

Modelo estacional de producción primaria estimada mediante fluorescencia natural en una región costera del Golfo de California, México

Seasonal model of primary production estimated by natural fluorescence in a coastal region of Gulf of California, Mexico

Rafael Cervantes-Duarte¹, Gerardo Verdugo-Díaz¹,
José Eduardo Váldez-Holguín²

¹ Departamento de Oceanología, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Av. Instituto Politécnico Nacional s/n. Col. Palo Playa de Santa Rita, La Paz, Baja California Sur, México. Becarios de la COFAA-IPN y BDI.

² Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas, Universidad de Sonora, Rosales y Niños Héroes s/n. Hermosillo, Sonora, México.
E-mail: rcervan@ipn.mx

Cervantes D., R., G. Verdugo-Díaz, y J.E. Váldez-Holguín. 2005. Modelo estacional de producción primaria estimada mediante fluorescencia natural en una región costera del Golfo de California, México. *Hidrobiológica* 15 (1): 79-87.

RESUMEN

Con el propósito de estudiar los principales factores que controlan la productividad primaria (PP) en la Bahía de La Paz durante un ciclo estacional, se llevaron a cabo 8 muestreos en el periodo de junio del 2000 a junio del 2001. En cada muestreo se realizaron perfiles verticales de temperatura, luz y fluorescencia de la clorofila, mediante un equipo de fluorescencia natural (PNF-300) y se tomaron muestras discretas para análisis de nitratos en 6 profundidades dentro de la zona eufótica (Z_e). Las estimaciones de PP y producción primaria integrada (PPI) se hicieron a partir de la información del PNF-300. La distribución vertical de temperatura mostró de junio a septiembre una columna de agua estratificada y de noviembre a febrero una columna bien mezclada. De marzo a mayo pueden ser considerados como meses de estabilización de la columna de agua. Las concentraciones de nitratos de 0 a 70 m variaron de 0.34 a 19.08 μM . El comportamiento espacio temporal de la isólinea de 3 $\mu\text{M-NO}_3$ es un indicador visual útil para seguir las condiciones de estratificación y mezcla en la columna de agua. Los perfiles verticales de PP presentaron un intervalo de variación de 0.01 $\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$ en la parte más profunda a 20.57 $\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$ cerca de la superficie. Se confirmó la existencia de dos épocas en el ciclo estacional de la productividad primaria: de alta productividad de marzo-agosto y otra de baja productividad de septiembre-febrero, y cuya estructura depende, entre otros factores, de la variabilidad estacional de la penetración de luz y de la estratificación de la columna de agua. Se presenta un modelo lineal basado en la profundidad crítica como un parámetro importante en la explicación de la variabilidad estacional de la productividad primaria.

Palabras clave: Producción primaria, fluorescencia natural, profundidad crítica, Golfo de California.

ABSTRACT

The goal of this research was to study the main factors that control the primary productivity (PP) and integrated primary productivity (PPI) during a seasonal cycle in La Paz bay. We carried out eight cruises between June 2000 and June 2001. At each cruise were recorded the vertical profiling of temperature, light and chlorophyll fluorescence using natural fluorescence equipment (PNF-300) and also were taken discrete samples to

determinate nitrate concentration at 6 depths in the euphotic zone (Z_e). Using the PNF-300 data set we estimated the PP and PPI. The vertical temperature distribution was stratified between June to September, mixed between November and February. During March and May was considered as a stabilization period. Nitrate concentration 0-70 m were 0.34 to 19.08 $\mu\text{M-NO}_3$. The 3 $\mu\text{M-NO}_3$ isolines variation were useful to characterize the stratification and mixed water conditions in the water column. The PP vertical profiles ranged between 0.01 $\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ in deepest euphotic zone and 20.57 $\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ near to the surface. It was confirmed the existence of two seasons in the primary production cycle: high productivity from March to August and low productivity from September to February. Each season mode depends of the light penetration factors and the water column stratification. A lineal model based in the critical depth as a important parameter to explain the seasonal variability of the phytoplankton primary productivity variation.

Key words: Primary production, natural fluorescence, critical depth, Gulf of California.

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de la productividad de los ecosistemas acuáticos permite hacer inferencias de su papel ecológico y de su capacidad porteadora. Los estudios de productividad primaria del fitoplancton en aguas mexicanas son aún incipientes. Una de las causas que limitan abordar esta línea de investigación es la falta de infraestructura y equipo adecuados. Actualmente se han desarrollado nuevas técnicas para medir los flujos de luz y la productividad de fitoplancton en la columna vertical de agua. El método de fluorescencia de clorofila estimulada con luz solar (fluorescencia natural), ha sido ampliamente investigado como técnica rápida y no contaminante para estimar las tasas de productividad primaria (Kiefer *et al.*, 1989; Chamberlin *et al.*, 1990).

Este método está bien documentado y en ocasiones ha sido comparado con la técnica estándar de ^{14}C por diferentes autores (*v.g.* Lizotte y Priscu, 1994; Valdez-Holguín *et al.*, 1995; García-Mendoza y Maske, 1996; Stegmann y Lewis, 1997; Aguirre-Gómez, 2002). El uso de la fluorescencia natural en aguas del Golfo de California ha probado ser un estimador confiable de la producción primaria (Valdez-Holguín *et al.*, 1995; García-Mendoza y Maske, 1996).

El mayor número de investigaciones sobre producción primaria en México se han llevado a cabo en la zona NW, dentro de las cuales sobresale el Golfo de California. Algunos estudios concernientes a los niveles de producción primaria y su estacionalidad en el golfo proponen que las surgencias a lo largo de la costa oriental y la mezcla profunda en la zona de las grandes islas, estimulan una alta productividad en el golfo norte y golfo central durante invierno y primavera (Alvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Santa-María-del-Angel *et al.*, 1994; Valdez-Holguín *et al.*, 1995; Lluch-Cota, 2000). Por otro lado, los vientos del SW en verano y otoño pueden generar enriquecimiento en las aguas superficiales en la costa occidental por otro tipo de procesos, como los eventos de tormentas tropicales y aporte de arroyos temporales a las zonas costeras. Hay

pocos antecedentes en la porción sur del golfo. Sin embargo, se sabe que, por sus características topográficas y por la influencia de las aguas oceánicas, ésta es la región más oligotrófica del golfo.

