

Occurrence of a subsurface anticyclonic eddy, fronts, and *Trichodesmium* spp. over the Campeche Canyon region, Gulf of Mexico

Ocurrencia de un giro anticiclónico, frentes y *Trichodesmium* spp. sobre la región del Cañón de Campeche, Golfo de México

J Aldeco^{1,3}, MA Monreal-Gómez², M Signoret¹, DA Salas-de León^{2*}, DU Hernández-Becerril²

¹ Departamento El Hombre y su Ambiente, Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco, Calzada del Hueso 1100, Col. Villa Quietud, 04960 México DF, México.

² Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior S/N, Cd. Universitaria, 04510 México DF, México. * E-mail: salas@mar.icmyl.unam.mx

³ Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior S/N, Cd. Universitaria, 04510 México DF, México.

Abstract

Eddies and fronts created by geostrophic balance between counter-rotating currents are hydrodynamic processes that concentrate or dilute plankton and suspended material by physical processes of accumulation, retention, or dispersion. Over Campeche Canyon, in the southern Gulf of Mexico, observations revealed an anticyclonic eddy, a cyclonic current off the continental shelf, and an associated thermal front in their common boundary. Along this front there was high *Trichodesmium* spp. occurrence. Three water masses were found in the upper 120 m layer: Caribbean Tropical Surface Water (CTSW), Caribbean Subtropical Underwater (CSUW), and Gulf Common Water (GCW). The frontal zone between the warm core and cyclonic circulation was observed below the hot summertime mixed layer. The presence of *Trichodesmium* spp. was associated with the front, indicating its influence on the distribution of this diazotrophic cyanobacterium that enters the Campeche Canyon region via modified CTSW. The associated phytoplankton was dominated by tropical oceanic species of diatoms and dinoflagellates, especially species of *Ceratium*.

Key words: anticyclonic eddy, fronts, *Trichodesmium*, Campeche Canyon, Gulf of Mexico.

Resumen

Los giros y frentes creados por balance geostrofico entre corrientes que rotan en sentido contrario son procesos hidrodinámicos que concentran o diluyen plancton y material en suspensión mediante procesos físicos de acumulación, retención o dispersión. Sobre la región del Cañón de Campeche, en el sur del Golfo de México, se ha observado un giro anticiclónico, una corriente ciclónica frente a la plataforma continental y un frente térmico asociado que se presenta en la frontera común. A lo largo de este frente hay gran abundancia de *Trichodesmium* spp. En la capa superior de 120 m se identificó la presencia de tres masas de agua: Agua Tropical Superficial del Caribe (CTSW), Agua Subtropical Subsuperficial del Caribe (CSUW) y Agua Común del Golfo (GCW). La zona frontal entre el núcleo cálido y la circulación ciclónica se observó por debajo de la cálida capa de mezcla de verano. La mayor abundancia de *Trichodesmium* spp. estuvo asociada al frente que mostró su influencia sobre la distribución de esta cianobacteria diazotrófica que llega a la región del Cañón de Campeche como parte del CTSW modificada. El fitoplancton asociado estuvo dominado por especies oceánicas tropicales de diatomeas y dinoflagelados, particularmente especies del género *Ceratium*.

Palabras clave: giro anticiclónico, frentes, *Trichodesmium*, Cañón de Campeche, Golfo de México.

Introduction

Campeche Canyon and De Soto Canyon are the two most important physiographic features of the Gulf of Mexico, but the hydrodynamic conditions associated with them have yet to be studied in detail. It is assumed that these canyons govern the hydrodynamics and distribution of sediments, giving rise to microenvironments (Escobar-Briones *et al.* 2008), and that they play an important role in the regional structure of currents (Salas-de León *et al.* 2004). On the other hand, eddies and

Introducción

El Cañón de Campeche y el Cañón De Soto son los dos rasgos fisiográficos más importantes del Golfo de México. Las condiciones hidrodinámicas en torno a estos rasgos batimétricos aún no han sido estudiadas en detalle. Se considera que estos cañones condicionan la hidrodinámica y la distribución de los sedimentos dando origen a micro ambientes (Escobar-Briones *et al.* 2008), y que juegan un papel importante en la estructura de las corrientes a nivel regional (Salas-de León *et*

fronts created by geostrophic balance between counter-rotating currents are hydrodynamic processes that concentrate or dilute plankton and suspended material by physical processes of accumulation, retention, or dispersion (Franks 1992). The generation of subsurface eddies and their associated currents and fronts through eddy-continental slope interaction and canyons in the Gulf of Mexico, is a matter of special interest because this phenomenon could explain the occurrence of the unusually intense subsurface currents observed in the Gulf of Mexico (Oey and Zhang 2004) and of the seemingly related phytoplankton filaments.

The objective of this study was to analyze the eddies and fronts created by geostrophic balance between counter-rotating currents, *Thichodesmium* abundance, and the associated phytoplankton observed over the Campeche Canyon region, as well as the related hydrodynamic processes.

Study area

Campeche Canyon is a major transition zone in the southern Gulf of Mexico, considered to be the result of adjacent salt tectonics (Antoine and Bryant 1968). The canyon is an active area for the export of biogenic carbon (Escobar-Briones *et al.* 2008). It is a small, topographically complex region located in the northeastern part of Campeche Bay (western Campeche Bank) in the southern Gulf of Mexico. It extends from approximately 160 m depth at the shelf break to ~2800 m at its deepest point (fig. 1), and it is 125 km long and 30 km wide at the center (Creager 1958).

Surface and subsurface water masses in the Gulf of Mexico are of both local and external origin. Gulf Common Water (GCW; $T \sim 22.5^{\circ}\text{C}$ and $36.3 \leq S \leq 36.4$) (Vidal *et al.* 1994) forms locally, whereas Caribbean Tropical Surface Water (CTSW; $T > 28^{\circ}\text{C}$ and $S > 36.4$) originates externally, flowing into the Gulf of Mexico in the uppermost layer of the Yucatan Current. Below this water mass lies Caribbean Subtropical Underwater (CSUW; $22.2 < T < 26^{\circ}\text{C}$ and $36.4 < S < 36.7$) (Schroeder *et al.* 1974). CTSW is driven by trade winds and increases in temperature and salinity as it moves to the west of Campeche Bank (Nowlin 1972, Schroeder *et al.* 1974, Furnas and Smayda 1987). CSUW enters in the main flow of the Loop Current. Part of this water is transported to the western Gulf of Mexico, while another part contributes significantly to the volume of the anticyclonic rings that are detached by the Loop Current or leaves the Gulf of Mexico via the Florida Strait.

In the southeastern part of the study area a noticeable thermal gradient was observed toward the shelf break of Campeche Bank, which corresponded to a tilting up (doming) of low-oxygen midwater near the base of the mixed layer. This doming of isotherms along the margin of the Campeche escarpment is likely an upper-ocean response to the sharp gradient in depth between the outer continental shelf and the canyon. The doming of subsurface water along the Campeche escarpment and at the head of the canyon, as denoted by locally low oxygen values, plays an important role in the

al. 2004). Por otro lado, los giros y frentes formados por balance geostrofico entre corrientes que giran en sentido contrario, son procesos hidrodinámicos que concentran o diluyen plancton y material en suspensión mediante procesos físicos de acumulación, retención o dispersión (Franks 1992). La generación de giros subsuperficiales, sus corrientes y los frentes asociados que se forman por su interacción entre el talud continental y los cañones en el Golfo de México, es un tema de especial interés debido a que son fenómenos que pueden explicar la ocurrencia de intensas corrientes subsuperficiales poco comunes que se observan en el Golfo de México (Oey y Zhang 2004), así como de los filamentos de fitoplancton que se han observado asociados a estas corrientes.

En este estudio se analiza la relación existente entre los procesos hidrodinámicos de los giros y frentes creados por balance geostrofico entre corrientes que se desplazan en sentido contrario, y la abundancia de *Thichodesmium* y fitoplancton observados sobre la región del Cañón de Campeche.

Área de estudio

El Cañón de Campeche es una zona de transición en el sur del Golfo de México. Se considera que es el resultado de procesos tectónicos adyacentes (Antoine y Bryant 1968). El cañón es un área activa en cuanto a exportación de carbono biogénico (Escobar-Briones *et al.* 2008). Es una región pequeña y topográficamente compleja localizada en el noreste de la Bahía de Campeche (parte occidental del Banco de Campeche) en el sur del Golfo de México; se extiende desde aproximadamente 160 m de profundidad en el borde del talud continental hasta unos 2800 m en su punto más profundo (fig. 1), y tiene 125 km de largo y 30 km de ancho en la parte central (Creager 1958).

