

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS



**PRODUCTIVIDAD PRIMARIA DEL FITOPLANCTON Y USO PONTENCIAL DE
LA FLUORESCENCIA MULTIESPECTRAL (Phyto-PAM) EN EL GOLFO DE
CALIFORNIA**

T E S I S

QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA
OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

PRESENTA

JOSÉ ALFREDO MERCADO SANTANA

ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, MEXICO,
DICIEMBRE 2017

RESUMEN

La tesis fue organizada de la siguiente manera: el primer capítulo que estudió la variabilidad espacial y temporal de la productividad primaria Fitoplanctónica en el Golfo de California (GC) con base en los registros históricos de 56 años (1960 a 2016) de uso de la técnica de ^{14}C . Del cual, se obtuvieron 522 mediciones de productividad superficial (321 para la temporada fría y 201 para la cálida). Se discute sobre la gran complejidad de los datos reportados y su poca homogeneidad en el espacio y en el tiempo. Además, comparamos las estimaciones con modelos satelitales (^{14}C vs VGPM, Eppley-CbP4M) y evidenciamos que las estimaciones satelitales no mostraron asociaciones significativas con los datos *in situ*. El segundo capítulo abordó el uso potencial de la metodología de fluorescencia multiespectral para estimar la respuesta del fitoplancton con base en curvas ETR-E en un remolino ciclónico en la parte central del Golfo de California durante el verano del 2011 (condiciones de fuerte estratificación). Los resultados de este estudio evidencian el potencial de la metodología para estimar los parámetros fotosintéticos y ver diferencias significativas entre condiciones del centro y bordes del remolino condiciones del remolino. Por último un tercer capítulo estudió la relación de los parámetros fotosintéticos derivados de la metodología tradicional de asimilación de carbono (^{14}C) y la metodología de la tasa de transporte de electrones (Phyto-PAM). Se usó una ecuación que relacionó los parámetros fotosintéticos de ambas metodologías y que permitió obtener como resultado final $\mu\text{mol de e}^-$ por $\mu\text{mol de C}$. Este capítulo destaca a la metodología de fluorescencia multiespectral como una herramienta prometedora para estimar la productividad primaria mediante metodología libre de materiales radioactivos y con un potencial de estimación a escalas espacio temporales más amplias.

Palabras clave: Curvas Fotosíntesis-Irradiancia (P-E), Fluorescencia Multiespectral, Fijación de Carbono (^{14}C), Fitoplancton, Golfo de California.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

**PRODUCTIVIDAD PRIMARIA DEL FITOPLANCTON Y USO POTENCIAL DE LA
FLUORESCENCIA MULTIESPECTRAL (Phyto-PAM) EN EL GOLFO DE CALIFORNIA**

T E S I S

**QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA OBTENER EL
GRADO DE**

DOCTOR EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

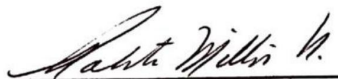
PRESENTA

JOSÉ ALFREDO MERCADO SANTANA

Aprobada por:



Dr. Eduardo M. Santamaría del Ángel
Director de Tesis



Dr. Roberto Millán Núñez
Sinodal



Dra. Adriana G. Gonzales Silvera
Sinodal



Dr. Enrique Valenzuela Espinoza
Sinodal

Dr. Luis Enríquez Paredes
Sinodal

DEDICATORIA

Al iniciar tan importante camino en mi vida hubo quienes creyeron en mí desde un comienzo y lucharon a mi lado para conseguirlo y hubo quienes sin saberlo me impulsaron a continuar, es por ello que hoy quisiera agradecer su valiosísima colaboración dedicándoles este logro... uno muy importante en mi vida:

A mis padres, **R. Martina Santana Bartoleño** y **J. Alfredo Mercado Velazco**, quienes son parte fundamental de mi vida y quienes a través de su esfuerzo me han dado la oportunidad de terminar mis estudios con éxito, confiando en mí, para poder realizar este trabajo lejos de mi hogar. A ellos que me han formado con buenos valores y me han motivado día a día para llegar a alcanzar mis sueños.

A mis hermanas, **Yuliana**, **Magali** y **Graciela**, porque sin importar la distancia, han estado para darme consejos, apoyarme y como siempre lo han hecho, consentirme.

A mis Sobrinos, **Fernanda**, **Renata** y **Lian**, **Yoel** y **Regina** por recordarme lo maravilloso de la vida con cada abrazo y sonrisa recibida.

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Ciencias Marinas e Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la Universidad Autónoma de Baja California, por otorgarme el grado de Doctor en ciencias en oceanografía costera y por la oportunidad concedida para continuar fortaleciéndome académicamente.

Al consejo nacional de ciencia y tecnología (CONACyT), por otorgarme la beca, para realizar mis estudios de Doctorado.

Al Dr Eduardo Santamaría del Ángel por aceptarme como su estudiante y por brindarme la confianza de trabajar en un tema que los dos fuimos explorando durante la investigación, por ser a la vez director y amigo.

A la Dra. Adriana González Silvera y el Dr. Roberto Millán-Núñez, Dr. Enrique Valenzuela Espinoza, Dr. Luis Enrique Paredes por brindarme todo su apoyo ante las preguntas surgidas durante esta investigación, en especial, por sus comentarios tan atinados para la escritura de esta tesis.

A los proyectos que financiaron las campañas oceanográficas: UABC: 4, 5 y 17 proyectos internos, SIMAC-CONACYT, SIMAC-2000107017; CICESE: monitoreo ecológico del Alto Golfo de California "(PANGAS-Packard Foundation); IPN-CICIMAR: SIP 1721, 20160514-CONACYT: 236864.

Al Dr. Víctor Godínez por el apoyo en los datos de CTD y al Dr. Víctor Camacho por la disposición de los datos de nutrinetes.

Al personal de los cruceros que apoyaron la investigación: la Armada de México (Secretaría de la Marina); B/O Francisco de Ulloa (CICESE); B/O Alpha Hellix (CICESE); y el buque oceanográfico B/O El Puma (UNAM).

A todos los compañeros que han pasado por el grupo "POPEyE", en especial a María Fernanda, Yolo Xóchitl, Alejandra, Stella, Mariana por su ayuda invaluable

durante los experimentos con el Phyto-PAM, porque sin su ayuda este trabajo no hubiera tenido buenos resultados.

A los amigos que conocí durante mi estancia en Ensenada: en especial a Ivonne, Ramón, Michelle, Abby, Fili, Gabriel y Daniel por abrirme las puertas de su casa y porque siempre tuvieron la disposición y las palabras adecuadas para hacer sentir como su amigo. A Uriel por su incondicional amistad y por haberme ayudado en el ODV y demás programas; a los compañeros de generación y a todos los que en cierto modo nos conocimos en el camino.

Al personal administrativo de la Facultad de Ciencias Marinas, en especial a Angélica Arce, por su buena disposición y atención al orientarme siempre en lo referente a los trámites administrativos.

A todos aquellos que en este momento escapan de mi mente, pero formaron parte importante en esta etapa de mi vida.

En especial a DIOS, por permitir vivir esta maravillosa experiencia, por darme siempre lo mejor cada día y por permitirme crecer espiritual y emocionalmente.

GRACIAS A TODOS

*“No medí la vida en años, sino en calles, puentes, montañas y kilómetros
que son los que me separan del mar.*

Fabrizio Caramagna

INDICE

RESUMEN	2
VOTOS APROBATORIOS.....	3
DEDICATORIA.....	4
AGRADECIMIENTOS.....	6
ÍNDICE GENERAL	7
LISTA DE TABLAS.....	8
LISTA DE FIGURAS	10
LISTA DE ECUACIONES	13
INTRODUCCIÓN GENERAL	14
OBJETIVOS	19
HIPÓTESIS	20
1. Capítulo 1: productividad primaria del gran ecosistema	
marino Golfo de California.....	21
1.1 Resumen	21
1.2 Introducción.....	22
1.3 Materiales y métodos.....	24
1.4 Resultados y Discusiones	26
1.5 Conclusiones	33
2. Capítulo 2: Uso potencial de la fluorescencia de la Clorofila a en estructuras	
de mesoescala del Golfo de California	35
2.1 Resumen	35
2.2 Introducción.....	36
2.3 Materiales y métodos.....	38
2.4 Resultados y Discusiones	42
2.5 Conclusiones	62
3. Capítulo 3: Relación de los parámetros fotosintéticos (Curvas P-E)	
derivados de asimilación carbono (^{14}C) y fluorescencia multiespectral (Phyto-	
PAM) en el Golfo de California	63
3.1 Resumen	63
3.2 Introducción.....	63
3.3 Materiales y métodos.....	65
3.3 Resultados	70
3.4 Discusiones	81
3.5 Conclusiones	93
SUMARIO	94
REFERENCIAS	97
ANEXOS	102

LISTA DE TABLAS

Tabla		PAGINA
1	Base de datos total de mediciones de productividad primaria por ^{14}C en condiciones Frías y cálidas desde 1960 a 2016. Las referencias con * son nuevos registros del Cuerpo Académico de Ecología del Fitoplancton (Facultad de Ciencias Marinas Universidad Autónoma de Baja California México).	29
2	Parámetros estadísticos de las mediciones de productividad ($\text{mg C m}^{-3} \text{ day}^{-1}$) por región /condición. (n= número de observaciones; SD= desviación estándar and NAN= no posible calcular)	31
2.1	Matriz de variables analizadas agrupadas por condición, valores de la profundidad del máximo de Chla, utilizada en el análisis de componente principal y análisis de factor. NaN: no dato. * $\mu\text{mol e}^{-} (\text{mg Chla})^{-1} / \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, ** $\mu\text{mol e}^{-} (\text{mg Chla})^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, *** $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$.	37
2.2	Análisis de componente principal para las 12 estaciones muestreadas con Phyto-PAM de la profundidad del máximo de Chla, con los resultados del eigenanálisis y los coeficientes de la correlación de Pearson. Las celdas amarillas resaltan las variables significativas para cada parámetro y componente.	59
2.3	Análisis de componente principal de la base de datos estandarizados a Z y codificados en valores altos (anomalías positivas) y valores bajos (anomalías negativas). NaN: Corresponde a una celda que no fue posible codificar en para la base de datos.	61
3.1	Análisis de regresión lineal múltiple, can base en su coeficiente de determinación (R^2). Significancia de las variables independientes, probada con una t, significancia global del modelo probada con F .Todos los análisis fueron probados con un nivel de confianza del 95%. Los valores en color rojo refieren a los valores que no fueron significativos en cada uno de los análisis.	75

3.2	Análisis de componente principal de la base de datos estandarizados a Z y codificados en valores altos (anomalías positivas) y valores bajos (anomalías negativas). Celdas de color corresponden al componente con valor más alto por variable, los 3 componentes explican el 66.8 de la variabilidad total. * $\mu\text{mol e}^- (\mu\text{mol C})^{-1} \mu\text{mol photon L}^{-1} \text{h}^{-1}$	80
3.3	Resumen de los estudios que relacionan la fluorescencia de la Chla con la tasa de fijación de Carbono. Las especies o comunidades se abrevian de manera siguiente: MFB: microfitobentos; CFN: comunidad de fitoplancton natural. La metodología se abrevian de manera siguiente: PAM: pulso de amplitud modulada; FBS: fluorímetro de bomba y sonda; FRRF: fluorímetro de tasa de repetición rápida y se incluyen los tiempos de incubación de ^{14}C cuando son declarados.	81
Anexo 2	1: Campañas oceanográficas en las que se realizaron nuestros simultáneos de Phyto-PAM e incubaciones de ^{14}C .	115
Anexo 2	3: gradiente de solventes utilizado: Solvente A es 70:30 metanol: 28mM TbAA (pH 6.5), solvente B es metanol y solvente C es acetona.	116
Anexo 3	Base de datos usada en el análisis PCA del capítulo 3: R_{max} : $\mu\text{mol e}^- \mu\text{mol C}^{-1}$; $E_{R_{\text{max}}}$: $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$; Y: $\mu\text{mol e}^- \mu\text{mol C}^{-1} (\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1})$.	120

LISTA DE FIGURAS

FIGURA		PAGINA
1.1	Representación estilizada de la curva de fotosíntesis-irradiancia (P-E, por sus siglas en ingles), se muestran tres de los más comunes parámetros derivados de esta curva, los círculos oscuros representan valores imaginarios, la línea oscura continua representa el ajuste teórico de los datos como respuesta de la fotosíntesis a la disponibilidad de la luz y las líneas discontinuas son las líneas creadas teóricamente para mostrar el significado de los parámetros obtenido. El α_B que es la tasa de cambio de la producción a irradiancias bajas, E, irradiancias, PB productividad estandarizada por la biomasa, Ek la Intensidad de saturación y PB m el número de asimilación máximo estandarizado por la biomasa y RB es la respiración estandarizada por la biomasa. (Platt y Sathyendranath, 1988).	17
1	Regiones del Golfo de California. A) Regiones Clásicas: letras y línea discontinua de Gilbert y Allen (1943); número y línea continua Round (1967). b) en base a teledetección Santamaría-del-Ángel et al. (1994a).	25
2	Registros superficiales de productividad primaria con base en la metodología de ^{14}C en el Golfo de California desde 1967 a 2016. A) temporada cálida, b) temporada fría. Los símbolos azules son nuevos registros de la base de datos del cuerpo académico de ecología del fitoplancton (Facultad de Ciencias Marinas, Universidad autónoma de Baja California, México).	27
2.1	(a) Batimetría de la región de estudio en el Golfo de California durante julio del 2011; estaciones de muestreo: círculos negros: estaciones con CTD; círculos negro con rojo: estaciones con muestras de CTD y productividad Primaria. (b) imagen de concentración de Chla satelital (Modis-Aqua LAC: 25 de julio del 2011) muestra 4 remolinos: ACE-1 y ACE-2, son remolinos anticiclónicos (núcleo cálido); CE-1 y CE-2, son remolinos ciclónicos.	39

	“Shear zone” muestra la zona de interacción entre los remolinos ciclónicos CE-1 y CE-2.	
2.2	Estructura hidrográfica de los transectos A (izquierda) y C (derecha): (a) y (b) es velocidad geostrófica (cm^{-1}) relativa a la profundidad máxima común entre pares de estaciones ($\sim 1000\text{m}$); (c) y (d) es la temperatura conservativa ($^{\circ}\text{C}$); (e) y (f) es la salinidad conservativa (g kg^{-1}); (g) y (h) es la fluorescencia de la Clorofila a (mg m^{-3}); las líneas rojas representan anomalías de densidad calculadas (Kg m^{-3}).	43
2.3	Secciones verticales de los transectos A (Izquierda) y C (Derecha): Fosfatos (μM) en a y b, Nitrato + Nitrito (μM) en c y d, Silicatos (μM) en e y f.	46
2.4	Perfiles del parametro de tasa de transferencia de electrones a baja irradiancia normalizado por la biomasa ($\alpha^{\text{B}}_{\text{ETR}}$), agrupado por condicion (estaciones) del remolino.	50
2.5	Perfiles del parametro de tasa máxima de transferencia de electrones normalizado por la biomasa ($\text{ETR}^{\text{B}}_{\text{max}}$), agrupados por condicion (estaciones) del remolino.	53
2.6	Perfiles del parametro intensidad de saturacion a la luz ($E_{K-\text{ETR}}$), agrupados por condicion (estaciones) del remolino.	56
2.7	Grafica de vector del análisis de factor entre las estaciones muestreadas y entre las 14 variables utilizadas para describir las condiciones dentro y fuera del remolino.	60
3.1	Ejemplo de la relación entre la razón $\text{ETR}/P_{\text{in situ}}$ y la intensidad de luz (E). Parámetros que describen dicha relación: R_{max} es el máximo valor de la razón $\text{ETR}/P_{\text{in situ}}$; $E_{R_{\text{max}}}$ es la intensidad de luz a la que se midió R_{max} ; Y es la pendiente inicial de la curva.	68
3.2	Gráfico de dispersión del parámetro $\text{ETR}^{\text{B}}_{\text{max}}$ transformado a Z. Los puntos negros corresponden a las estaciones usadas para calcular la regresión P_{ETR1} (intervalo: -1.5 a 0). Los puntos azules corresponden a las estaciones usadas para calcular la regresión P_{ETR2} (intervalo: 0.1 a 1.5). Los puntos rojos corresponden a las estaciones que se usaron para calcular la regresión P_{ETR3} (intervalo: 1.51 a 4).	71

3.3	Relación entre la tasa de fijación de carbono (^{14}C) y la tasa de transporte de electrones (ETR) para el Golfo de California. a) Primer análisis de regresión del set total de datos pareados ($P_{\text{ETR}} = -553 + 0.245\text{ETR} + 0.384\text{ChlaT} + 1.12\text{T}^{\circ}\text{C} + 1.52\text{UPS}$). Del segundo análisis: b) Para la sección de z ETR $^{\text{B}}_{\text{max}}$ entre -1.5 a 0 ($P_{\text{ETR1}} = 0.130 + 0.156\text{ETR} + 0.0051\text{ChlaT} + 0.0083\text{T}^{\circ}\text{C} - 0.0070\text{PSU}$); c) para la sección de z ETR $^{\text{B}}_{\text{max}}$ entre 0.1 a 1.5 ($P_{\text{ETR2}} = -32.7 + 0.0687\text{ETR} + 0.181\text{ChlaT} - 0.0517\text{T}^{\circ}\text{C} + 1.02\text{PSU}$) y d) para la sección de z ETR $^{\text{B}}_{\text{max}}$ entre 1.51 a 4 ($P_{\text{ETR3}} = 307 + 0.905\text{ETR} + 15.2\text{ChlaT} + 0.88\text{T}^{\circ}\text{C} - 9.77\text{PSU}$). La línea punteada representa una relación del 100% ($R^2=1$).	72
3.4	Validación de la modelación con base en las estaciones de los cruceros Marías1609 (Izquierda) y Marías1603 (Derecha) para ambas validaciones se utilizaron los modelos $P_{\text{ETR1}} = 0.130 + 0.156\text{ETR} + 0.0051\text{ChlaT} + 0.0083\text{T}^{\circ}\text{C} - 0.0070\text{PSU}$ y ($P_{\text{ETR2}} = -32.7 + 0.0687\text{ETR} + 0.181\text{ChlaT} - 0.0517\text{T}^{\circ}\text{C} + 1.02\text{PSU}$). Correlación de Pearson (r_{Pearson}), número de datos (n).	75
3.5	Análisis clúster obtenida por la agrupación del set total de datos en R_{max} , $E_{R\text{max}}$ y Y . las letras A, B y C muestran los 3 grupos que se asociaron.	78
3.6	Muestra las 3 diferentes tipos curvas que se obtuvieron de la relación entre la razón de $\text{ETR}/P_{\text{in situ}}$ y la luz obtenida a partir de la ecuación 3.5. A) Corresponde a la estación A05, B) corresponde a la estación K08 y C) corresponde a la estación A09.	79
3.7	a) Análisis de componente principal que muestra la relación de los parámetros físico-químico-biológicos y los parámetros obtenidos de la ecuación 3.5. b) gráfico los dos factores principales del análisis de (PCA) en el plano definido por los dos primeros ejes. Los puntos de los 3 colores corresponden a las estaciones que se asociaron a los grupos definidos por el dendrograma 3.4.	80
3.8	Diferentes curvas obtenidas de la relación de la razón $\text{ETR}/P_{\text{in situ}}$ obtenidas por Napoleón y Claquin, 2012 en el canal inglés durante el 2010. Modificado de Napoleón y Claquin, (2012).	87
3.9	Distribución de las 76 estaciones agrupadas por el tipo de curva: Rojo: tipo A, Verde: Tipo B y Azul: tipo C	90

3.10	Izquierda: Distribución de $P_{\text{max}}^{\text{B}}$ estimada mediante ^{14}C para los cruceros Marías1609 (Temporada Cálida) Y Marías1603 (Temporada Fría); Derecha: Distribución de $P_{\text{max}}^{\text{B}}$ estimada mediante los modelos P_{ETR1} y P_{ETR2} para los mismo cruceros	92
Anexo 2	2: Muestra la ubicación geográfica de las 76 estaciones donde se realizaron incubaciones de ^{14}C y Phyto-PAM.	114
Anexo 2	4: Esquema del incubar utilizado para la metodología de ^{14}C , muestra sus componentes y sus ventajas.	115

LISTA DE ECUACIONES

Ecuación		PAGINA
3.1	Derivación de la fluorescencia variable (FV).	66
3.2	Derivación de la eficiencia cuántica efectiva del PSII.	66
3.3	Derivación de la tasa de transferencia de electrones (ETR) en $\mu\text{mol e}^{-} \text{L}^{-1} \text{h}^{-1}$.	66
3.4	Calculo de la asimilación de carbono con base en Parsons <i>et al.</i> , (1984):	67
3.5	Modelo de ajuste de las curvas de $\text{ETR}/P_{\text{in situ}} - E$ con base en Napoleón y Claquin (2012).	67
3.6	Derivación del coeficiente de determinación (R^2).	69

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

La medición de la fotosíntesis en el océano es una de las herramientas más importantes para entender el funcionamiento de los ecosistemas y el flujo de la materia orgánica e inorgánica a través de las redes tróficas marinas (Marra, 2002). En ambientes acuáticos, el fitoplancton constituye uno de los principales productores primarios (Falkowski y Raven, 2007); se distribuye en toda la zona eufótica de los océanos del mundo y la velocidad a la que se reproduce fijando el CO₂ de su entorno resulta crucial para el entendimiento de los flujos de carbono en el océano (Behrenfeld *et al.*, 2004).

Históricamente, unas de las primeras evaluaciones indirectas de la productividad primaria (PP) en los océanos se logró midiendo la producción de O₂, por medio de la técnica de Winkler recibiendo la denominación de “*Evolución de O₂ disuelto*” o “*Producción de oxígeno por botellas claras-oscuras*” (Gaarder y Gran, 1927). Hoy en día, esta técnica no se considera adecuada para todo el medio marino, reportando solamente resultados aceptables en zonas de alta productividad (Marra, 2002).

En el año 1952, Steemann-Nielsen publica la técnica de “*fijación de C radioactivo (¹⁴C)*” que cambio el estudio de la fotosíntesis en el océano (Marra, 2002) y marco una aproximación adecuada que permitiera evaluar la PP con eficiencia y precisión en diferentes ambientes marinos desde oligotróficos hasta eutróficos (Barber y Hilting, 2002). Hasta el día de hoy, esta técnica es el método de referencia para para estudiar la PP en los océanos.

Según del Giorgio y Williams, (2005), desde la publicación de Steemann-Nielsen (1952), hasta el 2005 se habían realizado más de 35 000 experimentos de la PP del fitoplancton en lugares discretos de todos los océanos del mundo. Sin embargo, aunque este método es un método de referencia, este puede presentar mucha variabilidad metodológica que pudieran hacer que los resultados no fueran directamente comparables (Bouman *et al.*, 2017). Dentro de esta gran variabilidad metodológica podemos mencionar:

1. Largos tiempos de incubación (mayores a 1.5 hrs) que pueden someter a estrés fisiológico al fitoplancton, ocasionando la sobre estimación de la productividad bruta (Marra, 2002) (ver las criterios de selección para comparación de datos expuestos por Bouman *et al.*, 2017).
2. Eliminación del bicarbonato de sodio marcado con ^{14}C ($\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$) que no fue fijado por el fitoplancton. En general este paso se realiza mediante la separación de las células por la filtración y el cambio de pH por exposición a vapores de ácido HCL (del Giorgio y Williams, 2005; Cermeño *et al.*, 2006; Maraño *et al.*, 2004; Teira *et al.*, 2005). Sin embargo en este paso se han usado variaciones tales como el enjuague del filtro en una solución acidificada de HCL por horas hasta días (ver Babin *et al.*, 1994; Hewson *et al.*, 2001, entre otros). Actualmente, esta última manera de quitar la radiactividad por inmersión ya se ha descartado, puesto que los enjuagues con HCl provocan que las células se rompan y se pierdan carbono orgánico incorporado con ^{14}C .

Actualmente podríamos pensar que esta técnica se va puliendo más para obtener datos de mayor calidad, sin embargo, esta técnica, al usar radioactividad, ha sido marcada como potencialmente peligrosa para el ser humano (Boyd, 2002), dando

como consecuencia la baja de mediciones de PP por ^{14}C . Aunque esta técnica cuanta con el mayor número de experimentos en comparación con las otras, (ver por Bouman *et al.*, 2017 y Mercado-Santana *et al.*, 2017), es evidente que, la información presentada son de lugares muy localizados y que representan una proporción muy pequeña sobre la variabilidad espacio-temporal de los océanos.

Para describir la variabilidad espacio-temporal de la productividad, pudiendo proyectar la variabilidad de la misma a micro (local) a meso y macro escala, podemos utilizar aproximaciones derivaciones de las observaciones satelitales. Sin embargo, estas aproximaciones satelitales se basan en modelos desde simples ajustes empíricos, pasando por semi-analíticos hasta ecuaciones analíticas complejas (Platt y Sathyendranath, 1993).

La carencia de los datos de Experimentos P-E, ha ocasionado varios temas de discusiones respecto a las estimaciones de la PP modelada por el satélite y los parámetros fotosíntesis-irradiancia (P-E) locales. Behrenfeld y Falkowski (1997) hacen mención que se requiere una gran base de datos de los parámetros P-E. Bouman *et al.*, (2017) comentan que unido a lo anterior es necesario que esta base de datos sean de alta calidad.

En general los experimentos P-E también conocidos por curvas P-E (Fig. 1.1), tratan de parametrizar la Relación entre la fotosíntesis del fitoplancton con la luz disponible en la columna de agua.

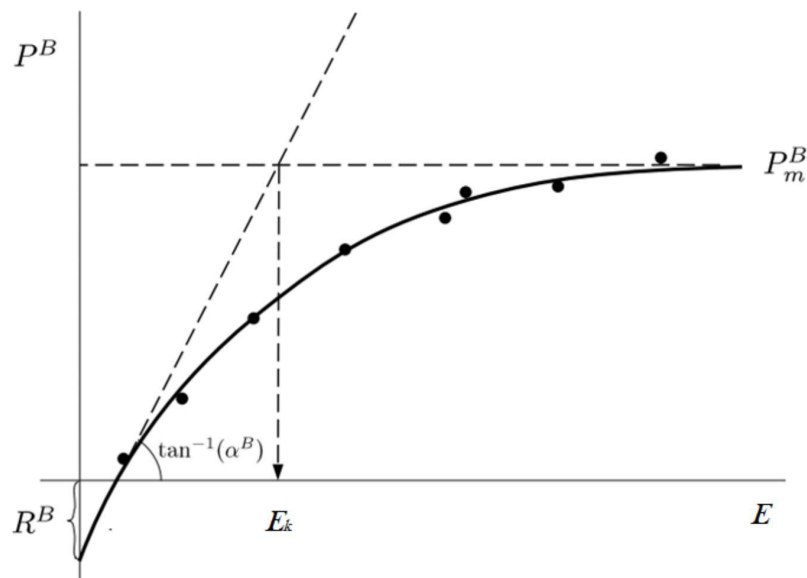


Figura 1.1 Representación estilizada de la curva de fotosíntesis- irradiancia (P-E, por sus siglas en ingles), se muestran tres de los más comunes parámetros derivados de esta curva, los círculos oscuros representan valores imaginarios, la línea oscura continua representa el ajuste teórico de los datos como respuesta de la fotosíntesis a la disponibilidad de la luz y las líneas discontinuas son las líneas creadas teóricamente para mostrar el significado de los parámetros obtenido. El α^B que es la tasa de cambio de la producción a irradiancias bajas, E_k irradiancias, P_m^B productividad estandarizada por la biomasa, E_k la Intensidad de saturación y P_m^B el número de asimilación máximo estandarizado por la biomasa y R^B es la respiración estandarizada por la biomasa. (Platt y Sathyendranath, 1988).

Siguiendo los criterios generales expresados por Bates y Platt, (1984), Geider *et al.*,(1993^a); Kolber y Falkowski, (1993), las curva P-E muestran gráficamente esta relación mediante un modelo hiperbólico similar a la cinética de Michaelis-Menten, donde en el eje “X” representa los valores de la luz (E) y en el eje “y” los valores de la tasa fotosintética (P^B) (Fig. 1.1). Como ya se mencionó con anterioridad, la manera tradicional es usando el método de asimilación por ^{14}C (Parsons *et al.*, 1984; Marra, 2002, 2009; Falkowski y Raven, 2007 ver Bouman *et al.*, 2017).

En la última década, se ha incrementado los estudios que tratan de explicar la fotosíntesis con base a la fluorescencia de la clorofila *a* (Chl*a*) (Marra, 2002, 2009;

Falkowski y Raven, 2007 ver Bouman *et al.*, 2017). Esta línea de investigación es el resultado de la interacción de tres diferentes disciplinas de la ciencia:

1. la ciencia básica que estudia la dinámica de transferencia y transporte de electrones.
2. la ciencia aplicada que usa la fluorescencia como una herramienta no invasiva.
3. el avance tecnológico que propicio nueva instrumentación y con ello nuevas metodologías, que permitió extraer información más detallada de los procesos fotosintéticos en el ambiente marino.