Una de las zonas peculiares del SW del golfo es la Bahía de La Paz. En esta zona se han hecho una gran cantidad de inferencias acerca de la productividad del fitoplancton, su influencia sobre las pesquerías, la ecología trófica, etc. (Urbán-Ramírez y Ramírez-Rodríguez, 1997). Sin embargo, hay un conocimiento muy limitado de su variabilidad y de su magnitud, por lo que el propósito del presente trabajo es determinar la variación estacional de la producción primaria estimada por fluorescencia natural y su relación con algunas variables hidrológicas, en la Bahía de la Paz.

MATERIALES Y MÉTODOS

En el periodo del 26 de junio del 2000 al 22 de junio del 2001 se llevaron a cabo una serie de 8 campañas hidrológicas para tratar de cubrir un ciclo estacional. Las muestras se tomaron en diferentes estaciones de muestreo dentro del área profunda de la bahía (Fig. 1). En cada estación se determinó la posición geográfica con un GPS, y la distribución vertical de temperatura, radiación fotosintéticamente activa (PAR) y radiancia de la fluorescencia natural del fitoplancton centrada a 683 nm, mediante un perfilador PNF-300 (Biospherical Instruments, San Diego, California). Se colectaron muestras para análisis de la concentración de nitratos a los niveles de luz incidente del 100, 55, 33, 10.3 y 1%. Las muestras fueron almacenadas en botellas de plástico y preservadas a $-60\text{ }^\circ\text{C}$, 10.3 y 1%. Los análisis se realizaron de acuerdo a las técnicas espectrofotométricas descritas en Strickland y Parsons (1972).

Perfilador de Fluorescencia Natural (PNF-300).

El PNF-300 es un instrumento que posee sensores de temperatura, presión (profundidad), radiancia ascendente centrada a 683 nm (fluorescencia natural) y radiación fotosin-

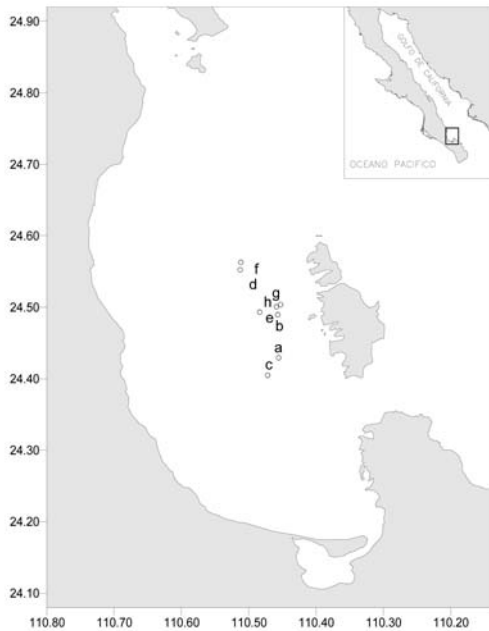


Figura 1. Área de estudio

téticamente activa (PAR). El equipo es sumergido al agua manualmente por el lado iluminado de la embarcación, utilizando un pescante que sobresale aproximadamente 1 m de la borda con el propósito de minimizar la sombra y el reflejo del barco, lo cual puede introducir errores de hasta 30% (Gordon, 1985). El equipo fue calibrado por el fabricante al inicio y al final del estudio.

La asimilación de carbono (F_c) fue calculada a partir de la fluorescencia natural (Chamberlin *et al.*, 1990):

$$F_c = \frac{k_{cf} * F_f * \left(\frac{\ddot{o}_c}{\ddot{o}_f}\right)_{\max}}{k_{cf} + E_o} \quad (1)$$

donde las constantes empíricas $\left(\frac{\ddot{o}_c}{\ddot{o}_f}\right)_{\max}$ y k_{cf} son la razón máxima de eficiencia cuántica y la irradiancia a la mitad del máximo de $\left(\frac{\ddot{o}_c}{\ddot{o}_f}\right)_{\max}$. Respectivamente, $\left(\frac{\ddot{o}_c}{\ddot{o}_f}\right)_{\max} = 1.9 \text{ C fotón}^{-1}$ y $k_{cf} = 187 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; E_o es la irradiancia escalar ($\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); F_f es la tasa de emisión de fluorescencia natural ($\text{mol quanta m}^{-3} \text{ s}^{-1}$).

$$F_f = 4\pi L_u (k + a_{Ff}) \quad (2)$$

Donde L_u es la señal de la fluorescencia a 683 nm ($\text{mol quanta m}^{-3} \text{ s}^{-1}$); k es el coeficiente de atenuación de luz difusa para la irradiancia descendente; a_{Ff} es el coeficiente de atenuación para la emisión de la fluorescencia en la dirección del sensor y 4π es una constante geométrica con las unidades de (str^{-1}) para transformar la radiancia a un volumen de emisión. Los va-

lores de k fueron obtenidos de los perfiles de irradiancia escalar medida (PAR). Los valores de a_{Ff} fueron calculados a partir de los datos publicados de absorción del agua y absorción de clorofila a 683 nm, y la ecuación propuesta por García-Mendoza y Maske (1996):

$$a_{Ff} = 0.049 + 0.012 \text{ Chl} \quad (3)$$

donde Chl es la concentración de clorofila (mg m^{-3}).