Las masas de agua superficiales y subsuperficiales en el Golfo de México son tanto de origen local como externo. El Agua Común del Golfo (GCW; $T \sim 22.5^{\circ}\text{C}$ y $36.3 \leq S \leq 36.4$) (Vidal *et al.* 1994) se forma localmente, mientras que el Agua Tropical Superficial del Caribe (CTSW; $T > 28^{\circ}\text{C}$ y $S > 36.4$) se forma fuera del golfo y fluye hacia él en la capa superficial de la Corriente de Yucatán. Debajo de esta masa de agua se encuentra el Agua Subtropical Subsuperficial del Caribe (CSUW; $22.2 < T < 26^{\circ}\text{C}$ y $36.4 < S < 36.7$) (Schroeder *et al.* 1974). El CTSW incrementa su temperatura y salinidad conforme se desplaza hacia el oeste del Banco de Campeche (Nowlin 1972, Schroeder *et al.* 1974, Furnas y Smayda 1987). Esta masa de agua superficial es empujada por el viento. El CSUW entra con el flujo principal de la Corriente de Lazo, una parte de ella se distribuye al oeste del Golfo de México, mientras que otra parte contribuye en gran medida al volumen del giro anticiclónico que se desprende de la Corriente de Lazo, o sale del Golfo de México por el Estrecho de Florida.

En la parte sureste del área de estudio se ha observado un marcado frente térmico en el borde del Banco de Campeche que coincide con un domo de baja temperatura a profundidades medias cerca de la base de la capa de mezcla. Este domo de isotermas a lo largo del escarpe de Campeche, generalmente es

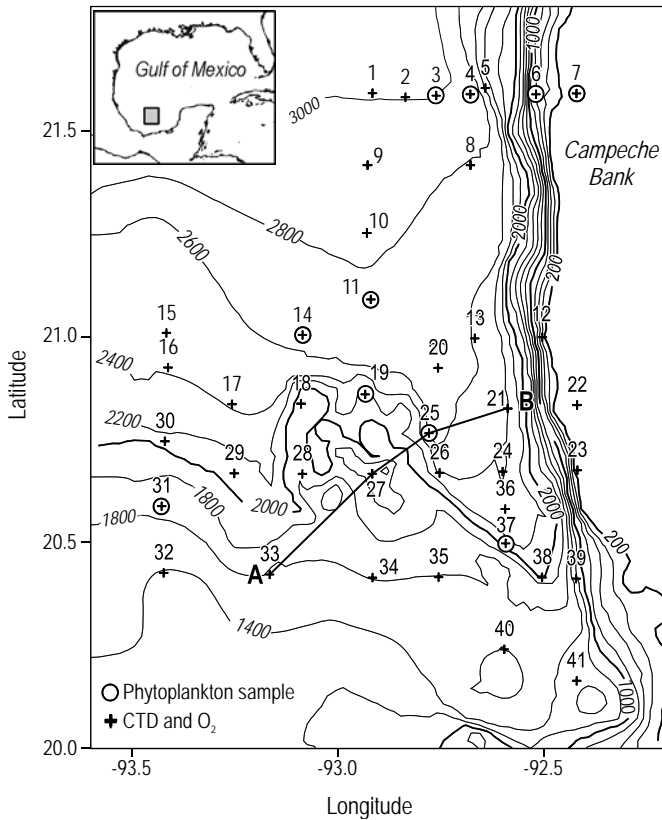


Figure 1. Campeche Canyon bathymetry (m), CTD and O_2 sampling stations (+), and phytoplankton sampling stations (O).

Figura 1. Batimetría del Cañón de Campeche (m); estaciones en las que se registraron parámetros hidrográficos usando CTD y se muestreo O_2 (+); estaciones en las que se tomaron muestras de fitoplancton (O).

biological patterns (Salas-de León *et al.* 2004, Escobar-Briones *et al.* 2008).

Few studies have been conducted on the planktonic communities of Campeche Canyon. Hernández-Becerril *et al.* (2008) observed a predominance of the coccolithophore *Emiliania huxleyi* and the diatom *Nitzschia bifurcata*. In summer, most of the zooplankton biomass occurs below the thermocline, in the upper 60 m layer (Mojica-Ramírez 2003). In winter, during the northerly wind season, the zooplankton community is dominated by copepods, and greater zooplankton abundance occurs above the thermocline as a result of the increase in the mixed layer thickness (Ramírez-Cruz 2005).

Material and methods

Hydrographic data and phytoplankton samples, including *Trichodesmium* trichomes, were collected aboard the R/V *Justo Sierra* (owned by the National Autonomous University of Mexico) from 6 to 15 August 1999. A Neil Brown Mark III CTD was used to record conductivity, temperature, and pressure at 41 stations. Salinity and potential density (σ_θ) were calculated following Fofonoff and Millard (1983). A General Oceanics rosette equipped with Niskin bottles was used to

una respuesta subsuperficial al fuerte gradiente de profundidad entre la parte externa de la plataforma continental y el cañón. El domo de agua intermedia en el escarpe de Campeche y en la cabeza del cañón, como se ha podido deducir de los bajos valores de oxígeno presentes, juega un papel importante en la distribución de estructuras biológicas (Salas-de León *et al.* 2004, Escobar-Briones *et al.* 2008).

Existen pocos estudios concernientes a las comunidades planctónicas sobre el Cañón de Campeche. Hernández-Becerril *et al.* (2008) encontraron una predominancia del coccolitofórido *Emiliania huxleyi* y de la diatomea *Nitzschia bifurcata*. En verano la mayor cantidad de biomasa zooplanctónica se encuentra debajo de la termoclina, en la capa superior de 60 m de profundidad (Mojica-Ramírez 2003), mientras que en invierno, durante la temporada de tormentas invernales localmente conocidas como “Nortes”, las comunidades de zooplancton estuvieron dominadas por copépodos y la mayor abundancia de zooplancton se encuentra en torno a la termoclina, esto como resultado del incremento del espesor de la capa de mezcla (Ramírez-Cruz 2005).

Materiales y métodos

Los datos hidrográficos y muestras de fitoplancton incluyendo tricomas de *Trichodesmium* se obtuvieron desde el B/O *Justo Sierra* de la Universidad Nacional Autónoma de México, del 6 al 15 de agosto de 1999. Los datos de conductividad, temperatura y presión se registraron en 41 estaciones mediante un CTD Neil Brown Mark III. La salinidad y densidad potencial (σ_θ) fueron calculadas de acuerdo con Fofonoff y Millard (1983). Para la toma de muestras a diferentes profundidades para el análisis de oxígeno y salinidad se usó una roseta General Oceanic equipada con botellas Niskin. Los datos de salinidad utilizados para calibrar las mediciones de este parámetro con el CTD se obtuvieron con un salinómetro de inducción. El contenido de oxígeno se midió inmediatamente después de tomadas las muestras de agua de las botellas de la roseta, mediante un oxímetro YSI 5000 ($\pm 18.75 \mu\text{mol L}^{-1}$) previamente calibrado en condiciones atmosféricas, de acuerdo con las indicaciones del fabricante.

Las masas de agua fueron identificadas usando un diagrama T-S. Con el fin de analizar la estructura hidrográfica se estableció una sección vertical AB para analizar la temperatura en la capa superior de 250 m. La estructura horizontal debajo de la capa de mezcla fue investigada mediante la topografía de la superficie isoterma de 22°C , y con la distribución de la temperatura, salinidad y topografía dinámica a los 50 m de profundidad. El patrón de la circulación fue inferido de la topografía dinámica.

Las muestras de fitoplancton, incluyendo los tricomas de *Trichodesmium*, fueron recolectadas en 10 puntos de muestreo (fig. 1) usando una red con luz de malla de $54 \mu\text{m}$ mediante arrastres verticales desde 120–100 m de profundidad hasta la superficie. A excepción de una muestra, todas se tomaron a más de 200 km de la costa y a una profundidad total mayor a

collect water samples at different depths for oxygen and salinity analyses. The salinity samples used to calibrate CTD performance were assessed using an induction salinometer. Oxygen content was measured immediately upon retrieval from the rosette with a YSI 5000 oxymeter ($\pm 18.75 \mu\text{mol L}^{-1}$), previously calibrated at atmospheric conditions according to the manufacturer's recommendations.

The water masses were identified using a T-S diagram. To analyze the hydrographic structure, the AB vertical section of temperature was assessed in the upper 250 m layer. The horizontal structure below the mixed layer was evaluated by the topography of the 22°C isothermal surface, as well as by the distribution of temperature and salinity, and the dynamic topography at 50 m depth. The circulation pattern was inferred from the dynamic topography.

Phytoplankton samples, including *Trichodesmium* trichomes, were collected at 10 sampling points (fig. 1) using a 54- μm -mesh net towed vertically from 120–100 m depth to the sea surface. All but one of the samples were collected more than 200 km offshore (total depth >2000 m). Station 7 was located over Campeche Bank (total depth 160 m). Samples were fixed with 4% neutralized formaldehyde and stored. *Trichodesmium* trichomes were quantified by direct microscopic counts and referred to the original water sample volumes. The density of trichomes per unit of water volume (trichomes L^{-1}) was calculated considering the net entrance area and the towing distance. The total phytoplankton taxonomic composition was determined according to Tomas (1997).

