.3 Hipótesis

Se espera que la distribución de *Trichodesmium* alrededor de la isla de Cozumel en la zona epipelágica esté influenciada por las condiciones ambientales oceanográficas e hidrodinámicas particulares de la zona. Concretamente, se espera que las temperaturas cálidas y el medio estratificado característico de las aguas en Cozumel favorezcan una amplia distribución de *Trichodesmium* y por ende un alto aporte de C y N por su biomasa, contribuyendo así a la producción primaria y secundaria en esta zona oligotrófica.

El aporte alto de C y N por la biomasa de *Trichodesmium* afianzaría su rol tan importante y su capacidad competitiva en medios oligotróficos, esto atribuyendo a una relevante capacidad diazotrófica. Se anticipa también cierta relación entre la biomasa de *Trichodesmium* y las concentraciones de Chl - *a* y de nutrientes inorgánicos.

1.4 Justificación

Trichodesmium es esencial para la producción primaria y secundaria en ecosistemas marinos, ya que fija N y aporta mediante su biomasa al ciclo del C y N, pudiendo representar hasta el 50% de la nueva producción en océanos tropicales y subtropicales. Aunque su importancia es reconocida, existe una notable falta de información sobre su distribución en la región del Caribe mexicano y la influencia de las condiciones oceanográficas locales sobre ésta. Esta carencia limita la comprensión del rol de estas cianobacterias en los procesos ecosistémicos y su posible respuesta frente a las alteraciones ambientales asociadas al cambio global, lo que impide la implementación de estrategias de gestión de recursos adecuadas.

Dada la relevancia de Cozumel como destino turístico y su potencial energético, es importante estudiar cómo la variabilidad de las condiciones hidrológicas e hidrodinámicas afecta a *Trichodesmium*, ya que su capacidad diazotrófica puede verse alterada significativamente por las modificaciones potenciales en el medio. Esta investigación abordará esta brecha de conocimiento al analizar la distribución y los aportes de C y N de *Trichodesmium* en relación con las condiciones oceanográficas locales, proporcionando información relevante para la conservación y manejo sostenible de esta región estratégica.

1.5 Objetivos

1.5.1 Objetivo General

Investigar la distribución y aportes de C y N por la biomasa de *Trichodesmium* y su relación con las condiciones oceanográficas e hidrodinámicas en la zona epipelágica alrededor de Cozumel.

1.5.2 Objetivos Particulares

- Describir las condiciones oceanográficas alrededor de la isla Cozumel.
- Caracterizar la distribución horizontal y vertical de *Trichodesmium* alrededor de la isla Cozumel, identificando patrones de abundancia.
- Cuantificar los aportes de C y N por la biomasa de *Trichodesmium* en la región de Cozumel.
- Analizar la relación entre la distribución y los aportes de *Trichodesmium* y las condiciones oceanográficas locales.
- Discutir como por medio de la presente investigación se podría aportar al manejo costero en Cozumel.

2. Marco teórico

2.1 Ecología y distribución vertical de *Trichodesmium*

A nivel morfológico se han clasificado cinco especies de *Trichodesmium*: *T. erythraeum*, *T. thiebauthii*, *T. tenue*, *T. hildebrandtii* y *T. contortum*, que suelen coexistir (Karl et al., 2002).

Las especies del género *Trichodesmium* son cianobacterias filamentosas diazotróficas no heterocísticas (Capone et al., 1997). Sus filamentos reciben el nombre de tricomas y cada uno de éstos contiene en promedio 100 células (Capone et al., 1997; Carpenter y Capone, 1992; Letelier y Karl, 1996). Generalmente, las células tienen un diámetro de 5 a 15 μm y pueden alcanzar una longitud de hasta 50 μm (Capone et al., 1997). Tienen la capacidad de vivir como tricomas libres o formando colonias, pero se ha sugerido que la abundancia de tricomas libres supera la abundancia de colonias en la columna de agua (Carpenter et al., 2004; González Taboada et al., 2010). Las colonias presentan 2 formas típicas: esférica (*Figura 1*) y acicular o de mechón (*Figura 2*), y suelen tener una longitud o diámetro de entre 2 y 5 mm, con una media de 200 tricomas por colonia (Carpenter, 1983; Janson et al., 1995).

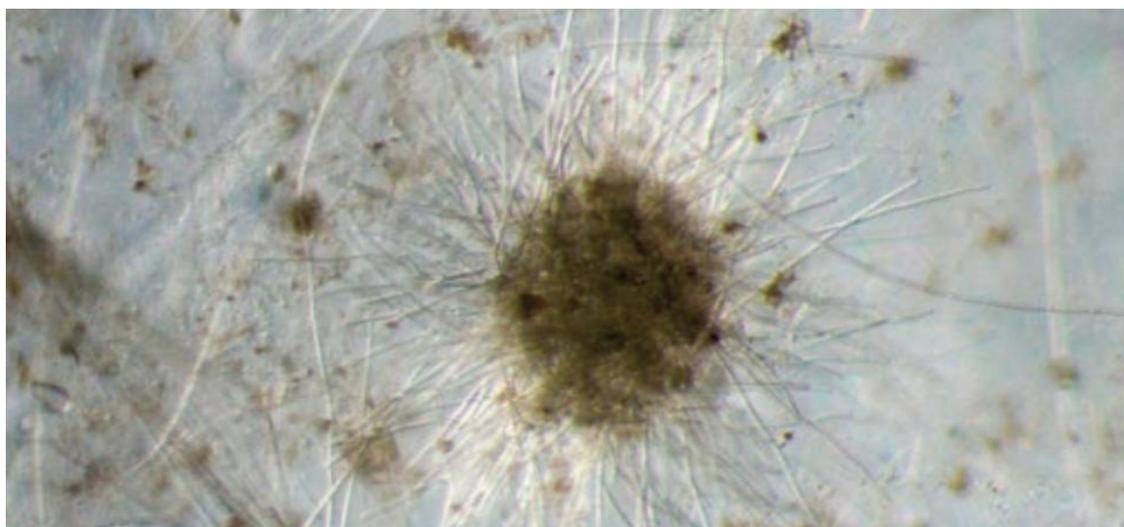


Figura 1. Colonia esférica de *Trichodesmium thiebauthii* (Aké-Castillo et al., 2019).



Figura 2. Colonia acicular de *Trichodesmium erythraeum* (Aké-Castillo et al., 2019).

Típicamente, las densidades máximas de *Trichodesmium* se encuentran a una profundidad de 10 a 40 m (Capone et al., 1997). Esta distribución vertical podría estar asociada a la dependencia de estas cianobacterias a condiciones estables de la columna de agua, poca turbidez y alta penetración de la luz (Capone et al., 1997; Carpenter y Roenneberg, 1995). La distribución exitosa de *Trichodesmium* en estos entornos se atribuye en parte a su capacidad de flotación, la cual es posible gracias a la presencia de una vacuola gaseosa grande en el interior de sus células y su habilidad para almacenar carbohidratos, lo que le permite migrar verticalmente en la columna de agua en busca de nutrientes. Por lo tanto, los patrones de distribución en la columna de agua de *Trichodesmium* pueden variar ampliamente según la región y las condiciones oceanográficas locales (Jiang et al., 2015).

2.2 Columna de agua en un sistema estratificado oligotrófico

La estratificación ocurre cuando las capas superficiales de una columna de agua se separan de las capas profundas debido a las variaciones en la temperatura, salinidad y densidad (esta última resultado de las primeras dos).

Las aguas del Caribe mexicano, incluidas las que rodean la isla de Cozumel, han sido ampliamente reportadas como estratificadas (Carpenter y Price, 1977; Navarro et al., 2000; Rodríguez-Gómez et al., 2022) y oligotróficas (Rioja-Nieto et al., 2019; Rodríguez-Gómez et al., 2022). El comportamiento de la temperatura, salinidad y densidad en la columna de agua provocan el fenómeno de la estratificación que a su vez confiere que el sistema sea considerado como oligotrófico (Rioja-Nieto et al., 2019; Rodríguez-Gómez et al., 2022), puesto que la estratificación refuerza la separación de las aguas superficiales pobres en nutrientes de las profundas relativamente ricas en éstos (Carpenter y Price, 1977; Navarro et al., 2000; Rodríguez-Gómez et al., 2022). Es decir, la oligotrofia a menudo también está asociada con la ausencia de mezcla advectiva que propicia la estratificación y dificulta el transporte de nutrientes desde las capas más profundas, pudiendo limitar la productividad biológica en la superficie (Rodríguez, 2020). Las concentraciones de nutrientes limitantes (P y Fe) en la zona, también podrían resultar cruciales para las cianobacterias (Rodríguez-Gómez et al., 2022; Tyrrell, 2003)

Las condiciones dentro de la columna de agua anteriormente mencionadas, suelen mostrar una zona donde cambian abruptamente con la profundidad, la cual se denomina “clina”. Respectivamente, para la temperatura, salinidad, densidad y nutrientes, sus clinas comúnmente son nombradas termoclina, haloclina, picnoclina y nutriclina. En el Caribe mexicano, la profundidad de la termoclina y haloclina son relativamente estables y la columna de agua epipelágica permanece estratificada durante todo el año (De Queiroz et al., 2015).

Otro factor para considerar dentro del sistema estratificado y oligotrófico del Caribe mexicano es la capa de mezcla, la cual dentro de la zona superficial de la columna de agua es donde la temperatura, salinidad y densidad son relativamente uniformes, condición que también limita y separa los nutrientes del fondo con la

superficie (Merino, 1997; Pickard, 1964). Debajo de la capa de mezcla comúnmente se encuentra la capa con mayor concentración de clorofila, la cual se denomina capa de máximo de fluorescencia, esta es una capa con suficiente disponibilidad de luz y relativamente alta concentración de nutrientes, las cuales son condiciones propicias para el crecimiento del fitoplancton (Falkowski & Raven, 2013).

Procesos como la advección, formación de remolinos, estabilidad y mezcla de las capas de agua pueden ser determinantes en la presencia de *Trichodesmium*. Por ello, relacionar patrones de distribución con las condiciones oceanográficas e hidrodinámicas circundantes es esencial para evaluar su respuesta a la variabilidad ambiental y al cambio climático. En particular en la región de Cozumel, la distribución y actividad de *Trichodesmium* puede estar favorecida por la estratificación permanente (Carpenter y Price, 1977; Navarro et al., 2000; Rodríguez-Gómez et al., 2022).

2.3 Condiciones oceanográficas e hidrodinámicas

La mezcla e intercambio vertical en la columna de agua, y, por consiguiente, las condiciones de estratificación, pueden ser afectadas por una variedad de procesos. Los conceptos fundamentales que influyen en estos fenómenos son las masas de agua, la vorticidad y procesos de divergencia/convergencia, y la estratificación o estabilidad de la columna de agua (Cruz Gómez et al., 2008).

2.3.1 Masas de agua

El estudio de las diversas propiedades del agua como son la temperatura, salinidad, oxígeno disuelto y nutrientes, ha permitido comprender su distribución y dinámica, lo que a su vez también ha permitido conocer a más profundidad procesos como la circulación termohalina por corrientes oceánicas o el cambio climático (Emery, 2003). Los estudios también han permitido encontrar cuerpos de agua con características particulares de temperatura, salinidad y densidad, que se denominan masas de agua. Estas masas de agua tienen origen en zonas específicas del océano, son cuantificables en cuanto a volumen y sus propiedades de temperatura, salinidad y geoquímicas son diferentes a las de los cuerpos de agua a su alrededor (Emery, 2003; Emery & Meincke, 1986).

Las masas de agua moldean la estructura vertical (bloques) del océano y a su vez describen las características dominantes en la distribución de las aguas oceánicas (Emery, 2003; Emery & Meincke, 1986). La estructura oceánica se define por la mezcla vertical y horizontal de las masas de agua, cuyas propiedades se diluyen gradualmente a medida que se transportan. Sin embargo, es posible identificar la zona de origen o formación donde estas masas de agua adquieren sus características básicas (Emery, 2003). Las masas de agua son creadas por procesos superficiales en locaciones específicas y posteriormente a su formación, se hunden y mezclan muy lentamente con otras masas de agua (Tomczak & Godfrey, 1994). Los movimientos y fuerza de mezcla de las masas de agua son relativamente fáciles de determinar a partir de distribución de las propiedades del agua (Tomczak & Godfrey, 1994).

Las masas de agua se categorizan en aguas superficiales, intermedias, profundas y abisales. Las superficiales son fuertemente influenciadas por fluctuaciones en la interfaz océano/atmósfera, son relativamente pequeñas y tienen un amplio rango de variación de sus propiedades; por otro lado, las profundas y abisales son grandes, tienen largos periodos de vida y tienen un rango de variación de sus propiedades pequeño puesto que pasan mucho tiempo aisladas de la superficie (Emery, 2003).

Finalmente, las masas de agua se nombran según su área de mayor residencia y se escriben en mayúsculas para evitar confusión con otras aguas (no masas de agua) (Tomczak & Godfrey, 1994). Estas masas se describen comúnmente mediante gráficos comparativos de temperatura y salinidad ($T - S$), que también se relacionan directamente con la profundidad.

2.3.2 Condiciones barotrópicas y baroclínicas

Las corrientes geostróficas se generan por el equilibrio entre la fuerza del gradiente de presión y la fuerza de Coriolis. El gradiente de presión puede tener un origen barotrópico o baroclínico (Pedlosky, 1996). La consideración de las condiciones barotrópicas y baroclínicas juega un papel sumamente importante para entender la dinámica oceánica. Definirlas resulta útil para comprender su influencia en la distribución de nutrientes, la producción biológica y las estructuras hidrodinámicas oceánicas (p. ej. Remolinos de mesoescala, corrientes oceánicas y su influencia en masas de agua; Gill, 1982; Marshall et al., 1997). A continuación, se explican ambos tipos de condiciones a través de una ecuación simplificada de Navier – Stokes en la cual se omite la contribución de los esfuerzos (internos) debido a la viscosidad del fluido y fuerzas (externas) debido a la fricción, y se describe solamente para una dimensión (coordenadas espaciales x) (*Ecuación 1*).

$$\frac{Du}{Dt} = -fv - g \frac{\partial \eta}{\partial x} - \frac{g}{\rho} \int \frac{\partial \rho}{\partial x} dz$$

Ecuación 1. Ecuación simplificada de Navier - Stokes.

Donde:

$\frac{Du}{Dt} = \frac{\partial u}{\partial t} + u \frac{\partial u}{\partial x} + v \frac{\partial u}{\partial y} + w \frac{\partial u}{\partial z}$ se refiere a la derivada material o total de la velocidad de un flujo, compuesta de la derivada temporal o local de la velocidad ($\frac{\partial u}{\partial t}$) y los términos advectivos en el espacio debido al movimiento del fluido en las coordenadas espaciales x , y y z , y sus respectivas componentes de velocidad u , v y w ($u \frac{\partial u}{\partial x} + v \frac{\partial u}{\partial y} + w \frac{\partial u}{\partial z}$); $f v$ es el parámetro de Coriolis; $g \frac{\partial \eta}{\partial x}$ representa el efecto del gradiente de nivel de la superficie oceánica en la generación de corrientes asociado a la acción de la gravedad (g) y a variaciones del nivel del mar (η) en el espacio ($\frac{\partial \eta}{\partial x}$ en la dimensión x).

En condiciones barotrópicas, las ecuaciones simplificadas de movimiento quedan reducidas a estos tres términos definidos anteriormente. Esto implica que, al no existir gradientes horizontales de densidad (ρ) en las masas de agua de una zona a otra, los gradientes de presión horizontales en el océano solo dependen de las variaciones del nivel del mar. En estas condiciones, las isopicnas (superficies de densidad constante) son paralelas a las isóbaras (superficies de presión constante) (Pond & Pickard, 1994). Por otro lado, la inclusión del término $\frac{g}{\rho} \int \frac{\partial \rho}{\partial x} dz$ en la *Ecuación 1* denota condiciones baroclínicas, en las cuales el movimiento generado por el balance entre el gradiente de nivel del mar ($\frac{\partial \eta}{\partial x}$), la gravedad (g) y la fuerza de Coriolis (f), se ve afectado por variaciones horizontales de densidad ($\frac{\partial \rho}{\partial x}$) en la columna de agua (de ahí la necesidad de integrar $\frac{\partial \rho}{\partial x}$ en profundidad, dz). Estas variaciones horizontales de densidad pueden generarse por intercambio de agua entre regiones con propiedades de masa de agua diferentes, la entrada de agua dulce proveniente de ríos o aguas subterráneas, entre otros. En estas condiciones y debido a la presencia de gradientes horizontales de densidad, las isopicnas no son paralelas a las isobaras (Pond & Pickard, 1994).

La Corriente de Yucatán es una corriente geostrófica muy importante que fluye hacia el norte a lo largo del canal de Yucatán (Athié et al., 2011; Ochoa et al., 2001). Esta corriente presenta principalmente condiciones barotrópicas debido a los gradientes de presión causados por las diferencias en el nivel del mar entre el Golfo

de México y el Caribe (Athié et al., 2011; Ochoa et al., 2001). Sin embargo, los gradientes horizontales de densidad en la columna de agua, también pueden contribuir a estas corrientes geostróficas.

2.3.3 Vorticidad - velocidad angular

La vorticidad es una medida física que representa la tendencia a la rotación de los fluidos. En el ámbito oceánico, su vinculación con flujos ascendentes y descendentes se manifiesta en el transporte de energía y de propiedades químicas, geológicas y biológicas del océano, tales como oxígeno, sedimentos en suspensión y nutrientes (Cruz Gómez et al., 2008). La vorticidad absoluta (V_A ; *Ecuación 2*) de las corrientes oceánicas se compone de dos tipos de vorticidad: vorticidad relativa (ζ) y vorticidad planetaria (f).

$$V_A = f + \zeta = 2\Omega \text{seno}(\phi) + \frac{\partial v}{\partial x} - \frac{\partial u}{\partial y}$$

Ecuación 2. Ecuación de la vorticidad absoluta.

Donde:

$f = 2\Omega \text{seno}(\phi)$, es la componente local de la vorticidad planetaria o parámetro de Coriolis en función de la velocidad angular de la Tierra ($\Omega = 7.29 \times 10^{-5} \text{ s}^{-1}$) y el seno de la latitud (ϕ); y $\zeta = \frac{\partial v}{\partial x} - \frac{\partial u}{\partial y}$ expresa la vorticidad relativa, la cual en dos dimensiones se refiere a las variaciones de las componentes u y v de la velocidad en la dimensión y y x , respectivamente. La vorticidad planetaria f se caracteriza por ser mayor en los polos ($\phi \approx 90^\circ$) y mínima en regiones ecuatoriales ($\phi \approx 0^\circ$), y se expresa con valores positivos en el hemisferio norte (ϕ positiva) y negativos en el hemisferio sur (ϕ negativa) (Stewart, 2008).

Por otro lado, la vorticidad relativa ζ denota la rotación de un fluido, debido a la diferencia entre cómo cambian las componentes de velocidad a lo largo del eje perpendicular a la componente (p.ej. cambio en $u(x)$ con respecto de y y viceversa). Adopta valores positivos o negativos según el sentido del giro y dependiendo del hemisferio.

La vorticidad relativa surge por ejemplo debido a la inercia de las corrientes en el océano y los efectos de fricción por la presencia de continentes o islas o variaciones en el relieve marino en la trayectoria del flujo (Stewart, 2008). En el hemisferio norte, los giros anticiclónicos (en sentido de las manecillas del reloj) exhiben vorticidad relativa negativa, mientras que los ciclónicos (contrario a las manecillas) presentan vorticidad relativa positiva; en el hemisferio sur, esta clasificación se invierte (Cruz Gómez et al., 2008; Salas-De-Leon et al., 1998).

En el presente trabajo, se calcula la ζ a partir del campo bidimensional de la velocidad y se divide entre f , lo que permite medir la importancia de la vorticidad relativa en comparación con la vorticidad planetaria. En otras palabras, se presenta la vorticidad como un parámetro adimensional, escalado con f para su interpretación, sin alterar el sentido de giro de la vorticidad (valores positivos y negativos). Una vorticidad adimensional menor que uno, indica la dominancia de la vorticidad planetaria en la zona; un número aproximado a uno indica que la vorticidad relativa y planetaria tienen magnitudes comparables; y un número mayor que uno indica que la vorticidad relativa es dominante (Holton, 2004). Todos los valores obtenidos de la vorticidad adimensional en este trabajo fueron menores que uno, lo que indica que la vorticidad planetaria domina los flujos en el área. En consecuencia y de esta sección en adelante, la vorticidad adimensional es mencionada a lo largo del trabajo simplemente como: vorticidad adimensional ($\vartheta = \frac{\zeta}{f}$).

Entre las implicaciones más importantes de la vorticidad en la dinámica oceánica se encuentra el mecanismo conocido como el bombeo de Ekman, el cual es un fenómeno que surge debido al esfuerzo rotacional del viento sobre la superficie oceánica y el efecto de la fuerza de Coriolis en profundidad en el movimiento generado por el viento. La vorticidad por tanto, genera el bombeo de Ekman de las capas de agua en profundidad y su consideración explica una circulación oceánica realista (Stewart, 2008; Tomczak & Godfrey, 1994b). El bombeo de Ekman y la vorticidad pueden favorecer el fenómeno de surgencias, las cuales

están asociadas con la advección de nutrientes y el favorecimiento de la producción biológica en el océano (Mann & Lazier, 2005).

Finalmente, la relación entre la vorticidad y la velocidad angular (ω ; *Ecuación 3*) es sumamente estrecha, siendo esta última simplemente la mitad de la vorticidad relativa. Ambos parámetros miden la rotación de un fluido, pero la velocidad angular describe la rotación alrededor de un eje fijo. Relacionar ambos parámetros permite obtener una visión más clara de la rotación del fluido, describir cuantitativamente remolinos, ciclones y anticiclones, y predecir su evolución (Cushman-Roisin & Beckers, 2011).

$$\omega = \frac{1}{2}(\zeta)$$

Ecuación 3. Ecuación de la velocidad angular.

2.3.4 Divergencia - convergencia

La divergencia (φ) es una medida de la tendencia de un fluido a separarse (divergencia, signo positivo) o concentrarse (convergencia, signo negativo), y se define de la siguiente manera (*Ecuación 4*),

$$\varphi = \frac{\partial u}{\partial x} \mp \frac{\partial v}{\partial y}$$

Ecuación 4. Ecuación de la divergencia.

Donde:

$\frac{\partial u}{\partial x}$ denota la variación de la componente u de la velocidad a lo largo de la dimensión x y $\frac{\partial v}{\partial y}$ indica la variación de la componente v de la velocidad en su dimensión y ; y el signo \mp se utiliza dependiendo del hemisferio: positivo para el hemisferio norte y negativo para el hemisferio sur.

En general, los fenómenos de divergencia y convergencia pueden estar relacionados con la ecuación de vorticidad y su conservación (Stewart, 2008). Esta relación es fundamental, por ejemplo, para comprender la dinámica de la circulación

oceánica y cómo las masas de agua responden a los cambios en su entorno (Pond & Pickard, 1994; Stewart, 2008).

En el hemisferio norte, los giros ciclónicos se destacan por la divergencia de masas de agua, elevando isotermas e isopicnas, fenómeno el cual se conoce como “upwelling” o surgencia. La elevación de las masas de agua implica que aguas frías y ricas en nutrientes del fondo marino asciendan hacia la superficie, beneficiando la producción primaria (Cruz Gómez et al., 2008; Rivera Hernández, 2013). Por su parte en este hemisferio, los giros anticiclónicos muestran convergencia y descenso de agua, este proceso que se conoce como “downwelling” o sumidero y resulta en que las isotermas e isopicnas desciendan, llevando consigo aguas superficiales cálidas y pobres en nutrientes hacia el fondo, lo que puede limitar la producción primaria (Cruz Gómez et al., 2008; Rivera Hernández, 2013). En el hemisferio sur, el sentido de rotación de los giros ciclónicos y anticiclónicos se invierten de sentido de rotación, afectando a su vez los fenómenos de divergencia y convergencia (Cruz Gómez et al., 2008; Pond & Pickard, 1994).

2.3.5 Frecuencia de Brunt-Väisälä y número de Richardson

Además de los parámetros anteriores asociados al movimiento debido a la inercia de las corrientes oceánicas y rotación planetaria, existen otros parámetros indicativos de los movimientos verticales dentro de la columna de agua propiciado por diferencias en la densidad de masas o parcelas de agua dentro de un fluido. La inestabilidad gravitacional o convectiva se refiere a condiciones en las que se genera un flujo vertical en la columna de agua debido a cambios en la temperatura y/o salinidad. Por ejemplo, en una columna de agua inicialmente estratificada, un fluido más denso puede superponerse a uno menos denso, lo que propicia que el flujo denso descienda y el menos denso ascienda, generando movimientos convectivos o mezclas turbulentas (Apel, 1987). Algunos fenómenos que generan este tipo de inestabilidad son los huracanes o tormentas/ciclones tropicales. Este tipo de inestabilidad puede analizarse mediante la determinación de los siguientes parámetros: la frecuencia de Brunt-Väisälä (N ; *Ecuación 5*) y el número de Richardson (Ri ; *Ecuación 6*).

$$N = \sqrt{\frac{-g}{\rho} \frac{\partial \rho}{\partial z}}$$

Ecuación 5. Ecuación de la frecuencia de Brunt-Väisälä.

$$Ri = \frac{N^2}{\left(\frac{\partial u}{\partial z}\right)^2}$$

Ecuación 6. Ecuación del número de Richardson.

Donde:

N es la frecuencia de Brunt-Väisälä;

$\frac{\partial u}{\partial z}$ es el gradiente de la velocidad en la dirección vertical z .

La frecuencia de Brunt-Väisälä (N) es conocida como frecuencia de estabilidad, estratificación o flotabilidad, y cuantifica la importancia de la estabilidad de un fluido, lo cual en otros términos puede interpretarse como la frecuencia vertical que es provocada por un desplazamiento vertical de una porción de fluido y es la frecuencia máxima de las ondas internas en el océano (Pond & Pickard, 1994; Stewart, 2008). Típicamente se mide en ciclos por hora (cycl h^{-1}).

Los valores más altos de N (indicativos de estratificación) generalmente se encuentran en la zona en donde el gradiente vertical de densidad es mayor, es decir, en la región de la pycnoclina. En aguas oceánicas, estos valores elevados en las pycnoclinas están asociados a la interfase entre aguas superficiales, intermedias y profundas con variaciones importantes tanto en temperatura como en salinidad. Por otro lado, en aguas costeras, los valores altos de N en la pycnoclina se relacionan con la haloclina, debido a que las densidades se determinan por las variaciones de salinidad (Pond & Pickard, 1994).

Los valores más bajos de N (inestabilidad o mezcla) se encuentran normalmente en las capas superiores de la columna de agua (capa de mezcla) y las capas más profundas y homogéneas del océano, donde las variaciones de densidad son mínimas (Pond & Pickard, 1994).

Ri es un parámetro que estima el potencial de inestabilidad y la capacidad de mezcla en un fluido (Van Gastel y Pelegrí, 2004). También se puede entender a Ri como la medición de la relación entre la energía potencial y la energía cinética de la cizalla en el flujo (Pond & Pickard, 1994). Un Ri bajo ($-0.25 > Ri < 0.25$; Hazel, 1972) señala condiciones propicias para la mezcla (inestabilidad) debido a que la energía cinética es mayor que la energía potencial, por lo que hay un mayor movimiento; mientras que un Ri alto ($-0.25 < Ri > 0.25$; Hazel, 1972) indica estabilidad y estratificación (Van Gastel y Pelegrí, 2004).

La estabilidad o inestabilidad de la columna de agua, medida por los parámetros N y Ri , influye directamente en la dinámica oceánica. Un entorno altamente estratificado (N y Ri : alto) limita la mezcla vertical, concentrando nutrientes en capas específicas; un entorno menos estratificado o inestable (N y Ri : bajo) favorece la mezcla y distribución de nutrientes. En ambos casos, estas condiciones afectan la producción biológica en el entorno (Martin et al., 1987; Stewart, 2008).

En el contexto oceánico y considerando un sistema baroclínico, una columna de agua estratificada puede volverse inestable debido a incrementos en la magnitud o intensidad del flujo debido a la turbulencia y mezcla generada en la interfaz de diferentes masas o parcelas de aguas con diferentes densidades (Apel, 1987).

3. Zona de estudio

La zona de estudio comprende las aguas oceánicas de la zona epipelágica que rodean el norte de la isla Cozumel, situada entre las latitudes $20^{\circ} 22.997' N$ y

20° 41.922' N y las longitudes de 86° 59.19' O y 86° 39.61' O (Figura 3). Se encuentra sobre la cuenca de Yucatán al extremo noroeste del mar Caribe (Caribe mexicano) e incluye el suroeste del canal de Yucatán y la zona norte del canal de Cozumel.



Figura 3. Mapa de la zona de estudio. La zona de estudio se enmarca con un recuadro blanco. Se señala la localización en letras blancas bordeadas en negro: el canal de Cozumel, canal de Yucatán, península de Yucatán, isla de Cozumel, cuenca de Yucatán y mar Caribe.

Este capítulo describe las características geológicas, climáticas, y oceanográficas físicas, químicas y biológicas (en cuanto al fitoplancton) en la zona de estudio.

3.1 Descripción geológica

El Caribe mexicano dentro del océano Atlántico, es el mar marginal más grande del mundo y cuenta con una superficie de $2.5 \times 10^6 \text{ km}^2$ y un volumen de $6.4 \times 10^6 \text{ km}^3$ (Gallegos, 1996; Miloslavich et al., 2010). Cabe mencionar que es considerado un mar de tipo semicerrado.

Está conformado por cuatro estructuras fisiográficas: el Sistema de Arrecifal Mesoamericano (SAM) (desde el norte de la península de Yucatán hasta el archipiélago de islas de la bahía en Honduras), la cuenca de Yucatán (5×10^3 m de profundidad), la cuenca Caimán (profundidad $> 7 \times 10^3$ m) y la conexión con el Golfo de México por el canal de Yucatán (Carrillo et al., 2017; Gallegos, 1996; Miloslavich et al., 2010).

La cuenca de Yucatán es de tipo kárstico y se encuentra al norte de la cuenca de Caimán, al E de la península de Yucatán y al noroeste de la isla de Cuba. En la cuenca de Yucatán se encuentran tres tipos de bloques de corteza; uno de los más importantes se encuentra en la parte de la plataforma oriental de la península de Yucatán, donde se encuentran fallas de tipo extensionales y *grabens* con tendencia norte-noreste y suroeste (S. K. Donovan & Jackson, 1994).

En el lado oeste de la cuenca de Yucatán se encuentra sobre una falla de tipo *grabens* la isla carbonatada de San Miguel de Cozumel, un área de aproximadamente 53 km^2 (Ward, 2004). Al O de la isla se encuentra el canal de Cozumel que tiene una profundidad aproximada de 400 m y una anchura de 18 km, y al lado E se encuentra el canal de Yucatán de aproximadamente 2000 m de profundidad (Athié et al., 2011). El canal de Cozumel es poco profundo en comparación con el Caribe, con dimensiones de aproximadamente 50 km de largo y 18 km de ancho. Adquiere relevancia por su escarpada pendiente que sirve como ruta para las corrientes de la región, una característica geográficamente inusual (Barraza, 2001; Ward, 2004). Tanto las corrientes en el canal de Cozumel como las que se encuentran en el canal de Yucatán (E de la isla) tienen la misma dirección y sentido (Barraza, 2001).

3.2 Descripción climática

De manera general, en el mar Caribe el clima se encuentra regulado por mecanismos como: la Oscilación del Sur - El Niño (ENSO), la Oscilación Multidecadal del Atlántico Norte, la migración de la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT), la Sequía de Medio Verano y la Corriente de Chorro de Bajo Nivel del Caribe (Hidalgo et al., 2015).

Esta climatología se da por la estrecha interacción entre el océano y la atmósfera, mediada por los procesos de evaporación y precipitación, los cuales a su vez están determinados por la transferencia de calor y humedad. Esta dinámica conlleva cambios en la presión atmosférica, que a su vez desencadenan sistemas de vientos que ejercen influencia sobre el océano.

En el Caribe mexicano se distinguen dos tipos de climas cálidos subhúmedos con lluvias en verano, identificados como $Ax' (w_0) i w''$ y $Ax' (w_1') (i')g$, conforme a la clasificación de Köppen modificada por García (1981). El subtipo Ax' denota un clima cálido subhúmedo, mientras que los indicadores w_0 , w_1' , i y $(i')g$ especifican la intensidad de la sequía y los patrones de precipitación en función de las condiciones locales.

3.2.1 Temperatura

En el mar Caribe la temperatura superficial del agua está controlada principalmente por la Western Hemisphere Warm Pool (WHWP) o Alberca Cálida del Hemisferio Oeste, que es una región de aguas cálidas con temperaturas mayores o iguales a 28.5 °C (Wang & Enfield, 2001). La extensión de la WHWP varía según la temporada climática, desplazándose desde el Pacífico Norte hacia el Caribe a finales del verano, aumentando la temperatura superficial y la humedad de la troposfera, lo que resulta en procesos de evaporación, y permanece allí hasta principios del invierno, retirándose casi por completo durante el invierno boreal (Enfield et al., 2006; Wang et al., 2006).

En el Caribe mexicano, la temperatura en la superficie del mar es mayor en agosto, con promedios de 29.1°C, y más baja en febrero, con promedios de 23.5°C (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), 2019).

3.2.2 Precipitación

Las precipitaciones en el Caribe muestran un patrón bimodal y se presentan durante todo el año. Se caracterizan por una temporada de sequía, que abarca de diciembre a abril, siendo abril el mes más seco con una precipitación promedio de 12.8 mm mes⁻¹ (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP), 2019). Se presenta una temporada de máxima humedad, que ocurre durante los meses de mayo a junio (CONANP, 2019). Los valores más altos de precipitación se registran en junio, septiembre y octubre, siendo septiembre donde se alcanza el nivel máximo con 104.2 mm mes⁻¹ (CONANP, 2019). Sucede el caso de leves precipitaciones en la temporada de invierno provocadas por frentes fríos que vienen del norte (Rioja-Nieto et al., 2019).

3.2.3 Vientos

Los vientos alisios del noreste son dominantes en el Caribe mexicano. Tienen una velocidad de 6 a 10 m s⁻¹ y están presentes durante todo el año, pero son constantes entre los meses de mayo a octubre. Hacia finales del otoño e invierno, estos vientos se ven interrumpidos por los vientos del norte asociados al paso de frentes fríos, lo que puede generar condiciones de tormenta (CONANP, 2019).

Los vientos alisios son generados en el extremo occidental del Anticiclón Subtropical del Atlántico Norte (ASAN) también conocido como el anticiclón de las Azores, en la Zona de Convergencia Intertropical (ZCIT) y en la Corriente de Bajo Nivel del Caribe (CBNC) (Durán-Quesada et al., 2020).

El ASAN se encuentra localizado alrededor de los 30°N, entre las Bermudas y Azores. Este sistema anticiclónico se une a los vientos alisios y durante el verano, se intensifica e induce un fuerte viento de aire caliente y húmedo sobre regiones

tropicales como el Caribe (Durán-Quesada et al., 2020; Martínez et al., 2019; Tomczak & Godfrey, 1994b).

La migración al norte de la ZCIT influye sobre los vientos del Caribe, pues éstos migran hacia el sur en invierno, lo que ocasiona lluvias anómalas en áreas considerablemente extensas del Caribe, América Central y las regiones sur y centro de México en el verano (CONANP, 2019; Poveda et al., 2006).

La intensificación de los vientos alisios conforme se aproximan al Caribe forma la CBNC, la cual transporta humedad sobre el Caribe y América Central. Esto no necesariamente provoca precipitaciones, debido al desplazamiento de la humedad por la intensidad del viento (máxima en julio: 16 m s^{-1}). A su vez, la intensificación del viento es responsable de la sequía de medio verano en la época de mayor precipitación en el Caribe (Durán-Quesada et al., 2020).

Finalmente, la región se encuentra influenciada por las tormentas tropicales y huracanes que acontecen especialmente entre los meses de junio a noviembre (Johns et al., 2002; Rioja-Nieto et al., 2019).

3.3 Descripción oceanográfica

En esta sección se describen las características oceanográficas del Caribe mexicano, las cuales son el producto de una circulación compleja y una variedad de procesos que ocurren en diferentes escalas. Se describen las corrientes marinas, el comportamiento del oleaje, las variaciones de las mareas y las masas de agua en la región.

3.3.1 Corrientes

En el mar Caribe predomina la corriente de Caribe, proveniente del Atlántico Norte y Sur. Esta, al aproximarse a la región del Canal de Caimán (ubicado entre Cuba y Jamaica), da origen a la corriente de Caimán, la cual, al acercarse a la costa de Quintana Roo y al llegar al canal de Yucatán, se transforma en la Corriente de Yucatán (Carrillo et al., 2016).

La Corriente de Yucatán es cálida y circula paralelamente a la línea de costera del Caribe, dirigiéndose hacia el golfo de México (Chérubin & Richardson, 2007). Su transporte promedio se estima en 23 ± 3 Sv (Athié et al., 2011). En el Caribe mexicano la corriente de Yucatán es estrecha y rápida, con una velocidad promedio de 1.5 m s^{-1} pero puede alcanzar hasta 2.4 m s^{-1} en algunas zonas (Athié et al., 2011; Cetina et al., 2006). Esta corriente fluye hacia el noreste, paralela a la costa, desde el sur de la isla Cozumel y a través del canal de Yucatán (Cetina et al., 2006).

La isla Cozumel tiene una fuerte influencia en la corriente de Yucatán, dividiendo su flujo en dos secciones paralelas a ambos lados de la isla que se dirigen hacia el norte (Athié et al., 2011; Cetina et al., 2006). En la sección que discurre entre la isla y la península de Yucatán, es decir, en la correspondiente al canal de Cozumel, la corriente intensifica su velocidad (Cetina et al., 2006). Esto se debe principalmente al desplazamiento de la zona central del núcleo de la corriente por el paso de remolinos y a un fuerte cambio topográfico, ya que la corriente pasa de la cuenca de Caimán a la menos profunda cuenca de Yucatán (Athié et al., 2011; Ezer et al., 2005). A lo largo del canal de Cozumel, el transporte promedio es de 5.1

Sv, aproximadamente el 20% de transporte de toda la corriente de Yucatán (Chávez et al., 2003).

3.3.2 Oleaje

En el mar Caribe, el oleaje está influenciado por las variaciones espacio-temporales en los sistemas de vientos mencionados en la sección 3.2.3 (Alisios-ASAN, ZCIT y CBNC), los cuales predominan en la zona.

El oleaje es relativamente alto en los meses de diciembre, enero y febrero, así como en junio, julio y agosto, coincidiendo con las épocas de baja precipitación. Por otro lado, el oleaje más bajo ocurre en los meses de marzo, abril y mayo, y en septiembre, octubre y noviembre, coincidiendo con las épocas húmedas y de altas precipitaciones (Osorio Arias et al., 2009).

En el Caribe mexicano, el oleaje llega del sur-sureste durante casi todo el año, es de baja energía en su mayoría (90%) y se caracteriza por una altura de ola (H_s) entre los 0.5 y 1.5 m, y un periodo promedio (T_m) de 4 a 6 s (Rioja-Nieto et al., 2019; Ruiz de Alegria-Arzaburu et al., 2013).

Durante la temporada de tormentas tropicales y huracanes (de junio a octubre), estos fenómenos pueden generar olas más grandes y con mayor energía, con H_s de hasta 6 - 12 m y T_m de aproximadamente 6 - 12 s (Mariño-Tapia et al., 2009). Durante condiciones de huracán, también se presenta oleaje remoto o mar de fondo proveniente del sureste, con una altura alrededor de los 8 m y un T_m de entre 10 y 20 s, las cuales interactúan con olas grandes (~9 m) generadas por los vientos de la tormenta (Rioja-Nieto et al., 2019; Ruiz de Alegria-Arzaburu et al., 2013).

3.3.3 Mareas

En el Caribe mexicano las mareas son de pequeña amplitud y son el resultado del forzamiento directo astronómico y del forzamiento inducido de manera indirecta por la co-oscilación con el océano Atlántico (Carrillo et al., 2016; Rioja-Nieto et al., 2019). Estas mareas pueden ser alteradas por corrientes de gran escala o variaciones en las condiciones océano - atmosféricas; además, cada sitio en el

mar Caribe mexicano responde de manera distinta al forzamiento astronómico (Carrillo Gonzalez, 2001; Kjerfve, 1981; Rioja-Nieto et al., 2019).

Las mareas en el mar Caribe mexicano son semidiurnas con rangos de marea muerta y viva de 0.32 m y 0.7 m, respectivamente y un promedio de ~0.17 m (Carrillo González et al., 2007; Ruiz de Alegria-Arzaburu et al., 2013).

3.3.4 Masas de agua

En el mar Caribe mexicano, la columna de agua generalmente se describe en un sistema de cinco capas, cada una asociada a una masa de agua proveniente del Atlántico Norte y Sur. Estas son: Caribbean Surface Water (CSW), North Atlantic Subtropical Underwater (SUW), Tropical Atlantic Central Water (TACW), Antarctic Intermediate Water (AAIW) y North Atlantic Deep Water (NADW) (Carrillo et al., 2016; Frank Kinard et al., 1974; Gallegos, 1996; Gallegos & Czitrom, 1997; Metcalf, 1976; Morrison & Nowlin Jr, 1982; Wüst, 1964).

En la siguiente *Tabla 1* se muestran las condiciones termohalinas y el rango de profundidad de las antes mencionadas masas de agua características del Caribe mexicano (Carrillo et al., 2016; Frank Kinard et al., 1974; Gallegos, 1996; Gallegos & Czitrom, 1997; Metcalf, 1976; Morrison & Nowlin Jr, 1982; Wüst, 1964).

Tabla 1. Condiciones termohalinas y rango de profundidad de las masas de agua características del Caribe mexicano.

Masas de agua	Profundidad (m)	Temperatura (°C)	Salinidad (UPS)
CSW	0 - 100	≥ 25	34.5 - 36.6
SUW	50 - 250	19 - 26	> 36.6
TACW	300 - 600	7.9 - 20	34.9 - 36.6
AAIW	600 - 900	2 - 7.9	33.8 - 34.9
NADW	900 - fondo	1.5 - 6	34.9 - 35

4. Metodología

En esta sección se describen los métodos usados para la obtención y procesamiento de datos oceanográficos y muestras de agua marina empleados en el presente estudio para describir la distribución y aportes de C y N por *Trichodesmium* y su relación con las condiciones oceanográficas e hidrodinámicas en la zona epipelágica alrededor de Cozumel.

4.1 Obtención de datos

Durante el período del 26 de abril al 5 de mayo de 2019 en el norte de la isla Cozumel se llevó a cabo la campaña oceanográfica CEMIE - 1 a bordo del buque oceanográfico *Justo Sierra* perteneciente a la Universidad Nacional Autónoma de México. Esta iniciativa formó parte del proyecto Centro Mexicano de Innovación de Energía Océano (CEMIE-Océano), respaldado por la Secretaría de Energía (SENER) y el Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias y Tecnologías (CONAHCyT). Durante la campaña se realizaron mediciones en 11 estaciones de muestreo en horario diurno y en tres estaciones en horario nocturno. Las estaciones se distribuyeron en los lados E y O de Cozumel en dos transectos, uno más al norte (estaciones O21n, O21, O01, O02, E16, E15 y E14n) y otro al sur (O24, O07, O25, E19, E20n, E20 y E13) (*Figura 4*). Las coordenadas e información detallada de cada estación se muestran en la *Tabla 2*.