La matriz de datos del perfilador fue elaborada con los registros de bajada del instrumento promediados cada metro. Los resultados fueron graficados con el programa Surfer 7.0 Golden Software Inc. La profundidad de la zona eufótica se obtuvo directamente de la lectura del 1% del valor de PAR debajo de la superficie. Para el cálculo de la profundidad crítica (Z_{CR}) se utilizó la ecuación propuesta por Nelson y Smith (1991):

$$Z_{CR} = \frac{0.8 * 11.57 * \sum I_o}{35 * k} \quad (4)$$

donde: 0.8 es el factor para corregir la reflectancia superficial y la absorbancia cerca de la superficie; el valor de 11.57 es un factor de conversión de $\text{mol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ a $\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $\sum I_o$ es la PAR integrada en el periodo de horas luz; el factor de 35 es un valor promedio de la irradiancia ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) a la profundidad de fotocompensación; k es el coeficiente de atenuación de luz difusa (m^{-1}).

De acuerdo a Nelson y Smith (1991) la ecuación anterior puede ser descrita como:

$$Z_{CR} = \frac{\sum I_o}{3.78 * K_{PAR}} \quad (5)$$

Los valores de producción primaria integrada se consideraron desde una profundidad mayor de 5 m hasta la profundidad de la zona eufótica, debido a la contaminación de la señal por la luz solar y la fotoinhibición. La estimación de la PPI diaria se calculó considerando la duración del día solar, de acuerdo a la fecha y a la posición geográfica (Kirk, 1994). La profundidad de la capa de mezcla (Z_m) fue considerada equivalente a la profundidad de la termoclina principal, la cual se determinó a partir del gradiente vertical de temperatura, desde la superficie hasta la profundidad donde éste alcanzó su valor más alto.

RESULTADOS

En el presente trabajo el ciclo estacional de las variables analizadas inicia el 26 de junio del 2000 (día ordinal 177) y termina el 22 de junio del 2001 (día ordinal 538). La temperatura superficial en el periodo estudiado presentó un promedio de 25 °C, con valores mayores a éste de junio a octubre y menores de no-

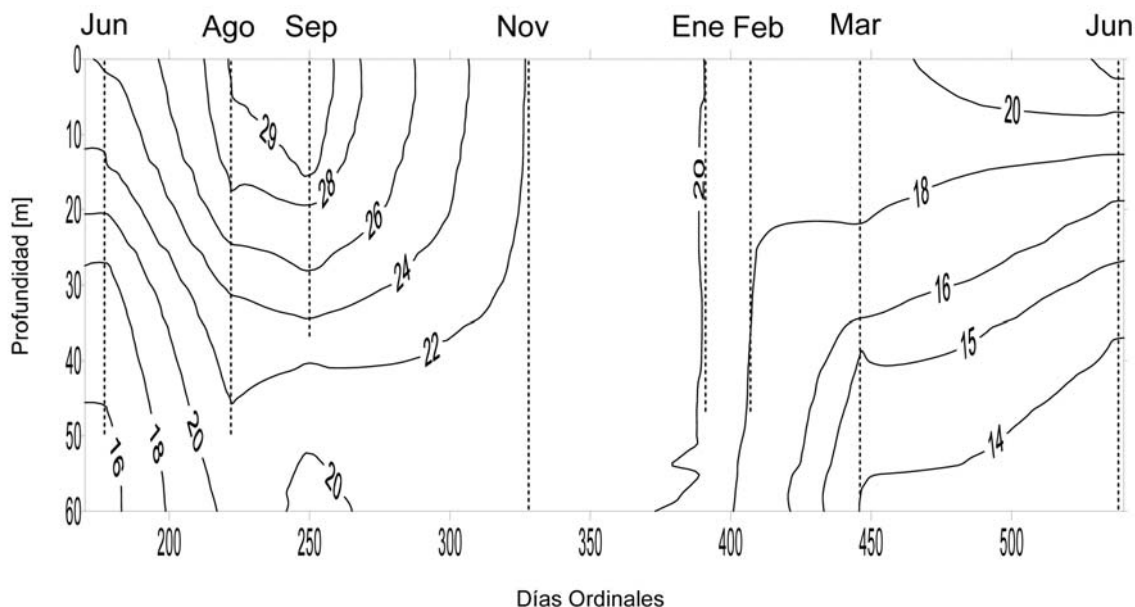


Figura 2. Distribución vertical de la temperatura (°C).

viembre a mayo. De acuerdo con el grado de inclinación relativo de la pendiente de las isothermas respecto a la profundidad (Fig. 2), se observa que la distribución vertical de temperatura, presentó una columna de agua estratificada de junio a septiembre (probablemente hasta octubre) y una columna bien mezclada de noviembre a febrero (Fig. 2). Los meses de marzo, abril y quizás mayo, pueden ser considerados como un periodo de estabilización de la columna de agua (Fig. 2). El análisis de cada perfil particular de temperatura se muestra en la Fig. (5),

indicando con una flecha la profundidad de la termoclina principal. En este estudio, la profundidad de la termoclina principal o capa de mezcla (Z_m) se definió como aquella en donde el gradiente alcanzó su valor máximo. En junio, agosto y septiembre, la Z_m estuvo respectivamente, entre 19.5 m y 15.5 m (Tabla I). En el periodo de noviembre a febrero se observaron las capas de mezcla más profundas del estudio, en un intervalo de 68.5 m a 55.5 m. Finalmente, y de acuerdo a lo observado en la distribución de las isothermas de la Fig. (2), en