A dendrogram of oceanographic data at 50 m depth (dissolved oxygen, temperature, salinity, potential density, dynamic topography, and *Trichodesmium* abundance) was generated to identify clustering among stations. For the cluster analysis we used the Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research (PRIMER 6) software (Clark and Gorley 2006).

Results

Hydrography

The T-S diagram of the upper 120 m layer of the study area shows that CTSW and CSUW are modified in the Gulf of Mexico. Modified CTSW is characterized by $28 < T < 30^\circ\text{C}$ and $36.4 < S < 36.8$, and modified CSUW by $22 < T < 26^\circ\text{C}$ and $36.4 < S < 36.6$. Also present is GCW, characterized by a broad temperature range of $22 < T < 28^\circ\text{C}$ and $36.2 < S < 36.4$ (fig. 2).

Sea surface temperature in the region was $\sim 29.5^\circ\text{C}$, whereas at 120 m depth it was 18.5°C . The bottom of the mixed layer was located at ~ 35 m depth. Below it, the shape of the isotherms revealed a typical warm core close to station 27 (fig. 3). Salinity ranged from 36.5 at the sea surface to 36.4 at 120 m depth, and σ_θ ranged from 23 kg m^{-3} at the surface to 26 kg m^{-3} at 120 m. Below the thermocline floor, at 50 m

2000 m. La estación 7 se ubicó sobre el Banco de Campeche a una profundidad total de 160 m. Las muestras se fijaron con formaldehído neutralizado al 4% y se almacenaron para su análisis posterior. Los tricomas de *Trichodesmium* fueron cuantificados directamente en el microscopio y referidos al volumen de agua filtrado. La densidad de tricomas por unidad de volumen de agua (tricomas L^{-1}) se calculó considerando el área de la boca de la red y la distancia de arrastre. La composición taxonómica de todo el fitoplancton se determinó de acuerdo con Tomas (1997).

Con el objeto de identificar semejanzas entre estaciones se construyó un dendrograma con los datos oceanográficos a 50 m de profundidad (oxígeno disuelto, temperatura, salinidad, densidad potencial, topografía dinámica y abundancia de *Trichodesmium*). Para realizar el análisis de conglomerados (clusters) se usó el programa Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research (PRIMER 6) (Clark y Gorley 2006).

Resultados

Hidrografía

Como se observa en el diagrama T-S de la capa superficial de 120 m en el área de estudio (fig. 2), el CTSW y el CSUW son modificadas en el Golfo de México. La masa de CTSW modificada se caracteriza por intervalos de temperatura de $28 < T < 30^\circ\text{C}$, y de salinidad de $36.4 < S < 36.8$, mientras que la masa de CSUW modificada tiene $22 < T < 26^\circ\text{C}$ y $36.4 < S < 36.6$. También se puede observar en el diagrama T-S el GCW, de $36.2 < S < 36.4$, y con un amplio intervalo de temperatura de $22 < T < 28^\circ\text{C}$ (fig. 2).

La temperatura superficial en la región fue $\sim 29.5^\circ\text{C}$, mientras que a 120 m de profundidad fue de 18.5°C . El piso de la capa de mezcla se localizó a ~ 35 m de profundidad. Por debajo de la termoclina, la forma de las isotermas revela una configuración típica de un núcleo cálido cerca de la estación 27 (fig. 3). La salinidad varió de 36.5 en la superficie del mar a 36.4 a 120 m de profundidad y σ_θ de 23 kg m^{-3} en la superficie a 26 kg m^{-3} a 120 m. Por debajo del piso de la termoclina, a 50 m de profundidad, se observaron las mismas características hidrográficas hasta profundidades mayores a 200 m. De acuerdo con lo antes mencionado, la profundidad de 50 m fue adecuada para el análisis de masas de agua ya que la temperatura y la salinidad se ajustan a la distribución de las masas de agua subsuperficiales del golfo, y muestran mejor su estructura dinámica.

La topografía de la isoterma de los 22°C (fig. 4a) fue más profunda en el suroeste que en el sureste y con 90 m de profundidad en el centro del núcleo, lo cual evidencia el giro anticiclónico. Por debajo de la capa de mezcla la distribución horizontal de temperatura, salinidad y altura dinámica a 50 m de profundidad (fig. 4) muestra que el CSUW en el suroeste y norte del área de estudio estuvo circulando en dirección

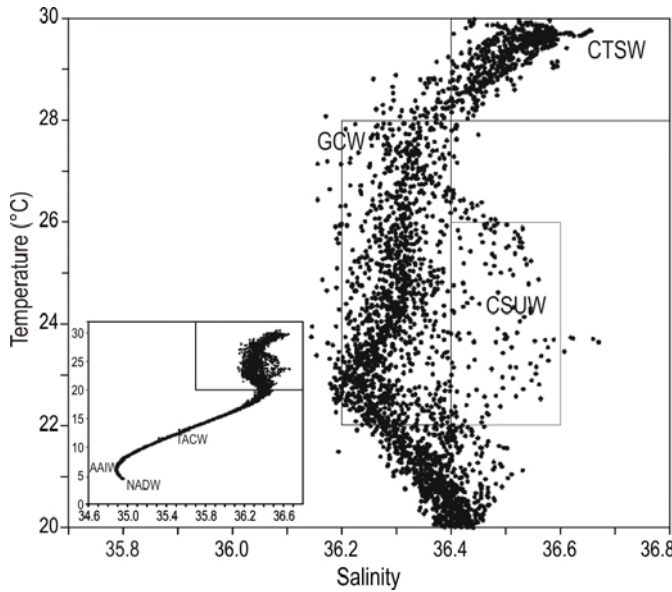


Figure 2. T-S diagram and water masses in the study area. Water masses to 120 m depth are indicated within rectangles: Gulf Common Water (GCW), modified Caribbean Subtropical Underwater (CSUW), and modified Caribbean Tropical Surface Water (CTSW). Antarctic Intermediate Water (AAIW), Tropical Atlantic Central Water (TACW), and North Atlantic Deep Water (NADW) are shown in the insert.

Figura 2. Diagrama T-S y masas de agua en la región de estudio. Se muestran con rectángulos las masas de agua hasta los 120 m de profundidad: Agua Común del Golfo (GCW), Agua Subtropical Subsoperficial del Caribe modificada (CSUW) y Agua Tropical Superficial del Caribe modificada (CTSW). En el panel inferior se muestran el Agua Tropical del Atlántico Central (TACW), el Agua Intermedia Antártica (AAIW), y el Agua Profunda Nor-Atlántica (NADW).

depth, hydrographic features were observed to depths greater than 200 m. Hence, the 50 m depth was suitable for water mass analysis, since temperature and salinity adjust to gulf subsurface water masses and better depict the dynamic structure.

The topography of the 22°C isothermal surface (fig. 4a) was deeper to the southwest than to the southeast of the study area, with 90 m depth in the center of the core, evidencing the anticyclonic eddy. Below the mixed layer the horizontal distribution of temperature and salinity, and the dynamic height at 50 m depth (fig. 4) showed that CSUW in the southwestern and northern parts of the study area was circulating in an anticyclonic direction, whereas GCW was circulating in a cyclonic direction in the central and eastern parts. Modified CTSW, because of its temperature, was located in the mixed layer of the study area (not shown).

In general, dissolved oxygen values (not shown) decreased southward, especially where the temperature gradient was strong due to subsurface upwelling, close to the Campeche Canyon wall (fig. 4b). Minimum values of dissolved oxygen ($146 \mu\text{mol L}^{-1}$) were recorded in the southeastern portion of the study area (station 41), and a maximum of $361 \mu\text{mol L}^{-1}$ was found at station 1. The minimum values could be related to the semi-permanent minimum indicated by Nowlin (1972).