4.1.1 Datos oceanográficos

4.1.1.1 *In situ*

Durante la campaña oceanográfica se realizaron 14 lances (11 diurnos, 3 nocturnos) de la roseta Carrusel SBE 32 - Seabird con un CTD Sea-Bird SBE 911 Plus hasta cerca del fondo (profundidades entre 223 y 1,002 m) (*Tabla 2*).

En cada lance se realizaron mediciones a lo largo de toda la columna de agua con los tres sensores principales y 2 adicionales del CTD Sea-Bird SBE 911 Plus: conductividad (SBE 4C) $\pm 0.0003 \text{ S m}^{-1}$; temperatura (SBE 3plus premium) ± 0.001

°C; presión (Digiquartz® Pressure sensor) $\pm 0.015 \%$; oxígeno disuelto (SBE 43) $\pm 0.2 \mu\text{M kg}^{-1}$; fluorescencia (ECO AF) con sensibilidad $0.02 \mu\text{g L}^{-1}$ (Electronics, 2016).

Los datos fueron almacenados directamente en la computadora a través de la unidad de plataforma 11 Plus Docket, la cual además de suministrar energía al CTD, decodificó y transfirió los datos a la computadora, permitiendo su visualización en tiempo real.

4.1.1.2 Modelo HYCOM

Se extrajeron los datos de las componentes de velocidad de la corriente (u : zonal de este a oeste; v : meridional de norte a sur) del modelo HYCOM, correspondientes al experimento GOMu0.04/expt_90.1m000. Se descargaron los datos definiendo como límite espacial una zona que abarcara todas las estaciones visitadas en la campaña CEMIE - 1, mediante un polígono con coordenadas 19.76°N , 21.24°N y -87.48°W , -86.00°W (polígono amarillo en la *Figura 4*). El límite temporal se estableció en el rango del 26 de abril al 5 de mayo de 2019.

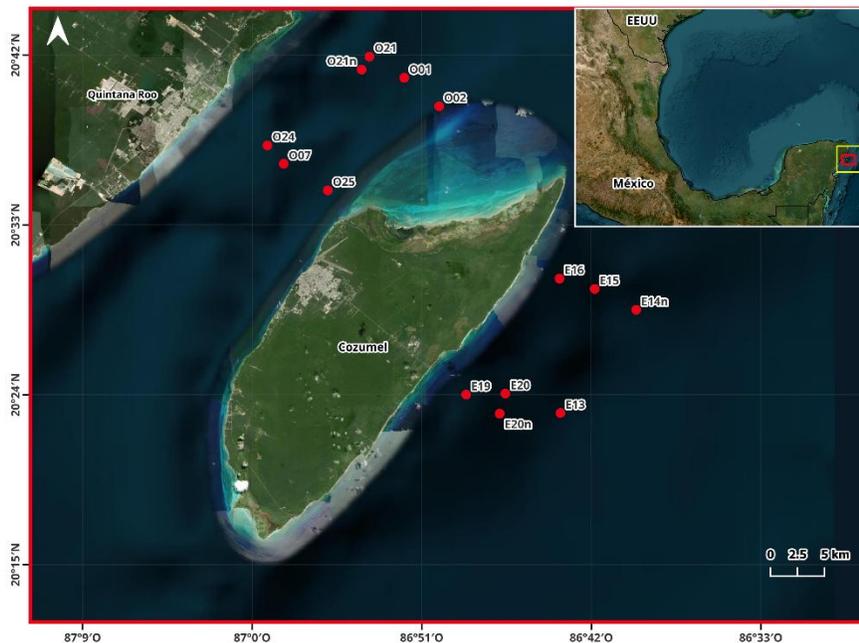


Figura 4. Mapa de las estaciones muestreadas alrededor de la isla Cozumel en la campaña oceanográfica CEMIE-1. Cada estación se identifica con la sigla del lado de la isla (E: este; O: oeste) y un número aleatorio. La letra n al final del identificador de la estación indica los muestreos nocturnos. El polígono amarillo delimita la zona de descarga de datos del modelo HYCOM.

Tabla 2. Localización geográfica, momento y profundidad de las estaciones visitadas durante la campaña CEMIE-1. Cada estación se identifica con la sigla del lado de la isla (E: este; O: oeste) y un número aleatorio. La letra n al final del identificador de la estación indica los muestreos nocturnos.

Estación	Lance	Latitud (DD)	Longitud (DD)	Hora (hh/mm/ss)	Fecha (dd/mm/aaaa)	Profundidad total (m)
E19	3	20.400	-86.811	13:09:00	29/04/2019	298
E20	4	20.401	-86.776	16:37:00	29/04/2019	580
E13	5	20.384	-86.727	20:34:20	29/04/2019	1143
E20n	6	20.383	-86.781	01:47:10	30/04/2019	395
E16	16	20.503	-86.728	15:15:00	02/05/2019	430
E15	18	20.494	-86.697	19:13:00	02/05/2019	533
E14n	20	20.475	-86.660	12:38:00	03/05/2019	970
O25	7	20.581	-86.933	13:13:00	30/04/2019	346
O07	8	20.604	-86.972	16:35:17	30/04/2019	448
O24	9	20.620	-86.987	20:22:00	30/04/2019	443
O21n	10	20.687	-86.903	23:27:00	30/04/2019	468
O02	11	20.655	-86.835	13:28:00	01/05/2019	237
O01	12	20.680	-86.865	16:28:00	01/05/2019	439
O21	13	20.699	-86.896	19:50:00	01/05/2019	466

El modelo tiene una resolución ecuatorial de $1/25^\circ$ y una resolución latitudinal de $1/25^\circ \cos(\text{lat})$ o ~ 3.5 km para cada variable en latitudes medias. Los datos utilizados del experimento del modelo HYCOM se refieren al rango de niveles de 1 a 36 en la vertical, correspondientes al rango de profundidades entre 0 y 2,000 m con espaciamientos entre 2 y 500 m, variando entre capas, y con una resolución temporal de 1 hr en el periodo anterior descrito.

Los forzamientos para el modelo oceánico provienen del Modelo Ambiental Global NAVy (NAVGEM) (Metzger et al., 2014). El experimento correspondiente al modelo utilizado para fines del presente trabajo, contempla los forzamientos y resuelve los procesos enlistados en la *Tabla 3*.

Tabla 3. Procesos y forzamientos, resueltos y contemplados en el modelo HYCOM, experimento GOMu0.04/expt_90.1m000 (Metzger et al., 2014).

Procesos	Forzamientos
Variaciones del nivel del mar	Temperatura del aire
	Presión atmosférica
	Marea
Variaciones de temperatura del agua y transporte	Humedad
	Radiación de onda corta y larga
Variaciones de salinidad del agua y transporte	Humedad
	Precipitación
	Tasa de evaporación
	Fracciones del hielo marino
Variaciones de velocidad de corriente en la componente longitudinal y latitudinal: u y v, respectivamente.	Velocidad del viento (10 m)

Debido a las escalas de los procesos y los forzamientos que resuelve e implementa el experimento, el modelo tiene limitaciones principalmente en términos de resolución geográfica, en el orden de procesos de escala espacial menor a 4 km a 20° de latitud.

4.1.2 Muestras de agua

En cada una de las estaciones visitadas durante la campaña CEMIE-1, se recolectaron muestras de agua marina utilizando 12 botellas Niskin con una capacidad de 10 L cada una. Estas botellas fueron instaladas en la roseta Carrusel SBE 32 - Seabird. Las muestras se obtuvieron abriendo 4 botellas Niskin en 3 estratos de profundidad: superficie (S) (< 10 m), máximo de fluorescencia (M) y haloclina (H). Las profundidades de muestreo en los estratos para cada estación se definieron según los perfiles CTD y se muestran en la *Tabla 4*.

Tabla 4. Profundidad de muestreo en estratos: S < 10 m), M y H en cada estación.

Estación	Profundidad de muestreo (m)		
	S	M	H
E19	9.8	107	223.6
E20	3.58	95.69	526
E13	5.5	86.04	150.8
E20n	5.5	67.55	140.8
E16	7.29	94.7	122.59
E15	6.47	95.83	139.45
E14n	5.4	85.8	147.8
O25	8.07	75.4	116.5
O07	8.04	70.6	124.46
O24	8.46	69.7	110.99
O21n	4.62	63.8	96.08
O02	6.7	64.26	114.35
O01	8.81	71.48	114.6
O21	7.4	62.34	107.68

Enseguida de la colecta para cada muestra se filtraron entre 5 y 35 L de agua por una red de 20 μ m de abertura de malla para concentrar los organismos del fitoplancton a un volumen de 500 ml. Estas submuestras se fijaron con una solución ácida de Lugol y posteriormente fueron almacenadas en condiciones de oscuridad para su transporte y análisis subsiguiente en el laboratorio. Para las estaciones E19 y E20 en el estrato H no se obtuvo muestra de concentrada de fitoplancton para su análisis en laboratorio (* en las *Tabla 16*).

4.2 Procesamiento de muestras de agua

En este apartado se detallan las metodologías mediante las cuales se analizaron las muestras de agua, para la obtención de distintos parámetros como son: la concentración de Chl - *a*, la concentración de nutrientes inorgánicos y la abundancia de *Trichodesmium*.

4.2.1 Determinación de Clorofila - *a* (Chl - *a*)

Se estimó la concentración de Chl - *a* mediante el método tricromático de Aminot & Rey (2000) en los laboratorios del Instituto de Ecología (INECOL). El método empleado a su vez está basado en la ecuación de Jeffrey & Humphrey de 1975 (Aminot & Rey, 2000).

Para la realización de esta metodología, durante la campaña se filtraron 1.5 L de agua por membranas de nitrocelulosa Millipore - tipo HA de porosidad de 0.45 μm . Estas muestras se almacenaron en congelador a $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta su análisis. En el laboratorio, se realizó la extracción de Chl - *a* de los filtros utilizando acetona al 90% y esta se midió por duplicado con un espectrofotómetro GENESYS UV a absorbancias de 750, 664, 647 y 630 nm. Finalmente, los valores obtenidos fueron sustituidos en la *Ecuación 7* que estima la concentración de Chl - *a* en unidades de mg m^{-3} .

$$\text{Chl - } a = \left(11.85 * (E_{664} - E_{750}) - 1.54 * (E_{647} - E_{750}) - 0.08 (E_{630} - E_{750}) \right) * \frac{V_e}{L} * V_f$$

Ecuación 7. Estimación de la Chl - *a* mediante la ecuación de Jeffrey & Humphrey (1975).

Donde:

E = absorbancia medida a: 664, 750, 647 y 630 nm;

L = paso de luz en cm de la celda (1 cm);

V_e = volumen extraído en ml; y

V_f = volumen filtrado en L.

4.2.2 Determinación de concentración de nutrientes inorgánicos

A partir las muestras de agua filtrada a través de una malla de 0.45 μm y conservadas a -20°C , se estimaron las concentraciones de NH_4^+ , nitrito (NO_2^-), NO_3^- , PO_4^{3-} y SiO_2 mediante métodos colorimétricos (Strickland & Parsons, 1972). También se calculó la concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (DIN), que es la suma de la concentración de NH_4^+ , NO_2^- y NO_3^- .

Las determinaciones de estos nutrientes según Strickland & Parsons (1972) se obtienen en unidades de $\mu\text{g-at}$ (N, P o Si) L^{-1} , pero para términos del presente trabajo se obtuvieron las concentraciones en $\mu\text{mol L}^{-1}$. Para ello se utilizó la siguiente *Ecuación 8*:

$$\text{Concentración en } \mu\text{mol L}^{-1} = \frac{\text{Concentración en } \mu\text{mol-at (N, P o Si) L}^{-1}}{\text{Masa molar del N, P o Si}}$$

Ecuación 8. Ecuación para convertir la concentración de nutrientes de $\mu\text{g-at}$ (N, P o Si) L^{-1} a $\mu\text{mol L}^{-1}$.

4.2.2.1 Amonio (NH_4^+)

La concentración de NH_4^+ fue determinada mediante una técnica modificada sensible del método fenol - hipoclorito (Strickland & Parsons, 1972).

Esta técnica se llevó a cabo mediante la adición de 2 ml de solución de fenol, 2 ml de nitroprusiato sódico en concentración de 0.5 % y 5 ml de solución oxidante a 50 ml de la muestra a analizar. Posteriormente, se cubrió la muestra y se dejó reposar durante 1 hora a temperatura ambiente ($20 - 27^\circ\text{C}$). Finalmente, se procedió a leer la absorbancia de la muestra con un espectrofotómetro a 640 nm. Utilizando la *Ecuación 9*, se determinó la concentración de N - NH_4^+ en $\mu\text{g-at N L}^{-1}$.

$$\mu\text{g-at N L}^{-1} = \frac{3.0}{E_s - E_b} \times E$$

Ecuación 9. Determinación de la concentración de NH_4^+ (Strickland & Parsons, 1972).

Donde:

E_s = absorbancia media de los estándares;

E_b = absorbancia media de los blancos; y

E = absorbancia de la muestra corregida mediante el blanco.

4.2.2.2 Nitrito (NO_2^-)

La concentración de NO_2^- fue determinada mediante una metodología basada en una reacción de diazotización, donde el ácido nitroso se convierte en un colorante “azo” altamente coloreado (Strickland & Parsons, 1972).

Para generar la reacción de diazotización y determinar la concentración de nitrito, se añadió 1 ml de solución de sulfanilamida y 1 ml de solución de naftiletilendiamina a una muestra de 50 ml de agua marina. Tras transcurrir un periodo de 2 horas, se midió la absorbancia de la muestra mediante un espectrofotómetro a una longitud de onda de 543 nm. Finalmente, se determinó la concentración de N - NO_2^- en $\mu\text{g-at N L}^{-1}$ mediante la aplicación de la *Ecuación 10*.

$$\mu\text{g-at N L}^{-1} = \text{Absorbancia corregida} \times \frac{2.0}{E_s - E_b}$$

Ecuación 10. Determinación de la concentración de NO_2^- (Strickland & Parsons, 1972).

Donde:

Absorbancia corregida = de la muestra corregida con los blancos de turbidez y de reactivo;

E_s = absorbancia media de los cuatro estándares; y

E_b = absorbancia media de los dos blancos.

4.2.2.3 Nitrato (NO_3^-)

La determinación de la concentración de NO_3^- en las muestras se llevó a cabo mediante el uso de una columna de cadmio-cobre (Strickland & Parsons, 1972).

Para llevar a cabo esta determinación, se añadió 2 ml de cloruro de amonio en 50 ml de la muestra de agua marina. Luego, se vertieron 5 ml de esta solución en la parte superior de la columna de cadmio - cobre, y después el resto, es decir, los 50 ml restantes, se recolectaron. Posteriormente, se añadieron 1 ml de solución

de sulfanilamida y 1 ml de solución de naftiletilendiamina. Después de un periodo de 2 horas, se procedió a medir la absorbancia de la muestra utilizando un espectrofotómetro a una longitud de onda de 543 nm. Finalmente, la concentración de N - NO₃⁻ en µg-at N L⁻¹ se determinó aplicando la *Ecuación 11*.

$$\mu\text{g-at N L}^{-1} = \text{Absorbancia corregida} \times \frac{20.0}{E} - 0.95 C$$

Ecuación 11. Determinación de la concentración de NO₃⁻ (Strickland & Parsons, 1972).

Donde:

Absorbancia corregida = de la muestra corregida con los blancos de reactivo;

E = absorbancia media de los tres valores para cada columna corregida por un blanco; y

C = concentración de nitrito en la muestra en µg-at N L⁻¹.

4.2.2.4 Fosfato (PO₄³⁻)

La determinación de la concentración de PO₄³⁻ se realizó utilizando una metodología que induce la formación de un complejo de fosfomolibdato en las muestras y su posterior reducción a compuestos de color azul intenso (Strickland & Parsons, 1972). Esta metodología implicó la adición de 10 ± 0.5 ml de una solución mixta a 100 ml de muestra de agua marina, con una temperatura comprendida entre 15 y 30 °C. La solución mixta estaba compuesta por 100 ml de molibdato de amonio, 250 ml de ácido sulfúrico, 100 ml de ácido ascórbico y 50 ml de solución de antimonio y tartrato potásico. Después de un periodo de 5 minutos, preferiblemente dentro de las primeras 2-3 horas, se procedió a medir la absorbancia de la muestra utilizando un espectrofotómetro con una longitud de onda de 885 nm. Finalmente, la concentración de P - PO₄³⁻ en µg-at N L⁻¹ se determinó aplicando la *Ecuación 12*.

$$\mu\text{g-at P L}^{-1} = \text{Absorbancia corregida} \times \frac{3.0}{E_s - E_b}$$

Ecuación 12. Determinación de la concentración de PO₄³⁻ (Strickland & Parsons, 1972).

Donde:

Absorbancia corregida = de la muestra corregida con los blancos de turbidez y de reactivo;

E_s = absorbancia media de los cuatro estándares; y

E_b = absorbancia media de los dos blancos.

4.2.2.5 Silicato (SiO_2)

El SiO_2 fue determinado mediante la formación del complejo silicomolibdato en la muestra, la cual se torna color amarillo (Strickland & Parsons, 1972).

Para la formación de este complejo y la determinación de SiO_2 , se añadió 10 ml de solución de molibdato a 25 ml de muestra a temperatura entre 18 y 25 °C, después esta solución se aforo a 50 ml con reactivo reductor, Después de 2 - 3 horas, se midió la absorbancia de la muestra utilizando un espectrofotómetro con una longitud de onda de 700 nm. Finalmente, la concentración de SiO_2 en $\mu\text{g-at N L}^{-1}$ se determinó aplicando la *Ecuación 13*.

$$\mu\text{g-at Si L}^{-1} = \text{Absorbancia corregida} \times \frac{100}{E_s - E_b}$$

Ecuación 13. Determinación de la concentración de SiO_2 (Strickland & Parsons, 1972).

Donde:

Absorbancia corregida = de la muestra corregida con los blancos de reactivo;

E_s = absorbancia media de los cuatro estándares; y

E_b = absorbancia media de los dos blancos.

4.2.2.6 Nitrógeno inorgánico disuelto (DIN) y relaciones $\text{DIN}/\text{PO}_4^{3-}$ y DIN/SiO_2

Se obtuvo la concentración de DIN a partir de la suma de las concentraciones obtenidas de NH_4^+ , NO_2^- y NO_3^- en $\mu\text{mol L}^{-1}$, tal como se observa en la *Ecuación 14*.

$$\text{DIN} = \text{NH}_4^+ + \text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$$

Ecuación 14. Determinación de la concentración de nitrógeno inorgánico disuelto (DIN).

Donde:

NH_4^- = concentración en $\mu\text{mol L}^{-1}$;

NO_2^- = concentración en $\mu\text{mol L}^{-1}$; y

NO_3^- = concentración en $\mu\text{mol L}^{-1}$.

Para las relaciones de DIN/PO_4^{3-} y DIN/SiO_2 , simplemente se realizó la división correspondiente. Estas relaciones se determinaron como medida de las proporciones esperadas según la relación de Redfield, pues éstas pueden ser de utilidad por ejemplo para identificar nutrientes limitantes y predicción de cambios en la productividad biológica.

4.2.3 Identificación, conteo y medición de *Trichodesmium*

A partir de las muestras de agua, en las instalaciones del Laboratorio de Biología de la Conservación de la UNAM en el Campus Yucatán y el Laboratorio de Producción Primaria y Fitoplancton del Cinvestav-Unidad Mérida, se obtuvieron alícuotas de ~50 ml de todas las estaciones y sus respectivos estratos (S, M y H). A éstas se les agregaron 2 gotas de solución ácida de Lugol y se colocaron en dos cámaras de sedimentación (cámara 1 o cámara 2) con un volumen de 16.0789 ml y de 15.8776 ml, después, reposaron en las cámaras durante 24 horas. Luego, se aplicó una metodología adaptada de Utermöhl (1931) que implicaba retirar el sobrenadante de las muestras que estaban en la cámara de sedimentación, conservando sólo alrededor de 2 ml de muestra del fondo en tubos de Eppendorf de 2 ml. Posteriormente, los tubos se dejaban reposar durante aproximadamente 10 min en una gradilla. A continuación, utilizando una pipeta Pasteur, se tomó del fondo del tubo un poco de muestra y se depositaron de 1 a 2 gotas en un portaobjetos, cubriéndolas con un cubreobjetos. Finalmente, los portaobjetos fueron examinados bajo un microscopio invertido (Zeigen).

A través de la observación con el microscopio invertido, utilizando aumentos de 10X y 40X, se llevó a cabo la identificación y conteo de las especies del género *Trichodesmium*, tanto en forma de filamentos (tricomas), como de colonias. Esto con base en el catálogo de microalgas marinas de Veracruz desarrollado por Aké-

Castillo et al. (2019). El conteo de los tricomas y colonias de *Trichodesmium* se realizó mediante la observación de la muestra en transectos perpendiculares, llevando a cabo un barrido enfocado a 10X.

Para medir los tricomas, se utilizó un micrómetro ocular acoplado al microscopio invertido, y se contaron las líneas correspondientes a la longitud y anchura de éstos (enfoque en 10X o 25X). En cuanto a las colonias de *Trichodesmium*, específicamente se identificaron solo 2 de la especie *T. erythraeum*, las cuales exhiben una morfología acicular (*Figura 1*). Se procedió a medir las colonias mediante el micrómetro ocular, registrando tanto la longitud del tricoma más pronunciado como la anchura de la colonia en sus extremos derecho, central e izquierdo.

El número de tricomas y colonias de las especies identificadas en cada muestra de cada estación se registró en la bitácora y posteriormente en una base de datos de Excel. El conteo de tricomas en la base datos de Excel fue estandarizado a unidades de tricomas por litro (tri L^{-1}), esto para cada muestra de cada estación y estrato. La longitud y anchura de los tricomas y colonias se registró en unidades de líneas del micrómetro ocular, el cual posteriormente se calibró a 10X y 25X para determinar el tamaño de cada línea en μm en esos enfoques (10X: 1 línea = 10.6 μm ; 25X: 1 línea = 4.25 μm), permitiendo así obtener las medidas de *Trichodesmium* en micrómetros (μm).

4.3 Procesamiento de datos

En esta sección se describe el tratamiento al cual fueron sometidos los datos oceanográficos (*sección 4.1.1*), tanto recolectados *in situ* (*sección 4.1.1.1*) como obtenidos del modelo HYCOM (*sección 4.1.1.2*); los obtenidos mediante la determinación de la concentración de Chl - a (*sección 4.2.1*) y de nutrientes (*sección 4.2.2*), y los referentes a la identificación, conteo y medición de *Trichodesmium* (*sección 4.2.3*). Además, se explica cómo se relacionaron los datos abióticos con los bióticos. Es importante mencionar que todas las magnitudes de variables y parámetros hidrodinámicos se refieren a cantidades promediadas en el tiempo considerando el periodo comprendido entre el 26 de abril al 5 de mayo de 2019. A partir de aquí no se hará mención del promedio temporal al describir y referir las variables y parámetros hidrodinámicos.

4.3.1 Estimación de parámetros hidrodinámicos

En este apartado se describe el tratamiento al cual fueron sometidos los datos obtenidos del modelo HYCOM para la obtención de parámetros hidrodinámicos como la magnitud de la corriente (m s^{-1}), la energía cinética (en pascuales, $\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-2}$), la vorticidad adimensional, la velocidad angular (s^{-1}), la divergencia (s^{-1}), la frecuencia de Brunt-Väisälä (cycl h^{-1}) y el número de Richardson.

Los datos obtenidos de HYCOM se procesaron inicialmente mediante una rutina diseñada utilizando el software Matlab. Esta rutina permitió extraer los datos correspondientes a cada uno de los 36 niveles de profundidad y realizar las transformaciones en matrices individuales. Además, se asignó a estas matrices un nombre que indicaba el número de la capa, así como el mes y año de los datos correspondientes.

Posteriormente, mediante otra rutina en Matlab, se importaron los datos de las matrices de las capas de profundidad y se concatenaron. Luego, se procedió a sustituir los datos en las *Ecuaciones 15 y 16* para obtener la magnitud de la corriente y la energía cinética para cada capa de profundidad.

$$U_z = \sqrt{u_z^2 + v_z^2}$$

Ecuación 15. Determinación de la magnitud de la corriente.

Donde:

U = magnitud de la corriente;

u = velocidad en la dirección este - oeste;

v = velocidad en la dirección norte - sur; y

z = subíndice indicativo del nivel de la profundidad en la vertical.

$$E_{k,z} = \frac{1}{2} \rho U_z^2$$

Ecuación 16. Determinación de la energía cinética.

Donde:

E_k = energía cinética del fluido y se reporta en unidades de pascales ($\text{kg m}^{-1} \text{s}^{-2}$); y

ρ = densidad del fluido (agua de mar) = $1,027 \text{ kg m}^{-3}$.

La estimación de la vorticidad adimensional (ϑ) y la velocidad angular (ω), se fundamentan en las *Ecuaciones 17 y 18* descritas a continuación.

$$\vartheta_z = \frac{\zeta_z}{f} = \frac{\left(\frac{\partial v_z}{\partial x} - \frac{\partial u_z}{\partial y} \right)}{f} = \frac{\left(\left[\frac{v_{z, y=i+1} - v_{z, y=i-1}}{x_{i+1} - x_{i-1}} \right] - \left[\frac{u_{z, x=i+1} - u_{z, x=i-1}}{y_{j+1} - y_{j-1}} \right] \right)}{f}$$

Ecuación 17. Determinación de la vorticidad adimensional.

Donde:

x y y se refieren a la dimensión zonal (este - oeste) y meridional (norte - sur), discretizadas en el espacio mediante el uso de subíndices i y j en cada dimensión correspondiente; y

f es la vorticidad planetaria o parámetro de Coriolis. Por lo tanto, es importante resaltar que la vorticidad adimensional ϑ ya representa la relación entre la vorticidad relativa y la vorticidad planetaria para su correcta interpretación y que las derivadas

parciales de las componentes u_z y v_z de la velocidad han sido aproximadas mediante el uso de diferencias centrales.

Por su parte, la velocidad angular (ω) ha sido determinada como:

$$\begin{aligned}\omega &= \frac{1}{2}(\nabla \times U)_z = \frac{1}{2}\left(\frac{\partial v_z}{\partial x} - \frac{\partial u_z}{\partial y}\right) \\ &= \frac{1}{2}\left(\left[\frac{v_{z, y=i+1} - v_{z, y=i-1}}{x_{i+1} - x_{i-1}}\right] - \left[\frac{u_{z, x=i+1} - u_{z, x=i}}{y_{j+1} - y_{j-1}}\right]\right)\end{aligned}$$

Ecuación 18. Determinación de la velocidad angular.

Donde:

∇ = operador rotacional del campo vectorial de la velocidad.

También, la estimación de la divergencia (φ) se realizó mediante la aproximación de derivadas parciales mediante diferencias centrales de las componentes de la velocidad en cada nivel de profundidad, de la siguiente manera (*Ecuación 19*):

$$\varphi = \nabla \cdot U_z = \frac{\partial u_z}{\partial x} + \frac{\partial v_z}{\partial y} = \left(\left[\frac{u_{z, x=i+1} - u_{z, x=i-1}}{x_{i+1} - x_{i-1}}\right] + \left[\frac{v_{z, y=i+1} - v_{z, y=i-1}}{y_{j+1} - y_{j-1}}\right]\right)$$

Ecuación 19. Determinación de la divergencia.

Donde:

$\nabla \cdot U_z$ = operador de divergencia aplicado al campo vectorial de la velocidad.

Por último, la frecuencia de Brunt-Väisälä o N y el número de Richardson, se calcularon incorporando las siguientes *Ecuaciones 20* y *21*, la primera para la obtención de N fue obtenida con la herramienta de variables derivadas del software Ocean Data View (ODV;(Schlitzer, 2023)) y la segunda incorporando la ecuación a la rutina de Matlab. En términos del presente trabajo, los valores de N positivos indican condiciones de estabilidad en el fluido (estratificación positiva), mientras que los valores negativos señalan su inestabilidad (estratificación negativa).

$$N_z = \sqrt{\frac{-g}{\rho_z} \frac{\partial \rho}{\partial z}} = \sqrt{\frac{-g}{\rho_z} \left[\frac{\rho_{z=k+1} - \rho_{z=k-1}}{z_{k+1} - z_{k-1}} \right]}$$

Ecuación 20. Determinación de la frecuencia de Brunt-Väisälä (TEOS-10, 2010).

Donde:

N = Frecuencia de Brunt-Väisälä;

g = aceleración debido a la gravedad;

ρ = densidad del fluido (agua de mar); y

$\frac{\partial \rho}{\partial z}$ = derivada parcial de la densidad con respecto a la profundidad z por medio de diferencias centrales, discretizadas en el espacio mediante el uso del subíndices k referente al nivel en la vertical.

$$Ri_z = \frac{N_z^2}{\left(\frac{\partial U_z}{\partial z}\right)^2} = \frac{N_z^2}{\left(\frac{U_{z=k-1} - U_{z=k+1}}{z_{k+1} - z_{k-1}}\right)^2}$$

Ecuación 21. Determinación del número de Richardson.

Donde:

Ri = número de Richardson (adimensional); y

$\frac{\partial U}{\partial z}$ = gradiente vertical de la magnitud de la velocidad del flujo U determinado por diferencias centrales.

Una vez estimados los parámetros hidrodinámicos, se cargó la base de datos derivada de los lances del CTD de las estaciones visitadas (*sección 4.1.1.1*) y se concatenaron las componentes de velocidad de la corriente (u : zonal; v : meridional) y los parámetros hidrodinámicos a ésta mediante el uso de Matlab, seleccionando únicamente los valores de los parámetros correspondientes a las coordenadas de las estaciones y para los niveles de profundidad de cada lance para cada estación.

4.3.2 Visualización de parámetros hidrodinámicos

Los datos fueron procesados utilizando rutinas y subrutinas en Matlab para generar diagramas $T - S$ y mapas en las dimensiones x (zonal) y y (meridional) en ciertos niveles de profundidad (z) de las variables de temperatura (T), salinidad (S), la vorticidad adimensional (ϑ) y divergencia (φ). También, se realizaron mapas de dos transectos (norte y sur) verticales en profundidad de diversas variables, entre las que se incluyen la temperatura (T), la salinidad (S), la densidad del agua (ρ), la magnitud de la corriente (U), la energía cinética, la vorticidad adimensional (ϑ), la velocidad angular, la divergencia, la frecuencia de Brunt-Väisälä y el número de Richardson.

Para los diagramas $T - S$, los datos de temperatura y salinidad tomados *in situ* se graficaron incluyendo las isopicnas dentro del gráfico. Además, se identificaron y delimitaron las masas de agua mediante polígonos, utilizando como referencia literatura especializada (Carrillo et al., 2016; Frank Kinard et al., 1974; Gallegos, 1996; Gallegos & Czitrom, 1997; Metcalf, 1976; Morrison & Nowlin Jr, 1982; Wüst, 1964). Se generaron un total de 2 diagramas $T - S$: uno que contenía los datos de las estaciones ubicadas en el lado E de la isla y otro con los datos exclusivamente del lado O.

Los mapas en el plano zonal y meridional fueron realizados para los niveles de profundidad de 10, 80, 125 y 250 m. Estas profundidades correspondieron tanto a la capa superficial del agua como a las interfases entre las principales masas de agua identificadas en los diagramas $T - S$. En estos mapas se representó la magnitud y dirección de la corriente mediante flechas, junto con las variables de temperatura, salinidad, la vorticidad adimensional y divergencia, extraídos y determinados de los datos de HYCOM. Estas variables se visualizaron en los mapas utilizando una escala de color indicativa de la magnitud y se aplicó el método de interpolación espacial al punto más cercano "*nearest*" para generar información en todo el espacio.

Por último, se generaron mapas de dos transectos (norte y sur) verticales en profundidad. Para su representación, se calculó la distancia (m) entre las estaciones

y se graficó esta distancia contra la profundidad de los lances correspondientes a las estaciones. Luego, se representaron las variables de temperatura, salinidad, densidad del agua, magnitud de la corriente, energía cinética, vorticidad adimensional, velocidad angular, divergencia, frecuencia de Brunt-Väisälä y el número de Richardson. Estas variables se interpolaron en el espacio mediante un método lineal y se representaron utilizando una escala de color indicativa de su magnitud. Los valores de las variables de temperatura, salinidad y densidad del agua fueron tomados e interpolados a partir de los datos obtenidos *in situ*. Por otro lado, los valores de la magnitud de la corriente, energía cinética, vorticidad adimensional, velocidad angular, divergencia y frecuencia de Brunt-Väisälä fueron tomados de las determinaciones a partir de los datos extraídos de HYCOM. Los mapas de los transectos (norte y sur) contemplan la visualización desde la superficie hasta una profundidad máxima de 150 m. Esto se debe a que es la profundidad máxima aproximada en la que se tomaron muestras de agua para los análisis de *Trichodesmium* en las estaciones.

Complementariamente, a los transectos verticales se les añadió la batimetría de la zona, generando una malla de batimetría combinando datos del proyecto CEMIE-Océano y de GEBCO² (GEBCO, 2022; Generalized Bathymetry Chart of the Oceans). Ambas fuentes de datos fueron procesadas con el software Delft 3D (módulo RF Grid), para realizar una interpolación espacial triangular en las regiones sin datos de profundidad y obtener una batimetría general de toda el área.

4.3.3 Estimación de la cantidad de C y N contenido en la biomasa de *Trichodesmium* a partir de su biovolumen

A partir de los datos obtenidos de la identificación, conteo y medición de *Trichodesmium* se estimó el aporte de C y N por su biomasa.

Para llevar a cabo esta estimación, en primer lugar, se determinó el biovolumen en μm^3 de todos los tricomas y colonias de *Trichodesmium*. Esto se realizó aplicando las mediciones de longitud y anchura de *Trichodesmium* a las

² General Bathymetric Chart of the Oceans.

ecuaciones para el modelo de cilindro y cono elípticos (*Ecuación 22* y *Ecuación 23*, respectivamente) formuladas por Miyai (1988). Los modelos se ejemplifican en la *Figura 5*. El biovolumen de los tricomas libres (*Figura 6*) se obtuvo mediante el modelo de cilindro elíptico (*Ecuación 22*), mientras que el de las colonias aciculares (*Figuras 1* y *7*) se obtuvo mediante el modelo de cono elíptico (*Ecuación 23*) aplicando a cada mitad de la colonia y sumando el biovolumen de ambas mitades.

$$V = \frac{3}{20} \pi a^2 b$$

Ecuación 22. Ecuación para la estimación del biovolumen de tricomas libres de *Trichodesmium*, según el modelo de cilindro elíptico de Miyai (1988).

$$V = \frac{1}{20} \pi a^2 b$$

Ecuación 23. Ecuación para la estimación del biovolumen de colonias aciculares de *Trichodesmium*, según el modelo de cono elíptico de Miyai (1988).

Donde para tricomas libres:

a = anchura del tricoma;

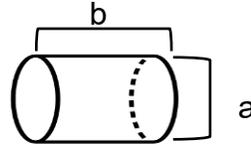
b = longitud del tricoma;

y para colonias aciculares:

a = anchura del extremo derecho o izquierdo de la colonia; y

b = mitad de la longitud del tricoma más largo de la colonia.

Cilindro elíptico



Cono elíptico

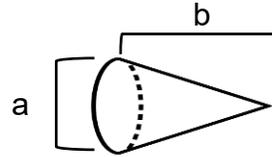


Figura 5. Modelo de cilindro (arriba) y cono (abajo) elípticos para la determinación del biovolumen de *Trichodesmium* (Miyai, 1988). La letra a representa la anchura y la b la longitud.

Los valores obtenidos a partir del cálculo del biovolumen se registraron en la base de datos junto con lo ya registrado de la identificación, conteo y medición de *Trichodesmium*. Posteriormente, en la base de datos se aplicaron al biovolumen los factores de conversión a biomasa de C y N, siendo para $1 \mu\text{m}^3$, 0.0017 ng de C y 0.00028 ng de N (Carpenter et al., 2004b; Rodier & Le Borgne, 2008). Por último, los valores del biovolumen se transformaron y estandarizaron de μm^3 a $\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$ y de igual forma el C y N pasó de ng a $\mu\text{g L}^{-1}$, para cada muestra de cada estrato de cada estación.

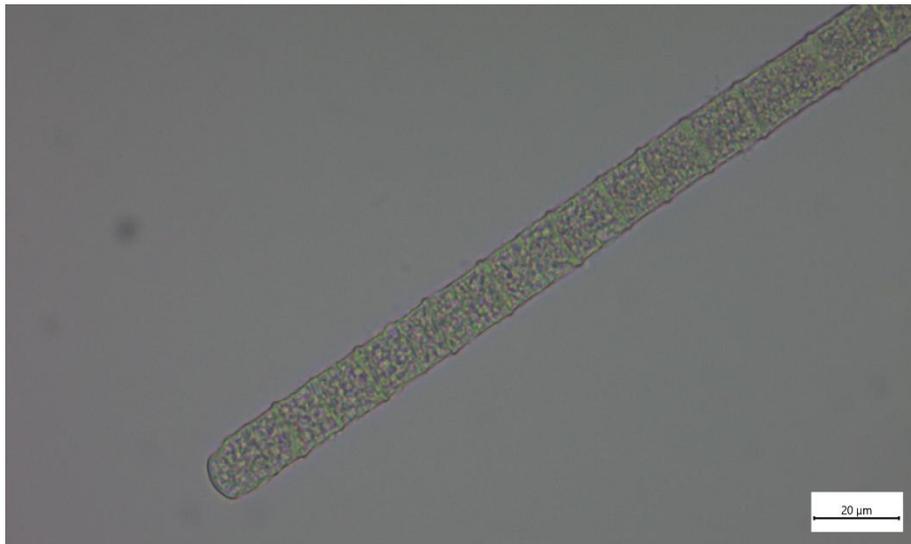


Figura 6. Tricoma libre de *T. erythraeum* con enfoque de 100X.



Figura 7. Mitad de una colonia de *T. erythraeum* con enfoque de 10X.

4.3.4 Análisis de patrones de distribución de *Trichodesmium*

Se analizó la distribución de la densidad, biovolumen y aportes de C y N de *Trichodesmium* en ambos lados de la isla de Cozumel y con la profundidad. Mediante una base de datos que incluía información sobre las estaciones (número y ubicación respecto al lado de la isla) y sus estratos, junto con los datos de los parámetros biológicos de densidad de *Trichodesmium*, el biovolumen de *Trichodesmium* y su aporte de C y N, se realizaron análisis para determinar la existencia de cambios estadísticamente significativos ($p < 0.05$) entre lados de la isla y estratos de profundidad.

Para llevar a cabo los posteriores análisis, fue necesario realizar una limpieza inicial de los datos para eliminar las entradas en blanco, es decir, omitir las entradas en la base de datos, de los registros de las muestras de su respectivo estrato, donde no hubo muestra por procesar (E19 y E20, estrato H; sección 4.1.2) o donde no se registró la presencia de *Trichodesmium*.

Se creó una matriz de disimilitud utilizando el método euclidiano con la paquetería del software Rstudio: Vegan (Oksanen et al., 2013). Posteriormente, se realizó la prueba de análisis multivariado permutacional de la varianza (PERMANOVA) univariada con dos factores cruzados, la cual se ejecutó utilizando la función Adonis2 incorporada en la paquetería Vegan. La prueba PERMANOVA se aplicó para los factores de lado de la isla (con dos niveles: E y O) y estrato de

profundidad (con tres niveles: S, M y H), así como para la interacción entre lado y estrato (lado*estrato) y se utilizaron como variables dependientes los distintos parámetros bióticos.

Se empleó una prueba de comparaciones múltiples de medias utilizando el método de Tukey de la función TukeyHSD incluida en la paquetería Stats (R Core Team, 2023) de Rstudio. Esta prueba de comparaciones se aplicó para los pares de estratos. Antes de aplicar esta prueba, se realizó un análisis de varianza (ANOVA) con la función aov incorporada también en la paquetería Stats de Rstudio.

4.3.5 Análisis de la relación entre la distribución de *Trichodesmium* y las variables ambientales

En esta sección se expone el procedimiento de integración de datos químicos, físicos, biológicos e hidrodinámicos recopilados en las secciones anteriores. Estos datos integrados se utilizaron para realizar un análisis visual y estadístico de la distribución y contribuciones de C y N por parte de *Trichodesmium*, en relación con diversas variables ambientales.

4.3.5.1 Integración de parámetros biológicos, químicos, físicos e hidrodinámicos en base de datos

En una base de datos se recopilaron los valores de los parámetros biológicos, químicos, físicos e hidrodinámicos (*Tabla 5*), obtenidos de las secciones anteriores. Estos valores se asociaron a cada estación y a la profundidad de sus estratos. Los valores físicos e hidrodinámicos se obtuvieron de una base de datos que contenía información del CTD y del análisis de datos HYCOM, seleccionando aquellos que correspondían al nivel de profundidad más cercano a la profundidad de información CTD en cada estación.

4.3.5.2 Análisis visual y estadístico

Con los parámetros de la *Tabla 5* integrados en una base de datos, se procedió a una realizar un análisis visual y estadístico para observar la distribución y aportes de C y N por *Trichodesmium* en relación con las variables ambientales.

Para el análisis visual de la densidad de *Trichodesmium*, se agregaron burbujas de color negro con un tamaño representativo y estandarizado con la densidad máxima y mínima general (todas las muestras sin importar el transecto) en los mapas de las variables ambientales en profundidad a lo largo de los dos transectos (norte y sur) (sección 4.3.2).

Tabla 5. Parámetros integrados en base de datos para el análisis de la distribución y aportes de C y N por *Trichodesmium* en relación con las variables ambientales.

Parámetros	
Biológicos	Chl - <i>a</i> (mg m ⁻³)
Químicos	NH ₄ ⁺ (μmol L ⁻¹)
	NO ₂ ⁻ (μmol L ⁻¹)
	NO ₃ ⁻ (μmol L ⁻¹)
	PO ₄ ³⁻ (μmol L ⁻¹)
	SiO ₂ (μmol L ⁻¹)
	DIN (μmol L ⁻¹)
	DIN/PO ₄ ³⁻ (μmol L ⁻¹)
	DIN/SiO ₂ (μmol L ⁻¹)
	Físicos
Salinidad (UPS)	
Profundidad (m)	
Densidad del agua (kg m ⁻³)	
Hidrodinámicos	Magnitud de la corriente (m s ⁻¹)
	Energía cinética (kg ms ⁻²)
	Vorticidad adimensional
	Velocidad angular (rad s ⁻¹)
	Divergencia(s ⁻¹)
	Frecuencia de Brunt-Väisälä (cycl h ⁻¹)
	Número de Richardson

Para el análisis estadístico, se realizaron regresiones lineales, exponenciales o polinómicas entre la densidad de *Trichodesmium* y las diferentes variables de los parámetros de la *Tabla 5*. Se seleccionó la regresión a graficar dependiendo del valor del coeficiente de determinación ajustado (R² ajustado) más grande y el valor p (< 0.05), explorados entre las regresiones.

5. Resultados

En este capítulo se presentan los resultados obtenidos a partir de diversos análisis y procesamientos llevados a cabo en los datos CTD recopilados durante la campaña oceanográfica CEMIE-1, en las muestras de agua marina de igual forma recolectadas durante la misma campaña, así como en los datos descargados del modelo HYCOM, experimento GOMu0.04/expt_90.1m000. Todo lo anteriormente mencionado para la zona epipelágica alrededor de la isla Cozumel, permitiendo así describir la distribución y aportes de C y N por *Trichodesmium*, así como las condiciones oceanográficas e hidrodinámicas en la zona, con el fin de investigar si existe alguna relación entre estos factores.

