

**Distribución y concentración de las poblaciones de
Pyrodinium bahamense en Laguna Grande,
Las Cabezas de San Juan, Fajardo, Puerto Rico**

por

Koralys Marie Raimundi Rivera

Tesis sometida en cumplimiento parcial
de los requisitos para el grado

MAESTRO EN CIENCIAS
en
CIENCIAS MARINAS
(Oceanografía Biológica)

UNIVERSIDAD DE PUERTO RICO
RECINTO UNIVERSITARIO DE MAYAGÜEZ
2015

Aprobado por:

Roy Armstrong, PhD
Miembro del Comité Graduado

Fecha

Ernesto Otero Morales, PhD
Miembro del Comité Graduado

Fecha

Juan G. González Lagoa, PhD
Presidente del Comité Graduado

Fecha

Mónica Alfaro, PhD
Representante de Escuela Graduada

Fecha

Jorge Corredor, PhD
Director Interino del Departamento

Fecha

Abstract

Laguna Grande is part of The Natural Reserve of Las Cabezas de San Juan, Fajardo, Puerto Rico. It has been a tourist and scientific attraction because it presents the phenomenon of bioluminescence all the year round. Laguna Grande is substantially different from other bioluminescent bays in the area in terms of physiographic characteristics. Therefore, it is suspected that it may have a different type of densification mechanism to sustain or support the population of bioluminescent organisms and other species of phytoplankton. During this study three samples were taken in days or nights of major displacement of water (new or full moon) with the principal aim to verify if the water movement among the high tide and the low tide has any effect in the population dynamics of *Pyrodinium bahamense var bahamense* and *Ceratium furca* in Laguna Grande. The phytoplankton samples were collected from a matrix of five stations in the bay and three in the canal that connects to the Atlantic Ocean, samples were collected in triplicate and analyzed to measure the population density of dinoflagellates at two different depths (0m-2m). Data of the stations that surrounds and those in the channel demonstrate that during the tidal cycle more organisms are carried with the current out of the bay than the ones returning. However, the population of dinoflagellates inside the bay does not change much. Based on the statistical tests used, it is assumed that the organisms have the ability to keep inside the bay along the water column. That is, they do not seem to remain near the surface only.

Resumen

Este estudio se llevó a cabo en Laguna Grande, cuerpo de agua que se extiende de la ladera meridional de las Cabezas de San Juan hasta el área de las Croabas en Fajardo, mediante un canal estrecho de 1.5km de largo. La Laguna Grande ha sido un atractivo turístico y científico singular porque presenta el fenómeno de bioluminiscencia durante todo el año. Laguna Grande dista sustancialmente de otras bahías en términos de sus características fisiográficas, por lo que debe tener mecanismos diferentes que favorecen mantener las poblaciones de dinoflagelados y demás fitoplancton. El objetivo principal de este estudio fue comprobar si el movimiento de agua entre la marea alta y la marea baja tiene algún efecto en la dinámica poblacional de *Pyrodinium bahamense var bahamense* y *Ceratium furca* en Laguna Grande. Durante el mismo, se realizaron tres muestreos en días de mayor de desplazamiento de agua (luna nueva o luna llena). Las muestras se tomaron estableciendo cinco estaciones dentro de la bahía (desde la mitad hacia la zona Sur) y tres estaciones en el canal que la conecta con el Océano Atlántico, de las cuales se recolectaron muestras de agua en triplicado y se analizaron para medir la densidad poblacional de dinoflagelados en superficie (0m) y a 2m de profundidad. Los datos de las estaciones cerca y dentro del canal demuestran que en el movimiento de agua guiado por la marea, muchos organismos son expulsados por el canal los cuales no vuelven a entrar a la laguna en cada ciclo. A pesar de este movimiento en el lugar de intercambio de agua entre la laguna y el océano, la densidad poblacional dentro de la laguna parece no ser afectada por el volumen de agua que sale cada vez que baja la marea. No tan solo se mantienen densidades altas dentro de la laguna en la región incluida en este estudio, sino que estos organismos aparentan tener la capacidad de quedarse dentro de la bahía a lo largo de la columna de agua y no solo en superficie.

A mi esposo, José Iván, gracias por crecer conmigo...
por vivir nuestra aventura.
Gracias por creer en mí y por el apoyo incondicional.
A mi hijo, Iván...eres mi motivación.
A mi papá, gracias por enseñarme a ser valiente...siempre serás mi norte.

Agradecimientos

Gracias a la colaboración de muchas personas se pudo completar este trabajo. Le quiero expresar mi más sincero agradecimiento a mi comité graduado, al Dr. Roy Armstrong y al Dr. Ernesto Otero porque me dieron la oportunidad de realizar esta investigación bajo su guía y supervisión, por el apoyo incondicional y la confianza en la elaboración de la misma. Deseo agradecerles por su apoyo, sus sugerencias y algunos equipos utilizados. Mi más grande reconocimiento, admiración y más profundo respeto al presidente de mi comité, el Dr. Juan González Lagoa, que ha sido el corazón de esta investigación. Gracias por su paciencia, su motivación, por su apoyo incondicional, por su energía, su confianza...Gracias por compartir su conocimiento de la manera más sincera, gentil y humilde posible...por hacerme parte de su familia. Gracias por su respaldo y suplido de materiales.

Gracias al apoyo de grandes amigos que estuvieron presentes a lo largo del camino siempre extendiendo sus brazos para un fuerte abrazo, para darme ánimo, para compartir sus conocimientos...Quedo eternamente agradecida con Brenda Soler Figueroa, Yaritza Rivera Torres y Alex Mercado Molina. Gracias por su ayuda desinteresada, su compañía, por su tiempo durante la elaboración del análisis estadístico y por compartir el espacio en sus laboratorios. A Chad, Synthia, Lumarie, Carmen, Suhey, Chino, Panki, Dannise, Andrés, Diana y demás compañeros magueyeros que colaboraron de alguna manera. También a mis “amigochos” gracias por el respaldo, el apoyo y por el ánimo a lo largo del camino.

Los viajes de campo se pudieron realizar gracias a la ayuda de Héctor Horta de Tinglar Environmental Consulting. Gracias Héctor por proveernos tu bote, tu asistencia como capitán y otro equipo técnico en cada una de las visitas a Laguna Grande. Te agradezco enormemente por

tus consejos, por compartir tu vasto conocimiento y por tu ayuda incondicional; gracias por ser parte de este trabajo.

Doy gracias al Dr. Miguel Sastre y sus estudiantes de la Universidad de Puerto Rico en Humacao por adoptarme en su laboratorio para realizar los conteos bajo el microscopio. Gracias por la confianza y por hacerme sentir “de la casa”. Gracias por compartir conmigo sugerencias, literatura y por hacer más agradable el trabajo en el laboratorio. Gracias a Elizabeth Padilla, del Fideicomiso de Conservación en las Cabezas de San Juan, por su ayuda y colaboración para obtener los datos de precipitación. También quiero agradecer al Dr. Jorge Capella por toda su colaboración en el trabajo de campo e interpretación de datos del medidor de corriente.

No quiero terminar sin antes darles mi más profundo agradecimiento al Departamento de Ciencias Marinas y personal de Isla Magueyes. Gracias y mil gracias. En especial, a Taty, Lily y Zulma, ustedes me han escuchado, abrazado, animado, me han apoyado a lo largo de mi recorrido. Sin ustedes no estaría al día con los documentos y/o trámites administrativos pertinentes cada semestre. Gracias, nuevamente.

Gracias a mi esposo, José Iván, por mantenerme enfocada, por darme el espacio, el apoyo y la motivación para alcanzar esta meta. Y a mi familia...ustedes son mi motor.

Tabla de Contenido

RESUMEN.....	II
ABSTRACT.....	II
AGRADECIMIENTOS.....	V
CONTENIDO.....	VII
LISTADO DE TABLAS	VIII
LISTADO DE FIGURAS	IX
INTRODUCCIÓN.....	1
LITERATURA CITADA	6
ÁREA DE ESTUDIO	14
MATERIALES Y MÉTODOS	15
4.1 TRABAJO DE CAMPO	15
4.2 TRABAJO DE LABORATORIO.....	20
4.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICO.....	21
RESULTADOS 25	
5.1 TEMPERATURA Y SALINIDAD	24
5.2 PRECIPITACIÓN.....	25
5.3 MAREA	26
5.4 DENSIDAD POBLACIONAL <i>Pyrodinium bahamense</i>	27
5.5 DENSIDAD POBLACIONAL <i>Ceratium furca</i>	32
DISCUSIÓN.....	40
CONCLUSIONES.....	48
REFERENCIAS.....	49
APÉNDICE A. TABLA HORAS DE LOS MUESTREOS	53
APÉNDICE B. COMPARACION TAMAÑO DE BAHIAS BIOLUNIMISCENTES EN PUERTO RICO.....	54

Lista de las tablas

Tabla	Página
TABLA 1. Rangos de temperatura y salinidad para M1 y M2.....	24
TABLA 2. Rangos de temperatura y salinidad para M3	24
TABLA 3. Promedio de los valores de precipitación durante el año 2013	25
TABLA 4. Fases de la luna y horario de muestreo (M1, M2 y M3)	26
TABLA 5. Promedios de las densidades de <i>Pyrodinium bahamense</i> y <i>Ceratium furca</i> en diferentes bahías en Puerto Rico	39
TABLA 6. Parámetros fisicoquímicos observados en estudios previos y en este estudio en las diferentes bahías y lagunas de Puerto Rico	41

Lista de las Figuras

Figuras	Página
Figura 1. Laguna Grande, Fajardo, Puerto Rico	5
Figura 2. <i>Pyrodinium bahamense</i> var. <i>bavbnv h b vmn nbhmanse</i>	7
Figura 3. Bahía Bioluminiscente, La Parguera, Lajas, Puerto Rico	13
Figura 4. Bahía Puerto Mosquito, Vieques, Puerto Rico.....	13
Figura 5. Batimetría de Laguna Grande.....	18
Figura 6. Estaciones de muestreo (M1 y M2).....	19
Figura 7. Estaciones del canal de Laguna Grande durante M3.....	22
Figura 8. Estación del punto más profundo	23
Figura 9. Precipitación promedio de Laguna Grande durante el año 2013	26
Figura 10. Densidad poblacional de <i>Pyrodinium bahamense</i> durante el mes de febrero (M1)	28
Figura 11. Densidad poblacional de <i>Pyrodinium bahamense</i> durante el mes de abril (M2)	29
Figura 12. Densidad poblacional de <i>Pyrodinium bahamense</i> durante el mes de junio (M3)	31
Figura 13. Densidad poblacional de <i>Pyrodinium bahamense</i> en el punto más profundo de Laguna Grande durante el mes de junio (M3)	31
Figura 14. Densidad poblacional de <i>Ceratium furca</i> durante el mes de febrero (M1)	33
Figura 15. Densidad poblacional de <i>Ceratium furca</i> durante el mes de abril (M2)	34
Figura 16. Densidad poblacional de <i>Ceratium furca</i> durante el mes de junio (M3)	35
Figura 17. Densidad poblacional de <i>Ceratium furca</i> en el punto más profundo de Laguna Grande durante el mes de junio (M3)	36
Figura 18. Promedios de las densidades de <i>Pyrodinium bahamense</i> y <i>Ceratium furca</i> en diferentes bahías en Puerto Rico	39

INTRODUCCIÓN

Las lagunas costeras son recursos naturales muy valiosos, son sistemas únicos, raros y muy sensibles a cambios en el ambiente (Lane, et al., 2013). La Laguna Grande (Fig. 1) es una laguna de 50 ha de agua salada ubicada en la parte meridional dentro de la ladera natural de las Cabezas de San Juan. Constituye parte de la Reserva, establecida en 1986 en el Municipio de Fajardo. Esta reserva fue establecida para proteger la belleza y la integridad de 178 ha de recursos costeros y proveer un escenario natural para la educación e investigación científica (Weaver et al., 1998; Soler-López & Santos, 2010).

Las bahías bioluminiscentes son sistemas estuarinos relativamente llanos, rodeados por sistemas de mangles altamente productivos, los cuales incluyen al mangle negro (*Avicennia germinans*, (L.) L.), el mangle blanco (*Laguncularia racemosa*, (L.) Gaertn. F.) y dominado por el mangle rojo (*Rhizophora mangle*, L.) (Weaver et al., 1998). También estos sistemas se caracterizan por tener una abertura estrecha que las conecta con el mar. En el Caribe la bioluminiscencia depende directamente de los sistemas de manglar para su desarrollo (Seliger et al., 1970), ya que estos liberan grandes cantidades de nitratos, fosfatos y vitamina B12 a las aguas adyacentes (Burkholder & Burkholder, 1958; Odum et al., 1982; Lee, 1995), sustancias húmicas (Prakash & Rashid, 1958; Carlson & Granéli, 1993) y otros nutrientes que ayudan a mantener las poblaciones de fitoplancton altamente productivas y persistentes (Burkholder et al., 1967; Soler-Figueroa, 2006, Sastre et al., 2013, Soler-Figueroa y Otero, 2014). También algunos sistemas de manglar tienen la forma geográfica adecuada para que las poblaciones de dinoflagelados queden atrapadas y por ende se pueda apreciar la bioluminiscencia (Padilla et al., 2002).

No todos los organismos bioluminiscentes son marinos ni el rol biológico por el cual tienen bioluminiscencia es el mismo. Estudios han demostrado que algunos organismos lo utilizan para reproducción (luciérnagas), otros para alimentarse (peces de aguas abismales) o como residuos metabólicos (hongos) (Carvajal, 1976). En aguas costeras de Puerto Rico existen algunas especies de dinoflagelados (protistas), los cuales son los causantes de la brillantez que se aprecia en las noches en algunas bahías y lagunas del país. Estos organismos viven en agua salada, son fotosintéticos y el más conocido es *Pyrodinium bahamense* (Plate 1906) var. *bahamense* (Steidinger & Tangen, 1997) el cual puede llegar a alcanzar grandes densidades siendo el responsable de la bioluminiscencia observada casi en su totalidad (Margalef, 1961; Seliger et al., 1970, 1971; Soler-Figueroa 2006; Sastre et al., 2013). También existen otras especies de dinoflagelados que pueden contribuir a la bioluminiscencia observada en estos sistemas costeros en el país como *Ceratium fusus* y *Protoperdinium divergens* (Soler-Figueroa, com.pers.)