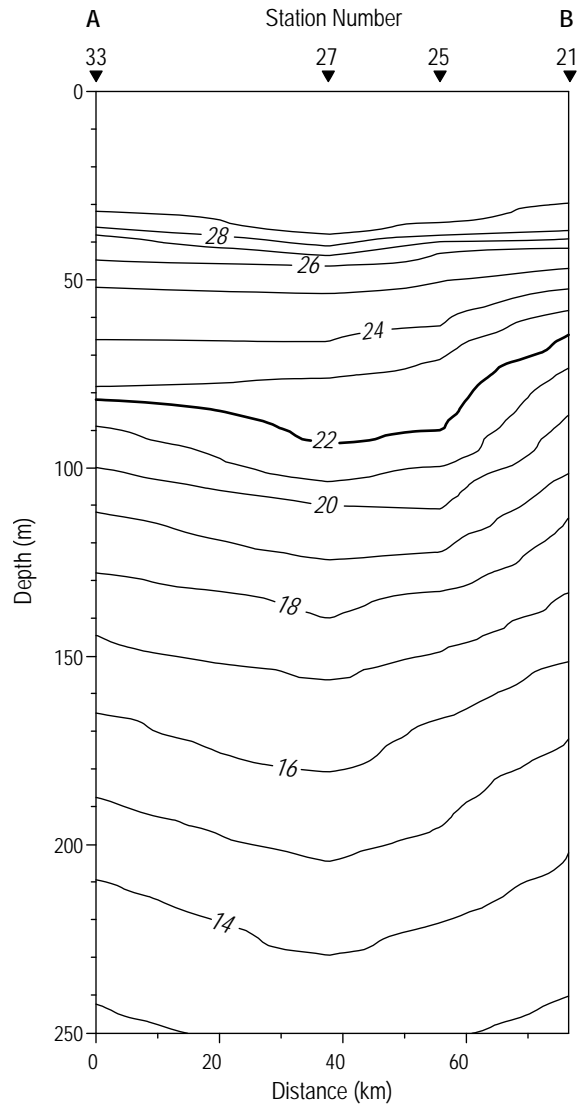


Figure 3. Vertical section of temperature ($^{\circ}\text{C}$) through the anticyclonic eddy and cyclonic circulation.

Figura 3. Sección vertical de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) a través del giro anticiclónico y de la circulación ciclónica.

anticiclónica, mientras que el GCW circulaba en dirección ciclónica en el centro y el este del área de estudio. El CTSW modificada, debido a su temperatura, se localizó en la capa de mezcla de la zona de estudio (no mostrada).

En general los valores de oxígeno disuelto (no mostrados) decrecen hacia el sur, especialmente donde existe un fuerte gradiente de temperatura debido al afloramiento subsuperficial, cerca de la pared del Cañón de Campeche (fig. 4b). En la porción sureste del área de estudio (estación 41) se observaron valores mínimos de oxígeno disuelto ($146 \mu\text{mol L}^{-1}$), y un máximo de $361 \mu\text{mol L}^{-1}$ en la estación 1. Los valores mínimos pueden estar relacionados con el mínimo semipermanente mostrado por Nowlin (1972).

En la parte sureste del área de estudio la distribución horizontal de la temperatura a 50 m de profundidad (fig. 4b)

In the southeastern part of the study area the horizontal distribution of temperature at 50 m depth showed an evident thermal gradient associated with the doming of isotherms along the margin of the Campeche escarpment, which is likely an upper-ocean response to the sharp gradient in water depth between the canyon and outer continental shelf. On the other hand, throughout the study area, the temperature values were up to 5°C lower in the southeastern than in the northern and

mostró un evidente gradiente térmico asociado al domo de las isotermas a lo largo del margen del escarpe de Campeche. Por otro lado, a lo largo del área de estudio la temperatura fue más de 5°C menor en el sureste que en el norte y suroeste (fig. 4b), mientras que las diferencias en salinidad fueron de sólo 0.3 (fig. 4c). En la zona frontal donde se unen las corrientes anticiclónica y ciclónica, los gradientes horizontales de temperatura y de salinidad fueron de $5 \times 10^{-2} \text{ } ^\circ\text{C km}^{-1}$ y $0.18 \times 10^{-2} \text{ km}^{-1}$,

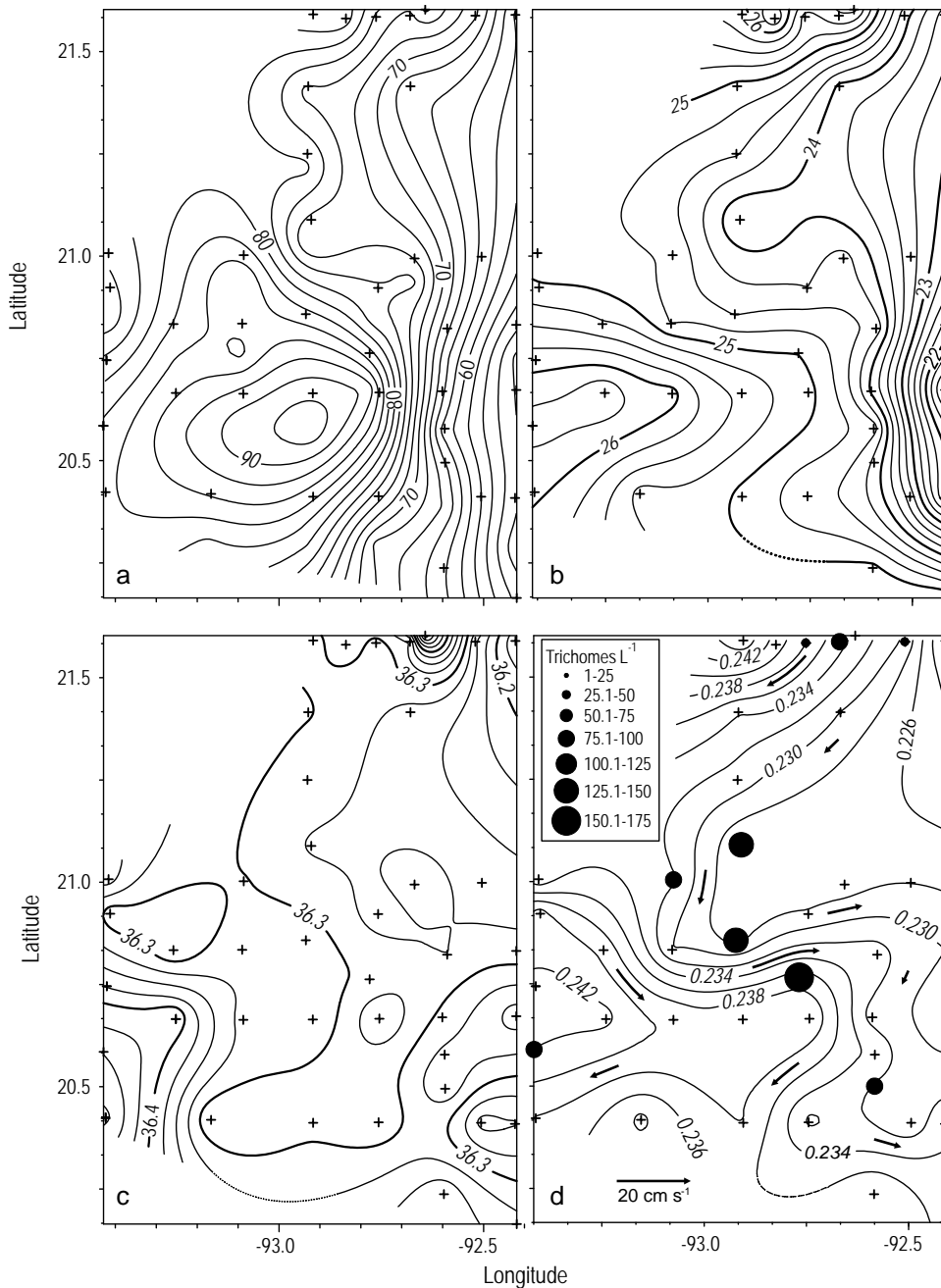


Figure 4. (a) Topography (m) of the 22°C isothermal surface, and horizontal distribution at 50 m depth of (b) temperature (°C), (c) salinity, and (d) dynamic topography (dyn m). Arrows indicate the path of the currents. (●) *Trichodesmium* distribution (trichomes L⁻¹), according to the insert scale.
Figura 4. (a) Topografía (m) de la superficie isoterma de los 22°C, y distribución horizontal a 50 m de profundidad de (b) temperatura (°C), (c) salinidad, y (d) topografía dinámica (m din). Las flechas indican las trayectorias de las corrientes. (●) Distribución de *Trichodesmium* (trícomas L⁻¹), de acuerdo con la escala adyacente.

Table 1. *Trichodesmium* spp. abundance over Campeche Canyon and some environmental data (summer 1999).**Tabla 1.** Abundancia de *Trichodesmium* spp. sobre el Cañón de Campeche y algunos datos ambientales (verano de 1999).