Los análisis y procesamientos de los datos correspondientes describen las condiciones oceanográficas de temperatura y salinidad, así como de la hidrodinámica, evaluada con los parámetros de vorticidad adimensional y divergencia, esto en relación con la presencia de masas de agua en la zona. Se expone también a grandes rasgos la estructura vertical y horizontal de la concentración de Chl - *a* así como de algunos nutrientes inorgánicos. Además, se describen características morfológicas, de abundancia y de distribución horizontal y vertical de la densidad de tricomas y aportes de C y N por la biomasa de *Trichodesmium*, siendo la densidad y aportes sometidos a un análisis estadístico para identificar posibles patrones espaciales y en la vertical.

A través de mapas y transectos interpolados, se realiza la descripción vertical y horizontal de parámetros físicos e hidrodinámicos, que con la integración de la densidad de tricomas de *Trichodesmium* dentro de los mismos, permite un análisis visual de la relación entre los factores. Finalmente, la relación entre *Trichodesmium* y las condiciones oceanográficas, no solo en términos físicos e hidrodinámicos, si no también incluyendo parámetros biológicos y químicos, se evalúa complementariamente a los visuales, mediante análisis estadísticos de correlación con regresiones simples, estimando así cuantitativamente la proporción de la relación.

5.1 Características oceanográficas

5.1.1 Diagramas $T - S$

Se identificó la presencia de un total de 5 masas de agua, desde la superficie hacia el fondo: CSW, SUW, TACW, AAIW y NADW (Carrillo et al., 2016; Frank Kinard et al., 1974; Gallegos, 1996; Gallegos & Czitrom, 1997; Metcalf, 1976; Morrison & Nowlin Jr, 1982; Wüst, 1964). Los lances de las estaciones ubicadas al O de Cozumel, dentro del canal de Cozumel, sólo abarcaron las tres primeras masas de agua (*Figura 8 (a)*). En cambio, los lances de las estaciones del E abarcaron las cinco masas de agua (*Figura 8 (b)*).

La primera masa de agua (superficial) identificada fue la CSW, la cual se encuentra hasta alrededor de los 100 m de profundidad en el lado O y ~150 m en el lado E. En esta masa de agua, los datos de los lances en las estaciones al E reflejan que en su mayoría las condiciones fueron un poco más salinas y cálidas respecto a los lances de las estaciones al O, en esta masa de agua. El rango de temperatura fue mayor o igual a los 25 °C y en cuanto a la salinidad, esta tuvo un rango desde los 34.5 y los 36.6 UPS. En ambos lados de la isla (O y E) los datos de los lances se encuentran principalmente entre las isopicnas de 1,023 y 1,024 kg m⁻³.

Después de los 100 m de profundidad y hasta aproximadamente los 150 m en el lado O, y desde los 150 m hasta aproximadamente los 200 m de profundidad en el lado E, se identificó la SUW. Esta masa de agua en ambos lados de la isla (O y E) presentó las salinidades más altas, dentro de un rango entre los 36.6 y los 37 UPS. Las salinidades y temperaturas fueron ligeramente más altas en el lado E de la isla. La temperatura de esta masa de agua oscila entre los 19 y 26 °C, y aquí se determina que se encuentra la termoclina. En ambos lados de la isla (O y E) los datos de los lances se encuentran entre las isopicnas de 1,024 y 1,027 kg m⁻³.

Debajo de la SUW se identificó la TACW, ubicada en el lado O entre los 150 y 400 m de profundidad y en el E, entre los 200 y 600 m. La temperatura osciló entre los 8 y 20 °C, en el lado O y entre los 9.5 y 20 °C en el lado E. La salinidad en esta masa de agua decreció de 36.6 a 34.9 UPS en el O, y de 36.6 y 34.9 UPS, en el E.

En ambos lados de la isla los datos de los lances se encuentran entre las isopícnas de 1,026 y 1,028 kg m⁻³.

Seguida de la TACW, se identificó la AAIW, ubicándose entre los 600 y 1000 m y sólo registrada en el lado E. Las temperaturas oscilaron entre los 6 y 8 °C y la salinidad presentó poca variación alrededor de 34.9 UPS. Los datos se encontraron entre las isopícnas de 1,027 y 1,028 kg m⁻³.

En el fondo del lado E se identificó la NADW. La temperatura de los lances en esta masa de agua fue de aproximadamente 5 °C y la salinidad presentó poca variación entre 34.9 y 35 UPS. Los datos se encontraron entre las isopícnas de los 1,027 y 1,028 kg m⁻³, pero más inclinados hacia la de los 1,028 kg m⁻³.

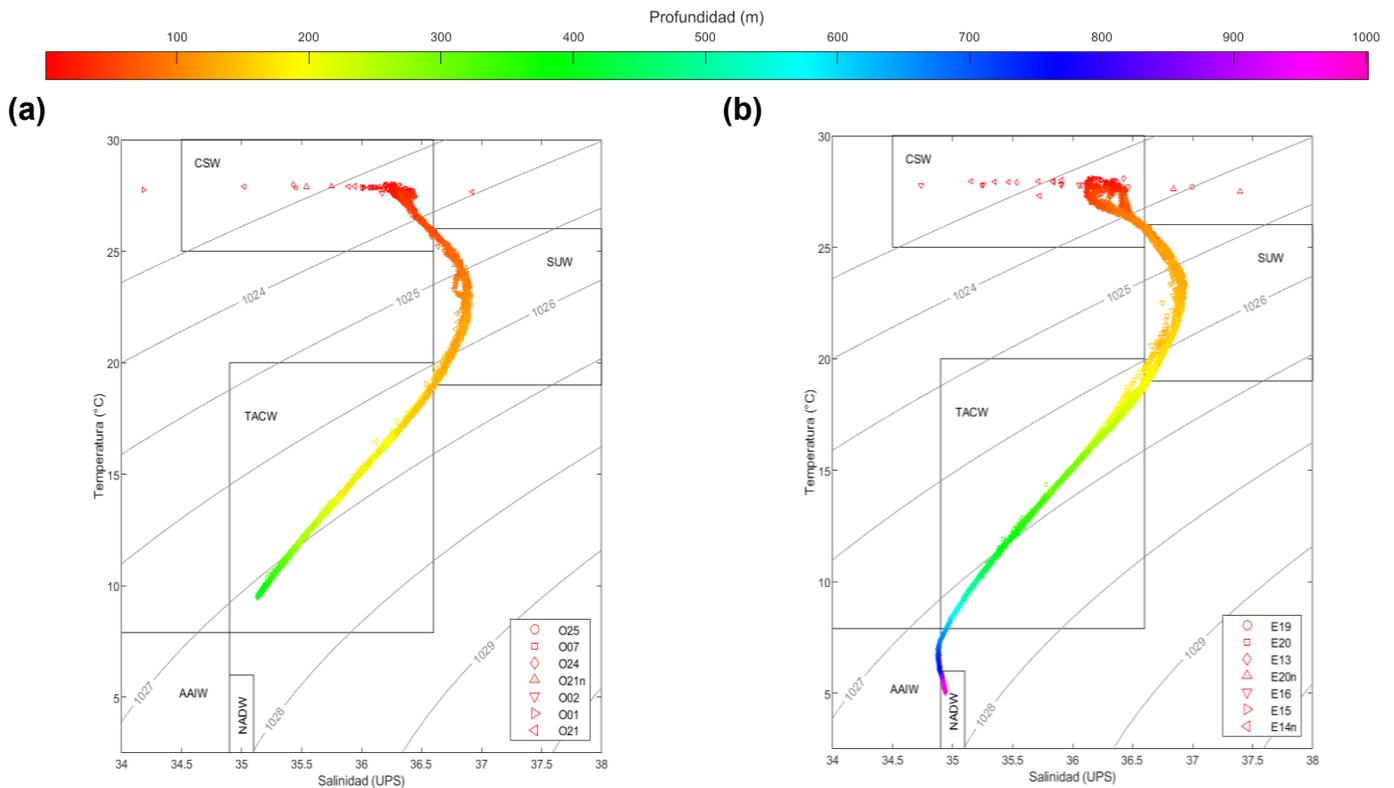


Figura 8. Diagramas T - S (°C y UPS, respectivamente) y caracterización de masas de agua presentes alrededor de Cozumel, en estaciones al (a) O, y (b) E. Las masas de agua se refieren a: CSW, SUW, TACW, AAIW y NADW. Mediante la barra de color se indica la profundidad (m) de los datos. Se indican los cambios de densidad del agua (isopícnas) (kg m⁻³) con los contornos y números grises.

5.1.2 Mapas de parámetros físicos e hidrodinámicos con la magnitud de corriente en diferentes niveles de profundidad

Se realizaron mapas a las profundidades de 10, 80, 125 y 250 m. Las profundidades para los mapas fueron seleccionadas porque las capas de 10 y 80 m representan la parte inicial y final de la primera masa de agua superficial CSW; la capa de 125 m representa la parte intermedia de la SUW, finalmente la capa a 250 m representa la parte intermedia de la TACW.

Con los mapas se describe con mayor detalle la estructura vertical y horizontal de los parámetros en las zonas de las estaciones visitadas durante la campaña oceanografía CEMIE-1. La magnitud de la corriente (m s^{-1}) también se incorporó en todos los mapas con el objetivo de examinar posibles patrones en relación con las variables físicas e hidrodinámicas.

5.1.2.1 Magnitud de la corriente

La magnitud de la corriente representada en todos los mapas (*Figuras 9, 10, 11 y 12 (a, b, c y d)*) muestra muy poca o nula variación con la profundidad; sin embargo, su comportamiento en el plano horizontal (zonal y meridional) revela ciertos patrones:

En las estaciones al E la magnitud de la corriente es de $\sim 1 \text{ m s}^{-1}$ y disminuye en las estaciones más cercanas a la costa (E16 y E19). En las estaciones al O es mayor a 1 m s^{-1} pero esta disminuye considerablemente en las estaciones más cercanas a la costa de la isla (O25 y O02). En ambos lados de la isla la magnitud de la corriente tiene dirección hacia el norte.

5.1.2.2 Temperatura

Respecto a los mapas de temperatura, en el correspondiente a la capa de 10 m de profundidad (*Figura 9 (a)*), se observa que todas las estaciones presentan una temperatura cálida de $\sim 27.5 \text{ }^\circ\text{C}$. En las estaciones al E la temperatura fue ligeramente más alta respecto al O, presentando oscilaciones entre los 27.5 y 28 $^\circ\text{C}$. Las estaciones más cercanas a la costa (O02 y O25) fueron menos cálidas oscilando entre los 27 y 27.5 $^\circ\text{C}$, siendo la estación menos cálida es la O02.

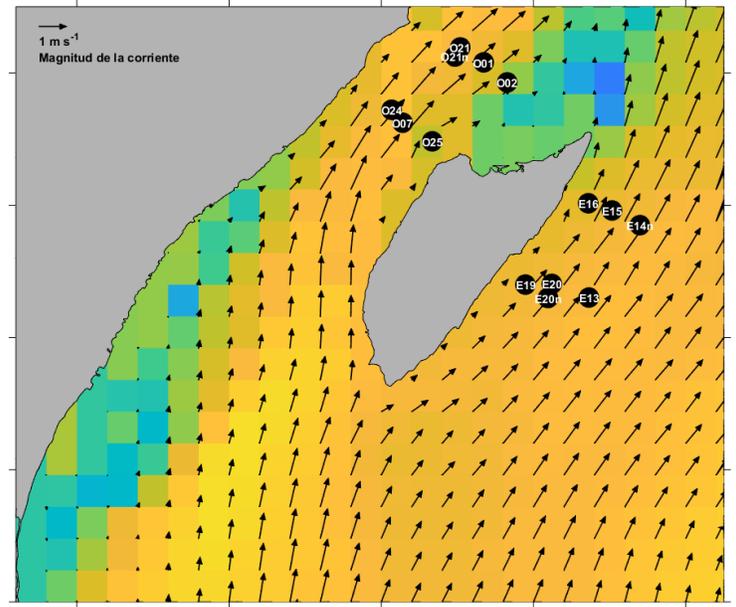
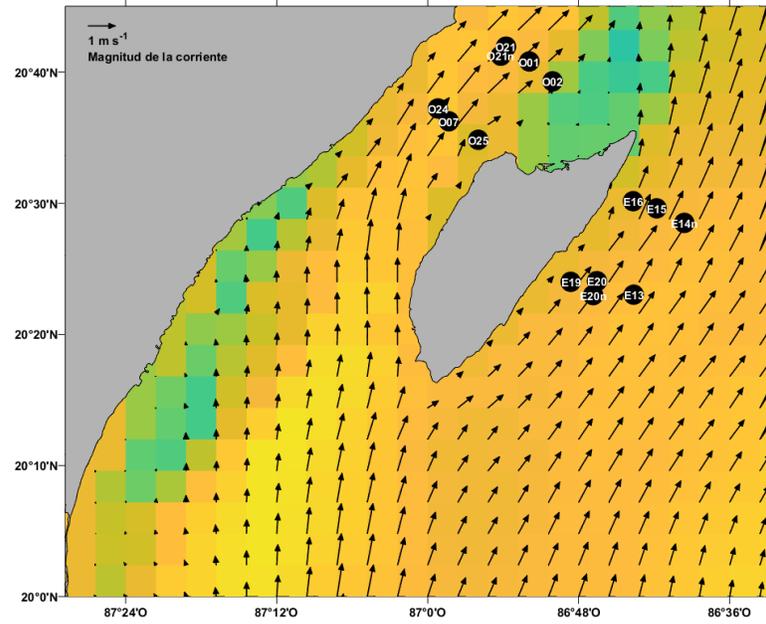
En la capa de temperatura a los 80 m (*Figura 9 (b)*), las condiciones de temperatura y magnitud de la corriente no cambian, respecto a las del mapa de la capa a los 10 m, solamente se notan cambios en las estaciones del O más cercanas a la costa (O02 y O25), las cuales presentan una temperatura un poco más baja. La capa a 125 m (*Figura 9 (c)*), no varía respecto a la capa a los 80 m.

Finalmente, en la capa a los 250 m (*Figura 9 (d)*), en las estaciones al E no se notan cambios en la temperatura ni en la magnitud de la corriente respecto a los niveles de 10, 80 y 125 m de profundidad. En cambio, las estaciones al O presentan temperaturas más bajas respecto a las de las capas superiores puesto que están dentro del rango de los 26.75 y 27.5 °C, siendo las menos cálidas las estaciones más cercanas a la costa de la isla (O02 y O25).



(a)

(b)



(c)

(d)

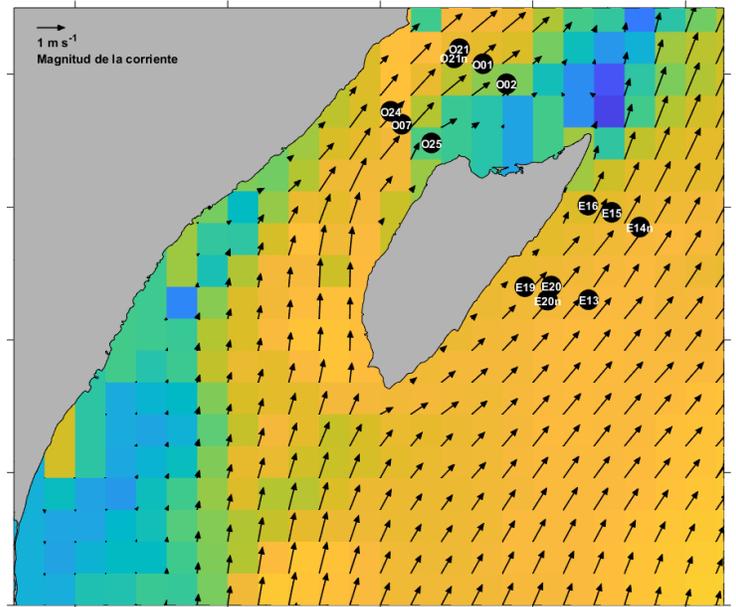
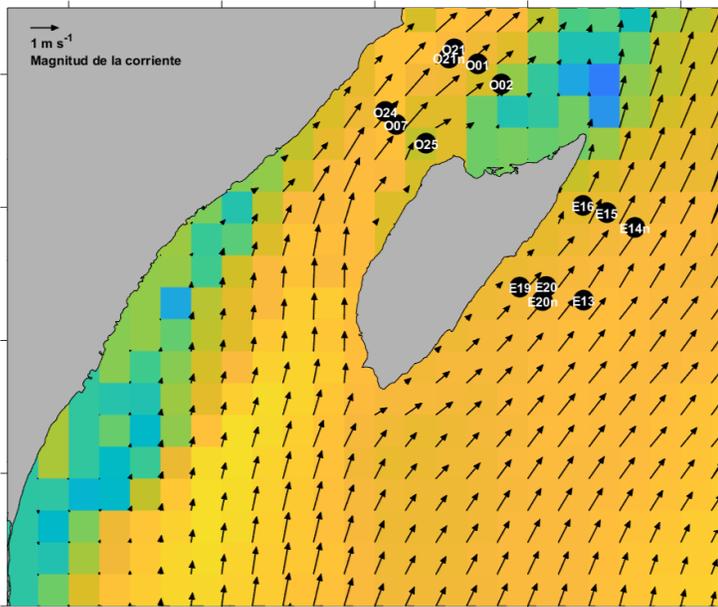


Figura 9. Mapas de temperatura (en °C) en el plano horizontal en los niveles de profundidad de (a) 10 m, (b) 80 m, (c) 125 m y (d) 250 m. Las flechas indican la dirección de la corriente y su tamaño indica la magnitud (m s^{-1}). Cada estación se identifica con la sigla del lado de la isla (E: este; O: oeste) y un número aleatorio. La letra n al final del identificador de la estación indica los muestreos nocturnos.

5.1.2.3 Salinidad

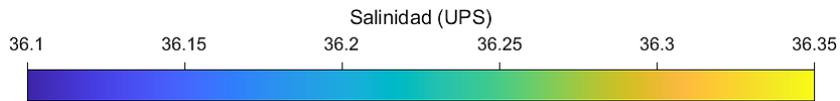
En todos los mapas de salinidad (*Figura 10 (a, b, c y d)*), en las estaciones del lado E no se observan cambios de salinidad entre capas y los valores oscilan entre los 36.15 y 36.2 UPS. Por otro lado, en las estaciones del lado O, la salinidad aumenta conforme aumenta la profundidad, con valores de entre 36.2 y 36.25 UPS en los niveles más superficiales (10, 80 y 125 m) (*Figura 10 (a, b y c)*) y valores entre 36.2 a los 36.3 UPS en la profundidad de 250 m (*Figura 10 (d)*). Las estaciones con valores de salinidad más altos son las del lado O y corresponden a las más cercanas a la costa de la isla (O02 y O25).

5.1.2.4 Vorticidad adimensional

En la capa de 10 m de profundidad (*Figura 11 (a)*) en las estaciones al E de la isla se observa una vorticidad adimensional negativa en seis de las siete estaciones con valores de magnitud alrededor de -0.01. La estación E13 presenta valores positivos alrededor de 0.05. En el lado O seis estaciones presentan vorticidad adimensional negativa, una (O25) con valor de ~ -0.01 y las demás con ~ -0.1 , la estación O02 presenta vorticidad adimensional positiva de ~ 0.01 .

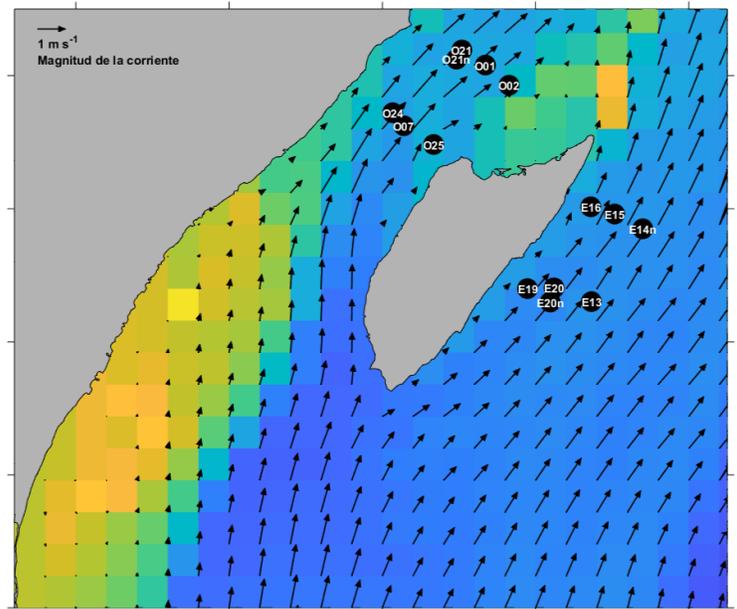
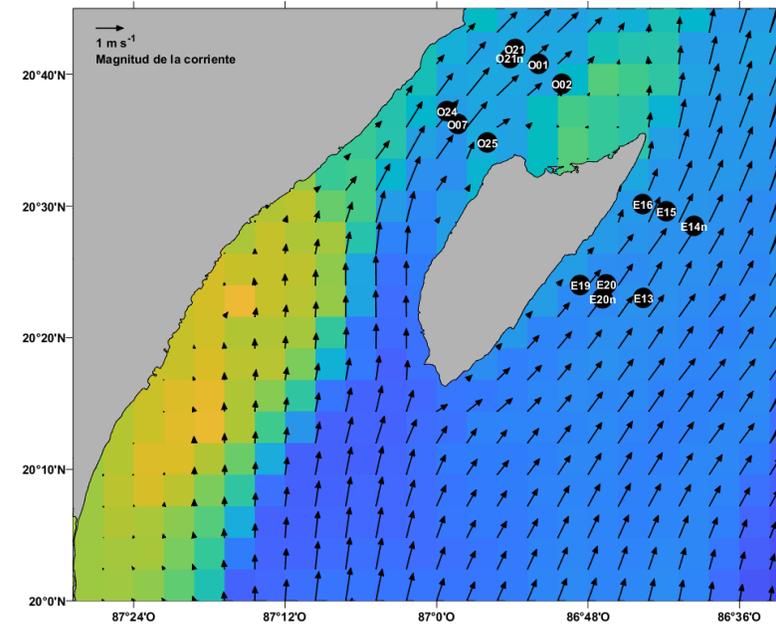
En la profundidad de 80 m (*Figura 11 (b)*) la vorticidad adimensional cambia drásticamente respecto a la de 10 m. En las estaciones al E se observan valores de vorticidad adimensional positivos en el rango aproximado de 0.01 - 0.02. En las estaciones al O, seis de las estaciones tienen vorticidad adimensional positiva entre 0.02 y 0.05, y la más cercana a la costa de la isla (O25) presenta vorticidad adimensional negativa de ~ -0.01 . A los 125 m de profundidad (*Figura 11 (c)*), se observan los mismos valores de vorticidad adimensional que a 80 m.

Finalmente, el nivel de 250 m (*Figura 11 (d)*) contrasta con los niveles superiores. En cinco estaciones al E los valores de vorticidad adimensional son positivos (0.01 - 0.05), y en dos, las más alejadas a la costa (E14n y E13), negativos (~ -0.01). En el lado O, cinco estaciones tienen vorticidad adimensional positiva (0.05 - 0.2), siendo las estaciones con la mayor magnitud las más cercanas al centro del canal de Cozumel (O21, O21n y O24). Las estaciones O01 y O02, presentan vorticidad adimensional negativa de ~ -0.05 y -0.1, respectivamente.



(a)

(b)



(c)

(d)

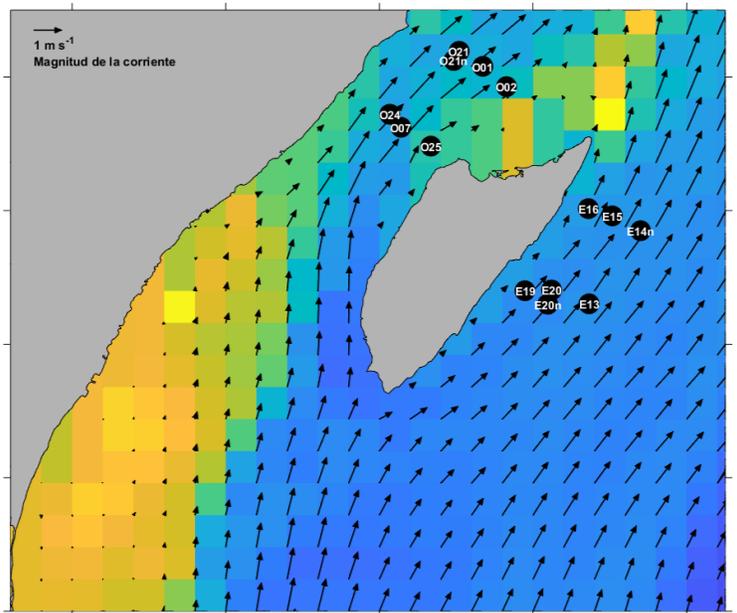
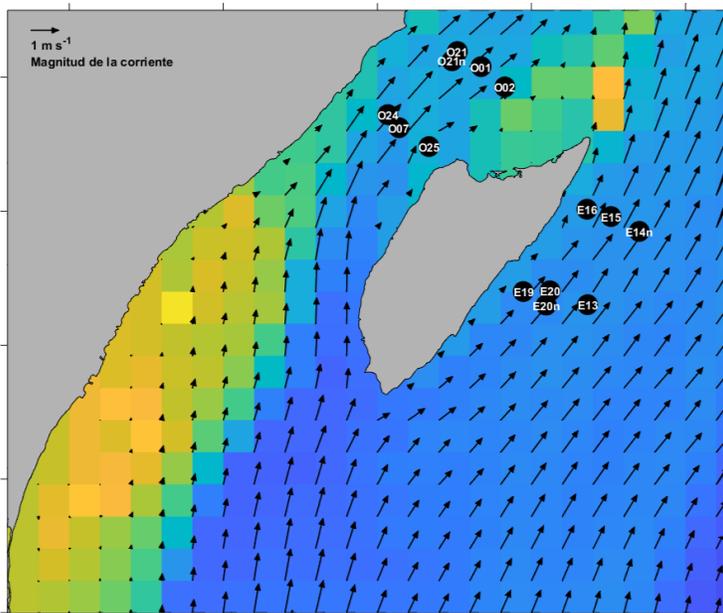


Figura 10. Mapas de salinidad (en UPS) en el plano horizontal en los niveles de profundidad de (a) 10 m, (b) 80 m, (c) 125 m y (d) 250 m. Las flechas indican la dirección de la corriente y su tamaño indica la magnitud (m s^{-1}). Cada estación se identifica con la sigla del lado de la isla (E: este; O: oeste) y un número aleatorio. La letra n al final del identificador de la estación indica los muestreos nocturnos.

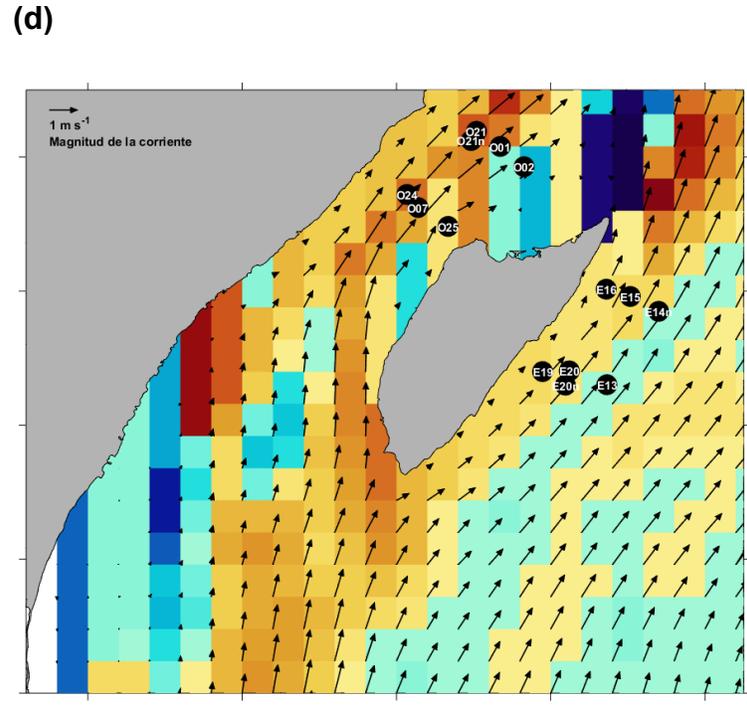
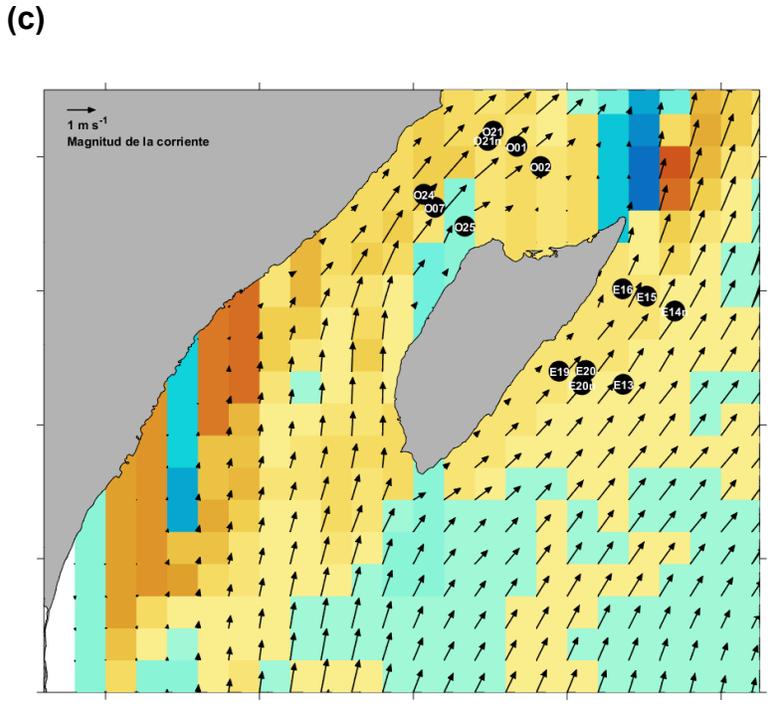
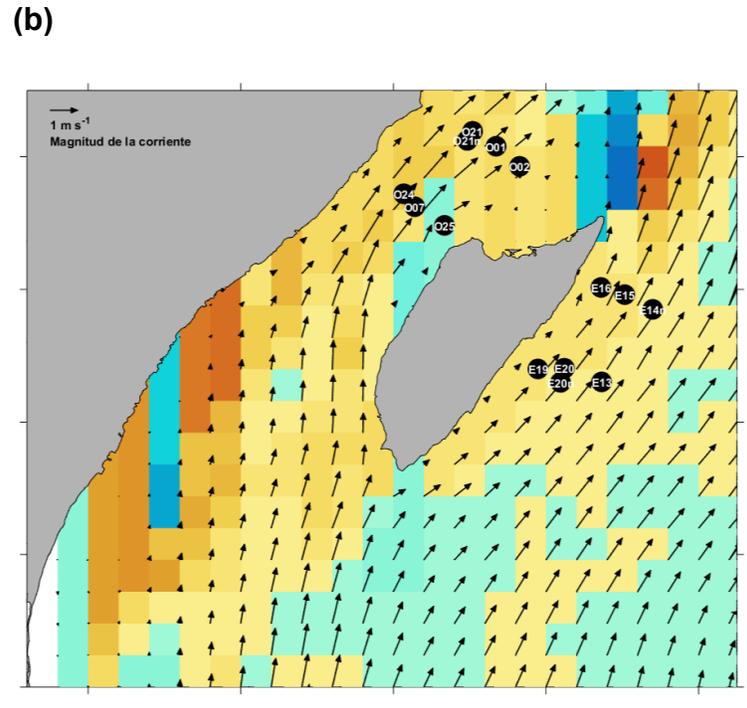
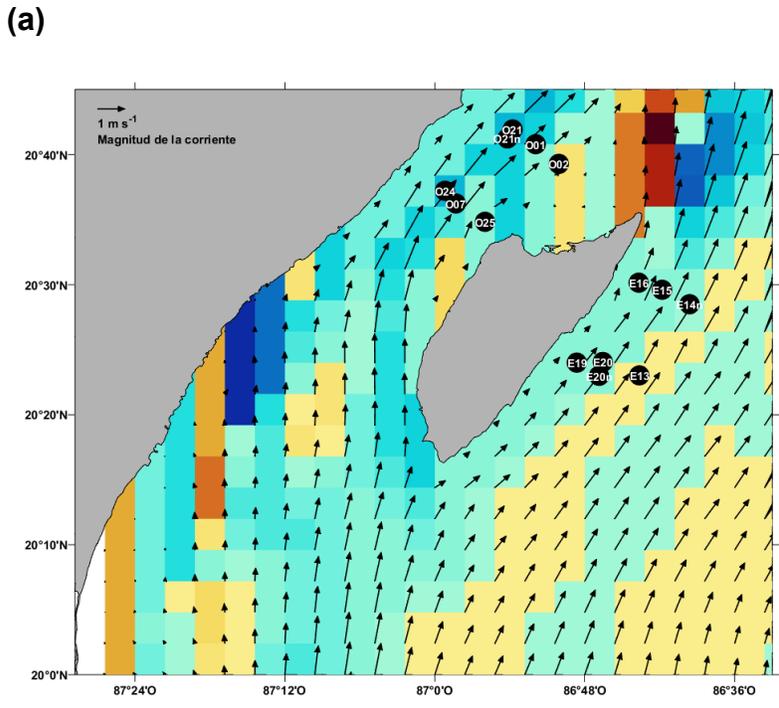
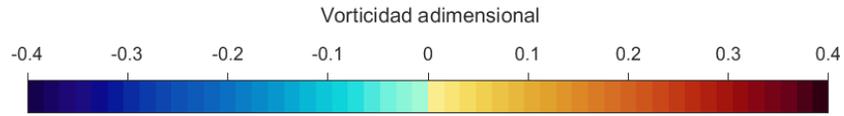


Figura 11. Mapas de vorticidad adimensional en el plano horizontal en los niveles de profundidad de (a) 10 m, (b) 80 m, (c) 125 m y (d) 250 m. Las flechas indican la dirección de la corriente y su tamaño indica la magnitud (m s^{-1}). Cada estación se identifica con la sigla del lado de la isla (E: este; O: oeste) y un número aleatorio. La letra n al final del identificador de la estación indica los muestreos nocturnos.

5.1.2.5 Divergencia

En el nivel de 10 m de profundidad (*Figura 12 (a)*) todas las estaciones al E presentan divergencia positiva con valores dentro del rango aproximado de $0.1 - 0.4 \times 10^{-5}$. Las estaciones con valores de divergencia positiva más altos fueron las más cercanas a la costa (E19 y E16). En el lado O las estaciones más al sur (O24, O07 y O25) presentaron divergencia negativa ($-0.1 - -0.4 \times 10^{-5}$), mientras que las estaciones al norte (O21, O21n, O01, O02) están en una interfase entre divergencia positiva y negativa con valores aproximados de entre 0.1×10^{-5} y -0.1×10^{-5} , respectivamente.

En la capa a 80 m (*Figura 12 (b)*), en el lado E todas las estaciones a excepción de una presentan divergencia negativa con valores en el rango de los $-0.1 - -0.4 \times 10^{-5}$; la estación E14n tuvo divergencia negativa de $\sim 0.1 \times 10^{-5}$. En el lado O, en las estaciones al sur (O24, O07 y O25) se observa divergencia positiva de $\sim 0.4 - 0.3 \times 10^{-5}$, mientras que en las estaciones al norte (O21, O21n, O01, O02) tuvieron divergencia negativa de $\sim -0.1 - -0.4 \times 10^{-5}$. A los 125 m de profundidad (*Figura 12 (c)*) se presentan los mismos valores e divergencia que en el nivel de los 80 m.

Finalmente, en el nivel de 250 m de profundidad (*Figura 12 (d)*), todas las estaciones al E presentan divergencias positivas con valores aproximados entre los -0.6 y -0.1×10^{-5} . Las estaciones con mayor magnitud de divergencia negativa fueron las más cercanas a la costa. En el lado O, las estaciones O24, O07, O25 y O02 presentaron divergencia positiva con magnitudes aproximadas entre los $0.1 - 0.6 \times 10^{-5}$. Las estaciones O21, O21n y O01 se encuentran en la interfase entre la divergencia positiva y negativa con valores entre los $0.6 - 0.5 \times 10^{-5}$ y -0.1×10^{-5}

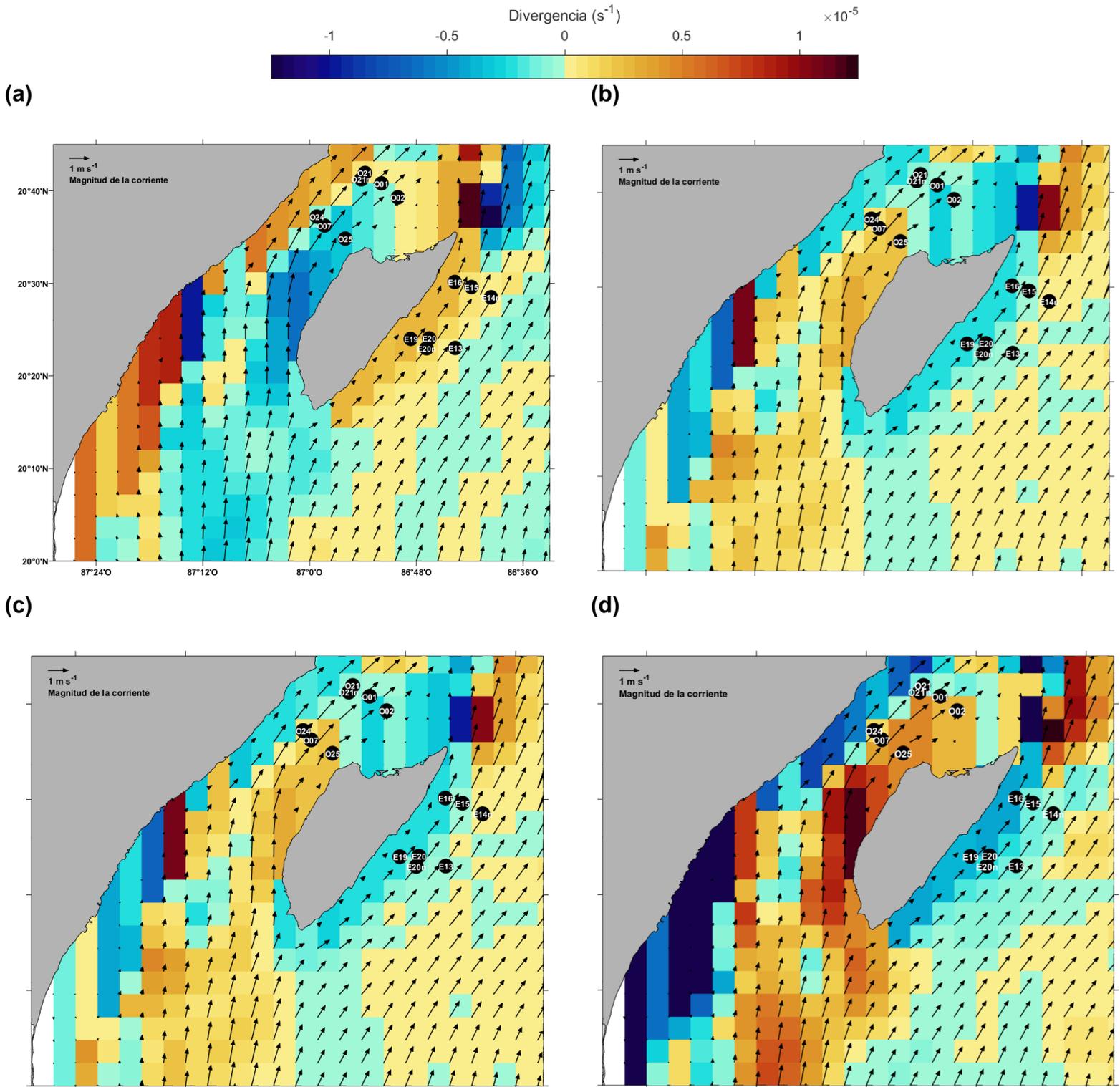


Figura 12. Mapas de la divergencia (en s^{-1}) en el plano horizontal en los niveles de profundidad de (a) 10 m, (b) 80 m, (c) 125 m y (d) 250 m. Las flechas indican la dirección de la corriente y su tamaño indica la magnitud ($m s^{-1}$). Cada estación se identifica con la sigla del lado de la isla (E: este; O: oeste) y un número aleatorio. La letra n al final del identificador de la estación indica los muestreos nocturnos.

5.2 Chl - a y nutrientes inorgánicos

En esta sección se muestran las concentraciones de Chl - a y de nutrientes inorgánicos en las estaciones y sus respectivos estratos (S, M y H) visitados durante la campaña oceanográfica CEMIE-1. Se muestran las concentraciones por muestra y concentraciones \bar{X} por lado, y las concentraciones \bar{X} por estrato en cada lado, en el lado E (*Tabla 6 y 8, respectivamente*) y O (*Tabla 7 y 9, respectivamente*). Véase la profundidad específica de los estratos para cada estación en la *Tabla 4*.

En cuanto a la concentración de Chl - a (*Tabla 6 y 7*) las concentraciones más altas se dieron en el estrato de profundidad M. En el lado E (*Tabla 6*) la concentración más alta de Chl - a se registró en la estación E20 en el estrato M con 0.75 mg m^{-3} y la más baja fue de 0 mg m^{-3} en la estación E15 en el estrato H. En general, las concentraciones más bajas en este lado fueron en el estrato S. En el lado O (*Tabla 7*) la concentración más alta se registró en la estación O07 en el estrato M con 0.47 mg m^{-3} y la más baja fue en la estación O01 en el estrato H con 0 mg m^{-3} . De igual forma que en el lado E, en su mayoría las concentraciones más bajas fueron en el estrato S. La concentración \bar{X} de Chl - a más alta fue en el lado E del estrato M con $0.516 \pm 0.138 \text{ mg m}^{-3}$ (*Tabla 8*) y la más baja fue en el lado O en el estrato S con $0.051 \pm 0.027 \text{ mg m}^{-3}$ (*Tabla 9*). Los promedios de concentración de Chl - a en los estratos de profundidad fueron más altos en el lado E en comparación con el lado O.

La concentración de NH_4^+ sólo fue detectable en dos estaciones en el lado E y en una estación en el lado O (*Tabla 6 y 7, respectivamente*): en el lado E en las estaciones E19, estratos S y M, y E20, estrato M, con valores de 2.71 , 0.67 y $0.18 \text{ } \mu\text{mol L}^{-1}$, respectivamente; en el lado O, en la estación O25, estrato S en concentración de $0.57 \text{ } \mu\text{mol L}^{-1}$. La concentración \bar{X} más alta de NH_4^+ fue en el estrato S del lado E con $0.387 \pm 1.024 \text{ } \mu\text{mol L}^{-1}$ (*Tabla 8*) y la más baja fue en el estrato S del lado O con $0.081 \pm 0.215 \text{ } \mu\text{mol L}^{-1}$ (*Tabla 9*). Los promedios de concentración de NH_4^+ en los estratos de profundidad fueron más altos en el lado E en comparación con el lado O.

Tabla 6. Concentraciones y concentraciones \bar{X} de Chl-a (mg m^{-3}), NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- , PO_4^{3-} , SiO_2 , DIN, relaciones DIN/ PO_4^{3-} y DIN/ SiO_2 , en ($\mu\text{mol L}^{-1}$), por estrato: S (< 10 m), M y H, en estaciones al E.