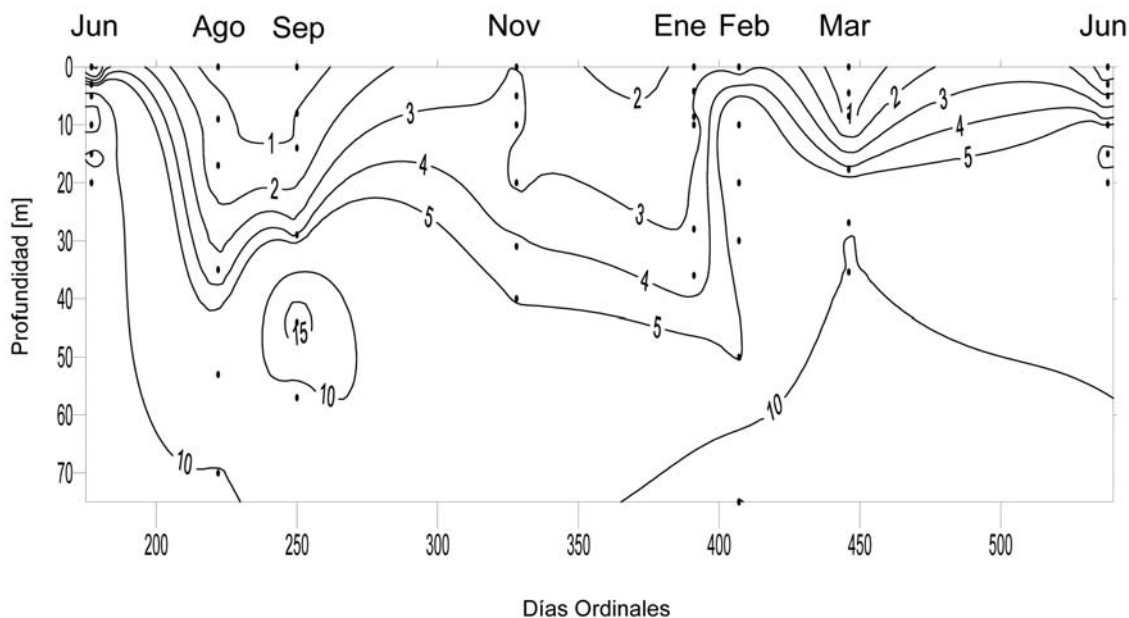


Figura 3. Distribución de los nitratos (µM).

Tabla I. Fecha, hora, posición geográfica, profundidad de la capa de mezcla (Z_m), profundidad crítica (Z_{cr}) y productividad primaria integrada de las estaciones de muestreo.

| Fecha | Día Ordinal | Hora | Posición Geográfica | Z_m [m] | Z_{cr} [m] | Productividad Primaria integrada [$g\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$] |
|----------|-------------|-------|--------------------------|--------------|-----------------|--|
| 26/06/00 | 177 | 12:40 | 24° 25.76 N 110° 27.35 W | 19.5 | 49 | 2.26 |
| 10/08/00 | 222 | 11:20 | 24° 29.38 N 110° 27.43 W | 18.5 | 80 | 1.15 |
| 07/09/00 | 250 | 11:00 | 24° 24.29 N 110° 28.33 W | 15.5 | 41 | 0.49 |
| 24/11/00 | 328 | 09:00 | 24° 33.15 N 110° 30.78 W | 68.5 | 64 | 0.74 |
| 26/01/01 | 391 | 13:00 | 24° 29.59 N 110° 29.04 W | 58.5 | 45 | 0.36 |
| 11/02/01 | 407 | 09:00 | 24° 33.78 N 110° 30.72 W | 55.5 | 47 | 0.26 |
| 22/03/01 | 446 | 11:00 | 24° 30.22 N 110° 27.17 W | 33.5 | 80 | 1.23 |
| 22/06/01 | 538 | 13:00 | 24° 30.04 N 110° 27.55 W | 13.5 | 68 | 1.80 |

los meses de marzo y eventualmente a mayo, la profundidad de la capa de mezcla presentó valores intermedios (33.5 m en marzo), posiblemente como resultado de un periodo de estabilización de la columna de agua.

La distribución espacio temporal de nitratos se presenta en la Fig. (3). Las menores concentraciones se registraron cerca de la superficie y generalmente se incrementaron con la profundidad. El intervalo de variación de la concentración de nitratos en la columna de agua (0-70 m) fue de 0.34 a 19.08 μM . Considerando el comportamiento espacio temporal de la isolínea de 3 μM de nitratos, se puede observar que durante agosto y septiembre su profundidad está por debajo de la profundidad de la capa de mezcla (Z_m), mientras que de no-

viembre a febrero hay una columna homogénea definida por el mezclado de la columna de agua. Nuevamente de marzo a junio la profundidad de la isolínea de 3 μM se encuentra por arriba de la Z_m .

La distribución espacio temporal de la productividad primaria (PP) ($mg\ C\ m^{-3}\ h^{-1}$) se presenta en la Fig. (4). De la superficie a la profundidad de compensación (1% PAR), la PP presentó un intervalo de variación de 0.01 en la parte más profunda a 20.57 $mg\ C\ m^{-3}\ h^{-1}$ cerca de la superficie, en el mes de junio del 2001. Generalmente, la capa más productiva se localizó en los primeros 25 m. De acuerdo al comportamiento de la isolínea de 2 $mg\ C\ m^{-3}\ h^{-1}$, ésta tiende a ser más profunda en los meses de junio a septiembre del 2000 y desplazarse a la super-