Station	Longitude	Latitude	T (°C)	S	σ_0	Dynamic height (m) referred to 50 m	Dissolved oxygen ($\mu\text{mol L}^{-1}$)	Trichomes L^{-1}
3	-92.761	21.584	25.38	36.29	24.10	0.23	330	46
4	-92.678	21.588	25.71	36.32	24.02	0.23	325	83
6	-92.519	21.588	24.10	36.25	24.45	0.22	320	47
7	-92.420	21.590	23.39	36.15	24.59	0.22	320	1.5
11	-92.920	21.090	23.74	36.27	24.57	0.22	302	149
14	-93.086	21.003	24.71	36.30	24.31	0.23	255	93
19	-92.934	20.859	24.47	36.31	24.39	0.22	255	141
25	-92.778	20.764	24.98	36.29	24.22	0.23	223	155
31	-93.428	20.588	26.33	36.44	23.92	0.24	204	85
37	-92.593	20.497	24.18	36.34	24.50	0.23	158	89

southwestern parts of the study area (fig. 4b), whereas salinity differed by only 0.3 (fig. 4c). The horizontal temperature and salinity gradients were $5 \times 10^{-2} \text{ } ^\circ\text{C km}^{-1}$ and $0.18 \times 10^{-2} \text{ km}^{-1}$, respectively. Isotherms at 50 m depth showed an anticyclonic meandering in the southwestern part with temperatures above 26°C , while in the central-eastern region cyclonic circulation was evident with temperatures below 24°C . These circulation paths formed a thermal front between them according to the horizontal gradients. The dynamic topography at 50 m depth (fig. 4d) showed the circulation pattern and provided evidence of the frontal zone between the cyclonic and anticyclonic meandering. Maximum velocity was 22 cm s^{-1} in the central part of the study area at about 20.75°N .

Trichodesmium spp. abundance

Three species of *Trichodesmium* were identified according to Sournia (1968): *T. erythraeum* Ehrenberg ex Gomont, *T. hildebrandtii* Gomont, and *T. thiebautii* Gomont ex Gomont. *Trichodesmium* spp. abundance ranged from 1.5 to 175 trichomes L^{-1} . Higher values were recorded at stations 11, 19, and 25 (fig. 4d), and were associated with the thermal front. Low abundances occurred over the shelf (station 7) (table 1).

The dendrogram (fig. 5a) showed three groups clustered according to *Trichodesmium* abundance in relation to hydrographic conditions. One of the groups corresponded to the stations where the subsurface geostrophic front was detected and where trichomes were most abundant (stations 11, 14, 19, and 25). Lowest trichome abundance was associated with the hydrographic conditions that existed over a shallow region of Campeche Bank, far from the front (i.e., the northern region, station 7) (fig. 5b).

The associated phytoplankton consisted of 29 genera and 66 species identified (table 2). Most of them occurred in the frontal zone (stations 14 and 19). The taxonomic composition was characteristic of tropical oceanic waters, especially that

respectivamente. Las isoterms a 50 m de profundidad mostraron oscilaciones anticiclónicas en la región suroeste con temperaturas alrededor de los 26°C , mientras que en la región central-oriental fue evidente una circulación ciclónica con temperaturas por debajo de 24°C . Estas circulaciones forman un frente térmico en la frontera común debido a sus gradientes horizontales. La topografía dinámica a 50 m de profundidad (fig. 4d) muestra el patrón de circulación y pone en evidencia la zona frontal entre las oscilaciones ciclónica y anticiclónica. La máxima velocidad estimada fue de 22 cm s^{-1} en la parte central de la zona de estudio a aproximadamente 20.75°N .

Abundancia de *Trichodesmium* spp.

Se identificaron tres especies de *Trichodesmium*: *T. erythraeum* Ehrenberg ex Gomont, *T. hildebrandtii* Gomont, y *T. thiebautii* Gomont ex Gomont, de acuerdo a Sournia (1968). La abundancia de *Trichodesmium* spp. varió entre 1.5 y 175 tricomas L^{-1} . Los valores más altos se encontraron en las estaciones 11, 19 y 25 (fig. 4d) y estuvieron asociadas con el frente térmico. Las abundancias bajas ocurrieron sobre la plataforma continental (estación 7) (tabla 1).

El dendrograma (fig. 5a) muestra la existencia de tres grupos de acuerdo a las abundancias de *Trichodesmium* en relación a las condiciones hidrográficas. Uno de los grupos corresponde a las estaciones donde se observó el frente geostrofico subsuperficial, donde los tricomas fueron más abundantes (estaciones 11, 14, 19 y 25). Las menores abundancias de tricomas estuvieron relacionadas con las condiciones hidrográficas que existen sobre las zonas someras del Banco de Campeche, lejos del frente (i.e., región norte, estación 7) (fig. 5b).

El fitoplancton asociado mostró 29 géneros y 66 especies identificadas (tabla 2). La mayoría de ellos se encontró en la zona frontal (estaciones 14 y 19). La composición taxonómica

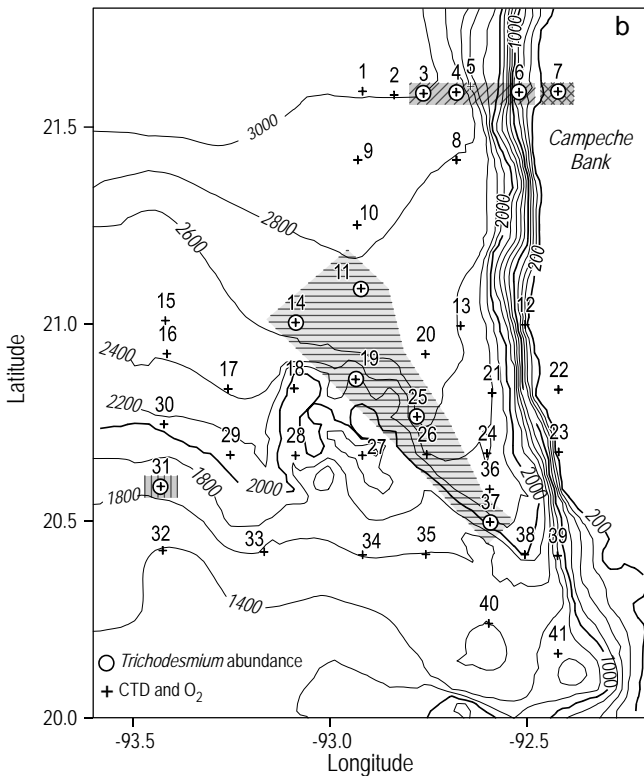
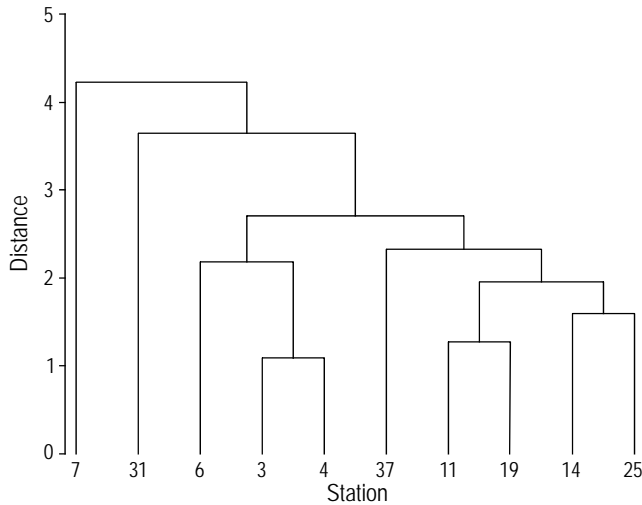


Figure 5. Results of the cluster analysis: (a) dendrogram with grouped oceanographic station numbers, and (b) different zones of similar hydrographic conditions and densities of *Trichodesmium* trichomes in the study area.

Figura 5. Resultados del análisis de conglomerados (*cluster*): (a) dendrograma con los grupos de acuerdo a los números de las estaciones oceanográficas y (b) diferentes zonas de estaciones similares entre sí de acuerdo a las condiciones hidrográficas y a las densidades de tricomas de *Trichodesmium* en la zona de estudio.

of dinoflagellates (Steidinger and Tangen 1997). The most frequent dinoflagellates were *Ceratium* (16 species), *Ornithocercus* (6 species), and *Dinophysis* and *Protoperidinium* (5 species each). Wood (1971) reported 47% of the species determined in this study for the Caribbean Sea.

a es característica de aguas oceánicas tropicales, especialmente la de dinoflagelados (Steidinger y Tangen 1997). Los dinoflagelados más frecuentes fueron *Ceratium* (16 especies), *Ornithocercus* (6 especies), y *Dinophysis* y *Protoperidinium* (5 especies cada una). Wood (1971) reportó para el Mar Caribe 47% de las especies identificadas en este estudio.

Discusión

El patrón de corrientes observado en el área de estudio pudo haber sido generado por al menos tres factores: (1) el rotacional negativo del esfuerzo del viento sobre el Golfo de México, el cual es anticiclónico en la parte noreste del golfo y ciclónico en la parte suroeste (Gutiérrez-de Velasco y Winant 1996); (2) la fricción de la corriente con el borde del talud continental que genera surgencias batistróficas (Hsueh y O'Brien 1971) y giros ciclónicos; y (3) el desprendimiento de los giros anticiclónicos de la Corriente de Lazo, los cuales migran hacia el oeste en el golfo (Vidal *et al.* 1994). Estudios efectuados con modelos de la interacción de los giros con el talud y/o las paredes verticales de las fronteras (Smith y O'Brien 1983, Shi y Nof 1993, Grimshaw *et al.* 1994, Nof 1999) muestran que los giros tienden a moverse hacia el norte por un efecto de imagen, hacia el sur debido a la advección inducida por el efecto β , y hacia el norte debido a la expulsión de masa hacia el sur desde el giro. Las características de las masas de agua en la zona de estudio son modificadas por la presencia de uno o más de estos procesos.