En las bahías es muy común observar el efecto de agregaciones de estos microorganismos, por lo que, a través de los años, se han propuesto varios mecanismos para explicar este comportamiento. Coker & González (1960) para describir este mecanismo fenómeno de agregación hablan de factores como marea, baja precipitación, ausencia de ríos y el límite de intercambio con el océano. Margalef (1961) le ha atribuido al patrón de circulación del lugar y describe un mecanismo de densificación costera o circulación termohalina. Seliger & McElroy (1968) describen que estos organismos son fototácticamente positivos. Luego dicen que se mantienen en superficie llevando a cabo el proceso de fotosíntesis (Seliger et al., 1971). Actualmente se reporta que algunos de los factores que pueden estar influenciando el desarrollo

de estas poblaciones son la disponibilidad de nutrientes provenientes del sistema de manglar que le rodea, la turbulencia provocada por el viento a consecuencia de la poca profundidad que podría estar recirculando nutrientes del fondo, y a la circulación de la masa de agua en la bahía (Carvajal, 1976; Soler-Figueroa, 2006; Soler-López & Santos, 2010; Sastre, et al., 2013; Soler-Figueroa & Otero 2014). Mientras que otros autores sugieren que procesos de remineralización de los sedimentos (Lane et al., 2013), disponibilidad de vitamina B12 producida *in situ* (Burkholder & Burkholder, 1958; Seixas 1988; Sanjuan & González, 1999), patrones de vientos y lluvia, y disponibilidad de nutrientes, son factores importantes para que las poblaciones de dinoflagelados alcancen números altos en estos lugares (Soler-Figueroa, 2006; Sastre, et al 2013).

Laguna Grande es sustancialmente diferente a las otras bahías descritas en Puerto Rico como la Bahía Fosforescente en Lajas (Fig. 2) y Puerto Mosquito en Vieques (Fig. 3) debido a sus características fisiográficas (Soler-López & Santos, 2010; Sastre et al., 2013). Basado en estas diferencias, se sospecha que diferentes mecanismos sean más significativos en promover la densificación de dinoflagelados en esta laguna que en los otros lugares mencionados. Son pocos los estudios que se han realizado en Laguna Grande sobre la dinámica poblacional de *Pyrodinium bahamense* var. *bahamense*. El propósito de esta investigación es identificar el mecanismo que controla la abundancia de *Pyrodinium bahamense* var. *bahamense* y *Ceratium furca* var. *hircus* en Laguna Grande. Para lograr el objetivo principal se midió la distribución y concentración de la población de dinoflagelados utilizando muestras de fitoplancton. Se utilizó información climatológica para conocer las tasas de precipitación en la zona y para ayudar a entender las condiciones ecológicas de este sistema tan sensible. De igual manera, se

identificaron días de mayor desplazamiento de agua o mareas extremas (luna llena o luna nueva) para comprobar si el movimiento de agua asociado a las mareas afecta la densidad poblacional dentro de la laguna. Cabe mencionar que previo a los muestreos se hizo un estudio de los patrones de circulación en un esfuerzo por conocer la dinámica de la bahía (Capella & González, sin publicar).

Laguna Grande recibe unos 50,000 turistas al año interesados en la bioluminiscencia que produce *P. bahamense* (Weaver et al., 1998; Lane et al., 2013). Este lugar se ha convertido en una atracción turística importante, por lo tanto, el conocer mejor las interacciones que ocurren entre estas especies en las aguas costeras con otras que están relacionadas a este ecosistema y el ambiente, nos darán información pertinente para ayudar al manejo y la conservación de un ecosistema tan impresionante. Además, podremos atender mejor los efectos de fenómenos naturales o de impacto humano.



Figura 1: Laguna Grande, Fajardo, Puerto Rico

LITERATURA CITADA

A través de los años han sido muchos los científicos interesados e impresionados con las demostraciones de luminiscencia por parte de algunos organismos en cuerpos de agua tropicales. Hay bahías bioluminiscentes con actividad temporal y otras que tienen actividad todo el año. Puerto Rico es uno de los pocos lugares en el mundo que cuenta con tres bahías o lagunas donde se puede apreciar el fenómeno de bioluminiscencia durante todo el año (Sastre, et al., 2013). Algunas bahías bioluminiscentes estudiadas son: Fire-Lake, New Providence Island, en las Bahamas (Harvey, 1952), Oyster Bay, Jamaica (Seliger et al., 1962, 1968; Buchanan, 1968), Bahía Monsio José, La Parguera, Puerto Rico (Margalef, 1957; Seixas, 1983), Bahía Fosforescente, La Parguera, Puerto Rico (Cintrón, 1969; Smayda, 1970; Seliger et al., 1971, Seixas, 1983, 1988; Walker, 1997; Soler-Figueroa, 2006; Soler-Figueroa & Otero, 2014), Puerto Mosquito, Vieques, Puerto Rico (Seliger et al., 1968; Walker, 1997; Soler-Figueroa, 2006) y Laguna Grande, Fajardo, Puerto Rico (Zayas, 1979; Weaver et al., 1998; Soler-López & Santos, 2010; Lane et al, 2013; Sastre et al., 2013).

La bioluminiscencia es la producción de luz por organismos vivos. El nombre es una palabra híbrida, originada del Griego *bios* que significa "vida" y del Latín *lumen* que significa "luz". La bioluminiscencia que observamos en nuestras bahías y lagunas es causada por algunos dinoflagelados, los cuales producen luz cuando son agitados. La producción de luz en organismos bioluminiscentes resulta de la conversión de energía química a energía de luz; una reacción química que toma lugar en donde se oxida la proteína luciferina en presencia de la enzima luciferasa (Harvey, 1952; Hastings, 1983). La especie predominantemente causante de este fenómeno lumínico en nuestros cuerpos de agua es *Pyrodinium bahamense* var. *bahamense*

(Pyro = fuego, dinium = que gira) (Margalef, 1957; Walker, 1997; Soler-Figueroa, 2006; Soler-Figueroa & Otero, 2014) (Figura 2).

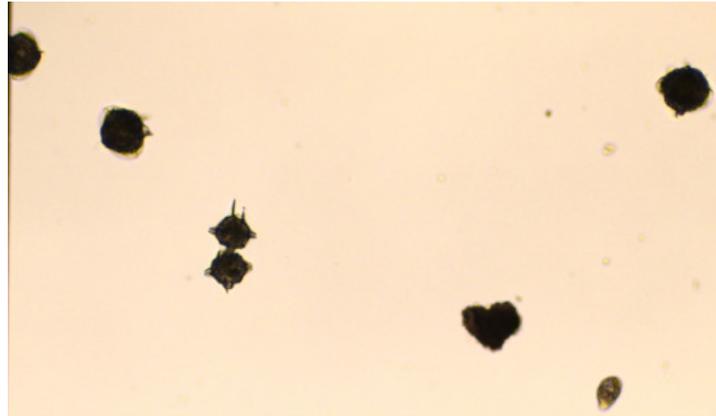


Figura 2: *Pyrodinium bahamense* var. *bahamense*
(foto tomada por Koraly Raimundi Rivera)

La densidad del fitoplancton costero ha sido estudiada extensamente por varios investigadores: Margalef y González (1958), Margalef (1961), Seliger (1970, 1971), Seixas (1983, 1988), Walker (1997), Soler-Figueroa (2006, 2014), Sastre (2013) y otros. Las bahías más conocidas en Puerto Rico ya sea popularmente o mediante estudios científicos son Bahía Fosforescente, La Parguera en Lajas (Cintrón, 1969; Smayda, 1970; Seliger et al., 1971, Seixas, 1983, 1988; Walker, 1997; Soler-Figueroa, 2006; Soler-Figueroa & Otero, 2014) (Fig. 3) Puerto Mosquito en Vieques (Seliger et al., 1968; Walker, 1997; Soler-Figueroa, 2006) (Fig. 4) y Laguna Grande en las Cabezas de San Juan, Fajardo (Zayas, 1979; Weaver et al., 1998; Soler-López & Santos, 2010; Sastre et al., 2013) Se han propuesto diferentes mecanismos para explicar la densificación de dinoflagelados en bahías bioluminiscentes. Circulación del agua,

disponibilidad de elementos nutritivos, profundidad, y su particular conexión con el mar, parecen ser factores bien importantes para mantener altas poblaciones de dinoflagelados en éstas bahías.

A través de varios estudios, estos autores han reportado varios factores importantes en el mantenimiento de altas densidades de dinoflagelados. Las diferencias en la abundancia de las poblaciones de organismos luminiscentes parecen estar asociados a factores como fluctuaciones en la marea (Steidinger, 1973), la fisiografía particular del lugar (Margalef, 1957), patrones de lluvia, concentración de nutrientes (Burkholder & Burkholder, 1958; Soler-Figueroa & Otero, 2014), temperatura, salinidad, patrones de viento en zonas tropicales (Margalef 1961; Small, 1963; Seixas, 1988; Soler-Figueroa, 2006) y fototaxis (Seliger et al., 1970, 1971).

Margalef & González (1958) postularon que la alta densidad de fitoplancton responde a las características fisiográficas de la bahía y al patrón de circulación particular que tienen estos ambientes someros. De acuerdo con Coker & González (1960), la acumulación de fitoplancton en Bahía Fosforescente, La Parguera, se debe a la tasa de intercambio entre la bahía y el mar abierto y se sostiene con factores como las condiciones de mareas prevalecientes, la ausencia de ríos, y la baja tasa de precipitación y el deslave causado por las escorrentías características de la zona suroeste. Esto fue confirmado por Margalef (1961) en su trabajo de distribución de densidad pláncica basado en los patrones de circulación observados en Bahía Fosforescente. Estos patrones, como fueron observados por Margalef, son generados por factores de transpiración asociados con la fisiología del mangle rojo que crece en los alrededores de la bahía y con la ayuda de la alta evaporación típica de la zona. Observaciones y medidas indican que agua menos densa proveniente de mar afuera entra a la bahía por la superficie empujada por los

vientos predominantes y diferencias termohalinas. Gradientes de salinidad causan que el agua salada, que es más densa, salga de la bahía por el fondo creando así un patrón de circulación. Este patrón de circulación, junto con la fisiografía de la bahía (boca estrecha y poca profundidad) reduce fuertemente las tasas de difusión y maximiza el tiempo de retención para mantener grandes concentraciones de dinoflagelados.

Seliger (1971), enfatizó que la movilidad y las capacidades fototácticas de los dinoflagelados tuvieron un rol importante en su acumulación en Bahía Fosforescente. Este patrón permitió el establecimiento de acumulaciones en regiones específicas de la bahía (Margalef, 1962; Smayda, 1970; Seliger et al., 1971; Seixas, 1983, 1988). Para que una población de organismos bioluminiscentes se puedan establecer en una bahía o laguna, ésta debe ser un cuerpo de agua somero, debe tener una conexión estrecha con el mar, vientos prevalecientes deben soplar perpendicular a la entrada de la bahía o laguna y que esté rodeada de mangles (Seliger et al., 1971; Lane et al., 2013). También se ha indicado que son lugares con poca turbulencia, con tiempos de residencia largos, condiciones mesotróficas y reciben contribuciones significativas de carbón, típicamente de los mangles (Phlips et al., 2006; Florentine, 2007).

Las bahías bioluminiscentes de La Parguera y de Vieques comparten estas características básicas: una profundidad relativamente llana, están rodeadas de mangle rojo y la conexión con el mar es estrecha y corta. En contraste, la Laguna Grande de las Cabezas de San Juan (Fig. 1), dista substancialmente en sus características fisiográficas de las otras bahías por lo cual debe haber otro mecanismo de densificación de los dinoflagelados y el fitoplancton en este lugar en particular. Esta bahía se conecta con el mar a través de un canal largo (1.5km), estrecho (5m),

poco profundo (1m) y turbulento (Zayas, 1979; Weaver et al., 1998; Soler-López & Santos, 2010; Sastre et al., 2013). Este canal limita el intercambio de agua entre la laguna y el canal. El flujo de agua restringido causa un retraso de 2 horas (Capella & González, sin publicar) entre el pico de marea alta en el océano y el pico correspondiente dentro de la laguna. En el canal se puede apreciar visual y claramente la turbulencia que causa el volumen de agua que entra y sale de la bahía asociado al movimiento de la marea. Durante el ciclo de marea, a medida que ésta baja, una gran cantidad de los dinoflagelados es descargada mar afuera a través del largo canal (1.5km) que la conecta con el área de las Croabas. Este movimiento no perjudica la densificación observada en la laguna y que se manifiesta en la alta población de dinoflagelados que le dan la riqueza lumínica observada. Laguna Grande tiene una tasa de descarga (“flushing rate”) de aproximadamente un trece por ciento de su volumen total en cada ciclo de marea, esto corresponde aproximadamente cada 7.7 días (Soler-López & Santos, 2010). Lo que indica que el volumen de agua que sale es poco, en comparación al volumen total de la laguna, ya que si no se perderían las poblaciones al no poder multiplicarse tan rápido como fuese necesario para mantener las altas densidades.

Zayas (1979) realizó un estudio de un año completo en Laguna Grande. Durante el estudio, se midió penetración de luz, salinidad, oxígeno disuelto, fosfato, amonio, sílice y plancton en un intento por determinar si existía una relación entre las poblaciones de plancton y algunos parámetros físico-químicos, pero en su estudio no pareció encontrar una de causa y efecto. Por lo que se limitó a informar que Laguna Grande es una laguna costanera que alberga abundante flora y fauna marina.

Soler-López & Santos (2010) recientemente publicaron su estudio (13 meses) realizado en Laguna Grande. Este es un estudio exhaustivo realizado por el USGS (United States Geological Survey) e incluye una batimetría de la laguna, características hidrológicas, biológicas, sedimentación y calidad de agua de este cuerpo de agua. De particular importancia es el intercambio de agua salada que ocurre a través del canal (1.5km) que conecta la bahía con el Océano Atlántico y que es movido mayormente por las fluctuaciones en la marea. La laguna es uno de los pocos hábitats en Puerto Rico, únicos en su clase, que cada noche deleitan a tantos con su despliegue de dinoflagelados bioluminiscentes. Sin embargo, se conoce muy poco acerca de la dinámica y concentración de *Pyrodinium bahamense* var. *bahamense* en Laguna Grande y sobre el patrón de circulación de esta bahía.