Estación	Estrato	Chl - a (mg m^{-3})	NH_4^+	NO_2^-	NO_3^-	PO_4^{3-}	SiO_2	DIN	DIN/ PO_4^{3-}	DIN/ SiO_2
			($\mu\text{mol L}^{-1}$)							
E19	S	0.110	2.710	0.120	12.180	2.070	31.440	15.000	7.246	0.477
E19	M	0.540	0.670	0.310	6.930	2.520	31.080	7.910	3.139	0.255
E19	H	0.100	0.000	0.120	70.960	4.120	23.300	71.080	17.252	3.051
E20	S	0.120	0.000	0.120	1.180	1.460	21.180	1.300	0.890	0.061
E20	M	0.750	0.180	0.310	0.700	2.070	41.340	1.190	0.575	0.029
E20	H	0.450	0.000	0.120	139.310	6.250	44.170	139.430	22.309	3.157
E13	S	0.070	0.000	0.020	2.420	2.300	26.130	2.440	1.061	0.093
E13	M	0.610	0.000	0.120	12.400	1.990	16.930	12.520	6.291	0.740
E13	H	0.210	0.000	0.000	26.220	2.370	11.630	26.220	11.063	2.255
E20n	S	0.050	0.000	0.000	2.280	1.760	31.790	2.280	1.295	0.072
E20n	M	0.380	0.000	0.210	1.940	2.070	17.640	2.150	1.039	0.122
E20n	H	0.110	0.000	0.000	16.330	1.990	7.730	16.330	8.206	2.113
E16	S	0.090	0.000	0.000	1.560	1.540	5.610	1.560	1.013	0.278
E16	M	0.370	0.000	0.120	4.510	1.690	9.500	4.630	2.740	0.487
E16	H	0.040	0.000	0.120	20.400	1.460	5.610	20.520	14.055	3.658
E15	S	0.050	0.000	0.120	1.400	1.540	13.040	1.520	0.987	0.117
E15	M	0.540	0.000	0.310	2.820	2.220	4.900	3.120	1.405	0.637
E15	H	0.000	0.000	0.120	21.180	2.370	9.500	21.290	8.983	2.241
E14n	S	0.030	0.000	0.020	2.080	2.070	14.460	2.110	1.019	0.146
E14n	M	0.420	0.000	0.120	0.960	2.600	9.150	1.080	0.415	0.118
E14n	H	0.090	0.000	0.020	22.520	2.140	14.810	22.550	10.537	1.523
\bar{X}		0.244 \pm 0.223	0.170 \pm 0.586	0.114 \pm 0.098	17.632 \pm 31.354	2.314 \pm 1.040	18.616 \pm 11.472	17.916 \pm 31.316	5.787 \pm 6.136	1.030 \pm 1.173

Tabla 7. Concentraciones y concentraciones \bar{X} de Chl-a (mg m^{-3}), NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- , PO_4^{3-} , SiO_2 , DIN, relaciones DIN/ PO_4^{3-} y DIN/ SiO_2 , en ($\mu\text{mol L}^{-1}$), por estrato: S (< 10 m), M y H, en estaciones al O.

Estación	Estrato	Chl - a (mg m^{-3})	$(\mu\text{mol L}^{-1})$							
			NH_4^+	NO_2^-	NO_3^-	PO_4^{3-}	SiO_2	DIN	DIN/ PO_4^{3-}	DIN/ SiO_2
O25	S	0.040	0.570	0.000	2.670	1.460	6.320	3.250	2.226	0.514
O25	M	0.350	0.000	0.000	5.450	2.140	21.530	5.450	2.547	0.253
O25	H	0.040	0.000	0.000	15.450	1.690	20.820	15.450	9.142	0.742
O07	S	0.040	0.000	0.000	7.000	1.920	11.270	7.000	3.646	0.621
O07	M	0.470	0.000	0.000	2.280	1.690	7.730	2.280	1.349	0.295
O07	H	0.200	0.000	0.000	25.890	2.830	9.500	25.890	9.148	2.725
O24	S	0.040	0.000	0.000	3.340	2.750	12.690	3.340	1.215	0.263
O24	M	0.420	0.000	0.000	2.340	2.450	12.690	2.340	0.955	0.184
O24	H	0.020	0.000	0.000	19.000	2.600	16.930	19.000	7.308	1.122
O21n	S	0.050	0.000	0.000	2.340	2.830	22.240	2.340	0.827	0.105
O21n	M	0.430	0.000	0.210	1.160	2.300	9.150	1.380	0.600	0.151
O21n	H	0.120	0.000	0.120	20.840	3.820	20.820	20.960	5.487	1.007
O02	S	0.110	0.000	0.020	2.920	3.590	5.970	2.940	0.819	0.492
O02	M	0.430	0.000	0.020	1.640	1.920	4.200	1.660	0.865	0.395
O02	H	0.060	0.000	0.170	25.560	0.000	5.610	25.720	0.000	4.585
O01	S	0.050	0.000	0.000	1.670	1.540	4.550	1.670	1.084	0.367
O01	M	0.320	0.000	0.070	9.240	2.070	4.200	9.310	4.498	2.217
O01	H	0.000	0.000	0.120	22.180	1.760	17.640	22.290	12.665	1.264
O21	S	0.030	0.000	0.000	0.890	1.460	3.840	0.890	0.610	0.232
O21	M	0.440	0.000	0.120	4.730	2.750	0.000	4.850	1.764	0.000
O21	H	0.300	0.000	0.000	24.330	0.000	8.440	24.330	0.000	2.883
\bar{X}		0.189 \pm 0.171	0.027 \pm 0.121	0.040 \pm 0.065	9.568 \pm 9.145	2.075 \pm 0.925	10.76 \pm 6.617	9.635 \pm 9.138	3.179 \pm 3.487	0.972 \pm 1.150

El NO_2^- fue detectado en todas las estaciones al E (*Tabla 6*) pero no en todos los estratos y en el lado O (*Tabla 7*) solo fue detectado en cuatro de las siete estaciones, de igual forma, no en todos los estratos. En el lado E la concentración más alta de NO_2^- se registró en las estaciones E19 y E15, ambas en el estrato M, con un valor de $0.31 \mu\text{mol L}^{-1}$; en su mayoría las mayores concentraciones en el lado E se dieron en el estrato M. En el lado O la concentración más alta se registró en la estación O21n con un valor de $0.21 \mu\text{mol L}^{-1}$. La concentración \bar{X} más alta de NO_2^- fue en el estrato M del lado E con $0.214 \pm 0.095 \mu\text{mol L}^{-1}$ (*Tabla 8*), y la más baja fue en el estrato S del lado O con $0.003 \pm 0.008 \mu\text{mol L}^{-1}$ (*Tabla 9*). Los promedios de concentración de NO_2^- en los estratos de profundidad fueron más altos en el lado E en comparación con el lado O.

El NO_3^- fue detectado en todas las estaciones en todos los estratos, tanto en el lado E (*Tabla 6*) como en el O (*Tabla 7*). En el lado E la concentración más alta se registró en la estación E20 en el estrato H con un valor de $139.31 \mu\text{mol L}^{-1}$ y la concentración más baja fue en la misma estación en el estrato M con un valor de $0.7 \mu\text{mol L}^{-1}$. Predominantemente en este lado las concentraciones de nitrato fueron más bajas en el estrato S y más altas en el H. En el lado O la concentración más alta de nitrato se registró en la estación O07 estrato H con valor de $25.89 \mu\text{mol L}^{-1}$ y la más baja fue en la estación O21 estrato S con un valor de $0.89 \mu\text{mol L}^{-1}$. En mayoría en este lado las concentraciones de nitrato fueron más bajas en el estrato M y más altas en el H. La concentración \bar{X} más alta de NO_3^- fue en el estrato H del lado E con $45.274 \pm 45.498 \mu\text{mol L}^{-1}$ (*Tabla 8*) y la más baja fue en el estrato S del lado O con $2.976 \pm 1.953 \mu\text{mol L}^{-1}$ (*Tabla 9*). Los promedios de concentración de NO_3^- en los estratos de profundidad fueron generalmente más altos en el lado E en comparación con el lado O.

El PO_4^{3-} fue detectado en todas las estaciones en todos los estratos en el lado E (*Tabla 6*), y en el O solamente no fue detectado en dos estaciones en el estrato H (*Tabla 7*). En el lado E la concentración más alta de PO_4^{3-} se determinó para la estación E20 estrato H con un valor de $6.250 \mu\text{mol L}^{-1}$ y la más baja en las

estaciones E20 y E16 en los estratos S y H, respectivamente, con un valor de $1.460 \mu\text{mol L}^{-1}$. En su mayoría el estrato H presentó las concentraciones de PO_4^{3-} más altas y las más bajas fueron en el estrato S. En el lado O la concentración más alta de PO_4^{3-} se determinó en la estación O21n estrato H con un valor de $3.820 \mu\text{mol L}^{-1}$ y no fue detectado para las estaciones O02 y O21 en el estrato H. En este lado no hay patrón que indique en qué estrato mayoritariamente se presentan las mayores y menores concentraciones de PO_4^{3-} . La concentración \bar{X} de PO_4^{3-} más alta fue en el estrato H del lado E con $2.957 \pm 1.670 \mu\text{mol L}^{-1}$ (*Tabla 8*) y la más baja fue en el estrato H del lado O con $1.814 \pm 1.430 \mu\text{mol L}^{-1}$ (*Tabla 9*). Los promedios de concentración de PO_4^{3-} en los estratos de profundidad fueron bastante similares en ambos los lados.

El SiO_2 fue detectado en todas las estaciones en todos los estratos en el lado E (*Tabla 6*), en el O, solamente no fue detectado en una estación en el estrato M (*Tabla 7*). En el lado E la concentración más alta de SiO_2 se detectó en la estación E20 estrato H con un valor de $44.179 \mu\text{mol L}^{-1}$ y la más baja, en la estación E15 estrato M con un valor de $4.9 \mu\text{mol L}^{-1}$. Mayoritariamente las concentraciones más altas se presentaron en el estrato S y las más bajas en el H. En el lado O la concentración más alta se presentó en la estación O21n estrato S con un valor de $22.24 \mu\text{mol L}^{-1}$ y no se detectó SiO_2 en la estación O21 estrato M; predominaron las concentraciones más bajas en el estrato M, mientras que se observaron las concentraciones más altas tanto en el estrato S como en el H. La concentración \bar{X} más alta de SiO_2 fue en el estrato S del lado E con $20.521 \pm 9.943 \mu\text{mol L}^{-1}$ (*Tabla 8*) y la más baja fue en el estrato M del lado O con $8.500 \pm 7.043 \mu\text{mol L}^{-1}$ (*Tabla 9*). Los promedios de concentración de SiO_2 en los estratos de profundidad fueron generalmente más en el lado E en comparación con el lado O.

Tabla 8. Concentraciones \bar{X} de Chl-a (mg m^{-3}), NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- , PO_4^{3-} , SiO_2 , DIN, relaciones DIN/ PO_4^{3-} y DIN/ SiO_2 , en ($\mu\text{mol L}^{-1}$), por estrato: S (< 10 m), M y H, en lado E.

Estrato	Concentraciones \bar{X}								
	Chl - a (mg m^{-3})	NH_4^+	NO_2^-	NO_3^-	PO_4^{3-}	SiO_2	DIN	DIN/ PO_4^{3-}	DIN/ SiO_2
S	0.074	0.387	0.057	3.300	1.820	20.521	3.744	1.930	0.178
	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm
	0.034	1.024	0.059	3.943	0.328	9.943	4.982	2.347	0.151
M	0.516	0.121	0.214	4.323	2.166	18.649	4.657	2.229	0.341
	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm
	0.138	0.251	0.095	4.172	0.314	13.143	4.201	2.070	0.280
H	0.143	0.000	0.071	45.274	2.957	16.679	45.346	13.201	2.571
	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm
	0.150	0.000	0.061	45.498	1.670	13.433	45.527	5.075	0.738

Tabla 9. Concentraciones \bar{X} de Chl-a (mg m^{-3}), NH_4^+ , NO_2^- , NO_3^- , PO_4^{3-} , SiO_2 , DIN, relaciones DIN/ PO_4^{3-} y DIN/ SiO_2 , en ($\mu\text{mol L}^{-1}$), por estrato: S (< 10 m), M y H, en lado O.

Estrato	Concentraciones \bar{X}								
	Chl - a (mg m^{-3})	NH_4^+	NO_2^-	NO_3^-	PO_4^{3-}	SiO_2	DIN	DIN/ PO_4^{3-}	DIN/ SiO_2
S	0.051	0.081	0.003	2.976	2.221	9.554	3.061	1.490	0.371
	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm
	0.027	0.215	0.008	1.953	0.840	6.515	1.950	1.087	0.182
M	0.409	0.000	0.060	3.834	2.189	8.500	3.896	1.797	0.499
	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm
	0.053	0.000	0.080	2.865	0.350	7.043	2.858	1.358	0.767
H	0.106	0.000	0.059	21.893	1.814	14.251	21.949	6.250	2.047
	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm	\pm
	0.109	0.000	0.075	3.795	1.430	6.271	3.818	4.791	1.406

El DIN se pudo calcular para todas las estaciones y todos los estratos, tanto en el lado E (Tabla 6) como en el O (Tabla 7). La concentración más alta de DIN en el lado E corresponde para la estación E20 estrato H, mientras que en el O es en la estación O07 estrato H, con valores de 139.430 y 25.890 $\mu\text{mol L}^{-1}$, respectivamente. Las concentraciones más bajas de DIN en el lado E y O, corresponden a las

estaciones E14n estrato M y O21 estrato S con valores de 1.080 y 0.890 $\mu\text{mol L}^{-1}$, en el orden dado. Los patrones de DIN en cuanto a las concentraciones y concentraciones \bar{X} se basan principalmente en las determinaciones de NO_3^- , pues éstas predominan dentro del cálculo.

Las relaciones DIN/PO_4^{3-} y DIN/SiO_2 se calcularon para todas las estaciones y todos los estratos, tanto en el lado E (*Tabla 6*) como en el O (*Tabla 7*).

El valor más alto de DIN/PO_4^{3-} en el lado E corresponde para la estación E20 estrato H, mientras que en el O es en la estación O01 estrato H, con valores de 22.309 y 12.665, respectivamente. Los valores más bajos de la relación en los lados E y O corresponden a las estaciones E14n estrato M, O02 estrato H y O21 estrato H, con valores de 0.415 y 0, en el orden dado.

El valor más alto de DIN/SiO_2 en el lado E corresponde para la estación E16 estrato H, mientras que en el O es en la estación O01 estrato H, con valores de 3.658 y 4.585, respectivamente. Las relaciones más bajas en el lado E y O corresponden a las estaciones E20 estrato S y O21 estrato M con valores de 0.029 y 0 $\mu\text{mol L}^{-1}$, correspondientemente.

Los valores \bar{X} más altos de las relaciones DIN/PO_4^{3-} y DIN/SiO_2 fueron en el estrato H del lado E, siendo 13.201 ± 5.075 y 2.571 ± 0.738 , respectivamente (*Tabla 8*), y los más bajos fueron en el estrato S del lado O para DIN/PO_4^{3-} y en el estrato S del lado E para DIN/SiO_2 , siendo 1.490 ± 1.087 y 0.178 ± 0.151 , respectivamente (*Tabla 8 y 9*). Los promedios de ambas relaciones en los estratos de profundidad fueron generalmente más altos en el lado E en comparación con el lado O.

Se registraron relaciones \bar{X} de DIN/PO_4^{3-} mayores a 16 (relación Redfield) en el estrato H a ambos lados de la isla y relaciones \bar{X} inferiores a 16 en los estratos S y M a ambos lados (*Tabla 8 y 9*). Las relaciones \bar{X} de DIN/SiO_2 fueron mayores a 1 (relación Redfield) en el estrato H en ambos lados de la isla, mientras que en los estratos S y M éstas fueron menores a 1 (*Tabla 8 y 9*).

5.3 *Trichodesmium*

En esta sección se describe la abundancia de tricomas, algunas características morfológicas, la densidad de tricomas, el biovolumen y los aportes de C y N de las especies de *Trichodesmium* identificadas en las 40 muestras de agua concentrada de fitoplancton recolectadas en los estratos S, M y H de las 14 estaciones visitadas durante la campaña oceanográfica CEMIE-1.

5.3.1 Especies, abundancia y características morfológicas

Las características morfológicas (longitud y anchura \bar{X} en μm) y la abundancia (no. de tricomas) se describen separadamente según el lado de la isla (E y O) donde fueron registradas.

En todas las estaciones en ambos lados de la isla, sólo se identificaron dos especies de *Trichodesmium*: *T. erythraeum* y *T. thiebautii*. La mayoría de éstas se encontraron en forma de tricomas libres (*Tabla 10*).

Las mayores abundancias de tricomas libres se registraron en el lado O, con 476 tricomas de *T. erythraeum* y 82 de *T. thiebautii* (*Tabla 10*). En cuanto a la longitud de los tricomas, en promedio, la mayor fue registrada para los tricomas libres de *T. erythraeum* en el lado E ($1,255.13 \pm 703.85 \mu\text{m}$); la anchura promedio mayor fue para *T. thiebautii* en el lado O ($14.87 \pm 4.44 \mu\text{m}$). La longitud \bar{X} de los tricomas libres de *T. thiebautii* fue muy similar para ambos lados, variando sólo en décimas de μm .

Tabla 10. Especies de *Trichodesmium*, conteo de tricomas libres y longitud y anchura \bar{X} (μm), en estaciones al E y O de la isla Cozumel.

Lado	Especie	No. de tricomas	Longitud \bar{X} (μm)	Anchura \bar{X} (μm)
E	<i>T. erythraeum</i>	267	$1,255.13 \pm 703.85$	11.66 ± 4.49
	<i>T. thiebautii</i>	56	988.71 ± 686.82	13.29 ± 3.82
O	<i>T. erythraeum</i>	476	$1,145.09 \pm 736.09$	13.06 ± 3.51
	<i>T. thiebautii</i>	82	988.97 ± 682.48	14.87 ± 4.44

Con respecto a las formas coloniales de *Trichodesmium* (Tabla 11), sólo se registraron dos de *T. erythraeum*, ambas en el lado O. La primera estaba conformada por un número de 43 tricomas, mientras que la segunda, por 24. La colonia más grande fue la primera, con una longitud de 3,180 μm medida en su tricoma más largo y una anchura de 650 μm en su parte más ancha.

Tabla 11. Colonias de *Trichodesmium*, conteo de su número de tricomas y longitud y anchura máximas (μm) (observadas solamente en estaciones al O).

Lado	Especie	No. de tricomas	Longitud (μm)	Anchura (μm)
O	<i>T. erythraeum</i>	43	3,180	650.84
	<i>T. erythraeum</i>	24	2,915	356.87

5.3.2 Patrones de distribución de la abundancia, densidad, biovolumen y aportes de C y N de *Trichodesmium*

La abundancia y densidad de tricomas, biovolumen y los aportes de C y N se detallan según el lado de la isla y los estratos (S, M y H) de cada estación, además, se expone el valor promedio de los anteriores parámetros por lado de la isla y por estrato y lado.

Los patrones de distribución de *Trichodesmium* a partir de pruebas PERMANOVA muestran que existen diferencias significativas ($p < 0.05$) para el factor de estrato con respecto a la densidad de tricomas ($p = 0.001$; $R^2 = 0.332$) (Tabla 12), y para los factores estrato y la interacción lado:estrato con respecto al biovolumen y aportes de C y N (Tabla 12). Los R^2 fueron los mismos para estos tres parámetros, siendo respectivamente para el factor estrato e interacción: $R^2 = 0.241$ y $R^2 = 0.126$ (Tabla 13). En cambio, las comparaciones de la densidad, biovolumen y aportes de C y N entre lados de la isla no fueron estadísticamente significativas ($p > 0.05$). Las comparaciones múltiples de medias entre pares de grupos de estratos con respecto a la densidad de tricomas muestran diferencias significativas (p ajustado < 0.05) entre los estratos de S - H (p ajustado = 0.001) y S - M (p ajustado = 0.005), y no presentaron diferencias significativas el par de grupo de los estratos

M - H ($p = 0.741$) (*Tabla 14*). Las comparaciones múltiples de medias entre pares de grupos para la interacción lado:estrato para el biovolumen y aportes de C y N revelaron diferencias significativas entre los grupos S - H (p ajustado = 0.013) y S - M (p adj = 0.017) (*Tabla 15*). También, entre los grupos de interacción S:O - H:E (p ajustado = 0.025), S:O - M:E (p ajustado = 0.013), S:O - S:E (p ajustado = 0.054), S:O - H:O (p ajustado = 0.003) y S:O - M:O (p ajustado = 0.006). Los pares de grupos S:O - H:E, S:O - M:E y S:O - S:E que presentan diferencias significativas son relevantes, ya que revelan disparidades entre los lados, aunque éstas se observan sólo en algunos estratos. No se observaron diferencias significativas (p ajustado > 0.05) entre los pares de grupos en los estratos M - H, ni tampoco en los pares de grupos de las interacciones: M:E - H:E, S:E - H:E, H:O - H:E, M:O - H:E, S:E - M:E, H:O - M:E, M:O - M:E, H:O - S:E, M:O - S:E y M:O - H:O. La falta de significancia en la mayoría de los grupos de interacción sugiere que las disparidades entre los lados son menores en comparación con las diferencias entre los estratos, y que únicamente en algunos estratos y lados específicos se observan diferencias considerables.

Tabla 12. Análisis permutacional de la varianza (PERMANOVA) sobre la densidad de *Trichodesmium* (tri L^{-1}), respecto a los factores (fuentes de variación) de lado y estrato, así como para la interacción entre lado y estrato (estrato: lado). DF: Grados de libertad; SS: Suma de cuadrados; R^2 : coeficiente de determinación; F: estadístico F; p: valor de significancia estadística. Los resultados significativos ($p < 0.05$) están marcados en negrita.

Variable	Fuente de variación	DF	SS	R^2	F	p
Densidad de <i>Trichodesmium</i> (tri L^{-1})	Estrato	2	7,789.900	0.332	10.611	0.001
	Lado	1	1,175.100	0.050	3.201	0.073
	Estrato: Lado	2	2,043.600	0.087	2.784	0.076
	Residual	34	12,480.500	0.531		
	Total	39	23,489.100	1.000		

Tabla 13. Análisis permutacional de la varianza (PERMANOVA) sobre el biovolumen ($\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$), el C ($\mu\text{g L}^{-1}$) y N ($\mu\text{g L}^{-1}$) de *Trichodesmium*, respecto a los factores (fuentes de variación) de lado y estrato, así como para la interacción entre lado y estrato (estrato: lado). DF: Grados de libertad; SS: Suma de cuadrados; R^2 : coeficiente de determinación; F: estadístico F; p: valor de significancia estadística. Los resultados significativos ($p < 0.05$) están marcados en negrita.

Variable	Fuente de variación	DF	SS	R^2	F	p
Biovolumen de <i>Trichodesmium</i> ($\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$)	Estrato	2	136,209,852.000	0.241	6.857	0.005
	Lado	1	19,576,113.000	0.035	1.971	0.159
	Estrato: Lado	2	710,608,461.000	0.126	3.575	0.033
	Residual	34	337,672,679.000	0.598		
	Total	39	564,467,105.000	1.000		
C de <i>Trichodesmium</i> ($\mu\text{g L}^{-1}$)	Estrato	2	393.794	0.241	6.858	0.001
	Lado	1	56.537	0.0345	1.969	0.170
	Estrato: Lado	2	205.240	0.126	3.574	0.040
	Residual	34	976.148	0.598		
	Total	39	1631.719	1.000		
N de <i>Trichodesmium</i> ($\mu\text{g L}^{-1}$)	Estrato	2	10.659	0.241	6.843	0.007
	Lado	1	1.533	0.035	1.969	0.191
	Estrato: Lado	2	5.572	0.126	3.578	0.044
	Residual	34	26.478	0.598		
	Total	39	44.243	1.000		

Tabla 14. Comparación múltiple de medias (método Tukey) sobre la densidad de *Trichodesmium* (tri L^{-1}), respecto a los pares de estratos. p ajustado: valor de significancia estadística ajustado. Los resultados significativos ($p \text{ ajustado} < 0.05$) están marcados en negrita.

Variable	Pares de grupos	p ajustado
Densidad de <i>Trichodesmium</i> (tri L^{-1})	M-H	0.741
	S-H	0.001*
	S-M	0.005*

Tabla 15. Comparación múltiple de medias (método Tukey) sobre el biovolumen de ($\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$) y el C y N ($\mu\text{g L}^{-1}$) de *Trichodesmium*, respecto a los pares de grupos formados con los factores de lado y estrato, así como para la interacción entre lado y estrato (estrato: lado). p ajustado: valor de significancia estadística ajustado. Los resultados significativos (p ajustado < 0.05) están marcados en negrita.

Variables	Pares de grupos	p ajustado
Biovolumen de <i>Trichodesmium</i> ($\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$); C y N de <i>Trichodesmium</i> ($\mu\text{g L}^{-1}$)	M-H	0.973
	S-H	0.013*
	S-M	0.017*
	M:E-H:E	1.000
	S:E-H:E	0.991
	H:O-H:E	0.999
	M:O-H:E	1.000
	S:O-H:E	0.025*
	S:E-M:E	0.991
	H:O-M:E	0.996
	M:O-M:E	1.000
	S:O-M:E	0.013*
	H:O-S:E	0.887
	M:O-S:E	0.956
	S:O-S:E	0.054*
	M:O-H:O	1.000
	S:O-H:O	0.003*
S:O-M:O	0.006*	

En el lado E, la mayor abundancia de tricomas y los valores más altos de densidad, biovolumen y aporte de C y N se obtuvieron para la estación E19 estrato M, con 82 tricomas, 51 tri L^{-1} , $8540.93 \text{ mm}^3 \text{L}^{-1}$, $14.52 \mu\text{g L}^{-1}$ de C y $2.39 \mu\text{g L}^{-1}$ de N, respectivamente (Tabla 16). Por otro lado, en las estaciones E13 y E14 en el estrato H no se encontraron tricomas. Mayoritariamente, los valores más altos se obtuvieron en los estratos S y los más bajos en los estratos H.

Tabla 16. Abundancia (n) y densidad de tricomas (tri L⁻¹), biovolumen (mm³ L⁻¹), C (µg L⁻¹) y N (µg L⁻¹) de *Trichodesmium*, en las estaciones y \bar{X} al E de Cozumel. Se indica el estrato de profundidad en el que se recolectaron las muestras: S (< 10 m), M y H. Los * en la columna de abundancia y densidad señalan que en estas estaciones no hubo registros de *Trichodesmium* debido a que no se recolectaron muestras de agua concentrada de fitoplancton.

Estación	Estrato	Abundancia (n)	Densidad (tri L ⁻¹)	Biovolumen (mm ³ L ⁻¹)	C (µg L ⁻¹)	N (µg L ⁻¹)
E19	S	58	60.12	8,411.19	14.30	2.36
E19	M	82	51.00	8,540.93	14.52	2.39
E19	H	*	*	0.00	0.00	0.00
E20	S	16	16.80	401.62	0.68	0.11
E20	M	1	0.62	10.20	0.02	0.00
E20	H	*	*	0.00	0.00	0.00
E13	S	6	6.30	176.15	0.30	0.05
E13	M	2	1.24	27.61	0.05	0.01
E13	H	0	0.00	0.00	0.00	0.00
E20n	S	16	16.80	1,366.11	2.32	0.38
E20n	M	10	6.22	101.03	0.17	0.03
E20n	H	2	6.30	313.04	0.53	0.09
E16	S	28	29.02	2,316.25	3.94	0.65
E16	M	35	22.04	304.30	0.52	0.09
E16	H	9	27.99	5,441.06	9.25	1.52
E15	S	7	7.35	933.03	1.59	0.26
E15	M	1	0.62	23.71	0.04	0.01
E15	H	3	1.89	243.74	0.41	0.07
E14n	S	45	27.99	2,374.16	4.04	0.66
E14n	M	2	0.90	21.49	0.04	0.01
E14n	H	0	0.00	0.00	0.00	0.00
\bar{X}		17.000	14.905	1,631.875	2.775	0.457
		±	±	±	±	±
		22.891	17.689	2,757.780	4.688	0.772

En el lado O, la mayor abundancia de tricomas se obtuvo en la estación O21N estrato S, con 105 tricomas (Tabla 17). Por otro lado, los valores más altos de densidad de tricomas, biovolumen y aporte de C y N se obtuvieron en la estación O24 estrato S, con 104.97 tri L⁻¹, 13811.72 mm³ L⁻¹, 23.48 µg L⁻¹ de C y 3.87 µg L⁻¹ de N, respectivamente. En la estación O01 en el estrato H no se registraron

tricomas. Como lo observado en el lado E, mayormente los valores más altos se obtuvieron en los estratos S, mientras que los valores más bajos se registraron en los estratos H.

Tabla 17. Abundancia (n) y densidad de tricomas (tri L^{-1}), biovolumen ($\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$), C ($\mu\text{g L}^{-1}$) y N ($\mu\text{g L}^{-1}$) de *Trichodesmium*, en las estaciones y \bar{X} al O de Cozumel. Se indica el estrato de profundidad en el que se recolectaron las muestras: S (< 10 m), M y H.

Estación	Estrato	Abundancia (n)	Densidad (tri L^{-1})	Biovolumen ($\text{mm}^3 \text{L}^{-1}$)	C ($\mu\text{g L}^{-1}$)	N ($\mu\text{g L}^{-1}$)
O25	S	9	9.33	1,853.96	3.15	0.52
O25	M	43	27.08	1,614.56	2.74	0.45
O25	H	1	1.04	41.23	0.07	0.01
O07	S	64	50.39	3,218.29	5.47	0.90
O07	M	6	4.66	237.91	0.40	0.07
O07	H	5	3.89	331.06	0.56	0.09
O24	S	100	104.97	13,811.72	23.48	3.87
O24	M	33	20.78	870.20	1.48	0.24
O24	H	8	24.88	1,219.97	2.07	0.34
O21n	S	105	47.24	2,970.94	5.05	0.83
O21n	M	14	9.89	1,055.91	1.80	0.30
O21n	H	3	1.73	408.53	0.69	0.11
O02	S	65	68.23	12,855.92	21.86	3.60
O02	M	33	20.52	1,567.99	2.67	0.44
O02	H	2	6.30	279.26	0.47	0.08
O01	S	75	78.26	13,791.95	23.45	3.86
O01	M	13	8.19	339.79	0.58	0.10
O01	H	0	0.00	0.00	0.00	0.00
O21	S	34	17.84	2,648.07	4.50	0.74
O21	M	5	2.22	304.81	0.52	0.09
O21	H	7	4.79	995.15	1.69	0.28
\bar{X}		29.786	24.392	2,877.010	4.890	0.806
		\pm 33.360	\pm 29.120	\pm 4,539.306	\pm 7.718	\pm 1.271

La mayor abundancia \bar{X} (*Tabla 18*) fue detectada para el lado O en el estrato S con un valor de 64.64 ± 34.24 (n) y la más baja fue en el lado E en el estrato H (2.80 ± 3.70). La densidad promedio más alta (*Tabla 19*) de tricomas se encontró en el estrato S del lado O, con un valor de 53.75 ± 33.54 tri L⁻¹, y la densidad más baja correspondió a este mismo lado en el estrato H (6.09 ± 8.58 tri L⁻¹).

Los valores \bar{X} del biovolumen y los aportes de C y N (*Tabla 18*) siguieron el mismo patrón que la densidad de tricomas, presentando los valores más altos en el estrato S del lado O y los más bajos en este mismo lado pero en el estrato H. Los máximos y mínimos promedios fueron: del biovolumen de $7307.26 \pm 5803.98 - 467.89 \pm 465.91$ mm³ L⁻¹, del C de $12.42 \pm 9.87 - 0.80 \pm 0.79$ µg L⁻¹ y del N de $2.05 \pm 1.63 - 0.13 \pm 0.13$ µg L⁻¹.

Tabla 18. Promedios de abundancia promedio de tricomas (n), densidad de tricomas (tri L⁻¹), biovolumen (mm³ L⁻¹), C (µg L⁻¹) y N (µg L⁻¹) de *Trichodesmium*, por estrato: S, M y H y por lado E y O de isla Cozumel.

Lado	Estratos	Abundancia \bar{X} (n)	Densidad \bar{X} (tri L ⁻¹)	Biovolumen \bar{X} (mm ³ L ⁻¹)	C \bar{X} (µg L ⁻¹)	N \bar{X} (µg L ⁻¹)
O	S	64.64 ± 34.24	53.75 ± 33.54	$7,307.26 \pm 5803.98$	12.42 ± 9.87	2.05 ± 1.63
	M	21.00 ± 15.09	13.34 ± 9.43	855.88 ± 588.05	1.45 ± 1.00	0.24 ± 0.16
	H	3.71 ± 3.04	6.09 ± 8.58	467.89 ± 465.91	0.80 ± 0.79	0.13 ± 0.13
E	S	25.14 ± 19.77	23.48 ± 18.43	$2,282.64 \pm 2834.48$	3.88 ± 4.82	0.64 ± 0.79
	M	19.00 ± 30.36	11.81 ± 18.94	$1,289.90 \pm 3199.10$	2.19 ± 5.44	0.36 ± 0.90
	H	2.80 ± 3.70	7.23 ± 11.88	856.83 ± 2025.81	1.46 ± 3.44	0.24 ± 0.57

En general, lo valores promedio más altos de los parámetros fueron registrados y calculados en el lado O y los más bajos en el lado E (*Tablas 16, 17 y 18*). En ambos lados, el estrato con los valores \bar{X} más altos fue el S y el estrato con los más bajos fue el H (*Tabla 18*).

5.4 Distribución de *Trichodesmium* en relación con variables ambientales

5.4.1 Análisis visual de transectos verticales

En esta sección, se detalla la distribución de la densidad de tricomas de *Trichodesmium* respecto con las variables ambientales a lo largo de los dos transectos verticales norte y sur (*Figura 13*) que cubren las 14 estaciones visitadas durante la campaña oceanográfica CEMIE-1. Además de la densidad de tricomas (sección 4.3.5.2), se describen variables ambientales (sección 4.3.2) que fueron clasificadas en la presente sección en 2 categorías: parámetros físicos y parámetros hidrodinámicos.

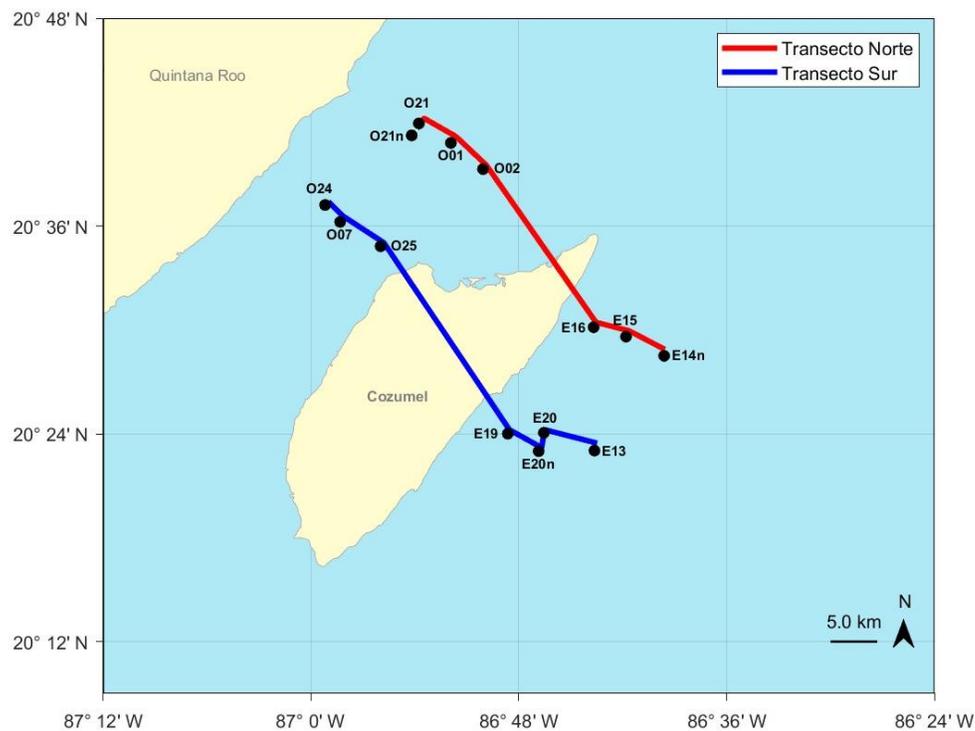


Figura 13. Mapa de la zona de estudio en que se indican las estaciones visitadas durante la campaña oceanográfica CEMIE-1 y se representan los transectos norte y sur.

5.4.1.1 Parámetros físicos con la densidad de *Trichodesmium*

La temperatura en el transecto norte (*Figura 14 (a)*) alcanzó un máximo de 28 °C y un mínimo de 18 °C en el O, y de 28 °C y un mínimo de 20 °C en el E. En el lado O (canal de Cozumel), en el transecto norte, la temperatura en la superficie y hasta ~40 - 50 m de profundidad fue de 28 °C. A partir de esta profundidad, descendió a 26 °C entre 60 y 65 m. Entre 65 y 110 m, la temperatura osciló entre 23 y 25 °C. Entre los 110 y 115 m la temperatura fue de 22 °C y, entre 120 y 150 m, la temperatura descendió hasta los 20 °C. Sólo en una pequeña franja situada en las estaciones más alejadas del lado O de la isla se registraron temperaturas de 18°C entre 130 y 150 m. En el lado E del transecto norte, la temperatura siguió el mismo patrón de disminución conforme la profundidad que en el lado O, pero las capas se distribuyeron a mayor profundidad. La densidad de *Trichodesmium* en ambos lados del transecto presentó valores más altos en el estrato S, alrededor de los 10 m de profundidad a una temperatura de 28 °C.

La temperatura en el transecto sur (*Figura 14 (b)*) alcanzó un valor máximo de 28 °C en ambos lados, mientras que la mínima en el O fue 19 °C y en el E, 21 °C. La temperatura en la superficie y hasta ~50 - 60 m en el O y entre la superficie y ~80 - 90 m en el E fue de 28 a 27 °C, descendiendo a 26°C entre 60 y 75 m en el O y entre 90 y 110 m en el E, luego a 25 - 23 °C entre 75 y 110 m en el O y entre 105 y 140 m en el E. Entre 110 y 150 m en el O y entre ~130 y 150 m en el E, la temperatura osciló entre 22 y 20 °C. Similar a lo observado en el transecto norte, la densidad de *Trichodesmium* en el lado O y E transecto sur presentó los valores más altos en el estrato S, alrededor de los 10 m de profundidad en sitios con temperatura de 28 °C. Esta densidad disminuyó conforme la profundidad y temperatura.

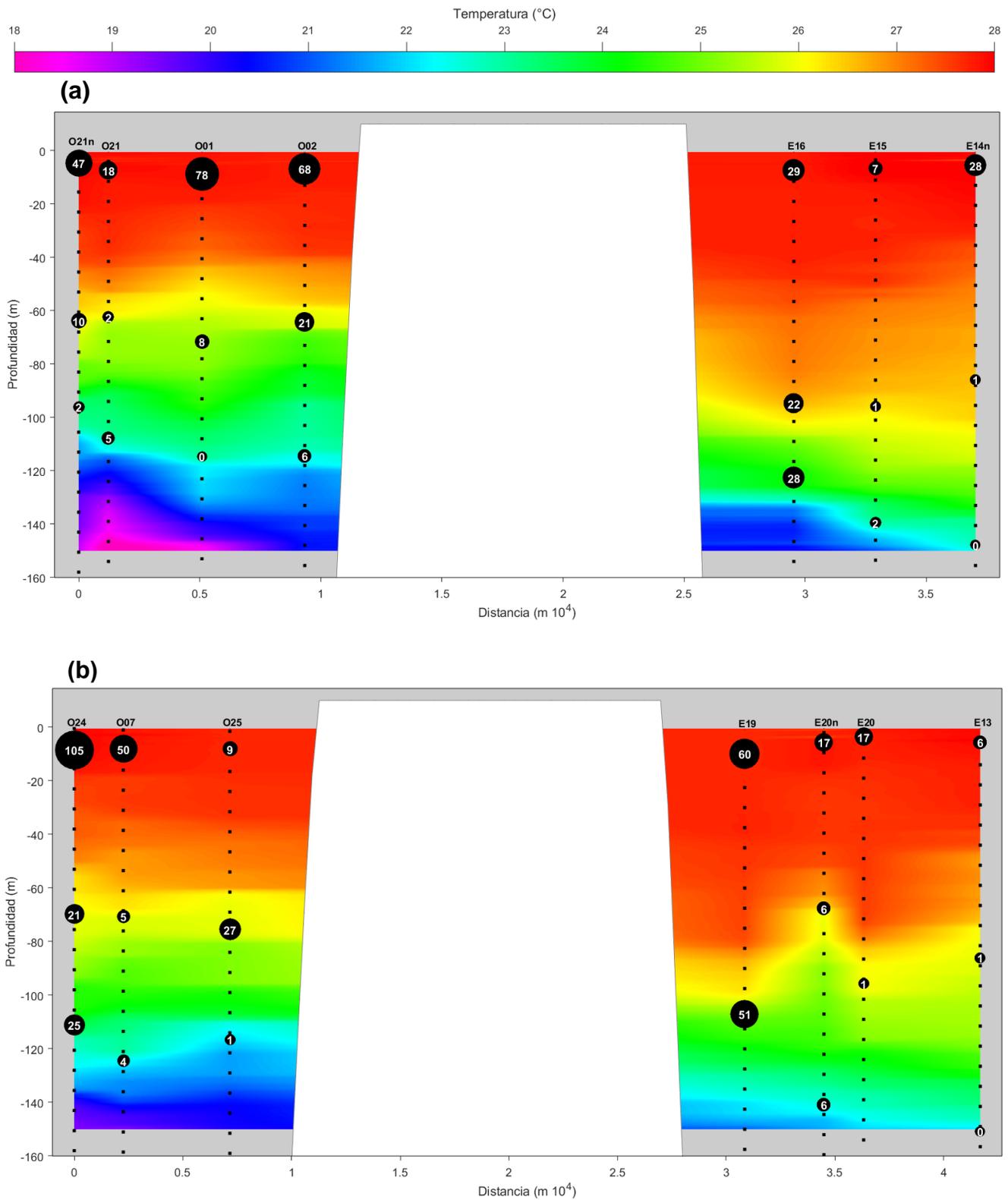


Figura 14. Mapas de la temperatura (°C) en profundidad, a lo largo del: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L⁻¹) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde al perfil de la isla Cozumel.

La salinidad en el transecto norte (*Figura 15 (a)*) alcanzó un máximo de 36.8 - 37 UPS en ambos lados y un mínimo de 35 UPS en el O, mientras que el mínimo en el lado E fue 35.2 - 35.5 UPS. En el lado O del transecto norte, la salinidad en la superficie y hasta ~60 m de profundidad fue de 36 a 36.4 UPS, aunque se observa una pequeña franja de salinidad de 35 UPS alrededor de 5 - 10 m. A 60 m, la salinidad fue de 36.6 UPS. Desde 75 m y hasta 150 m en algunas estaciones, la salinidad osciló entre 36.8 y 37 UPS. Entre 145 y 150 m, la salinidad disminuyó a 36.4 UPS en la zona correspondiente a las estaciones más alejadas a la costa de la isla (O21n y O21). En el lado E la salinidad siguió el mismo patrón que en el lado O, solo que a mayor profundidad y con valores de salinidad ligeramente más altos.