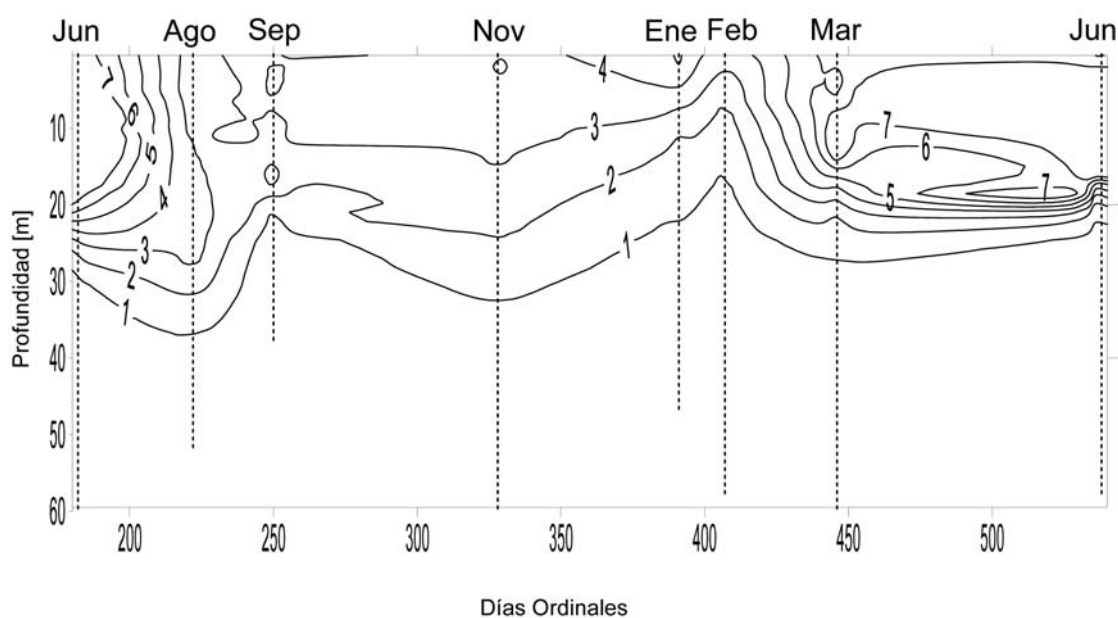


Figura 4. Distribución de la productividad primaria ($mg\ C\ m^{-3}\ h^{-1}$)

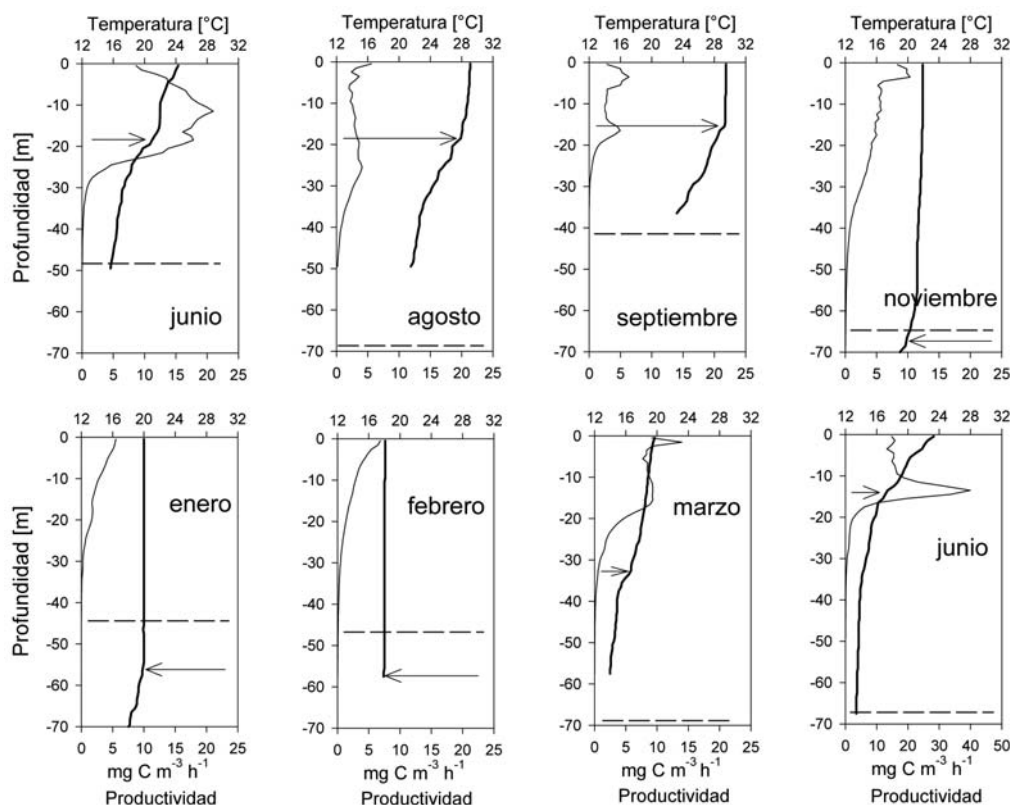


Figura 5. Perfiles verticales de temperatura (línea gruesa) y de productividad primaria (línea delgada). La flecha indica la profundidad de la capa de mezcla y el sentido hacia la derecha calentamiento, y hacia la izquierda enfriamiento. La línea quebrada indica la profundidad crítica.

ficie durante los meses de enero y febrero del 2001, para finalmente volver a descender de marzo a junio del mismo año (Fig. 4). La distribución vertical de la PP de cada mes, muestra los detalles de la forma y magnitud del perfil, así como la referencia de la profundidad crítica (Z_{cr}) en línea discontinua (Fig. 5). Las formas de los perfiles de PP son muy variadas, sin embargo durante los meses de noviembre, enero y febrero, los perfiles tienen un máximo superficial y disminuyen exponencialmente con el incremento de la profundidad. De manera particular, se observa que en junio del 2000 el perfil es de tipo Gaussiano, en agosto el perfil es más bien homogéneo, con un ligero incremento con la profundidad; en septiembre se presentan dos picos cerca de la superficie, de manera similar a marzo del 2001, aunque en este último más pronunciado. Finalmente en junio del 2001, el perfil mostró un pico muy pronunciado alrededor de los 12 m, coincidente con la profundidad de la capa de mezcla (Fig. 5). La magnitud de la PP presentó algunas coincidencias con la forma de los perfiles. Por ejemplo, en los meses de noviembre, enero y febrero, las tasas de PP disminuyen de $4 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ hasta un mínimo cercano a cero, en la Z_{cr} . Las PP más elevadas se registraron en los meses de junio del 2000 y 2001, mientras que las menores ocurrieron durante enero y febrero (Tabla I)

DISCUSIÓN

Las principales variables que controlan la producción primaria en el océano son la luz, los nutrientes (inorgánicos y orgánicos), la temperatura, la biomasa misma del fitoplancton (por efecto de autosombreado) y el pastoreo. Son casos especiales las zonas con altos nutrientes y baja concentración de clorofila (HNLC), en donde el hierro es el principal limitante (Martín, 1992). En las zonas templadas los ciclos estacionales, especialmente los de los productores primarios y secundarios han sido bien documentados (Parsons *et al.*, 1984), en contraste con la zona tropical donde los cambios en la biomasa de fitoplancton y zooplancton tienen poca evidencia que estén asociados con eventos estacionales. La parte sur del Golfo de California y particularmente la Bahía de La Paz, aunque no es propiamente una zona templada, si presenta un marcado cambio estacional en sus características climáticas y oceanográficas (Robles-Pacheco y Marinone, 1987; Thunnel *et al.*, 1996; Martínez-López *et al.*, 2001).