Sastre (2013) reporta fluctuaciones poblacionales y variables ambientales que afectan a Laguna Grande. En este estudio de tres años, para describir los patrones de calidad de agua en las fluctuaciones de varios dinoflagelados se analizaron factores como temperatura, nutrientes, salinidad, transparencia y densidad poblacional de *Pyrodinium bahamense* var. *bahamense* y *Ceratium furca*. Tomando en consideración que no se encontró diferencia significativa en las variables ambientales antes mencionadas, los resultados de este estudio sugieren que no existe una estratificación en la columna de agua lo cual describe a Laguna Grande como una masa de agua uniforme. En términos de densidad poblacional, se describe un patrón de fluctuación mayor para *Pyrodinium bahamense* var. *bahamense* durante los meses de abril a septiembre.

El hecho de que Laguna Grande tenga una conexión con el mar tan larga y estrecha provoca una gran turbulencia en la columna de agua cuando sube y baja la marea,

particularmente en la zona sur. Por lo tanto el patrón de circulación descrito por Margalef (1961) y afirmado por otros autores, no ocurre en Laguna Grande (Sastre, et al., 2013). Durante condiciones normales de viento y marea, la laguna intercambia aproximadamente un 13% de su volumen, lo cual corresponde a una tasa de intercambio (“flushing rate”) cada 7.7 días (Soler-López & Santos 2010). Esta tasa de intercambio es un poco alta en comparación a otros cuerpos de agua bioluminiscentes en Puerto Rico que tienen entradas más anchas.

Ningún estudio ha tomado en consideración la influencia de la marea en la dinámica poblacional de *P. bahamense* y *C. furca* en Laguna Grande. Por esto, el objetivo principal de este estudio pionero es conocer el efecto de la marea en la dinámica poblacional y la distribución de *Pyrodinium bahamense* var. *bahamense* y *Ceratium furca* en días de mayor desplazamiento de agua en Laguna Grande.



Figura 3: Bahía Bioluminiscente, La Parguera, Lajas, Puerto Rico
Gilbes & Armstrong (2007)

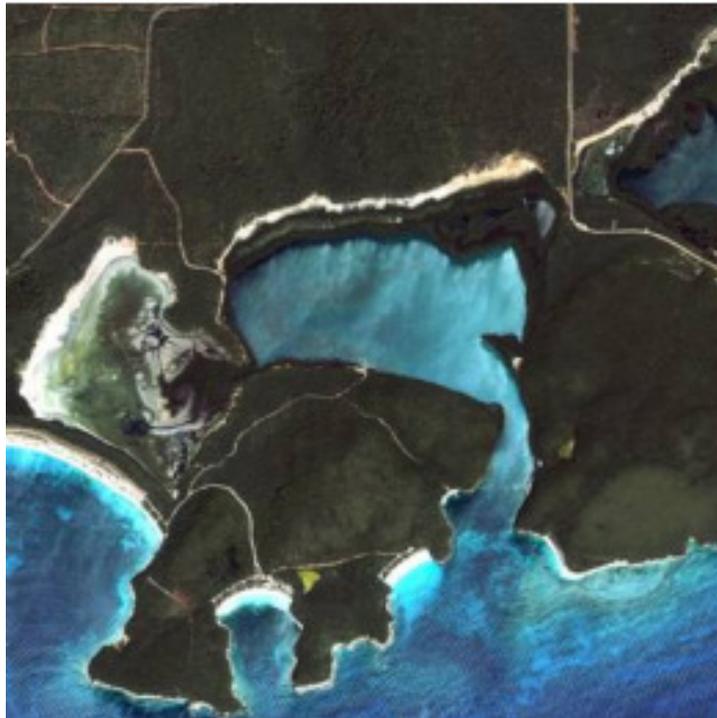


Figura 4: Bahía Puerto Mosquito, Vieques, Puerto Rico
Gilbes & Armstrong (2007)

ÁREA DE ESTUDIO

Laguna Grande es una laguna costera rodeada por un frondoso bosque de mangles, predominando *Rhizophora mangle* (Sastre et al., 2013). Esta laguna está localizada en la costa al extremo noreste de Puerto Rico en el Municipio de Fajardo (Fig. 1). Esta está rodeada por la Reserva Natural de Las Cabezas de San Juan, que la maneja el Fideicomiso de Conservación de Puerto Rico. (Weaver et al., 1998; Lane et al., 2013; Sastre et al., 2013). La laguna ocupa un área total de 50 hectáreas y tiene una profundidad promedio de 3m. La profundidad máxima es de cinco metros (5m) en el área suroeste de la bahía y contiene aproximadamente 662,000m³ de agua. La conexión al Océano Atlántico es por un canal de aproximadamente 5m de ancho, 1.5km de longitud y con una profundidad promedio de 0.7m conectando así la laguna con Las Croabas (Soler-López & Santos, 2010; Sastre et al., 2013). La Laguna Grande aunque es parte de La Reserva Natural de las Cabezas de San Juan es manejada por el Departamento de Recursos Naturales y Ambientales de Puerto Rico. No hay ningún río ni riachuelo que desemboque en la bahía, por consiguiente, solo recibe agua dulce durante los períodos de intensas lluvias y/o eventos de escorrentías. El clima es predominantemente seco y ventoso (Zayas, 1979; Weaver et al., 1998; Soler-López & Santos, 2010; Sastre et al., 2013). La laguna está rodeada por una variedad de zonas fisiográficas, las cuales incluye una sección dominada por un bosque secundario, costas rocosas y arenosas, salitrales, zonas de manglar y lagunas de agua salobre (Weaver et al., 1998). Actualmente, la laguna se utiliza principalmente para fines recreativos y educativos (Soler-López & Santos, 2010).

MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de campo:

Se visitó el lugar de muestreo en tres ocasiones. En estas visitas se tomaron muestras para estimar la abundancia de *Pyrodinium bahamense* var *bahamense* (*P. bahamense*) y *Ceratium furca* (*C. furca*) en Laguna Grande, Fajardo. Se realizaron dos salidas de campo (M1 y M2) con el propósito de determinar si la marea influye en la distribución poblacional de estas dos especies de dinoflagelados.

Para determinar la densidad poblacional de *P. bahamense* y *C. furca*, se escogieron cinco estaciones en la parte central y sur de la bahía incluyendo el canal (figura 6). La primera estación se situó en la boca del canal dentro de la laguna (no en las Croabas) (estación #1: 18°20'25" N - 65°37'20" W). Las restantes cuatro estaciones, se arreglaron de la siguiente manera: una al lado este (estación #2: 18°22'31" N - 65°37'20" W) y otra al lado oeste (estación #3: 18°22'27" N - 65°37'24" W) de la boca del canal; las otras dos se escogieron por ser uno de los puntos más profundos de la laguna según la batimetría hecha por Capella & González (sin publicar) (Fig. 5) (estación #4: 18°22'28" N - 65°37'30" W) y la última en una zona donde suelen observarse episodios de mucha luminosidad un poco más al norte (estación #5: 18°22'33" N - 65°37'28" W) (Fig. 6). Los muestreos se realizaron durante dos días de mayor desplazamiento de agua (luna llena y luna nueva) en los meses de febrero y abril de 2013.

Basado en la información que se estaba obteniendo, se preparó un tercer muestreo (M3) durante el mes de junio 2013 para analizar el canal y el punto más profundo de la bahía. En esta ocasión se colocaron tres estaciones a lo largo del canal; entrada en las Croabas (estación A:

18°36'73" N - 65°62'35" W), en el medio (estación B: 18°36'94" N - 65°62'19" W) y cerca de la boca (estación C: 18°37'12" N - 65°62'09" W), la estación #1 al igual que los muestreos anteriores y en el punto más profundo de la bahía según la batimetría (estación PMP: 18°37'63" N - 65°62'52"W) (Fig. 7 y 8). La logística del tercer muestreo es un poco diferente a la de los primeros dos ya se tomaron muestras en estaciones y profundidades diferentes. El canal al ser muy somero, sólo se tomaron datos de superficie en triplicado. En la estación #1, único punto que no cambió durante todo el estudio, se tomaron muestras en triplicado a 0m y 2m. Finalmente en el punto más profundo se tomaron muestras de tres profundidades (0m, 2m, 4m).

Cada salida se programó tomando en consideración las fluctuaciones de la marea. Las muestras se recolectaron esperando el punto más alto y el punto más bajo en la marea del ciclo lunar seleccionado siguiendo la gráfica de marea de NOAA (National Oceanographic and Atmospheric Administration) para la estación de Playa Fajardo (Station ID: TEC4751). La recolección de muestras en algunas estaciones fue de día y de noche, esto de acuerdo con la gráfica de NOAA. Se conoce que existe una diferencia en tiempo en la entrada de la marea a Laguna Grande en comparación con Playa Fajardo (Capella & González, sin publicar; Soler-López & Santos, 2010), lo que quiere decir que la marea entra aproximadamente dos horas después de la fase de la marea correspondiente en Playa Fajardo. Teniendo en cuenta este dato, se esperó el nivel de la marea deseado para tomar las muestras en cada estación y se hicieron ajustes a la gráfica, esperando así el momento indicado para tomar las muestras en el pico más alto y el pico más bajo de la gráfica. Utilizando una bomba de batería se filtraron cinco litros (5L) de agua de mar a través de un filtro de 30µm y se concentró a un volumen de 50mL en unos envases previamente identificados. Las muestras se recogieron en triplicado de dos profundidades (en superficie (0m) y a dos metros (2m)) utilizando un tubo flexible de

aproximadamente 2.5 cm de diámetro y 6m de largo conectado a la batería. Una vez en los envases, se fijaron con formalina y agua salada al 5%. Tanto las mangas como los envases y los filtros fueron lavados en cada estación antes de tomar las próximas muestras para así evitar contaminación con las muestras previas.

En cada estación se midió temperatura con un termómetro de alcohol Celcius $\pm 0.5^{\circ}\text{C}$ y salinidad con un refractómetro $\pm 1^{\text{‰}}$, calibrado con agua destilada antes de cada medida. La latitud y longitud de las estaciones se marcaron utilizando un Garmin GPS Map 76 Cx. Los datos de precipitación se obtuvieron de la estación meteorológica ubicada en la Reserva Natural de Las Cabezas de San Juan, Fajardo.

Laguna Grande - April 30, 2011

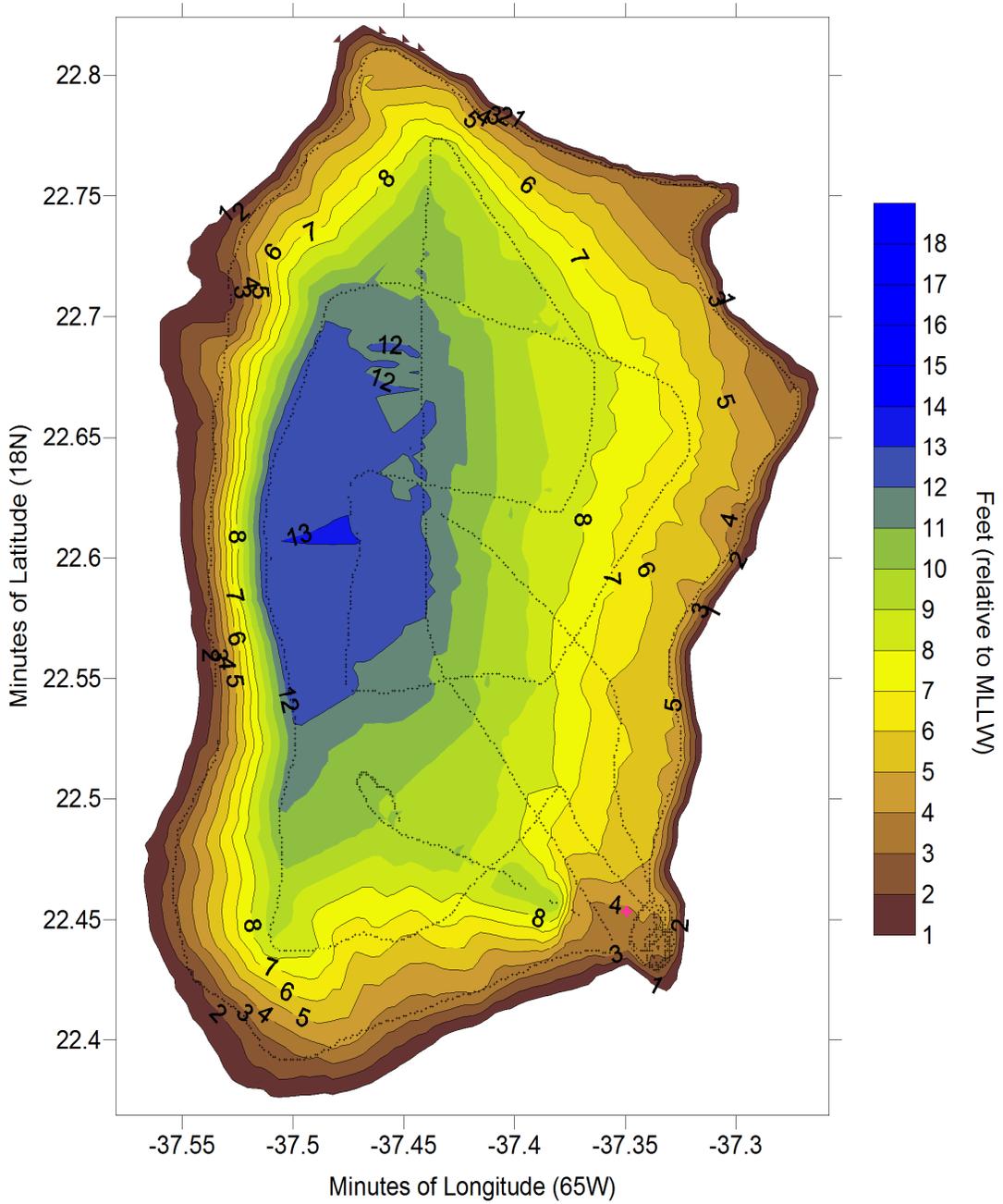


Figura 5: Batimetría de Laguna Grande, Fajardo, Puerto Rico (Capella & González, sin publicar)



Figura 6: Estaciones de muestreo (M1 y M2) - Laguna Grande, Fajardo

Trabajo de laboratorio:

Se utilizaron los triplicados de las muestras de agua para determinar la abundancia de ambas especies de dinoflagelados (*P. bahamense* y *C. furca*). Antes de comenzar cada conteo se realizaron ajustes en el volumen dependiendo de la concentración que se podía percibir visualmente. Las muestras se homogenizaron para tener una distribución uniforme de células. (Cedeño, 2008; Soler-Figueroa y Otero, 2014) Posteriormente se contaron dos muestras de 1mL (pseudorélicas) para cada triplicado utilizando una pipeta volumétrica automática y se transfirió a una laminilla Sedgewick-Rafter (Wetzel y Likens, 2000; Cedeño, 2008; Sastre et al., 2013; Soler-Figueroa & Otero, 2014) y se cubrió con un cubreobjetos para ser observada bajo un microscopio compuesto modelo Leica CME a una magnificación de 100X ó 200X (Sastre et al., 2013).