La salinidad en el transecto sur (*Figura 15 (b)*) alcanzó un máximo de 37 UPS y un mínimo de 35 UPS en ambos lados de la isla. En el lado O del transecto sur, la salinidad en la superficie y hasta ~65 m fue 36 a 36.4 UPS. A 65 m, la salinidad aumentó a 36.6 UPS. Entre 80 m y hasta 150 m osciló entre 36.8 y 37 UPS. Finalmente, se observó una muy reducida y difusa capa donde la salinidad disminuye a 36.6 UPS entre 140 y 150 m, la cual no se observó al E de la isla. Paralelo al transecto norte, en el lado E la salinidad siguió el mismo patrón que en el lado O, pero a mayor profundidad y ligeramente con valores de salinidad más altos (*Figura 15 (b)*).

En los transectos norte y sur, las mayores densidades de *Trichodesmium* se encontraron alrededor de los 10 m (estrato S) en una región de salinidad entre la capa de 36.2 UPS y la pequeña franja de 35 a 35.8 UPS (en ambos transectos). Las densidades más bajas de *Trichodesmium* se registraron en el estrato H (O: 90 - 150 m; E: 110 - 150 m) en una salinidad entre los 36.8 y 37 UPS.

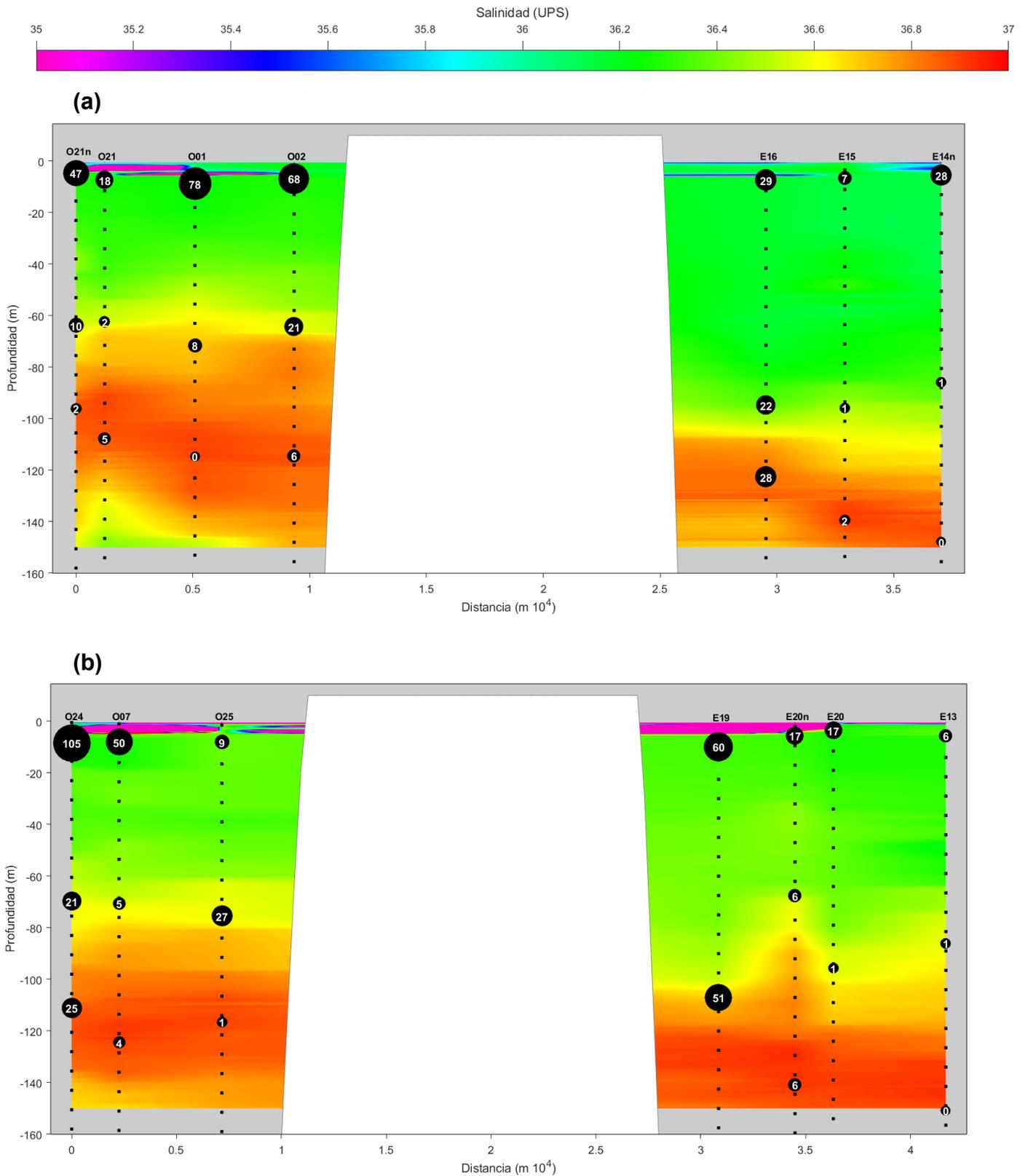


Figura 15. Mapas de la salinidad (UPS) en profundidad, a lo largo del: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L⁻¹) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde al perfil de la isla Cozumel.

La densidad del agua en el transecto norte (*Figura 16 (a)*) alcanzó un máximo de $1,027 \text{ kg m}^{-3}$ y un mínimo de $1,023 \text{ kg m}^{-3}$ en el lado O, y de $1,026.5 \text{ kg m}^{-3}$ y 1023 kg m^{-3} respectivamente en el lado E. En el lado O del transecto norte, se observó una capa de densidad que osciló entre $1,023$ y $1,023.5 \text{ kg m}^{-3}$ desde la superficie hasta 40 m. Entre 40 y 60 m, la densidad aumentó a $1,024 \text{ kg m}^{-3}$. A 60 m y hasta 80 m (en algunas estaciones alejadas de la costa de la isla) ésta aumentó a $1,024.5 \text{ kg m}^{-3}$. Entre 80 y 105 -115 m fue de 1025.5 kg m^{-3} . Entre 105 y 150 m osciló entre 1026 y 1026.5 kg m^{-3} . La densidad máxima ($1,027 \text{ kg m}^{-3}$) se presentó entre 130 y 150 m en estaciones alejadas a la isla (O21n, O21 y O01). En el lado E se observó el mismo patrón que en el lado O pero con profundidades y densidades mayores.

La densidad del agua en el transecto sur (*Figura 16 (b)*) alcanzó un máximo de $1,027 \text{ kg m}^{-3}$ y un mínimo de 1023 kg m^{-3} en el lado O, y de $1,026.5 \text{ kg m}^{-3}$ y de $1,023 \text{ kg m}^{-3}$ en el lado E. En el lado O del transecto sur, se observó una densidad que osciló entre 1023 y 1023.5 kg m^{-3} desde la superficie hasta 25 m de profundidad. Desde 25 m y hasta 60 m la densidad fue de $\sim 1,024 \text{ kg m}^{-3}$. Entre 60 m y 80 - 85 m, la densidad se incrementó a $1,024.5 \text{ kg m}^{-3}$. Entre 80 - 85 y hasta 115 - 120 m incrementó de nueva cuenta a $1,025.5 \text{ kg m}^{-3}$. Entre 115 - 120 m y hasta casi 140 m osciló entre $1,026$ y $1,026.5 \text{ kg m}^{-3}$. Por debajo de 140 m y hasta 150 m, se observa la capa de máxima densidad de $1,027 \text{ kg m}^{-3}$. En el lado E se observó el mismo patrón que en el lado O pero con profundidades y densidades mayores.

Las mayores densidades de *Trichodesmium* en el transecto norte y sur mayoritariamente se encontraron alrededor de $1,023.5 \text{ kg m}^{-3}$, mientras que las densidades más bajas se situaron entre las transiciones de dos capas de densidad del agua, con valores comprendidos entre $1,025.5$ y $1,026 \text{ kg m}^{-3}$.

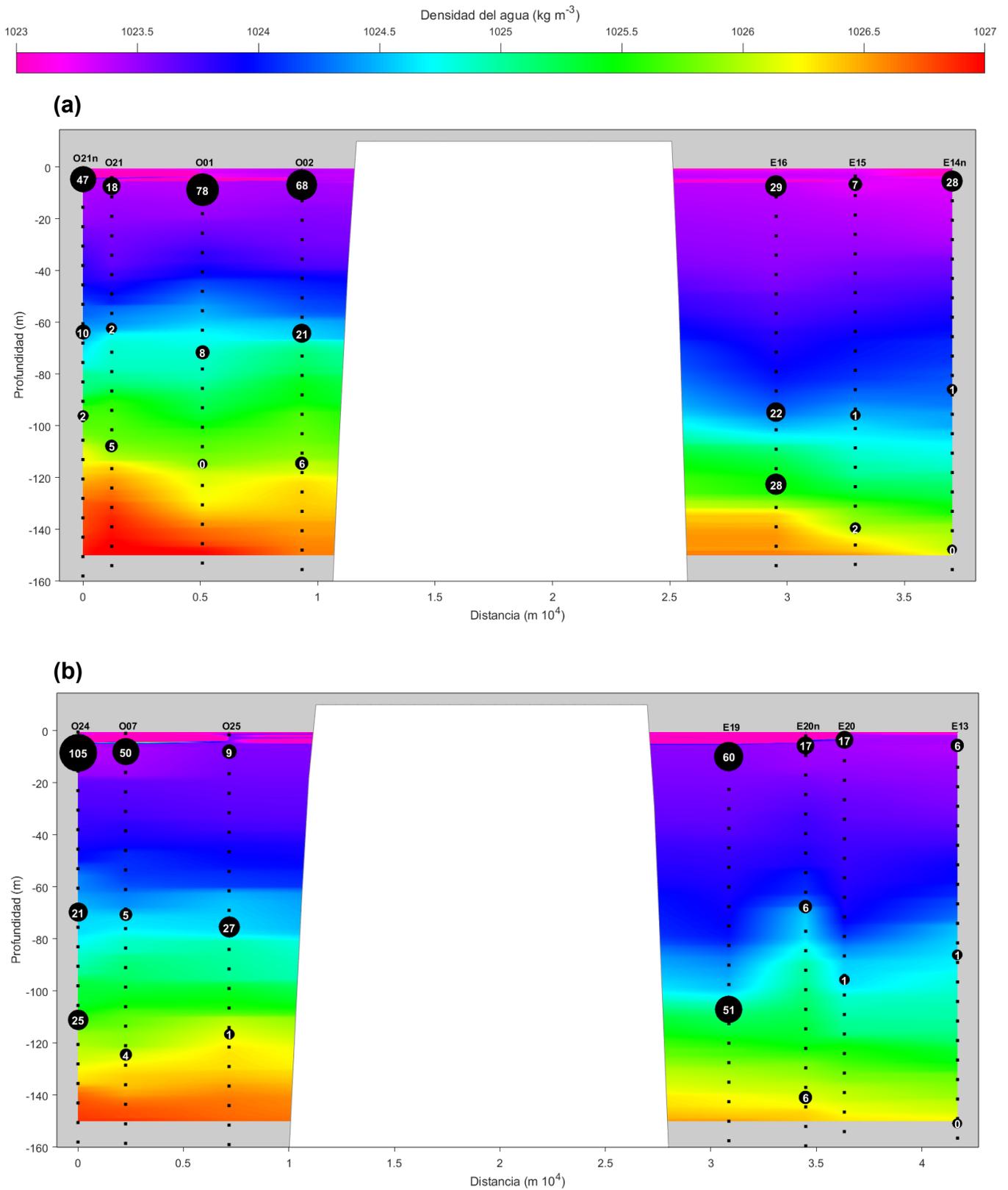


Figura 16. Mapas de la densidad del agua (kg m^{-3}) en profundidad, a lo largo del: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde al perfil la isla Cozumel.

5.4.1.2 Parámetros hidrodinámicos con la densidad de *Trichodesmium*

La magnitud de la corriente en el transecto norte (*Figura 17 (a)*) alcanzó un máximo de 1.4 m s^{-1} y un mínimo de 0.4 m s^{-1} en el lado O, y un máximo de 1.4 m s^{-1} y un mínimo de 0.8 m s^{-1} en el lado E. En el transecto sur (*Figura 17 (b)*) alcanzó un máximo de 1.4 m s^{-1} y un mínimo de 0.6 m s^{-1} en el lado O, y un máximo de 1.2 m s^{-1} y un mínimo de 0.9 m s^{-1} en el lado E. Este parámetro mostró una variación mínima o casi nula en la profundidad y presentó la mayor variación en el plano horizontal, es decir entre transectos y lados de la isla.

En el lado O y E del transecto norte, las corrientes alcanzaron su máxima magnitud en las estaciones las alejadas de la costa (O21n y O21; E15 y E14n) presentando un valor de 1.4 m s^{-1} desde la superficie hasta 150 m. En ambos lados, a medida que la distancia desde la isla se redujo, la magnitud de la corriente disminuyó y esto de igual forma desde la superficie hasta 150 m (O: 1.3 m s^{-1} ; E: $0.9 - 0.8 \text{ m s}^{-1}$). La magnitud de la corriente alcanzó su valor mínimo (0.4 m s^{-1}) en el O entre 0 - 150 m de profundidad en la estación O02.

En el transecto sur (ambos lados) la corriente alcanzó su máxima magnitud en las estaciones alejadas a la costa (O, 0 – 150 m: $1.4 - 1.2 \text{ m s}^{-1}$; E, 0 -150 m: 1.2 m s^{-1}). Así como en el transecto norte, en el transecto sur, después del máximo de la magnitud de la corriente, se observó un patrón de disminución conforme a la proximidad de la isla (O, 0 - 150 m: $0.9 - 0.8 \text{ m s}^{-1}$; E, 0 - 150 m: $\sim 1 \text{ m s}^{-1}$).

Los valores máximos y mínimos de la magnitud de la corriente se observaron en el transecto norte y en el lado O, en ambos transectos.

Respecto a la relación entre la magnitud de la corriente y la densidad de *Trichodesmium*, no se observó un patrón visual claro. En general, se observó que la densidad de *Trichodesmium* varió dependiendo de la profundidad sin importar que la magnitud de la corriente sea un valor alto o bajo. Tanto las mayores como las menores densidades de *Trichodesmium* en ambos transectos y lados se observaron en niveles con una magnitud de corriente alta de $\sim 1.2 \text{ m s}^{-2}$.

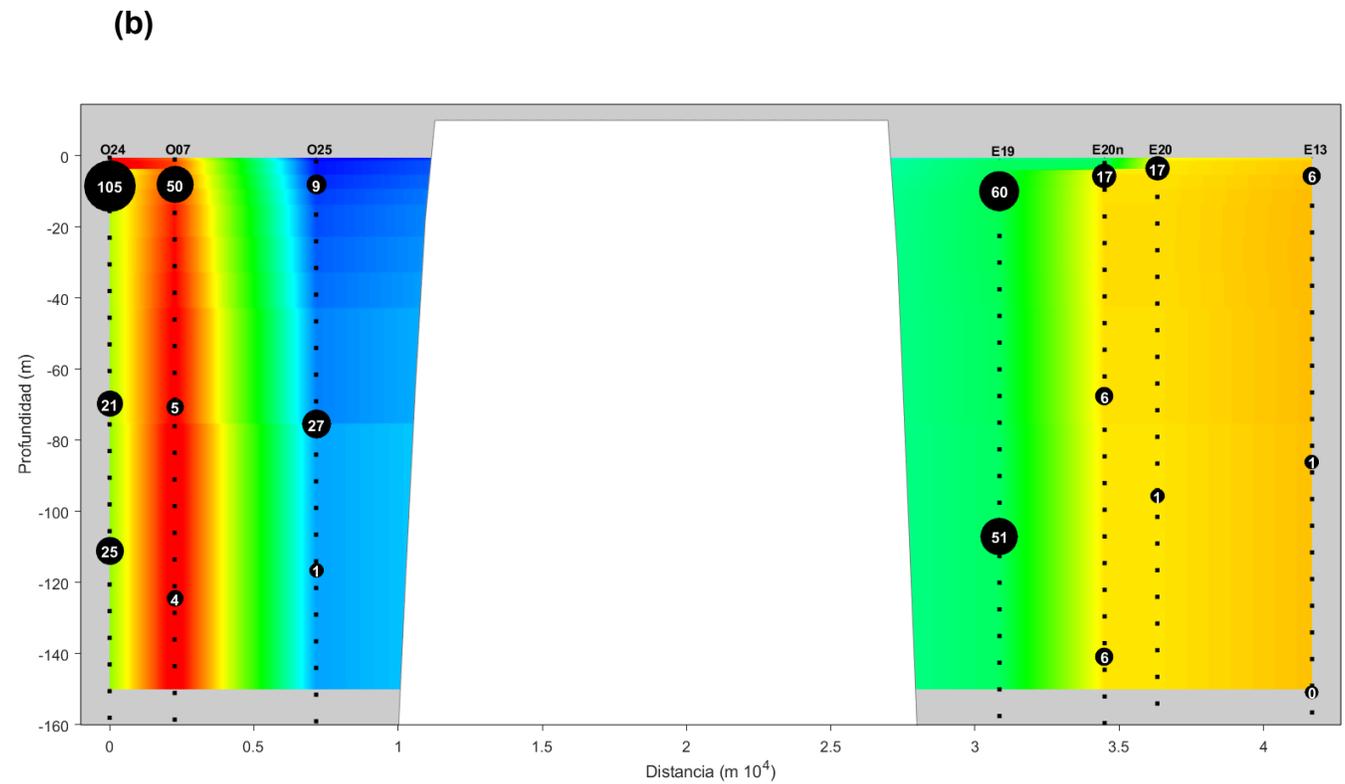
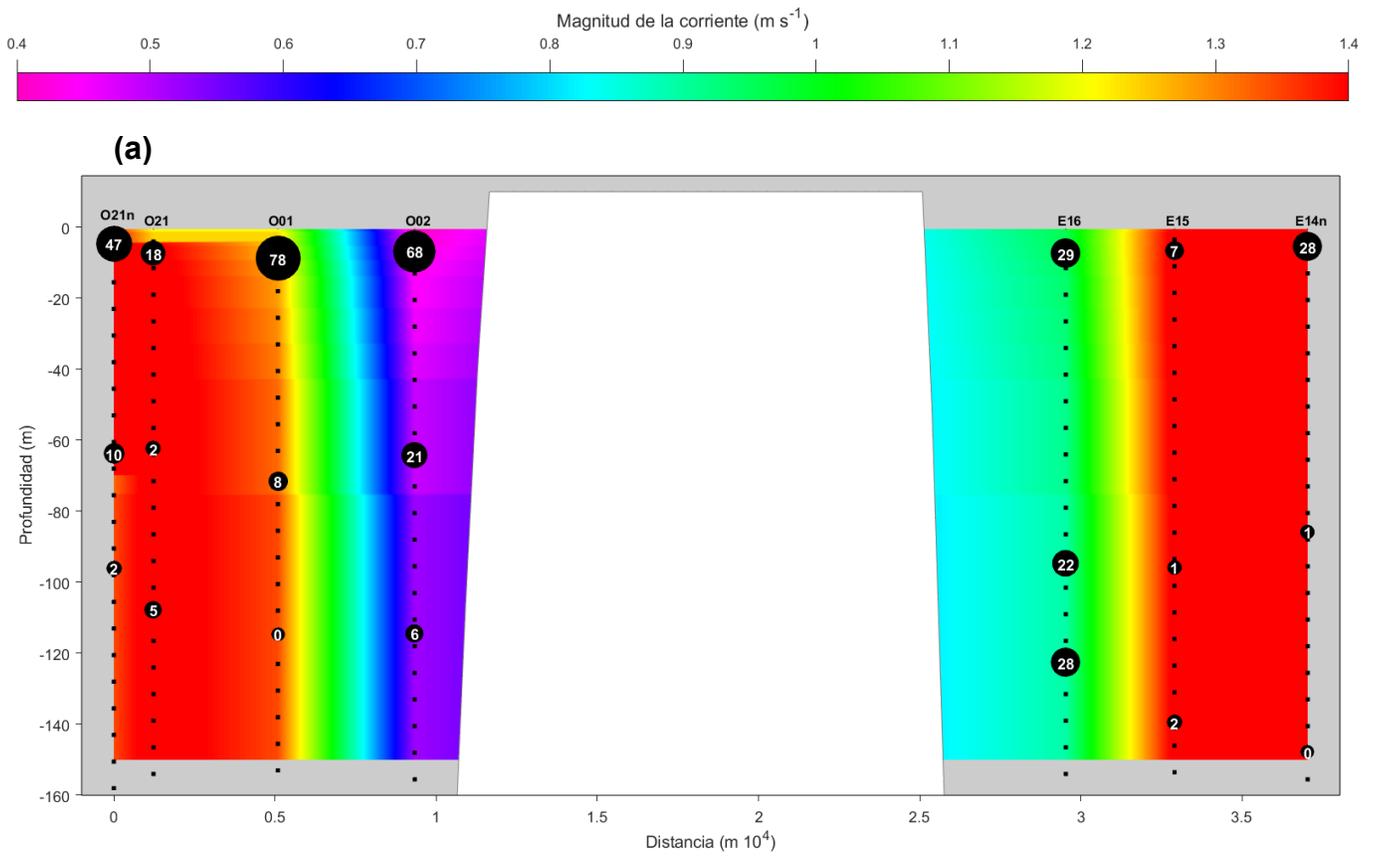


Figura 17. Mapas de la magnitud de la corriente (m s^{-1}) en profundidad, a lo largo del: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde a la isla Cozumel.

La energía cinética en el transecto norte (*Figura 18 (a)*) alcanzó un máximo de $8 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$ y un mínimo de $0 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$ en el lado O, y un de $7 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$ y $0 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$ en el lado E. En el lado O del transecto norte, la energía cinética máxima se encontró entre la superficie y hasta aproximadamente 2 m de profundidad con un valor de $8 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$. Entre 2 m y hasta aproximadamente 6 m disminuyó entre los $6.5 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$ y los $4 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$. Por debajo, desde 6 m y hasta ~ 20 m, siguió disminuyendo ($3.5 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$ a $0.5 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$). Entre 20 m y hasta casi 80 m, se encontró el valor mínimo de $0 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$. Después de 80 m los valores aumentaron, oscilando entre $0.5 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$ y $2 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$. En el lado E la energía cinética presentó un patrón similar al del lado O, pero las magnitudes del parámetro fueron menores (mayoritariamente) y se encontraron a mayor profundidad.

En el transecto sur (*Figura 18 (b)*) se observó un máximo de $8 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$ y un mínimo de $0 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$ en ambos lados. En el lado O y E del transecto sur, la energía cinética máxima se encontró en la superficie (O: $8 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$; E: $6 - 8 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$). Después, siguió el mismo patrón del transecto norte (disminución hasta ~ 80 m y aumento después de los 80 m).

En general, la energía cinética fue más baja en el transecto sur en comparación con el norte. En ambos transectos, los valores más altos se observan principalmente en el lado E.

Las mayores densidades de *Trichodesmium* en el transecto norte y sur se presentaron en el estrato S (~ 10 m) que es donde se observan los valores más altos de energía cinética. Las densidades en el estrato M se presentaron en ambos lados en donde la energía cinética fue la mínima ($0 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$) o muy pequeña ($1 - 0.5 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$). Similarmente, las densidades de las muestras del estrato H en ambos lados se presentaron en donde la energía cinética fue pequeña ($0.5 - 2 \text{ kg m}^2 \text{ s}^{-2}$).

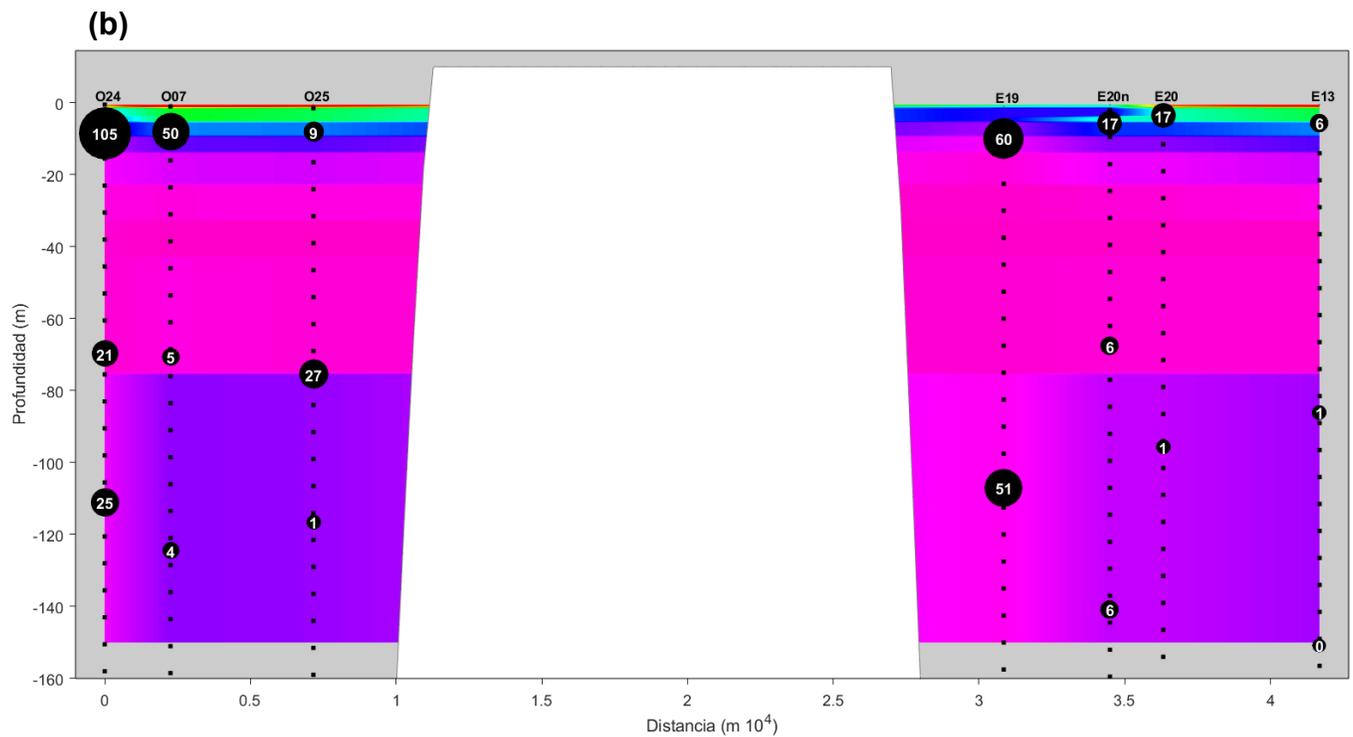
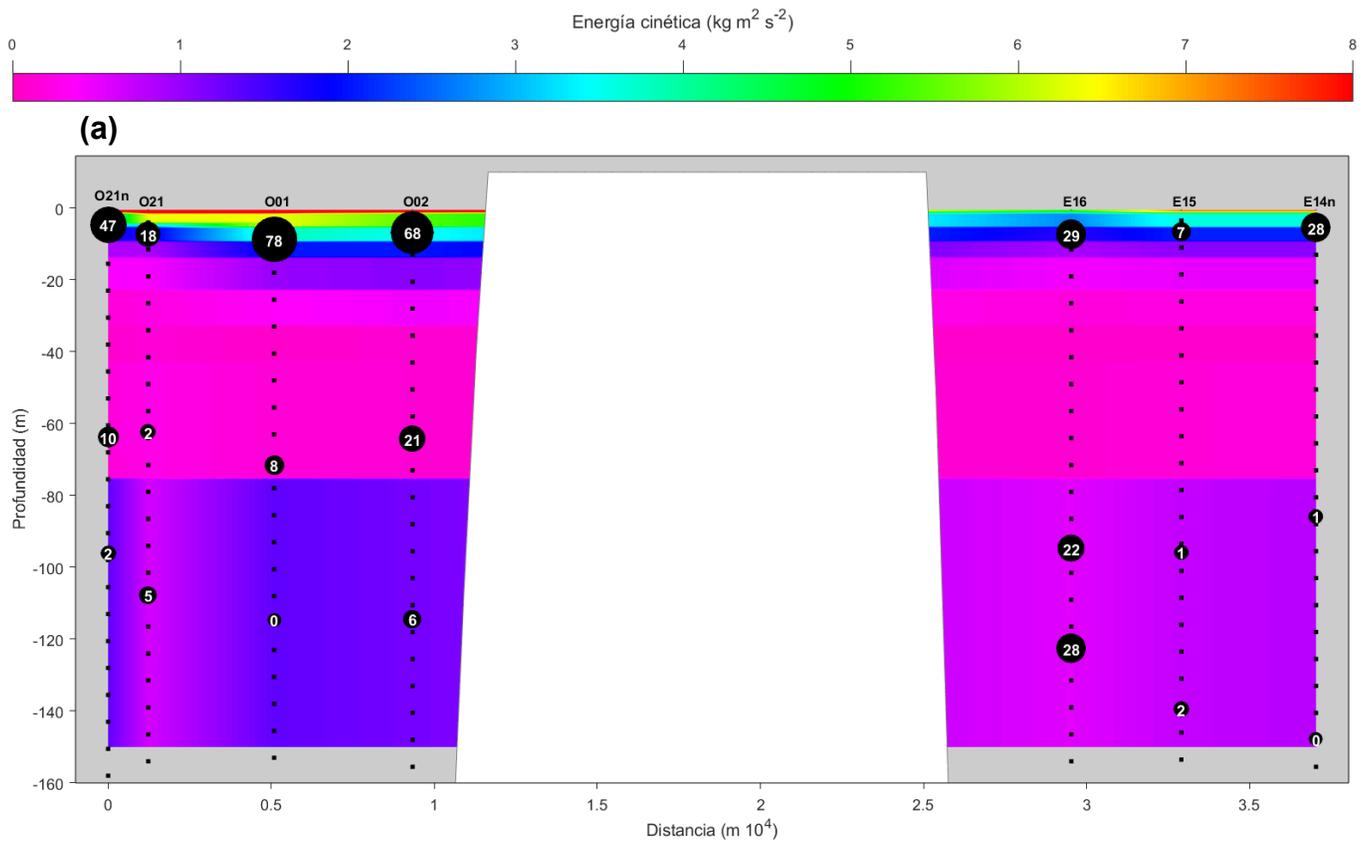


Figura 18. Mapas de la energía cinética ($\text{kg m}^2 \text{s}^{-2}$) en profundidad, a lo largo del: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde al perfil de la isla Cozumel.

La vorticidad adimensional en el transecto norte (*Figura 19 (a)*) y sur (*Figura 19 (b)*) se mostró en un rango de valores que van desde -0.4 hasta 0.4.

En el transecto norte del lado O en las estaciones alejadas de la isla, se observó vorticidad adimensional negativa desde la superficie hasta casi 80 m (-0.3 - ~0). Entre 80 m y los 150 m, la vorticidad adimensional fue positiva (0.05 y 0.15). Sólo en la estación más cercana a la costa de la isla (O02) se registró vorticidad adimensional positiva desde la superficie hasta 150 m de profundidad. En el lado E se evidenciaron condiciones de vorticidad adimensional distintas en comparación con las del lado O. En las estaciones alejadas de la costa de la isla, se observó vorticidad adimensional negativa hasta 40 m (alrededor de 0) y después hasta los 150 m, vorticidad adimensional positiva (~0 - 0.05). En la estación más cercana a la costa de la isla y hasta ~ 80 m la vorticidad adimensional fue positiva (alrededor de 0), luego, desde 80 m hasta 150 m fue negativa (-0.05 - ~0).

En el transecto sur del lado O, en las estaciones alejadas de la isla, se observó vorticidad adimensional negativa (entre 0 y ~30 - 80 m: -0.2 - ~0). Después, presentándose hasta 150 m valores de vorticidad adimensional positiva (0.05 - ~0). En la estación más cercana a la costa de la isla (O25), se registró vorticidad adimensional positiva desde la superficie hasta casi 140 m de profundidad (0.1) y luego en los posteriores 10 m restantes valores negativos (~-0.1). Como en el transecto norte, en el lado E se encontraron condiciones de vorticidad adimensional distintas: desde la superficie y hasta ~30 - 40 m, en todas las estaciones la vorticidad adimensional fue negativa (alrededor de 0), después de ello, en todas las estaciones hasta 150 m, se encontraron vorticidades adimensionales positivas (0.1 - ~ 0)

En ambos transectos, las densidades más altas y bajas de *Trichodesmium* no mostraron un patrón visualmente asociable a los valores de la vorticidad adimensional. Las densidades más altas se presentaron en las muestras del estrato S (alrededor de los 10 m) pero estas indistintamente distribuidas en vorticidades adimensionales negativas o positivas. De igual forma, indistintamente distribuidas en vorticidades adimensionales negativas o positivas, se observaron las densidades de las muestras de los estratos M y H.

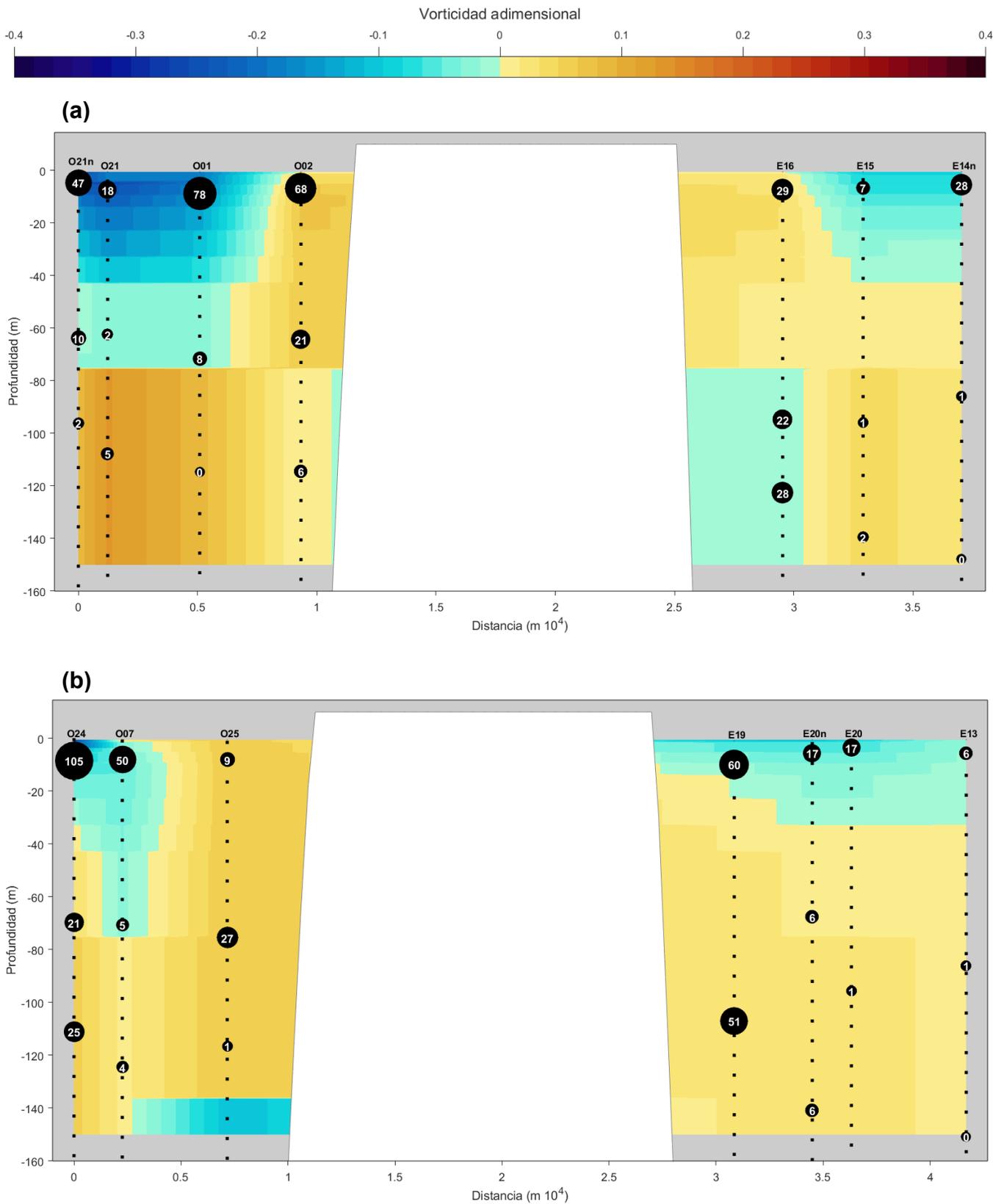


Figura 19. Mapas de la vorticidad adimensional en profundidad, a lo largo del: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde al perfil de la isla Cozumel.

Debido a la estrecha relación conceptual entre los parámetros de vorticidad adimensional y velocidad angular (*Ecuaciones 13 y 14*), al examinarse visualmente los mapas de la velocidad angular en la profundidad (*Figura 19*), se observó que los patrones son casi idénticos respecto a lo descrito para la vorticidad adimensional (*Figura 18*).

La velocidad angular en el transecto norte (*Figura 20 (a)*) y sur (*Figura 20 (b)*) se muestra en un rango de valores que van desde -7×10^{-6} a 7×10^{-6} rad s⁻¹.

Al igual que en los transectos de los mapas de vorticidad adimensional, las densidades más altas y bajas de *Trichodesmium* se observaron con un patrón no relacionable a los valores de la velocidad angular. Las densidades más altas se presentaron en las muestras del estrato S indistintamente distribuidas en velocidades angulares negativas o positivas. Las densidades de las muestras de los estratos M y H presentaron la misma distribución sin distinción entre velocidades angulares positivas y negativas.

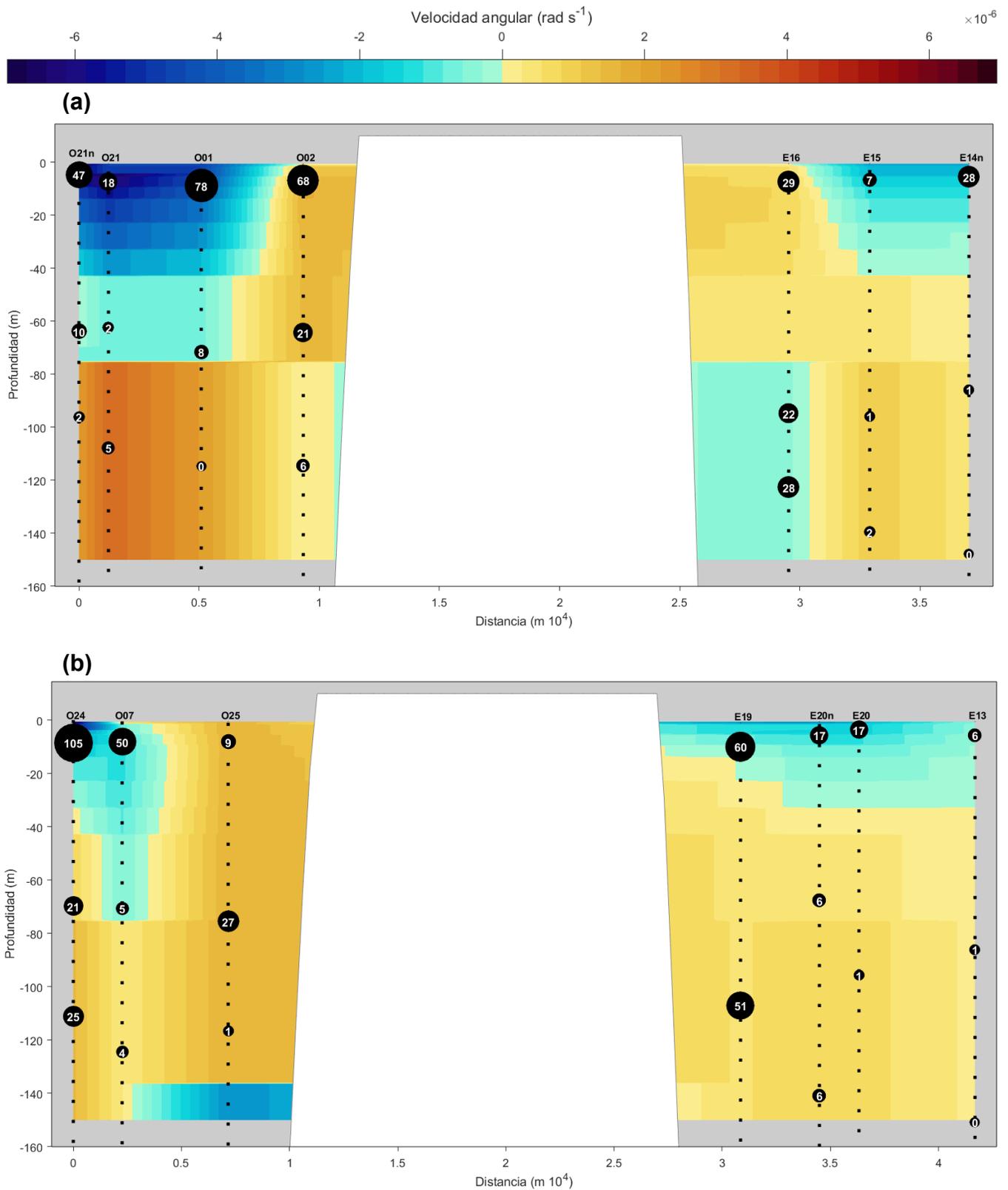


Figura 20. Mapas de la velocidad angular (rad s^{-1}) con la profundidad: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde al perfil de la isla Cozumel.

La divergencia en el transecto norte (*Figura 21 (a)*) y sur (*Figura 21 (b)*) se mostraron en un rango de valores que van desde -1.25×10^{-5} a $1.25 \times 10^{-5} \text{ s}^{-1}$.

En el transecto norte del lado O en las estaciones alejadas de la costa, se observó divergencia positiva desde la superficie hasta casi 80 m (0.25×10^{-5} a $\sim 0 \text{ s}^{-1}$). Entre 80 m y 150 m de profundidad, la divergencia fue negativa (-0.25×10^{-5} a $\sim 0 \text{ s}^{-1}$). En la región de la estación más cercana a la costa de la isla (O02) se observó una divergencia negativa desde 0 hasta casi 80 m (-0.5×10^{-5} a aproximadamente $-0.25 \times 10^{-5} \text{ s}^{-1}$) y después de 80 m la divergencia fue positiva (~ 0 a $0.25 \times 10^{-5} \text{ s}^{-1}$). En el lado E se observaron patrones de divergencia distintos respecto al lado O. En todas las estaciones las divergencias fueron positivas desde 0 m hasta 45 - 80 m (~ 0 a $0.75 \times 10^{-5} \text{ s}^{-1}$). Después, en todas las estaciones se observaron divergencias negativas hasta 150 m (0 a $-0.25 \times 10^{-5} \text{ s}^{-1}$).

En el transecto sur del lado O, en la zona de la estación más alejada de la costa de la isla (O24), se observó una capa delgada (0 - 3 m) con divergencia negativa ($\sim 0 \text{ s}^{-1}$). Después de 3 m y hasta 40 m, en esa misma estación alejada de la costa, la divergencia fue positiva y osciló alrededor de 0.25×10^{-5} para después presentar divergencia negativa hasta 150 m (alrededor de $-0.25 \times 10^{-5} \text{ s}^{-1}$). Acercándose a la costa (O07), en la superficie hasta 40 m se observaron divergencias negativas (~ 0 a $-0.5 \times 10^{-5} \text{ s}^{-1}$) y luego positivas hasta los 150 m (0.25 a $0.4 \times 10^{-5} \text{ s}^{-1}$). Todavía más cercano a la costa (O25) la divergencia fue positiva desde la superficie hasta 150 m de profundidad (1.15 a $0.5 \times 10^{-5} \text{ s}^{-1}$). En el lado E del transecto sur se detectó un patrón de divergencia que difirió con el de su lado O, pero se observó muy parecido para con el del mismo lado E pero del transecto norte, variando solamente con magnitudes mayores.