Por ser la fuente de energía utilizada para la fotosíntesis, la luz es considerada como el principal factor limitante de los productores primarios. Es común encontrar reportes de una

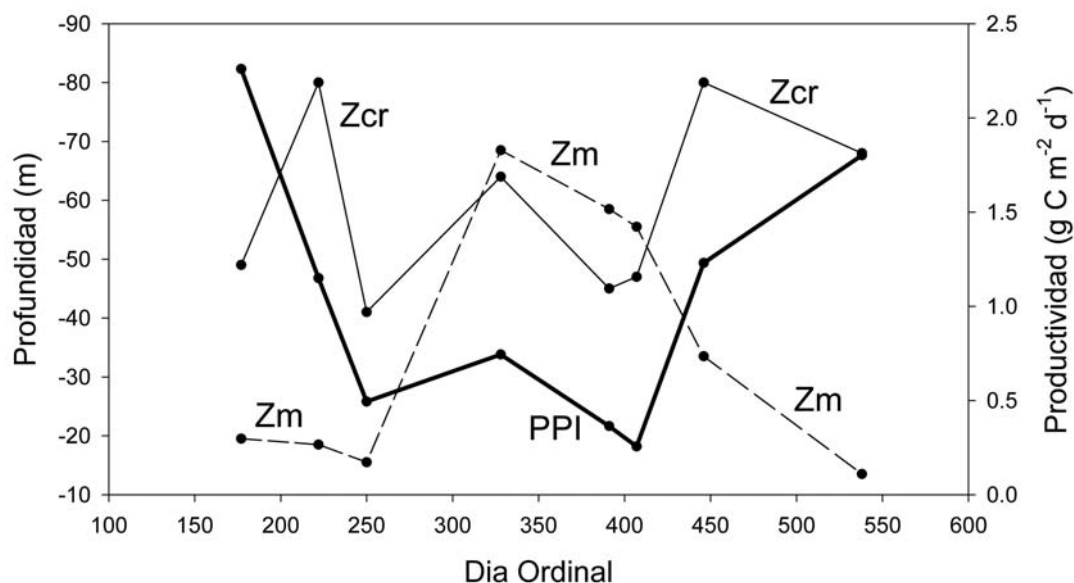


Figura 6. Distribución de productividad primaria diaria ($\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) [línea gruesa], profundidad crítica (m) [línea fina] y profundidad de la capa de mezcla (m) [línea quebrada].

disminución de la PP superficial por efectos de fotoinhibición. Existen muchos factores que determinan la cantidad de irradiancia que llega a una región determinada (Kirk, 1994). Los denominados factores aparentes, que dependen de la posición del sol (posición geográfica, estación del año, hora del día) y de la trayectoria del haz de luz (nubosidad, estado del mar) y los factores inherentes ó dependientes de la composición del agua, en términos del contenido de material disuelto y particulado.

De acuerdo con Martínez-López *et al.* (2001), la transparencia del agua, medida por su efecto en la desaparición del disco de Secchi, presenta un cambio estacional en la Bahía de La Paz. Sin embargo, la nubosidad y el estado del mar, pueden ser factores más determinantes que los inherentes, al momento de evaluar la penetración de la luz en el agua (Miller & McPherson, 1995). Es bien conocido en la región el efecto durante gran parte del año, de las brisas vespertinas y nocturnas, las cuales son capaces de cambiar las condiciones del estado del mar de un día a otro e influir así en la penetración de luz al cuerpo de agua.

Los nutrientes inorgánicos disueltos (nitratos, nitritos, amonio, fosfatos y en ocasiones silicatos) son considerados también como limitantes en la producción primaria. En áreas marinas bajo condiciones óxicas y de pH ligeramente alcalino, los iones nitratos son particularmente importantes debido a que su requerimiento es mayor que el de los fosfatos (Redfield *et al.*, 1963). Las aguas superficiales de la Bahía de La Paz llegan a estar empobrecidas primero en nitratos, antes que en fosfatos y silicatos (Reyes-Salinas, 1999). En el presente estudio, se sugiere utilizar la isólinea de $3 \mu\text{M-NO}_3$ como un indicador de la dis-

ponibilidad de este nutriente en la zona eufótica. En general, se observó que agosto y septiembre son los meses con menor concentración de nitratos cerca de la superficie. Como se observó en la distribución estacional y en los perfiles verticales de la PP, esta condición puede limitar las tasas fotosintéticas de manera muy puntual, pero como se demuestra en la Tabla I, no afecta drásticamente la PPI. En el resto de los meses se puede inferir que la disponibilidad de nitratos en la zona eufótica no parecen afectar significativamente las tasas fotosintéticas.

Aunque la temperatura afecta de manera directa el proceso de fotosíntesis, a nivel local y a una escala diurna, su variación no parece afectar la magnitud de la PP en la bahía. Posiblemente en la escala estacional la variación de temperatura en la zona eufótica ($14\text{-}30^\circ\text{C}$) pueda tener un efecto en las especies residentes. Sin embargo, tiene un efecto indirecto, relacionado con la estabilidad de la columna de agua. A salinidad constante una disminución de la temperatura incrementa la densidad y viceversa. Estos cambios modifican la difusión de sustancias y el transporte de material particulado y disuelto en la columna de agua.