Análisis Estadístico:

Ya que la mayoría de los datos no presentaron una distribución normal luego de ser analizados por la prueba Kolmogorov Smirnov, se utilizaron pruebas estadísticas no paramétrica.

Mann-Whitney *U* test:

Se utilizó la prueba Mann-Whitney *U* test para determinar si hubo diferencia temporal en los días de muestreos y entre profundidades. También se utilizó esta prueba para determinar si hubo diferencia en las densidades de *P. bahamense* y *C. furca* con cambios en la marea en cada mes de muestreo.

Kruskal-Wallis ANOVA:

Para medir diferencias en la densidad poblacional de *P. bahamense* y de *C. furca* entre estaciones con cambios en la marea se utilizó la prueba Kruskal-Wallis ANOVA (KW-ANOVA)

Para el análisis estadístico se utilizó el programa Sigma Stat 7 y Sigma Plot 12 para las gráficas.



Figura 7: Estaciones A, B y C en el canal de Laguna Grande durante M3
La estación E1 ha sido la misma a lo largo de todo el estudio

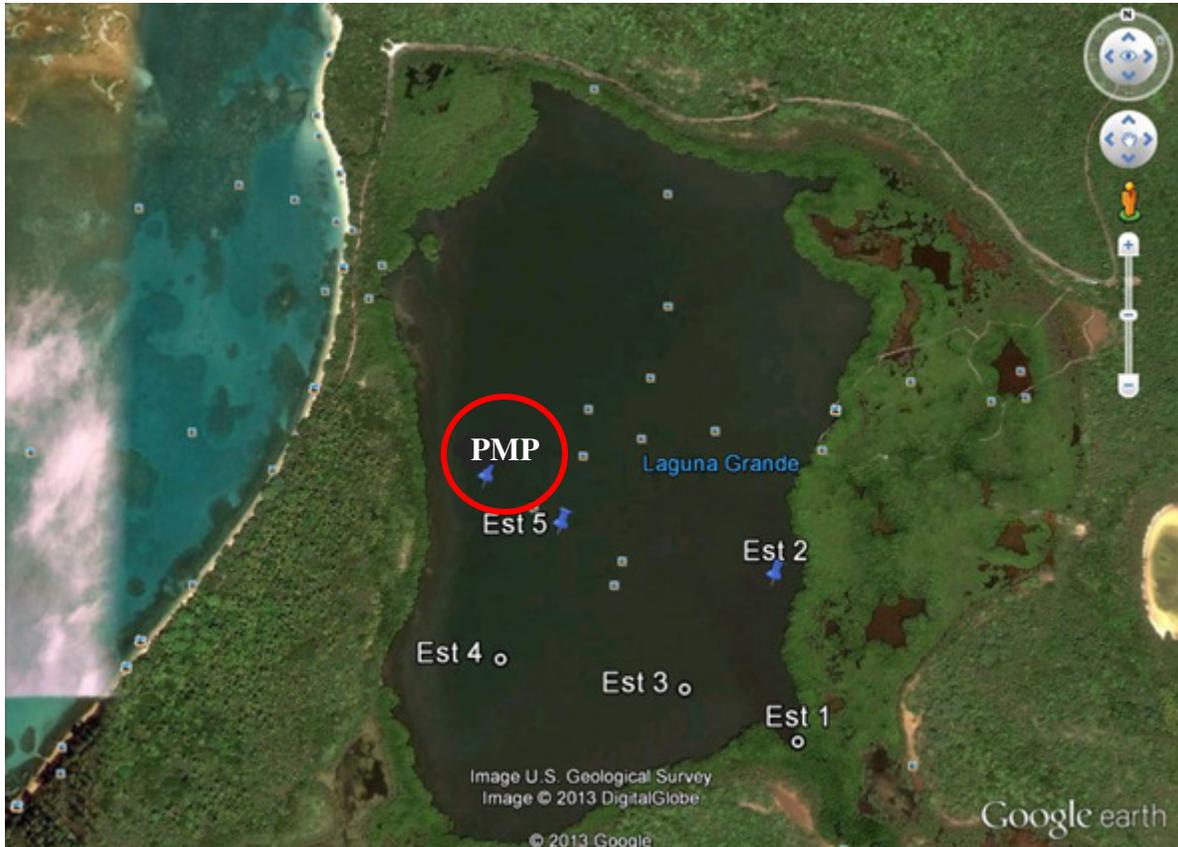


Figura 8: Estación del punto más profundo durante M3

RESULTADOS

I. Análisis Estadístico:

Ya que la mayoría de los datos no presentaron una distribución normal luego de ser analizados por la prueba Kolmogorov Smirnov, se utilizaron pruebas estadísticas no paramétricas. Se utilizó la prueba estadística de Mann-Whitney *U* test para determinar si hubo diferencia temporal entre los días de muestreos, entre profundidades y para determinar si hubo diferencia en las densidades de *Pyrodinium bahamense* var. *bahamense* y *Ceratium furca* con los cambios en la marea en cada mes de muestreo.

II. Temperatura y salinidad

Durante este estudio, se realizaron tres muestreos durante los meses de febrero, abril y junio de año 2013. La temperatura promedio durante todo el estudio fue de 28.1 °C. Los valores de temperatura más altos fueron tomados durante los meses de abril y junio (29 °C, para ambos meses) y el más bajo para el mes de febrero (26 °C). Los valores de temperatura y salinidad se consideran normales para el lugar de estudio.

TABLA 1: Rangos de temperatura y salinidad para febrero 2013 (M1) y abril 2013 (M2).

muestreo	temperatura °C	salinidad ‰
M1	26-28	35-37
M2	28-29	37-40

TABLA 2: Rango de temperatura y salinidad para junio 2013 (M3).

muestreo	temperatura °C	salinidad ‰
M3	28-29	35-36

III. Precipitación:

Los datos de precipitación no muestran eventos de lluvia fuertes durante los meses de muestreo. Durante el mes de febrero el valor máximo fue de 1.57 mm y en el mes de abril se registró un valor máximo de 2.41 mm.

Tomando en consideración los datos obtenidos en M1 y M2, se hizo un tercer muestreo para incluir datos del canal y del punto más profundo de Laguna Grande, pero cuya logística es diferente a los primeros dos muestreos. Tomando esto en consideración, no se hacen comparaciones directas de los datos del mes de junio con los meses de febrero y abril. Todos los datos del muestreo de junio son reportados individualmente. Los datos de precipitación para el mes de junio son los más altos de todos los meses de estudio, con un valor de 11.94mm (Tabla 3; Fig. 9).

TABLA 3: Promedio de los valores de precipitación durante el año 2013

Mes	Promedio de precipitación (mm)
enero	0.6
febrero	1.57
marzo	0.42
abril	2.41
mayo	15.34
junio	11.94
julio	8.58
agosto	8.18
septiembre	16.81
octubre	18.89
noviembre	11.94
diciembre	22.05

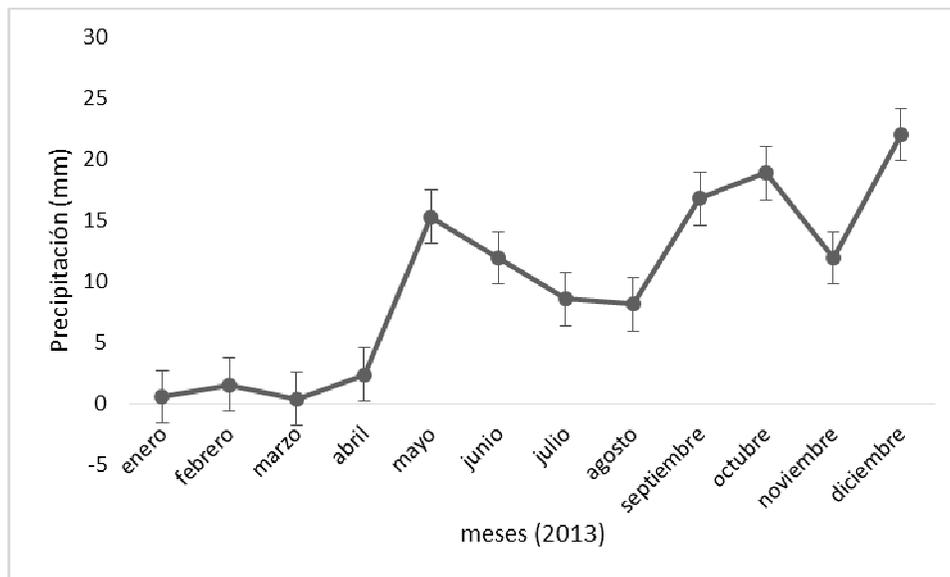


Figura 9: Precipitación promedio en Laguna Grande durante el año 2013. Las barras representan el error estándar

IV. Marea:

Tabla 4: Fases de la luna y horario de muestreo (M1, M2 y M3)

Mes	Fase de la luna	Horas de muestreo marea subiendo	Horas de muestreo marea bajando
febrero	Nueva	8:05am - 10:51am	1:15pm – 2:49pm
abril	Llena	9:38pm – 11:03pm	4:12pm – 5:48pm
junio	Llena	9:07pm – 11:07pm	3:06pm – 4:28pm

V. Datos de densidad poblacional:

a. *Pyrodinium bahamense* var. *bahamense*

Se pudo identificar una diferencia temporal en la densidad poblacional de *Pyrodinium bahamense* entre el primer muestreo (M1-febrero 2013) (Fig. 10) y el segundo muestreo (M2-abril 2013), siendo este último, el que presentó valores mayores (Fig. 11).

i. M1 - febrero 2013 (Figura 10):

Se encontró diferencia significativa (Mann-Whitney: $T = 2529$ ($n = 60$); $P = <0.001$) en las densidades de *P.bahamense* entre el mes de febrero (M1) y el mes de abril (M2). También la prueba Mann-Whitney, demostró que no hay diferencia

significativa en la densidad de *P. bahamense* entre profundidades (0m y 2m) (Mann-Whitney: $T = 3778$ ($n = 60$); $p = 0.439$) tampoco para *C. furca* (Mann-Whitney: $T = 3957$ ($n = 60$); $p = 0.087$). Por otro lado, esta prueba demostró que no existe diferencia significativa (Mann-Whitney: $T = 858.5$ ($n = 30$); $p = 0.408$) en la densidad de *P. bahamense* con cambios en la marea (marea alta y marea baja) para M1. Se utilizó la prueba estadística Kruskal-Wallis ANOVA para establecer diferencias estadísticamente significativas en la densidad de *P. bahamense* y *C. furca* entre estaciones con cambios en la marea. Durante el mes de febrero (M1) se encontraron diferencias significativas en las densidades de *P. bahamense* entre estaciones cuando la marea está subiendo (Kruskal-Wallis: $H = 20.88$ ($n = 6$); $p = <0.001$) y también cuando la marea está bajando (Kruskal-Wallis: $H = 12.78$ ($n = 6$); $p = 0.012$).

La densidad de *P. bahamense* cuando la marea estaba bajando fue mayor en la estación 1 (E1) y en la estación 3 (E3), con unos valores de 9,483 células/L y 7,659 células/L respectivamente. Durante la marea alta, las densidades mayores se reportaron para la estación 2 (E2) con un valor de 7,040 células/L y la estación 5 (E5) con una densidad de 6,096 células/L. La estación E5 estaba ubicada más al norte de la batería de estaciones, era la más retirada de la boca del canal.

Cabe señalar que las dos estaciones más retiradas de la boca del canal, E4 y E5, los valores de las densidades de *P. bahamense* fueron mayores durante la subida de la marea (E4: 3,873 células/L y E5: 6,095 células/L) que en la bajada (E4: 1,051 células/L y E5: 5,192 células/L).

La estación 1 (E1), es la estación que estaba justo en la boca del canal dentro de Laguna Grande. Los valores de E1, indican que la marea no es un factor de reclutamiento ya que se ve claramente que salen miles de organismos en cada bajada de la marea (9,483 células/L) y cuando la marea sube, trae consigo solo unos pocos (570 células/L).