El anticiclón mexicano, como le llamaron Vázquez-de la Cerda *et al.* (2005) al giro previamente desprendido de la corriente de Lazo, algunas veces extiende sus meandros hacia el oeste del Banco de Campeche, y como lo establecen Nowlin y McLellan (1967), no se observa en la superficie. De acuerdo con las características de las masas de agua y de los patrones de circulación se cree que la capa de agua caliente isoterma que cubre esta agua cálida llega del Banco de Campeche.

Oey y Zhang (2004) mostraron la generación de corrientes y giros ciclónicos parásitos cuando un giro cálido choca con el talud continental, y la consecuente formación de un flujo subsuperficial intenso. Este fenómeno puede explicar la ocurrencia de la fuerte corriente y del frente observado entre la corriente ciclónica y el giro anticiclónico sobre el Cañón de Campeche y su influencia sobre la distribución de *Trichodesmium* spp.

Una de las principales aportaciones de esta investigación fue la observación de *Trichodesmium* spp. La cianobacteria diazotrófica *Trichodesmium* es un gran fitoplanctonte que es común en aguas oceánicas tropicales, y es el fijador de nitrógeno dominante a escalas regionales y globales (Westberry y Siegel 2006). *Trichodesmium* habita en aguas superficiales de mares tropicales oligotróficos, por lo que su distribución geográfica está gobernada por la distribución de las masas de agua superficiales. Sin embargo, también se le ha encontrado en aguas costeras y aguas eutróficas de mares tropicales (Capone *et al.* 1997).

Table 2. Phytoplankton taxonomic composition over Campeche Canyon (summer 1999).
 Tabla 2. Composición taxonómica del fitoplancton sobre el Cañón de Campeche (verano de 1999).

Diatoms	Dinoflagellates (cont.)
<i>Asteromphalus heptactis</i> *	<i>Ceratium horridum</i>
<i>Bacteriastrum hyalinum</i>	<i>Ceratium macroceros</i>
<i>Cerataulina pelagica</i> *	<i>Ceratium pentagonum</i> *
<i>Chaetoceros affinis</i> *	<i>Ceratium teres</i> *
<i>Chaetoceros atlanticus</i>	<i>Ceratium trichoceros</i> *
<i>Chaetoceros danicus</i>	<i>Ceratium vultur</i>
<i>Chaetoceros messanensis</i>	<i>Ceratocorys horrida</i> *
<i>Coscinodiscus reniformis</i>	<i>Dinophysis doryphora</i>
<i>Cylindrotheca closterium</i>	<i>Dinophysis hastata</i>
<i>Dactyliosolen antarcticus</i>	<i>Dinophysis hindmarchii</i>
<i>Gossleriella tropica</i> *	<i>Dinophysis rapa</i>
<i>Guinardia cylindrus</i>	<i>Dinophysis shuetti</i>
<i>Guinardia flaccida</i> *	<i>Gonyaulax kofoidii</i> *
<i>Hemiaulus haucki</i> *	<i>Gonyaulax polygramma</i>
<i>Hemiaulus sinensis</i> *	<i>Heterodinium blackmanii</i>
<i>Planktoniella sol</i> *	<i>Lingulodinium polyedrum</i>
<i>Pseudonitzschia pseudodelicatissima</i>	<i>Ornithocercus formosus</i>
<i>Pseudonitzschia pungens</i>	<i>Ornithocercus heteroporus</i>
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i>	<i>Ornithocercus magnificus</i> *
<i>Thalassiosira leptopus</i>	<i>Ornithocercus quadratus</i> *
<i>Thalassiothrix frauenfeldii</i> *	<i>Ornithocercus splendidus</i>
Dinoflagellates	<i>Ornithocercus thumii</i> *
<i>Amphisolenia bidentata</i> *	<i>Podolampas bipes</i> *
<i>Blepharocysta splendor-maris</i> *	<i>Podolampas elegans</i> *
<i>Centrodinium eminens pulchrum</i>	<i>Protoperidinium crassipes</i>
<i>Ceratium arietinum</i> *	<i>Protoperidinium divergens</i> *
<i>Ceratium candelabrum</i> *	<i>Protoperidinium grande</i> *
<i>Ceratium contortum</i>	<i>Protoperidinium oceanicum</i>
<i>Ceratium declinatum</i>	<i>Protoperidinium sp.</i>
<i>Ceratium euarquatium</i>	<i>Pyrocystis lumula</i> *
<i>Ceratium extensum</i> *	<i>Pyrocystis sp.</i>
<i>Ceratium falcatifforme</i> *	Cyanobacteria
<i>Ceratium fusus</i> *	<i>Trichodesmium erythaeum</i>
<i>Ceratium gibberum</i> *	<i>Trichodesmium hildebrandtii</i> *
<i>Ceratium hexacanthum</i>	<i>Trichodesmium thiebautii</i>

* Species reported by Wood (1971) for the Caribbean Sea.

Discussion

The current pattern observed in the area may have been generated by at least three factors: (1) the negative wind stress curl over the Gulf of Mexico, which is anticyclonic in the northeastern part of the gulf and cyclonic in the southwestern part (Gutiérrez-de Velasco and Winant 1996); (2) the friction of the current against the continental slope that generates bathystrophic upwelling (Hsueh and O'Brien 1971) and

En el Golfo de México varios estudios han documentado la presencia de *Trichodesmium* y su participación en la fijación de nitrógeno (e.g., Lenes *et al.* 2001, Hood *et al.* 2004, Walsh *et al.* 2006). Se han reportado florecimientos esporádicos de *T. erythraeum* desde 1950, los cuales pueden formar filamentos pardos floculentos sobre la superficie del mar. En años recientes las imágenes de satélite han permitido observar desde el espacio los florecimientos de *Trichodesmium* spp. (Westberry *et al.* 2005), que comúnmente se ha observado en el Golfo de

cyclonic eddies; and (3) the detachment of anticyclonic eddies from the Loop Current, which migrate westward in the gulf (Vidal *et al.* 1994). Model studies of eddy-slope interaction and/or vertical-walled boundaries (Smith and O'Brien 1983, Shi and Nof 1993, Grimshaw *et al.* 1994, Nof 1999) show that eddies tend to move northward under the image effect, southward due to β -induced self-advection, and northward due to the southward expulsion of mass from the eddy. The characteristics of the water masses in the study area are modified by the presence of one or more of these processes.

The Mexican Anticyclone, as Vázquez-de la Cerda *et al.* (2005) called the old detached eddy from the Loop Current, sometimes extends its meandering towards the western Campeche Bank and, as indicated by Nowlin and McLellan (1967), it is not observed at the sea surface. According to the water mass characteristics and to the circulation pattern, the isothermal hot water that covers this warm water is assumed to arrive from Campeche Bank.

Oey and Zhang (2004) recorded the generation of parasitic cyclones and currents when a warm eddy impinges upon a continental slope and the formation of an intense subsurface flow. This phenomenon could explain the occurrence of the strong current and front observed between the cyclonic current and the anticyclonic eddy over Campeche Canyon and their influence on the distribution of *Trichodesmium* spp.

One of the main findings of this study was the observation of *Trichodesmium* spp. The diazotrophic cyanobacterium *Trichodesmium* is a large phytoplankton that is common in tropical open-ocean waters, and it is the dominant nitrogen fixer on regional and global scales (Westberry and Siegel 2006). *Trichodesmium* inhabits the surface water of tropical oligotrophic seas, so its geographical distribution is governed by the distribution of surface water masses; however, it has also been collected in coastal and eutrophic waters of tropical seas (Capone *et al.* 1997).

Many studies have documented the presence of *Trichodesmium* in the Gulf of Mexico and its participation in nitrogen fixation (e.g., Lenos *et al.* 2001, Hood *et al.* 2004, Walsh *et al.* 2006). Sporadic blooms of *T. erythraeum* have been reported since 1950, and they can form yellowish flocculent windrows on the sea surface. In recent years, satellite data have allowed researchers to observe *Trichodesmium* spp. blooms from space (Westberry *et al.* 2005). *Trichodesmium* is commonly observed and highly variable in the Gulf of Mexico (Hood *et al.* 2004). In subtropical habitats it is abundant in oceanic stratified warm waters (Karl *et al.* 1995, Tyrrell *et al.* 2003), but it had not been reported for the Campeche Canyon region prior to our study.