Modelo estacional. Considerando que la luz y las concentraciones de nitratos son factores directos que afectan la producción primaria en la Bahía de La Paz y la temperatura un factor indirecto, el concepto de "profundidad crítica" de Sverdrup (1953) puede ser útil para explicar su cambio estacional en la columna de agua. De acuerdo a Nelson y Smith (1991) hay al menos tres aspectos críticos que deben considerarse antes de aplicar el modelo de profundidad crítica. El cálculo de la irradiancia superficial promedio en el tiempo, la irradiancia a la

profundidad de fotocompensación y el factor de corrección para la reflectancia y absorbancia cerca de la superficie. En este trabajo se consideró como irradiancia superficial promedio a la cantidad de irradiancia integrada que llega inmediatamente debajo de la superficie ($\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) dividida entre el número de horas de luz. Debido a que únicamente se contaban con datos cercanos al medio día se integraron los datos faltantes utilizando una función Gaussiana. En el segundo punto se utilizó $35 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ como el valor de irradiancia a la profundidad de fotocompensación sugerido para el Golfo de Maine. De acuerdo a Nelson y Smith (1991) este es un valor más realista que el sugerido en el modelo original de Sverdrup (1953). Finalmente se utiliza un valor de 0.8 como factor de corrección óptica, suponiendo que el efecto de la reflectancia sea de 20% y considerando que ésta varía con el ángulo de incidencia solar (ángulo de 0 a 70° apenas 13.3% de reflectancia y para un ángulo de 89° una reflectancia máxima de 89.6%) (Kirk, 1994).

Haciendo un seguimiento de la profundidad de la capa de mezcla (Z_m), y la profundidad crítica (Z_{cr}) (Fig. 5), se muestra como el calentamiento gradual de la capa superficial, indicado por la dirección de la flecha hacia la derecha, fortalece la termoclina de junio a septiembre. Durante este periodo la Z_{cr} (línea quebrada) es más profunda que la Z_m . El caso contrario se presenta en el periodo de noviembre a febrero (Fig. 5), en donde la termoclina es muy débil y profunda, y la Z_{cr} esta por arriba de ésta. La dirección de la flecha hacia la izquierda, muestra el enfriamiento en la columna de agua. El ciclo inicia nuevamente en marzo y vuelve a tener un incremento importante de la producción primaria en el mes de junio (Fig. 5). En la Fig. 6 se presenta una síntesis de los resultados que explican de manera general, que cuando $Z_m > Z_{cr}$ la producción primaria integrada tiende a dis-

minuir y viceversa. Esto probablemente se debe a que el fitoplancton al ocupar un volumen de agua mayor puede ser trasladado, por turbulencia, a zonas poco iluminadas que pueden disminuir su eficiencia fotosintética. Con el propósito de fundamentar estadísticamente el esquema propuesto, se relacionó el cociente (Z_m/Z_{cr}) versus la PPI obteniéndose un modelo lineal significativo al 95% (Fig. 7).

Reyes-Salinas *et al.* (2003) estudiaron la relación entre la PPI y la estratificación de la columna de agua en la Bahía de La Paz, de acuerdo al índice de Simpson y Hunter (1974). En términos generales el índice de estratificación se calcula con base en las diferencias de densidad en una columna de agua de determinado espesor y sus valores son reportados en unidades de energía (J m^{-3}). De manera que cuando el valor del índice es grande significa que la columna de agua requerirá de una mayor cantidad de energía para su mezcla y viceversa. Reyes-Salinas *et al.* (2003), reportaron para la primavera tasas promedio de $16 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ asociadas con valores bajos de estratificación (50 J m^{-3}), que corresponden a una columna de agua casi homogénea. En contraste, durante verano y otoño la productividad disminuyó en un intervalo entre 2 y $5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$, mientras que la estratificación se incrementó de 249 a 347 J m^{-3} . El modelo propuesto es una primera aproximación que involucra de manera integral los principales factores que controlan la productividad primaria en el océano y puede ser útil para iniciar experimentos encaminados a evaluar con más detalle los procesos que afectan la abundancia y distribución de los productores primarios en la Bahía de La Paz.

Se confirmó la aplicabilidad y bondades del método de fluorescencia natural para la determinación de las tasas de productividad fotosintética en la columna de agua. Se corroboró la existencia de dos épocas en el ciclo estacional de la productividad primaria: una de alta productividad de marzo – agosto (PPI mayor que el promedio anual) y otra de baja productividad de septiembre – febrero (PPI menor que el promedio anual), y cuya estructura depende, entre otros factores, de la variabilidad estacional de la penetración de luz y de la estratificación de la columna de agua. Se ratificó el papel de la profundidad crítica como un parámetro importante en la explicación de la variabilidad estacional de la productividad primaria del fitoplancton.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó con fondos del Instituto Politécnico Nacional en el marco del proyecto institucional "Estimaciones de Producción Primaria en la Región Sur del Golfo de California (CGEPI-990446). Los autores agradecen a los revisores anónimos por sus atinadas correcciones, comentarios y sugerencias al manuscrito.

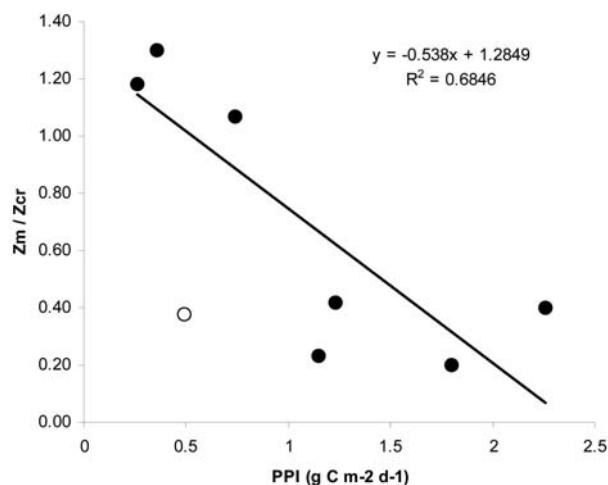


Figura 7. Razón de profundidad de mezcla y profundidad crítica versus producción primaria integrada en el periodo de estudio. Los círculos indican los meses del año, el círculo vacío es un dato no tomado en cuenta en la regresión.