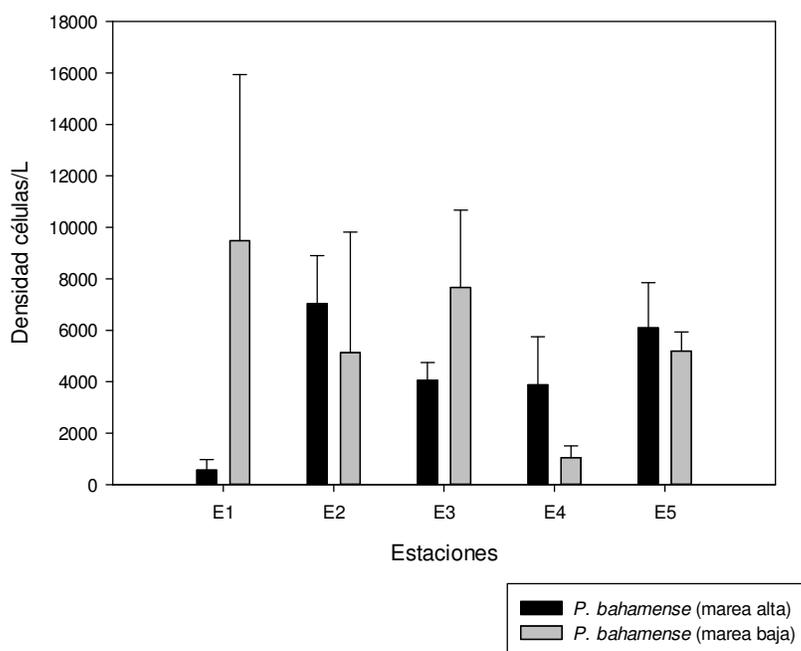


Figura 10: Densidad poblacional de *P. bahamense* durante el mes de febrero (M1). Las barras representan la desviación estándar.

ii. M2 - abril 2013 (Figura 11):

En M2 se observaron densidades mayores a M1 para ambas especies (Fig. 1 y Fig. 15). La prueba de Mann-Whitney demostró que existe diferencia significativa (Mann-Whitney: $T = 668$ ($n = 30$); $p < 0.001$) en la densidad de *P. bahamense* con

cambios en la marea (marea alta y marea baja) para este mes de muestreo. La prueba de Kruskal-Wallis ANOVA demostró además que hubo diferencias significativas entre estaciones para las densidades de *P. bahamense* durante (M2), cuando la marea sube (Kruskal-Wallis: $H = 22.53$ ($n = 6$); $p = <0.001$) y cuando la marea baja (Kruskal-Wallis: $H = 20.65$ ($n = 6$); $p = <0.001$).

La densidad de *P. bahamense* cuando la marea estaba bajando fue mayor en la estación 3 (E3) y en la estación 1 (E1), con unos valores de 31, 917 células/L y 23,977 células/L respectivamente. Ambas estaciones son las primeras en recibir el impacto de la entrada y salida de agua en cada movimiento de mareas. Durante la marea alta, las densidades mayores se reportaron para la estación 4 (E4) con una densidad de 27,403 células/L y para la estación 5 (E5) con una densidad de 14, 148 células/L.

La estación 2 (E2), muestra una densidad mayor durante la marea baja, a diferencia de M1. Se repitió el patrón de la estación 1 (E1), donde salen miles de organismos (23,976 células/L) y regresan pocos al subir la marea (505 células/L).

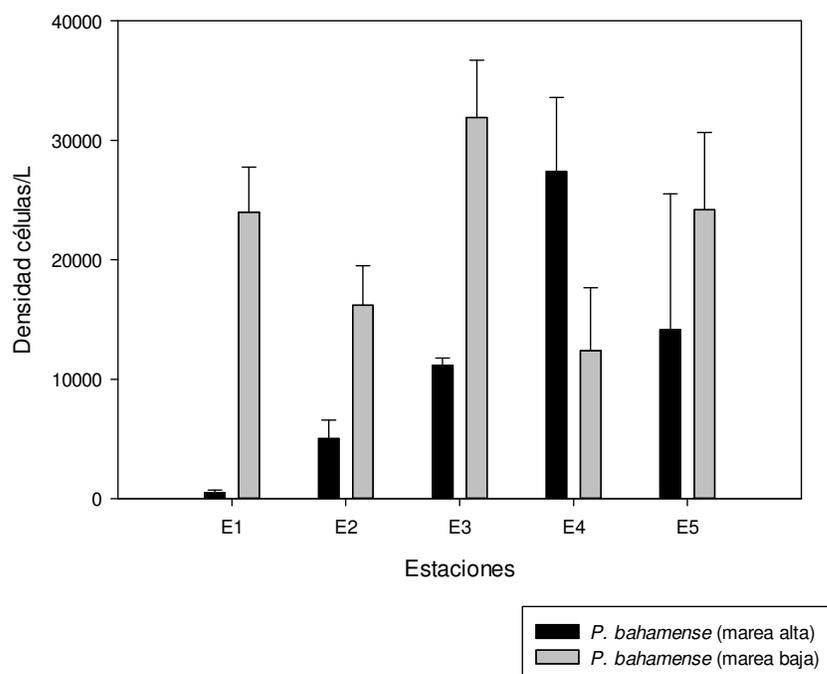


Figura 11: Densidad poblacional de *P. bahamense* durante el mes de abril (M2)
Las barras representan la desviación estándar.

Tanto para M1 (febrero) como para M2 (abril) las dos estaciones que presentaron mayores densidades durante marea baja fueron E1 y E3, las dos estaciones más cerca del canal. Las que presentaron mayores densidades durante marea alta fueron E4 y E5, las dos estaciones más alejadas del canal.

iii. M3 - junio 2013 (Figuras 12 y 13):

Durante este muestreo se midió la densidad de *P. bahamense* a lo largo del canal y en el punto más profundo de la bahía según la batimetría de Capella y González (sin publicar). La prueba de Kruskal-Wallis ANOVA demuestra que hubo diferencia

significativa (Kruskal-Wallis: $H = 16.16$ ($n = 3$); $p = 0.006$) entre la marea alta y la marea baja para las estaciones A, B y C. De igual manera, la prueba de Mann-Whitney demuestra diferencia significativa (Mann-Whitney: $T = 57.00$ ($n = 6$); $p = 0.002$) entre la marea alta y la marea baja en la estación uno (E1). La figura 12 muestra claramente que salen miles de organismos al bajar la marea por las estaciones A, B, C y E1 (entre 9,550 células/L y 28,646 células/L) y estos organismos no se reclutan en la subida. Para el punto más profundo de Laguna Grande (estación PMP), se tomaron muestras en tres profundidades (0m, 2m y 4m). La prueba de Kruskal-Wallis ANOVA demuestra que no hubo diferencia significativa (Kruskal-Wallis: $H = 5.422$ ($n = 3$); $p = 0.071$) en la densidad de *P. bahamense* durante la marea baja ni tampoco durante la marea alta (Kruskal-Wallis: $H = 0.222$ ($n = 3$); $p = 0.946$). Para esta estación observó una alta densidad a lo largo de toda la columna de agua, habiendo mayor densidad durante la subida de la marea, con unos valores entre 37,375 células/L y 43,066 células/L (Fig. 13), por lo que se sospecha que este podría ser un punto generador.

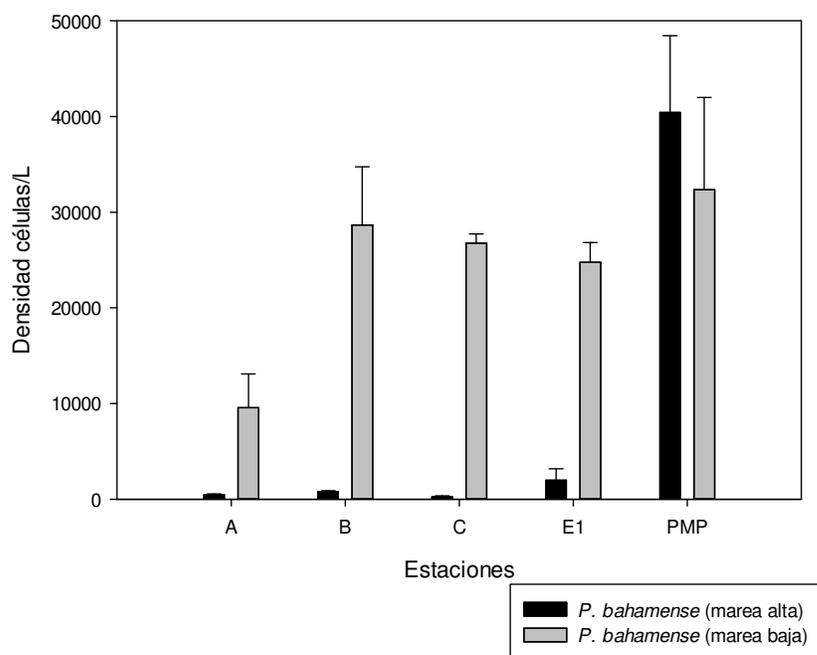


Figura 12: Densidad poblacional de *P. bahamense* durante el mes de junio (M3)
Las barras representan la desviación estándar.

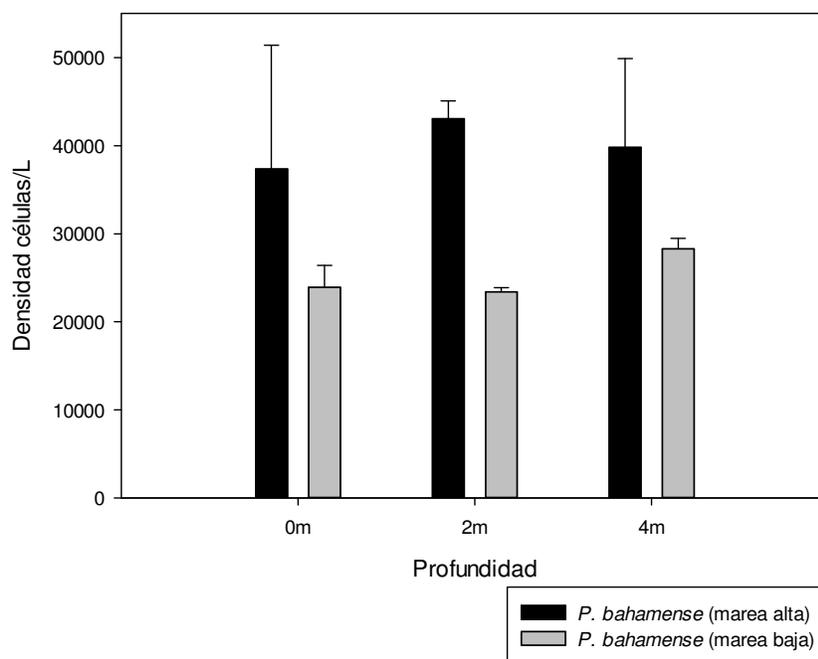


Figura 13: Densidad poblacional de *P. bahamense* en el punto más profundo de Laguna Grande durante el mes de junio (M3). Las barras representan la desviación estándar.

b. Ceratium furca

Se pudo identificar una diferencia temporal en la densidad poblacional de *Ceratium furca* entre el primer muestreo (M1-febrero 2013) (Fig. 14) y el segundo muestreo (M2-abril 2013), siendo este último, el que presentó valores mayores (Fig. 15).

i. M1 – febrero 2013 (Figura 14):

No se encontraron diferencias significativas (Mann-Whitney: $T = 3849$ ($n = 60$); $p = 0.251$) en las densidades de *C. furca* entre los meses de muestreo. También la prueba Mann-Whitney, demostró que no hay diferencia significativa en la densidad de *C. furca* (Mann-Whitney: $T = 3957$ ($n = 60$); $p = 0.087$) entre profundidades (0m y 2m). En el caso de *C. furca* se encontró diferencia significativa (Mann-Whitney: $T = 1100$ ($n = 30$); $p = 0.006$) en la densidad con cambios en la marea en M1. Se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis ANOVA para establecer diferencias estadísticamente significativas en las densidades de *C. furca*. Durante el mes de febrero (M1) se encontraron diferencias significativas cuando la marea está subiendo (Kruskal-Wallis: $H = 21.91$ ($n = 6$); $p = <0.001$) y también cuando la marea está bajando (Kruskal-Wallis: $H = 18.05$ ($n = 6$); $p = 0.001$).

La densidad de *C. furca* cuando la marea estaba bajando fue mayor en la estación 3 (E3) con un valor de 1,288 células/L y en la estación 5 (E5) con un valor de 966 células/L. Durante la marea alta, las densidades mayores se reportaron para las mismas estaciones E3 con un valor de 2,200 células/L y la E5 con una densidad de 1,649 células/L. La estación E5 estaba ubicada más al norte de la batería de estaciones, era la más retirada de la boca del canal.

Cabe señalar que en las estaciones E2, E3, E4 y E5 se reportaron valores mayores en los datos durante la subida de la marea que en la bajada.

La estación 1 (E1), es la estación que estaba justo en la boca del canal dentro de Laguna Grande. Los valores de E1, me dicen que la marea no es un factor de reclutamiento ya que se ve claramente que salen más organismos en cada bajada de la marea (417 células/L) y cuando la marea sube, trae consigo solo unos pocos (173 células/L).

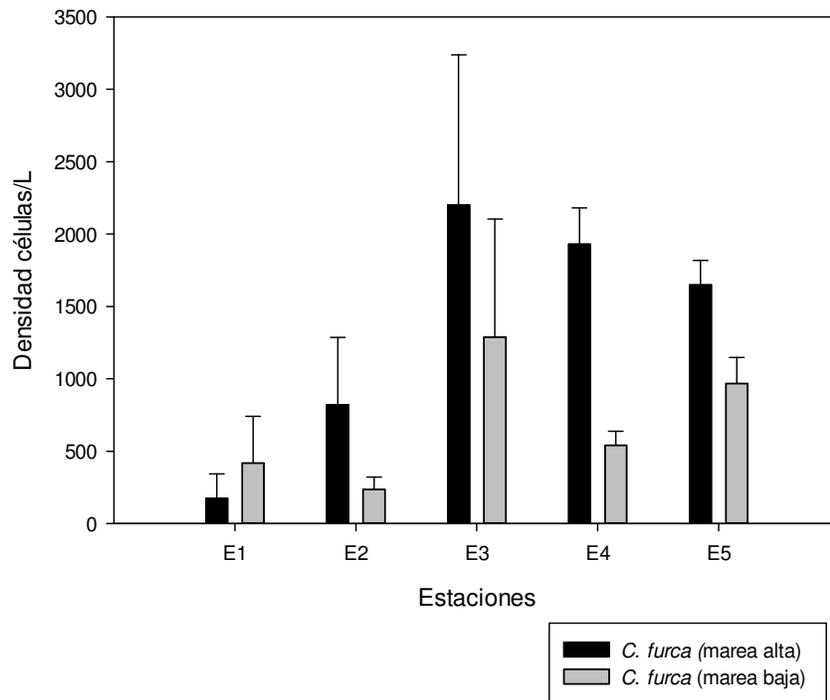


Figura 14: Densidad poblacional de *C. furca* durante el mes de febrero (M1). Las barras representan la desviación estándar.

ii. M2 – abril 2013 (Figura 15):

No se encontró diferencia significativa (Mann-Whitney: $T = 862.5$ ($n = 30$); $p = 0.442$) en la densidad con cambios en la marea en M2. La prueba de Kruskal-Wallis ANOVA demostró que hubo diferencias significativas en las densidades de *C. furca* cuando la marea sube (Kruskal-Wallis: $H = 25.11$ ($n = 6$); $p = <0.001$) y cuando la marea baja (Kruskal-Wallis: $H = 9.90$ ($n = 6$); $p = 0.042$) durante M2. La densidad de *C. furca* cuando la marea estaba bajando fue mayor en la estación 2 (E2) y en la estación 1 (E1), con unos valores de 1,403 células/L y 983 células/L respectivamente. Ambas estaciones se encuentran bien cerca del lugar de entrada y salida de agua.