Algunas investigaciones (Schreiber, 1986; Schreiber *et al.*, 2004; Jakob *et al.*, 2005; Napoleón y Claquin *et al.*, 2012) indican que, bajo determinadas condiciones, los parámetros fotosintéticos pueden ser estimados con precisión. En particular, con la introducción del fluorímetro de pulsos de amplitud modulada (PAM), permitió diseñar nuevas metodologías como: el método por pulsos de saturación y curvas rápidas de luz, que han ganado amplia aceptación con el paso del tiempo (Schreiber *et al.*, 2004).

El Phyto-PAM es uno de los fluorímetros disponibles para medir la fluorescencia de la Clorofila *a* como indicador de la fotosíntesis del fitoplancton. Su metodología es relativamente simple, se basa en aplicar pulsos de saturación en una cubeta de cuarzo que contiene 3 ml de muestra, donde un haz de luz corta satura los centros de reacción del fotosistema II (PSII) de las moléculas de Chl*a* activas (Schreiber, 1986).

II. OBJETIVOS

El objetivo de la tesis se dividió en 3 partes. El interés primordial fue la caracterización de manera comparativa de la relación entre las estimaciones basadas en fluorescencia de la Chla (Phyto-PAM) y la medición tradicional de fijación de ^{14}C (Capítulo 3). Para ello, El primer capítulo aborda el estado de los estudios de productividad primaria de los mares mexicanos haciendo un énfasis en el análisis histórico (desde 1960 a 2016) del gran ecosistema del Golfo de California, con datos publicados en revistas indexadas y sumando los datos del cuerpo académico de ecología del fitoplancton 524 experimentos de ^{14}C . Para cumplir con el objetivo general se realizó una serie de cruceros oceanográficos en las costas del pacífico mexicano (90% en Golfo de California) que permitieran obtener estimaciones pareadas de las curvas de P-E (^{14}C y ETR-E (Phyto-PAM) con el objetivo principal de evaluar diferentes estados tróficos de las comunidades naturales de fitoplancton marino. Dichos cruceros permitieron una investigación secundaria sobre el uso y las aplicaciones de los parámetros fotosintéticos obtenidos de las Curvas rETR-E para determinar efectos de bombeo por remolinos de mesoescala en el Golfo de California (Capítulo 2), mientras que los estudios de la presencia de remolinos de mesoescala en el centro del golfo de California se han centrado en describir su distribución y magnitud física mediante imágenes de satélite y boyas a la deriva (Pegau *et al.* 2002; Allende-Arandia 2005; Zamudio *et al.* 2008; Lavín *et al.* 2013; Lavín *et al.* 2014;), este capítulo aborda el potencial de la herramienta de fluorescencia de la Chla (Phyto-PAM) de manera *in situ* y aporta el primer análisis del efecto de un remolino ciclónico en los parámetros fotosintéticos de la comunidad fitoplanctónica del Golfo de California.

III. HIPÓTESIS

Las fluctuaciones de las variables físico-químico-biológicas (Luz, temperatura, ChlaT, salinidad) afectarán la relación de los parámetros fotosintéticos (P^B_m , E_k y α^B) estimados con los métodos de asimilación de ^{14}C y fluorescencia multiespectral (Phyto-PAM). Si se demuestra el grado de influencia de esta relación, entonces esta puede modelarse, lo que representaría una alternativa metodológica para estimar los parámetros fotosintéticos y posteriormente modelarse la productividad primaria en el ambiente marino.

CAPÍTULO 1:

PRODUCTIVIDAD PRIMARIA DEL GRAN ECOSISTEMA MARINO GOLFO DE CALIFORNIA

1.1 RESUMEN

El golfo de California (GC) es un mar marginal altamente productivo, capaz de sostener una intensa actividad pesquera (de altura, artesanal y deportiva), además de tener una enorme biodiversidad lo que lo caracteriza como un ecosistema único en el mundo. Estas características han originado su nominación como Large Marine Ecosystem (LAME), delimitado por la Marine Ecoregions of the World (MEOW) como *Cortezian*. El presente trabajo tiene como objetivo principal describir la variabilidad espacio-temporal de la productividad primaria fitoplanctónica dentro del GC. Basado en 14 regiones, se construyó una base de datos 524 mediciones de productividad superficial por ^{14}C desde 1960 al 2016. Esta información fue complementada con cálculos de modelos satelitales de productividad. El análisis de los descriptores estadísticos de las mediciones *in situ* reveló que la distribución espacial de la productividad mostró un gradiente latitudinal, que se incrementa hacia el norte. Los mayores valores se observaron en condiciones cálidas con $363.90 \text{ mg C m}^{-3} \text{ D}^{-1}$, la región del Archipiélago (Región VII: $181.74 \text{ mgC m}^{-3} \text{ D}^{-1}$) y el Canal de Ballenas (Región V $152.99 \text{ mgC m}^{-3} \text{ D}^{-1}$). Los valores más bajos fueron reportados en las regiones sureñas (IX, XI y XIII), con valores promedio de entre 19.42, 29.22 y $18.15 \text{ mgC m}^{-3} \text{ D}^{-1}$. Esta es la porción más profunda de la GC-LME que ha sido descrita como un área compleja con una estructura termohalina relacionada con la confluencia de tres diferentes corrientes - Corriente Ecuatorial Norte, Corriente de California y agua GC-LME, que producen frentes locales, remolinos e intrusiones que afectan la productividad. En general, la comparación temporal mostró que los promedios superficiales de PP fueron más altos en condiciones cálidas que en frías. En la GC-LME la disponibilidad de nutrientes es alta durante todo el año, por lo que estos altos valores de PP se explican por una alta concentración de nutrientes y mayores horas de luz diurna.

Palabras clave: Golfo de California, Productividad Primaria, Gran Ecosistema Marino, MEOW, Corteziana

1.2 INTRODUCCIÓN

En la actualidad la riqueza de un país, se puede ponderar por el potencial de beneficios que puede obtener el hombre de todos y cada uno recursos naturales que integran el dominio soberano de cada nación. En los últimos años, se ha introducido la denominación a estos beneficios relacionados con recursos naturales como servicios ecosistémicos (ES) (Millennium Ecosystem Assessment, 2005).

El litoral mexicano cuenta con una gran cantidad de ES, que en su medida están relacionados a los complejos ecotonos que ensamblan un Gran ecosistema marino (LME: Large Marine Ecosystem). Uno de los principales LME en Latinoamérica es el Golfo de California (GC), el cual, ha sido clasificado dentro del sistema Temperate Northern Pacific y del sub sistema Warm Temperate Northeast Pacific teniendo la Marine Ecoregions of the World (MEOW) *Cortezian* (MEOW # 60) (Spalding *et al.*, 2007).

Un punto muy importante del GC-LME es que cuenta con un alto grado de endemismo. Según Palacios-Salgado *et al.* (2012), cerca del 10% de la ictiofauna es endémica, así como 80 de los 821 peces óseos registrados y cuatro de las 90 especies de peces cartilaginosos. Debido a la gran riqueza ecológica y pesquera que presenta el GC, tanto en diversidad como en biomasa, se intuye que esta LME debe de contar con una alta productividad primaria que soporta a esta compleja trama trófica multinivel.

Fue Zeitzchel (1969) quien inicio las mediciones *in situ* de la productividad en el GC-LME reportando que su productividad fue dos o tres veces mayor que la del Atlántico y la del Pacífico, a latitudes similares. Según Álvarez-Borrego, (2012), el GC-LME es uno de los mares marginales más productivos del planeta. De manera general

las recopilaciones sobre estimaciones de productividad en mares mexicanos como la de Millan-Núñez and Lara-Lara, (1995) y Lara-Lara *et al.*, (2003) vienen a reforzar la idea de que el GC es uno de los LAME con mayor productividad.

Para obtener una estimación más precisa de PP, son necesarias mediciones *in situ*, a lo largo de la historia se han desarrollado diversos métodos para estimar la productividad *in situ*, estos se agrupan en dos grandes divisiones (Platt *et al.*, 1989), los primeros son los métodos *in vitro*, donde una pequeña muestra conocida, es incubada en una botella; y el segundo grupo conocidos como, los métodos de propiedades de volumen, donde la PP es inferida de acuerdo a cambios en las propiedades químicas del agua, cada uno con sus ventajas y desventajas.

El método que ha probado ser relativamente simple y eficiente, con resultados positivos en cualquier condición trófica es el método ^{14}C , desde su publicación por primera vez en 1952 por el Dr. Steemann-Nielsen fue adoptado por la comunidad científica de inmediato (Marra, 2002, 2009 y Falkowski y Raven, 1997). Hoy en día se le considera el método tradicional para estimar la PP en ecosistemas acuáticos y para validar modelos satelitales (Barber & Hilting, 2002).

Este trabajo tiene como objetivo principal realizar un análisis cuantitativo y cualitativo de la variabilidad espacio-temporal de la Productividad fitoplanctónica en el GC-LME, ponderando las estimaciones *in situ* con base en ^{14}C con las que se cuenta a la fecha. De la misma manera se pretende ponderar el uso de las estimaciones modeladas con datos derivados de observaciones de sensores remotos.

1.3 MATERIALES Y MÉTODOS

Se recopilaron los datos de mediciones de productividad por ^{14}C para el GC desde 1960 a la actualidad (Millan-Nuñez y Lara-Lara, 1995 con datos desde 1960 a 1991; Lara-Lara *et al.*, 2003 con datos del 1992 al 2000; del 2000 a la fecha se actualizó con publicaciones reportadas y base de datos del cuerpo académico de Ecología del Fitoplancton de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC)). Todas las mediciones fueron tomadas de incubaciones al 100% irradiancia (E_0) o en experimentos fotosíntesis-irradiancia superficiales a la irradiancia máxima

Los datos fueron organizados en base a criterios espacio-temporales. El criterio espacial, usando las regiones descritas por Santamaría-del-Ángel *et al.*, (1994a). El criterio temporalidad fue derivado del análisis de las series de tiempo de temperatura superficial satelital realizado por Santamaría-del-Ángel *et al.*, (1994a; 1994b) y Flores-de-Santiago *et al.*, (2007).

Con base en lo anterior, se examinaron diferencias estadísticamente significativas dentro de cada una de las regiones (14 regiones de Santamaría-del-Ángel *et al.*, (1994a)), usando una prueba de bondad de ajuste utilizando un modelo de homogeneidad entre condiciones cálidas y frías. De igual manera, en cada región se contrastó si existían variaciones similares entre ambas condiciones mediante una prueba F.

Con la finalidad de explorar el uso de las modelaciones satelitales de la producción en el GC, se derivaron observaciones de tres modelos: el VGPM de Behrenfeld and Falkowski, 1997a, el Eppley-VGPM y el CbPM que fue descrito por Behrenfeld *et al.* (2005). La comparación de los tres modelos en las modalidades correspondientes

fueron asociados con los datos *in situ* que coincidieron en tiempos de medición usando un análisis de Match-up descrito por Santamaría-del-Ángel *et al.* (2011).

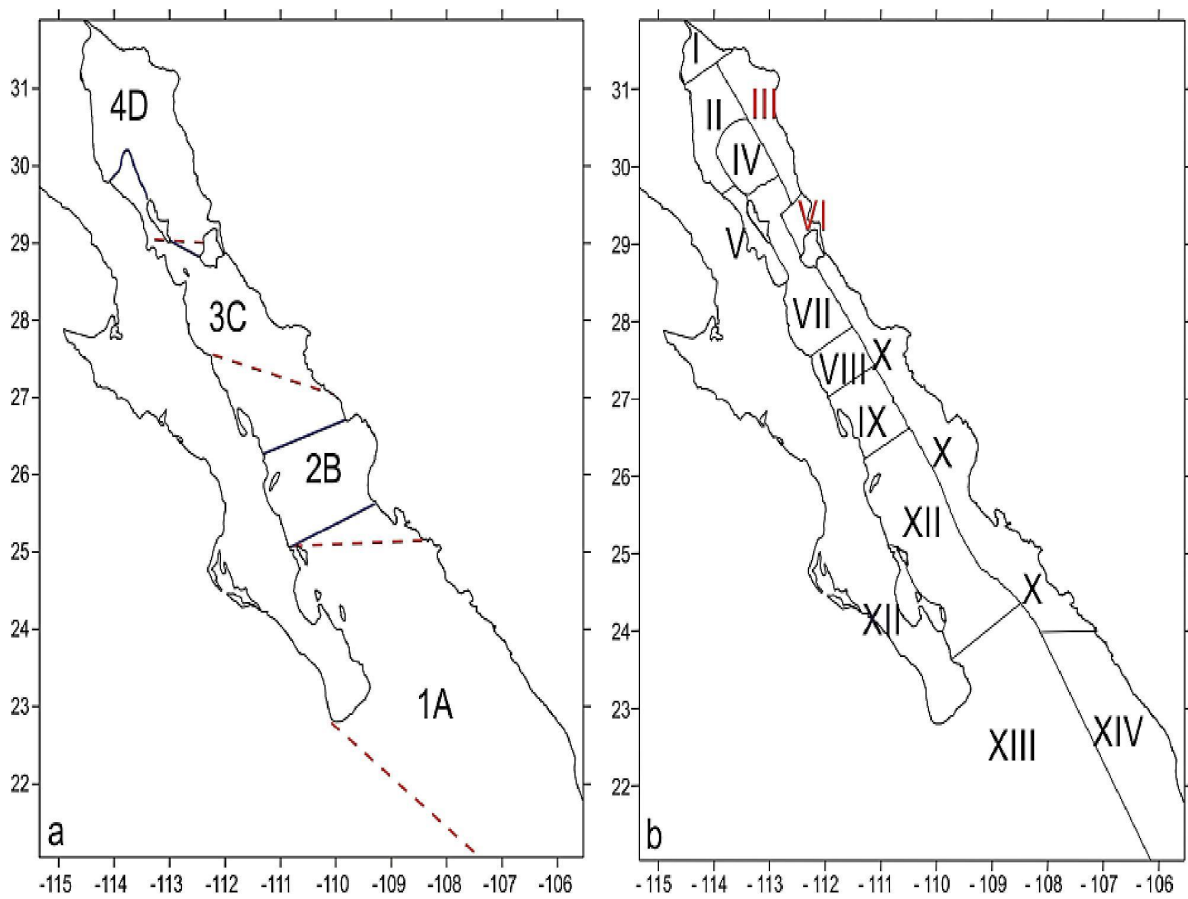


Figura 1.- Regiones del Golfo de California. A) Regiones Clásicas: letras y línea discontinua de Gilbert y Allen (1943); número y línea continua Round (1967). b) en base a teledetección Santamaría-del-Ángel *et al.* (1994a)

1.4 RESULTADOS Y DISCUSIONES

El presente trabajo recopiló 524 mediciones de productividad superficial realizadas con ^{14}C (Tabla 1), 323 de se realizaron en temporada fría y 201 en temporada cálida. En general y de acuerdo con los primeros informes (véase Millán-Núñez y Lara-Lara, 1995, y Lara-Lara *et al.*, 2003) para las aguas mexicanas, nuestros hallazgos confirman que el GC-LME es uno de los LMEs Mexicanos donde se han realizado el mayor número de experimentos de ^{14}C . Sin embargo, la distribución de las mediciones no son uniformes en todo el Golfo (Fig. 2), y poca o ninguna información está disponible para algunas regiones. De estos datos, el 62,5% corresponde a Región I (ambas estaciones) y 10% a la Región VII (ambas estaciones); el 27,5% restante es compartido entre todas las demás regiones. Es importante hacer anotar que no existen datos (publicados) hasta la fecha para las regiones III y VI durante la estación fría. Esta constatación coincide con el informe de Álvarez-Borrego (2012), quien mencionó que a pesar de una gran cantidad de datos *in situ* disponibles para el GC-LME, la heterogeneidad (espacial y temporal) de las mediciones hace imposible evaluar la climatología mensual de la productividad. El análisis de los descriptores estadísticos de las mediciones *in situ* (Tabla 2) revela que la distribución espacial de PP muestra un gradiente latitudinal bajo la temporada de calor y frío, con los valores más altos al norte y el más bajo al sur. En general, la comparación temporal muestra que los promedios superficiales de PP son más altos en temporada cálida que en fría (Tabla 2).

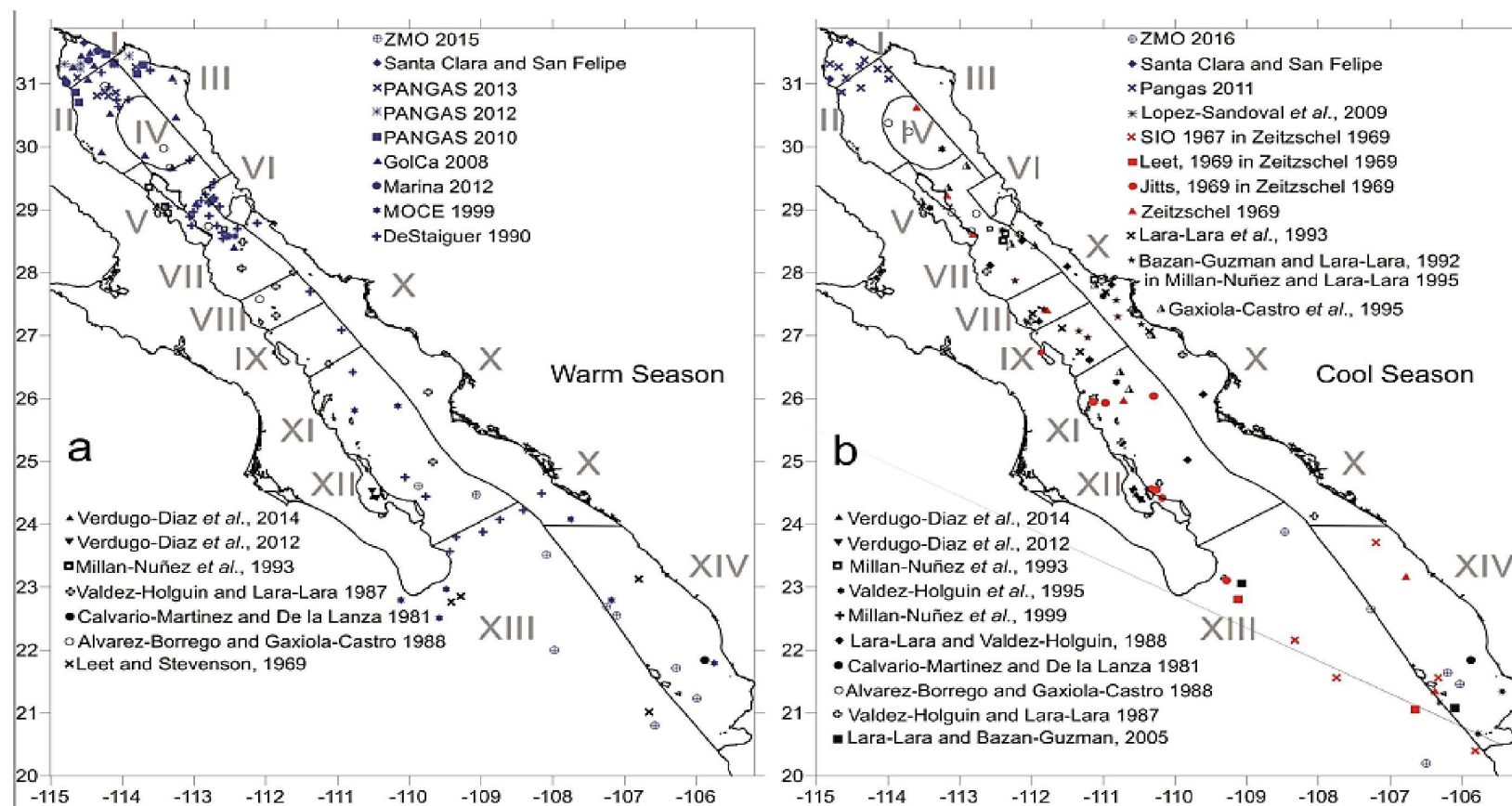


Figura 2.- Registros superficiales de productividad primaria con base en la metodología de ^{14}C en el golfo de california desde 1967 a 2016. A) temporada cálida, b) temporada fría. Los símbolos azules son nuevos registros de la base de datos del cuerpo académico de ecología del fitoplancton (Facultad de Ciencias Marinas, Universidad autónoma de Baja California, Mexico)

Los resultados de la prueba de Wilcoxon-Wilcoxon indican que las diferencias entre estaciones se confirman, Además, el análisis del T_{Rank} muestra que la estación cálida ($T_{Rank \text{ warm}} = 215$) tiene mayores valores de productividad que la estación fría ($T_{Rank \text{ cold}} = 110$). Los gradientes latitudinales observados *in situ* de los PP fueron confirmados usando las imágenes SST y $Chla_{sat}$ (Fig. 3). Durante la estación fría (Fig. 4a) existe una clara tendencia creciente en la TSM de norte a sur. $Chla_{sat}$ tiene una tendencia más variable con las mayores anomalías en la región septentrional del Golfo Superior y en la Región del Archipiélago (cruzar la Región VII Fig. 1b) disminuyendo gradualmente hacia el sur.

Este patrón se confirmó con un análisis de tendencias utilizando el transecto de datos norte-sur (Fig. 4c) a SST para el frío ($t_{cal} = 101.64n = 798$ y una $t_{critical} = 1.962$ $\alpha = 0.05$) y cálidas ($t_{cal} = 13.91n = 1133$ y una $t_{critical} = 1.962$ $\alpha = 0.05$). Patrones de $Chla_{sat}$ se confirmaron también con el mismo análisis para el frío ($t_{cal} = -1,84n = 840$ y un $t_{critical} = 1,648$ $\alpha = 0,1$) y caliente ($t_{cal} = -58,90n = 1024$ y una $t_{critical} = 1.962$ $\alpha = 0.05$) estaciones.

Tabla 1.- Base de datos total de mediciones de productividad primaria por ^{14}C en condiciones Frías y calidad desde 1960 to 2016. Las referencias con * son nuevos registros del Cuerpo Académico de Ecología del Fitoplancton (Facultad de Ciencias Marinas Universidad Autónoma de Baja California México).

References [Sampling year]	Month-Year	Region/Numbers of records of ^{14}C in Cool Season														TOTAL
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	
SIO, 1967 in Zeitzschel, 1969 [1960]	May-1960													2	2	4
Leet y Stevenson, 1969 [1967]	Apr-1967													2		2
Jitts, 1969 en Zeitzschel, 1969 [1968]	May/Dec-1968											7		1		8
Zeitzschel, 1969 [1968] November and December	Nov/Dec-1968				1	2		1	1	1	1	1		1	1	10
Calvario-Martínez y De-La-Lanza, 1981 [1980] [1981]	May-1980, Feb-1981, May-1981														3	3
Valdez-Holguín y Lara-Lara, 1987 [1983]	Mar-1983							2	1		4	2		1		10
Lara-Lara y Valdez-Holguín, 1988 [1984]	Mar/Apr-1984							2	1	1	3	1				8
Alvarez-Borrego y Gaxiola-Castro, 1988 [1981]	Dec-1981		1		1	2		1								5
Bazán-Guzmán y Lara-Lara 1992 in Millan-Núñez and Lara-Lara 1995 [1984]	Nov/Dec-1984							1	1	2	3					7
Lara-Lara <i>et al.</i> , 1993 [1985]	Apr-1985								1	2	2					5
Millan-Núñez <i>et al.</i> , 1993 [1987]	Nov-1987							2			1					3
Gaxiola-Castro et al 1995 [1990]	Feb/Mar-1990					1		3			3		2			9
Millán-Núñez <i>et al.</i> , 1999 [1991]	May-1991	23														23
Valdez-Holguín et al 1995 [1992]	May-1992				1	1		1	1				1			5
Lara-Lara and Bazan-Guzman 2005 [1999]	Feb-1999													1	1	2
Verdugo-Díaz <i>et al.</i> , 2012 [2000]	May-2000												3			3
López-Sandoval et al., 2009 [2002]	May-2002														3	3
Verdugo-Díaz et al., 2014 [2005,2006,2007]	May-2005, Dec-2006, Feb-2007												5			5
*San Felipe [1991]	Feb-1991	44														44
*Santa Clara [1991]	Feb-1991	39														39
*Santa Clara [1991]	May-1991	44														44
*San Felipe [1991]	May-1991	43														43
*Santa Clara [1998]	Apr-1998	7														7
*Santa Clara [1999]	Nov-1999	8														8
*Santa Clara [2000]	Feb-2000	8														8
*PANGAS [2011]	Mar/Apr-2011	10														10
*ZMO [2016]	Mar-2016														5	5
Total by region in cool season		226	1	0	3	6	0	13	6	6	17	11	11	8	15	323

CONTINUACION :

		Region/Numbers of records of ¹⁴ C in Warm Season														
Leet and Steventson, 1969 [1969]	Jun/Aug-1969												3	1		4
Calvario-Martínez and De-La-Lanza, 1981 [1980]	Oct-1980													1		1
Alvarez-Borrego and Gaxiola-Castro, 1988 [1982]	Jun-1982	1		1				2	1							5
Valdez-Holguin and Lara-Lara, 1987 [1983]	Oct-1983							3	2	1	1	1				8
Millan-Núñez <i>et al.</i> , 1993 [1987]	Oct-1987					3										3
Verdugo-Díaz <i>et al.</i> , 2012 [2000]	May-2000												2			2
Verdugo-Díaz <i>et al.</i> , 2014 [2005,2006,2007]	May-2005, Dic-2006, Feb-2007												1			1
*DeStaiguer [1990]	Jul/Aug-1990	1	4	1	1	4	1	27	1	1	2	3		5		51
*Santa Clara [1990]	Sep-1990	26														26
*San Felipe [1990]	Sep-1990	40														40
*MOCEV [1999]	Oct-1999							4			2	2		3	2	13
*Golca [2008]	Jun-2008	6	2	2	1			3								14
*PANGAS [2010]	Jun-2010	6														6
*Marina [2012]	Aug-2012	6														6
*PANGAS [2012]	Sep-2012	6														6
*PANGAS[2013]	Jun-2013	6														6
*ZMO 2015	Jun-2015													9		9
Total by region in warm season		97	7	3	3	7	1	39	4	2	5	6	3	11	13	201
Total by region		323	8	3	6	13	1	52	10	8	22	17	14	19	28	524

Tabla 2. – Parámetros estadísticos de las mediciones de productividad ($\text{mg C m}^{-3} \text{ day}^{-1}$) por región /condición. (n= número de observaciones; SD= desviación estándar and NAN= no posible calcular)

Region	N	Cool season		n	Warm season	
		Average	SD		Average	SD
I	226	245.77	244.87	97	363.90	3261.61
II	1	52.80	NAN	7	91.60	38.97
III	0	NAN	NAN	3	423.65	647.40
IV	3	50.40	44.40	3	623.80	889.31
V	6	76.23	65.94	7	152.99	57.92
VI	0	NAN	NAN	1	72.18	NAN0
VII	13	87.23	96.36	39	181.74	184.20
VIII	6	40.59	29.11	4	68.10	26.36
IX	6	19.42	16.16	2	99.13	4.43
X	17	62.64	69.64	5	135.20	138.18
XI	11	29.22	30.55	6	54.77	34.55
XII	11	60.00	33.94	3	20.26	3.79
XIII	8	18.15	26.85	11	18.29	12.65
XIV	15	49.05	51.17	13	55.54	64.77

El análisis de la variabilidad entre las estaciones de cada región (Cuadro 3) muestra que la mayoría de las regiones comparten una variabilidad tanto en la estación fría como en la cálida, excepto en las Regiones VII y X, que muestran una mayor variabilidad bajo la estación cálida. Como antes mencionadas, la región de las islas grandes (VII) ha sido reportada como una de las regiones más dinámicas, incluyendo saltos hidráulicos, eventos de ondas internas que pueden afectar la estación biológica en la capa superficial (Simpson *et al.*, 1994; Salas-Monreal *et al.*, 2012).

Aunque el GC-LME es uno de los LME que tiene un gran número de estimaciones de productividad a lo largo de un período de casi 56 años, estas mediciones se han obtenido de manera bastante aleatoria y no sistemática, lo que se refleja en el número de mediciones por región (Tabla 1). El aumento del número de observaciones obtenidas por teledetección puede facilitar la sinóptica del GC-LME de una manera más integrada. Estudios como Hidalgo-González y Álvarez-Borrego (2004) (entre otros) muestran patrones espacio-temporales en las estimaciones de productividad modeladas a través de la teledetección.

En este trabajo se consideraron solo medidas de PP superficiales *in situ*, con el objetivo de encontrar una relación con PP modelado por satélite que permiten extrapolar sinópticamente las observaciones modeladas en relación con las mediciones *in situ*. Para este propósito, un análisis Match-up se llevó a cabo entre ambas observaciones. Los resultados muestran que los tres modelos que utilizan

datos de $Chl_{a_{sat}}$ y SST de MODIS-AQUA las observaciones no son válidas, ya que producen valores por debajo del nivel mínimo de 70% recomendado por la NASA. Sólo el VGPM y CBPM modelos derivados de la SeaWiFS y AVHRR observaciones estaban dentro del límite de aceptación, con valores ligeramente por encima del 70%.

1.5 CONCLUSIONES

El GC-LME es uno de los LME más productivos del mundo, con un alto potencial de pesca y una biodiversidad excepcional. Su importancia reside no sólo en su potencial de producción, sino en la gran cantidad de otras ES que genera. Temporalmente, el GC-LME muestra dos temporadas contrastantes, con mayores valores de productividad superficial bajo calor versus frío temporada. Considerando que esta relación sólo es verdadera para la capa superficial, esto puede ser el resultado de procesos de fotoaclimación derivado de la relación íntima entre los procesos físicos y la ecología de los productores primarios.