REFERENCIAS

- AGUIRRE-GÓMEZ, R., 2002. Primary production in the southern Gulf of México estimated from solar stimulated natural fluorescence. *Hidrobiológica* 12: 21-28.
- ÁLVAREZ-BORREGO, S. & J.R. LARA-LARA. 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. In: Dauphin, J.P. & B.R. Simoneit (Eds.). *The Gulf of California and peninsular province of the Californias. Memoir 47*. American Association of Petroleum Geologists, Tulsa, OK, pp. 555-567.
- CHAMBERLIN, W.S., C.R. BOOTH, D.A. KIEFER, J.H. MORROW & R.C. MURPHY. 1990. Evidence for a simple relationship between natural fluorescence, photosynthesis and chlorophyll in the sea. *Deep Sea Research* 37: 951-973.
- GARCÍA-MENDOZA, E. & H. MASKE. 1996. The relationship of solar-stimulated natural fluorescence and primary productivity in Mexican Pacific waters. *Limnology and Oceanography* 41: 1697-1710.
- GORDON, H.R. 1985. Ship perturbation of irradiance measurements at sea, 1: Monte Carlo simulations. *Applied Optics* 24: 4172-4182.
- KIEFER, D.A., N.S. CHAMBERLIN & C.R. BOOTH. 1989. Natural fluorescence of Chlorophyll a: Relationship to photosynthesis and chlorophyll concentration in the western South Pacific gyre. *Limnology and Oceanography* 34: 868-881.
- KIRK, J.T.O. 1994. *Light & Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. Cambridge University Press, New York. Great Britain. 509 p.
- LIZOTTE, M.P. & J. PRISCU. 1994. Natural fluorescence and quantum yields in vertically stationary phytoplankton from perennially ice-covered lakes. *Limnology and Oceanography* 39: 1339-1410.
- LUCH-COTA, S.E. 2000. Coastal upwelling in the eastern Gulf of California. *Oceanologica Acta* 23 (6): 731-740.
- MARTÍNEZ-LÓPEZ, A., R. CERVANTES-DUARTE, A. REYES-SALINAS & J. E. VALDEZ-HOLGUÍN. 2001. Cambio estacional de clorofila a en la Bahía de La Paz. *Hidrobiológica*, 11(1): 45-52.
- MARTÍN, J.H. 1992. Iron a limiting factor in oceanic productivity. In Falkowski, P.G. & A.D. Woodhead (Eds.). *Primary productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*. Environmental Science Research 43, pp. 123-137.
- MILLER, R.L. & B.F. MCPHERSON. 1995. Modeling Photosynthetically Active Radiation in Water of Tampa Bay, Florida, with Emphasis on the Geometry of Incident Irradiance. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 40: 359-377.
- NELSON, D.M. & W.O. SMITH JR. 1991. Sverdrup revisited: Critical depths, maximum chlorophyll levels, and control of Southern Ocean productivity by the irradiance-mixing regime. *Limnology and Oceanography* 36(8): 1650-1661.
- PARSONS, T.R., M. TAKAHASHI & B. HARGRAVE. 1984. *Biological Oceanographic Processes*. 3rd Ed. Pergamon Press. Great Britain. 330 p.
- REDFIELD, A.C., B.H. KETCHUM & F.A. RICHARDS. 1963. In M. N. Hill (Ed.), *The Sea*, Vol. 2. Interscience, New York. United States. 26-32 pp.
- REYES-SALINAS, A., R. CERVANTES-DUARTE, R.A. MORALES-PÉREZ & J.E. VALDEZ-HOLGUÍN. 2003. Variabilidad estacional de la productividad primaria y su relación con la estratificación vertical en la Bahía de La Paz, B.C.S. *Hidrobiológica* 13(2): 103-110.
- REYES-SALINAS, A. 1999. *Factores que controlan la productividad primaria en la Bahía de La Paz, B. .C. .S*. Tesis de Maestría en Ciencias, CICIMAR, IPN. 122 p.
- ROBLES-PACHECO, J.M. & S.G. MARINONE. 1987. Seasonal and interannual termohaline variability in the Guaymas Basin in the Gulf of California. *Continental Shelf Research* 7: 715-733.
- SANTA-MARÍA-DEL-ANGEL, E., S. ALVAREZ-BORREGO & F.E. MULLER-KARGER. 1994. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *Journal of Geophysical Research* 99: 7411-7421.
- SIMPSON, J.H & J.R. HUNTER. 1974. Fronts in the Irish Sea. *Nature* 250: 404-446.
- STEGMANN, P.M & M.R. LEWIS. 1997. Shipboard measurements of phytoplankton production and solar-stimulated fluorescence rates in the Northwest Atlantic. *Continental Shelf Research* 17: 743-760.
- STRICKLAND, J.D.H. & T.R. PARSONS. 1972. *A practical handbook of seawater analysis*, 2nd ed. Bulletin Fisheries Research Board of Canada. 167. 311 p.
- SVERDRUP, H.U. 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*. 18: 287-295.
- THUNNEL, R., C. PRIDE., P. ZIVERI., F. MUELLER-KARGER., C. SANCETTA & D. MURRAY. 1996. Plankton response to physical forcing in the Gulf of California. *Journal Plankton Research* 18(11): 2017-2026.
- URBÁN-RAMÍREZ, J & M. RAMÍREZ-RODRÍGUEZ. 1997. *La Bahía de La Paz. Investigación y Conservación*. Universidad Autónoma de Baja California Sur. México. 345 p.
- VALDEZ-HOLGUÍN, J.E., G. GAXIOLA-CASTRO & R. CERVANTES-DUARTE. 1995. Productividad primaria en el Golfo de California, calculada a partir de la relación entre irradiancia superficial y clorofila de la zona eufótica. *Ciencias Marinas* 21: 311-329.

Recibido: 22 de junio de 2004.

Aceptado: 7 de febrero de 2005.