Durante la marea alta, las densidades mayores se reportaron para la estación 5 (E5) con una densidad de 3,097 células/L y para la estación 4 (E4) con una densidad de 1,850 células/L.

Se repitió el patrón de la estación 1 (E1), donde salen muchos organismos (983 células/L) y regresan pocos al subir la marea (27 células/L).

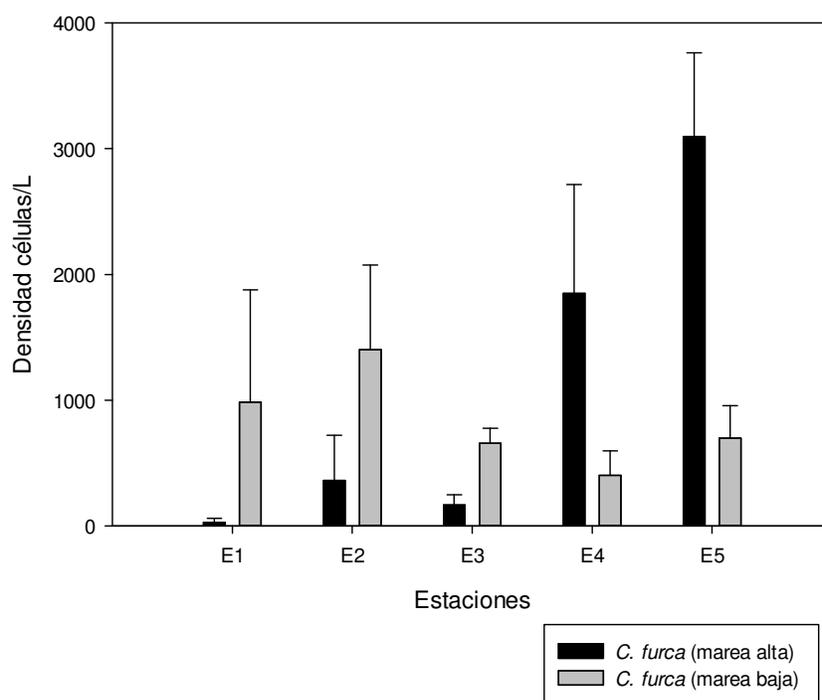


Figura 15: Densidad poblacional de *C. furca* durante el mes de abril (M2)
Las barras representan la desviación estándar.

iii. M3 – junio 2013 (Figuras 16 y 17):

La prueba de Kruskal-Wallis ANOVA demuestra que hubo diferencia significativa (Kruskal-Wallis: $H = 15.892$ ($n = 3$); $p = 0.007$) entre la marea alta y la marea baja para las estaciones A, B y C. De igual manera, la prueba de Mann-Whitney demuestra diferencia significativa (Mann-Whitney: $T = 57.00$ ($n = 6$); $p = 0.002$) entre la marea alta y la marea baja en la estación uno (E1). Durante este muestreo se midió la densidad de *C. furca* a lo largo del canal y en el punto más profundo de la bahía según la batimetría de Capella y González (sin publicar). La figura 16 muestra claramente que salen muchos más organismos al bajar la marea por las estaciones A, B, C y E1 (entre 133 células/L y 573 células/L) y estos organismos no

se reclutan en la subida (entre 0 células/L y 30 células/L). Para el punto más profundo de Laguna Grande (estación PMP), se tomaron muestras en tres profundidades (0m, 2m y 4m). La prueba de Kruskal-Wallis ANOVA demuestra que hubo diferencia significativa (Kruskal-Wallis: $H = 5.956$ ($n = 3$); $p = 0.025$) en la densidad de *C.furca* durante la marea baja, pero no se encontró diferencia significativa (Kruskal-Wallis: $H = 1.806$ ($n = 3$); $p = 0.511$) durante la marea alta. En esta estación observó una alta densidad a lo largo de toda la columna de agua con unos valores entre 1,253 células/L y 1,730 células/L durante la marea baja y entre 1,326 células/L y 1,825 células/L durante la marea alta.

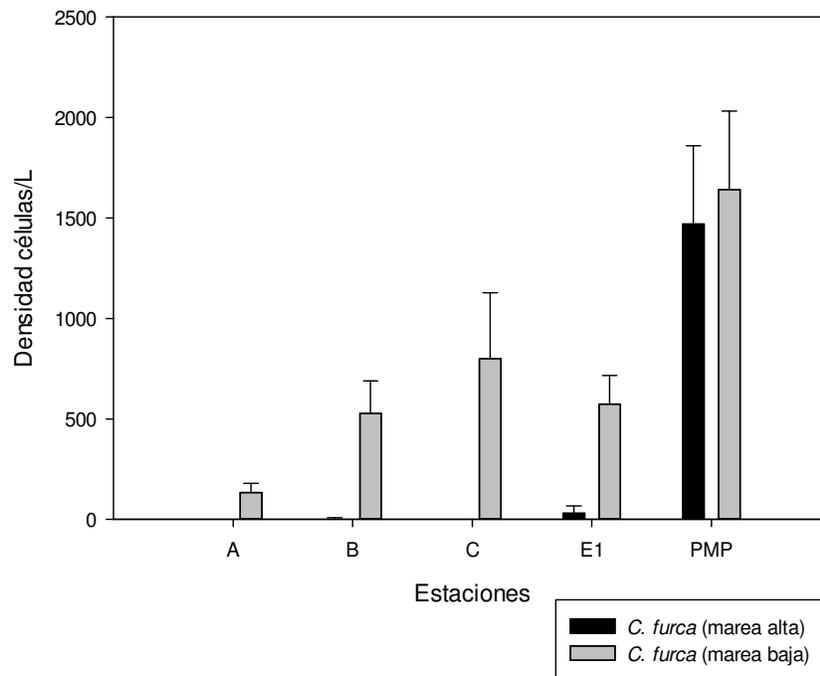


Figura 16: Densidad poblacional de *C. furca* durante el mes de junio (M3)
Las barras representan la desviación estándar.

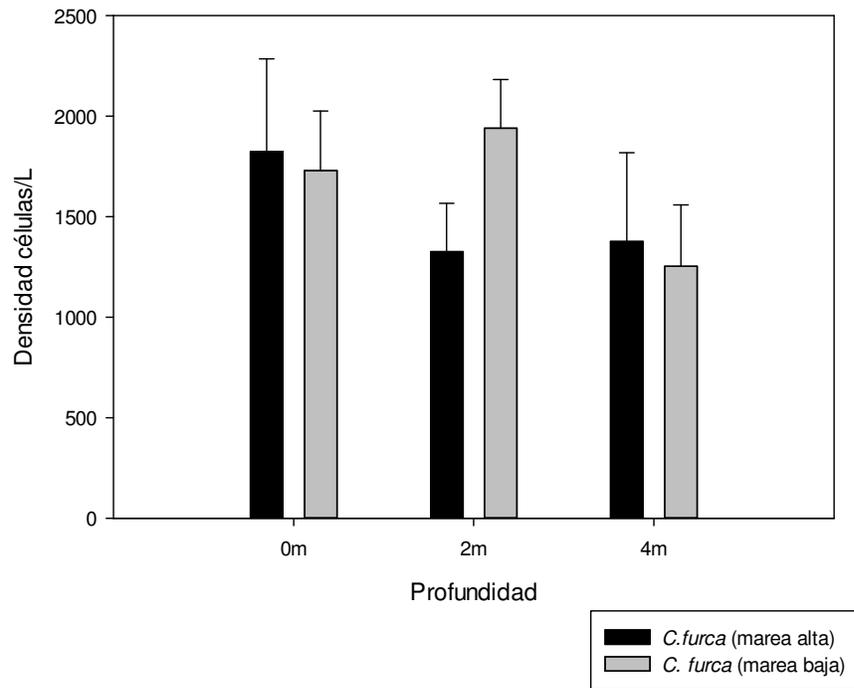


Figura 17: Densidad poblacional de *C. furca* en el punto más profundo de Laguna Grande durante el mes de junio (M3). Las barras representan la desviación estándar.

VI. Datos de las densidades de *P. bahamense* y *C. furca* de otras bahías estudiadas y Laguna Grande.

TABLA 5: Promedios de las densidades de *Pyrodinium bahamense* y *Ceratium furca* en diferentes bahías en Puerto Rico. Adaptado de Sastre (2013)

Autor	Laguna/Bahía	Especie	Promedio	Dev. Std.	Max	Min
Walker, 1997	Bahía Fosforescente	<i>P. bahamense</i>	11947	12467	29268	1523
		<i>C. furca</i>	11612	12347	36148	1360
Soler-Figueroa, 2006	Bahía Fosforescente	<i>P. bahamense</i>	50618	81154	303053	9222
		<i>C. furca</i>	97850	232218	830199	1962
Walker, 1997	Puerto Mosquito	<i>P. bahamense</i>	70636	43743	165000	25000
		<i>C. furca</i>	1886	851	3700	850
Soler-Figueroa, 2006	Puerto Mosquito	<i>P. bahamense</i>	286411	159037	511882	3720
		<i>C. furca</i>	11172	6021	25613	2796
Sastre, 2013	Laguna Grande	<i>P. bahamense</i>	18960	21402	90978	1
		<i>C. furca</i>	2646	2883	11200	1
Estudio en curso	Laguna Grande	<i>P. bahamense</i>	14482	12871	43067	260
		<i>C. furca</i>	930	771	3098	1

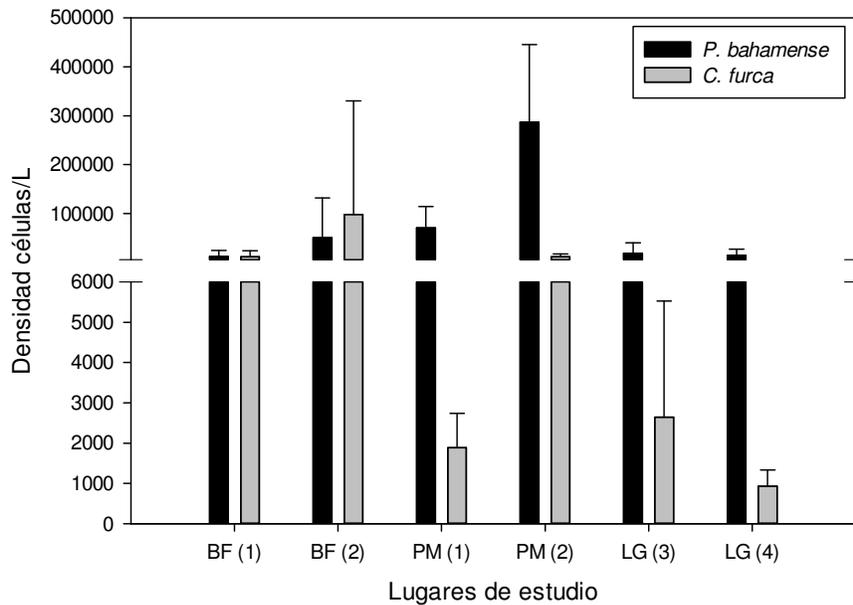


Figura 18: Promedios de las densidades de *Pyrodinium bahamense* y *Ceratium furca* en diferentes bahías en Puerto Rico. Las barras representan la desviación estándar. Bahía Fosforescente (BF), La Parguera; Puerto Mosquito (PM), Vieques; Laguna Grande (LG), Fajardo. (1) Walker. 1997; (2) Soler-Figueroa, 2006; (3) Sastre, 2013; (4) este estudio. Adaptado de Sastre (2013)

DISCUSIÓN

Laguna Grande, es una bahía bioluminiscente cuya conexión con el mar es por un canal largo (1.5km), estrecho (5m) y llano (1m) (Zayas 1979; Soler-López & Santos 2010; Sastre et al., 2013), lo cual provoca una dinámica de circulación de agua nunca antes descrita para este tipo de lagunas, si se compara con otros cuerpos de agua similares en Puerto Rico. Factores como la dirección del viento (Small, 1963; Cintrón, 1969; Seliger et al., 1971), los patrones de precipitación de la zona (Seixas, 1983; Sastre et al., 2013), el intercambio de agua (Carpenter et al., 1968; Seliger et al., 1971; Seixas, 1988) y la marea (Coker & González, 1960; Margalef et al., 1961) también influyen en la dinámica poblacional que se genera en un sistema como este.

En este estudio se tomaron datos para medir el efecto de la marea en la dinámica poblacional de *Pyrodinium bahamense* var. *bahamense* que es el responsable de la bioluminiscencia en algunas bahías y lagunas del país (Margalef 1957) y *Ceratium furca*, que siendo un dinoflagelado más resistente a alteraciones en el ambiente y en altas densidades podría opacar la bioluminiscencia (Walker, 1997; Soler-Figueroa, 2006).

Temperatura, salinidad y precipitación:

Los valores hidrográficos obtenidos durante este estudio son cónsonos con reportes de otros autores (tabla 6), por lo tanto, se consideran normales para el lugar de estudio (Soler-López & Santos, 2010; Sastre et al., 2013).