Los datos actualmente disponibles todavía son insuficientes para calcular la climatología mensual asociada a la productividad. Los modelos que utilizan datos espectrorradiométricos por satélite podrían considerarse solución adecuada para llenar esta brecha de datos; Sin embargo, la relación entre los datos in-situ y los resultados del modelo muestra una relación no significativa asociación entre ambos conjuntos de datos. Sólo los modelos basados en SeaWiFS y AVHRR observaciones mostraron una significativa asociación.

Es importante subrayar que la GC-LME no debe ser considerado como una entidad homogénea, por lo que debe ser estudiado según regiones representativas de su alto dinamismo y heterogeneidad en cuanto a nutrientes y luz, que son los piedras angulares de la productividad primaria. Las regiones III y VI requieren muestreo adicional en temporada fría y cálida para obtener aproximaciones.

Coincidimos con la conclusión de Zeitzschel (1969) de que la productividad primaria en el GC-LME es comparable a la productividad en áreas como la Bahía de Bengala, las áreas de afloramiento en la costa de California y Baja California o el norte de África. Se trata de 2-3 veces mayor que en el Atlántico abierto o el Pacífico abierto en latitudes similares.

NOTA: *Para mayor información sobre este capítulo consultar el artículo anexo al documento (anexo 1).*

CAPÍTULO 2:

USO POTENCIAL DE LA FLUORESCENCIA DE LA CLOROFILA *a* EN ESTRUCTURAS DE MESOESCALA DEL GOLFO DE CALIFORNIA

2.1 RESUMEN

Se realizó un crucero en la parte central del Golfo de California durante el verano del 2011 (condiciones de fuerte estratificación). Inicialmente se procesaron imágenes de $Chl_{a,sat}$ durante dos meses antes del crucero para monitorear la pertinencia y el desplazamiento del remolino. Se muestrearon dos transectos con el objetivo de cruzar el remolino (de costas a costa y de sur a norte). Se colectaron muestras discretas de agua de mar las cuales se submuestrearon para analizar nutrientes inorgánicos, Clorofila *a*, curvas $rETR-E$ (PhytoPAM). El número máximo de asimilación ETR_{max}^B fue menor en los bordes del remolino. El número de asimilación a bajas irradiancias α_{ETR}^B fue mayor en el centro ($\sim 0.8 \mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1} (\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1})^{-1}$). La intensidad de saturación E_{K-ETR} fue mayor en los bordes del remolino ($400-800 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Los parámetros fotosintéticos anteriores apoyan la hipótesis de que los remolinos ciclónicos de mesoescala que aparecen bajo condiciones de verano en la región central del Golfo de California, funcionan como un mecanismo advección vertical del fitoplancton de aguas profundas (fotoaclimatado a irradiancias más bajas) hacia la capa subsuperficial. Lo cual favorece el incremento de la biomasa fitoplanctónica y en consecuencia contribuyen con el aumento de la exportación de la producción hacia el fondo de este mar marginal mexicano.

Palabras clave: Remolinos ciclónicos, parámetros fotosintéticos, Golfo de California

2.2 INTRODUCCIÓN

El Golfo de California (GC) es un sistema dinámico influenciado por la presencia de diferentes masas de agua que varían estacionalmente y un fuerte forzamiento del océano Pacífico en diferentes escalas en su boca (Beier, 1997). Actualmente se sabe por observaciones satelitales, modelos numéricos y datos *in situ*, que el GC se caracteriza por la presencia de trenes de remolinos (ciclónicos y anticiclónicos) con diferentes características hidrográficas, sin embargo aún hay pocos estudios que nos lleven a conocer los mecanismos de formación y evolución de estas estructuras de mesoescala.

Las observaciones satelitales (SeaWiFS), como las de Pegau *et al.* (2002) Han permitido observar el origen de los remolinos de mesoescala en sur del GC en un periodo de 5 años (ver su Figura 4), mencionando que la circulación superficial en la región sur del golfo está dominada por la presencia de una serie de remolinos de mesoescala con diámetros entre 70 y 100 km y que estos remolinos se encuentran alternados en su sentido de rotación. Relacionando que su posible formación se debe a inestabilidades paraclínicas. La Clorofila (Chla) dentro del remolino fue significativamente diferente de sus alrededores en 95% de los casos. Además, se observa una diferencia estacional en la formación de remolinos: remolinos anticiclónicos son más pequeños y más frecuentes en verano, mientras que los remolinos ciclónicos son más pequeñas y más frecuentes en invierno.

Recientemente Lavín *et al.* (2013) mediante observaciones directas (datos hidrográficos), describen un tren de cuatro remolinos contiguos con sentido de

rotación alternada (dos ciclónicos y dos anticiclónicos) (Fig. 2.1). El parámetro Okubo-Weiss mostró que el radio de los remolinos eran de ~ 32-36 km. Este parámetro también mostró que los remolinos eran muy próximos entre sí, y que la circulación superficial en el área muestreada estuvo dominada por los remolinos. Concluyeron que los remolinos anticiclónicos eran más profundos (550-700 m) que los ciclónicos (400-500 m) y que el sentido de rotación de los remolinos se debe en gran medida a la forma de las isopichnas subsuperficiales (200-700 m), observando que en los remolinos ciclónicos, estas isopichnas fueron levantadas ~70 m en el centro, mientras que en los anticiclónicos estaban deprimidas ~100 m.

Lo anterior lo confirmaron Lavín *et al.* (2014) utilizando derivadores ARGOS, donde describieron la circulación durante las épocas de transición primavera-verano y verano, observaron la entrada de una corriente costera hacia el polo del lado de la costa continental y de la mitad del lado occidental del sur del golfo los derivadores presentaron corrientes de recirculación, que se debe principalmente a remolinos de mesoescala que aparentemente dominan la circulación durante la época de verano. Mencionaron que las velocidades medias de estos remolinos oscilan entre 0.25 y 0.50 m/s, con profundidades que eran de ~500 m y con un periodo de rotación de ~6-10 días.

2.3 MATERIALES Y METODOS

i. Estrategia de muestreo

Se monitoreo la posición y permanencia de los remolinos entre la cuenca del Carmen y la cuenca de Guaymas en el GC, durante dos meses antes de la fecha del crucero (26 de julio del 2011), utilizando imágenes diarias de Chla y TSM del MODIS-aqua. Se obtuvieron imágenes nivel 1B de la NASA (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>), con una resolución espacial de 1 km/pixel LAC (Local Area Cover), se procesaron a nivel 2 y 3 con SeaDAS, versión 5.5, utilizando una proyección cilíndrica equidistante y algoritmos estándares.

Se identificó un tren de 4 remolinos, dos remolinos ciclónicos denominados CE-1 y CE-2 y dos remolinos anticiclónicos denominados ACE-1 y ACE-2 (Fig. 2.1). El muestreo se enfocó en el remolino ciclónico CE-1 (26°21'N, 110°22'N), por el tiempo de permanencia durante su detección y por la claridad de su estructura en las imágenes satelitales (Sánchez-Velasco *et al.*, 2013).

Se diseñó un crucero oceanográfico que nos permitiera cruzar el remolino CE-1 con dos transectos, uno de costa a costa (transecto A), uno siguiendo el eje del golfo (transecto C). Un total de 43 estaciones hidrográficas se muestrearon con una distancia entre 10 km entre estaciones. De la misma manera se realizó un transecto fuera de la influencia de los remolinos (línea D) que se consideró como estaciones blanco., a bordo del B/O El Puma durante el 26 de julio al 6 de agosto del 2011.

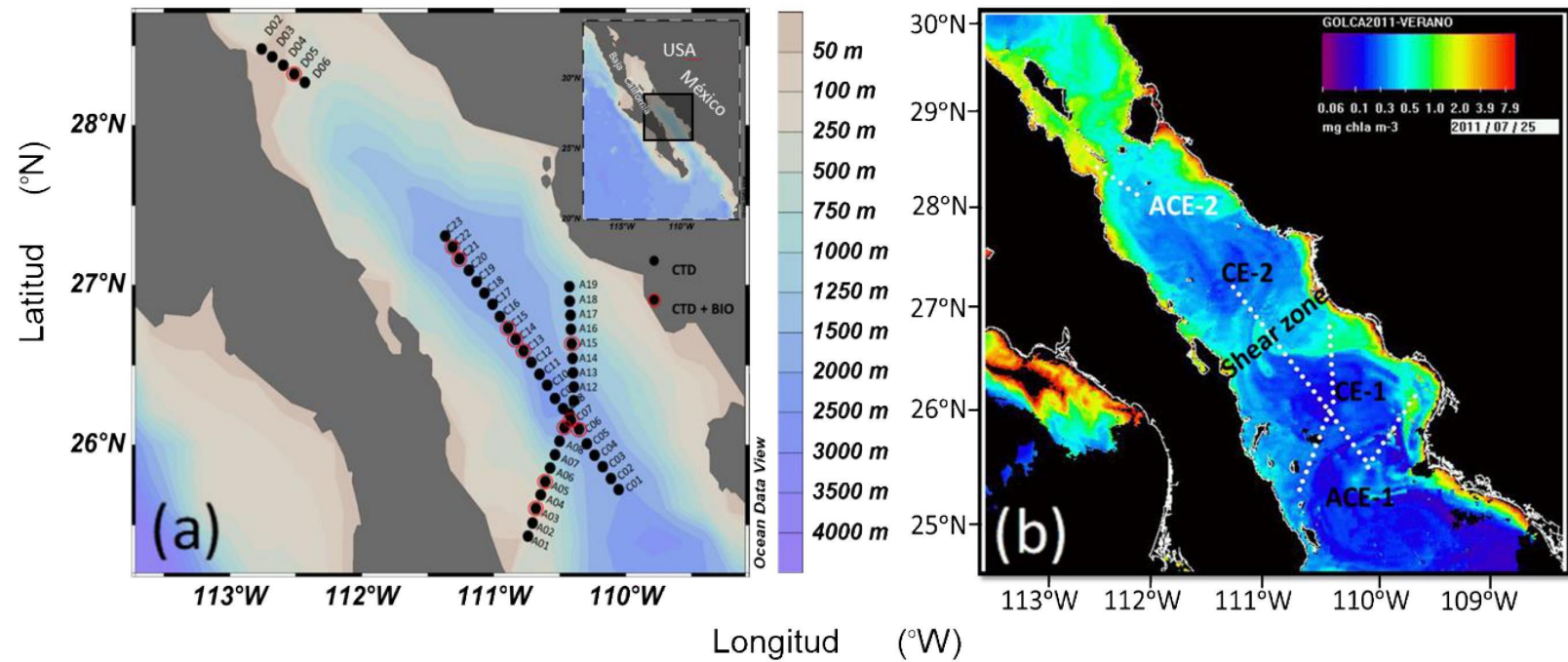


Figura 2.1.- (a) Batimetría de la región de estudio en el Golfo de California durante julio del 2011; estaciones de muestreo: círculos negros: estaciones con CTD; círculos negro con rojo: estaciones con muestras de CTD y productividad Primaria. (b) imagen de concentración de Chla satelital (Modis-Aqua LAC: 25 de julio del 2011) muestra 4 remolinos: ACE-1 y ACE-2, son remolinos anticiclónicos (núcleo cálido); CE-1 y CE-2, son remolinos ciclónicos. “Shear zone” muestra la zona de interacción entre los remolinos ciclónicos CE-1 y CE-2.

Con un sistema de CTD modelo SeaBird 911 *plus*, se obtuvieron perfiles verticales de temperatura y conductividad, además el sistema fue equipado con un sensor de fluorescencia de Chla. El procesamiento de los datos del CTD se realizó utilizando el software del fabricante como se describe detalladamente en Godínez *et al.* (2011). Los datos de la concentración de Chla (mg m^{-3}), fueron obtenidos a partir del sensor de fluorescencia.

Se usó el perfil de fluorescencia para elegir las profundidades de muestreo, generalmente se muestreó: superficie, máximo profundo de fluorescencia, arriba y abajo del máximo y la zona de mínima fluorescencia (entre 0 y 200m), usando botellas Niskin de PVC (equipadas con sistema de cierre externo) montadas en una roseta. Las muestras de agua se colectaron solo en las estaciones que fueron de día (10:00 AM y 6:00 PM, hora local) en botellas Nalgene de polycarbonato oscuras e inmediatamente se fracciono para las diferentes variables analizadas. Se tomaron ~45 mL con un sistema de jeringas y filtros, se utilizaron filtros de fibra de vidrio marca Whatman de 0.45 μm de poro previamente calcinados a 400° C por 4 hr. La muestra filtradas se almacenaron en tubos de plástico y congelaron inmediatamente después (-20°C) para su posterior análisis en el laboratorio.

Las muestras fueron transportadas al laboratorio de Geociencias Ambientales del Instituto de Investigaciones Oceanológicas, de la Universidad Autónoma de Baja California donde fueron analizadas de manera automatizada mediante un analizador de flujo segmentado Skalar Sanplus. Basándose en el método de

Armstrong *et al.* (1967) se realizó el análisis de nitrato y silicato. El fosfato se estimó según el método de Bernhardt y Wilhems (1967).

Para el análisis de las Curvas rETR-E se obtuvieron 500 mL en botellas oscuras de teflón de alta densidad marca Nalgene, con la metodología de Schreiber (2004). Dicha metodología se detalla en metodología general. Para las curvas de fijación de carbono se realizaron incubaciones en cubierta del máximo profundo de Chla, la metodología se detalla en metodología general.

ii. Análisis estadístico

Se generó una matriz (tabla 4) con los valores a la profundidad del máximo de Chla, Temperatura absoluta ($\Theta^{\circ}\text{C}$), salinidad Absoluta (g Kg), Velocidad geostrófica (cm s^{-1}), Densidad (kg m^{-3}), tasa máxima de transferencia de electrones normalizada por la biomasa ($\text{ETR}_{\text{max}}^{\text{B}}$) ($\mu\text{mol e}^{-} (\text{mg Chla})^{-1} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), tasa de transferencia de electrones a baja irradiancia normalizado por la biomasa ($\alpha^{\text{B}}_{\text{ETR}}$) ($\mu\text{mol e}^{-} (\text{mg Chla})^{-1} / \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y la intensidad de saturación a la luz (EK_{ETR}) ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Fosfatos (μM), Silicatos (μM), Nitratos + Nitritos (N+N) (μM), profundidad de la zona eufótica (m), concentración del máximo de Chla (mg m^{-3}). De dicha matriz se calcularon las anomalías utilizando una transformación Z (el valor de la variable menos el promedio dividido entre la desviación estándar). Se utilizó un análisis de componente principal y un análisis de factor para determinar la relación entre las estaciones muestreadas. También se utilizó un análisis de similitud con base en un dendograma para agrupar las estaciones por condición de remolino (estaciones en centro, bordes, no remolino y zona de cizallamiento) (tabla 1). Finalmente por medio

de un análisis de discriminante basado en funciones empíricas ortogonales, se probó la significancia estadística de las condiciones establecidas.

2.4 RESULTADOS Y DISCUSIONES

i. Características hidrográficas del remolino CE-1

El remolino se identificó como ciclónico (centro frío) con un diámetro de ~160 Km las estaciones A05-A19 del Transecto A y las estaciones C01-C16 del transecto C muestrearon la estructura. El diámetro fue de ~30 km, y corresponde a las estaciones A10 a A13 y C06 a C09. La profundidad aproximada del remolino fue de ~520 m y su velocidad superficial promedio fue de ~0.5 m s⁻¹. La superficie de la capa de mezcla se encontró entre los 10-15 m, y la termoclina fue localizada entre los 15-55 m (Sánchez-Velasco *et al.*, 2013).

La imagen de Chla satelital (Superficial) mostró bajas concentraciones en el cuerpo del remolino (~0.2 mg Chla m⁻³) y sus bordes se diferenciaron con la isolinea de los 0.35 mg Chla m⁻³ (Fig. 2.1b). Los valores altos de Chla (>0.45 mg Chla m⁻³) parecen ser originados en ambas costas y transportados a los bordes del remolino (Fig. 2.1b). Dichos valores bajos de Chla observados en el satélite son valores típicos de la temporada cálida (Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1994a; Pegau *et al.*, 2002; Mercado-Santana *et al.*, 2017)

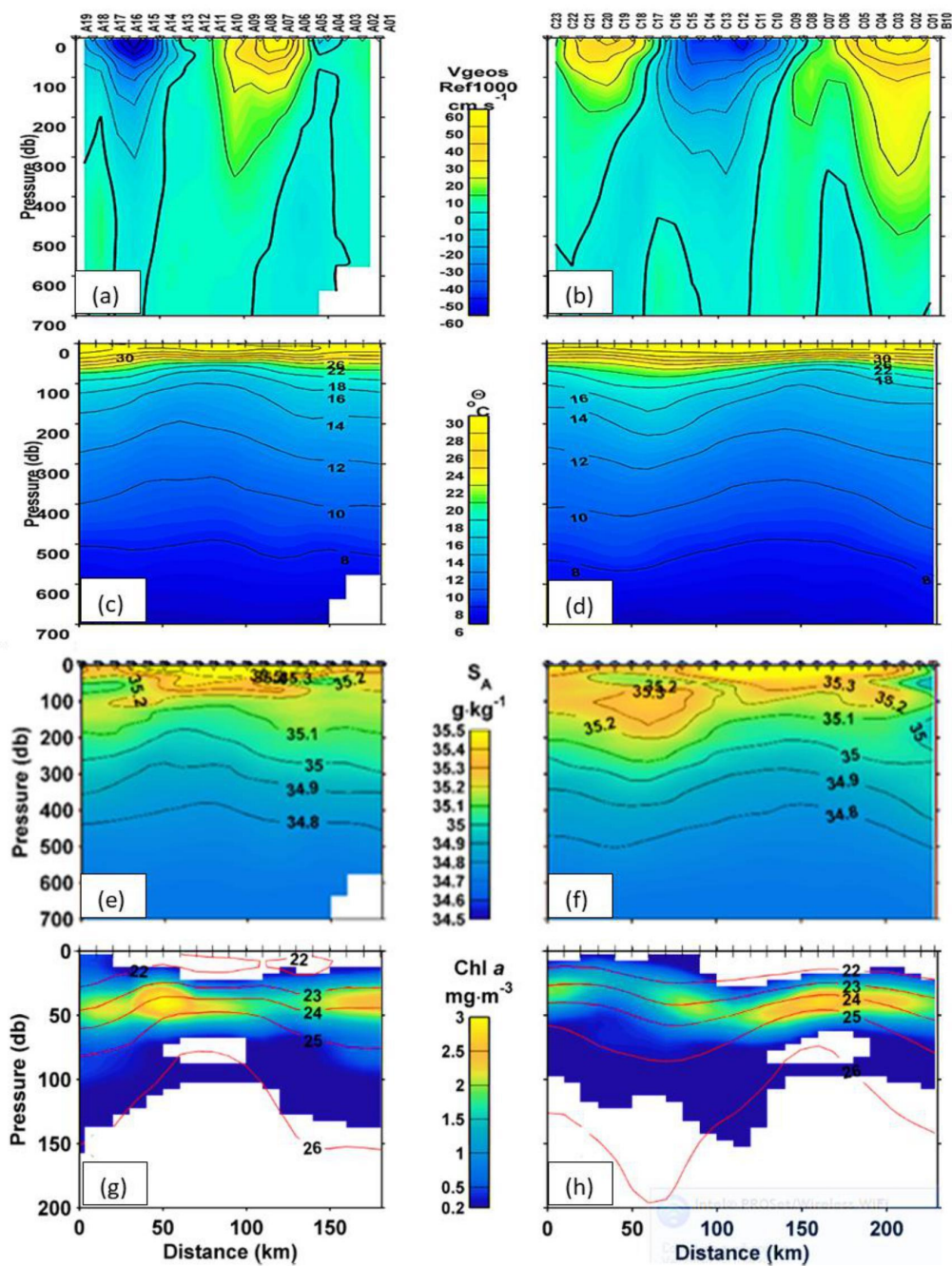


Figura 2.2.- Estructura hidrográfica de los transectos A (izquierda) y C (derecha): (a) y (b) es velocidad geostrofica (cm s^{-1}) relativa a la profundidad máxima común entre pares de estaciones ($\sim 1000\text{m}$); (c) y (d) es la temperatura conservativa ($^{\circ}\text{C}$); (e) y (f) es la salinidad conservativa (g kg^{-1}); (g) y (h) es la fluorescencia de la Clorofila a (mg m^{-3}); las líneas rojas representan anomalías de densidad calculadas (Kg m^{-3}).

Las anomalías de densidad (líneas rojas en 2.2g y 2.2h) y la velocidad geostrofica confirmaron que el remolino CE-1 era ciclónico, con un máximo de velocidad en el borde cercano al continente (estaciones: A15 y A16) 0.6 m s^{-1} y 0.4 m s^{-1} de costa de la península (estaciones: A06 y A08).

La distribución de la temperatura en el transecto A (Fig. 2.2, columna izquierda), muestra que las isotermas 10-20 °C se elevaron en la región de CE-1, por ejemplo la isoterma de 14 °C se elevó de 180 m a 100 m en la estación A05. De igual manera las isotermas de 8-20 °C en el transecto C se elevaron. La capa superficial presento temperatura de 30-31 °C y su profundidad se observó entre 10 y 15m esta temperatura fue prácticamente plana en todo el crucero. La termoclina que cubrió el cuerpo del remolino se observó entre 15 a 50 m que coinciden con las isotermas de 20 a 30 °C planas (sin elevación), en ambos transectos.

La distribución de la salinidad en el transecto A (Fig. 2.2e) muestra una distribución normal en el Golfo de California con máximos en superficie y disminuye en profundidad. Las isohalinas de 35.1 a 34.8 g Kg^{-1} que se presentaron entre los 100 m y 600 m fueron elevadas por debajo del remolino. Las máximas salinidades superficiales (35.5- 35.8 g Kg^{-1}) se observaron en las estaciones A05 a A16 (cuerpo del remolino). Estas características también se evidenciaron en el transecto C (Fig. 2.2F) a diferencia del transecto A, el transecto C muestrea el remolino CE-1 (estación: C01-C16) y al remolino CE-2 (estaciones C17-C23) y una zona de transición entre los dos remolinos (entre C16 y C17).

La fluorescencia de la Chla mostró máximos profundos alrededor de los 50 m de profundidad con concentraciones entre 2 a 3 mg Chla m⁻³. En la línea A se observa una ligera elevación del máximo profundo de Chla en las estaciones de la A10 a A15. De los 0 a 20 m la concentración de Chla oscilo entre 0.3 mg Chla m⁻³. La línea C muestra una clara elevación en las estaciones C05 a C09 de los 50 m se elevaron cercano a los 20 m. Además, se observa un núcleo de concentración de Chla entre C01 a C16 que corresponde a la zona de influencia del remolino CE-1.

La nutriclina es la capa en donde el gradiente de concentración de nutrientes cambia abruptamente en una distancia vertical relativamente corta; término análogo a la termoclina y picnoclina. Algunos autores Cullen y Eppley, 1981; Mantyla *et al.*, 2008) sugieren que la concentración inicial para definir la nutriclina de N+N es 1 µM. La secciones verticales (Fig. 2.3a-2.3f) mostraron que para las 3 variables analizadas la nutriclina inicio alrededor de 33 m de profundidad y la base de la nutriclina se encuentra a los 75m de profundidad.

De igual manera, la máxima concentración promedio de nutrientes en la base de la nutriclina se presentó en la zona del núcleo del remolino con 25.8 µM de N+N, 2.59 µM de fosfato y 38 µM de silicato (Fig. 2.3a-2.3f). Mientras que las mínimas concentraciones promedio pertenecen a la zonas del borde del remolino con 14.4 µM de N+N, 2.13 µM de fosfato y 18.5 µM de silicato (Fig. 2.3a-2.3f).

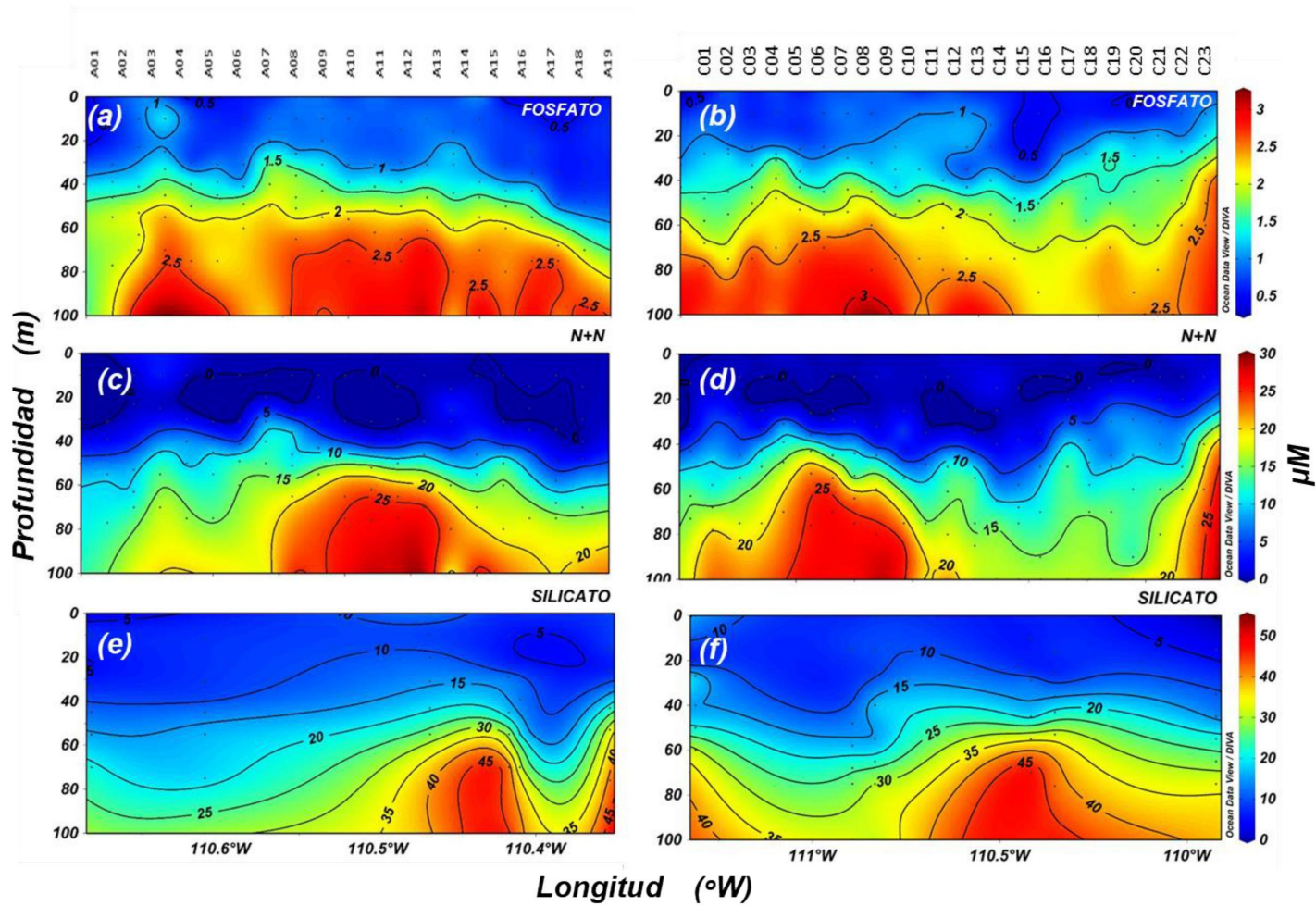


Figura 2.3.- Secciones verticales de los transectos A (Izquierda) y C (Derecha): Fosfatos (μM) en a y b, Nitrato + Nitrito (μM) en c y d, Silicatos (μM) en e y f.

ii. Parámetros fotosintéticos del remolino CE-1

En total se obtuvieron 12 estaciones con mediciones de Phyto-PAM (Fig.2.1a). De las cuales, se muestrearon 5 profundidades.

El parámetros $\alpha^{B_{ETR}}$ (Fig. 2.4) presento los valores más altos entre 1 a 20 m de profundidad (por arriba del máximo de Chla) las estaciones A09, C07 (Centro) y C14 (Borde) presentaron valores cercanos a $1 \mu\text{mol e}^- (\text{mg Chla})^{-1} / \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en superficie. Se observa una elevación de la Pícnoclina desde los 50 m hacia los 20 m y núcleo de alta concentración de Chla que coincide con dicha elevación en el transecto C desde la estación C05 a la C09. Lo que refleja que la comunidad fitoplanctonica del centro del remolino fue elevada 30 m hacia una zona con alta irradiancia y dicha comunidad respondió presentando valores altos de $\alpha^{B_{ETR}}$.

Las estaciones A05 (Borde) y A03 (No Remolino) presentaron valores cercanos a $0.8 \mu\text{mol e}^- (\text{mg Chla})^{-1} / \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las estaciones C21 (No Remolino), C06 (Centro) y C15 (Borde) mostraron valores cercanos a $0.5 \mu\text{mol e}^- (\text{mg Chla})^{-1} / \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Los valores más bajos se presentaron entre los 40 a 50 m de profundidad en las estaciones del Centro y Borde; la estación C06 presento el valor más bajo del muestreo ($0.016 \mu\text{mol e}^- (\text{mg Chla})^{-1} / \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$), las estaciones C07 y A09 presentaron valores $\sim 0.05 \mu\text{mol e}^- (\text{mg Chla})^{-1} / \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las estaciones del Borde, A09 y A15 presentaron el mismo valor ($0.059 \mu\text{mol e}^- (\text{mg Chla})^{-1} / \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Las estaciones C14 y C15 presentaron valores de 0.32 y 0.42 μmol

e^- (mg Chla)⁻¹/μmol quanta m⁻² s⁻¹, respectivamente. Dichos bajos valores concuerdan con la profundidad del máximo de Chla (Fig. 2.4).