Las magnitudes + y - de divergencia fueron más altas en el transecto sur respecto al transecto norte. Fue destacable la presencia de magnitudes de divergencia positiva que se aproximaron al valor máximo del rango, tanto en áreas superficiales como en zonas profundas. En ambos transectos, las densidades más altas y bajas de *Trichodesmium* no muestran un patrón visualmente asociable con respecto a los valores de divergencia.

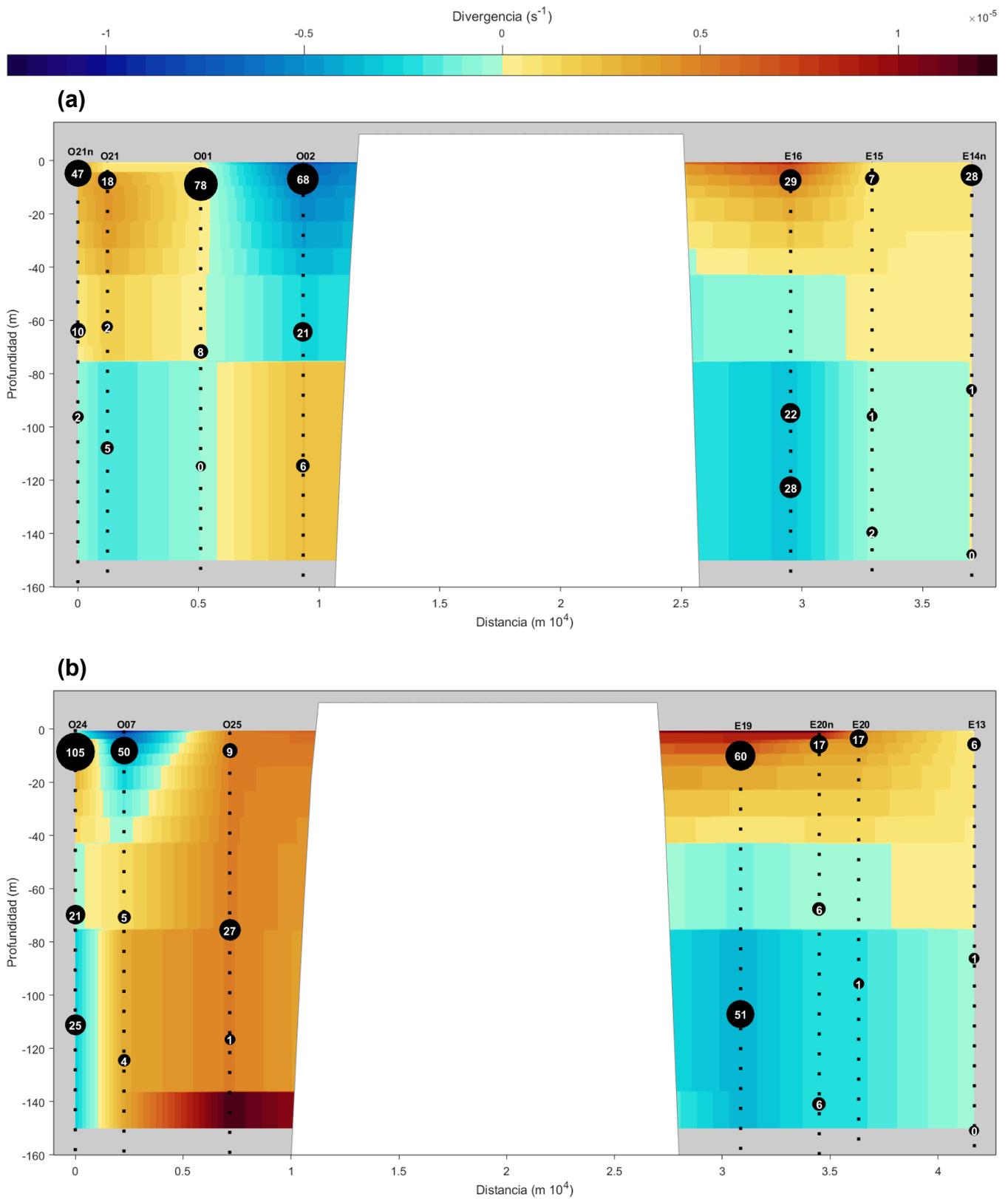


Figura 21. Mapas de la divergencia (s^{-1}) en profundidad, a lo largo del: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde al perfil de la isla Cozumel.

La frecuencia de Brunt-Väisälä en el transecto norte (*Figura 22 (a)*) y sur (*Figura 22 (b)*) estuvieron en un rango que fue desde -275 a 275 cycl h^{-1} .

En el transecto norte del lado O, específicamente en la estación O21n, se registraron valores negativos de aproximadamente -25 cycl h^{-1} desde 0 m hasta 150 m. En las demás estaciones, se distinguieron pequeñas franjas de valores negativos a diferentes profundidades, siendo más evidentes entre la superficie y 25 m. Sin embargo, desde la superficie hasta 150 m de profundidad, predominaron valores positivos (0 - 50 cycl h^{-1}). También se observaron pequeñas franjas de valores positivos más altos que los predominantes entre 0 y 10 m ($\sim 100 \text{ cycl h}^{-1}$). En el E se presentó un patrón muy similar en todas sus estaciones respecto con las estaciones al O, puesto que también se apreciaron pequeñas franjas de valores negativos, pero predominaron valores positivos desde la superficie hasta 150 m, con oscilaciones entre 0 y 50 cycl h^{-1} .

En el transecto sur del lado O y E, el parámetro siguió un patrón muy similar en todas sus estaciones al que se observó en las estaciones (exceptuando la estación O21n) del transecto norte. En el transecto sur, las magnitudes, tanto positivas como negativas, fueron superiores en comparación con el transecto norte.

Las densidades de *Trichodesmium* más altas se presentaron en las muestras del estrato S, alrededor de los 10 m, y se encuentran mayoritariamente en valores negativos o positivos con magnitud alta. Para las densidades de las muestras de los estratos M y H, que generalmente son más bajas que las del estrato S, no se notó ningún patrón asociable con respecto a los valores de la frecuencia de Brunt-Väisälä.

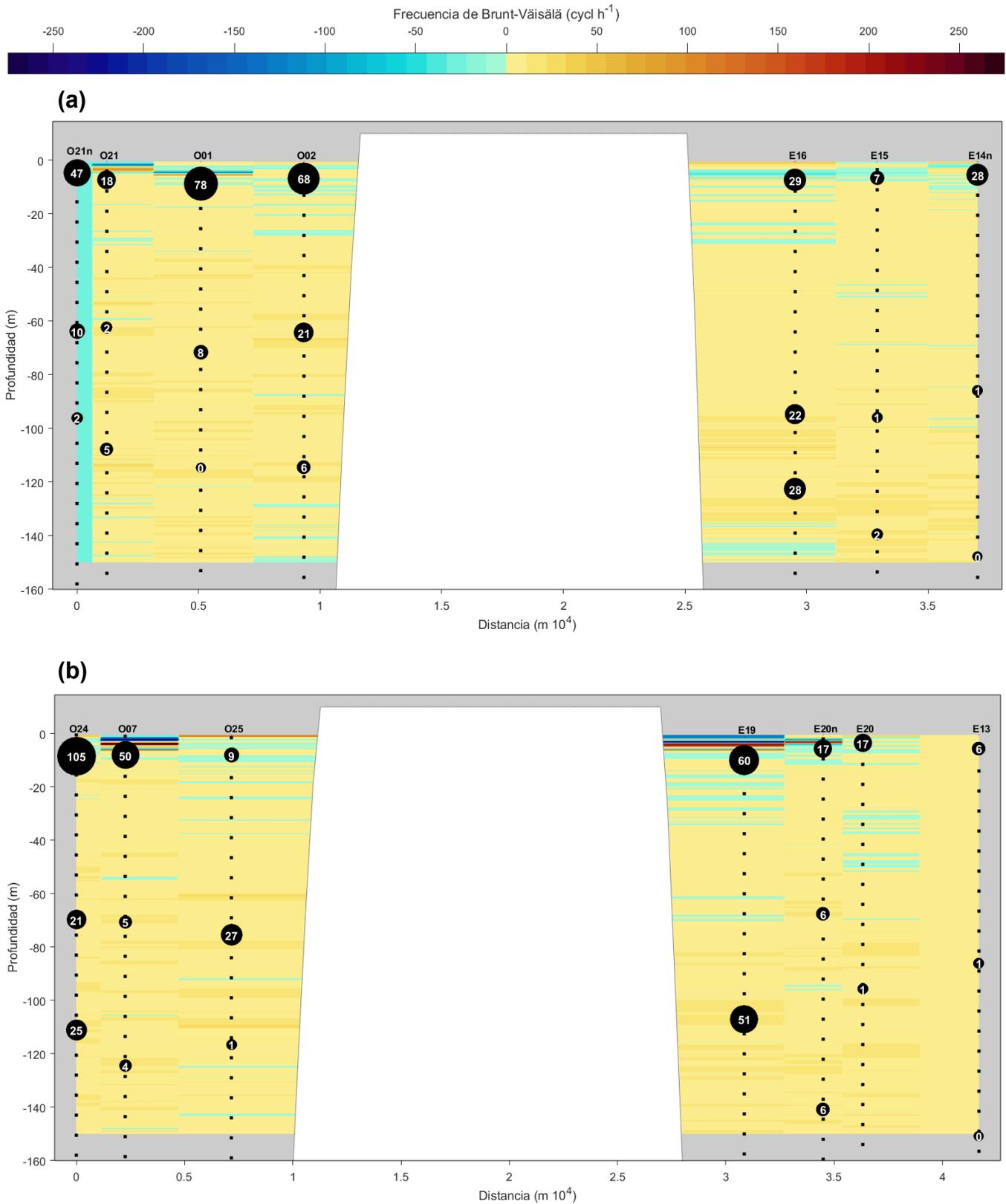


Figura 22. Mapas de la frecuencia de Brunt-Väisälä (cycl h⁻¹) en profundidad, a lo largo del: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L⁻¹) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde al perfil de la isla de Cozumel.

5.4.2 Análisis estadístico mediante regresiones lineales, polinomiales y exponenciales

En la *Tabla 19*, se presenta el tipo de regresión utilizado entre la densidad de tricomas de *Trichodesmium* y cada una de las variables ambientales biológicas, químicas, físicas o hidrodinámicas, el valor de significancia estadística (p) y el coeficiente de determinación ajustado (R^2 ajustado), mismo que fue seleccionado mediante un análisis de regresiones en función del valor más elevado de R^2 ajustado y el valor $p < 0.05$.

Los parámetros de divergencia, profundidad, densidad del agua, temperatura y salinidad destacaron por su significancia estadística y alto R^2 ajustado, más alto que 0.20 (*Tabla 19*). Las variables de Chl - *a*, NO_2^- , energía cinética, vorticidad adimensional y velocidad angular, mostraron una relación significativa con la densidad de tricomas, con R^2 ajustados entre 0.1 y 0.2, y las variables de NO_3^- y magnitud de la corriente mostraron una relación casi significativa ($0.05 < p < 0.06$) con la densidad de tricomas, presentando un R^2 ajustado < 0.1 . No resultaron significativos ($p > 0.05$) los parámetros de concentración de NH_4^+ , PO_4^{3-} , SiO_2 , DIN, la relación $\text{DIN}/\text{PO}_4^{3-}$ y DIN/SiO_2 , así como la frecuencia de Brunt-Väisälä.

La relación entre la densidad de tricomas y la concentración de Chl - *a* (*Figura 23*) fue exponencial y negativa, observándose que la mayor densidad de tricomas se asoció a valores más bajos de Chl - *a*. Sin embargo, aunque la relación fue estadísticamente significativa, el ajuste de los datos fue bajo (R^2 ajustado = 0.172; *Tabla 19*).

La relación entre la densidad de tricomas y la concentración de NO_2^- (*Figura 24 (b)*) siguió un patrón exponencial negativo, donde una mayor densidad de tricomas se asoció con niveles más bajos de NO_2^- . A pesar de ser una relación estadísticamente significativa (*Tabla 19*), el ajuste de los datos fue débil con un R^2 ajustado = 0.138 (*Tabla 19*).

Tabla 19. Regresiones entre la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) y los parámetros biológicos, químicos, físicos e hidrodinámicos. Las regresiones seleccionadas se basaron en el valor de R^2 más alto y la significancia estadística ($p < 0.05$), exploradas para los diferentes parámetros mediante regresiones lineales, polinomiales y exponenciales. Los resultados significativos están marcados en negrita.

	Parámetros	Regresión	R^2 ajustado	p
Biológicos	Chl - a (mg m^{-3})	Exponencial	0.172	0.006
Químicos	NH_4^+ ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	Lineal	0.056	0.077
	NO_2^- ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	Exponencial	0.138	0.013
	NO_3^- ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	Lineal	0.070	0.055
	PO_4^{3-} ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	Lineal	0.013	0.227
	SiO_2 ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	Lineal	-0.024	0.787
	DIN ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	Lineal	0.062	0.065
	DIN/ PO_4^{3-} ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	Lineal	0.019	0.193
	DIN/ SiO_2 ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	Lineal	0.038	0.120
Físicos	Temperatura ($^\circ\text{C}$)	Lineal	0.232	0.001
	Salinidad (UPS)	Lineal	0.209	0.002
	Profundidad (m)	Lineal	0.262	0.001
	Densidad del agua (kg m^{-3})	Lineal	0.243	0.001
Hidrodinámicos	Magnitud de la corriente (m s^{-1})	Exponencial	0.079	0.051
	Energía cinética ($\text{kg m}^2 \text{s}^{-2}$)	Lineal	0.129	0.013
	Vorticidad adimensional	Lineal	0.135	0.011
	Velocidad angular (rad s^{-1})	Lineal	0.135	0.011
	Divergencia (s^{-1})	Polinomial 2do°	0.286	0.001
	Frecuencia de Brunt-Väisälä (cycl h^{-1})	Lineal	0.017	0.202

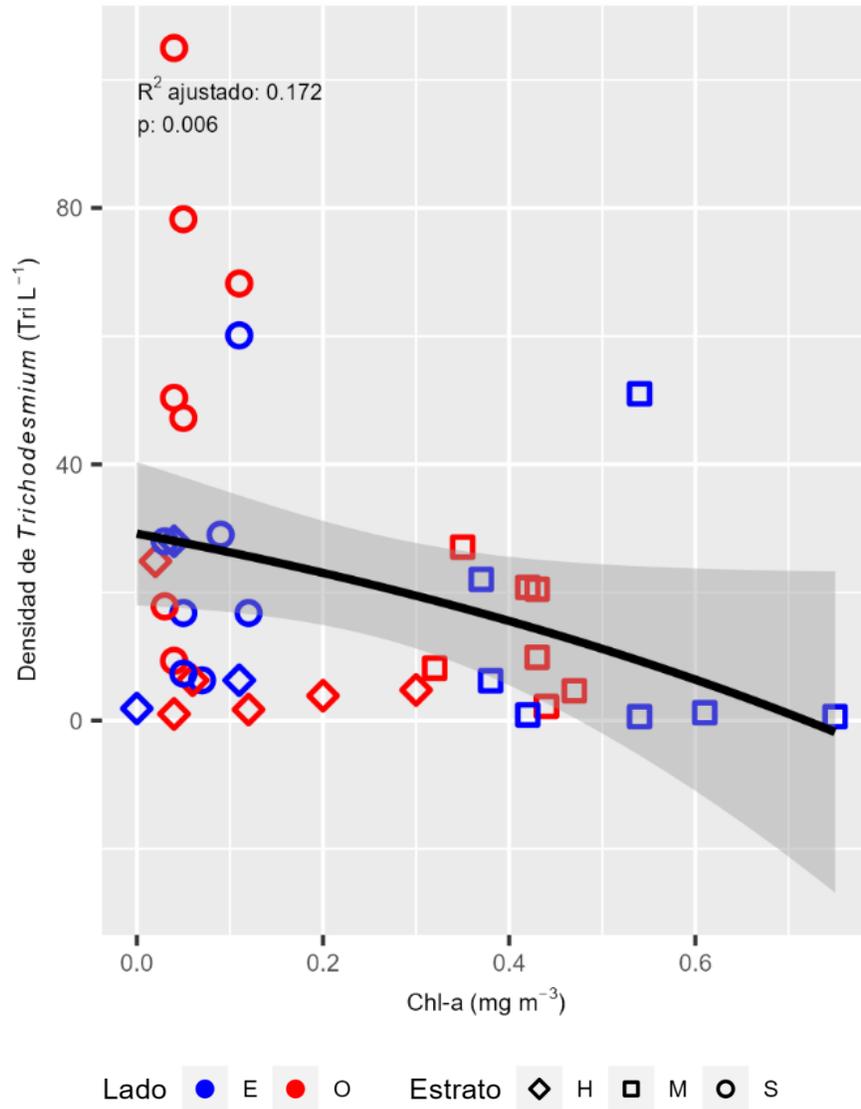


Figura 23. Regresiones entre la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L⁻¹) y la Chl - a (Chl-a) (mg m⁻³). R² ajustado: coeficiente de determinación ajustado ; p: valor de significancia estadística (< 0.05). Se identifica el lado (E y O) y el estrato (S (< 10 m), M y H) al que pertenece cada valor, mediante los colores y las diferentes formas.

En cuanto a la relación de la densidad de tricomas y la concentración de NO₃⁻ (*Figura 24 (c)*) se observó que seguía un patrón lineal negativo, lo cual indicó que una menor concentración de NO₃⁻ se asociaba a altas densidades de tricomas. La relación fue casi estadísticamente significativa (*Tabla 19*) y el ajuste de los datos más débil aún más que para los NO₂⁻ con un valor de R² ajustado de 0.07.

Respecto a las relaciones de la densidad de tricomas y los parámetros físicos, estos siguieron un patrón lineal negativo para la profundidad, densidad del agua, y la salinidad, y un patrón lineal positivo para la temperatura (*Figura 26* (a, b c y d)). Lo anterior indicó que, a valores más altos de profundidad, densidad del agua y salinidad, la densidad de tricomas era baja; mientras que, a valores altos de temperatura, la densidad de tricomas era más alta. Los mejores ajustes de los datos entre los parámetros físicos se obtuvieron para la profundidad, densidad del agua, temperatura y salinidad, en ese orden (R^2 ajustados = 0.262, 0.243, 0.232 y 0.209; *Tabla 19*).

Las relaciones de la densidad de tricomas y los parámetros hidrodinámicos siguieron un patrón polinomial de 2do grado positivo y negativo para la divergencia, lineal negativo para la vorticidad adimensional y velocidad angular, lineal positivo para la energía cinética, y exponencial negativo para la magnitud de la corriente (*Figura 27* (a, b c y d); *Figura 28* (a)). Valores altos de divergencia positiva y negativa mostraron una asociación con altas densidades de tricomas, mientras que valores cercanos a cero de divergencia, tanto positivos como negativos, se asociaron con bajas densidades de tricomas. La vorticidad adimensional y velocidad angular, por su estrecha relación, mostraron seguir generalmente un mismo patrón en que valores extremos negativos se relacionaron a densidades altas de tricomas y valores extremos positivos a densidades de tricomas bajas. La energía cinética mostró que a valores bajos correspondía una baja densidad de tricomas, y a valores altos, una alta densidad de tricomas. Esto contrasta con la magnitud de la corriente, que reveló lo contrario: a valores altos, se observó una baja densidad de tricomas, mientras que a valores bajos, una alta densidad de tricomas. El mejor ajuste de los datos entre todos los parámetros fue para la divergencia con un R^2 ajustado de 0.286 (*Tabla 19*). Luego de la divergencia, los mejores ajustes de los datos entre los parámetros hidrodinámicos se obtuvieron para la vorticidad adimensional y velocidad angular, energía cinética y magnitud de la corriente, en ese orden (R^2 ajustados = 0.135, 0.129 y 0.079; *Tabla 19*).

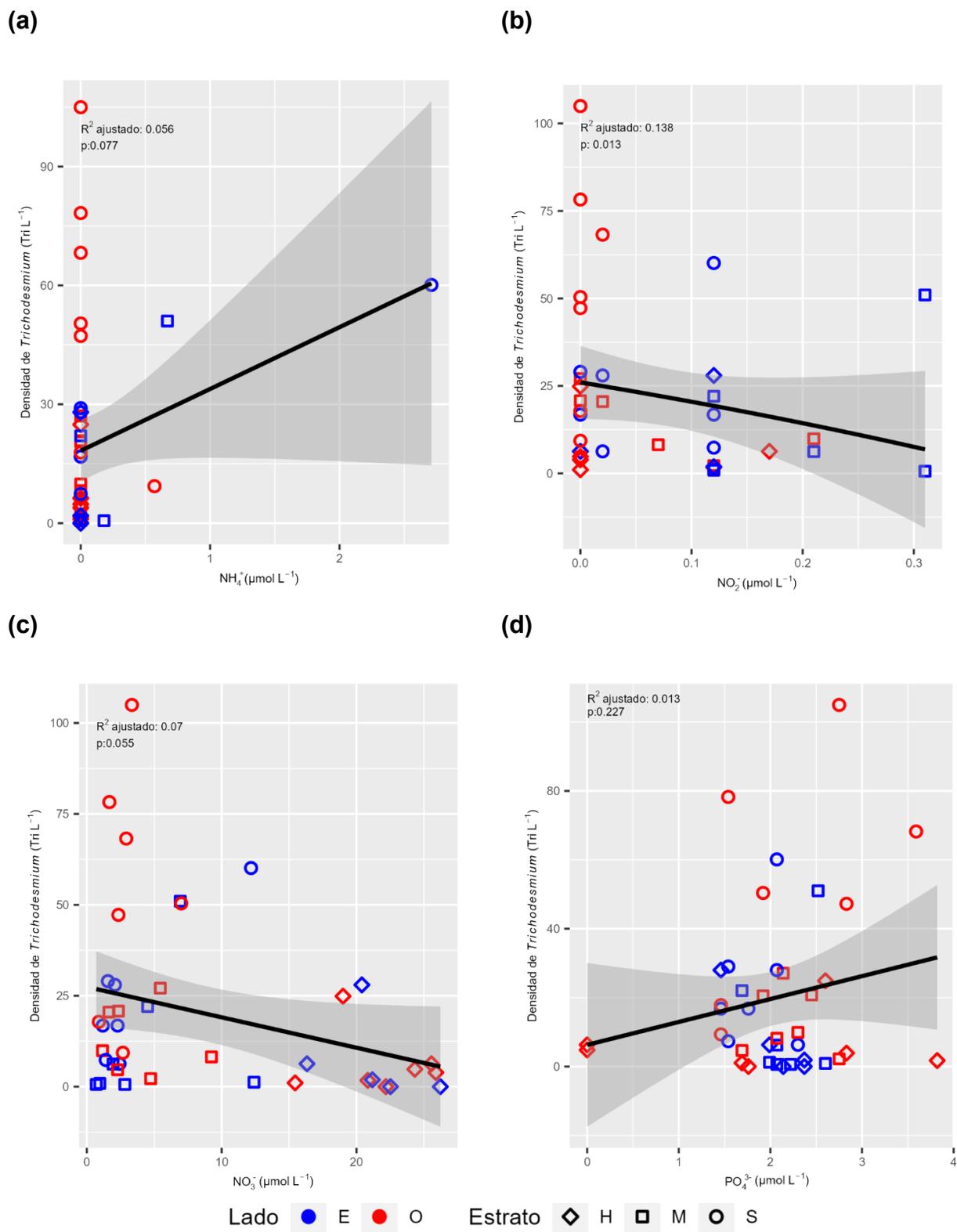
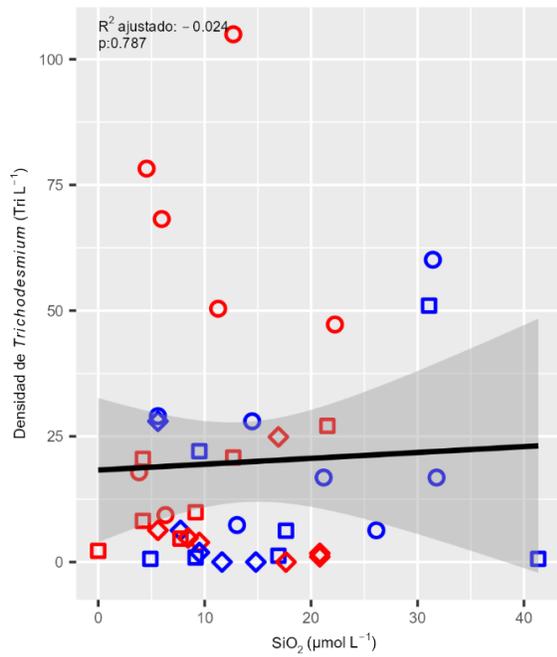
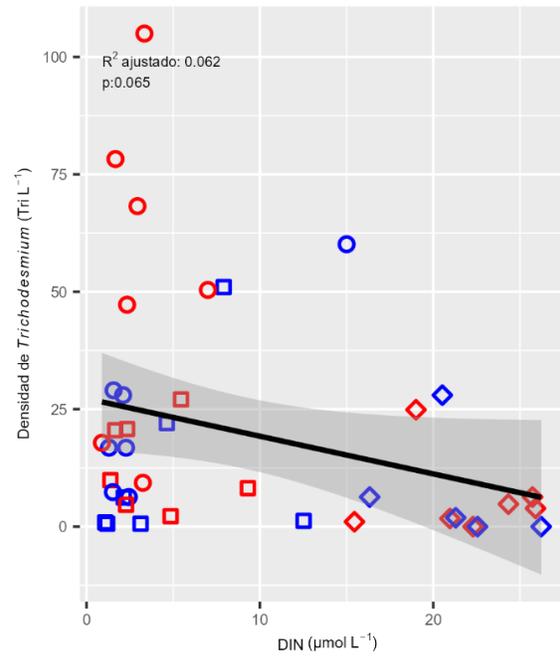
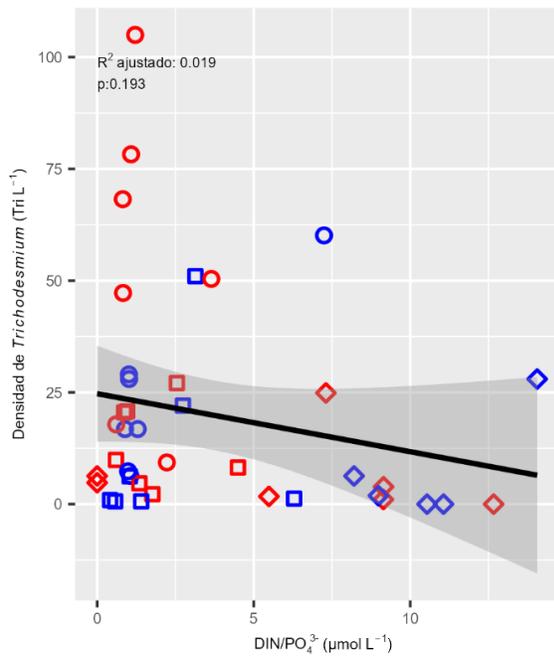
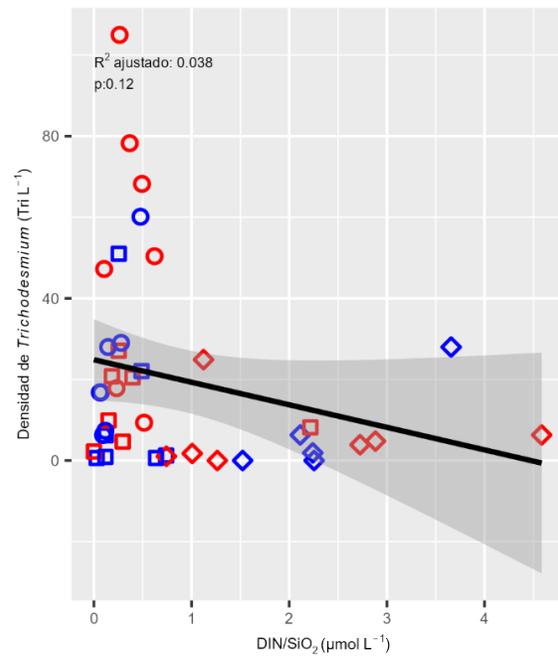


Figura 24. Regresiones entre la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) y las concentraciones de (a) NH_4^+ , (b) NO_2^- , (c) NO_3^- , (d) PO_4^{3-} , en ($\mu\text{mol L}^{-1}$). R^2 ajustado: coeficiente de determinación ajustado ; p: valor de significancia estadística (< 0.05). Se identifica el lado (E y O) y el estrato (S (< 10 m), M y H) al que pertenece cada valor, mediante los colores y las diferentes formas.

(a)**(b)****(c)****(d)**

Lado ● E ● O Estrato ◆ H □ M ○ S

Figura 25. Regresiones entre la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) y las concentraciones de (a) SiO_2 , (b) DIN, las relaciones de (c) DIN/PO_4^{3-} y (d) DIN/SiO_2 , en ($\mu\text{mol L}^{-1}$). R^2 ajustado: coeficiente de determinación ajustado ; p: valor de significancia estadística (< 0.05). Se identifica el lado (E y O) y el estrato (S (< 10 m), M y H) al que pertenece cada valor, mediante los colores y las diferentes formas.

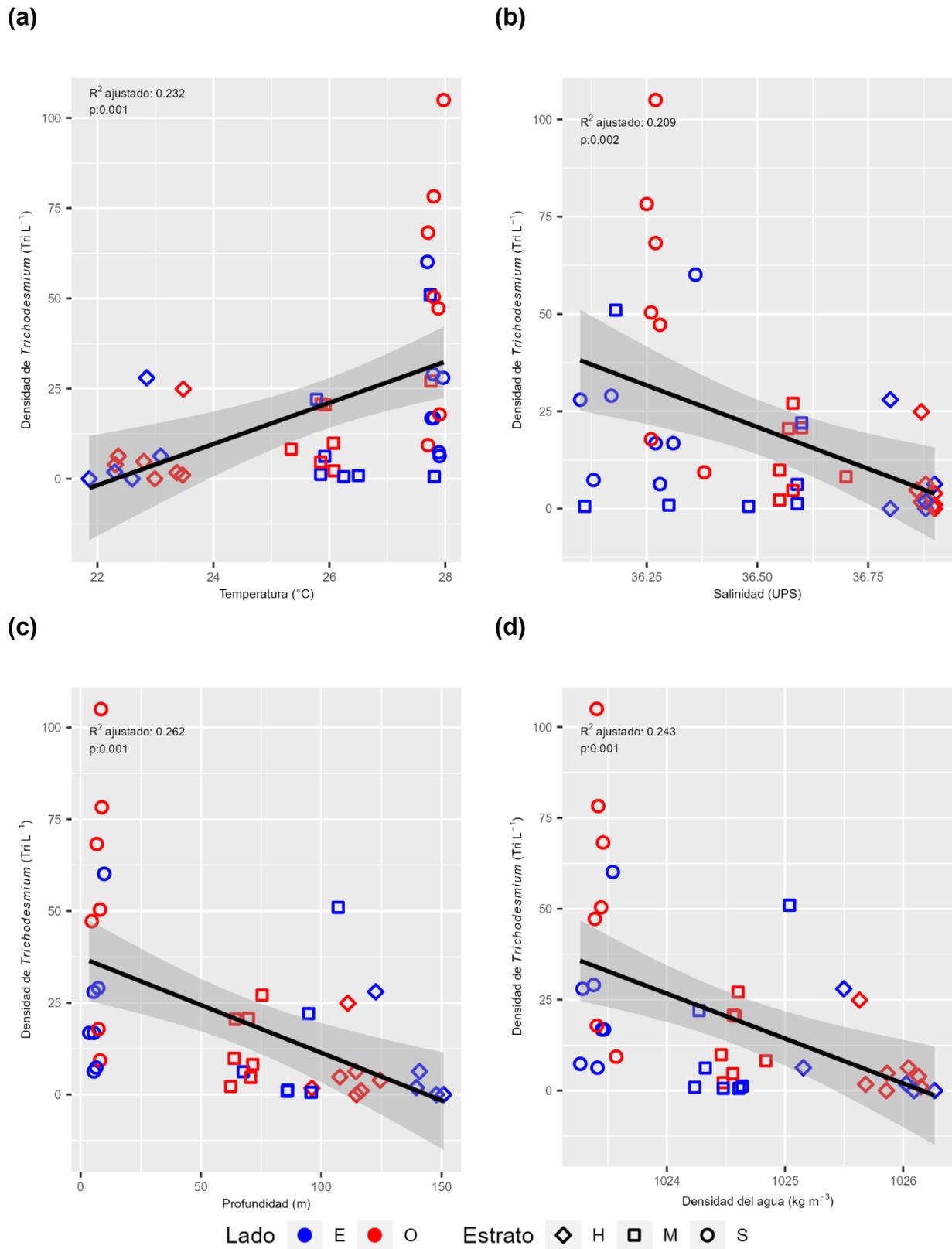


Figura 26. Regresiones entre la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) y (a) la temperatura ($^{\circ}\text{C}$), (b) la salinidad (UPS), (c) la profundidad (m) y (d) la densidad del agua (kg m^{-3}). R^2 ajustado: coeficiente de determinación ajustado ; p: valor de significancia estadística (< 0.05). Se identifica el lado (E y O) y el estrato (S (< 10 m), M y H) al que pertenece cada valor, mediante los colores y las diferentes formas.

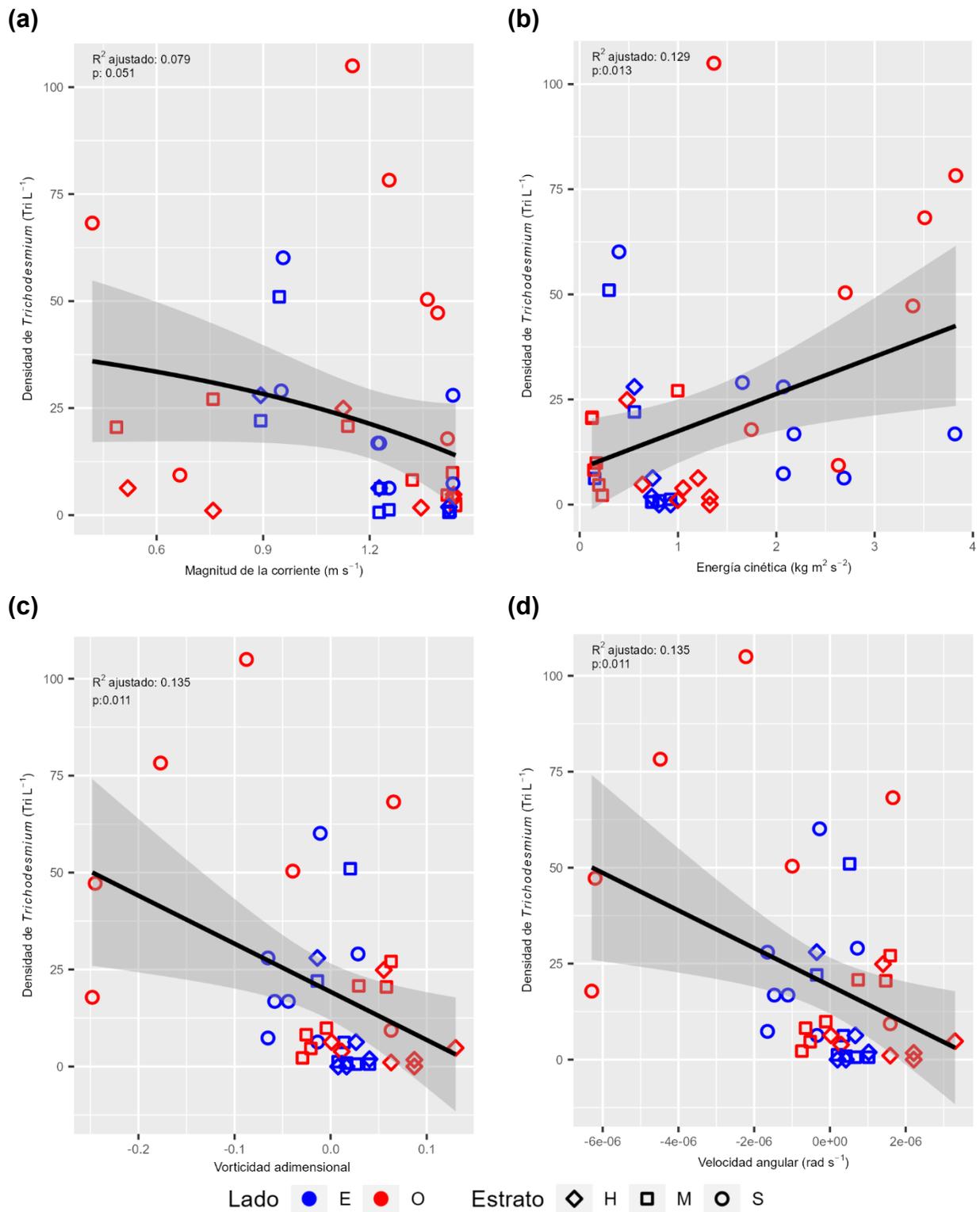
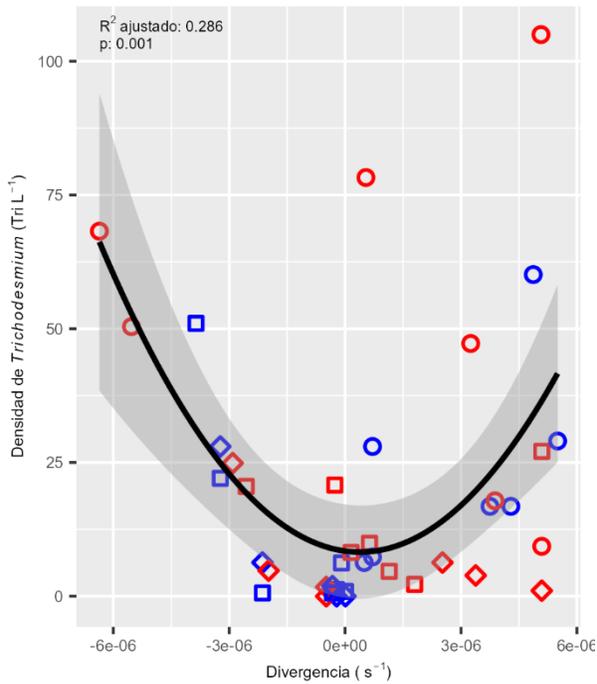
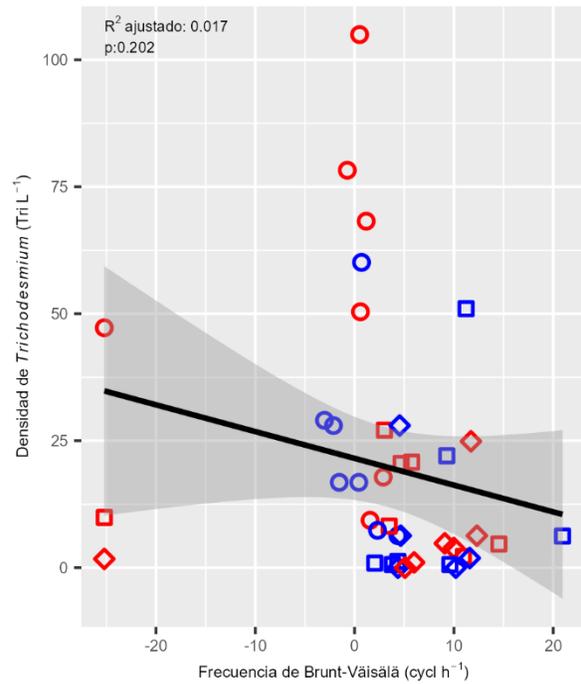


Figura 27. Regresiones entre la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) y (a) la magnitud de la corriente (m s^{-1}), (b) la energía cinética ($\text{kg m}^2 \text{s}^{-2}$), (c) la vorticidad adimensional y (d) la velocidad angular (rad s^{-1}). R^2 ajustado: coeficiente de determinación ajustado ; p: valor de significancia estadística (< 0.05). Se identifica el lado (E y O) y el estrato (S (< 10 m), M y H) al que pertenece cada valor, mediante los colores y las diferentes formas.

(a)



(b)



Lado ● E ● O Estrato ◆ H □ M ○ S

Figura 28. Regresiones entre la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) y (a) la divergencia (s^{-1}) y (b) la frecuencia de Brunt-Väisälä (cycl h^{-1}). R^2 ajustado: coeficiente de determinación ajustado ; p: valor de significancia estadística (< 0.05). Se identifica el lado (E y O) y el estrato (S (< 10 m), M y H) al que pertenece cada valor, mediante los colores y las diferentes formas.

6. Discusiones

En este capítulo se discuten los resultados de las características oceanográficas generales en la zona de estudio, abarcando el comportamiento de la temperatura y la salinidad con respecto a la profundidad y la magnitud de la corriente, y de variables hidrodinámicas como la vorticidad adimensional y la divergencia. Se examinan las concentraciones de Chl - *a* y de nutrientes inorgánicos en la zona de estudio. En relación con *Trichodesmium*, se discuten las especies presentes en la zona de estudio y sus características morfológicas, su abundancia, densidad, biovolumen y los aportes de C y N. Se presta especial atención a discutir los patrones de distribución de la densidad, el biovolumen y los aportes de C y N de *Trichodesmium*, tanto en el eje vertical (profundidad) como en el eje horizontal (geográfico; longitudinal). Finalmente, se analiza la relación entre las variables biológicas, químicas, físicas e hidrodinámicas y la distribución vertical y horizontal de *Trichodesmium*.

6.1 Características oceanográficas

Los resultados de este trabajo muestran que las aguas epipelágicas alrededor de la isla Cozumel comparten las características oceanográficas generales de la cuenca del Caribe mexicano. Las particularidades hidrodinámicas de la zona, como la magnitud de la corriente, la vorticidad adimensional y la divergencia, generan ligeras variaciones que alteran la estructura de la columna de agua.

Las características de los cuerpos de agua y en este caso del océano, varían dependiendo de las condiciones ambientales, por ejemplo, alterando su temperatura y salinidad. Estas características nos permiten identificar masas de agua con propiedades específicas, las cuales son adquiridas no necesariamente dentro del área de algún estudio, si no que podrían provenir de otra región del planeta.

Las condiciones de temperatura y salinidad en la zona de estudio son consistentes con las masas de agua que se han reportado para el Caribe mexicano, siendo estas: CSW, SUW, TACW, AAIW y NADW. Las aguas superficiales en la zona de estudio coinciden con la presencia de la CSW, mientras que las aguas en la haloclina se relacionan de manera clara con la SUW. Estas se caracterizan por tener temperaturas superiores a los 25 °C y salinidades entre 34.5 y 36.6 UPS, y por temperaturas entre 19 y 24 °C y salinidades entre 36.6 y 37 UPS, respectivamente (Carrillo et al., 2015, 2016).

Es importante destacar que, con base en los diagramas $T - S$, se identificaron valores de temperatura y salinidad ligeramente más altos en el E de la isla en comparación con el O (canal de Cozumel), esto en el rango de profundidad donde se encontraron las mismas masas de agua presentes en ambos lados. Estas diferencias en las características de temperatura y salinidad entre los lados de la isla podrían estar relacionadas con el posicionamiento en menores profundidades (~50 m) de las masas de agua en el lado O, en comparación con las del lado E, que se observa en este trabajo. Esto sugiere la existencia de un levantamiento de las masas de agua en la zona del canal de Cozumel. El artículo de Rodríguez-Gómez et al. (2022), indica este mismo patrón en el posicionamiento de las masas de agua y sugiere el mismo levantamiento de éstas, aunque dicho trabajo menciona un posicionamiento/levantamiento que difiere entre los lados del orden de ~40 m en la vertical.