TABLA 6: Parámetros fisicoquímicos observados en estudios previos y en este estudio en las diferentes bahías y lagunas de Puerto Rico

Autor	Bahía/Laguna	Temperatura °C	Salinidad ‰
Walker, 1997	Puerto Mosquito	25.8-30.8	30-32
Soler-Figueroa, 2006		22-30	33.8-37.5
Walker, 1997	Bahía Fosforescente	25.7-32.2	33-37
Soler-Figueroa, 2006		26.3-30	33.3-37.8
Soler-López, 2011	Laguna Grande	24.3-30.4	39.9-40.4
Sastre, 2013		25.7-34	17.8-42.2
Estudio en curso		26-29	35-39

Es importante conocer los patrones de precipitación porque episodios de mucha lluvia podrían alterar la salinidad del lugar (Soler-Figueroa, 2006; Sastre et al., 2013, Capella & González, sin publicar) provocando cambios en las poblaciones de dinoflagelados adicional a que las escorrentías traen consigo nutrientes. Algunos autores han encontrado aumento en las poblaciones de algunas especies (Glynn et al, 1964; Gold, 1965) mientras otros autores reportan disminuciones de otras especies (Seixas, 1988) asociado a los patrones de lluvia. Durante este estudio no hubo ningún evento de lluvia significativo. En el análisis de resultados solo se comparan M1 y M2 ya que M3 se realizó con una logística diferente. Entre los meses de febrero (M1) y abril (M2), este último presentó un valor promedio mayor para precipitación. El valor promedio máximo para todo el estudio se reporta para el mes de junio (tabla 3). Sastre et al. (2013) observó una alta densidad de *P. bahamense* en Laguna Grande durante los meses de abril a septiembre en comparación a los meses de octubre a febrero que no llueve tanto. Esto podría explicar el aumento en densidad poblacional observado en este estudio durante el mes de abril ya que estos episodios suelen aportar nutrientes, cambiando así la composición de las especies pláncicas.

En un sistema natural como las bahías o lagunas bioluminiscentes, existen diferentes procesos que parecen influenciar la dinámica poblacional de las especies de dinoflagelados. El intercambio de agua en el lugar es de particular importancia. Sabiendo el patrón de circulación de cada bahía se conoce que las variaciones en bioluminiscencia se deben al patrón de flujo de corrientes (Carpenter & Seliger, 1968). Cada bahía tiene su propia tasa de intercambio de agua. Si esta se altera, se disminuye la bioluminiscencia y explica la distribución superficial de los dinoflagelados (Seixas, 1988). Margalef (1961) propuso un mecanismo general de circulación de agua para Bahía Fosforescente para explicar la retención de *P. bahamense* así como otras especies pláncicas. Este patrón fue descrito luego para Puerto Mosquito en Vieques.

La Bahía Fosforescente y Puerto Mosquito son dos bahías que han sido bien estudiadas y se han comparado densidades poblacionales de ambas por años. La diferencia principal entre estas dos bahías y Laguna Grande es la conexión que tiene con el mar. Aún no se ha desarrollado una investigación donde se describa el patrón de circulación en Laguna Grande. Sin embargo, se puede notar a simple vista la turbulencia que se genera en el canal en cada movimiento de mareas, causando una mezcla en la columna de agua. El paso de agua a través de un canal largo y estrecho genera una dinámica diferente y turbulenta, por lo que el patrón de circulación termohalina propuesto por Margalef (1961) y luego descrito por Seliger (1971) no aplica para Laguna Grande (Sastre et al., 2013). Al subir la marea, el agua pasa de un espacio pequeño y largo (canal) a un espacio grande (laguna) y al salir el agua ocurre lo contrario. De esta manera, se crea un ambiente de constante turbulencia en lugar de entrada y salida del agua (la boca del canal hacia la laguna). Por lo tanto, no es posible que se genere una circulación donde una masa

de agua desplazada por el viento entra a la laguna por superficie y luego sale por el fondo. En Laguna Grande la turbulencia del canal no lo permite. Para entender mejor esta dinámica no solo se debe hacer estudios continuos que incluyan densidad de especies de dinoflagelados y demás fitoplancton, sino que se debe estudiar en detalle el patrón de circulación e intercambio de agua ya que no está totalmente claro hasta el momento.

Comparaciones temporales y espaciales en la densidad poblacional de dinoflagelados en Laguna Grande:



Figura 19: E1, E2, E3 (estaciones cerca del canal).
E4, E5 (estaciones lejos del canal)

Durante M1 (febrero) se pudo observar que la densidad de *Pyrodinium bahamense* var. *bahamense* fue mayor en la estación uno (E1) y en la estación tres (E3) (Fig. 10) durante la marea baja. Estas son las dos estaciones más cerca del canal (Fig. 19), por lo tanto, son las

primeras en ser impactadas por el movimiento de agua de entrada y de salida. Los datos demuestran que salen muchos organismos cada vez que sale el agua por acción de la marea (promedios E1: 9,483 células/L; E3: 7,659 células/L) y que son muy pocos los que regresan en la subida (promedios E1: 571 células/L; E3: 4,050 células/L). Este patrón se volvió a observar durante M2 (abril) con un promedio de 23,977 células/L cuando baja la marea y 505 células/L en la marea alta en E1 y un promedio de 31,917 células/L cuando baja la marea y 11,147 células/L en la marea alta en la estación tres (E3) (Fig. 11). Esto nos dice que la marea no es un factor de reclutamiento y que es la propia bahía la que provee las condiciones necesarias para mantener las poblaciones altas.

Aunque los valores obtenidos para las densidades de *Ceratium furca* fueron menores en comparación con los valores de *P. bahamense*, este dinoflagelado presentó el mismo patrón en relación al movimiento a lo largo del canal (Fig. 14). Muchos organismos salen de la laguna (E1: 418 células/L; E3: 1,288 células/L) en cada movimiento de agua guiado por la marea y al entrar nuevamente el agua no regresan los mismos (E1: 173 células/L; E3: 2,201 células/L). De igual forma se presenta este patrón para *C. furca* en M2 (Fig. 15).

Para las estaciones más retiradas del canal (E4 y E5) (Fig. 19) los valores de densidad para *P. bahamense* y de *C. furca* fueron mayores durante la marea alta que durante la bajada de la marea, tanto en M1 (Fig. 10) como en M2 (Fig.11). Tomando en consideración la posibilidad de que el agua al entrar, circule en contra de las manecillas del reloj (Capella & González, sin publicar), se podría explicar que estas estaciones no son impactadas directamente por la bajada de la marea en la turbulencia que se forma en el “embudo” cerca del canal. Prestando atención a la posición

fisiográfica del canal y al posible movimiento de agua durante un evento de marea alta, esta podría entrar a la laguna por la parte Este, llegando al Norte donde el agua es más serena. Entonces baja la masa de agua llena de nutrientes y de organismos, formando un patrón de circulación y manteniendo de esta forma las poblaciones altas. Es decir, no existe un patrón de circulación termohalina, sino que es una circulación “tipo remolino”.

El propósito de añadir un muestreo adicional (M3) con una logística distinta, fue el estudiar el canal completo (estaciones A, B y C) y el punto más profundo de Laguna Grande (estación PMP). Los datos del canal confirman que una vez los organismos salen de la bahía son muy pocos los que regresan. El valor promedio de los datos del canal y de E1 durante marea baja es de 22, 438 células/L para *P. bahamense* (Fig. 12) y de 508 células/L para *C. furca* (Fig, 16). Al subir la marea el valor promedio fue de 870 células/L para *P. bahamense* y al subir la marea el valor promedio fue de 8 células/L para *C. furca*, confirmando una vez más que el canal no es un factor de reclutamiento para estos organismos pláncnicos. De particular interés es el punto más profundo de la bahía, que dada su profundidad se obtuvieron datos de tres profundidades: superficie (0m), dos metros (2m) y cuatro metros (4m). El punto más profundo de Laguna Grande está ubicado al Oeste de la laguna, donde en el pasado estaba abierto (Soler-López & Santos 2010; Lane et al 2013) permitiendo así la unión con el Océano Atlántico. Es por esto que Laguna Grande es más profunda en la parte Oeste y más llana en la parte Este. En esta estación se pudo observar una densidad bien alta a lo largo de toda la columna. Para el lugar más profundo (PMP) se observó una distribución vertical uniforme indicando acumulación de los organismos en el área más profunda a lo largo de toda la columna de agua (0m-4m). Con un valor promedio en marea baja de 25, 208 células/L y para marea alta 40,084 células/L (Fig. 13).

Siendo este el lugar de mayor densidad de *P. bahamense* en todo el estudio. Al encontrar un lugar donde la densidad es alta a lo largo de toda la columna de agua, podríamos identificar a esta estación como un foco generador localizado en un área serena, donde no recibe la acción turbulenta del canal. Cabe señalar que la alta densidad en esta área de la laguna podría ser una estrategia desarrollada por los mismos organismos para mantener las poblaciones o ser uno de los factores que este ayudando a compensar la bahía por los organismos que se van a lo largo del canal cuando la marea baja. En cambio *C. furca* tuvo unos promedios de 1,641 células/L al bajar la marea y un promedio de 1,510 células/L cuando esta sube (Fig. 17). Aunque la población de *P. bahamense* es numéricamente mayor, la población de *C. furca* se ve estable, no varía con el movimiento de agua en esta estación, que es la que está más retirada del canal.

Parece poco probable que un solo factor es responsable de los patrones que se observan en estos sistemas naturales, sino es una combinación de muchos factores. Coker & Gonzalez (1960) reportan que adicional a los factores conocidos (fisografía, sistemas de mangles que circundan, circulación) las condiciones existentes de la marea también es un factor que contribuye a la acumulación de fitoplancton en las bahías. Margalef (1961) sostuvo que el mantenimiento de una población densa de *P. bahamense* era producto de una serie de circunstancias favorables relacionadas a la forma de la bahía y que la marea no tiene mucha importancia en relación a las comunidades litorales, pero las corrientes que producen estas mareas pueden afectar notablemente el desarrollo de las comunidades pláncicas en bahías poco profundas (Soler-Figueroa, 2006). Cintrón (1969) relaciona los eventos de lluvia con un cambio en la concentración de clorofila-a y la producción primaria. Smayda (1980) sugiere que el agua de mar tiene la habilidad para mantener cambios en el crecimiento de los organismos anual,

temporal o regionalmente. El viento y la corriente pueden afectar los parchos moviéndolos a otras áreas en la bahía afectando de esta manera, su distribución horizontal y vertical (Seixas, 1988) y afectando la determinación de su abundancia (Walker, 1997). Las condiciones hidrográficas, como marea y viento, así como el comportamiento de los dinoflagelados (fototaxis) se piensa que son factores que apoyan las poblaciones pláncicas en ambientes someros (Hernández-Becerril & Navarro, 1996). Aunque no se tiene información de patrones de vientos durante este estudio para la época de muestreo, este pudiera ser un factor que afecte la distribución de las poblaciones en esta laguna. Mientras, Walker (1997) sugiere que el tamaño de la bahía podría influenciar en el impacto de ciertos parámetros como la lluvia. Una combinación como la naturaleza semi-aislada del área, vientos prevalecientes, procesos que promueven la disponibilidad de nutrientes (precipitación, reciclaje de nutrientes, mezclas turbulentas) así como estrategias y características específicas de las especies estudiadas contribuyen a la recurrencia y florecimiento de estas especies en lugares específicos dentro de la bahía (Cedeño, 2008).

Laguna Grande tiene menos intercambio de agua con el océano debido a su canal largo, estrecho, somero y turbulento que limita el movimiento de agua (Sastre et al., 2013). Este pudiera ser uno de los factores que domina la dinámica poblacional en este cuerpo de agua ya que existe una restricción de agua provocando un retraso de dos horas (Capella & González, sin publicar) entre el pico de marea alta en el mar (Estación NOAA - Playa Fajardo) y el pico dentro de la laguna. Esta conexión provoca tiempos de residencia más largos permitiendo la acumulación o retención de sustancias húmicas y nutrientes (Sastre et al., 2013) o remineralización de estos cuando no hay lluvia, manteniendo así las poblaciones de dinoflagelados. El tiempo de residencia promedio reportado para Laguna Grande es de 7.7 días

(Soler-López & Santos, 2010). La mayoría de las bahías bioluminiscentes en Puerto Rico pudieran tener tiempos de residencia más cortos por estas tener una conexión con el mar ancha y corta (Sastre et al., 2013). Las variaciones en el fitoplancton son el resultado de interacciones complejas de factores biológicos y químicos que se generan en el agua y de la interacción de factores físicos que rompen con estas estructuras (Seixas, 1988). Nuevamente es una acción recíproca de varios factores y procesos los cuales interactúan en conjunto para explicar la variabilidad que observamos en sistemas como las lagunas o bahías bioluminiscentes.

Este estudio se enfocó en la influencia de las fluctuaciones de la marea en la dinámica poblacional de *Pyrodinium bahamense var bahamense* y *Ceratium furca*. Para Laguna Grande se han reportado densidades altas de estos dinoflagelados con unos valores promedios para *P. bahamense* de 90, 978 células/L y para *C. furca* de 11, 200 células/L (Sastre et al., 2013). El valor promedio máximo reportado en este estudio para *P. bahamense* fue de 43,067 células/L y para *C. furca* fue de 3,098 células/L, valores que están dentro de los ya reportados para Laguna Grande y otras bahías (Tabla 5, Fig. 18). Los datos obtenidos contribuyen al mejor entendimiento de este sistema. Se necesitan estudios continuos para entender los aspectos biológicos, químicos y físico de unas poblaciones de organismos cuya dinámica podría cambiar diariamente. Durante este estudio se puede concluir que las poblaciones de los dinoflagelados *Pyrodinium bahamense* y *Ceratium furca* no dependen de la marea para mantenerse dentro de Laguna Grande. Los datos demuestran que los organismos que salen cuando baja la marea no regresan cuando esta sube, siendo la misma laguna la que provee las condiciones para mantener dichas poblaciones. Es decir, que hay partes en estos sistemas que pudieran contar con condiciones específicas para mantener las poblaciones de ciertas especies del fitoplancton.