Los valores bajos de $\alpha^{B_{ETR}}$ parecen estar más asociados a la presencia de la nutriclina que se presentó en este estudio entre 33 a 75 m (Fig. 2.3). Se ha reportado que en condiciones de verano para el GC en el caso del N puede haber un aporte importante asociado con la fijación de N debido a fenómenos meso escala (White *et al.*, 2007)

Las estaciones no remolino (A03, C21 y C22) presentaron los valores más bajos entre los 20 a 30 m (~0.1 μmol e⁻ (mg Chla)⁻¹/μmol quanta m⁻² s⁻¹), a excepción de la estación D05 que se consideró como estación control y se graficó en las tres condiciones a modo de comparación con el resto de las estaciones, dicha estación presento una distribución homogénea en todas las profundidades muestreadas con valores promedio de 0.1 μmol e⁻ (mg Chla)⁻¹/μmol quanta m⁻² s⁻¹.

Serodio *et al.*, 2006 investigaron el potencial de las curvas ETR de describir las respuestas de cambio de regímenes de luz en Diatomeas bentónicas. Ellos encuentran que los parámetros derivados de las curvas ETR evidenciaron la capacidad de responder de las diatomeas a los cambios rápidos de luz, y discuten que con método tradicional de incubación con ¹⁴C no se podrían ver estos respuestas por el los tiempos de incubación largos que limitan a la metodología tradicional. Ellos encontraron que el parámetro $\alpha^{B_{ETR}}$ fue más alto cuando se incrementó la irradiancia, lo que se interpretan como que las diatomeas estaban fotoaclimatadas a bajas.

Valores altos de la pendiente α^B_{ETR} cuando se incrementa la luz se han interpretado como que la comunidad fitoplanctónica estaba fotoaclimatada a bajas irradiancias y que al incrementarse la luz favorece la fotosíntesis y se refleja en un aumento en el valor del parámetro.

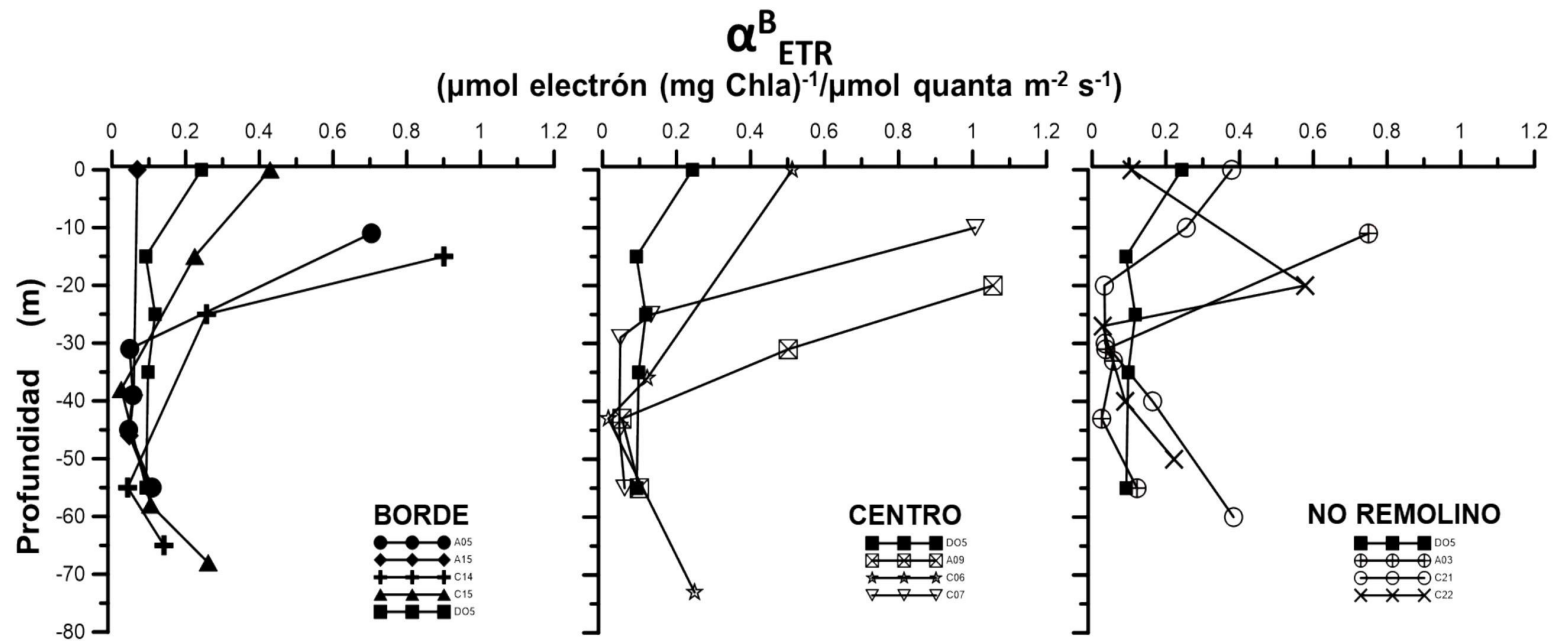


Figura 2.4.- Perfiles del parametro de tasa de trasferencia de electrones a baja irradiancia normalizado por la biomasa (α^B_{ETR}), agrupado por condicion (estaciones) del remolino.

La tasa máxima de transferencia de electrones normalizado por la Chla (ETR_{max}^B) mostró que los valores más altos se presentaron en las estaciones del Centro del remolino (C06, C07 y A09) con valor aproximado de $800 \mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ por arriba de los 30 m (Fig. 2.5). De igual manera, las estaciones del Borde (C14, C15 y A05) mostraron los valores más altos por arriba de los 30 m de profundidad pero con valor promedio de $500 \mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Valores altos del parámetro ETR_{max}^B en el centro del remolino y a profundidades por arriba de los 30m están relacionados con la elevación del agua por efecto del remolino (ver isolineas elevadas de Temp. Y Chla del transecto A y C).

También se ha reportado que el incremento de los valores de ETR_{max}^B se relaciona con el aumento de la temperatura y la presencia de fitoplancton de menor tamaño (pico- y nanofitoplancton) (Sosa-Avalos et al., 2017). Geider (1993) observó cambios de entre células de P^B_m fitoplancton de diferente tamaño, y observó que las diatomeas grandes tuvieron bajas P^B_m a la misma irradiancia de crecimiento. Se ha

Las estaciones sin influencia del remolino presentaron los valores más altos por arriba de los 15 m. La estación A03 mostró su máximo valor ($550 \mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) a los 15 m; las estaciones C21 y C22 presentaron su máximo valor de $250 \mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en la superficie.

En contraste, los valores más bajos para las estaciones del centro se presentaron alrededor de los 40 m, la estación C06 presentó el valor más bajo del estudio ($13.23 \mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), las estaciones C07 y A09 presentaron valores de 38.44 - y $19.11 \mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente. Las estaciones de borde presentaron valores muy

similares entre sí, para C15 y C14 fue de 16.06 y 16.69 $\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, y en las estaciones A15 y A09 fue de 21.54 y 21.92 $\mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente (Fig. 2.5).

En las estaciones sin influencia del remolino los valores más bajos se presentaron entre los 30 y 20 m con valores promedio de $\sim 38.50 \mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La estación D05 (control) presento un comportamiento distinto al resto de las estaciones mostrando una tendencia homogénea en todo el perfil, con valores promedio $100 \mu\text{mol e}^- \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Para las tres condiciones establecidas los valores más bajos del parámetro $\text{ETR}_{\text{max}}^{\text{B}}$ concuerda con la profundidad del máximo de Chla. De la misma manera que la pendiente $\alpha_{\text{ETR}}^{\text{B}}$, los valores bajos del parámetro $\text{ETR}_{\text{max}}^{\text{B}}$ se asocian a la presencia de la nutriclina y picnoclina observadas en el estudio.

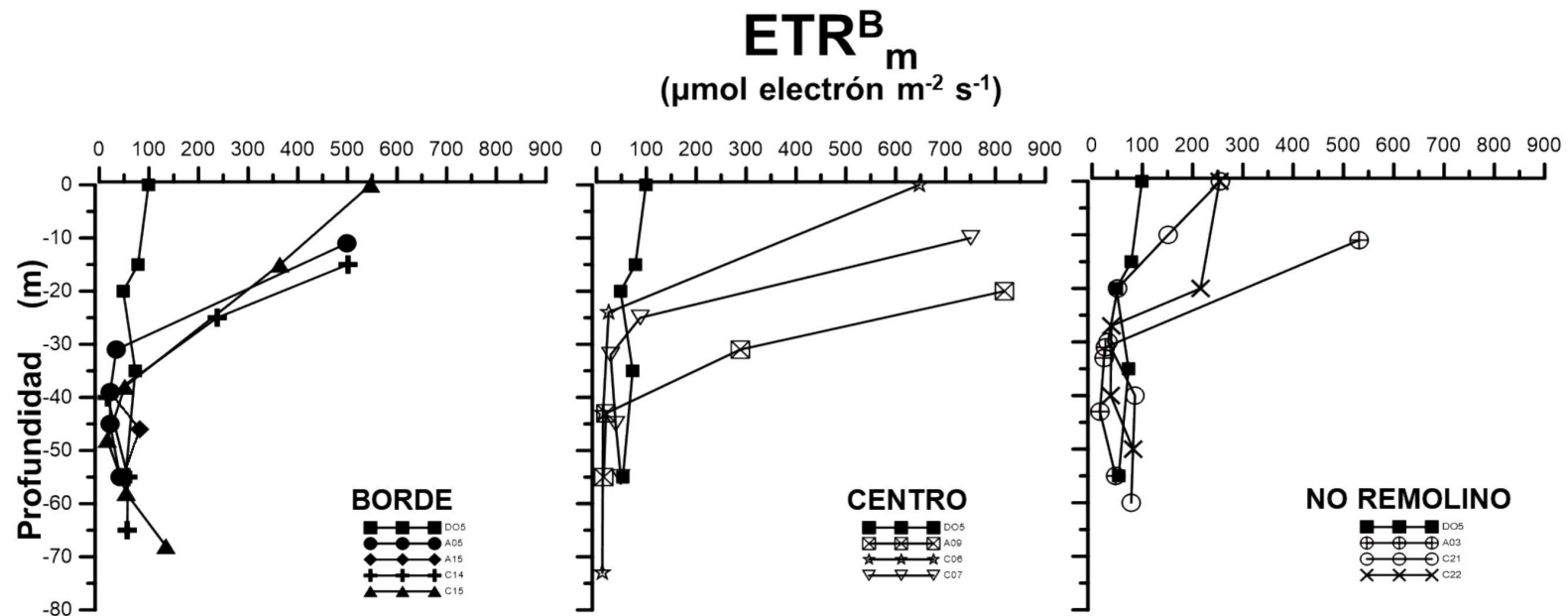


Figura 2.5.- Perfiles del parámetro de tasa máxima de transferencia de electrones normalizado por la biomasa (ETR_{max}^B), agrupados por condición (estaciones) del remolino.

El parámetro de saturación a la luz (E_{K-ETR}) presento un patrón de comportamiento contrario al de los parámetros anteriores (Fig. 2.6). Los valores más altos se observaron en las estaciones no influenciadas por el remolino. Las estaciones C21 y C22 presentaron valores de $1231.31 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $1339.8 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente, a los 20 m. las estaciones A03 y D05 presentaron valores prácticamente homogéneos en todo el perfil con valores promedio de $600 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Las estaciones del centro C07 y A09 presentaron valores similares en superficie (en promedio $600 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$), Pero en la profundidad dichos valores disminuyen en ambas estaciones (Fig. 2.6). La estación C06 presento valores bajos en superficie ($\sim 300 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y valores altos en profundidad ($\sim 600 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Las estaciones del borde presentaron un comportamiento similar entre sí (A05, A15, C14 y C15) con valores promedio de $700 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en todo el perfil (Fig. 2.6). A excepción de la estación C15 que mostro valores máximos en superficie ($1200 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y en profundidad valores más bajos ($600 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Valdez-Holguín *et al.*, (1999) realizaron un estudio de los parámetros fotosintético derivado de la metodología de ^{14}C en la misma área de estudio (sur del GC) que este trabajo, donde proponen valores promedio de los parámetros fotosintéticos para invierno y verano, ellos no calculan el parámetro E_k . Sin embargo, el parámetro E_k (E_{K-ETR} para la metodología del Phyto-PAM) se calcula como la razón

entre $P_{\max}^B / \alpha^B$ y se puede derivar fácilmente, de acuerdo a sus valores promedio para el verano el parámetro E_K sería $385 \pm 45.23 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, este resultado es comparable con la estación C06 del centro que presento valores de $\sim 300 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y con los valores de las estaciones C07 y A09 a profundidad menor a 40 m también del centro del remolino.

Algunos autores (Hartig *et al.*, 1998; Kromkamp *et al.*, 1998; Barranguet y Kromkamp 2000) han estudiado la capacidad de fotoaclimatación de las comunidades microalgales bentónicas, con base en fluorescencia de la Chla (PAM) y han reportado que las curvas de ETR han estimado con buena tendencia los efectos de la fotoaclimatación y que los parámetros derivados de dichas aproximaciones muestran claramente los cambios de regímenes de luz como respuesta en el parámetro E_{K-ETR} . Los altos valores de E_{K-ETR} que se presentaron en las muestras superficiales podrían deberse a dichos cambios de regímenes de luz.

Las estaciones C21 y C22 que pertenecen a la zona de cizalle y que mostraron una respuesta contraria a las estaciones D05 y A03, podrían estar respondiendo al alto dinamismo de la columna de agua por el efecto de cizalle lo que se refleja en los altos valores de E_{K-ETR} .

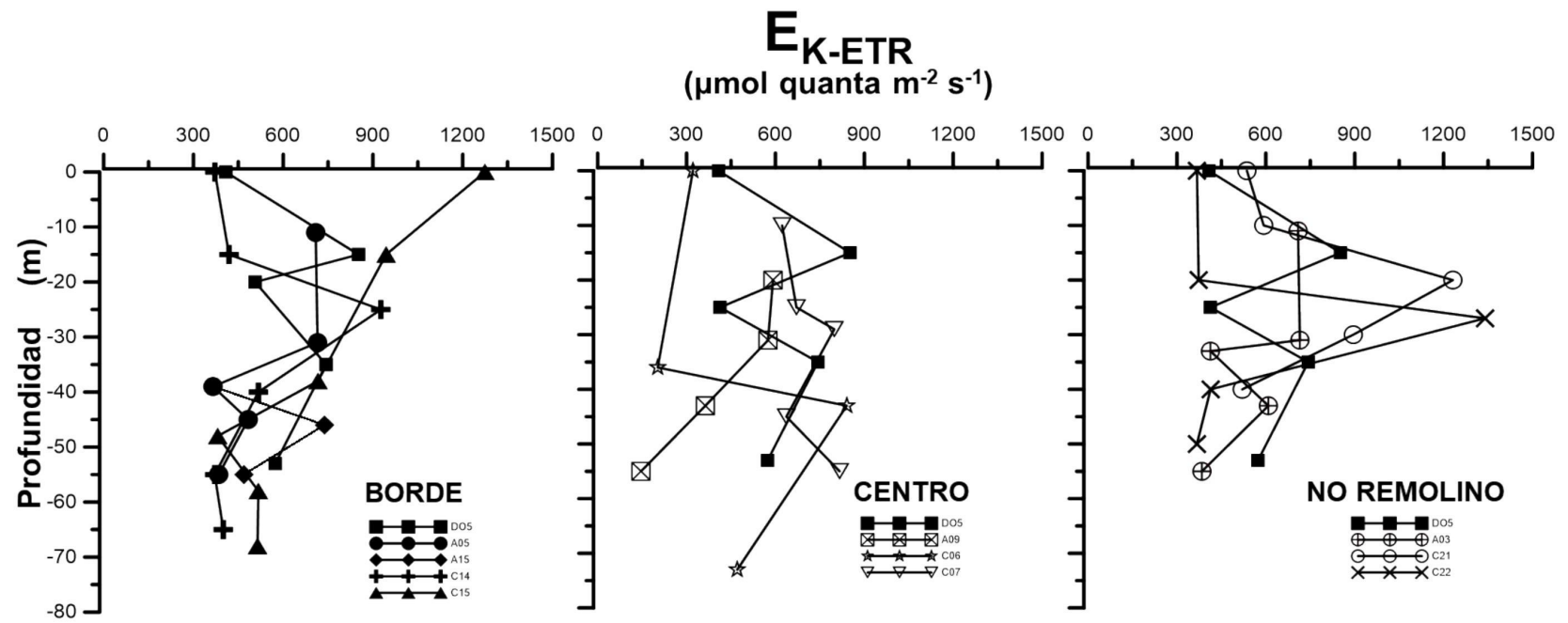


Figura 2.6.- Perfiles del parametro intensidad de saturacion a la luz (E_{K-ETR}), agrupados por condicion (estaciones) del remolino

Tabla 2.1.- Matriz de variables analizadas agrupadas por condición, valores de la profundidad del máximo de Chla, utilizada en el análisis de componente principal y análisis de factor. NaN: no dato. * $\mu\text{mol e}^- (\text{mg Chla})^{-1} / \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$, ** $\mu\text{mol e}^- (\text{mg Chla})^{-1} \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$, *** $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Condición	Estación	$\Theta^{\circ}\text{T}$ ($^{\circ}\text{C}$)	SA (Kg^{-1})	V_{geos} (cm s^{-1})	Densidad (Kg m^{-3})	$\alpha^{\text{B}}_{\text{ETR}}$ *	$\text{ETR}^{\text{B}}_{\text{m}}$ **	$E_{\text{K-ETR}}$ ***	PO_4 (μM)	N+N (μM)	SiO_4 (μM)	Z_{eu} (m)	Chla (mg m^{-3})	Z (m)
Borde	C15	25.32	35.15	50	22	0.042	16.06	381.12	1.4	4.21	13.6	40.2	2.42	48
Borde	A15	22.43	34.97	40	22.5	0.059	21.54	365.79	1.17	5.34	12.9	55.4	1.37	39
Borde	A05	24.33	34.9	10	22.5	0.059	21.92	365.79	1.28	5.71	8.6	35.1	2.28	39
Borde	C14	25.4	35.03	60	22.8	0.032	16.69	517.22	1.35	1.32	18.9	52.7	1.29	40
Centro	A09	21.77	35.3	20	23.5	0.053	19.11	363.41	1.69	8.41	19.2	78.3	3.14	43
Centro	C07	19.79	35.26	20	23	0.048	38.44	798.5	1.54	12.38	16.9	70.7	3.33	45
Centro	C06	19.78	35.15	20	23.5	0.016	13.23	840.75	1.59	16.97	21.5	52.7	3.09	43
Control	D05	25.06	35.35	NaN	22.9	0.117	48.26	506.34	1.39	5.69	24.2	7.99	2.62	20
No Remolino	A03	24.11	35.01	10	22	0.058	23.8	412.94	1.43	3.73	7.2	NaN	2.84	33
Zona Cizallamiento	C21	26.01	35.07	60	21	0.033	50.68	1231.31	1.3	2.42	1.19	25.7	1.15	20
Zona Cizallamiento	C22	25.96	35.14	60	21	0.029	38.31	1339.8	1.3	4.48	18.6	36.5	3.62	27

El análisis de componente principal (Tabla 2.2) mostro 4 componentes significativos ($\alpha=5\%$), que juntos integraron el 85% de la variabilidad total. El componente 1 muestra dos tendencias particulares, la primera: la Densidad, los nutrientes, la Chla y la profundidad de la zona eufótica son variables que covarían en el mismo sentido (signo negativo) y que presentan los valores más elevados (Tabla 2.1); la segunda: temperatura absoluta y la velocidad geostrófica covarían en el mismo sentido (signo positivo) y tiene valores bajos (Tabla 2.1). Dichas tendencias corresponden las estaciones del centro del remolino.

El componente 2 mostró una covariación (signo positivo) entre la salinidad absoluta y la tasa de transferencia de electrones a bajas irradiancias ($\alpha^{B_{ETR}}$) y la tasa máxima de transferencia de electrones ($ETR^{B_{max}}$). En el componente 3 el único que fue significativo fue el parámetro de saturación a la luz (E_{k-ETR}) no se asoció con ninguna variables. En el componente 4 también fue significativa la velocidad geostrófica pero en este último componente se presentó con signo negativo, lo que se refiere a alta velocidad (Tabla 2.1).

Tabla 2.2.- Análisis de componente principal para las 12 estaciones muestreadas con Phyto-PAM de la profundidad del máximo de Chla, con los resultados del eigenanálisis y los coeficientes de la correlación de Pearson. Las celdas amarillas resaltan las variables significativas para cada parámetro y componente.

Parámetro	Comp. 1	Comp. 2	Comp. 3	Comp. 4
Θ^T	0.878014	0.138077	-0.04671	-0.24819
SA	-0.48151	0.663138	0.383213	-0.30197
V_{geos}	0.558534	-0.40708	0.443016	-0.55324
Densidad	-0.85789	0.114331	-0.3718	-0.14137
$\text{ETR}_{\text{max}}^B$	0.272701	0.927208	0.055241	-0.01609
α_{ETR}^B	0.063525	0.903514	-0.39691	-0.07552
$E_{K-\text{ETR}}$	0.406264	0.025252	0.86048	0.154648
PO_4	-0.81042	0.124248	0.281785	0.018222
N+N	-0.83397	0.046582	0.25939	0.307919
SiO_4	-0.59381	0.438048	0.081331	-0.52177
Z_{eu}	-0.68786	-0.53362	0.140332	-0.27735
Chla	-0.58317	0.295355	0.40903	0.230962
Z	-0.67514	-0.60412	-0.21883	-0.16626
Eigenvalor	5.268	3.26	1.77	1.03
Proporción	0.405	0.251	0.136	0.080
Acumulativa	0.405	0.656	0.792	0.872

El análisis de factor confirmó dicha asociación (Fig. 2.7) particularmente en la asociación entre N+N, Densidad y PO_4 , y en otro sentido los parámetros $\text{ETR}_{\text{max}}^B$ y α_{ETR}^B . La velocidad geostrófica no mostró ninguna asociación con otra variable.

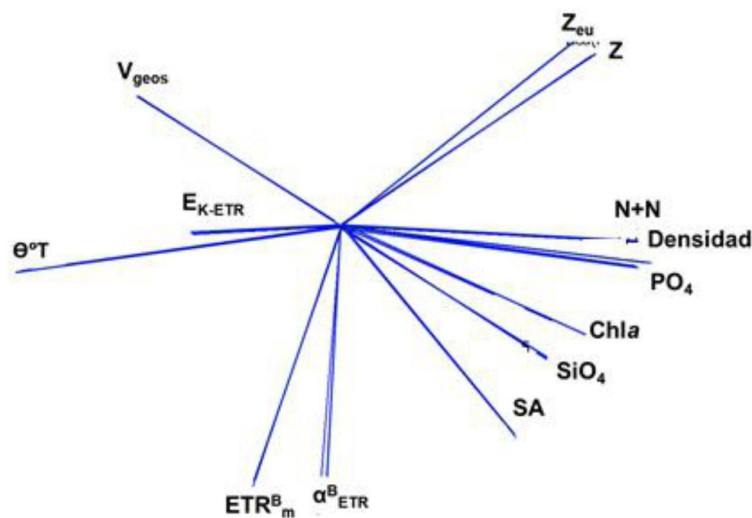


Figura 2.7.- Grafica de vector del análisis de factor entre las estaciones muestreadas y entre las 14 variables utilizadas para describir las condiciones dentro y fuera del remolino.

Con el objetivo de caracterizar las condiciones oceanográficas que presenta en Remolino CE-1, se realizó un análisis PCA de la base de datos total pero con las variables codificadas en valores altos (anomalías estandarizadas positivas) y valores bajos (anomalías estandarizadas negativas) de acuerdo a lo recomendado por Santamaría-del-Ángel *et al.*, (1996). Los resultados se presentan en la tabla 2.3 y se resumen a continuación: la condición que presentaron las estaciones del centro del remolino fue baja temperatura, velocidad geostrófica y bajos valores de ETR_{max}^B . Así como, altos valores de Chla y nutrientes una alta E_{K-ETR} (observada por el bombeo del remolino), altos valores de Densidad (elevación de las pycnoclinas 30 m, en las estaciones del centro) y profundidad de la zona eufótica alta debido a la

poca Chla, ya que los remolinos ciclónicos muestran un centro frio debido a la elevación de agua subsuperficial rica en nutrientes.

Las condiciones de los bordes del CE-1 fueron altos valores de Temperatura, V_{geos} , Densidad, bajos valores de Chla y de los parámetros $\text{ETR}^{\text{B}}_{\text{max}}$, $E_{\text{K-ETR}}$, Salinidad y bajos nutrientes (sin elevación de la isolíneas).

De la condición de no Remolino se presentaron Altas salinidades y alta Chla, así como, bajos valores de Densidad (aplanamiento de la pycnoclina), bajos nutrientes y profundidad de la zona eufótica somera.

Tabla 2.3- Análisis de componente principal de la base de datos estandarizados a Z y codificados en valores altos (anomalías positivas) y valores bajos (anomalías negativas). NaN: Corresponde a una celda que no fue posible codificar en para la base de datos.

PARÁMETRO	BORDE	CENTRO	NO REMOLINO
$\Theta^{\circ}\text{T}$	ALTO	BAJO	ALTO
SA	BAJO	ALTO	NaN
V_{geos}	ALTO	BAJO	NaN
Densidad	ALTO	ALTO	BAJO
$\text{ETR}^{\text{B}}_{\text{max}}$	NaN	BAJO	NaN
$\alpha^{\text{B}}_{\text{ETR}}$	BAJO	NaN	NaN
$E_{\text{K-ETR}}$	BAJO	ALTO	NaN
PO_4	BAJO	ALTO	BAJO
N+N	BAJO	ALTO	BAJO
SiO_4	BAJO	ALTO	BAJO
Z_{eu}	NaN	PROFUNDO	SOMERO
Chla	BAJO	ALTO	ALTO
Z	PROFUNDO	PROFUNDO	SOMERO

2.5 CONCLUSIONES

Se probó la hipótesis de que los parámetros derivados de las curvas ETR-E pueden describir la variabilidad de la respuesta del fitoplancton en un remolino ciclónico en condiciones de verano del Golfo de California.

El centro del remolino presento altos valores de nutrientes (25.8 μM de N+N, 2.59 μM de fosfato y 38 μM de silicato) bajos valores de Chla ($\sim 3 \text{ mg m}^{-3}$), baja temperatura. Los bordes del remolino se diferenciaron por presentar condiciones contrarias a las del centro, caracterizado por bajas concentraciones de nutrientes, alta temperatura y Chla.

El parámetro de saturación a la luz ($E_{k\text{-ETR}}$) fue alto en el centro del remolino ($\sim 800 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), al igual que los parámetro α^{ETR} ($\sim 0.9 \mu\text{mol e}^{-} (\text{mg Chla})^{-1} / \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y $\text{ETR}^{\text{B}}_{\text{max}}$ ($\sim 800 \mu\text{mol e}^{-} \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) fueron altos por arriba de los 30 m lo que sugiere que la comunidad fitoplanctónica estaba fotoaclimatada a bajas irradiancias y fue elevada por el efecto del remolino a una zona de mayor luz.

Se recomienda hacer más estudios de los parámetros fotosintéticos con ETR-E y métodos tradicionales como asimilación de ^{14}C para describir con mayor detalle las respuestas fotosintéticas del fitoplancton por efectos de bombeo de los remolinos estacionales del Golfo de California y para tratar de estimar el aporte de carbono orgánico a la productividad primaria.

CAPITULO 3

RELACIÓN DE LOS PARAMETROS FOTOSINTETICOS (CURVAS P-E) DERIVADOS DE ASIMILACION CARBONO (¹⁴C) Y FLUORESCENCIA MULTIESPECTRAL (Phyto-PAM) EN EL GOLFO DE CALIFORNIA

3.1 RESUMEN

Se estudió la relación de los parámetros fotosintéticos derivados de la metodología de asimilación de carbono (¹⁴C) (Tradicional) y la tasa de transporte de electrones (Phyto-PAM). Para tal efecto, se usaron modelos mixtos, los cuales mostraron buenas relaciones entre $ETR/P_{in situ}$. Mediante modelos GLM (altamente significativos y con altas R^2). Este enfoque resalta la importancia de la relación de los parámetros físico-químico-biológicos (Temperatura, Clorofila a y salinidad). La relación entre $ETR/P_{in situ}$ en función de la luz, dio como resultado tres nuevos parámetros fotosintéticos (R_{max} : el valor máximo de la relación $ETR/P_{in situ}$; E_{Rmax} : la intensidad de la luz a la que se midió R_{max} y la pendiente Y: la pendiente inicial de la curva) combinados, los cuales permitieron tipificar tres tipos de curvas P-E que representan variaciones particulares de la relación $ETR/P_{in situ}$. Los resultados encontrados son prometedores y dan la pauta para dejar de depender de métodos radioactivos (¹⁴C). Se recomienda que este enfoque debe usarse en diferentes condiciones oceanográficas e incluso bajo condiciones controlada (laboratorio) para explorar con más detalle las variables que controlan la relación $ETR/P_{in situ}$ en el Golfo de California.