Otro factor que podría estar determinando las diferencias de las condiciones entre los lados de la isla es la magnitud de la corriente (*Figuras 9, 10, 11 y 12*), la cual se determinó mayor en el lado O ($> 1 \text{ m s}^{-1}$), en contraste con el E ($\sim 1 \text{ m s}^{-1}$). Esto anterior se ha relacionado principalmente con las diferencias batimétricas entre los lados de la isla (E: ~1000 m; O: ~400 m), lo que hace que el flujo de la corriente de Yucatán se acelere en el canal (Alcérreca-Huerta et al., 2019; Athié et al., 2011). La mayor magnitud de la corriente en el lado O de la isla ha sido corroborada por diversos estudios (Alcérreca-Huerta et al., 2019; Athié et al., 2011; Carrillo et al.,

2015, 2016; Hernández-Fontes et al., 2019; Ochoa et al., 2001; Rodríguez-Gómez et al., 2022; Sheinbaum, 2002).

Respecto a la vorticidad adimensional, en el presente trabajo se encontraron valores positivos en los niveles más profundos analizados (80, 125 y 250 m; *Figura 11*), lo cual indica una ligera rotación ciclónica del agua. Esto a su vez puede ser indicativo de un movimiento ascendente de parcelas de fluido, reafirmando la posibilidad de que efectivamente exista un ascenso en las masas de agua (Gill, 1982; Marshall & Plumb, 1961). Este mismo patrón se encontró en ambos lados de la isla; sin embargo, los valores ligeramente mayores de la divergencia en el lado O reafirman que el ascenso es más pronunciado en el lado del canal. En la capa superficial de 10 m y en ambos lados de la isla, la vorticidad adimensional en la zona de estudio se registró en su mayoría con valores negativos (rotación anticiclónica) en las zonas más alejadas de la isla y valores positivos (rotación ciclónica) en las zonas colindantes con la isla, con valores respectivos ligeramente mayores en el transecto norte, lo cual podría relacionarse con la batimetría y contornos de la isla. Los patrones de vorticidad adimensional positiva (rotación ciclónica) en las capas más profundas que sugieren el levantamiento de las masas de agua son coherentes con lo reportado para la costa de la península de Yucatán por Reyes-Jiménez et al. (2023).

Por otro lado, la divergencia en los niveles más profundos analizados (80, 125 y 250 m; *Figura 12*) presenta patrones con valores positivos en el lado O en el transecto sur, y en el transecto norte esto mismo, pero solo en la capa a los 250 m; en las capas de 80 y 125 m hay valores negativos. En el lado E las estaciones presentan valores mayoritariamente negativos en las capas profundas,. En la capa superficial de 10 m, en el O los valores de divergencia son mayoritariamente positivos y en el lado E, los valores son mayoritariamente positivos.

La relación entre la divergencia y la vorticidad pueden reflejar mecanismos de interacción entre un flujo y fronteras físicas como la batimetría y contornos laterales de la isla de Cozumel. En general, valores positivos de divergencia están asociados a la generación de vorticidad anticiclónica (valores negativos) y, de

manera contraria, valores negativos de la divergencia (convergencia) generan vorticidades ciclónicas (valores positivos) (Stewart, 2008). Los patrones de divergencia identificados en ambos lados de la isla presentan una relación congruente con el efecto de convergencia (divergencia negativa) y levantamiento (vorticidad positiva) de las masas de agua en los niveles más profundos evaluados y zonas más alejadas de la isla en ambos lados, y con valores indicativos de una intensificación del proceso al comparar el transecto sur y el norte (*Figuras 19 y 21*). Sin embargo, en la cercanía de la isla y en los niveles superficiales de profundidad, la relación entre la divergencia y la vorticidad adimensional no revela un patrón tan claro que pudiera relacionarse con un mecanismo o proceso particular. Esto se puede deber a una combinación de efectos asociados a la complejidad del fondo marino y contornos de la isla, así como al ensanche del canal en la parte norte de la isla. Además, podría asociarse a que los valores de divergencia positiva, asociados con movimientos ciclónicos y el ascenso de fluidos (Cruz Gómez et al., 2008; Rivera Hernández, 2013) que se observan en algunas capas profundas de las estaciones del transecto sur y norte del lado O, no se presentan en mayoría en las capas profundas del lado E. Los valores de divergencia negativa mayoritarios en algunas capas profundas y en la superficial en el lado O, y en las capas profundas del lado E, están relacionados con giros anticiclónicos y el descenso de los fluidos (Cruz Gómez et al., 2008; Rivera Hernández, 2013), lo cual contradice en cierta medida el levantamiento de las masas de agua. Cabe mencionar que, en Cozumel, los giros ciclónicos y anticiclónicos son solo a un nivel micro y meso escalar, por lo cual la divergencia y la vorticidad adimensional que es congruente con un levantamiento de las masas de agua podría estar de manera más importante relacionado a la batimetría de la zona.

Finalmente, con los mapas de temperatura y salinidad en las capas de 10, 80, 125 y 250 m (*Figura 9 y 10*) se logra observar patrones que indican temperaturas ligeramente más altas en el E de la isla en comparación con el O y salinidades ligeramente más altas en el O respecto al E. Las temperaturas que derivan de los valores del modelo HYCOM y que se representan en los mapas, difieren con las magnitudes de los valores de los diagramas $T - S$ que fueron realizados con valores

tomados *in situ* y, respecto a las salinidades (HYCOM), las representadas en los mapas difieren del patrón y magnitudes de los valores de los diagramas *T - S*. Por ello, en el presente trabajo se considera como limitación del modelo HYCOM la representación completamente fiable de la temperatura y salinidad, esto debido a una resolución menor de los datos en la vertical, respecto con los datos *in situ* de mayor resolución. Algunos investigadores han reportado que los errores en los valores de temperatura y salinidad del modelo persisten en las estimaciones a determinadas profundidades, especialmente en las capas superficiales y de mezcla del océano (Fox-Kemper et al., 2019; Halliwell, 2004). Dentro de la zona de estudio la capa de mezcla se encuentra la CSW entre los 0 y ~100 m de profundidad. Esta limitación resalta la importancia de la generación y uso de bases de datos basadas en mediciones de componentes de la velocidad de corrientes y flujos en el sitio.

6.2 Chl - a y nutrientes inorgánicos

Las concentraciones promedio más altas de Chl - a, NH_4^+ y NO_2^- en ambos lados de la isla se registraron mayoritariamente en el estrato M de máximo de fluorescencia (aproximadamente entre los 60 y 110 m). Por otro lado, las concentraciones promedio de Chl - a, NH_4^+ , NO_2^- y NO_3^- más bajas en su mayoría fueron registradas en el estrato superficial S (< 10 m) en ambos lados de la isla, lo cual confirma la oligotrofia en la zona, que ha sido ampliamente reportada en aguas someras del Caribe mexicano (Rioja-Nieto et al., 2019). En cuanto al NO_3^- , DIN y las relaciones $\text{DIN}/\text{PO}_4^{3-}$ y DIN/SiO_2 , las concentraciones más altas promedio y las relaciones superiores se determinaron en la haloclina, mientras que las concentraciones más bajas y las relaciones inferiores, en la capa superficial y de máximo de fluorescencia, lo cual, posiblemente sugiere que existe una limitación de N en estas capas.

Entre los ~110 y 220 m de profundidad, en donde se ubicó aproximadamente para este estudio la haloclina y se registraron concentraciones promedio de Chl - a, NO_3^- , DIN y las relaciones $\text{DIN}/\text{PO}_4^{3-}$ y DIN/SiO_2 considerablemente altas, se identificó la presencia de la SUW y se encuentra por debajo la termoclina. En conjunto, estas condiciones en la haloclina resaltan y sugieren un papel importante de la termoclina y haloclina como barrera física que no permite que las aguas profundas ricas en nutrientes se mezclen con aguas más superficiales (estratificación). Esto anterior sucede más notoriamente en el E de la isla de Cozumel respecto al O, lo cual es congruente con el levantamiento de las masas de agua más marcado en el O. Este levantamiento de las masas de agua más marcado en el O (estratificación menos intensa) apunta que en la zona existe cierto tipo de fertilización desde aguas más profundas y por ende mayor actividad biológica en este lado (Geider & La Roche, 2002). Sin embargo, esto no se refleja en diferencias estadísticamente significativas en la densidad, biovolumen o aportes de C y N de *Trichodesmium* entre lados de la isla. La tendencia de aumento de la temperatura superficial del mar observada en el Caribe (Chollett et al., 2012) (0.29 °C) podría, de continuar, dificultar la mezcla vertical, generando una columna de agua más

estratificada (Lozier et al., 2011). Esto probablemente resultaría en una menor entrada de nutrientes en las capas superficiales de la zona de estudio.

En cuanto al PO_4^{3-} , las concentraciones promedio más altas fueron contrastantes entre los lados de la isla, puesto que en el lado E se determinó la más alta en el estrato H y en el lado O en el estrato S. Este patrón contrastante sugiere que posiblemente en el E exista una limitación de P en el estrato S y M, pero que en el lado O, más somero y cercano a la península de Yucatán posiblemente exista un aporte de P de origen antropogénico en las aguas superficiales. Esto lo reporta Herrera-Silveira et al. (2004), quien sugiere que el aporte de agua subterránea probablemente está enriquecido con aguas residuales, aumentando las concentraciones de P en la zona.

Los silicatos (SiO_2) mostraron un patrón particular, pues estos se presentaron con concentraciones promedio altas en la haloclina y la superficie. Referente a este patrón, se ha reportado que los SiO_2 en aguas superficiales usualmente son de origen continental mientras que en la haloclina son normalmente por la disolución de los sedimentos, por la baja renovación del agua o por aporte de aguas profundas (Frings et al., 2016). En el Caribe mexicano se ha sugerido que las descargas de aguas subterráneas a través de las bahías costeras Ascensión y Espíritu Santo transportan SiO_2 que llegan e influyen en la región de Cozumel (Hernández-Terrones et al., 2015).

A pesar de la claramente observada oligotrofia en las aguas superficiales de la zona de estudio, registros anteriores de concentraciones de nutrientes inorgánicos (Berberian & Starr, 1977; Carriquiry et al., 2013; Mutchler et al., 2007; Pérez-Gómez et al., 2020) respecto con los de este estudio (sección 5.2) y los de Rodríguez-Gómez et al. (2022) evidencian un aumento en sus concentraciones, particularmente de los NO_3^- y PO_4^{3-} . El aumento de las concentraciones de nutrientes inorgánicos posiblemente indica un impacto antropogénico y las primeras etapas para que suceda la eutrofización en la zona de estudio (Rioja-Nieto et al., 2019). Un enriquecimiento de los nutrientes y sobre todo en términos de N y P, en los ecosistemas costeros del Caribe mexicano también se ha relacionado con la

llegada masiva de sargazo flotante en las costas (Pérez-Gómez et al., 2020; van Tussenbroek et al., 2017).

6.3 *Trichodesmium* y sus patrones de distribución

Las especies encontradas de *Trichodesmium* en el presente estudio: *T. erythraeum* y *T. thiebautii*, son congruentes con las halladas en otros estudios realizados en Cozumel (Rodríguez-Gómez et al., 2022), en el Caribe occidental (Carpenter & Price, 1977) y en el golfo de México (Aké-Castillo, 2011). Las especies encontradas en la zona de estudio también han sido registradas como abundantes y coexistentes en el Atlántico norte tropical (Carpenter et al., 2004) y además se destacan como las más mencionadas en la literatura (Aké-Castillo, 2011; Capone et al., 1997; Jiang et al., 2015).

En este estudio la forma más abundante de *Trichodesmium* de las dos especies encontradas fue como filamentos o tricomas libres (*T. erythraeum*: O = 476; E = 267, *T. thiebautii*: O = 82 E = 56) con un bajo número de formas coloniales encontradas (*T. erythraeum*: O = 2). Esto es congruente con lo reportado para otras zonas como son: mar Caribe occidental (Carpenter & Price, 1977), golfo de México (Aké-Castillo, 2011), Atlántico norte tropical (Carpenter et al., 2004; Lima et al., 2019), océano Pacífico norte subtropical (Letelier & Karl, 1996) y mares de China (Jiang et al., 2015).

Respecto a las diferencias morfológicas de longitud y anchura de los tricomas de las especies encontradas en este estudio, en promedio y considerando ambos lados de la isla, las longitudes fueron mayores para *T. erythraeum* (\bar{X} máximo en μm para *T. erythraeum* = 1255.13 y *T. thiebautii* = 988.97) y las anchuras mayores para *T. thiebautii* (\bar{X} máximo en μm para *T. erythraeum* = 13.29 y para *T. thiebautii* = 14.87). La longitud y anchura de los tricomas de *Trichodesmium* (ambas especies) coinciden con lo reportado por Aké-Castillo (2011) y en el Catálogo de Fitoplancton del golfo de México y mar Caribe (Vázquez et al., 2021), con longitudes de 5 a 1500 μm y diámetros de 5 a 15 μm , respectivamente.

La densidad promedio de tricomas de *Trichodesmium* en este estudio fue mayor en el O (24.392 tri L⁻¹) en comparación con el E (14.905 tri L⁻¹), a pesar de la falta de significatividad estadística. De igual manera, pero de acuerdo con los promedios por lado y estrato, se observó una densidad máxima en el estrato superficial del O (53.75 tri L⁻¹) en comparación con el resto de los estratos (*Tabla 14*). Respecto a las densidades de *Trichodesmium* encontradas en este estudio, estas fueron bajas en comparación con las encontradas en el este del mar Caribe (Navarro et al., 2000) y en el este del golfo de México (Holl et al., 2007), pero considerablemente altas en comparación con otras zonas de estudio como el Atlántico norte subtropical y el Pacífico norte, central y este (< 10 tri L⁻¹) (Fernández et al., 2010, 2013; Mompeán et al., 2013; Zhang et al., 2010).

Respecto al biovolumen promedio de *Trichodesmium* determinado en este estudio en las aguas alrededor de Cozumel (E: 1,631.87 mm³ L⁻¹; O: 2,877.01 mm³ L⁻¹), este fue más alto en comparación al que se encontró en zonas como el golfo de México, específicamente en el Sistema Arrecifal Veracruzano (924.6118 mm³ L⁻¹) (Aké-Castillo, 2011). Derivado del biovolumen promedio de *Trichodesmium*, que por ende deriva en los aportes promedio de C y N por su biomasa, estos también demuestran en este estudio, de manera clara, un aporte mayor (E: C = 2.77 µg L⁻¹, N = 0.457 µg L⁻¹; O: C = 4.89 µg L⁻¹, N = 0.8 µg L⁻¹) respecto con los promedios determinados en el Sistema Arrecifal Veracruzano (C: 1.5718 µg L⁻¹; N: 0.262 µg L⁻¹) (Aké-Castillo, 2011)). Pocos estudios consideran el biovolumen y los aportes de C y N por la biomasa de *Trichodesmium* y más bien sólo consideran el aporte de N por su capacidad de fijación de N₂ (Bergman et al., 2013; Capone et al., 2005; Carpenter, 1983; Carpenter & Capone, 1992; Fernández et al., 2010, 2013; Holl et al., 2007; Hood, 2004; Karl et al., 2002; Mahaffey et al., 2005), pero el aporte por su biomasa debe considerarse importante sobre todo en sistemas oligotróficos.

6.4 Relación de *Trichodesmium* con variables ambientales

Las relaciones encontradas en este estudio entre *Trichodesmium* (densidad y, por ende, biovolumen, C y N por su biomasa) con las variables ambientales analizadas, demostraron ser estadísticamente significativas y tener un coeficiente de determinación más o menos alto para la temperatura, profundidad, densidad del agua, divergencia, salinidad, Chl - *a*, vorticidad adimensional - velocidad angular, NO₂⁻, energía cinética, magnitud de la corriente y NO₃⁻ (sección 5.4.2). Por otro lado, los variables de NH₄⁺, PO₄³⁻, SiO₂, DIN, la relación DIN/PO₄³⁻ y DIN/SiO₂, así como la frecuencia de Brunt-Väisälä, no demostraron relacionarse estadísticamente con *Trichodesmium* de manera significativa. Las relaciones estadísticas significativas y no significativas son congruentes también con la relación visual establecida a partir de los transectos verticales de las variables ambientales analizadas este estudio (sección 5.4.1).

La densidad de *Trichodesmium* disminuyó con la profundidad. Este patrón contrasta con el patrón general de distribución vertical del fitoplancton en el Caribe (De Queiroz et al., 2015), donde la mayor densidad de fitoplancton ocurre justo encima de la termoclina, y no en la superficie. La relación positiva entre la temperatura y *Trichodesmium* ha sido ampliamente documentada en la literatura y en general, se ha determinado que las aguas cálidas constituyen uno de los factores más de determinantes para su distribución y alta densidad (Carpenter et al., 2004; Carpenter & Capone, 1992; Carpenter & Price, 1977; Fernández Carrera, 2013; Jiang et al., 2015; Lima et al., 2019; Rodríguez-Gómez et al., 2022). Se ha demostrado que los límites térmicos de *Trichodesmium* varían entre 18 °C y 30 °C, con una temperatura óptima de crecimiento entre 24 y 30 °C (Bergman et al., 2013; Fu et al., 2014). Esto anterior concuerda con las altas densidades de *Trichodesmium* observadas en la superficie, donde las temperaturas rondan los 28 °C (máximo de temperatura), y con los registros (cuando menos) bajos de densidad en la haloclina, donde la temperatura es de 18 - 20 °C.

El efecto de la salinidad sobre la distribución de *Trichodesmium* se menciona mucho menos en la literatura, pero algunos autores coinciden con una relación

negativa o inversa (Borstad, 1982; Carpenter et al., 2004), lo cual concuerda con lo hallado en este estudio. En los transectos verticales de la salinidad, se observó que las densidades más altas de *Trichodesmium* se encontraron entre las 35 y 36.2 UPS en la superficie, y las más bajas alrededor de las 37 UPS en la haloclina. Estadísticamente, la relación significativa ($p = 0.002$) negativa de la densidad de *Trichodesmium* con la salinidad en este estudio (R^2 ajustado = 0.209) fue menos marcada que la encontrada en el océano Atlántico norte tropical por Carpenter et al. (2004) ($R^2 = 0.72$ y 0.8).

Como ya se ha mencionado anteriormente, la densidad del agua está dada principalmente por las condiciones de temperatura y salinidad en la columna de agua, por lo cual, la significancia de la relación entre esta variable y la densidad de *Trichodesmium* resulta congruente. De manera más importante, esta relación de *Trichodesmium* con la densidad del agua sustenta el papel relevante de la estratificación en las aguas alrededor de Cozumel para con la distribución de *Trichodesmium*, puesto que algunos autores han reportado a esta condición como favorecedora para la distribución y actividad del género (Carpenter y Price, 1977; Navarro et al., 2000; Rodríguez-Gómez et al., 2022). Mediante los transectos verticales de la densidad del agua se pueden observar capas bien establecidas (en la profundidad) de la variable, lo cual es congruente con la estratificación reportada en la zona. Algunos autores también reportan que la densidad de *Trichodesmium* está relacionada con una capa de mezcla poco profunda y una columna de agua estable, lo cual a su vez está sustentado por un medio estratificado (Carpenter et al., 2004; Hood, 2004).

La concentración promedio de Chl - *a* más alta fue en el estrato M en el lado E con 0.516 mg m^{-3} y la más baja fue en el lado O en el estrato superficial, con 0.051 mg m^{-3} . Como se esperaba, se encontraron concentraciones más altas de Chl - *a* en los estratos M (máximo de fluorescencia) respecto con los demás estratos, y este patrón se vio en ambos lados de la isla. Por otro lado, la relación significativa entre la densidad de *Trichodesmium* y la concentración de Chl - *a*, demostró un patrón exponencial negativo, lo cual indica que hay mayor densidad de *Trichodesmium* en

el estrato superficial (corroborado con los transectos verticales) y eso contradice el patrón general de distribución del fitoplancton en el Caribe (De Queiroz et al., 2015), donde la mayor densidad ocurre encima de la termoclina (zona más rica en nutrientes) y no en superficie. Rodríguez-Gómez et al. (2022) en su estudio sobre la distribución de fitoplancton en las aguas alrededor de Cozumel, justamente corrobora este patrón atípico, debido a elevadas densidades de *Trichodesmium* registradas en la superficie, sustentándolo a su vez con la capacidad diazotrófica del género. La diazotrofia de *Trichodesmium* según Rodríguez-Gómez et al. (2022) hace posible la proliferación del género en estratos superficiales (estrato S en este estudio), respecto a otros géneros de fitoplancton que comúnmente proliferan en estratos más profundos. Esto es atribuible a capacidad de *Trichodesmium* de ser competitivo a pesar de la baja disponibilidad de nutrientes (oligotrofia) (Glibert & Burkholder, 2011).

En lo que concierne a la relación entre la densidad de *Trichodesmium* y las variables hidrodinámicas, las que tuvieron mayor relación se atribuyen a parámetros poco estudiados (divergencia, vorticidad adimensional - velocidad angular, energía cinética y magnitud de la corriente) para *Trichodesmium*. Más bien, éstos se han analizado para el fitoplancton en general.

La densidad de *Trichodesmium* en este estudio mostró una relación significativa y el más alto coeficiente de determinación con la divergencia (R^2 ajustado = 0.286). Las mayores densidades se asociaron a valores de divergencia altos, positivos (divergencia) o negativos (convergencia), mientras que las menores densidades se relacionaron con valores bajos de divergencia positivos y negativos. En congruencia, en aguas oligotróficas del mar Mediterráneo Hernández-Carrasco et al. (2018) encontraron el mismo patrón para parches de fitoplancton, identificados mediante observaciones satelitales de la reflectancia de Chl - a. Hernández-Carrasco et al. (2018) explican que la divergencia positiva que genera el ascenso de fluidos (levantamiento de las masas de agua) y de nutrientes de las capas profundas, promueve el crecimiento local, mientras que los valores extremos negativos (convergencia; descenso de fluidos), favorecen la acumulación de

fitoplancton circundante. Esto último lo sustentan también y de manera aún más general Huntley et al. (2015) en su estudio sobre la acumulación de materiales en el océano.

La vorticidad adimensional - velocidad angular con la densidad de *Trichodesmium* mostró un patrón significativo en que generalmente los valores extremos negativos se relacionaron a densidades altas y valores extremos positivos a densidades bajas. Cabe mencionar que también algunas densidades altas de *Trichodesmium* salieron del patrón general al relacionarse con vorticidades adimensionales positivas y cercanas al cero. El patrón general en las aguas alrededor de Cozumel, concuerdan con lo reportado para diatomeas por Hernández-Carrasco et al. (2023) de igual forma en un sistema oligotrófico. Schourup-Kristensen et al. (2021), en su estudio sobre el fitoplancton identificado mediante observaciones satelitales de la reflectancia de clorofila en el estrecho de Fram, reportan el mismo comportamiento general y observaron niveles altos de clorofila relacionados a valores vorticidad adimensional positiva, aunque esto únicamente para la temporada climática de verano. Las vorticidades adimensionales positivas y negativas, como ya se ha mencionado anteriormente, se asocian a remolinos ciclónicos y anticiclónicos, respectivamente, lo cual afecta el suministro vertical de nutrientes, principalmente debido a afloramientos ascendentes y descendentes (Martin & Richards, 2001), y a desplazamientos ascendentes y descendentes de la pycnoclina, lo que resulta en anomalías en la capa de mezcla (Dufois et al., 2014; Hausmann et al., 2017). En el caso del aumento de la profundidad de la capa de mezcla, asociada a los remolinos anticiclónicos y vorticidad negativa, esta puede favorecer la estratificación (McGillicuddy et al., 2003), lo cual ya se ha asociado como favorecedor para *Trichodesmium* (Carpenter y Price, 1977; Navarro et al., 2000; Rodríguez-Gómez et al., 2022).

Tal como se señaló antes, existe una estrecha relación entre la vorticidad - velocidad angular y la divergencia (Stewart, 2008), la cual posiblemente influencia levantamientos de masas agua (sección 6.1) y afloramientos de aguas ricas en nutrientes, favoreciendo la producción biológica (Rodríguez-Gómez et al., 2022).

Otro parámetro que se ha relacionado con la vorticidad, es el de la energía cinética (Klein & Lapeyre, 2009), el cual, en este estudio también fue significativo en relación con la densidad de *Trichodesmium*. En las aguas de Cozumel, la energía cinética mostró que a valores bajos correspondían a una baja densidad de *Trichodesmium*, y valores altos a una alta densidad, lo cual concuerda con Hernández-Carrasco et al. (2023), que reporta que valores altos de energía cinética se asociaron a altas concentraciones de fitoplancton (diatomeas).

Respecto a la magnitud de la corriente, se encontró que a valores altos, se registraron bajas densidades de *Trichodesmium*, mientras que a valores bajos, altas densidades. Esto anterior, podría estar sustentado por el papel que juega una magnitud de la corriente relativamente baja y su relación con un ambiente con poca o dificultosa mezcla en la columna de agua, lo cual favorece la estratificación. En las aguas de la zona de estudio, la estratificación en la columna de agua en ambos lados de la isla, pero posiblemente menos pronunciada en lado O (sección 6.1), está asociada con la intensa corriente de Yucatán (Rodríguez-Gómez et al., 2022). Otro aspecto a considerar, es que visualmente y de acuerdo con los transectos verticales de la energía cinética con la densidad de *Trichodesmium*, así como sucede para todos los de los parámetros analizados, las mayores densidades se observaron en el estrato superficial, lo cual concuerda con Hernández-Carrasco et al. (2018), que determina que las corrientes superficiales están involucradas en la generación de masas de agua con grandes densidades de fitoplancton.

En cuanto a los nutrientes y las relaciones entre nutrientes, o las denominadas variables químicas en este estudio, y su relación con la densidad de *Trichodesmium*, solo las concentraciones de NO_2^- y NO_3^- resultaron significativas o casi significativas, además, con un coeficiente de determinación ajustado (R^2 ajustado) relativamente bajo. Esto anterior podría ser debido a que *Trichodesmium* por su diazotrofia es un buen competidor en aguas pobres en nutrientes, ya que su crecimiento está limitado principalmente por el P y Fe (Glibert & Burkholder, 2011). En las costas de Florida se han registrado floraciones de *Trichodesmium* y se ha sugerido que estas fueron inducidas por entradas de Fe del polvo del desierto del

Sahara (Lenes et al., 2001). En México, no se han registrado floraciones de la especie, solo su ocurrencia (Capone et al., 1997; Figueroa-Torres, 1994; Troccoli Ghinaglia et al., 2004)

Una variable para considerar, aunque no resultó significativa, es la frecuencia de Brunt-Väisälä, pues este parámetro refleja directamente la estratificación. Los valores positivos del parámetro indican condiciones de estabilidad en el fluido (estratificación), mientras que los valores negativos señalan su inestabilidad (mezcla). Se observó que las densidades de *Trichodesmium* más altas se presentaron en las muestras del estrato superficial y mayoritariamente en valores negativos o positivos con magnitud alta de Brunt-Väisälä, mientras que las densidades de *Trichodesmium* fueron más bajas en el máximo de fluorescencia y haloclina y no mostraron ningún patrón asociable con el parámetro de estratificación. Debido a estos resultados, podemos considerar la determinación de la frecuencia de Brunt-Väisälä a partir del modelo HYCOM como una limitante del estudio, puesto que los demás parámetros determinados con datos *in situ* como son la temperatura, salinidad y densidad del agua, sustentan la densidad de *Trichodesmium* y la estratificación. El parámetro del número de Richardson, que también sustenta la estratificación, fue determinado en este estudio y mediante la representación en transectos verticales, no mostró nada claro en su relación con la densidad de *Trichodesmium* (Anexo 1).

6.5 Aportaciones para el manejo costero

La generación de conocimiento base respecto a la distribución y aportes de C y N por la biomasa de *Trichodesmium* en las aguas de Cozumel permite discutir posibles aportaciones para el manejo costero, especialmente en torno a la conservación de recursos marinos y al aprovechamiento energético de las corrientes marinas.

Trichodesmium toma un papel crucial en la producción primaria y secundaria, esto gracias a sus aportes de C y N por su biomasa y también por su capacidad diazotrófica, lo que resulta fundamental para sostener las cadenas tróficas. Esto es de suma importancia, sobre todo en un ambiente oligotrófico como las aguas de Cozumel. Debido a esto, la implementación de monitoreos para conocer los patrones de distribución de la densidad de *Trichodesmium*, podría resultar un aspecto clave a tomar en cuenta, y así, implementar estrategias para la conservación de recursos marinos, por ejemplo, en torno a la conservación de los arrecifes de coral, los cuales sustentan alta diversidad en la zona y a su vez, sustentan actividades económicas (Rioja-Nieto et al., 2019).

Conocer los patrones de distribución de *Trichodesmium* a diferentes estratos de profundidad y a su vez relacionar estos con diversas variables ambientales, como se ha hecho en este estudio, también permite entender impactos debido a la estratificación, misma que es permanente en las aguas alrededor de Cozumel. Debido a tendencias de aumento en la temperatura superficial del mar, se prevé que las condiciones de estratificación se intensifiquen (Li et al., 2020), promoviendo altas densidades de *Trichodesmium*. Esto posiblemente alteraría la dinámica de nutrientes y a su vez afectaría a otras especies de fitoplancton, resultando en una disminución de la diversidad, que es crucial para mantener un ecosistema (Rodríguez-Gómez et al., 2022). La intensificación de la estratificación se ha asociado a un menor aporte de nutrientes desde las capas profundas, lo que representa un escenario ideal para la proliferación de *Trichodesmium*. Sin embargo, el aumento poblacional en Cozumel (INEGI, 2020) y el aumento de las actividades como el turismo (Palafox-Muñoz & Collantes, 2009) han generado un aumento de

las descargas al océano de aguas residuales (Herrera-Silveira et al., 2004) que, al estar enriquecidas en nutrientes, afectarían también los patrones de *Trichodesmium*. Por lo anterior, los cambios futuros en las dinámicas de nutrientes son complejos y se recomienda un fortalecimiento de las políticas de conservación, que se enfoquen en regular las actividades humanas, principalmente las que contribuyen a la descarga de las aguas residuales al medio marino y al calentamiento global.

Las aguas alrededor de Cozumel, debido sobre todo a sus particularidades batimétricas que provocan una intensificación de la corriente en el canal de Cozumel, tienen un gran potencial para proyectos de energía renovable con turbinas submarinas (Alcérreca-Huerta et al., 2019). Esto podría convertir a Cozumel en un referente en energía limpia y autosostenible, pero deben considerarse factores de impacto (Maslo et al., 2023) para minimizar las alteraciones en el entorno. Entre los impactos potenciales de la obtención de la energía por corrientes se encuentran la alteración de la estructura vertical de la columna de agua, que afectaría la estratificación o distribución de nutrientes, lo cual posiblemente modificaría los patrones de *Trichodesmium* y a su vez (como ya lo mencionamos) a otros niveles tróficos.

Los resultados de este estudio, podrían incentivar futuros estudios más precisos para identificar mejores áreas de implementación del manejo costero. Estudios con datos más amplios e *in situ* serían fundamentales para comprender mejor el papel de *Trichodesmium* y su relación con variables ambientales, sobre todo respecto con las hidrodinámicas como la vorticidad y divergencia. Lo anterior porque éstas han sido poco estudiadas en la región y están asociadas a giros ciclónicos y anticiclónicos, que en algunos estudios se han relacionado con altos niveles de productividad (Dufois et al., 2014; Ezer et al., 2005; Hausmann et al., 2017; Martin & Richards, 2001).

7. Conclusiones

Las características oceanográficas en las aguas epipelágicas alrededor de la isla de Cozumel coinciden con las generales de la cuenca del mar Caribe. Sin embargo, ligeras variaciones en las condiciones de temperatura y salinidad sustentan que particularidades hidrodinámicas en la zona alteran la estructura de la columna de agua. Se sugiere por ejemplo un levantamiento de las masas de agua en la zona, del orden de ~ 50 m en la vertical, en el lado del canal de Cozumel (O), en el canal de Cozumel. Este levantamiento se ha relacionado principalmente a las diferencias batimétricas entre los lados de la isla, que genera que el flujo de la corriente de Yucatán se acelere en el O de la isla. Parámetros poco estudiados en el Caribe, como la vorticidad, la divergencia y su interrelación, los cuales están asociados a giros que provocan el descenso o ascenso de los fluidos, en este estudio, han reafirmado por lo menos de manera parcial, el sugerido levamiento de las masas agua en Cozumel.

La oligotrofia en las aguas de Cozumel también se reafirma en este estudio. A pesar de ello, se muestra que existe una tendencia del aumento de nutrientes en la zona. Por otro lado, la tendencia de aumento de la temperatura superficial del mar en el Caribe, sustenta y promueve la estratificación. La estratificación sustenta la presencia alta de *Trichodesmium* en Cozumel, lo cual favorece la producción primaria y secundaria en la zona. Contrariamente, una estratificación fuerte podría limitar el afloramiento de nutrientes en aguas superficiales y la producción de fitoplancton, por lo que el equilibrio que se pueda generar entre un potencial aumento en el aporte de N por *Trichodesmium* y una potencial disminución en los aportes de N debido a la estratificación todavía es una incógnita.

Las especies de *Trichodesmium* encontradas en las aguas Cozumel son las más comúnmente registradas en otras zonas de estudio. El papel importante de la forma filamentosa libre (tricomas libres) de *Trichodesmium* también se reafirma en este estudio por su mayoritaria presencia. En Cozumel, las mayores densidades de *Trichodesmium* y por ende, el mayor biovolumen y apartes de C y N por su biomasa,

se presentaron en el O de la isla, es decir en la zona del canal de Cozumel. A pesar de este resultado, estadísticamente entre lados no se presentaron diferencias significativas y solamente estas se presentaron entre estratos y la interacción entre algunos estratos y lados. Las mayores densidades de *Trichodesmium* se presentaron en el estrato S lo cual contradice el patrón general de distribución del fitoplancton. Esto anterior sustenta un rol sumamente competitivo de *Trichodesmium* por su diazotrofia, sustentando alta productividad en la superficie, destacando entre otros géneros de fitoplancton. A su vez, también la alta competitividad del género podría resultar de preocupación ante una proliferación masiva con consecuencias como la eutrofización. Los patrones no significativos de la densidad de *Trichodesmium* entre lados de la isla a pesar de sus condiciones hidrodinámicas contrastantes, deben ser considerados con cautela y se sugiere que se estudien considerando las temporadas climáticas en la zona. Por otro lado, también pueden sugerir capacidades de *Trichodesmium* para establecerse en ambientes con diversas características hidrodinámicas.

Sustentando el rol importante de *Trichodesmium* para la producción primaria y secundaria en un medio estratificado y oligotrófico, la densidad del género fue mayor en Cozumel respecto a zonas como el Atlántico norte subtropical y el Pacífico, norte, central y este, y el biovolumen y aportes de C y N por su biomasa, también mayores respecto al sistema arrecifal veracruzano. Respecto a algunas zonas como el Caribe este y el golfo de México, las densidades en Cozumel fueron menores.

Las principales relaciones entre *Trichodesmium* y las variables ambientales en la zona, se dieron y son congruentes para con los parámetros físicos de temperatura, profundidad, densidad del agua y salinidad. Estos parámetros físicos y su relación con el género están sumamente relacionados con la estratificación. La relación de *Trichodesmium* con la Chl - a y la no relación de *Trichodesmium* con los nutrientes inorgánicos, reafirman su capacidad diazotrófica. Los relacionados parámetros hidrodinámicos (divergencia y vorticidad adimensional - velocidad angular) sustentan de manera innovadora la presencia de *Trichodesmium* asociada principalmente a giros ciclónicos y anticiclónicos, que provocan ascenso y descenso

de los fluidos, lo que tiene que ver también con el sugerido levantamiento de las masas agua en la zona. También se relacionó la fuerte corriente marina presente en la zona con la presencia de *Trichodesmium*.

Los resultados de este estudio subrayan el papel crucial de *Trichodesmium* en el mantenimiento de cadenas tróficas en un entorno oligotrófico, lo cual es fundamental para orientar estrategias de manejo costero, sobre todo en torno a la conservación de recursos marinos y en el aprovechamiento sostenible de las corrientes marinas para generación de energía.

Se recomienda el monitoreo amplio y de largo plazo de los patrones de distribución de *Trichodesmium*, también considerando factores ambientales amplios y diversos, puesto que esto podría resultar esencial para prevenir impactos del cambio climático y otras actividades humanas. Se destaca la necesidad de un balance entre desarrollo humano y tecnológico, y la preservación ambiental, esto mediante la implementación por ejemplo de políticas y tecnologías que minimicen las alteraciones en el entorno.

Como principales limitantes en este estudio, se presentaron los parámetros determinados a partir del modelo HYCOM, por ello se deben considerar futuros estudios más amplios al respecto con datos tomados *in situ* o considerar ajustes o correcciones en las variables de salida del modelo mediante su comparación con mediciones en el sitio. Estos estudios podrían fortalecer el manejo costero y posicionar a Cozumel como una zona de conservación marina en el Caribe.

8. Referencias bibliográficas

- Aké-Castillo, J. (2011). Temporal dynamics of *Trichodesmium erythraeum* (Cyanophyta) in the National Park "Sistema Arrecifal Veracruzano" in the Gulf of Mexico. *Journal of Environmental Biology / Academy of Environmental Biology, India*, 32, 395–399.
- Aké-Castillo, J., Almazan, A., Rodríguez-Gómez, C. F., garcia-mendoza, E., & Florecimientos Algales Nocivos, R. T. (2019). *Cátalogo de microalgas marinas de Veracruz. 2019*.
- Alcérreca-Huerta, J. C., Encarnacion, J. I., Ordoñez-Sánchez, S., Callejas-Jiménez, M., Gallegos Diez Barroso, G., Allmark, M., Mariño-Tapia, I., Silva Casarín, R., O'Doherty, T., Johnstone, C., & Carrillo, L. (2019). Energy Yield Assessment from Ocean Currents in the Insular Shelf of Cozumel Island. *Journal of Marine Science and Engineering*, 7(5), 147. <https://doi.org/10.3390/jmse7050147>
- Aminot, A., & Rey, F. (2000). Standard procedure for the determination of chlorophyll a by spectroscopic methods. *ICES: Techniques in Marine Environmental Sciences*, 112.
- Apel, J. R. (1987). *Principles of Ocean Physics*. Academic Press.
- Arias-González, J. E., Fung, T., Seymour, R. M., Garza-Pérez, J. R., Acosta-González, G., Bozec, Y.-M., & Johnson, C. R. (2017). A coral-algal phase shift in Mesoamerica not driven by changes in herbivorous fish abundance. *PLOS ONE*, 12(4), e0174855. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174855>
- Arístegui, J., González-Ramos, A. J., & Benavides, M. (2017). Informe sobre la presencia de *Trichodesmium* spp. en aguas de Canarias, en el verano de 2017. *Consejería de Sanidad, Gobierno de Canarias, Universidad de Las Palmas (ULPGC)*.
- Athié, G., Candela, J., Sheinbaum, J., Badan, A., & Ochoa, J. (2011). Yucatan Current variability through the Cozumel and Yucatan channels. *Ciencias Marinas*, 37(4A), 471–492. <https://doi.org/10.7773/cm.v37i4A.1794>
- Barraza, G. C. (2001). *Dinámica de los flujos subinerciales en el Canal de Cozumel*.
- Berberian, G. A., & Starr, R. B. (1977). The circulation between the Cayman Sea and the Gulf of Mexico as deduced from nutrient distributions. In *Collected Reprints* (Vol. 2). US Department of Commerce, Environmental Science Services Administration~....