CONCLUSIONES

1. El comportamiento de las mareas aparenta ser uno de los factores principales en las variaciones de la densidad poblacional de *Pyrodinium bahamense* var. *bahamense* y *Ceratium furca*. Se observó claramente que durante marea baja los individuos cerca de la boca de la laguna son arrastrados mar afuera y durante la marea alta estos no regresan. Dentro de la laguna, las poblaciones más internas se pueden resguardar logrando mayor reproducción, de las cuales saldrán individuos que irán llegando a otras partes de la laguna.
2. Durante los tres muestreos que se hicieron en este estudio, el dinoflagelado numéricamente dominante fue *Pyrodinium bahamense* con un rango de entre 260células/L-43,066 células/L y una concentración promedio de 14,482 células/L.
3. Durante el mes de abril hubo mayor densidad poblacional de *Pyrodinium bahamense*, esto puede estar relacionado a un aumento en la penetración de luz, fenómeno identificado en trabajos previos. Una cobertura más baja de nubes y una mayor penetración de luz tienen la capacidad de estimular la producción del fitoplancton.
4. Durante la marea baja salen muchos organismos por el canal (promedio de 18,412 células/L), al subir la marea estos organismos no regresan (promedio de 3,183 células/L). Por lo tanto, la marea no es un factor de reclutamiento para las poblaciones de *Pyrodinium bahamense* ni para *Ceratium furca* dentro de la laguna. Por el contrario, este

hecho representa una pérdida de organismos dentro de la laguna. Estos organismos que salen entonces deben jugar un papel muy importante en el abastecimiento de la comunidad de mangles aledaña y de su supervivencia, haciendo a la laguna no solo única por su bioluminiscencia sino también porque es un ecosistema continuo para la región. Esta pérdida es también importante en la conectividad genética con las poblaciones de *Pyrodinium bahamense* en el Caribe. A pesar de que no existe el reclutamiento, parte de la población debe alcanzar los límites en donde haya aportación para la conectividad genética.

5. La estación más profunda mantiene poblaciones abundantes. En esta estación hay más espacio físico para la distribución de los organismos, por lo tanto debe proveer a estas especies diferentes microclimas de fácil acceso, donde quizás podrían compensar de forma más efectiva su tasa metabólica e incrementar sucesos reproductivos para que sea un foco generador.
6. Se recomienda hacer estudios futuros donde se incluya el patrón de circulación en Laguna Grande.

LITERATURA CITADA

- Burkholder, P. R., & Burkholder, L. M. (1958). Studies on B vitamin in relation to productivity on Bahía Fosforescente, Puerto Rico. *Bulleting of Marine Science of the Gulf and Caribbean*, 8(3), 201-223.
- Burkholder, P. R., Burkholder, L. M., & Almodóvar, L. R. (1967). Carbon assimilation of marine flagellates blooms in neritic waters of Southern Puerto Rico. *Bulletin of Marine Science*, 17(1), 1-15.
- Buchanan, R. J. (1968). Studies at Oyster Bay in Jamaica, West Indies IV. Observations on the morphology and asexual cycle of *Pyrodinium bahamense* (Plate). *Journal of Phycology*, 4 (4), 272-277.
- Carlsson, P., & Granéli, E. (1993). Availability of humic bound nitrogen for phytoplankton. *Estuarine Coastal and Shelf Science*, 36(6), 433-447.
- Carpenter, J. H., & Seliger, H. H. (1968). Studies at Oyster Bay in Jamaica, West Indies. II. Effect of Flow patterns and Exchange on bioluminescent distributions. *Journal of Marine Research*, 26(3), 256-272
- Carvajal, J. R. (1976). *Factores que afectan la bioluminiscencia en algunos sistemas estuarinos y marinos de Puerto Rico*. Tercer Simposio del DRNA, P.R. 18-55 p.
- Cedeño, D.J. (2008). Spectral properties and population dynamics of the harmful dinoflagellate *Cochlodinium polykrikoides* (Margalef) in Southwestern Puerto Rico. PhD Thesis. University of Puerto Rico, Mayagüez. 180p.
- Cintrón, G. (1969). *Seasonal fluctuations in a tropical bay*. MS Thesis. University of Puerto Rico, Mayagüez. 53p.
- Coker, R. E., & González, J. G. (1960). Limnetic copepod populations of Bahía Fosforescente and adjacent waters of Puerto Rico. *J. Elisha Mitchell Scient. Soc.*, 76: 8-28.
- Florentine, C. (2007). *Stable isotope analysis of sedimentary organic matter from bioluminescent bays in Vieques, Puerto Rico, suggest a link between mangrove decay and bioluminescence*. 20th Annual Keck Symposium. College of Wooster.
- Gilbes, F., & Armstrong, R. (2007). *Contaminant and erosion control baseline database for the Puerto Mosquito watershed, Vieques, PR*. University of Puerto Rico Sea Grant College Program.
- Glynn, P. W., Almodóvar, L. R. y González, J. G. (1964). Effects of Hurricane Edith on marine life in La Parguera, Puerto Rico. *Carib. J. Sci.* 4:335-345

- Gold, K. (1965). A note on the distribution of luminescent dinoflagellates and water constituents in Phosphorescent Bay, Puerto Rico. *Ocean. Sci.* 1:77-80
- Gómez, F. (2013). Reinstatement of the dinoflagellate genus *Tripos* to replace *Neoceratium*, marine species of *Ceratium* (Dinophyceae, Alveolata). *CICIMAR Océánides*, 28(1), 1-22.
- Harvey, E. N. (1952). *Bioluminescence*. New York, USA: Academic Press. 149 p.
- Hastings, J. W. (1983). Chemistry and control of luminescence in marine organisms. *Bulleting of Marine Science*, 33(4), 818-828.
- Hernández, D. U., Navarro, N. (1996). Thecate dinoflagellates (Dinophyceae) from Bahía Fosforescente, Puerto Rico. *Rev. Biol. Trop.*, 44(2):465-475.
- Lane, C. S., Clark, J. J., Knudsen, A., & McFarlin, J. (2013). Late-Holocene paleoenvironmental history of bioluminescent Laguna Grande, Puerto Rico. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 369: 99-113.
- Lee, S.Y. (1995). Mangrove outwelling: a review. *Hidrobiología*, 295(1-3), 203-212.
- Margalef, R. (1957). Fitoplancton de las costas de Puerto Rico. *Investigación Pesquera*, 5(1), 39-52.
- Margalef, R., & González, J. G. (1958). *Densification of phytoplankton in the vicinity of a shallow coast subjected to intense evaporation*. Proceedings of the 2nd meeting of the Association of Island Marine Laboratories. 1: 14-15.
- Margalef, R. (1961). Hidrografía y fitoplancton de un área marina de la costa meridional de Puerto Rico. *Investigación Pesquera*, 18 (1), 33-96.
- Odum, W. E., McIvor, C. C., & Smith, T. J. (1982). *The ecology of mangroves in South Florida: a community profile* (publication FWS/OBS-81/24). Washington, DC, USA: U. S. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services.
- Padilla, E., Robles, M., Ferrán, N., Conde, S., & Santolíquido, D. (2002). *Serie Educativa: Bioluminiscencia...mares de fuego*. Fideicomiso de Conservación de Puerto Rico. Tomo 1 Número 6.
- Prakash, A., & Rashid, M. A. (1968). Influence of humic substances on the growth of marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 13 (1), 598-606.
- Phlips, E.J., Bladylak, S., Bledsoe, E., & Cichra, M. (2006). Factors affecting the distribution of *Pyrodinium bahamense* var. *bahamense* in coastal waters of Florida. *Marine Ecology Progress Series*, 322, 99-115.

- Sanjuan, A.E., & González, J.G. 1999. *Inventario de embarcaciones visitantes de la Bahía Fosforescente de La Parguera y su relación con fases de la luna, meses de muestreo e ingresos económicos generados por la bahía*. Informe presentado para el Fideicomiso de Conservación de P.R. 27p.
- Sastre, M., Sánchez E., Flores, M., Astacio, S., Rodríguez, J., Santiago, M., Olivieri, K., Francis, V., & Núñez, J. (2013). Population fluctuations of *Pyrodinium bahamense* and *Ceratium furca* (Dinophyceae) in Laguna Grande, Puerto Rico, and environmental variables associated during a three-year period. *Revista de Biología Tropical*, Vol. 61(4), 1799-1813.
- Seixas, C.E. (1983). *Algunas variaciones en la dinámica del fitoplancton en dos bahías del suroeste de Puerto Rico*. Tesis de Maestría, Universidad de Puerto Rico, Mayagüez. 92p.
- Seixas, C.E. (1988). *Patrones de distribución espacial y sucesión temporal en poblaciones de dinoflagelados de la Bahía Fosforescente, Puerto Rico*. Tesis Doctoral, Universidad de Puerto Rico, Mayagüez. 88p.
- Seliger, H. H., Fastie, W.G., Taylor, W.R., & McElroy, W. D. (1962). Bioluminescence of marine dinoflagellates. *Journal of General Physiology*, 45:1003-1017.
- Seliger, H. H., & McElroy, W.G. (1968). Studies at Oyster Bay in Jamaica, West Indies. Intensity patterns of bioluminescence in a natural environment. *Journal of Marine Research*, 26(2), 244-255.
- Seliger, H. H., Carpenter, J. H., Loftus, M., & McElroy, W. D. (1970). Mechanisms of the accumulation of high concentrations of dinoflagellates in a Bioluminescent Bay. *Limnology and Oceanography*, 15(2), 234-245.
- Seliger, H. H., Carpenter, J.H., Loftus, M., Biggley, W.H., & McElroy, W. D. (1971). Bioluminescence and phytoplankton successions in Bahía Fosforscente, Puerto Rico. *Limnology and Oceanography*, 16(4), 608-622
- Small, L. F. (1963). Effect of wind in the distribution of chlorophyll a in Clear Lake, Iowa. *Limnology and Oceanography*, 8(4), 426-432.
- Smayda, T.J. (1970). Growth potential bioassay of water masses using diatom cultures: Phosphorescent Bay (Puerto Rico) and Caribbean Waters. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, 20: 172-194.
- Soler-Figueroa, B. M. (2006). *Comparación temporal y espacial de factores bióticos y abióticos en la Bahía Bioluminiscente en La Parguera y Puerto Mosquito en Vieques*. Tesis de Maestría. Universidad de Puerto Rico, Mayagüez. 94p.

- Soler-Figueroa, B. M., & Otero, E. (2014). The Influence of Rain Regimes and Nutrient Loading of the Abundance of Two Dinoflagellates Species in a Tropical Bioluminescent Bay, Bahía Fosforescente, La Parguera, Puerto Rico. *Estuaries and Coasts*, 38 (1): 84-92
- Soler-López, L., & Santos, C. (2010). *Selected hydrologic, water-quality, biological, and sedimentation characteristics of Laguna Grande, Fajardo, Puerto Rico, March 2007-February 2009*. (USGS Scientific Investigation Report 2010-5071).
- Streidinger, K. A. (1973). Phytoplankton ecology: a conceptual review based on eastern Gulf of Mexico research. *CRC Critical Reviews in Microbiology* 3: 49-67.
- Streidinger, K. A., & Tangen, K. (1997). Dinoflagellates in C. R. Tomas (Ed.) *Identifying marine Phytoplankton* (472-473). San Diego, California, USA: Academic Press.
- Walker, L.A. (1997). *Population dynamics of dinoflagellates in two bioluminescent bays: Bahía Fosforescente and Puerto Mosquito, Vieques*. M.S. Thesis, University of Puerto Rico, Mayagüez. 51p.
- Weaver, P., Ramírez, J. L., & Coll, J. L. (1998). *Las Cabezas de San Juan Nature Reserve (El Faro)* (General Technical Report IITF-5). Río Piedras, Puerto Rico: United States Department of Agriculture, United States Forest Service, International Institute of Tropical Forestry.
- Wetzel, H. H., & Likens, G. E. (2000). *Limnological analyses*. Heidelberg, Germany: Springer Verlag.
- Zayas, J.M. (1979). *Some aspects of the ecology of a coastal lagoon*. Center for Energy and Environmental Research Operated by the University of Puerto Rico. 73p.

APÉNDICE A: Horas de muestreo

muestreo	marea	estación	hora	temperatura °C	salinidad ‰
M1	subiendo	1	8:05 AM	26	37
M1	subiendo	2	8:56 AM	27	37
M1	subiendo	3	9:33 AM	27	37
M1	subiendo	4	10:10 AM	27	36
M1	subiendo	5	10:51 AM	27	37
M1	bajando	1	1:25 PM	28	35
M1	bajando	2	1:40 PM	28	36
M1	bajando	3	2:10 PM	28	36
M1	bajando	4	2:30 PM	28	36
M1	bajando	5	2:49 PM	28	36
M2	bajando	1	4:12 PM	29	37
M2	bajando	2	4:50 PM	29	37
M2	bajando	3	5:05 PM	29	38
M2	bajando	4	5:28 PM	29	38
M2	bajando	5	5:48 PM	29	40
M2	subiendo	1	11:03 PM	28	39
M2	subiendo	2	10:49 PM	28	39
M2	subiendo	3	10:24 PM	28	40
M2	subiendo	4	9:58 PM	28	40
M2	subiendo	5	9:38 PM	28	40
M3	bajando	A	3:06 PM	29	35
M3	bajando	B	3:28 PM	29	35
M3	bajando	C	3:42 PM	29	35
M3	bajando	1	4:02 PM	29	35
M3	bajando	PMP	4:28 PM	29	35
M3	subiendo	A	11:07 PM	28	36
M3	subiendo	B	10:53 PM	28	36
M3	subiendo	C	10:35 PM	28	36
M3	subiendo	1	9:55 PM	28	36
M3	subiendo	PMP	9:07 PM	28	36

APÉNDICE B: Comparación de las tres bahías o lagunas bioluminiscentes en Puerto Rico

BAHIA O LAGUNA	AREA	PROFUNDIDAD PROMEDIO	ABERTURA
Puerto Mosquito	0.7 km ²	2.7 m	ancha y corta
Bahía Fosforescente	0.2 km ²	3.5 m	ancha (100-150 m) y corta
Laguna Grande	0.5 km ²	3 m	Estrecha y larga

Walker (1997); Soler- Figueroa (2006) y Soler- López & Santos (2010)