Palabras clave: Parámetros fotosintéticos, asimilación de carbono, tasa de transporte de electrones, fitoplancton

3.2 INTRODUCCIÓN

En la década de los 80's surgió la fluorescencia multiespectral, metodología que se basa en la modulación de pulsos de amplitud conocidos (PAM), dicha técnica registra la variación de la fluorescencia de la Chla del fotosistema II (PSII) y utiliza instrumentos que son capaces de proporcionar la misma información que los métodos tradicionales (Schreiber *et al.*, 1994). La ventaja de esta metodología es

que permite mediciones rápidas de los parámetros fotosintéticos y estima el estado fisiológico del fitoplancton (Barranguet y Kromkamp, 2000; Kromkamp y Forster 2003).

Lo anterior, ha llamado la atención de la comunidad científica pues al obtener parámetros fotosintéticos casi instantáneos, esto significa que la productividad primaria puede ser monitoreada *in situ* a grandes escalas espacio-temporales.

En 1931, Kausky y Hirsch, publicaron un breve estudio donde relacionan la fluorescencia de la Chla con la asimilación de carbono. Sin embargo, no fue hasta que Weis y Barry (1987) desarrollaron una ecuación semi-empírica donde se estima la tasa de fijación de C a partir de datos de fluorescencia de Chla, este modelo se basó en la suposición de que el rendimiento cuántico se produce en los centros de reacción del PSII (CRPSII). Otro modelo, ampliamente utilizado en la actualidad fue propuesto por Genty *et al.*, (1989) que se basa sobre la premisa en la que el rendimiento cuántico ocurre en las antenas de los centros de reacción.

Muchos autores más han investigado la relación de la tasa de fijación de carbono (^{14}C) y el ETR (PAM) (Vgr. Barranguet y Kromkamp, 2000; Kolber y Falkowski, 1993; Hancke *et al.*, 2008; Marchetti *et al.*, 2006; Napoleón y Claquin, 2012), la mayoría de estos autores coinciden en que la combinación de la metodología tradicional de incorporación de carbono ^{14}C y de fluorescencia da como resultado una herramienta poderosa para estimar el potencial de producción de carbono con base en el flujo de electrones a escalas espacio-temporales más amplias. Los autores también concluyen que hace falta mayor conocimiento acerca de dicha relación, ya que, los factores ambientales que afectan a la fijación de carbono inorgánico en la

fotosíntesis del fitoplancton no son los mismos que afectan a la transferencia de electrones del PSII. Por lo tanto, el número de electrones necesarios para fijar un mol de carbono no siempre son constantes. Por ejemplo: el rendimiento cuántico de la fijación de carbono (Θ_{CO_2}) varían según la disponibilidad de nutrientes (Babin *et al.*, 1996), y la temperatura (Morris y Kromkamp, 2003) y el historial del flujo fotónico (Kromkamp and Forster, 2003). La estimación de ETR se ve afectado principalmente por el historial de flujo fotónico, la composición de la comunidad Fitoplanctónica, entre otros (Hartig *et al.*, 1998; Hancke *et al.*, 2008)

El presente estudio, aborda la relación de los parámetros fotosintéticos estimados a partir de los métodos de asimilación de ^{14}C y fluorescencia multiespectral, con experimentos realizados a la par en comunidades naturales del Golfo de California.

3.3 MATERIALES Y MÉTODOS

i... Curvas de tasa de transferencia de electrones (ETR-E)

Las curvas de tasa de transferencia de electrones (ETR) se midieron usando un fluorímetro de pulsos de amplitud modulada (Phyto-PAM) (Walz, Effeltrich, Alemania), como se describe a detalle en el anexo 2, se tomaron 500 mL de agua en la profundidad del máximo de Chla, muestra se dejó reposar 15 min en oscuridad total, posteriormente, se midió la fluorescencia refractaria mediante la filtración de la muestra a través de un filtro de nitrocelulosa de 0.2 μm de poro (Whatman). Dicha fluorescencia refractaria fue corregida con la función Zoff. Posteriormente, la muestra se excitó con una luz roja débil ($\sim 5 \mu mol \text{ photon } m^{-2} s^{-1}$, frecuencia de 0.6 kHz) para medir la fluorescencia base (F_0). La fluorescencia máxima (F_m) se obtuvo

con un pulso de saturación ($\sim 1700 \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), con la finalidad de alcanzar la reducción total de la quinona A (QA). Posteriormente, se calculó el parámetro F_v/F_m de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m \quad (3.1)$$

La muestra fue expuesta a 12 nuevas irradiancias (E) de 0 a $1500 \mu\text{mol de fotón m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con la excitación sincrónica de los cuatro canales del Phyto-PAM (470, 550, 645, 670 nm) durante 60 s por cada irradiancia (pulso). La eficiencia cuántica efectiva del PSII para cada irradiancia fue determinada de la siguiente manera:

$$\Delta F/F_m' = (F_m' - F_s)/F_m' \quad (3.2)$$

La tasa de transferencia de electrones (ETR) se calculó en $\mu\text{mol e}^- \text{ L}^{-1} \text{ h}^{-1}$ de la manera siguiente:

$$ETR = \Delta F/F_m' * E * a_{ph}^- * K * (3600/1000) \quad (3.3)$$

Donde a_{ph} es en m^{-1} ; E es la irradiancia; K es el valor asignado por Johnsen y Sakshaug 2007 de acuerdo con la composición de especies dominantes de la muestra que se atribuye a los fotones absorbidos en el PSII.

ii. Curva de asimilación de carbono (^{14}C)

Se realizaron 76 experimentos de incubación con carbono ^{14}C durante los cruceros de oportunidad del cuerpo académico de ecología de fitoplancton de FCM-UABC (ver anexo 2). Como se detalla en Mercado-Santana *et al.*, 2017, se realizaron incubaciones en cubierta siguiendo la metodología de Parsons *et al.*, (1984), en un incubador modificado de Babin *et al.*, (1994) y Lewis y Smith (1983); con un intervalo

de luz de 9 a 1900 photon m⁻² s⁻¹. La temperatura se mantuvo con un termocirculador. Inmediatamente después del muestreo se inoculó 1μCi de NaH¹⁴CO₃ a las 12 muestras y se incubaron por 1.3 hrs. Las muestras se analizaron en un contador de centelleo líquido Beckman LS-5000. La asimilación de carbono se determinó siguiendo la ecuación de Parsons *et al.*, (1984):

$$P_{in situ} (mg CL^{-1}h^{-1}) = \frac{[(Rs-Rb*W)]*1.05}{R*1.30} (1000) \quad (3.4)$$

Dónde: Rs es la radioactividad de la muestra en conteos por minuto; Rb es la radioactividad natural del medio en conteos por minuto; W es el peso total de los carbonatos; R es la radioactividad inicial del inoculo en conteos por minuto; 1.30 es el tiempo de incubación en horas y 1.05 es el factor isotópico que se da por que el ¹⁴C tiene más masa que el ¹²C y es asimilado 6% más lento que el ¹²C.

iii. Ajuste entre las curvas ETR-E (Phyto-PAM) vs P-E (¹⁴C)

Las curvas se ajustaron individualmente para cada metodología usando la función hiperbólica descrita por Jassby y Platt (1976) y la luz (E) medida en interior de las botellas o programada en el Phyto-PAM.

Para el ajuste de las curvas de ETR/P_{in situ} -E se utilizó el modelo propuesto por Napoleón y Claquin (2012), dicho modelo utiliza los parámetros fotosintéticos estimados previamente con Jassby y Platt (1976) de la siguiente manera:

$$ETR(E)/P_{in situ}(E) = (\alpha_{ETR}^B * E^2 + E_{K-ETR} * E + ETR_m^B) / (\alpha^B * E^2 + E_K * E + P_m^B) \quad (3.5)$$

Tres nuevos parámetros fueron definidos de esta razón, los cuales describen la relación entre $ETR/P_{in situ} - E$ (Fig. 3.1). Donde R_{max} es el valor máximo de la razón $ETR/P_{in situ}$ en $\mu mol e^- \mu mol C$; E_{Rmax} es la intensidad de luz a la que se midió R_{max} en $\mu mol photon m^{-2} s^{-1}$; Y es la pendiente inicial de la curva en $\mu mol photon m^{-2} s^{-1} (\mu mol e^- \mu mol C)^{-1}$

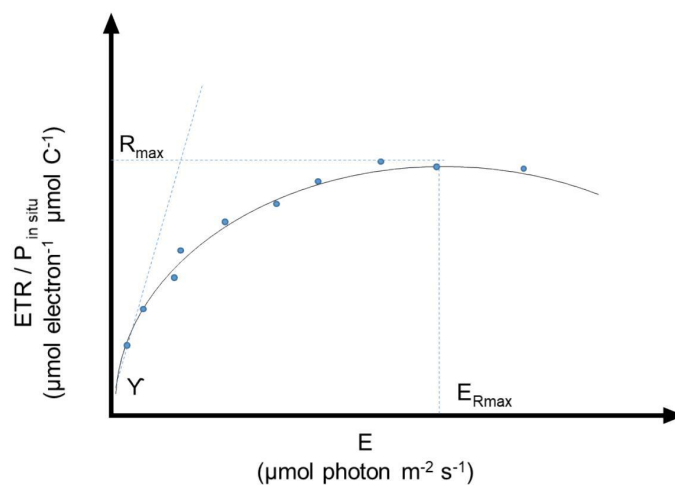


Figura 3.1.- Ejemplo de la relación entre la razón $ETR/P_{in situ}$ y la intensidad de luz (E). Parámetros que describen dicha relación: R_{max} es el máximo valor de la razón $ETR/P_{in situ}$; E_{Rmax} es la intensidad de luz a la que se midió R_{max} ; Y es la pendiente inicial de la curva.

iv. Análisis estadístico

Se realizó un análisis GLM por medio la técnica de eliminación hacia atrás (*Stepwise regression with backward elimination*), se tomó como variable dependiente a $P_{in situ}$ y como variable independiente la ETR. En dicha primer regresión (P_{ETR}) se registró un bajo R^2 (0.36) y gran variabilidad entre las curvas de $ETR - P_{in situ} - E$ (Fig. 3.3b), por lo que se procedió a realizar un nuevo análisis de regresión, pero ahora por escenarios de variación de la ETR_{max}^B .

El segundo análisis consistió en la selección de 3 escenarios de variación de las anomalías estandarizadas de ETR^B_{max} (Fig. 3.2): en el primer escenario se acotaron las curvas que presentaron un intervalo de Z de -1.5 a 0; el segundo escenario de 0.1 a 1.5 y el tercer escenario de 1.51 a 4. Se realizaron 3 nuevas regresiones para cada escenario (modelos: P_{ETR1} , P_{ETR2} , P_{ETR3} : escenario 1^{er}, 2^{do} y 3^{er}, respectivamente) considerando como variables predictivas de la $P_{in situ}$ a la ETR, Temperatura, Salinidad y la ChlaT. Para cada nueva regresión se probó la significancia de los coeficientes ligados a las variables independientes ($P_{in situ}$). Además, se probó la significancia global del modelo mediante un ANOVA de 1 vía con base en la variabilidad de los datos observados y modelados (Draper y Smith, 1981). Finalmente, se seleccionó el modelo que explicara la mayor parte de la variabilidad de la variable dependiente, con base en el coeficiente de determinación (R^2):

$$R^2 = \frac{SCR}{SCT} = \frac{\sum(\hat{y}-\bar{y})^2}{\sum(y-\bar{y})^2} \quad (3.6)$$

Dónde:

SCR : es la suma de cuadrados debida a la regresión o explicada por la regresión y representa la variación de los valores estimados de Y alrededor de su media.

SCT : es la suma de cuadrados total y representa la variación total de los valores reales de Y respecto de su media muestral.

Estos modelos fueron sometidos a un análisis residual para detectar valores de alto ruido siguiendo los criterios expuestos por Zar (1999)

3.4 RESULTADOS

Para investigar la relación de la fijación de carbono (^{14}C) la tasa de transporte de electrones (ETR-E) en el Golfo California se realizó un análisis GLM (Fig. 3.3a) que presento una $R^2 = 0.36$ ($P_{\text{ETR}} = -553 + 0.245\text{ETR} + 0.384\text{ChlaT} + 1.12\text{T}^\circ\text{C} + 15.2\text{UPS}$). La relación fue línea entre 0.2 a 25 $\mu\text{mol e}^- \text{L}^{-1} \text{h}^{-1}$ y 0.5 a 7 $\mu\text{mol C L}^{-1} \text{h}^{-1}$ (Fig. 3.3a), después de este intervalo la relación presentó una alta dispersión. En consecuencia, a este primer análisis se decidió realizar un segundo análisis de GLM, pero por escenarios.

Basándose en los resultados de la figura 3.2 se pudo dividir en tres escenarios, los cuales representaron 53 estaciones en el escenario 1, 18 en el escenario 2 y 7 en el 3.

Los resultados se describen a continuación: a la sección de curvas que presentaron valores estandarizados $\text{ETR}_{\text{max}}^{\text{B}}$ entre -1.5 a 0 (Fig. 3.2) dieron la ecuación ($P_{\text{ETR1}} = 0.130 + 0.156\text{ETR} + 0.0051\text{ChlaT} + 0.0083\text{T}^\circ\text{C} - 0.0070\text{PSU}$) con una R^2 porcentual de 79.1 y con todas las variables independientes y modelo global estadísticamente significativos (Tabla 3.1). Para el segundo escenario se obtuvo la ecuación ($P_{\text{ETR2}} = -32.7 + 0.0687\text{ETR} + 0.181\text{ChlaT} - 0.0517\text{T}^\circ\text{C} + 11.02\text{PSU}$) que mostró una R^2 porcentual de 75 y con todas las variables y modelo global estadísticamente significativos. En el escenario 3 se obtuvo la ecuación ($P_{\text{ETR3}} = 307 + 0.905\text{ETR} + 15.2\text{ChlaT} + 0.88\text{T}^\circ\text{C} - 9.77\text{PSU}$) con una R^2 porcentual de 56, con el modelo global significativo, pero solo con el ETR significativo (Tabla 3.1).

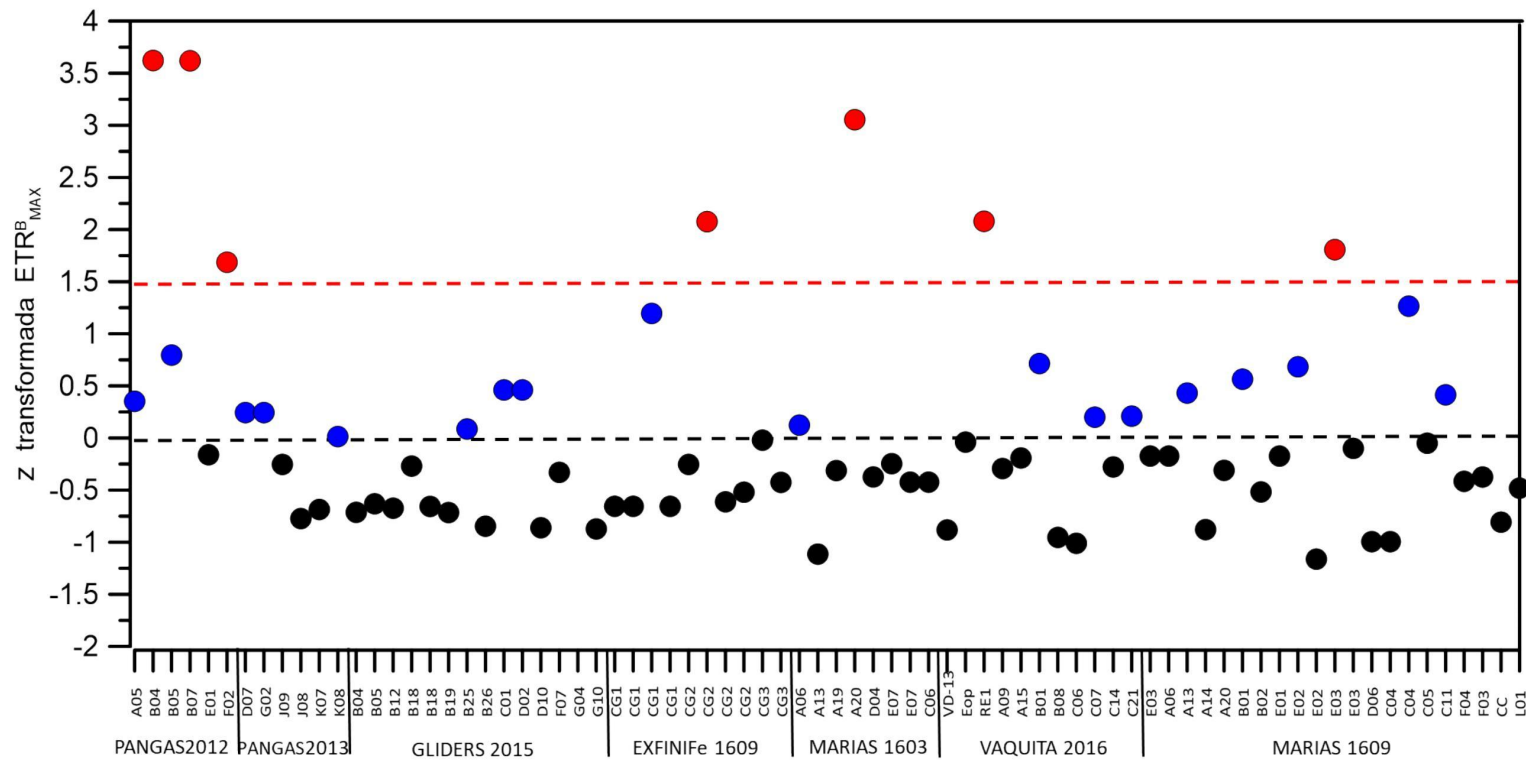


Figura 3.2.- Grafico de dispersión del parámetro ETR_{max}^B transformado a Z. Los puntos negros corresponden a las estaciones usadas para calcular la regresión P_{ETR1} (intervalo: -1.5 a 0). Los puntos azules corresponden a las estaciones usadas para calcular la regresión P_{ETR2} (intervalo: 0.1 a 1.5). Los puntos rojos corresponden a las estaciones que se usaron para calcular la regresión P_{ETR3} (intervalo: 1.51 a 4).

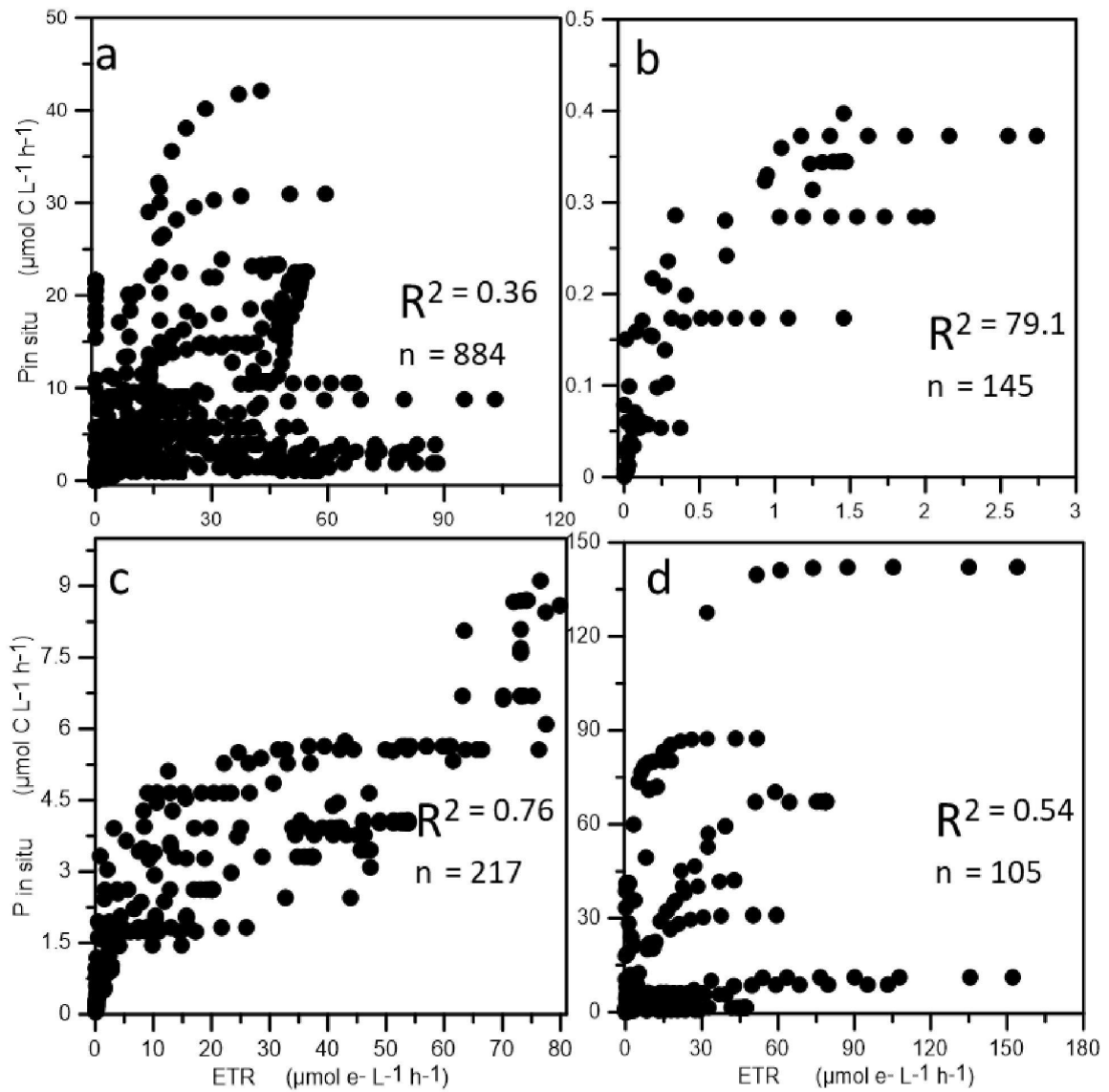


Figura 3.3.- Relación entre la tasa de fijación de carbono (^{14}C) y la tasa de transporte de electrones (ETR) para el Golfo de California. a) Primer análisis de regresión del set total de datos pareados ($P_{ETR} = -553 + 0.245\text{ETR} + 0.384\text{ChlaT} + 1.12\text{T}^\circ\text{C} + 15.2\text{UPS}$). Del segundo análisis: b) Para la sección de z $ETR^{B_{max}}$ entre -1.5 a 0 ($P_{ETR1} = 0.130 + 0.156\text{ETR} + 0.0051\text{ChlaT} + 0.0083\text{T}^\circ\text{C} - 0.0070\text{PSU}$); c) para la sección de z $ETR^{B_{max}}$ entre 0.1 a 1.5 ($P_{ETR2} = -32.7 + 0.0687\text{ETR} + 0.181\text{ChlaT} - 0.0517\text{T}^\circ\text{C} + 11.02\text{PSU}$) y d) para la sección de z $ETR^{B_{max}}$ entre 1.51 a 4 ($P_{ETR3} = 307 + 0.905\text{ETR} + 15.2\text{ChlaT} + 0.88\text{T}^\circ\text{C} - 9.77\text{PSU}$). La línea punteada representa una relación del 100% ($R^2 = 1$).

Tabla 3.1.- Análisis de regresión lineal múltiple, can base en su coeficiente de determinación (R^2). Significancia de las variables independientes, probada con una t, significancia global del modelo probada con F .Todos los análisis fueron probados con un nivel de confianza del 95%. Los valores en color rojo refieren a los valores que no fueron significativos en cada uno de los análisis.

CRITERIO	VARIABLE	ECUACIONES	CONSTANTE b_0	VARIABLES	ESTADÍSTICO	CD	MODELO	ESTADÍSTICO	NO. DATOS
$Z \text{ETR}^B_{\max}$		Regresiones lineales múltiples	t_{cal}	t_{cal}	t_{crit}	$R^2 \%$	F_{cal}	F_{crit}	n
		$P_{\text{ETR}} = -553 + 0.245\text{ETR} + 0.384\text{ChlaT} + 1.12\text{T}^\circ\text{C} + 15.2\text{PSU}$	13.91		1.96266	36	123.55	2.80027	884
	ETR ChlaT T°C Sal. UPS			11.46 0.94 7.75 12.94					
-1.5 a 0		$P_{\text{ETR}1} = 0.130 + 0.156\text{ETR} + 0.0051\text{ChlaT} + 0.0083\text{T}^\circ\text{C} - 0.0070\text{PSU}$	0.13		1.9759	79.1	133.78	2.86995	145
	ETR ChlaT T°C Sal. UPS			22.56 1.98 2.14 -2.26					
0.1 a 1.5		$P_{\text{ETR}2} = -32.7 + 0.0687\text{ETR} + 0.181 \text{ChlaT} - 0.0517\text{T}^\circ\text{C} + 1.02 \text{PSU}$	-3.11		1.97116	76	167.81	2.89715	217
	ETR ChlaT T°C Sal. UPS			22.33 4.39 -1.98 3.30					
1.51 a 4		$P_{\text{ETR}3} = 307 + 0.905\text{ETR} + 15.2\text{ChlaT} + 0.88\text{T}^\circ\text{C} - 9.77\text{PSU}$	1.18		1.98304	54	29.35	2.91020	105
	ETR ChlaT T°C Sal. UPS			8.95 1.14 0.49 -1.44					

Con el fin de mejorar la relación de la estimación de la $P_{in situ}$ mediante el uso de la ETR, se usaron los parámetros físico-químico-biológicas (Temperatura, ChlaT y Salinidad) para estimar la $P_{in situ}$ (Tabla 3.1). Para las 4 regresiones usadas la variable ETR fue significativa, en la regresión P_{ETR} la ChlaT no fue significativa (tabla 3.1) y en la regresión P_{ETR3} , la temperatura, la ChlaT y la Salinidad tampoco fueron significativas. En las regresiones P_{ETR1} y P_{ETR2} las 4 variables fueron significativas y además se presentaron los más altos R^2 (Tabla 3.1).

i. Capacidad de estimación de la Productividad Primaria usando ETR

Para validar los modelos anteriores se utilizaron las estaciones de los cruceros Marías1609 que se muestreo en condiciones cálidas, del cual se realizaron 17 pares de incubación (Fig. 3.4) y el crucero Marías1603 que se muestreo en condiciones frías con 10 pares de estaciones (Fig. 3.4). De acuerdo a las condiciones establecidas en la figura 3.2 para la aplicación de las ecuaciones, solo se utilizaron los modelos P_{ETR1} ($zETR^B_{max} = 0$ a -1.5) y P_{ETR2} ($zETR^B_{max} = 0$ a 1.5) para validar la predicción. Se usó el coeficiente de correlación lineal de Pearson (r^2) para validar los cálculos de la Productividad predichos por los modelos. La productividad del crucero Marías1609 varíó de 0.1 a $9 \mu\text{mol C L}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Mientras que, la productividad muestreada en Marías1603 fue casi del doble en el perfil con valor máximo (0.1 a $25 \mu\text{mol C L}^{-1} \text{ h}^{-1}$) (Fig. 3.5). El coeficiente de correlación de Pearson para Marías1609 fue de 0.801 y para Marías1603 fue de 0.83 , relativamente altas en ambos modelos (Fig. 3.5).