The abundance of *Trichodesmium* trichomes observed in this study was relatively low compared with data from other regions, such as the South Atlantic Bight between South Carolina and Florida (Subramaniam *et al.* 2002), or on a global scale (Westberry and Siegel 2006). According to the filament concentration categories proposed by Carpenter (1983) for a global ocean (0.1, 1, 10, 100, and 1000 trichomes L^{-1}), our

México y es muy variable (Hood *et al.* 2004). En ambientes subtropicales es abundante en aguas cálidas oceánicas estratificadas (Karl *et al.* 1995, Tyrrell *et al.* 2003), pero no ha sido reportado previamente para la región del Cañón de Campeche.

La abundancia de tricomas de *Trichodesmium* observada en este estudio fue relativamente baja comparada con datos de otras regiones como la zona comprendida entre Carolina del Sur y Florida (Subramaniam *et al.* 2002), o a escala global (Westberry y Siegel 2006). De acuerdo a las categorías de concentración de filamentos propuesta por Carpenter (1983) para un océano global (0.1, 1, 10, 100 y 1000 tricomas L^{-1}), nuestros valores estuvieron en las 2a, 3a y 4a categorías, pero principalmente en la 3a. Karl *et al.* (1995) reportaron un promedio de 46 tricomas L^{-1} cerca de Hawaii, que es del mismo orden encontrado en este estudio.

Las cianobacterias *Trichodesmium* diazotróficas son un grupo funcional biogeoquímico con una distribución determinada principalmente por fenómenos físicos de mesoescala (Hood *et al.* 2006). Las corrientes, frentes y giros que forman la mesoescala oceánica, algunas veces referida como "clima interno del océano", son rasgos muy energéticos presentes en la circulación oceánica. Las señales biológicas se ven incrementadas en la vecindad de discontinuidades físicas como los frentes, tal y como se ha observado en este estudio con el frente térmico y la abundancia de *Trichodesmium* spp.

Nuestros resultados sugieren que la zona frontal detectada sobre el Cañón de Campeche puede promover la agregación de tricomas. De acuerdo con Mann y Lazier (1991), es de esperar que cualquier organismo con suficiente flotabilidad para resistir el hundimiento de agua se concentre en el frente. Franks (1992) demostró que el incremento de la biomasa planctónica en frentes puede resultar únicamente de procesos físicos en zonas de retención y acumulación.

Sobre el Cañón de Campeche, el CTSW ocupó la capa de mezcla de 35 m de profundidad. Esto sugiere que los tricomas de *Trichodesmium* estaban presentes en esta capa antes de su agregación en el frente. En la literatura la localización vertical de *Trichodesmium* se reporta dentro de la capa de mezcla, especialmente cuando la capa de mezcla es delgada (<50 m de profundidad), con gran intensidad de luz y baja concentración de nutrientes (Letelier y Karl 1998, Lenos *et al.* 2001, Hood *et al.* 2004). Carpenter *et al.* (2004) señalaron que los 50 m superficiales contenían 94% del total de *Trichodesmium*. De acuerdo con Villareal y Carpenter (1990), *Trichodesmium* puede ser capaz de controlar su flotabilidad cambiando el contenido de gas en sus vesículas, por lo que se hunde o flota realizando una migración vertical.

Walsh *et al.* (2006) señalaron que *Trichodesmium* es un fijador de nitrógeno tropical de origen caribeño. Nuestros datos sugieren que el agua tropical superficial del Caribe modificada, que se encuentra en la capa de mezcla, fue la fuente de *Trichodesmium* spp., incluyendo la comunidad de fitoplancton encontrada sobre la región del Cañón de Campeche. La circulación ciclónica y anticiclónica observada bajo la termoclina generó un frente térmico geostrófico subsuperficial, donde la

values fell into the second, third, and fourth categories, but mostly into the third. Karl *et al.* (1995) reported an average of 46 trichomes L⁻¹ near Hawaii, which coincides with this study.

Trichodesmium spp. form a functional biogeochemical group whose distribution is largely determined by mesoscale physical phenomena (Hood *et al.* 2006). The currents, fronts, and eddies that comprise the oceanic mesoscale, sometimes referred to as the “internal weather of the sea”, are highly energetic and ubiquitous features of ocean circulation. Biological signals are enhanced in the vicinity of physical discontinuities, such as fronts, as was observed in this study for the thermal front and *Trichodesmium* spp. abundance.

Our results suggest that the frontal zone detected over Campeche Canyon may aid in the aggregation of trichomes. According to Mann and Lazier (1991), any organism buoyant enough to resist downwelling would be expected to aggregate at a front. Franks (1992) demonstrated that the enhanced biomass at fronts might result from purely physical processes in retention and accumulation zones.

Over Campeche Canyon, CTSW occupied the mixed layer (35 m depth). This suggests that *Trichodesmium* trichomes were present within this layer before they aggregated at the front. The vertical location of *Trichodesmium* is reported to be within the mixed layer, especially when the mixed layer is thin (<50 m depth), with high light intensities and low nutrient concentrations (Letelier and Karl 1998, Lenos *et al.* 2001, Hood *et al.* 2004). Carpenter *et al.* (2004) indicated that the upper 50 m contained 94% of the total *Trichodesmium* standing stock. According to Villareal and Carpenter (1990), *Trichodesmium* may be able to control its buoyancy by changing contents of the gas vesicles, thereby sinking or floating and performing a vertical migration.

Walsh *et al.* (2006) reported that *Trichodesmium* is a tropical nitrogen-fixing cyanobacterium of Caribbean origin. Based on our data, we suggest that modified CTSW in the mixed layer was the source of *Trichodesmium* spp., including the phytoplankton community found over Campeche Canyon. Cyclonic and anticyclonic circulation observed below the thermocline generated a subsurface geostrophic thermal front where the conspicuous presence, and highest concentrations, of *Trichodesmium* trichomes were registered.

The phytoplankton associated with *Trichodesmium* spp. was dominated by tropical oceanic species, mainly dinoflagellates and particularly *Ceratium* species. Taylor *et al.* (2008) indicated that dinoflagellates are the dominant protist group and show their greatest diversity in tropical oceanic regions, particularly long-horned members of *Ceratium*. All of the 16 species of *Ceratium* identified in this study had been reported previously for the southern Gulf of Mexico by Licea *et al.* (2004).

Further research is needed to better assess the impact of *Trichodesmium* abundance on primary productivity and on the nitrogen biogeochemical cycle of the southern Gulf of Mexico.

conspicua presencia de tricomas de *Trichodesmium* fue registrada con las más altas concentraciones.

El fitoplancton asociado a *Trichodesmium* spp. estuvo dominado por especies oceánicas tropicales, principalmente dinoflagelados y particularmente especies de *Ceratium*. Taylor *et al.* (2008) señalaron que los dinoflagelados son un grupo protista dominante y que muestra su mayor diversidad en regiones oceánicas tropicales, particularmente miembros de cuernos largos como el género *Ceratium*. Las 16 especies de *Ceratium* identificadas en este estudio han sido previamente reportadas por Licea *et al.* (2004) para el sur del Golfo de México.

Se requiere profundizar en la investigación para explorar mejor el impacto de las abundancias de *Trichodesmium* en la productividad primaria y en los ciclos biogeoquímicos del nitrógeno en el sur del Golfo de México.

Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por CONACYT (proyecto G27777-B), por la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y por la Universidad Autónoma Metropolitana-Xochimilco (UAM-X). Agradecemos al capitán y a la tripulación del B/O *Justo Sierra* su ayuda, y a J Castro por mejorar sustancialmente las figuras.

Acknowledgements

This study was funded by CONACYT (grant G27777-B), the National Autonomous University of Mexico (UNAM), and the Autonomous Metropolitan University at Xochimilco (UAM-X). We thank the captain and crew of the R/V *Justo Sierra* for their help, and J Castro for improving the figures.

References

- Antoine JW, Bryant WR. 1968. Major transition zones of the Gulf of Mexico: DeSoto and Campeche Canyons. *AAPG Bull.* 52. Doi: 10.1306/5D25C505-16C1-11D7-8645000102C1865D.
- Capone DG, Zehr JP, Paerl HW, Bergman B, Carpenter EJ. 1997. *Trichodesmium*, a globally significant marine cyanobacterium. *Science* 276: 1221–1229.
- Carpenter EJ. 1983. Nitrogen fixation by marine *Oscillatoria* (*Trichodesmium*) in the world's ocean. In: Carpenter EJ, Capone DG (eds.), *Nitrogen in the Marine Environment*. Academic Press, New York, pp. 65–103.
- Carpenter EJ, Subramanian A, Capone DG. 2004. Biomass and primary productivity of the cyanobacterium *Trichodesmium* spp. in the tropical N Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res. I* 51: 173–203.
- Clark KR, Gorley RN. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, 256 pp.
- Creager JS. 1958. A canyon like feature in the Bay of Campeche. *Deep-Sea Res.* 5: 169–172.
- Escobar-Briones E, Estrada-Santillán EL, Legendre P. 2008. Macrofaunal density and biomass in the Campeche Canyon, southwestern Gulf of Mexico. *Tropical Studies in Oceanography*.