- Bergman, B., Sandh, G., Lin, S., Larsson, J., & Carpenter, E. J. (2013). *Trichodesmium* – a widespread marine cyanobacterium with unusual nitrogen fixation properties. *FEMS Microbiology Reviews*, 37(3), 286–302. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6976.2012.00352.x>
- Berman-Frank, I., Cullen, J. T., Shaked, Y., Sherrell, R. M., & Falkowski, P. G. (2001). Iron availability, cellular iron quotas, and nitrogen fixation in *Trichodesmium*. *Limnology and Oceanography*, 46(6), 1249–1260. <https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.6.1249>
- Berman-Frank, I., Quigg, A., Finkel, Z. V., Irwin, A. J., & Haramaty, L. (2007). Nitrogen-fixation strategies and Fe requirements in cyanobacteria. *Limnology and Oceanography*, 52(5), 2260–2269. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.5.2260>
- Bopp, L., Monfray, P., Aumont, O., Dufresne, J., Le Treut, H., Madec, G., Terray, L., & Orr, J. C. (2001). Potential impact of climate change on marine export production. *Global Biogeochemical Cycles*, 15(1), 81–99. <https://doi.org/10.1029/1999GB001256>
- Borstad, G. A. (1982). *The influence of the meandering Guiana Current on surface conditions near Barbados-temporal variations of Trichodesmium (Cyanophyta) and other plankton.*
- Boyd, P. W., & Doney, S. C. (2002). Modelling regional responses by marine pelagic ecosystems to global climate change. *Geophysical Research Letters*, 29(16), 53-1-53–54. <https://doi.org/10.1029/2001GL014130>
- Capone, D. G., Burns, J. A., Montoya, J. P., Subramaniam, A., Mahaffey, C., Gunderson, T., Michaels, A. F., & Carpenter, E. J. (2005). Nitrogen fixation by *Trichodesmium* spp.: An important source of new nitrogen to the tropical and subtropical North Atlantic Ocean. *Global Biogeochemical Cycles*, 19(2), n/a-n/a. <https://doi.org/10.1029/2004GB002331>
- Capone, D. G., Zehr, J. P., Paerl, H. W., Bergman, B., & Carpenter, E. J. (1997a). *Trichodesmium*, a Globally Significant Marine Cyanobacterium. *Science*, 276(5316), 1221–1229. <https://doi.org/10.1126/science.276.5316.1221>
- Capone, D. G., Zehr, J. P., Paerl, H. W., Bergman, B., & Carpenter, E. J. (1997b). *Trichodesmium*, a Globally Significant Marine Cyanobacterium. *Science*, 276(5316), 1221–1229. <https://doi.org/10.1126/science.276.5316.1221>
- Capone, D., Subramaniam, A., Montoya, J., Voss, M., Humborg, C., Johansen, A., Siefert, R., & Carpenter, E. (1998). An extensive bloom of the N₂-fixing cyanobacterium *Trichodesmium erythraeum* in the central Arabian Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 172, 281–292. <https://doi.org/10.3354/meps172281>

- Carpenter, E. J. (1983). Nitrogen fixation by marine Oscillatoria. In *Nitrogen in the marine environment* (pp. 65–103). Academic Press.
- Carpenter, E. J., & Capone, D. G. (1992). Nitrogen Fixation in Trichodesmium Blooms. In *Marine Pelagic Cyanobacteria: Trichodesmium and other Diazotrophs* (pp. 211–217). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-015-7977-3_13
- Carpenter, E. J., & Price, C. C. (1977). Nitrogen fixation, distribution, and production of Oscillatoria (Trichodesmium) spp. in the western Sargasso and Caribbean Seas. *Limnology and Oceanography*, 22(1), 60–72. <https://doi.org/10.4319/lo.1977.22.1.0060>
- Carpenter, E. J., & Romans, K. (1991). Major Role of the Cyanobacterium *Trichodesmium* in Nutrient Cycling in the North Atlantic Ocean. *Science*, 254(5036), 1356–1358. <https://doi.org/10.1126/science.254.5036.1356>
- Carpenter, E. J., Subramaniam, A., & Capone, D. G. (2004a). Biomass and primary productivity of the cyanobacterium *Trichodesmium* spp. in the tropical N Atlantic ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 51(2), 173–203. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2003.10.006>
- Carpenter, E. J., Subramaniam, A., & Capone, D. G. (2004b). Biomass and primary productivity of the cyanobacterium *Trichodesmium* spp. in the tropical N Atlantic ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 51(2), 173–203. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2003.10.006>
- Carpenter, E. J., Subramaniam, A., & Capone, D. G. (2004c). Biomass and primary productivity of the cyanobacterium *Trichodesmium* spp. in the tropical N Atlantic ocean. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 51(2), 173–203. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2003.10.006>
- Carpenter, E., & Roenneberg, T. (1995). The marine planktonic cyanobacteria *Trichodesmium* spp.: photosynthetic rate measurements in the SW Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 118, 267–273. <https://doi.org/10.3354/meps118267>
- Carrillo Gonzalez, F. M. (2001). *Caracterización de las Corrientes de Marea en el Canal de Yucatan*. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE).
- Carrillo González, F., Ochoa, J., Candela, J., Badan, A., Sheinbaum, J., & González Navarro, J. I. (2007). Tidal currents in the Yucatan Channel. *Geofísica Internacional*, 46(3), 199–209. <https://doi.org/10.22201/igeof.00167169p.2007.46.3.39>
- Carrillo, L., Johns, E. M., Smith, R. H., Lamkin, J. T., & Largier, J. L. (2015). Pathways and Hydrography in the Mesoamerican Barrier Reef System Part 1:

- Circulation. *Continental Shelf Research*, 109, 164–176.
<https://doi.org/10.1016/j.csr.2015.09.014>
- Carrillo, L., Johns, E. M., Smith, R. H., Lamkin, J. T., & Largier, J. L. (2016). Pathways and hydrography in the Mesoamerican Barrier Reef System Part 2: Water masses and thermohaline structure. *Continental Shelf Research*, 120, 41–58. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2016.03.014>
- Carrillo, L., Lamkin, J. T., Johns, E. M., Vásquez-Yeomans, L., Sosa-Cordero, F., Malca, E., Smith, R. H., & Gerard, T. (2017). Linking oceanographic processes and marine resources in the western Caribbean Sea Large Marine Ecosystem Subarea. *Environmental Development*, 22, 84–96.
<https://doi.org/10.1016/j.envdev.2017.01.004>
- Carriquiry, J., Barranco, L., Villaescusa, J., Camacho-Ibar, V., Reyes-Bonilla, H., & Cupul-Magaña, A. (2013). *Conservation and Sustainability of Mexican Caribbean Coral Reefs and the Threats of a Human-Induced Phase-Shift* (pp. 29–51). <https://doi.org/10.5772/54339>
- Cetina, P., Candela, J., Sheinbaum, J., Ochoa, J., & Badan, A. (2006). Circulation along the Mexican Caribbean coast. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 111(C8). <https://doi.org/10.1029/2005JC003056>
- Chávez, G., Candela, J., & Ochoa, J. (2003). Subinertial flows and transports in Cozumel Channel. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 108(C2).
<https://doi.org/10.1029/2002JC001456>
- Chérubin, L. M., & Richardson, P. L. (2007). Caribbean current variability and the influence of the Amazon and Orinoco freshwater plumes. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 54(9), 1451–1473.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr.2007.04.021>
- Chollett, I., Müller-Karger, F. E., Heron, S. F., Skirving, W., & Mumby, P. J. (2012). Seasonal and spatial heterogeneity of recent sea surface temperature trends in the Caribbean Sea and southeast Gulf of Mexico. *Marine Pollution Bulletin*, 64(5), 956–965. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.02.016>
- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). (2019). *Programa de Manejo Reserva de la Biósfera Caribe Mexicano*.
- Cox, P. A., Banack, S. A., Murch, S. J., Rasmussen, U., Tien, G., Bidigare, R. R., Metcalf, J. S., Morrison, L. F., Codd, G. A., & Bergman, B. (2005). Diverse taxa of cyanobacteria produce β -N-methylamino- α -alanine, a neurotoxic amino acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(14), 5074–5078. <https://doi.org/10.1073/pnas.0501526102>

- Cox, P. M., Betts, R. A., Jones, C. D., Spall, S. A., & Totterdell, I. J. (2000). Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, *408*(6809), 184–187. <https://doi.org/10.1038/35041539>
- Cruz Gómez, R. C., Monreal Gómez, M. A., & Nicolaevich Bulgakov, S. (2008). Efectos de los vórtices en sistemas acuáticos y su relación con la química, biología y geología. *Interciencia*, *33*(10), 741–746. http://ve.scielo.org/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0378-18442008001000008&lng=es&tlng=es
- Cushman-Roisin, B., & Beckers, J.-M. (2011). *Introduction to Geophysical Fluid Dynamics: Physical and Numerical Aspects*. Academic Press.
- De Queiroz, A. R., Flores Montes, M., de Castro Melo, P. A. M., da Silva, R. A., & Koenig, M. L. (2015). Vertical and horizontal distribution of phytoplankton around an oceanic archipelago of the Equatorial Atlantic. *Marine Biodiversity Records*, *8*, e155. <https://doi.org/10.1017/S175526721500130X>
- Donovan, S. K., & Jackson, T. A. (1994). *Caribbean Geology: An Introduction* (A. T. Donovan & K. S. Jackson, Eds.; 1st ed.). The University of the West Indies Publishers' Association.
- Dufois, F., Hardman-Mountford, N. J., Greenwood, J., Richardson, A. J., Feng, M., Herbette, S., & Matear, R. (2014). Impact of eddies on surface chlorophyll in the South Indian Ocean. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, *119*(11), 8061–8077. <https://doi.org/10.1002/2014JC010164>
- Durán-Quesada, A. M., Sorí, R., Ordoñez, P., & Gimeno, L. (2020). Climate Perspectives in the Intra–Americas Seas. *Atmosphere*, *11*(9), 959. <https://doi.org/10.3390/atmos11090959>
- El Economista. (2015). *Promueven energía mareomotriz en Cozumel*.
- Electronics, S. B. (2016). *SBE 911plus Manual*. Nombre de la Editorial o en su caso, S. B. Electronics.
- Emery, W. J. (2003). *Water Types and Water Masses Descriptive Tools: The TS Curve*.
- Emery, W., & Meincke, J. (1986). Global Water Masses: Summary and Review. *Oceanologica Acta*, *9*(4), 383–391.
- Enfield, D. B., Lee, S.-K., & Wang, C. (2006). How are large western hemisphere warm pools formed? *Progress in Oceanography*, *70*(2–4), 346–365. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2005.07.006>
- Escribano, R., & Castro, L. (2004). Plancton y productividad. *Biología Marina y Oceanografía. Conceptos y Procesos*, *1*, 289–312.

- Ezer, T., Thattai, D. V., Kjerfve, B., & Heyman, W. D. (2005). On the variability of the flow along the Meso-American Barrier Reef system: a numerical model study of the influence of the Caribbean current and eddies. *Ocean Dynamics*, 55(5–6), 458–475. <https://doi.org/10.1007/s10236-005-0033-2>
- Falkowski, P. G. (1997). Evolution of the nitrogen cycle and its influence on the biological sequestration of CO₂ in the ocean. *Nature*, 387(6630), 272–275. <https://doi.org/10.1038/387272a0>
- Falkowski, P. G., & Raven, J. A. (2013). *Aquatic photosynthesis*. Princeton University Press.
- Fernández, A., Graña, R., Mouriño-Carballido, B., Bode, A., Varela, M., Domínguez-Yanes, J. F., Escánez, J., de Armas, D., & Marañón, E. (2013). Community N₂ fixation and *Trichodesmium* spp. abundance along longitudinal gradients in the eastern subtropical North Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 70(1), 223–231. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fss142>
- Fernández, A., Mouriño-Carballido, B., Bode, A., Varela, M., & Marañón, E. (2010). Latitudinal distribution of *Trichodesmium* spp. and N₂ fixation in the Atlantic Ocean. *Biogeosciences*, 7(10), 3167–3176. <https://doi.org/10.5194/bg-7-3167-2010>
- Fernández Carrera, A. (2013). *Trichodesmium* spp. y fijación de N₂ en el océano Atlántico tropical y subtropical. <http://hdl.handle.net/11093/195>
- Figuroa-Torres, M. G. (1994). Florecimiento de *Trichodesmium erythraeum* Ehr. Ex Gomont, en las lagunas Inferior y Oriental, Oaxaca. 15–21. *Serie Grandes Temas de La Hidrobiología: Los Sistemas Litorales, UAM, UNAM*.
- Fox-Kemper, B., Adcroft, A., Böning, C. W., Chassignet, E. P., Curchitser, E., Danabasoglu, G., Eden, C., England, M. H., Gerdes, R., Greatbatch, R. J., Griffies, S. M., Hallberg, R. W., Hanert, E., Heimbach, P., Hewitt, H. T., Hill, C. N., Komuro, Y., Legg, S., Le Sommer, J., ... Yeager, S. G. (2019). Challenges and Prospects in Ocean Circulation Models. *Frontiers in Marine Science*, 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00065>
- Frank Kinard, W., Atwood, D. K., & Giese, G. S. (1974). Dissolved oxygen as evidence for 18°C Sargasso Sea Water in the eastern Caribbean Sea. *Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts*, 21(1), 79–82. [https://doi.org/10.1016/0011-7471\(74\)90021-7](https://doi.org/10.1016/0011-7471(74)90021-7)
- Frings, P. J., Clymans, W., Fontorbe, G., De La Rocha, C. L., & Conley, D. J. (2016). The continental Si cycle and its impact on the ocean Si isotope budget. *Chemical Geology*, 425, 12–36. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2016.01.020>

- Fu, F., Yu, E., Garcia, N., Gale, J., Luo, Y., Webb, E., & Hutchins, D. (2014). Differing responses of marine N₂ fixers to warming and consequences for future diazotroph community structure. *Aquatic Microbial Ecology*, 72(1), 33–46. <https://doi.org/10.3354/ame01683>
- Gallegos, A. (1996a). *Descriptive physical oceanography of the Caribbean Sea* (pp. 36–55). <https://doi.org/10.1029/CE051p0036>
- Gallegos, A. (1996b). Descriptive Physical Oceanography of the Caribbean Sea. Part II: Physical Sciences, Chapter 3. Small Islands: Marine Science and Sustainable Development. In G. A. Maul (Ed.), *Coastal and Estuarine Studies* (Vol. 51, pp. 36–55). American Geophysical Union.
- Gallegos, A., & Czitrom, S. (1997). Aspectos de la oceanografía física regional del Mar Caribe. *Contribuciones a La Oceanografía Física En México*, 225–242.
- García, E. (1981). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geografía.
- GEBCO. (2022). *General Bathymetric Chart of the Oceans (GEBCO) Compilation Group*.
- Geider, R., & La Roche, J. (2002). Redfield revisited: variability of C:N:P in marine microalgae and its biochemical basis. *European Journal of Phycology*, 37(1), 1–17. <https://doi.org/10.1017/S0967026201003456>
- Gill, A. E. (1982). *Atmosphere-Ocean Dynamics*. Academic Press.
- Glibert, P. M., & Burkholder, J. M. (2011). Harmful algal blooms and eutrophication: “strategies” for nutrient uptake and growth outside the Redfield comfort zone. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 29(4), 724–738. <https://doi.org/10.1007/s00343-011-0502-z>
- González Taboada, F., González Gil, R., Höfer, J., González, S., & Anadón, R. (2010). *Trichodesmium* spp. population structure in the eastern North Atlantic subtropical gyre. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 57(1), 65–77. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2009.09.005>
- Halliwel, G. R. (2004). Evaluation of vertical coordinate and vertical mixing algorithms in the HYbrid-Coordinate Ocean Model (HYCOM). *Ocean Modelling*, 7(3–4), 285–322. <https://doi.org/10.1016/j.ocemod.2003.10.002>
- Hausmann, U., McGillicuddy, D. J., & Marshall, J. (2017). Observed mesoscale eddy signatures in Southern Ocean surface mixed-layer depth. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 122(1), 617–635. <https://doi.org/10.1002/2016JC012225>

- Hazel, P. (1972). Numerical studies of the stability of inviscid stratified shear flows. *Journal of Fluid Mechanics*, 51, 39–61.
<https://api.semanticscholar.org/CorpusID:122738560>
- Hernández-Carrasco, I., Orfila, A., Rossi, V., & Garçon, V. (2018). Effect of small scale transport processes on phytoplankton distribution in coastal seas. *Scientific Reports*, 8(1), 8613. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-26857-9>
- Hernández-Carrasco, I., Rossi, V., Navarro, G., Turiel, A., Bracco, A., & Orfila, A. (2023). Flow Structures With High Lagrangian Coherence Rate Promote Diatom Blooms in Oligotrophic Waters. *Geophysical Research Letters*, 50(15).
<https://doi.org/10.1029/2023GL103688>
- Hernández-Fontes, J. V., Felix, A., Mendoza, E., Cueto, Y. R., & Silva, R. (2019). On the Marine Energy Resources of Mexico. *Journal of Marine Science and Engineering*, 7(6), 191. <https://doi.org/10.3390/jmse7060191>
- Hernández-Terrones, L. M., Null, K. A., Ortega-Camacho, D., & Paytan, A. (2015). Water quality assessment in the Mexican Caribbean: Impacts on the coastal ecosystem. *Continental Shelf Research*, 102, 62–72.
<https://doi.org/10.1016/j.csr.2015.04.015>
- Herrera-Silveira, J. A., Aranda-Cirerol, N., Troccoli-Ghinaglia, L., Com\in, F., & Madden, C. (2004). Coastal eutrophication in the Yucatán Peninsula. *Environ. Anal. Gulf Mex*, 512–516.
- Hidalgo, H. G., Durán-quesada, A. M., Amador, J. A., & Alfaro, E. J. (2015). The caribbean low-level jet, the inter-tropical convergence zone and precipitation patterns in the intra-americas sea: a proposed dynamical mechanism. *Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography*, 97(1), 41–59.
<https://doi.org/10.1111/geoa.12085>
- Holl, C. M., Villareal, T. A., Payne, C. D., Clayton, T. D., Hart, C., & Montoya, J. P. (2007). Trichodesmium in the western Gulf of Mexico: 15N 2-fixation and natural abundance stable isotope evidence. *Limnology and Oceanography*, 52(5), 2249–2259. <https://doi.org/10.4319/lo.2007.52.5.2249>
- Holton, J. R. (2004). *An Introduction to Dynamic Meteorology* (4th ed.). Academic Press.
- Hood, R. R. (2004). Modeling the distribution of *Trichodesmium* and nitrogen fixation in the Atlantic Ocean. *Journal of Geophysical Research*, 109(C6), C06006. <https://doi.org/10.1029/2002JC001753>
- Huntley, H. S., Lipphardt, B. L., Jacobs, G., & Kirwan, A. D. (2015). Clusters, deformation, and dilation: Diagnostics for material accumulation regions. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 120(10), 6622–6636.
<https://doi.org/10.1002/2015JC011036>

- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2010). *INEGI, Censo de Población y Vivienda*.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). (2020). *INEGI, Censo de Población y Vivienda*.
- Janson, S., Siddiqui, P. J. A., Walsby, A. E., Romans, K. M., Carpenter, E. J., & Bergman, B. (1995). CYTOMORPHOLOGICAL CHARACTERIZATION OF THE PLANKTONIC DIAZOTROPHIC CYANOBACTERIA TRICHODESMIUM SPP. FROM THE INDIAN OCEAN AND CARIBBEAN AND SARGASSO SEAS1. *Journal of Phycology*, 31(3), 463–477. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1995.00463.x>
- Jeffrey, S. W., & Humphrey, G. F. (1975). New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochemie Und Physiologie Der Pflanzen*, 167(2), 191–194. [https://doi.org/10.1016/S0015-3796\(17\)30778-3](https://doi.org/10.1016/S0015-3796(17)30778-3)
- Jiang, Z., Zeng, J., Chen, J., Chen, Q., Zhang, D., & Yan, X. (2015). Diazotrophic cyanobacterium *Trichodesmium* spp. in China marginal seas: Comparison with other global seas. *Acta Ecologica Sinica*, 35(2), 37–45. <https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2015.01.003>
- Johns, W. E., Townsend, T. L., Fratantoni, D. M., & Wilson, W. D. (2002). On the Atlantic inflow to the Caribbean Sea. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 49(2), 211–243. [https://doi.org/10.1016/S0967-0637\(01\)00041-3](https://doi.org/10.1016/S0967-0637(01)00041-3)
- Karl, D. M., Letelier, R., Hebel, D. V., Bird, D. F., & Winn, C. D. (1992). *Trichodesmium* Blooms and New Nitrogen in the North Pacific Gyre. In *Marine Pelagic Cyanobacteria: Trichodesmium and other Diazotrophs* (pp. 219–237). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-015-7977-3_14
- Karl, D., Michaels, A., Bergman, B., Capone, D., Carpenter, E., Letelier, R., Lipschultz, F., {Paerl, H., Sigman, D., & Stal, L. (2002a). Dinitrogen fixation in the world's oceans. *Biogeochemistry*, 57(1), 47–98. <https://doi.org/10.1023/A:1015798105851>
- Karl, D., Michaels, A., Bergman, B., Capone, D., Carpenter, E., Letelier, R., Lipschultz, F., {Paerl, H., Sigman, D., & Stal, L. (2002b). Dinitrogen fixation in the world's oceans. *Biogeochemistry*, 57(1), 47–98. <https://doi.org/10.1023/A:1015798105851>
- Kerbrat, A.-S., Darius, H. T., Pauillac, S., Chinain, M., & Laurent, D. (2010). Detection of ciguatoxin-like and paralyzing toxins in *Trichodesmium* spp. from New Caledonia lagoon. *Marine Pollution Bulletin*, 61(7–12), 360–366. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.06.017>

- Kjerfve, B. (1981). Tides of the Caribbean Sea. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 86(C5), 4243–4247. <https://doi.org/10.1029/JC086iC05p04243>
- Klein, P., & Lapeyre, G. (2009). The Oceanic Vertical Pump Induced by Mesoscale and Submesoscale Turbulence. *Annual Review of Marine Science*, 1(1), 351–375. <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163704>
- Lapointe, B. E., Brewton, R. A., Herren, L. W., Wang, M., Hu, C., McGillicuddy, D. J., Lindell, S., Hernandez, F. J., & Morton, P. L. (2021). Nutrient content and stoichiometry of pelagic Sargassum reflects increasing nitrogen availability in the Atlantic Basin. *Nature Communications*, 12(1), 3060. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-23135-7>
- Larsen, T., Udert, K., & Lienert, J. (2013). *Source separation and decentralization for wastewater management*. Iwa Publishing.
- Letelier, R., & Karl, D. (1996). Role of *Trichodesmium* spp. in the productivity of the subtropical North Pacific Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, 133, 263–273. <https://doi.org/10.3354/meps133263>
- Li, G., Cheng, L., Zhu, J., Trenberth, K. E., Mann, M. E., & Abraham, J. P. (2020). Increasing ocean stratification over the past half-century. *Nature Climate Change*, 10(12), 1116–1123. <https://doi.org/10.1038/s41558-020-00918-2>
- Lima, C. R., Mendes, C. R. B., Tavano, V. M., Detoni, A. M. S., & Secchi, E. R. (2019). Chemotaxonomy-based mapping of phytoplankton communities in the subtropical Southwestern Atlantic Ocean, with emphasis on the marine cyanobacterium *Trichodesmium*. *Progress in Oceanography*, 172, 77–88. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.01.008>
- Lozier, M. S., Dave, A. C., Palter, J. B., Gerber, L. M., & Barber, R. T. (2011). On the relationship between stratification and primary productivity in the North Atlantic. *Geophysical Research Letters*, 38(18), n/a-n/a. <https://doi.org/10.1029/2011GL049414>
- Mahaffey, C., Michaels, A., & Capone, D. (2005). The conundrum of marine N₂ fixation. *American Journal of Science - AMER J SCI*, 305, 546–595. <https://doi.org/10.2475/ajs.305.6-8.546>
- Malone, T. C., & Newton, A. (2020). The Globalization of Cultural Eutrophication in the Coastal Ocean: Causes and Consequences. *Frontiers in Marine Science*, 7. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00670>
- Mann, K. H., & Lazier, J. R. N. (2005). *Dynamics of Marine Ecosystems: Biological-Physical Interactions in the Oceans* (3rd ed.). Wiley-Blackwell.
- Mariño-Tapia, I., Casarín, R. S., Enriquez, C. E., Baldwin, E. M., Mancera, E. E., & Rentería, F. R. (2009). EXTREME CONDITIONS INDUCED BY HURRICANE

WILMA IN INTERMEDIATE WATER DEPTH AT PUERTO MORELOS, QUINTANA ROO, MEXICO. *Coastal Engineering* 2008, 573–583. https://doi.org/10.1142/9789814277426_0048

- Marshall, J., Hill, C., Perelman, L., & Adcroft, A. (1997). Hydrostatic, Quasigeostrophic, and Nonhydrostatic Ocean Modeling. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 102(C3), 5733–5752.
- Marshall, J., & Plumb, R. A. (1961). *Atmosphere, ocean and climate dynamics: an introductory text*. Academic Press.
- Martin, A. P., & Richards, K. J. (2001). Mechanisms for vertical nutrient transport within a North Atlantic mesoscale eddy. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 48(4–5), 757–773. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(00\)00096-5](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(00)00096-5)
- Martin, J. H., Knauer, G. A., Karl, D. M., & Broenkow, W. W. (1987). VERTEX: carbon cycling in the northeast Pacific. *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers*, 34(2), 267–285. [https://doi.org/10.1016/0198-0149\(87\)90086-0](https://doi.org/10.1016/0198-0149(87)90086-0)
- Martinez, C., Goddard, L., Kushnir, Y., & Ting, M. (2019). Seasonal climatology and dynamical mechanisms of rainfall in the Caribbean. *Climate Dynamics*, 53(1–2), 825–846. <https://doi.org/10.1007/s00382-019-04616-4>
- Maslo, A., Mariño-Tapia, I., Hernández, E. S., & Casarín, R. S. (2023). Modelling the impacts of a large marine turbine array in the Cozumel Channel. *Ocean Engineering*, 289, 116153. <https://doi.org/10.1016/j.oceaneng.2023.116153>
- McGillicuddy, D. J., Anderson, L. A., Doney, S. C., & Maltrud, M. E. (2003). Eddy-driven sources and sinks of nutrients in the upper ocean: Results from a 0.1° resolution model of the North Atlantic. *Global Biogeochemical Cycles*, 17(2). <https://doi.org/10.1029/2002GB001987>
- Mena, C., Reglero, P., Hidalgo, M., Sintés, E., Santiago, R., Martín, M., Moyà, G., & Balbín, R. (2019). Phytoplankton Community Structure Is Driven by Stratification in the Oligotrophic Mediterranean Sea. *Frontiers in Microbiology*, 10. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01698>
- Merino, M. (1997). Upwelling on the Yucatan Shelf: hydrographic evidence. *Journal of Marine Systems*, 13(1–4), 101–121. [https://doi.org/10.1016/S0924-7963\(96\)00123-6](https://doi.org/10.1016/S0924-7963(96)00123-6)
- Metcalf, W. G. (1976). Caribbean-Atlantic water exchange through the Anegada-Jungfern passage. *Journal of Geophysical Research*, 81(36), 6401–6409. <https://doi.org/10.1029/JC081i036p06401>

- Metzger, E. J., Smedstad, O. M., Thoppil, P., Hurlburt, H., Cummings, J., Walcraft, A., Zamudio, L., Franklin, D., Posey, P., Phelps, M., Hogan, P., Bub, F., & DeHaan, C. (2014). US Navy Operational Global Ocean and Arctic Ice Prediction Systems. *Oceanography*, 27(3), 32–43.
<https://doi.org/10.5670/oceanog.2014.66>
- Miloslavich, P., Díaz, J. M., Klein, E., Alvarado, J. J., Díaz, C., Gobin, J., Escobar-Briones, E., Cruz-Motta, J. J., Weil, E., Cortés, J., Bastidas, A. C., Robertson, R., Zapata, F., Martín, A., Castillo, J., Kezandjian, A., & Ortiz, M. (2010). Marine Biodiversity in the Caribbean: Regional Estimates and Distribution Patterns. *PLoS ONE*, 5(8), e11916.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011916>
- Miyai, H. (1988). A simple method for the estimation of phytoplankton biomass based on cell morphology. *Bull Plankton Soc Jpn*, 35, 121–126.
- Mohanty, A., Satpathy, K. K., Sahu, G., Hussain, J., Prasad, M. V. R., & Sarkar, S. (2010). Bloom of *Trichodesmium erythraeum* (Ehr.) and its impact on water quality and plankton community structure in the coastal waters of southeast coast of India. *Indian Journal of Marine Sciences*, 39, 323–333.
- Mompeán, C., Bode, A., Benítez-Barrios, V. M., Domínguez-Yanes, J. F., Escánez, J., & Fraile-Nuez, E. (2013). Spatial patterns of plankton biomass and stable isotopes reflect the influence of the nitrogen-fixer *Trichodesmium* along the subtropical North Atlantic. *Journal of Plankton Research*, 35(3), 513–525.
<https://doi.org/10.1093/plankt/fbt011>
- Morrison, J. M., & Nowlin Jr, W. D. (1982). General distribution of water masses within the eastern Caribbean Sea during the winter of 1972 and fall of 1973. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 87(C6), 4207–4229.
- Mutchler, T., Dunton, K. H., Townsend-Small, A., Fredriksen, S., & Rasser, M. K. (2007). Isotopic and elemental indicators of nutrient sources and status of coastal habitats in the Caribbean Sea, Yucatan Peninsula, Mexico. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74(3), 449–457.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.04.005>
- Narayana, S., Jeyaram, C., Tapase, S., Thamke, V., Karthick, P., CH, R., Kada, N. M., Ramasamy, M., Kodam, K., & Mohanraju, R. (2014). Toxicity studies of *Trichodesmium erythraeum* (Ehrenberg, 1830) bloom extracts, from Phoenix Bay, Port Blair, Andamans. *Harmful Algae*, 40.
<https://doi.org/10.1016/j.hal.2014.10.003>
- Navarro, A., Corredor, J. E., Morell, J., & Armstrong, R. A. (2000). Distribution of the cyanophyte *Trichodesmium* (Oscillatoriaceae) in the eastern Caribbean Sea: influence of the Orinoco River. *Revista de Biología Tropical*, 48(1), 115–124.

- Nuester, J., Vogt, S., Newville, M., Kustka, A. B., & Twining, B. S. (2012). The Unique Biogeochemical Signature of the Marine Diazotroph *Trichodesmium*. *Frontiers in Microbiology*, 3. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2012.00150>
- Ochoa, J., Sheinbaum, J., Badan, A., Candela, J., & Wilson, D. (2001). Geostrophy via potential vorticity inversion in the Yucatan Channel. *Journal of Marine Research*, 59(5), 725–747. <https://doi.org/10.1357/002224001762674917>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Wagner, H., & others. (2013). Package 'vegan.' *Community Ecology Package, Version*, 2(9), 1–295.
- Osorio Arias, A. F., Mesa, J. C., Bernal, G. R., & Montoya, M. (2009). Reconstrucción de cuarenta años de datos de oleaje en el Mar Caribe colombiano empleando el modelo WWIII™ y diferentes fuentes de datos. *Boletín Científico CIOH*, 27, 37–56. https://doi.org/10.26640/01200542.27.37_56
- Palafox-Muñoz, A., & Collantes, A. (2009). El turismo en ambientes sensibles: caso Isla de Cozumel, México. *Análisis Del Turismo*, 49–62.
- Pedlosky, J. (1996). *Ocean Circulation Theory*. Springer.
- Peng, Q., Xie, S.-P., Wang, D., Huang, R. X., Chen, G., Shu, Y., Shi, J.-R., & Liu, W. (2022). Surface warming–induced global acceleration of upper ocean currents. *Science Advances*, 8(16). <https://doi.org/10.1126/sciadv.abj8394>
- Pérez-Gómez, J. A., García-Mendoza, E., Olivos-Ortiz, A., Paytan, A., Rebolledo-Vieyra, M., Delgado-Pech, B., & Almazán-Becerril, A. (2020). Indicators of nutrient enrichment in coastal ecosystems of the northern Mexican Caribbean. *Ecological Indicators*, 118, 106756. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106756>
- Pickard, G. L. (1964). *Descriptive physical Oceanography: An introd.* Pergamon Press.
- Pond, S., & Pickard, G. L. (1994). *Introductory Dynamical Oceanography* (Second Edition). Butterworth-Heinemann.
- Poveda, G., Waylen, P. R., & Pulwarty, R. S. (2006). Annual and inter-annual variability of the present climate in northern South America and southern Mesoamerica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 234(1), 3–27. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2005.10.031>
- R Core Team. (2023). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. <https://www.R-project.org/>
- Rabalais, N., Cai, W.-J., Carstensen, J., Conley, D., Fry, B., Hu, X., Quiñones-Rivera, Z., Rosenberg, R., Slomp, C., Turner, E., Voss, M., Wissel, B., &

- Zhang, J. (2014). Eutrophication-Driven Deoxygenation in the Coastal Ocean. *Oceanography*, 27(1), 172–183. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2014.21>
- Rachman, A., Purwandana, A., & Fitriya, N. (2021). Phytoplankton Community Structure of the Makassar Strait, Indonesia. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 789(1), 012006. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/789/1/012006>
- Reyes-Jiménez, T., Athié, G., Enriquez, C., Sheinbaum, J., Mariño-Tapia, I., Marín-Hernández, M., Salas-Monreal, D., & Candela, J. (2023). Triggering mechanisms of the Yucatan upwelling. *Continental Shelf Research*, 255, 104910. <https://doi.org/10.1016/j.csr.2022.104910>
- Richier, S., Macey, A. I., Pratt, N. J., Honey, D. J., Moore, C. M., & Bibby, T. S. (2012). Abundances of Iron-Binding Photosynthetic and Nitrogen-Fixing Proteins of *Trichodesmium* Both in Culture and In Situ from the North Atlantic. *PLoS ONE*, 7(5), e35571. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035571>
- Rioja-Nieto, R., Garza-Pérez, R., Álvarez-Filip, L., Marino-Tapia, I., & Enríquez, C. (2019). The Mexican Caribbean: From Xcalak to Holbox. In C. Sheppard (Ed.), *World Seas: An Environmental Evaluation* (2nd ed.). Elsevier Ltd.
- Rivera Hernández, F. (2013). *Efecto de la vorticidad en la distribución de la biomasa de zooplancton en el Cañón de Campeche*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Rodier, M., & Le Borgne, R. (2008). Population dynamics and environmental conditions affecting *Trichodesmium* spp. (filamentous cyanobacteria) blooms in the south–west lagoon of New Caledonia. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 358(1), 20–32. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.01.016>
- Rodríguez, M. V. (2020). *The role of turbulence and mixing in the control of the activity and community structure of marine phytoplankton*. Universidade de Vigo.
- Rodríguez-Gómez, C. F., Vázquez, G., Papiol, V., Mariño-Tapia, I., & Enriquez, C. (2022). Phytoplankton distribution and its ecological and hydrographic controls in two contrasting areas of a stratified oligotrophic system. *Hydrobiologia*, 849(14), 3175–3195. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-04924-7>
- Ruiz de Alegria-Arzaburu, A., Mariño-Tapia, I., Enriquez, C., Silva, R., & González-Leija, M. (2013). The role of fringing coral reefs on beach morphodynamics. *Geomorphology*, 198, 69–83. <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2013.05.013>
- Sacilotto Detoni, A. M., Fonseca Costa, L. D., Pacheco, L. A., & Yunes, J. S. (2016). Toxic *Trichodesmium* bloom occurrence in the southwestern South

- Atlantic Ocean. *Toxicon*, 110, 51–55.
<https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2015.12.003>
- Salas-De-Leon, D. A., Monreal-Gomez, M. A., Sanvicente-Añorve, L., & Flores-Coto, C. (1998). Influence de la circulation à long terme sur la répartition des organismes zooplanctoniques dans la Baie de Campeche, Mexique. *Oceanologica Acta*, 21(1), 87–93.
- Sañudo-Wilhelmy, S. A., Kustka, A. B., Gobler, C. J., Hutchins, D. A., Yang, M., Lwiza, K., Burns, J., Capone, D. G., Raven, J. A., & Carpenter, E. J. (2001a). Phosphorus limitation of nitrogen fixation by *Trichodesmium* in the central Atlantic Ocean. *Nature*, 411(6833), 66–69. <https://doi.org/10.1038/35075041>
- Sañudo-Wilhelmy, S. A., Kustka, A. B., Gobler, C. J., Hutchins, D. A., Yang, M., Lwiza, K., Burns, J., Capone, D. G., Raven, J. A., & Carpenter, E. J. (2001b). Phosphorus limitation of nitrogen fixation by *Trichodesmium* in the central Atlantic Ocean. *Nature*, 411(6833), 66–69. <https://doi.org/10.1038/35075041>
- Schlitzer, R. (2023). *Ocean Data View*. <https://odv.awi.de>
- Schock, T. B., Huncik, K., Beauchesne, K. R., Villareal, T. A., & Moeller, P. D. R. (2011). Identification of Trichotoxin, a Novel Chlorinated Compound Associated with the Bloom Forming Cyanobacterium, *Trichodesmium thiebautii*. *Environmental Science & Technology*, 45(17), 7503–7509. <https://doi.org/10.1021/es201034r>
- Schourup-Kristensen, V., Wekerle, C., Danilov, S., & Völker, C. (2021). Seasonality of Mesoscale Phytoplankton Control in Eastern Fram Strait. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 126(10). <https://doi.org/10.1029/2021JC017279>
- SECTUR. (2017). Programa de Acción Especifico de Investigación Oceanográfica. In *REPORTE DE INTELIGENCIA TECNOLÓGICA ENERGÍA DEL OCÉANO*. https://www.gob.mx/cms/uploads/attachment/file/279710/IT_OCEANO_VERSI_ON_311017.pdf
- Sheinbaum, J. (2002). Flow structure and transport in the Yucatan Channel. *Geophysical Research Letters*, 29(3), 1040. <https://doi.org/10.1029/2001GL013990>
- Shiozaki, T., Bombar, D., Riemann, L., Hashihama, F., Takeda, S., Yamaguchi, T., Ehama, M., Hamasaki, K., & Furuya, K. (2017). Basin scale variability of active diazotrophs and nitrogen fixation in the North Pacific, from the tropics to the subarctic Bering Sea. *Global Biogeochemical Cycles*, 31(6), 996–1009. <https://doi.org/10.1002/2017GB005681>
- Stewart, R. H. (2008). *Introduction to Physical Oceanography*. Department of Oceanography, Texas A & M University.

- Strickland, J. D. H., & Parsons, T. R. (1972). *A Practical Handbook of Seawater Analysis* (2nd ed., Issue 167 (2nd ed)). Fisheries Research Board of Canada. <https://doi.org/10.25607/OBP-1791>
- Sun, J. (2011). Marine phytoplankton and biological carbon sink. *Shengtai Xuebao/Acta Ecologica Sinica*, *31*, 5372–5378.
- Tang, W., Cerdán-García, E., Berthelot, H., Polyviou, D., Wang, S., Baylay, A., Whitby, H., Planquette, H., Mowlem, M., Robidart, J., & Cassar, N. (2020). New insights into the distributions of nitrogen fixation and diazotrophs revealed by high-resolution sensing and sampling methods. *The ISME Journal*, *14*(10), 2514–2526. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-0703-6>
- TEOS-10. (2010). *The International Thermodynamic Equation of Seawater - 2010: Calculation and Use of Thermodynamic Properties*. Intergovernmental Oceanographic Commission, Manuals and Guides No. 56, UNESCO (English), 196 pp. <http://www.TEOS-10.org>
- Tomczak, M., & Godfrey, S. J. (1994a). *Regional Oceanography: An Introduction* (Vol. 0).
- Tomczak, M., & Godfrey, S. J. (1994b). *Regional Oceanography: An Introduction* (Vol. 0, Issue December).
- Troccoli Ghinaglia, L., Herrera-Silveira, J. A., & Comín, F. A. (2004). Structural variations of phytoplankton in the coastal seas of Yucatan, Mexico. *Hydrobiologia*, *519*(1–3), 85–102. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000026487.78497.b6>
- Tyrrell, T. (2003). Large-scale latitudinal distribution of *Trichodesmium* spp. in the Atlantic Ocean. *Journal of Plankton Research*, *25*(4), 405–416. <https://doi.org/10.1093/plankt/25.4.405>
- Utermöhl, H. (1931). Neue Wege in der quantitativen Erfassung des Plankton.(Mit besonderer Berücksichtigung des Ultraplanktons.). *SIL Proceedings, 1922-2010*, *5*(2), 567–596. <https://doi.org/10.1080/03680770.1931.11898492>
- Van Gastel, P., & Pelegrí, J. L. (2004). Estimates of gradient Richardson numbers from vertically smoothed data in the Gulf Stream region. *Scientia Marina*, *68*(4), 459–482. <https://doi.org/10.3989/scimar.2004.68n4459>
- Van Tussenbroek, B. I., Hernández Arana, H. A., Rodríguez-Martínez, R. E., Espinoza-Avalos, J., Canizales-Flores, H. M., González-Godoy, C. E., Barba-Santos, M. G., Vega-Zepeda, A., & Collado-Vides, L. (2017). Severe impacts of brown tides caused by *Sargassum* spp. on near-shore Caribbean seagrass communities. *Marine Pollution Bulletin*, *122*(1–2), 272–281. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.06.057>

- Vázquez, G., Aké-Castillo, J. A., & Orduña Medrano, R. E. (2021). *Phytoplankton Catalog of Coastal Systems of the Gulf of Mexico and Caribbean Sea*. EPOMEX-UAC. <https://doi.org/10.26359/epomex.cemie102021>
- Wang, C., & Enfield, D. B. (2001). The Tropical Western Hemisphere Warm Pool. *Geophysical Research Letters*, 28(8), 1635–1638. <https://doi.org/10.1029/2000GL011763>
- Wang, C., Enfield, D. B., Lee, S., & Landsea, C. W. (2006). Influences of the Atlantic Warm Pool on Western Hemisphere Summer Rainfall and Atlantic Hurricanes. *Journal of Climate*, 19(12), 3011–3028. <https://doi.org/10.1175/JCLI3770.1>
- Ward, W. C. (2004). *Geology of Coastal Islands, Northeastern Yucatan Peninsula* (pp. 275–298). [https://doi.org/10.1016/S0070-4571\(04\)80029-3](https://doi.org/10.1016/S0070-4571(04)80029-3)
- Wüst, G. (1964). *Stratification and circulation in the Antillean-Caribbean basins* (Issue 2). Columbia University Press.
- Ye, Y., Völker, C., Bracher, A., Taylor, B., & Wolf-Gladrow, D. A. (2012). Environmental controls on N₂ fixation by *Trichodesmium* in the tropical eastern North Atlantic Ocean—A model-based study. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, 64, 104–117. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2012.01.004>
- Zhang, D. S., Wang, C. S., Wang, X. G., Liu, Z. S., & Gao, X. H. (2010). The large-scale distribution of *Trichodesmium* in the tropical and subtropical Pacific Ocean and the southern Indian Ocean. *Haiyang Xuebao*, 32(4), 148–154.

9. Anexos

Anexo 1:

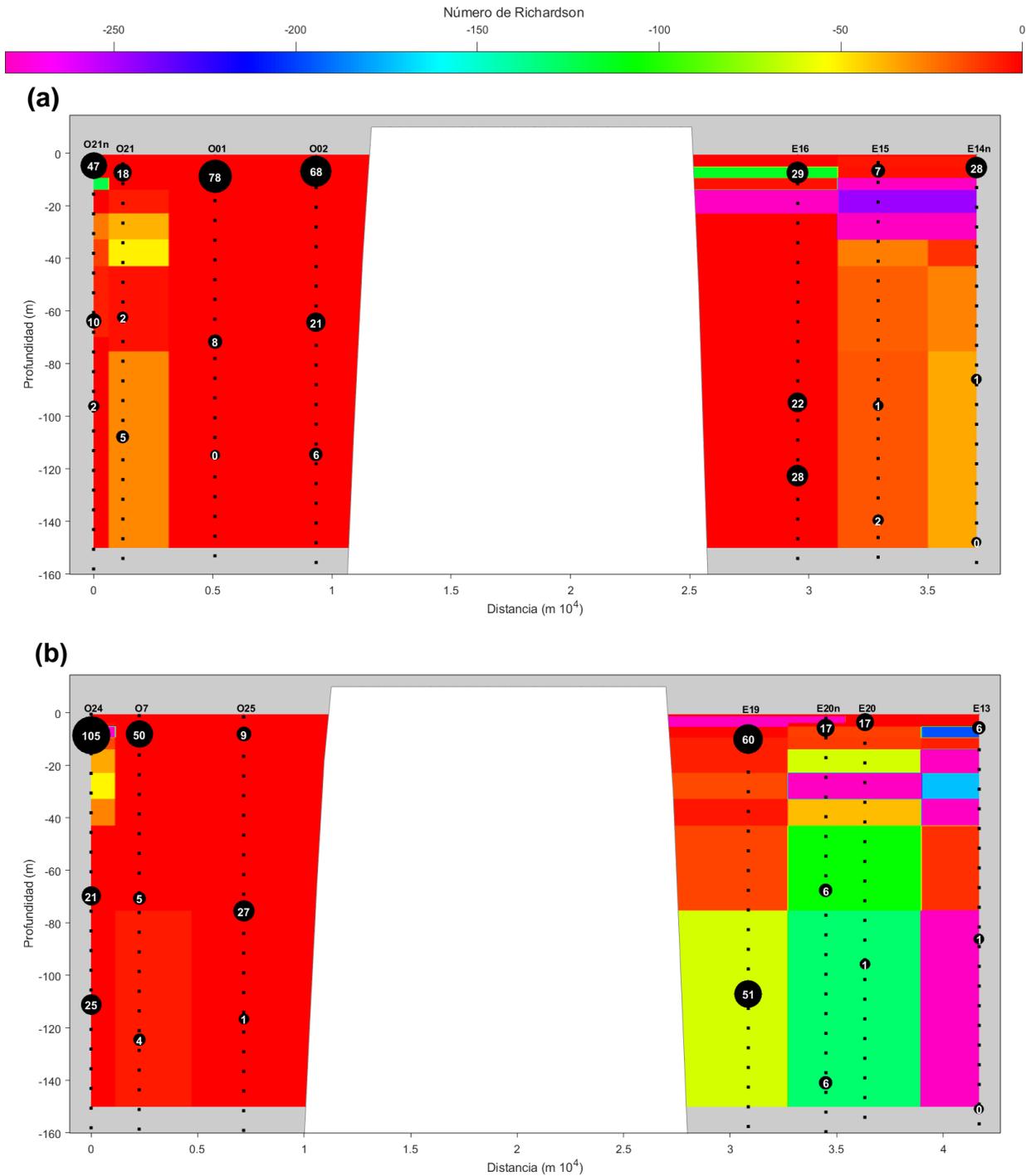


Figura 29. Mapas del número de Richardson en profundidad, a lo largo del: (a) transecto norte y (b) transecto sur. Se representa la densidad de tricomas de *Trichodesmium* (tri L^{-1}) en los estratos de las estaciones al O y E, con el tamaño de las burbujas negras y el número blanco en su interior. La sección en blanco en el centro de la figura corresponde al perfil de la isla de Cozumel.