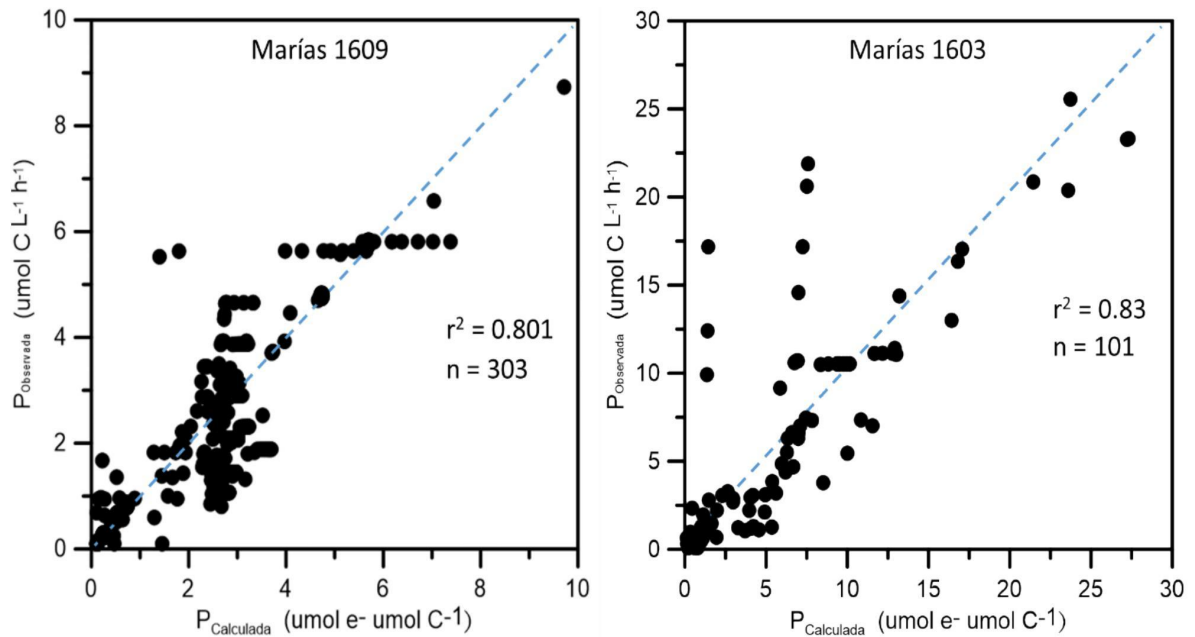


Figura 3.4.- Validación de la modelación con base en las estaciones de los crucero Marías1609 (Izquierda) y Marías1603 (Derecha) para ambas validaciones se utilizaron los modelos $P_{ETR1} = 0.130 + 0.156ETR + 0.0051ChlaT + 0.0083T^{\circ}C - 0.0070PSU$ y $(P_{ETR2} = -32.7 + 0.0687ETR + 0.181 ChlaT - 0.0517T^{\circ}C + 1.02 PSU$. Correlación de Pearson (r^2), numero de datos (n).

ii. Entendiendo la relación $P_{in situ}$ vs ETR –E

Con el objetivo de entender mejor la relación de la ETR/ $P_{in situ}$ –E los 76 pares de curvas fueron ajustados usando la ecuación 3.5. De este ajuste se definieron 3 nuevos parámetros (Fig. 3.1) que permitieron describir dicha relación. R_{max} representa el valor máximo estimado de la razón ETR/ $P_{in situ}$, E_{Rmax} representa la intensidad de la luz a la que se presentó la R_{max} y el parámetro Y es la pendiente inicial de la curva (Fig. 3.1). Los tres parámetros presentaron una amplia variación en el conjunto de los datos (Anexo 3). R_{max} varió entre 0.16 a 234.31 $\mu mol e^{-} \mu mol$

C, el E_{Rmax} varió de 0.799 a 3416.83 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, el parámetro Y varió de 0.000507 a 0.9714 $\mu\text{mol e}^{-} \mu\text{mol C} (\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1})^{-1}$.

Se realizó un análisis Clúster de similitud con base en los 3 nuevos parámetros, donde el Dendrograma resultante permitió definir 3 grupos (A, B y C) (Fig. 3.6). Cada grupo se caracterizó por la forma la curva que describe la relación $ETR/P_{in situ}$ y la luz (E). Ejemplo de las 3 formas de curvas se muestran en la figura 3.6.

Adicional a lo anterior, se utilizó un PCA en su expresión gráfica (análisis de factor) para destacar la relación entre los parámetros físico-químico-biológico. Los dos primeros Componentes (Ejes) explicaron el 66.8% de la variación total de los datos (Fig. 3.7b) siendo estos dos componentes significativos. El E_{Rmax} y R_{max} se asociaron entre sí, así como la Sal. (PSU) y la Temp. ($^{\circ}\text{C}$) se asociaron en otro sentido, y la pendiente Y se asoció con la ChlaT (Fig. 3.7a). Como complemento a los resultados anteriores, se usó un diagrama de distribución de las estaciones (Fig. 3.7b) que permitió evidenciar la dependencia entre las forma de $ETR/P_{in situ}$ vs la luz (E) y los parámetros físico-químico-biológicos. Los 3 tipos de curvas (A, B y C) se asociaron a condiciones específicas de las variables físico-químico-biológicas. Las estaciones que se agruparon en la curva tipo A (puntos rojos) se asociaron positivamente con el R_{max} y la Temperatura, mientras que las estaciones del tipo B se asociaron con el E_{Rmax} , y las estaciones del tipo C se asociaron con la ChaT y la Temperatura (Fig. 3.7b).

Con el objetivo de determinar el sentido y la magnitud de las asociaciones anteriormente descritas (Tipificar las 3 curvas), se realizó un análisis PCA de la base de datos total pero con las variables codificadas en valores altos (anomalías

estandarizadas positivas) y valores bajos (anomalías estandarizadas negativas) de acuerdo a lo recomendado por Santamaría *et al.*, (1996). Los resultados se presentan en la tabla 3.2 y se resumen a continuación: las estaciones con curva tipo A se asociaron (CP1: signo negativo) con valores menores a $0.0381 \mu\text{mol e}^- (\mu\text{mol C})^{-1} \mu\text{mol photon L}^{-1} \text{h}^{-1}$ (Baja Y) y con valores Altos valores de $R_{\text{max}} (> 9.69 \mu\text{mol e}^- \mu\text{mol C})$ y valores de $E_{R_{\text{max}}}$ mayores a $39.29 \mu\text{mol photon L}^{-1} \text{h}^{-1}$. En contra parte las estaciones con curva tipo C (CP1: signo positivo) se asociaron con altos valores de la pendiente Y (mayores a $0.0381 \mu\text{mol e}^- (\mu\text{mol C})^{-1} \mu\text{mol photon L}^{-1} \text{h}^{-1}$), y bajos valores de $R_{\text{max}} (< 9.69 \mu\text{mol e}^- \mu\text{mol C})$ y de $E_{R_{\text{max}}} (< 39.29 \mu\text{mol photon L}^{-1} \text{h}^{-1})$. Para las estaciones con curvas tipo B (CP3: signo positivo) fueron las únicas que se asociaron valores menores a 1 mg ChlaT (baja ChlaT). Las variables de Temperatura y salinidad no se asociaron a ningún tipo de curva (CP2: con signos contrarios).

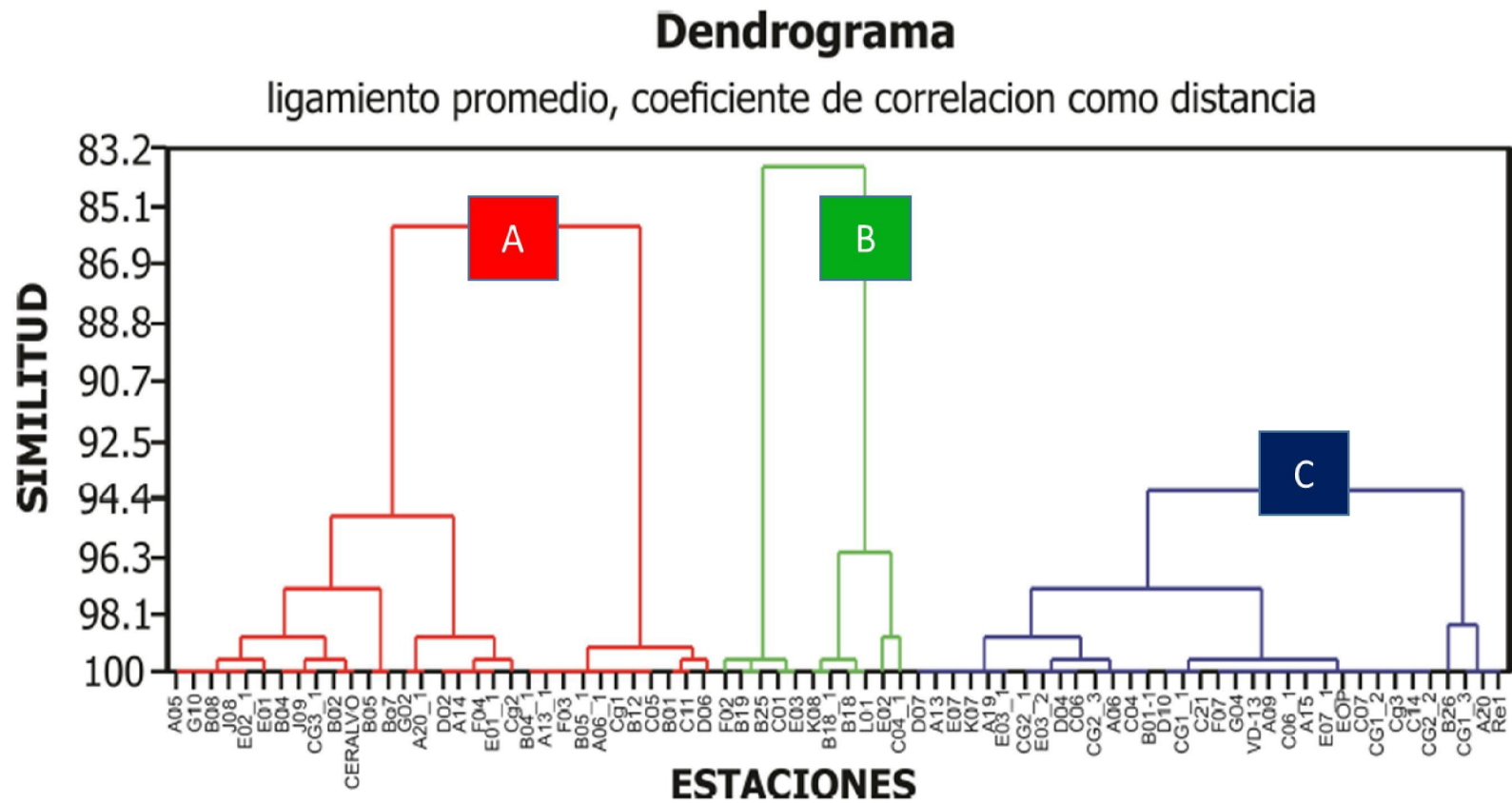


Figura 3.5.- Análisis clúster obtenida por la agrupación del set total de datos en $R_{\max}$, $E_{R_{\max}}$ y Y . las letras A, B y C muestran los 3 grupos que se asociaron.

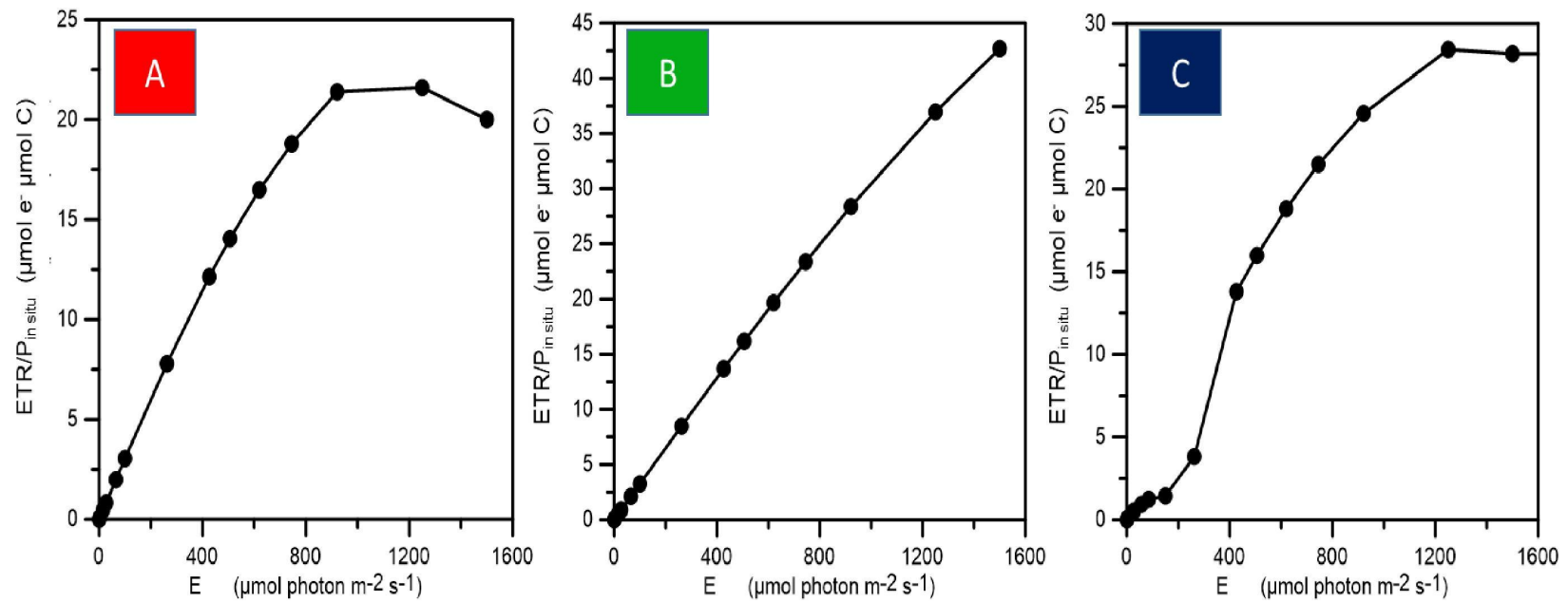
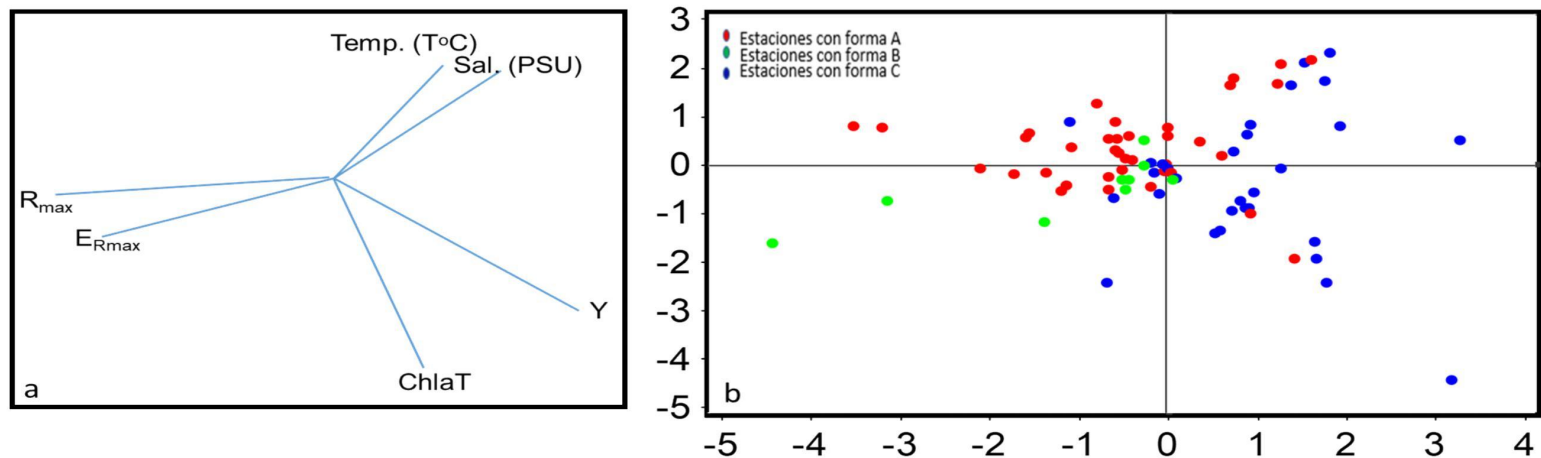


Figura 3.6.-. Muestra las 3 diferentes tipos curvas que se obtuvieron de la relación entre la razón de $\text{ETR}/P_{in situ}$ y la luz obtenida a partir de la ecuación 3.5. A) Corresponde a la estación A05, B) corresponde a la estación K08 y C) corresponde a la estación A09.



Variables	CP1	CP2	CP3
Tipo A	-0.76398	-0.05798	-0.34655
Tipo B	-0.10696	0.289999	0.508529
Tipo C	0.831328	-0.13958	-0.0016
Bajo R _{max} (< 9.69 μmol e- μmol C)	0.671807	-0.44297	-0.19691
Bajo Y (< 0.0381) *	-0.46674	-0.36496	0.010043
Bajo E _{Rmax} (< 39.29 μmol photon L ⁻¹ h ⁻¹)	0.912643	-0.10091	0.15126
Bajo ChlaT (< 1 mg Chla)	0.003842	-0.12995	0.918016
Bajo Temp. (< 22.87°C)	0.251298	0.730181	-0.27755
Bajo Sal. (< 34.59 PSU)	0.024695	0.813888	0.134833
Alto R _{max} (> 9.69 μmol e- μmol C)	-0.67181	0.442973	0.196906
Alto Y (< 0.0381) *	0.466738	0.364959	-0.01004
Alto E _{Rmax} (> 39.29 μmol photon L ⁻¹ h ⁻¹)	-0.91264	0.100909	-0.15126
Alto ChlaT (> 1 mg Chla)	-0.00384	0.129947	-0.91802
Alto Temp. (> 22.87°C)	-0.2513	-0.73018	0.277555
Alto Sal. (< 34.59 PSU)	-0.0247	-0.81389	-0.13483

Figura 3.7.- a) Análisis de componente principal que muestra la relación de los parámetros físico-químico-biológicos y los parámetros obtenidos de la ecuación 3.5. b) grafico los dos factores principales del análisis de (PCA) en el plano definido por los dos primeros ejes. Los puntos de los 3 colores corresponden a las estaciones que se asociaron a los grupos definidos por el dendrograma 3.4.

Tabla 3.2.- Análisis de componente principal de la base de datos estandarizados a Z y codificados en valores altos (anomalías positivas) y valores bajos (anomalías negativas). Celdas de color corresponden al componente con valor más alto por variable, los 3 componentes explican el 66.8 de la variabilidad total. * μmol e- (μmol C)⁻¹ μmol photon L⁻¹ h⁻¹

3.5. DISCUSIONES

i. Mediciones de fijación de carbono (^{14}C) vs ETR

Se usó el método de ^{14}C para estimar la tasa de fijación de carbono ($P_{\text{in situ}}$) a la par se midió la tasa de transporte de electrones (ETR) con ayuda de un Phyto-PAM. Se realizó una serie de análisis de regresión lineal múltiple que evidenció una relación línea entre ETR vs $P_{\text{in situ}}$, con una pendiente inicial de $0.13 \mu\text{mol e}^- (\mu\text{mol C})$ en la regresión $P_{\text{ETR}1}$ (con el R^2 mas alto), dicho valor concuerda con pendientes reportados en literatura (Barranguet y Kromkamp, 2000; Napoleon y Claquin, 2012).

Se han reportado relaciones lineales similares entre la producción de oxígeno o la tasa de fijación de carbono y la tasa de transporte de electrones medida por diferentes metodologías de fluorescencia de la Chla, en la tabla 3.3 se resumen las diferentes asociaciones que se han reportado cuando se ha estudiado la relación de $\text{ETR}/P_{\text{in situ}}$ y la luz (E).

Tabla 3.3. Resumen de los estudios que relacionan la fluorescencia de la Chla con la tasa de fijación de Carbono. Las especies o comunidades se abrevian de manera siguiente: MFB: microfitobentos; CFN: comunidad de fitoplancton natural. La metodología se abrevian de manera siguiente: PAM: pulso de amplitud modulada; FBS: fluorímetro de bomba y sonda; FRRF: fluorímetro de tasa de repetición rápida y se incluyen los tiempos de incubación de ^{14}C cuando son declarados.

Comunidad / especies	Parámetros comparados	Relación	Autores	Método
<i>Phaselous sp.</i> <i>Helianthus sp.</i>	rETR:ETR _{CO2}	Lineal	Weis y Berry (1987)	PAM: intercambio de gases

<i>Pisum sativum</i> <i>Hedra helix</i>	ϕ_{PSII} : ϕ_{CO2}	Lineal/curvilíneal	Harbison <i>et al.</i> (1990)	PAM: intercambio de gases
<i>Phaseolus sp.</i>	ϕ_{PSII} : ϕ_{CO2}	Lineal	Cornic y Briantais (1991)	PAM: intercambio de gases
MFB	ETR: O_2	Lineal ($r^2=0.886$)	Hartig <i>et al.</i> (1998)	
MFB	ϕ_{PSII} : ϕ_{CO2} rETR: O_2	Curvilíneal Lineal y no lineal	Barranguet y Krompkamp (2000 a y b)	PAM: 1 hora incubación PAM: 30 minutos
CFN	ϕ_{PSII} : ϕ_{CO2}	Lineal ($r^2=0.74$)	Kolber y Falkowski (1993)	FBS: 4 horas incubación
CFN	ETR: ϕ_{CO2}	Baja correlación	Gilbert <i>et al.</i> (2000)	PAM: 3 horas incubación
CFN	ETR: ϕ_{CO2}	Lineal ($r^2=0.92$)	Moore <i>et al.</i> (2006)	FRRF: 1-2 hora incubación
CFN	rETR: O_2	Lineal ($r^2=0.906$)	Corno <i>et al.</i> (2005)	FRRF: amanecer y anochece incubación

Genty *et al.*, (1989) encontraron que el parámetro de fluorescencia de la Chla (F_q'/F_m') podría usarse para predecir la tasa de fijación de carbono ya que se relacionó de forma lineal con la fijación de carbono. Además, mencionan que la relación lineal se mejora cuando se usan estimaciones de luz absorbida por el fitoplancton (a_{Ph}) en lugar de las mediciones de irradiación incidente, ya que no todos los fotones incidentes son absorbidos por el PSII. En este estudio, se usaron las mediciones de la luz absorbida por el fitoplancton (a_{Ph}) en todo el set de datos, lo que podría justificar los relativamente altos valores de R^2 en las regresiones.

Es ampliamente reconocido que en plantas superiores por cada molécula de carbono fijada se requiere la energía de ocho fotones para mover cuatro electrones

a través de cada uno de los fotosistemas (suponiendo un rendimiento cuántico perfecto de separación de carga) (Seaton y Walker, 1990).

Se ha estimado que en condiciones naturales el fitoplancton puede fijar $0.011 \text{ mol C (mol photon)}^{-1}$ (Gilbert *et al.*, 2000a) y que en condiciones subóptimas (vgr. deficiencia de nitrógeno, poca luz), se mueve una mayor cantidad de electrones por cada carbono fijado, lo que resulta en valores más bajos de la tasa de fijación de C. además, se ha demostrado que la reducción de la fijación de CO_2 está estrechamente relacionada con la actividad del PSII y que dicha actividad es más variable en algas en comparación con las plantas superiores (Badger *et al.*, 2000; Barranguet y Kromkamp, 2000b).

Corno *et al.*, 2005 estudiaron la relación de la ETR (método FRRF) vs PP (^{14}C) durante un año en la estación HOT (condiciones oligotróficas) y encontraron relaciones lineales con correlaciones de Pearson altos ($r^2 = 0.906$), mencionan que esta relación lineal es buena cuando la biomasa es baja (Chla) y cuando las curvas de ambos métodos son normalizados por dicha biomasa (eliminar el efecto por cambios de la biomasa), en este estudio las mejores relaciones lineales se presentaron para la regresión $P_{\text{ETR}1}$ con un coeficiente de determinación de 79.1%, relativamente alto.

Napoleón y Claquin, (2012) estudiaron la relación de la ETR (PAM) / $P_{\text{in situ}}$ (^{13}C) durante un año en el canal ingles con un enfoque multiparamétrico donde encontraron una relación logarítmica entre la $P_{\text{in situ}}$ y la ETR con una R^2 porcentual de 76%. Ellos también mencionan que al incluir a variables como la Chla, los nutrientes y la luz, dicha relación se mejora, puesto que la variación de esto

parametros esta ligada con la capacidad de responder del fitoplacton via fotosintesis. En este trabajo encontramos una que la ChlaT, la Temperatura y la salinidad fueron significativas en el análisis de regresion lineal y que por medio de un PCA dichos parametros se asociaron positivamente con los parametros Y, R_{max} , y E_{Rmax} .

Mientras que, algunos estudios han encontrado una fuerte relación lineal en sus bases de datos, otras investigaciones han reportado poca relación entre los parámetros o una no linealidad en su relación (Geel *et al.*, 1997; Baker y Oxborough 2004). Se ha reportado que la perdida de la linealidad ocurre cuando el fitoplancton se encuentra en condiciones de deficiencia de luz o exceso de esta (Hartig *et al.*, 1998; Barranguet y Krompkamp, 2000 a y b; Gilbert *et al.*, 2000).

Una estrecha relación entre la estimación de fijación de Carbono usando a la ETR puede ser muy variable por varias razones:

- Diferentes tratamientos (manipulación de la muestra) de las muestras por la complejidad de los métodos.
- La fluorescencia de la Chla es una medida burda del transporte de los electrones a través del PSII, mientras que las incubaciones de ^{14}C proporcionan una medida bruta o neta de la fijación de C (Laws *et al.*, 2002)
- El proceso reductor a partir de la fotosíntesis puede ser usado por procesos metabólicos destinados a la fijación de C (Kolber y Falkowski 1993; Barranguet y Kromkamp 2000b).

- La reacción de Melher a alta irradiación puede ser un sumidero de electrones, que en algunos estudios ha representado entre el 50 a 60% de la absorción de oxígeno estimulada por las altas irradiancias.
- Aumento en la respiración en fase oscura (respiración mitocondrial) la cual, puede disminuir significativamente la transporte de electrones.

En pocas palabras, el método de fluorescencia multiespectral (ETR) estima el potencial fotosintético, mientras que, el método de ^{14}C es una medición aproximada de la tasa real de asimilación de C (Napoleón y Claquin, 2012). La intercalibración entre los dos métodos en diferentes escenarios ya sea, en condiciones de laboratorio o naturales es una forma de evaluar las diferencias entre el potencial y lo medido, han proporcionado cálculos de factores de conversión entre métodos. (Cosgrove, 2007).

Si bien ha habido un éxito moderado en la descripción de la relación entre las curvas ETR y PP (^{14}C), poco se ha estudiado la relación de los parámetros fotosintéticos derivados de ambos métodos. Por ejemplo: Barranguet y Kromkamp (2000b) no encontraron una relación significativa $P^{\text{B}}_{\text{max}}$, $\alpha^{\text{B}}_{\text{max}}$ y E_K estimados por asimilación de ^{14}C y ETR (PAM). Sin embargo otros estudios han probado correlaciones significativas entre parámetros, lo que sugiere que las correlaciones significativas están más relacionadas con la población de fitoplancton muestreada (vgr. Hartig *et al.*, 1998; Suggett *et al.*, 2001; Corno *et al.*, 2005; Napoleon y Calquin, 2012). La comparación de los parámetros fotosintéticos entre las distintas metodologías todavía requiere ser estudiada

en un mayor número de condiciones oceanográficas para un mejor entendimiento de la relación.

ii. Comparación de la relación entre la asimilación de carbono y ETR

La intensidad de luz estimula la relación entre la $P_{in situ}$ / ETR, como ya se describió anteriormente. En este estudio, se obtuvieron 3 nuevos parámetros de la relación entre ETR/ $P_{in situ}$ y en función la luz (E). E_{Rmax} indica la intensidad de la luz a la que se alcanza la máxima relación entre ETR/ $P_{in situ}$ (R_{max}), y Y es la pendiente inicial que se expresa como la eficiencia de fijaciones de moles de Carbono por moles de electrones producidos en función de la luz. De dichos parámetros se obtuvieron tres formas de curvas para todo el set de datos (76 experimentos pares). Napoleón y Claquin (2012) reportan en su estudio seis formas de curvas en su conjunto de datos (Canal inglés), ellos describen que cada forma de curva estuvo influenciado por las variables físico-químico-biológicos particulares de la estacionalidad (condición oceanográfica) en la que se muestreo (Fig. 3.7). Comparando nuestro resultado (tres curvas) con los de dichos autores, la forma de la curva tipo A corresponde a la curva tipo C, la curva tipo B corresponde a la forma D y la curva tipo C corresponde a la tipo E (Fig. 3.8).

El análisis de PCA (análisis de factor) de Napoleón y Claquin (2012) mostró que para la curva Tipo C y D que corresponde a las tipo A y B de este estudio, se asociaron positivamente con Altos valores de $Chla$, pendiente inicial Y y E_{Rmax} . En comparación con el análisis PCA este estudio la curva tipo A también muestra

una asociación con altos valores de E_{Rmax} y de R_{max} . De la misma manera, la curva tipo B presento una asociación con la $ChlaT$, pero bajas concentraciones. Mientras que la curva tipo E de Napoleón y Claquin (2012) que corresponde a la C de este estudio, se asoció con altos valores de R_{max} y altos nutrientes y con bajos valores de E_{Rmax} Temperatura y Luz. Comparando con las asociaciones de este estudio la curva C se asoció también con R_{max} pero con bajos valores y con altos valores de la pendiente inicial, en este estudio no se usaron datos de nutrientes para encontrar asociaciones, por lo que creemos que es de suma importancia incluir los nutrientes en futuras investigaciones para ponderar la influencia de dichos parámetros en el Golfo de California (Fig. 3.6b).

Cambios estacionales en la estructura de la comunidad puede explicar las variaciones de E_{Rmax} en una misma zona de estudio, por ejemplo: Glee *et al.*, (1997) la variación de la intensidad de la luz a la que se presentó la máxima relación de $ETR/P_{in situ}$ se debieron a las variaciones de la comunidad fitoplanctónica y que este parámetro vario de 200 hasta 1000 $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Este estudio se llevó a cabo en diferentes escenarios oceanográficos y estaciones del año (2012-2016) en el Golfo de California (anexo 2), lo que seguramente está influenciando las variaciones de la relación $ETR/P_{in situ}$ -E y por tanto la de el parámetro E_{Rmax} .