- The Deep Gulf of Mexico Benthos Program. Deep-Sea Res. II 55(24–26): 2679–2685.
- Fofonoff NP, Millard Jr RC. 1983. Algorithms for computation of fundamental properties of seawater. UNESCO Tech. Pap. Mar. Sci.: 44: 53 pp.
- Franks PJS. 1992. Sink or swim: Accumulation of biomass at fronts. Mar. Ecol. Prog. Ser. 82: 1–12.
- Furnas MJ, Smayda TJ. 1987. Inputs of subthermocline waters and nitrate onto the Campeche Bank. Cont. Shelf Res. 7: 161–175.
- Grimshaw R, Broutman D, He X, Sun P. 1994. Analytical and numerical study of a barotropic eddy on a topographic slope. J. Phys. Oceanogr. 24: 1587–1607.
- Gutiérrez-de Velasco G, Winant CD. 1996. Seasonal patterns of wind stress and wind stress curl over the Gulf of Mexico. J. Geophys. Res. 101(C8): 18127–18140.
- Hernández-Becerril DU, García-Reséndiz JA, Salas-de León DA, Monreal-Gómez MA, Signoret-Poillon M, Aldeco-Ramírez J. 2008. Nanoplankton fraction in the phytoplankton structure in the southern Gulf of Mexico (April 2000). Cienc. Mar. 34(1): 77–90.
- Hood RR, Coles VJ, Capone DG. 2004. Modeling the distribution of *Trichodesmium* and nitrogen fixation in the Atlantic Ocean. J. Geophys. Res. 109, C06006. Doi:10.1029/2002JC001753.
- Hood RR, Laws EA, Armstrong RA, Bates NR, Brown CW, Carlson CA, Chai F, Doney SC, Falkowski PG, Feely RA, Friedrichs MAM, Landry MR, Moore JK, Nelson DM, Richardson TL, Salihoglu B, Schartau M, Toole DA, Wiggert JD. 2006. Pelagic functional group modeling: Progress, challenges and prospects. Deep-Sea Res. II 53: 459–512. Doi:10.1016/j.dsr2.2206.01.025.
- Hsueh Y, O'Brien JJ. 1971. Steady coastal upwelling induced by an along-shore current. J. Phys. Oceanogr. 1: 180–186.
- Karl DM, Letelier R, Hebel D, Tupas L, Dore J, Christian J, Winn C. 1995. Ecosystem changes in the North Pacific subtropical gyre attributed to the 1991/92 El Niño. Nature 373: 230–234.
- Lenes JM, Darrow BP, Cattrall C, Heil CA, Callahan M, Vargo GA, Byrne RH, Prospero JM, Bates DE, Fanning KA, Walsh JJ. 2001. Iron fertilization and the *Trichodesmium* response on the West Florida Shelf. Limnol. Oceanogr. 46: 1261–1277.
- Letelier RM, Karl DM. 1998. *Trichodesmium* spp. physiology and nutrient fluxes in the North Pacific subtropical gyre. Aquat. Microb. Ecol. 15: 265–276.
- Licea S, Zamudio ME, Luna R, Soto J. 2004. Free-living dinoflagellates in the southern Gulf of Mexico: Report of data (1979–2002). Phycol. Res. 52: 419–428.
- Mann KH, Lazier JR. 1991. Dynamics of Marine Ecosystems. Biological-Physical Interactions in the Oceans. Blackwell, Oxford, 466 pp.
- Mojica-Ramírez E. 2003. Variabilidad de la biomasa zooplanctónica en la región del Cañón de Campeche durante la campaña PROMEBIO-I (5 al 21 de agosto 1999). B.Sc. dissertation, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 50 pp.
- Nof D. 1999. Strange encounters of eddies with walls. J. Mar. Res. 57: 739–761.
- Nowlin Jr WD. 1972. Winter circulation patterns and property distributions. In: Capurro LRA, Reid JL (eds.), Contributions on the Physical Oceanography of the Gulf of Mexico. Vol. II. Gulf Publishing Co., Houston, pp. 3–52.
- Nowlin Jr WD, McLellan HJ. 1967. A characterization of the Gulf of Mexico waters in winter. J. Mar. Res. 25: 29–59.
- Oey LY, Zhang HC. 2004. The generation of subsurface cyclones and currents through eddy-slope interaction. Cont. Shelf Res. 24: 2109–2131.
- Ramírez-Cruz V. 2005. Distribución de la biomasa zooplanctónica en la región del Cañón de Campeche en fin de temporada de Nortes. B.Sc. dissertation, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 81 pp.
- Salas-de León DA, Monreal-Gómez MA, Signoret M, Aldeco J. 2004. Anticyclonic-cyclonic eddies and their impact on near-surface chlorophyll stocks and oxygen supersaturation over the Campeche Canyon, Gulf of Mexico. J. Geophys. Res. 109, C05012. Doi: 10.1029/2002JC001614.
- Schroeder WW, Berner L, Nowlin WD. 1974. The oceanic waters of the Gulf of Mexico and Yucatan Strait during July 1969. Bull. Mar. Sci. 24: 1–19.
- Shi C, Nof D. 1993. The splitting of eddies along boundaries. J. Mar. Res. 51:771–795.
- Smith IV DC, O'Brien JJ. 1983. The interaction of a two-layer isolated mesoscale eddy with topography. J. Phys. Oceanogr. 13: 1681–1697.
- Sournia A. 1968. La Cyanophycée *Oscillatoria* (= *Trichodesmium*) dans le plancton marin: Taxinomie et observations dans le canal de Mozambique. Nova Hedwigia 15(1): 1–12, pl. 1–2.
- Steidinger KA, Tangen K. 1997. Dinoflagellates. In: Tomas CR (ed.), Identifying Marine Phytoplankton. Academic Press, pp. 387–584.
- Subramaniam AC, Brown W, Hood RR, Carpenter EJ, Capone DG. 2002. Detecting *Trichodesmium* blooms in SeaWiFS imagery. Deep-Sea Res. II 49: 107–121.
- Taylor FJR, Hoppenrath M, Saldarriaga JF. 2008. Dinoflagellate diversity and distribution. Biodiv. Conserv. 17: 407–418.
- Tomas CR. 1997. Identifying Marine Phytoplankton. Academic Press, San Diego, 858 pp.
- Tyrell T, Marañón ER, Poulton AJ, Bowie AR, Harbour DS, Woodward M. 2003. Large-scale latitudinal distribution of *Trichodesmium* spp. in the Atlantic Ocean. J. Plankton Res. 25: 405–416.
- Vázquez-de la Cerda AM, Reid RO, DiMarco SF, Jochens AE. 2005. Bay of Campeche circulation: An update. In: Sturges A, Lugo-Fernandez A (eds.), Circulation in the Gulf of Mexico: Observations and Models. Geophys. Monogr. Ser. 161. American Geophysical Union, Washington DC, pp. 279–294.
- Vidal VMV, Vidal FV, Hernández AF, Meza E, Zambrano L. 1994. Winter water mass distribution in the western Gulf of Mexico affected by colliding anticyclonic ring. J. Oceanogr. 50: 559–588.
- Villareal TA, Carpenter EJ. 1990. Diel buoyancy regulation in the marine diazotrophic cyanobacterium *Trichodesmium thiebautii*. Limnol. Oceanogr. 35: 1832–1837.
- Walsh JJ, Jolliff JK, Darrow BP, Lenos JM, Milroy SP, Remsen A, Dieterle DA, Carder KL, Chen FR, Vargo GA, Weisberg RH, Fanning KA, Müller-Karger FE, Shinn E, Steidinger KA, Heil CA, Tomas CR, Prospero JS, Lee TN, Kirkpatrick GJ, Whittedge TE, Stockwell DA, Villareal TA, Jochens AE, Bontempi PS. 2006. Red tides in the Gulf of Mexico: Where, when, and why? J. Geophys. Res. 111, C11003. Doi:10.1029/2004JC002813.
- Westberry TK, Siegel DA. 2006. Spatial and temporal distribution of *Trichodesmium* blooms in the world's oceans. Global Biogeochem. Cycles 20, GB4016. Doi: 10.1029/2005GB002673.
- Westberry TK, Siegel DA, Subramaniam A. 2005. An improved bio-optical model for the remote sensing of *Trichodesmium* blooms. J. Geophys. Res. 110, C06012. Doi:10.1029/2004JC002517.
- Wood EJJ. 1971. Phytoplankton distribution in the Caribbean Region. In: UNESCO (ed.), Coloquio sobre Investigaciones y Recursos del Mar Caribe y Regiones Adyacentes. CICAR, pp. 399–410.

Recibido en marzo de 2009;
aceptado en septiembre de 2009.