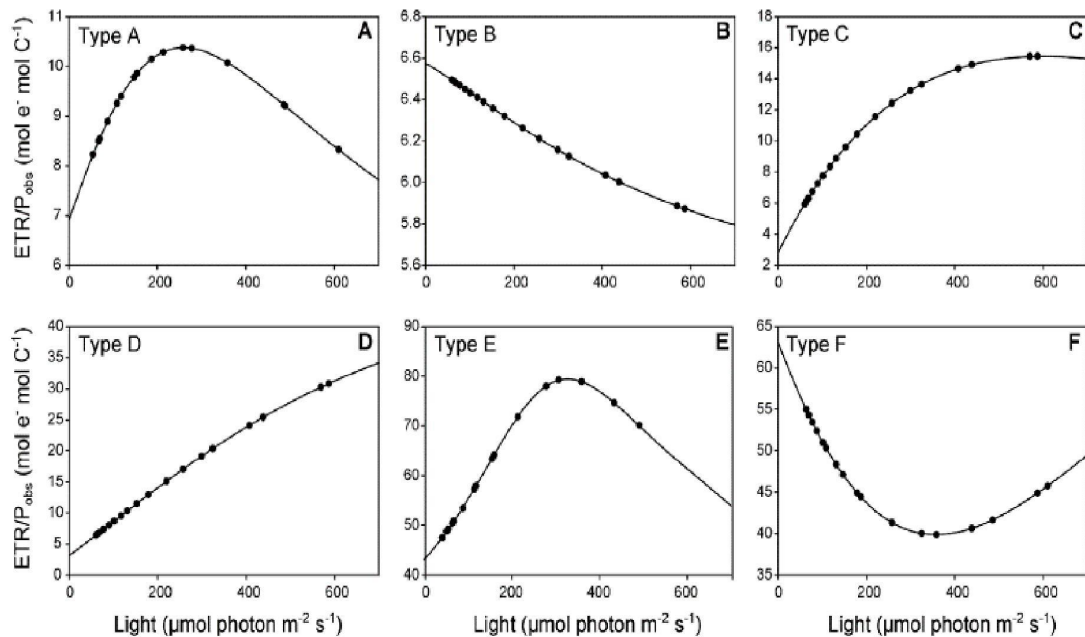


Figura. 3.8.- Diferentes curvas obtenidas de la relación de la razón $ETR/P_{in situ}$ obtenidas por Napoleón y Claquin, 2012 en el canal ingles durante el 2010. Modificado de Napoleón y Claquin, 2012. (doi:10.1371/journal.pone.0040284.g007).

Bajos valores de la pendiente Y muestran la poca capacidad del fitoplancton para responder a un aumento de la luz incidente y se evidencian con una curva plana o una fotoinhibición temprana (cercana al E_K). Mientras que valores altos de la pendiente Y evidencia que la comunidad Fitoplanctónica estaba fotoaclimatada a altas irradiancias y es capaz de aumentar la trasferir electrones sin presentar daño en el PSII. E_{Rmax} y la pendiente Y se correlacionaron positivamente en curva tipo A (que agrupó el mayor número de estaciones) porque la covariación de ambos evidencia la capacidad de la comunidad Fitoplanctónica de responder a los cambios de regímenes de luz y fotoaclimatarse. Por el contrario, los valores bajos de E_{RMax} y la pendiente Y revelan que los mecanismos de fotoinhibición entraron en juego

cuando aumento la luz. En las 3 curvas encontradas en este trabajo no se registró evidencias claras de fotoinhibición. Aunado a esto, se ha reportado que dependiendo de la comunidad Fitoplanctónica evaluada la presencia de fotoinhibición será más probable obtener en un set de datos, por ejemplo: Johnsen y Sakshaug (2007) encontraron que los Dinoflagelados fueron menos capaces de responder a los cambios de regímenes de luz en comparación con las Diatomeas que mostraron una buena capacidad de respuesta.

R_{max} representa el valor máximo obtenido de la relación $ETR/P_{in situ}$ vs la luz (E) y está estrechamente relacionado con los altos valores de los nutrientes y el parámetro F_v/F_m (Napoleón y Claquin, 2012). Valores altos de dicho parámetro han reflejado la alta capacidad de la comunidad Fitoplanctónica para aclimatarse a los cambios de regímenes de nutrientes y luz (Morris y Kromkamp (2003). En este estudio no se analizaron las variaciones de los nutrientes y los parámetros fotosintéticos, al ser tan importantes en la relación de $ETR/P_{in situ}$ se recomienda que para futuros trabajos se incluyan los nutrientes.

Aunado a lo anterior, Napoleón y Claquin, (2012) exponen que las estaciones con curva tipo C (A para este estudio) se presentaron en primavera, las curvas tipo D y E (B y C en este estudio) se presentaron a finales del invierno. Con base en lo anterior, surgió la incertidumbre de si en el Golfo de California podríamos encontrar alguna asociación espacial o por temporada, por lo tanto, se graficaron las estaciones con respecto al tipo de curva al que se agruparon en el análisis de dendrograma (Fig. 3.5) en las dos condiciones predominantes en el Golfo de California temporada Fría (Noviembre a Mayo) y temporada Cálida (Junio a

Octubre), en análisis se presenta en la siguiente figura (3.9): se observa que en la temporada Fría dominaron las curvas tipo C (8 estaciones) y que en la temporada calida las curvas tipo A dominan, sin embargo, es aventurado concluir dichas observaciones, debido a que el golfo de California es un gran ecosistema complejo y con diferentes regímenes físico-químico-biológicos que como se mostró en el Capítulo 1 aun hacen falta experimentos de productividad para hablar de una climatología anual de productividad primaria e incluso todavía existen regiones sin un reporte de productividad.

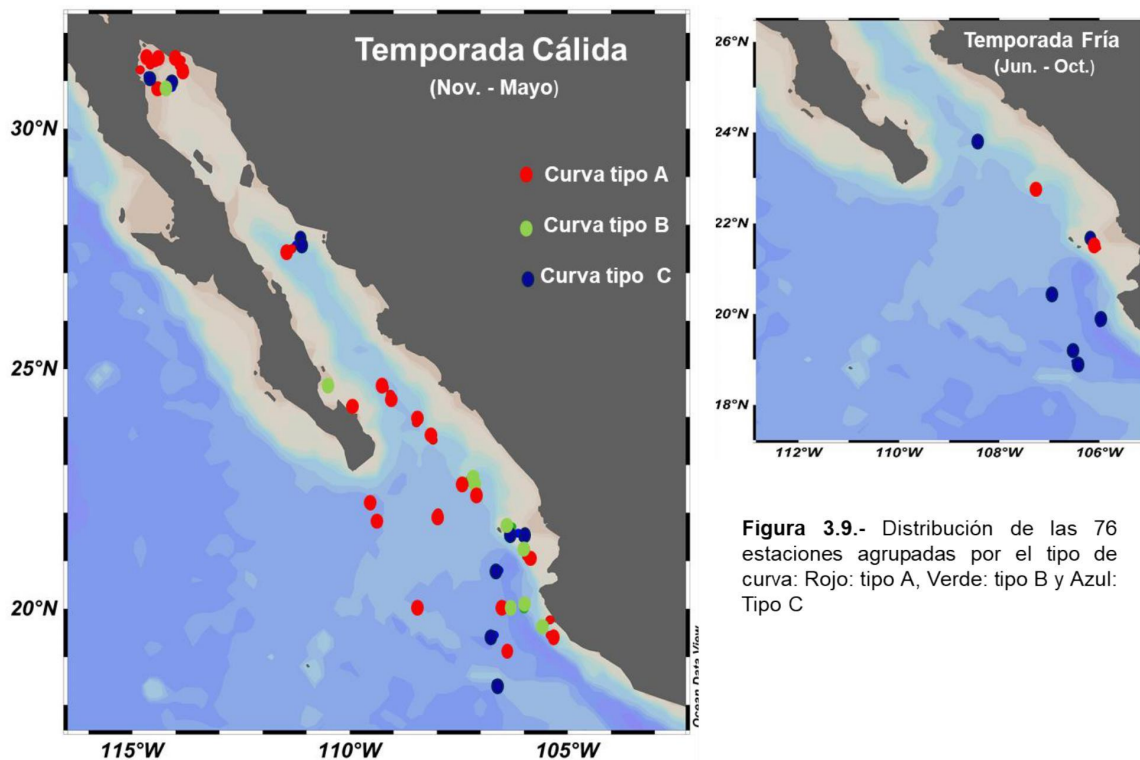


Figura 3.9.- Distribución de las 76 estaciones agrupadas por el tipo de curva: Rojo: tipo A, Verde: tipo B y Azul: Tipo C

iii. Capacidad de estimación de la Productividad primaria en el Golfo de California can base ETR

Se validaron los modelos de regresión lineales P_{ETR1} y P_{ETR2} con los cruceros de Marías1603 y Marías1609, las validaciones determinaron una r^2 Pearson del 80% para ambos cruceros, los valores de correlación de Pearson se encuentran dentro del rango aceptado como bueno reportado por otro autores (Corno *et al.*, 2005; Moore *et al.* 2006). Con las ecuaciones propuestas se pudo estimar la producción primaria máxima (P^B_{max}) para ambos cruceros del Golfo de California (Fig. 3.10). Las estimaciones muestran una clara concordancia en la distribución espacial y temporal (Frías-Cálidas) entre la P^B_{max} modelada (derecha) y le medida. Para Marías1609 el rango de P^B_{max} modelada fue de 0.1 a 10 $\mu\text{mol e}^- \mu\text{mol C}^{-1}$, con valores máximos en bahía la paz (estación CC) y bajos valores en Cabo Corrientes. Mientras que en Marías1603 (Temporada Fría) la producción máxima (P^B_{max}) se incrementó poco más del doble en la zona de cabo corrientes con valores de entre 2.5 a 25 $\mu\text{mol e}^- \mu\text{mol C}^{-1}$. Dichos valores concuerdan con lo reportado Zeitzschel (1970) y López-Sandoval *et al.* (2009) para la misma zona del pacifico oriental tropical adyacente a Cabo corrientes. Se ha descrito que el aumento de la Productividad Primaria en la zona en condiciones frías se debe a la ocurrencia de surgencias de temporada (marzo–junio), en respuesta a los vientos predominantes del noroeste (Roden 1972, García–Reyes 2005, Torres–Orozco *et al.*, 2005).

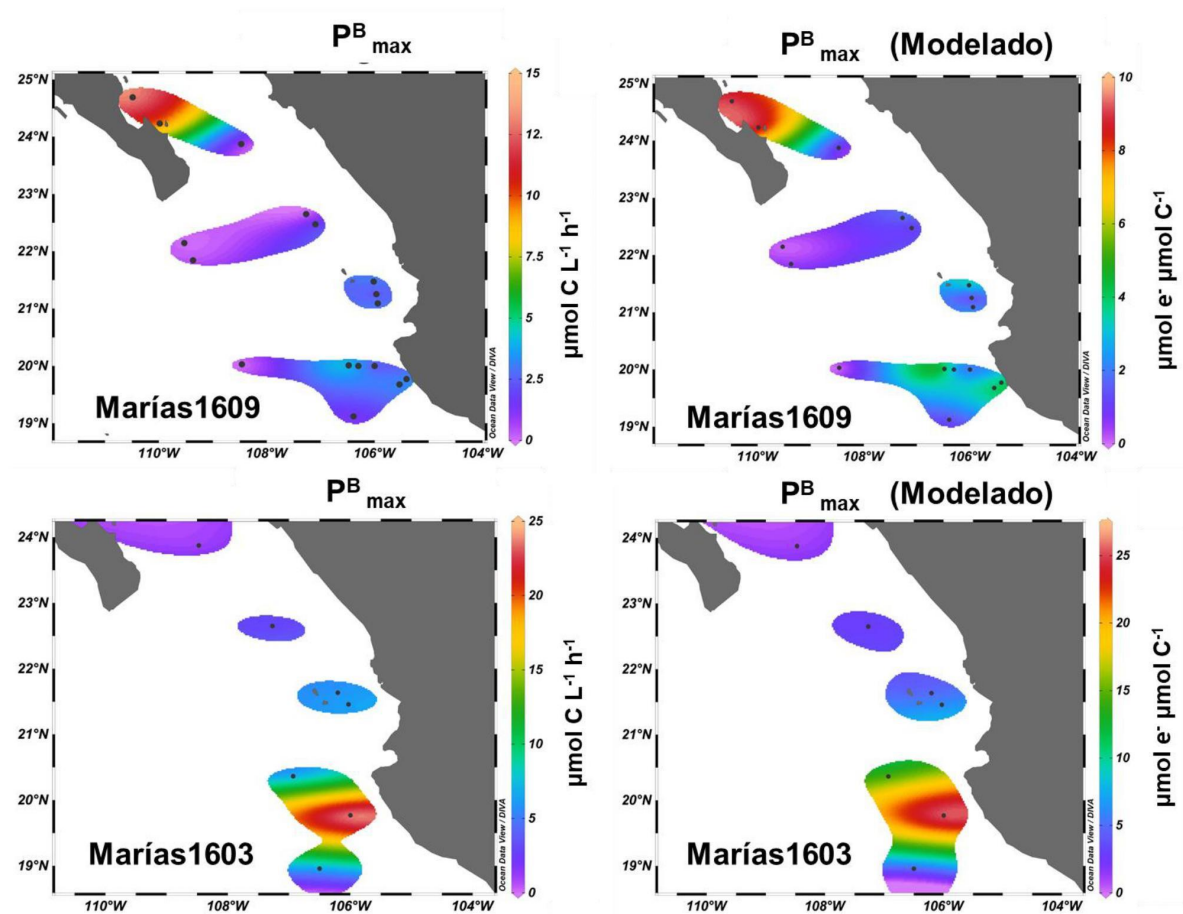


Figura. 3.10.- Izquierda: Distribución de P^B_{max} estimada mediante ^{14}C para los cruceros Marías1609 (Temporada Cálida) Y Marías1603 (Temporada Fría); Derecha: Distribución de P^B_{max} estimada mediante los modelos P_{ETR1} y P_{ETR2} para los mismo cruceros

3.6 CONCLUSIONES

Las estimaciones de ETR por medio de Phyto-PAM mostraron ser una metodología potencialmente importante para estimar la PP en el Golfo de California, al encontrar una alta relación lineal entre la ETR y $P_{in situ}$.

3 modelos GLM describieron la relación ETR y $P_{in situ}$, los cuales, deben usarse de la siguiente manera: P_{ETR1} se usara cuando $zETR_{Max}^B$ se calcule entre 0 a -1.5; P_{ETR2} cuando $zETR_{Max}^B$ se calcule entre 0 a 1.5 y P_{ETR3} cuando se obtengan $zETR_{Max}^B$ mayores a 1.5.

La validación de los modelos P_{ETR1} y P_{ETR2} en condiciones Frías y Cálidas del Golfo de California probó que la PP modela (con una $r^2 = 0.83$) describe claramente las variaciones espaciales y temporales.

Además, subrayamos la importancia de medir las variables físico-químico-biológicos en cada experimento, ya que mejoran la comprensión y la estimación de PP usando ETR.

Sin embargo, aún no tenemos una comprensión del todo de la relación entre ETR/ $P_{in situ}$ y como varia con los cambios en las condiciones oceanográficas del Golfo de California. Recomendamos que el mismo tipo de enfoque debería usarse en diferentes zonas y escenarios oceanográficos e incluso bajo condiciones controladas (laboratorio) para explorar con mayor detalle los parámetros que controlan dicha relación en el Golfo de California.

VI. SUMARIO

En el primer capítulo se estudió la variabilidad espacial y temporal de la productividad primaria Fitoplanctónica en el Golfo de California (GC) con base en los registros históricos de 56 años (1960 a 2016) de uso de la técnica de ^{14}C . Se obtuvieron 522 mediciones de productividad superficial (321 para la temporada fría y 201 para la cálida). Se discute sobre la gran complejidad de los datos reportados y su poca homogeneidad en el espacio y en el tiempo. Aunque el GC es uno de los mares más estudiados en las costas mexicanas, aun no es posible establecer una línea base de la productividad ni una climatología mensual con dichas mediciones. Evidenciamos que debido a la complejidad oceanográfica anual que presenta el GC es recomendable abordar este tipo de estudios con base en regiones con características fisicoquímicas similares como la propuesta por Santamaría *et al.*, (1994a).

Finalmente, se discute que debido a la poca homogeneidad de las mediciones *in situ*, podría pensarse que las estimaciones por modelos satelitales son la alternativa para llenar dicho vacío, en este estudio comparamos las dos estimaciones (^{14}C vs VGPM) y evidenciamos que las estimaciones satelitales no mostraron asociaciones significativas con los datos *in situ*. Solo las estimaciones satelitales que utilizan datos de SeaWIFS y AVHRR mostraron una asociación significativa ($n = 16$). Recomendamos que si se utilizan estimaciones satelitales para el GC se debe tener en cuenta con que satélite se está estimando la productividad y que para mejores asociaciones se deben estudiar los coeficientes de los polinomios descritos

originalmente para SeaWiFS y AVHRR, para cada nuevo satélite para poder obtener mejores estimaciones.

En el capítulo 2 se probó el potencial de la metodología de fluorescencia multiespectral para estimar la respuesta del fitoplancton con base en curvas ETR-E en un remolino ciclónico en la parte central del Golfo de California durante el verano del 2011 (condiciones de fuerte estratificación). Los resultados de este estudio evidencian el potencial de la metodología para estimar los parámetros fotosintéticos y ver diferencias significativas entre condiciones del centro y bordes del remolino. Se recomienda hacer más estudios de los parámetros fotosintéticos con ETR-E para entender la capacidad de bombeo de los remolinos estacionales en el GC y como beneficia a la productividad primaria.

En el capítulo 3 se estudió la relación de los parámetros fotosintéticos derivados de la metodología tradicional de asimilación de carbono (^{14}C) y la metodología de la tasa de transporte de electrones (Phyto-PAM). Para ello se generó una base de datos de 76 estimaciones pareadas en el GC y mediciones de parámetros físico-químico-biológicos. Se encontraron buenas relaciones lineales entre las curvas ETR vs Curvas P-E, se modeló dicha relación con modelos GLM que resultaron altamente significativos ($R^2 = 0.791$). Se usó una ecuación que relacionó los parámetros fotosintéticos de ambas metodologías y que permitió obtener como resultado final μmol de electrón por μmol de C. la relación entre las curvas ETR y $P_{\text{in situ}}$ vs la intensidad de luz (E) dio como resultado 3 nuevas curvas que caracterizaron al Golfo de California, de dichas curvas se estimaron tres nuevos parámetros fotosintéticos (R_{max} : el valor máximo de la relación ETR/ $P_{\text{in situ}}$; $E_{R_{\text{max}}}$: la

intensidad de la luz a la que se midió $R_{\max}$ y la pendiente Y: la pendiente inicial de la curva) que mostraron diferentes asociaciones con los parámetros físico-químico-biológicos. Este capítulo resalta que la metodología de fluorescencia multiespectral es una herramienta prometedora para estimar la productividad primaria mediante metodología libre de materiales radioactivos y con un potencial de estimación a escalas espacio temporales más amplias, lo que podría solucionar la problemática del capítulo 1 que demostró que no es posible calcular la línea base de la productividad en el GC debido a la poca homogeneidad de la base de datos.

Finalmente concordamos con las recomendaciones de Corno et al., (2005) y Napoleón y Claquin (2012), que reconocen la necesidad de realizar más estudios que comparen las curvas ETR vs P-E en diferentes condiciones oceanográficas para entender con mayor detalle las variables que controlan la relación dichas curvas en el Golfo de California.

VII. REFERENCIAS

- Álvarez-Borrego, S., (2012). Phytoplankton biomass and production in the Gulf of California: a review. *Bot. Mar.* 55 (2): 119-128p. <http://dx.doi.org/10.1515/bot.2011.105>.
- Armstrong F. A. J., Stearns C.R. y Strickland J. D. H. (1967). The measurement of upwelling and subsequent biological processes by means of Technicon autoanalyzer and associated equipment. *Deep Sea Research*. 14, 381-389p.
- Babin, M., Morel A. & Gagnon R., (1994). An incubator designed for extensive and sensitive measurements of phytoplankton photosynthetic parameters. *Limnology and Oceanography* 39: 694–702p.
- Badger, M.R., Von Caemmerer S., Ruuska S. & Nakano H., (2000). Electron flow to oxygen in higher plants and algae: rates and control of direct photoreduction (Mehler reaction) and rubisco oxygenase. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Series B* 355: 1433-1446p.
- Baker, N. R. & Oxborough K., (2004). Chlorophyll fluorescence as a probe of photosynthetic productivity. In, *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of Photosynthesis* (Eds. G. Papageorgiou and Govindjee). Springer, Dordrecht. 65-82p.
- Barber, R.T. & Hilting A.K., (2002). History of the study of plankton productivity. In: Williams P.J.L.B., Thomas, D.N. and Reynolds, C.S., (Ed.) *Phytoplankton Productivity in Marine and Aquatic Environments*, Blackwell Science, Oxford, 16–43p.
- Barranguet, C. & Kromkamp J., (2000). Estimating primary production rates from photosynthetic electron transport in estuarine microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series* 204: 39–52p.
- Barranguet, C. & Kromkamp J., (2000a). Estimating primary production rates from photosynthetic electron transport in estuarine microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series* 204: 39-52p.
- Barranguet, C. & Kromkamp J., (2000b). Estimating primary production rates from photosynthetic electron transport in estuarine microphytobenthos. *Marine Ecology Progress Series* 204: 39-52p.
- Behrenfeld, M. & Falkowski, P., (1997). Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnol. Oceanogr.* 42: 1-20p. <http://dx.doi.org/10.4319/lo.1997.42.1.0001>.
- Behrenfeld M.J., Prasil O., Babin M. & Bruyant F. (2004) In search of a physiological basis for covariations in light-limited and light-saturated photosynthesis. *Journal of Phycology* 40: 4–25pp.
- Behrenfeld, M.J., Boss E., Siegel D.A. & Shea D.M., (2005). Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space. *Global Biogeochem. Cycles*. 19: (GB1006) <http://dx.doi.org/10.1029/2004gb00229>.
- Beier, E. (1997). A numerical investigation of the annual variability in the Gulf of California. *J. Phys. Oceanogr.*, 27, 615–632.
- Bernhardt A. y Wilhelms A. (1967). The continuous determination of low level iron, soluble phosphate and total phosphate with the AutoAnalyzer. *Technicon International Symposium*. I, 386p.
- Bouman, H. A., Platt, T., Doblin, M., Figueiras, F. G., Gudmudsson, K., Gudfinnsson, H. G., Huang, B., Hickman, A., Hiscock, M., Jackson, T., Lutz, V. A., Mélin, F., Rey, F., Pepin, P., Segura, V., Tilstone, G. H., van Dongen-Vogels, V., and Sathyendranath, S., (2017). Photosynthesis-irradiance parameters of marine phytoplankton: synthesis of a global data set, *Earth Syst. Sci. Data Discuss.*, <https://doi.org/10.5194/essd-2017-40>, in review.

- Boyd P. W. (2002). The role of iron in the biogeochemistry of the Southern Ocean and equatorial Pacific: A comparison of *in situ* iron enrichments. *Deep-Sea Res. II* 49: 1803–1822p.
- Boyd, P., Aiken J. & Kolber Z., (1997). Comparison of radiocarbon and fluorescence based (Pump-and-Probe) measurements of phytoplankton photosynthetic characteristics in the Northeast Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 149: 215-226p.
- Cornic, G. & Briantais J.M., (1991). Partitioning of photosynthetic electron flow between CO₂ and O₂ reduction in a C3 leaf (*Phaseolus vulgaris* L.) at different CO₂ concentrations and during drought stress. *Planta* 183: 178-184p.
- Corno, G., Letelier R.M., Abbott M.R. & Karl D.M., (2005). Assessing primary production variability in the North Pacific subtropical gyre: A comparison of fast repetition rate fluorometry and C-14 measurements. *Journal of Phycology* 42: 51-60p.
- Cueller, J. J. & R. W. Epley, (1981). Chlorophyll maximum layers of the Southern California Bight and possible mechanisms of their formation and maintenance. *Oceanol. Acta* 4 23-32p.
- Draper, N.R. & Smith H., (1981) *Applied regression analysis*, John Wiley and sons, USA. 736p.
- Falkowski, P.G. & Raven J.A., (2007). *Aquatic Photosynthesis*. Princeton: Princeton University Press. 484p.
- Flores-de-Santiago, F.J., Santamaría-del-Ángel E., González-Silvera A., Martínez-Díaz-de-León A., Millán-Núñez R. & Kovacs J.M., (2007). Assessing dynamics micro-regions in the Great Islands of the Gulf of California based on MODIS aqua imagery products. *Proc. Society of Photo-Optical Instrumentation Engineers*, 6680p. <http://dx.doi.org/10.1117/12.732574>.
- Gaarder, T. & Gran H.H., (1927). Production of plankton in the Oslo Fjord. *Rapports et Procès-Verbaux des Réunions. Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer* 42: 1-48p.
- García-Reyes M., (2005). Procesos físicos que controlan la variabilidad estacional de la temperatura superficial del mar y de la concentración de clorofila en la entrada al Golfo de California. Dissertation, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 78 pp.
- Geider R., Greene R., Kolber Z., MacIntyre H. y Falkowski P. (1993a). Fluorescence assessment of the maximal quantum efficiency of photosynthesis in the western North Atlantic. *Deep-Sea Research* 40: 1205-1224p.
- Genty, B., Briantais J.M. & Baker N.R., (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and of quenching chlorophyll fluorescence. *Biochimica Et Biophysica Acta* 990: 87–92p.
- Gilbert, J.Y. & Allen W.A., (1943). The phytoplankton of the Gulf of California obtained by the E.W. Scripps in 1939 and 1940. *J. Mar. Res.* 5: 89-110p.
- Gilbert, M., Domin A., Becker A. & Wilhelm C., (2000a). Estimation of primary productivity by chlorophyll a *in vivo* fluorescence in freshwater phytoplankton. *Photosynthetica* 38: 111-126p.
- Godínez, V.M., Lavín, M.F., Sánchez-Velasco, L., Hernández-Becerril, D.U., Cabrera-Ramos, C.E., (2011). Datos hidrográficos en el Golfo de California: Campaña GOLCA-1107 (27 de Julio al 4 de Agosto del 2011). Informe técnico 102304. Departamento de Oceanografía Física, CICESE. http://oceanografia.cicese.mx/reportes/2011/Godínez_etal_102304.pdf.
- Harbinson, J., Genty B. & Baker N., (1990). The relationship between CO₂ assimilation and electron transport in leaves. *Photosynthesis Research* 25: 213-224p.

- Hartig P., Wolfstein K., Lipemeier S. y Colijn F., (1998). Photosynthetic activity of natural microphytobenthos population measured by fluorescence (PAM) and ^{14}C -tracer methods: a comparison. *Marine Ecology Progress Series* 166: 53–62p.
- Hidalgo-González, R.M. & Álvarez-Borrego S., (2004). Total and new production in the Gulf of California estimated from ocean color data from the satellite sensor SeaWiFS. *Deep-Sea Res. II* 51: 739–752. <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2004.05.00>
- Jakob, T., Schreiber U., Kirchesch V., Kirchesch V. & Wilhelm C., (2005). Estimation of chlorophyll content and daily primary production of the major algal groups by means of multiwavelength-excitation PAM chlorophyll fluorometry: performance and methodological limits. *Photosynthesis Res.* 83: 343-361p. <https://doi.org/10.1007/s11120-005-1329-2>.
- Jassby, A.D. and Platt T., (1976). Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and Oceanography* 21: 540-547p.
- Johnsen, G. & Sakshaug E., (2007). Biooptical characteristics of PSII and PSI in 33 species (13 pigment groups) of marine phytoplankton, and the relevance for pulse-amplitude-modulated and fast-repetition-rate fluorometry. *Journal of Phycology* 43: 1236–1251p.
- Kautsky, H. & Hirsch A., (1931). Neue Versuche zur Kohlensäureassimilation. *Naturwissenschaften* 19: 964p.
- Kolber, Z. & Falkowski P.G. (1993). Use of active fluorescence to estimate phytoplankton photosynthesis in-situ. *Limnology and Oceanography* 38:1646–1665p.
- Kromkamp, J. & Forster R., (2003). The use of variable fluorescence measurements in aquatic ecosystems: differences between multiple and single turnover measuring protocols and suggested terminology. *European Journal of Phycology* 38: 103-113p.
- Lara-Lara, J.R., Millán-Núñez E., Millán-Núñez R., & Bazán-Guzmán, M.C., (2003). Producción primaria del fitoplancton en el Pacífico Mexicano (1992-2000). In: Barreiro-Gumes, M.T., Meave-del-Castillo, M.E., Signoret-Poillon M. and Figueroa-Torres M.G., (Ed.), *Planctología Mexicana*, 103-124p.
- Lavín, M.F., Castro R., Beier E. & Godínez V.M., (2013). Mesoscale eddies in the southern Gulf of California during summer: Characteristics and interaction with the wind stress. *J. Geophys. Res. Oceans*, 118:1367-138, doi:10.1002/jgrc.20132.
- Lavín, M.F., Castro R., Beier E., Cabrera C., Godínez V.M. & Amador-Buenrostro A., (2014). Surface circulation in the Gulf of California in summer from surface drifters and satellite images (2004–2006). *J. Geophys. Res. Oceans*. 119:4278–4290, doi:10.1002/2013JC009345.
- Lewis, M.R. & Smith J.C., (1983). A small volume, short-incubation-time method for measurement of photosynthesis as a function of incident irradiance. *Marine Ecology Progress Series* 13: 99-102p.
- Lopez-Sandoval, D.C., Lara-Lara R., Lavin M.F., Álvarez-Borrego, Gaxiola-CastroG., (2009). Productividad primaria en el Pacífico oriental tropical adyacente a Cabo Corrientes, México. *Cienc. mar* [online]. vol.35, n.2, pp.169-182. ISSN 0185-3880.
- Marchetti, A., Sherry N.D., Juneau P., Strzepek R.F., & Harrison P.J., (2006). Phytoplankton processes during a mesoscale iron enrichment in the Ne subarctic Pacific: Part III - Primary productivity. *Deep-Sea Research Part II-Topical Studies in Oceanography* 53: 2131–2151p.
- Marra, J., (2002). Approaches to the measurements of plankton production. En: P. J. le B. Williams, D. N. Thomas & C. S. Reynolds (eds.). *Phytoplankton productivity: carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems*. Blackwell Science, New York, p. 78-108p.

- Marra, J., (2009). Net and gross productivity: weighing in with ^{14}C . *Aquat. Microb. Ecol.* Vol. 56: 123–131p.
- Mercado-Santana, J. A., Santamaria-del-Angel E., Gonzalez-Silvera A., Sanchez-Velasco, L., Gracia-Escobar M. F., Millan-Nunez R., Torres-Navarrete C., (2017). Productivity in the Gulf of California large marine ecosystem. *Environmental Development*. June 2017, Vol. 22, p18.
- Millán-Núñez, R. & Lara-Lara R., (1995). Productividad primaria del fitoplancton del Pacífico Mexicano: un Diagnostico. Págs. 31-60. In: *Temas de Oceanografía Biológica en México*. González-Farías F. y J. De la-Rosa (Eds.). Ed. SEP-UABC Mexicali, 288p.
- Millennium Ecosystem Assessment, (2005). *Ecosystems and Human Well-Being: Wetlands and Water Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Moore, C.M., Suggett D.J., Hickman A.E., Kim Y.N., Tweddle J.F., Sharples J., Geider R.J. & Holligan P.M., (2006). Phytoplankton photoacclimation and photoadaptation in response to environmental gradients in a shelf sea. *Limnology and Oceanography* 51: 936-949p.
- Morris, E.P. & Kromkamp J.C., (2003). Influence of temperature on the relationship between oxygen- and fluorescence-based estimates of photosynthetic parameters in a marine benthic diatom (*Cylindrotheca closterium*). *European Journal of Phycology* 38: 133–142p.
- Napoleón, C., & Claquin P., (2012). Multi-Parametric Relationships between PAM Measurements and Carbon Incorporation, an In Situ Approach. *PLoS ONE* 7(7): e40284. doi:10.1371/journal.pone.0040284.
- Palacios-Salgado, D.S., Burnes-Romo L.A., Tavera J.J. & Ramírez-Valdez A., (2012) Endemic fishes of the Cortez biogeographic province (Eastern Pacific Ocean). *Acta Ichthyol. Et. Piscat.* 42 (3), 153–164. <http://dx.doi.org/10.3750/aip2011.42.3.01>.
- Parsons T.R., Maita Y. & Lalli C.M., (1984). *A manual of chemical and biological methods for seawater analysis*. Pergamon press, 171p.
- Pegau, W.S., Boss E. & Martínez A., (2002). Ocean color observations of eddies during the summer in the Gulf of California. *Geophys. Res. Lett.* 29(9).1295, doi:10.1029/2001GL014076.
- Platt, T., Sathyendranath S., Caverhill C.M., Warnock & Lewis M.R., (1989). Remote sensing of oceanic primary production: computations using a spectral model. *Deep sea Res.* 36: 431-453. [http://dx.doi.org/10.1016/0198-0149\(89\)90046-0](http://dx.doi.org/10.1016/0198-0149(89)90046-0).
- Roden, G.I. & Emilsson I., (1979). Physical oceanography of Gulf of California: Paper presented at the Gulf of California Symposium, Universidad Autónoma de México, Mazatlán, Sinaloa, México. unpublished.
- Round, F.E., (1967). The phytoplankton of the Gulf of California. Part I. Its composition, distribution and contribution to the sediments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1, 1967, 76-97. [http://dx.doi.org/10.1016/0022-0981\(67\)90008-1](http://dx.doi.org/10.1016/0022-0981(67)90008-1).
- Salas-Monreal, D., Salas-de-León D.A., Monreal-Gómez M.A., (2012). Riveron-Enzástiga, M.L. and Mojica-Ramírez, E., Hydraulic Jump in the Gulf of California. *Open J. Mar. Sci.*, 2, 2012. <http://dx.doi.org/10.4236/ojms.2012.24017.141-149p>.
- Sánchez-Velasco, L., Lavín M.F., Jiménez-Rosenberg S.P.A., Godínez V.M., Santamaria-del-Angel E., Hernández-Becerril DU., (2013). Three-dimensional distribution of fish larvae in a cyclonic eddy in the Gulf of California during summer. *Deep-Sea Res. I* 75:39-51p.
- Santamaría-Del-Ángel E, Alvarez-Borrego S., Millán-Núñez R., Müller-Karger F.E., (1999) Sobre el efecto de las surgencias de verano en la biomasa fitoplanctónica del Golfo de California. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 49, 207-212p.

- Santamaría-del-Ángel, E., Álvarez-Borrego S. & Müller-Karger F.E., (1994b). The 1982-1984 El Niño in the Gulf of California as seen in coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.* 99 (C4), 7423-7431p. <http://dx.doi.org/10.1029/93jc02147>
- Santamaría-del-Ángel, E., Álvarez-Borrego S. and Müller-Karger F.E., (1994a). Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.* 99 (C4), 7411-7421. <http://dx.doi.org/10.1029/93jc02154>
- Santamaría-del-Ángel, E., Millán-Núñez R., & De-la-Peña-Nettel, G., (1996). Efecto de la turbidez en la Productividad primaria en dos estaciones en el área del Delta del Río Colorado. *Cienc. Mar.* 22 (4), 483-493p.
- Santamaría-del-Ángel, E., Millán-Núñez, R., Gonzales-Silvera, A. and Cajal-Medrano, R., Comparison of In situ and Remotely-Sensed Chl a concentrations: A statistical Examination of the Match-up approach. In: Morales J., Stuart V., Platt T. y Sathyendranath S. (Eds) (2011) *Handbook of satellite Remote Sensing Image interpretation: Applications for Marine Living Resources Conservation and Management*, EU PRESPO and IOCCG, Dartmouth, Canada 24-358.
- Schreiber U. (2004) Pulse-amplitude-modulation (PAM) fluorometry and saturation pulse method: an overview. In: Papageorgiou GC and Govindjee (eds) *Chlorophyll a Fluorescence: A Signature of photosynthesis*. *Advances in Photosynthesis and Respiration*, Vol 19. Springer, Dordrecht, 279-319p.
- Schreiber U., Bilger W. y Neubauer C. (1994). Chlorophyll fluorescence as a nonintrusive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. *Ecological Studies*. 100. 49-70p.
- Seaton, G. & Walker D., (1990). Chlorophyll fluorescence as a measure of photosynthetic carbon assimilation. *Proceedings of the Royal Society of London: Series B* 242: 29-35p.
- Serodio J., Vieira S., Cruz S. y Coelho H. (2006). Rapid light-response curves of chlorophyll fluorescence in microalgae: relationship to steady-state light curves and non-photochemical quenching in benthic diatom-dominated assemblages. *Photosynth Res* (2006) 90:29-43p. 445-467p.
- Simpson, J.H., Souza, A.J. & Lavín M.F., (1994). Tidal mixing in the Gulf of California (Chapter 9) In: Beven, K.J., Chatwin, P.C. and Millbank, J.H. (Eds.) *Mixing and Transport in the Environment*, John Wiley, New York. 160-182.
- Sosa-Ávalos, R. Durazo R. Mitchell G., Cepeda-Morales J., Gaxiola-Castro G., (2017) Phytoplankton photosynthetic parameters off Baja California: A tool to estimate primary production with remote sensing data. *Ciencias Marinas* (2017), 43(3): 157-172-157P. <http://dx.doi.org/10.7773/cm.v43i3.2746>
- Spalding, M.D., Fox H.E., Allen G.R., Davidson N., Ferdaña Z.A., Finlayson M., Halpern B.S., Jorge M.A., Lombana A., Lourie S.A., Martin K.D., McManus E., Molnar J., Recchia C.A., Robertson J., (2007). Marine Ecoregions of the World: a bioregionalization of coast and shelf areas. *BioScience* 57: 573-583. URL: <http://bioscience.oxfordjournals.org/content/57/7/573.abstract>.
- Steemann-Nielsen, E., (1952). The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *Journal de Conseil Pour L'Exploration de la Mer* 18: 117-140p.
- Suggett, D., Kraay G., Holligan P., Davey M., Aiken J. & Geider R., (2001). Assessment of photosynthesis in a Spring cyanobacterial bloom by use of fast repetition rate fluorometer. *Limnology and Oceanography* 46: 802-810p.
- Torres-Orozco E, Trasviña A, Muhlia-Melo A, Ortega-García S. (2005). Mesoscale dynamics and yellowfin tuna catches in the Mexican Pacific. *Cienc. Mar.* 31: 671-683.

- Valdez-Holguín, J.E., Álvarez-Borrego S., Trees CC., (1999). Seasonal and spatial Characterization of the Gulf of California phytoplankton photosynthetic parameters. *Cienc. Mar.* 25:
- Weis, E. & Berry J.A., (1987). Quantum efficiency of Photosystem II in relation to 'energy'-dependent quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta* 894: 198-208p.
- Zeitzschel, B., (1969). Primary productivity in the Gulf of California. *Mar. Biol.* 3: 201-207p.
<http://dx.doi.org/10.1007/bf00360952>.

VIII. ANEXOS

ANEXO 1

Environmental Development 22 (2017) 18–29



Contents lists available at ScienceDirect

Environmental Development

journal homepage: www.elsevier.com/locate/envdev



Productivity in the Gulf of California large marine ecosystem



J. Alfredo Mercado-Santana^{a,1}, Eduardo Santamaría-del-Ángel^{a,*}, Adriana González-Silvera^a, Laura Sánchez-Velasco^b, M.Fernanda Gracia-Escobar^a, Roberto Millán-Núñez^a, Carlos Torres-Navarrete^c

^a Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Km. 103 Carretera Tijuana-Ensenada, Ensenada, Baja California, C.P. 22830, Mexico

^b Departamento de Plancton y Ecología Marina, CICIMAR-IPN. Av. Instituto Politécnico Nacional s/n, C.P. 23096 La Paz, BCS, Mexico

^c Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California, Km. 103 Carretera Tijuana-Ensenada, Ensenada, Baja California, C.P. 22830, Mexico

ARTICLE INFO

Keywords:
Gulf of California
Primary productivity
Large marine ecosystem
Cortezian MEOW

ABSTRACT

The analysis of primary productivity (PP) is essential for understanding the dynamics of marine ecosystems such as the Gulf of California Large Marine Ecosystem (GC-LME). This ecosystem is highly productive and supports an intense fishing activity (deep-sea, artisanal and sport fishing). The main objective of this investigation was to describe the spatial and temporal variability of phytoplankton primary productivity within the GC-LME based on 14 regions. A primary productivity database was built using 524 surface ¹⁴C productivity measurements from 1960 to 2016. This information was supplemented with productivity calculations from satellite models. The analysis of the statistical descriptors of *in-situ* measurements revealed that primary productivity spatial distribution displayed a latitudinal gradient with increasing values to the north. In the warm season, the highest with 363.90 mgC m⁻³ D⁻¹, Archipelago Region (Region VII 181.74 mgC m⁻³ D⁻¹) and Canal de Ballenas (Region V 152.99 mgC m⁻³ D⁻¹). The lowest surface values were reported in the southern regions (IX, XI and XIII), with average values of 19.42, 29.22 and 18.15 mgC m⁻³ D⁻¹. This is the deepest portion of the GC-LME that has been described as a complex area with a thermohaline structure related to the confluence of three different currents — North Equatorial Current, California Current and GC-LME water — that produce local fronts, eddies and intrusions, that affect productivity. In general, the temporal comparison showed that surface PP averages were higher in the warm season than in the cold season. In the GC-LME nutrient availability is high all year round, so these higher PP values are explained because in the warm season phytoplankton has more day-light hours.

1. Introduction

The significant population growth in the past decades has led to an exponential increase in the pressure on coastal zones. For example, in the 1990s more than 50% of the world population inhabited a 60 km-wide strip from the coast (IGBP, 1994), while a more recent estimate (LOICZ, 2014) highlights that approximately three billion persons currently live within a strip that stretches 200 km from the coast.

Nowadays, the best recognized Ecosystem Services (ES) belong to the “direct provisioning services” category (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). In the marine environment, one such service is fisheries, which has been used as a key development-

* Corresponding author.

E-mail addresses: santamaria@uabc.edu.mx, eduardo.santamaria@gmail.com (E. Santamaría-del-Ángel).

¹ Ph.D. Coastal Oceanography postgraduate program Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Mexico.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.envdev.2017.01.003>

Received 18 August 2016; Received in revised form 5 January 2017; Accepted 9 January 2017

2211-4645/ © 2017 Elsevier B.V. All rights reserved.

planning element in countries with fishery operations. In general, a large commercial fishery must be sustained by a significant level of primary productivity (PP).

The Mexican coast includes a large amount of ES related to some extent to the complex ecotones within Large Marine Ecosystems (LMEs). One of the main LMEs in Latin America is the Gulf of California (GC-LME).

The GC-LME has been considered as a reproduction and nursing area for species high up in the food web, such as fishes (Sánchez-Velasco et al., 2009, 2013; Inda-Díaz et al., 2010) and marine mammals (see the revision of Lluch-Cota et al. (2007). Furthermore, the high catches of species of commercial importance make this GC-LME an area of high economic value within the context of ES and natural capital (Páez-Osuna et al., 2016).

According to Álvarez-Borrego (2012), and using a gross approach, the GC-LME has an estimated production capacity greater than 300 gC/m²/yr, making of it one of the more productive LMEs worldwide. This classification is extremely important at a global level. The LMEs and marginal seas are regarded as areas of paramount ecological and economic importance, contributing 80% of the annual global fisheries catch (Pauly and Watson, 2005). They also account for 14–30% of marine primary production (Gattuso et al., 1998); moreover, they provide 50% of global oceanic denitrification and 80% of sinking organic matter (Pernetta and Milliam, 1994).

A key aspect of the GC-LME is that it displays a high number of endemic species. According to Palacios-Salgado et al. (2012), about 10% of the ichthyofauna is endemic, such as 80 of the 821 bony fishes and four of the 90 species of cartilaginous fishes registered. Emblematic examples of these endemisms are the Totoaba (*Totoaba macdonaldi*), Gulf weakfish (*Cynoscion othonopterus*), spiny guitarfish (*Rhinobatos spinosus*), Gulf grunion (*Leuresthes sardina*) and mystery anchovy (*Anchoviella parri*), among others. Endemic mammals include the vaquita (*Phocoena sinus*), a species in critical danger of extinction, and the fisher bat (*Myotis vivesi*).

Given the great ecological and fishery richness in the GC-LME, in terms of both diversity and biomass, it can be inferred that this LME has a high primary productivity that supports this complex multi-level food web. As a consequence, research on productivity in the GC-LME should be conducted according to areas (regions) that share similar physical and chemical characteristics (Santamaría-del-Ángel et al., 1994a; Kahru et al., 2004; Spalding et al., 2007).

Typically, the GC-LME has been regionalized based on several criteria. The first criterion, based on topography-bathymetry, resulted in three regions (Merrifield and Winant, 1989): the northern zone, which is shallow — generally less than 200 m depth — except for the Delfin basin (Álvarez-Borrego, 1983); the southern zone, comprising a series of deep basins (1000–3000 m depth); and the Gulf mouth, of approximately 3000 m depth. The second criterion addressed hydrographic season, and proposed Northern and Southern zones (Álvarez-Borrego, 1983; Álvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991). The third criterion considered the vertical thermohaline structure (Rodén and Emilsson, 1979) which divides the Gulf into four regions: the Upper Gulf, located between the mouth of the Río Colorado and Tiburón Island, undergoes strong tidal mixing; Canal de Ballenas, with unusual oceanographic season at great depths; the Low Gulf, from Tiburón island to Cabo San Lucas and Mazatlán; and the mouth of the Gulf of California, from Cabo San Lucas-Mazatlán to Cabo Corrientes. Both the Low Gulf and its mouth have a complex thermohaline structure, characterized by eddies, fronts and intrusions caused by the confluence of three different water masses (Álvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991). The fourth criterion was the distribution of phytoplankton species (Fig. 1a), which gave raise to two classifications. The first, based on phytoplankton taxonomy (Gilbert and Allen, 1943), defines four regions: Region A, “Southern Ocean”; Region B, “Central” (characterized by *Coscinodiscus wailesii*); Region C, “Northern” (characterized by *Asterionella japonica*); and Region D, “Intermediate” (characterized by *Gonyaulax catanella*). It is known that these taxa may occur throughout the Gulf at different times of the year (Brinton et al., 1986). The second classification, based on taxonomy of diatoms in sediments (Round, 1967), divides the

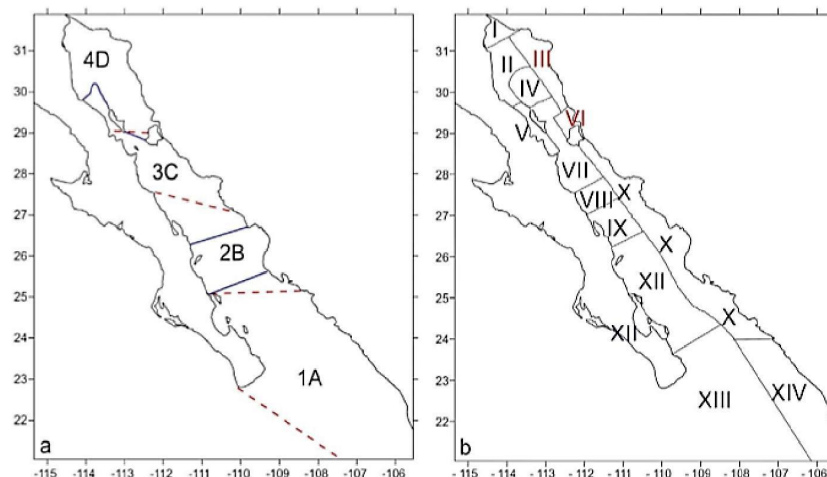


Fig. 1. Gulf of California regions. (a) Classic regions: letters and dotted line (Gilbert and Allen, 1943); numbers and continuo line (Round 1967). (b) Based on remote sensing observation (Santamaría-del-Ángel et al., 1994a).

Gulf into four regions: Region 1 has a usually low organic primary productivity and corresponds to the mouth of the GC-LME; in Region 2 the diversity of phytoplankton species decreases relative to Region 1. Region 3 corresponds to the intermediate region plus Region 4. In general, abundance increases from south to north, while diversity increases from north to south.

All the previous classifications agree in that the midriff archipelago region (Angel de la Guarda and Tiburón) is the border between the northern and the southern zones, being connected by the Salsipuedes and Ballenas channels (Fig. 1).

The fifth criterion was described by Santamaría-del-Ángel et al. (1994a) based on satellite data and represents the different intensities of turbulent kinetic energy (TKE), from which 14 regions were defined that characterize the Upper Gulf of California and Colorado River Delta biosphere reserve (Region I), the Baja California side of the North Gulf (Region II), the North Gulf central eddy (Region IV), the winter coastal upwelling system (Regions III, VI, X and XIV), and Canal de Ballenas (Region V). Regions VII, VIII, IX and XI represent the southern part of the islands zone, while Region XII includes Bahía de La Paz and Region XIII is the mouth of the GC-LME (Fig. 1b).

It was Zeitzchel (1969) who started recording *in-situ* measurements of productivity in the GC-LME, reporting that this was two to three times higher than in the Atlantic and the Pacific oceans at similar latitudes. According to Álvarez-Borrego (2012), the GC-LME ranks amongst the most productive marginal seas worldwide. Generally speaking, the compilations on productivity estimates in Mexican seas by Millán-Núñez and Lara-Lara (1995) and Lara-Lara et al. (2003) further support the GC-LME as one of the most productive LMEs.

Obtaining accurate PP estimates requires *in-situ* measurements. Throughout history, various methods have been developed to estimate productivity *in-situ*. These are grouped into two major divisions (Platt et al., 1989): *in-vitro* methods, where a small known sample is incubated in a bottle; and the so-called bulk property methods, where PP is inferred based on changes in the chemical properties of water. Each has its own advantages and disadvantages (Marra, 2002, 2009).

The method that has proved to be relatively simple and effective, with positive results under various trophic conditions, is the ^{14}C -uptake method, and was readily adopted by the scientific community since it was first published by Dr. Steemann-Nielsen in 1952 (Marra, 2002, 2009; Falkowski and Raven, 2007). Today, it is considered as the standard method for estimating PP in aquatic ecosystems and validating satellite models (Peterson, 1980; Dring and Jewson, 1982; Barber and Hirling, 2002; Marra, 2009).

The main objective of this work is to conduct a qualitative and quantitative analysis of the spatial and temporal variability of phytoplankton productivity in the GC-LME, examining the use of currently available *in-situ* ^{14}C estimates. Likewise, the use of model estimates will be compared with data obtained from remote sensing observations. In the same way we explore if the ^{14}C productivity estimation is enough to describe potential productivity of this LME.

2. Methods

Data on ^{14}C productivity measurements were compiled for the GC-LME since 1960 to date. Data for 1960–1991 are from Millán-Núñez and Lara-Lara (1995). Data for 1992–2000 are from Lara-Lara et al. (2003).

Data from 2000 to date were updated based on published reports and databases from *Cuerpo Académico de Ecología del Fitoplancton* at *Universidad Autónoma de Baja California* (UABC). This database is based on Photosynthesis-Irradiance experiments (P-E) and ^{14}C productivity measurements. Surface water samples from each station were added to twelve 240 mL BOD bottles that were inoculated with 1–2 μCi of $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (Strickland and Parsons, 1972). Bottles were accommodated in an incubator system that has a light source (halogen lamp) in one side that allows the generation of a light gradient through the incubation bottles (similar to those in Babin et al., 1994). Water temperature inside the incubator was controlled using a thermocirculator. The incident light at each bottle was measured using a plane LI-COR radiation sensor. After 1.5 h of incubation, samples were filtered through 0.45 μm pore membrane filters. The filters were exposed to HCl fumes to eliminate inorganic carbon. Subsequently, filters were placed in liquid scintillation vials with 10 mL of Ecolite solution. Radioactivity was measured with a Beckman 6500 liquid scintillation counter and carbon assimilation was calculated following Strickland and Parsons (1972). In this work we will use those data from the P-E curve that correspond to *in situ* surface irradiance.

The complete dataset was arranged according to spatial and temporal criteria. The spatial approach used the regions described by Santamaría-del-Ángel et al. (1994a) (Fig. 1b). The temporal criterion was derived from the analysis of satellite sea surface temperature (SST) time series of the Advanced Very High Resolution Radiometer (AVHRR), report by Santamaría-del-Ángel et al. (1994a, 1994b) and AQUA Moderate-resolution Imaging Spectroradiometer (MODIS-AQUA) report by Flores-de-Santiago et al. (2007). These criteria defined a cold season from November to May and a warm season from June to October.

Based on the above, we evaluated the difference between seasons for the entire GC-LME through a Wilcoxon-Wilcoxon two independent sample test that includes a Kruskal-Wallis correction because both samples have more than 10 observations. Previous to this test, we evaluated if the productivity data for each season had a Gaussian distribution using a Q-Q normality test (Liang et al., 2004). In addition, the difference between warm and cold season was evaluated separately by region (14 regions from Santamaría-del-Ángel et al., 1994a) through a goodness of fit test using a homogeneity model.

The GC-LME is characterized by strong spatial gradients in a relatively small area and a great number of mesoscale structures (Lavin et al., 1996). However, we are not sure if these gradients vary from one season to the other or if these gradients are stronger in one season than in other. In order to test the differences in these spatial gradients between the cold and warm season we used MODIS SST and Chl_{sat} LAC images, one representative of the cold season (January 09, 2016) and one for the warm season (August 05, 2016). Data were obtained from a 1171 Km north-south transect (Fig. 4c). SST and Chl_{sat} anomalies were calculated using the approach described in Santamaría-del-Ángel et al. (2011) and the differences between seasons were calculated using a homoscedasticity test based on an F test approach.

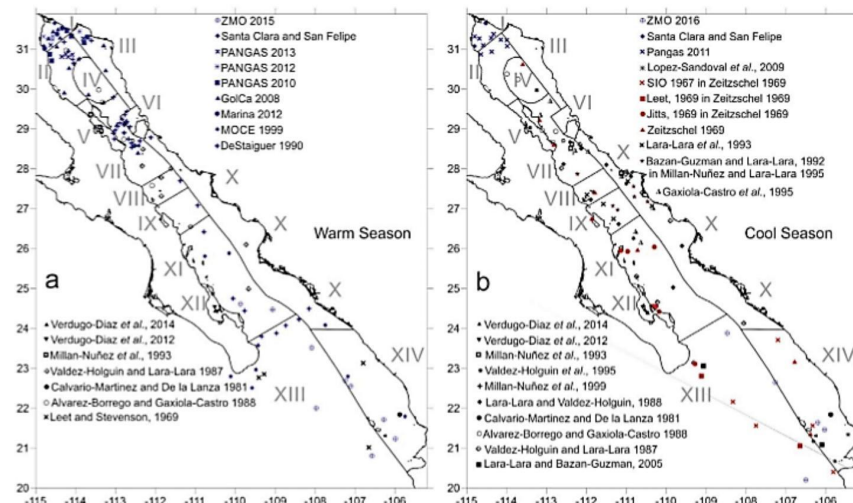


Fig. 2. Productivity ^{14}C superficial records in the Gulf of California since 1967–2016. (a) Warm and (b) Cool seasons. The blue symbols are records from Cuerpo Académico de Ecología del Fitoplancton's (Facultad de Ciencias Marinas Universidad Autónoma de Baja California México) data base.

Primary production derived from remote sensors was evaluated through observations from three models:

1. Vertically Generalized Production Model (VGPM) (Behrenfeld and Falkowski, 1997)
2. Eppley-VGPM — a hybrid version that uses the basic VGPM model but replacing the Pb^{opt} polynomial description by an exponential relationship — described by Morel (1991) and based on the growth vs. temperature curve described by Eppley (1972)
3. Carbon-based Productivity Model (CbPM) described by Behrenfeld et al. (2005), considering the updates by Westberry et al. (2008)

In order to encompass the observations from 1997 to date, the models were run in two modes, depending on satellite input data for Chlorophyll *a* concentration (Chl_{sat}) and SST. The first run used Chl_{sat} data from the Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor (SeaWiFS); SST data were obtained from AVHRR. The second mode used Chl_{sat} and SST data from MODIS-AQUA. All observations were based on monthly composites with a 4 km pixel size.

The comparisons of the three models in the respective modes were related to *in-situ* data recorded at the same time using a Match-up analysis described by Santamaría-del-Ángel et al. (2011). This technique considers a hypothetical linear relationship between satellite observations and the *in-situ* values. For most data, a 70% of Pearson correlation (or 30% error) is considered a good fit (Gregg and Casey, 2004; Djavidnia et al., 2006).

3. Results and discussion

Research works on *in-situ* productivity in the Gulf of California using ^{14}C started in the 1960s (Millán-Núñez and Lara-Lara, 1995; Álvarez-Borrego, 2012). The present work compiled 524 surface productivity measurements made with ^{14}C (Table 1), 323 of which were carried out in cold season and 201 in warm season. In general and consistent with the earliest reports (refer to Millán-Núñez and Lara-Lara, 1995, and Lara-Lara et al., 2003) for Mexican waters, our findings confirm that the GC-LME is one of the Mexican LMEs where the largest numbers of ^{14}C experiments have been performed. However, measurements are not evenly distributed across the Gulf (Fig. 2), and little or no information is available for some regions. Of these data, 62.5% correspond to Region I (both season) and 10% to Region VII (both season); the remaining 27.5% is shared among all other regions. To note, no experiments have been published to date for Regions III and VI under the cold season. This finding agrees with the report by Álvarez-Borrego (2012), who mentioned that despite a large amount of *in-situ* data available for the GC-LME, the considerable heterogeneity (spatial and temporal) of measurements make it impossible to evaluate the monthly productivity climatology.

A synoptic visualization of the distribution of primary production is evident from Chl_{sat} concentrations (at least in the surface layer). Fig. 3 (MODIS-Aqua and VIIRS multisensory images of Chl_{sat} and SST for each condition during 2016), shows an inverse relationship between Chl_{sat} and SST, i.e. Chl_{sat} increases as SST decreases (Fig. 3a and c) and *vice versa* (Fig. 3b and d). Under warm season, the subtropical Pacific equatorial waters prevail in the top layer of the GC-LME (Ledesma-Vázquez et al., 2009; Lavin et al., 2013), which is a warm and oligotrophic water mass with low Chl_{sat} concentrations (Emilsson and Alatorre, 1997). In the cold season, strong northwestern winds prevail, which induce upwelling events in the Sonora-Sinaloa continental coast (Fig. 3). The

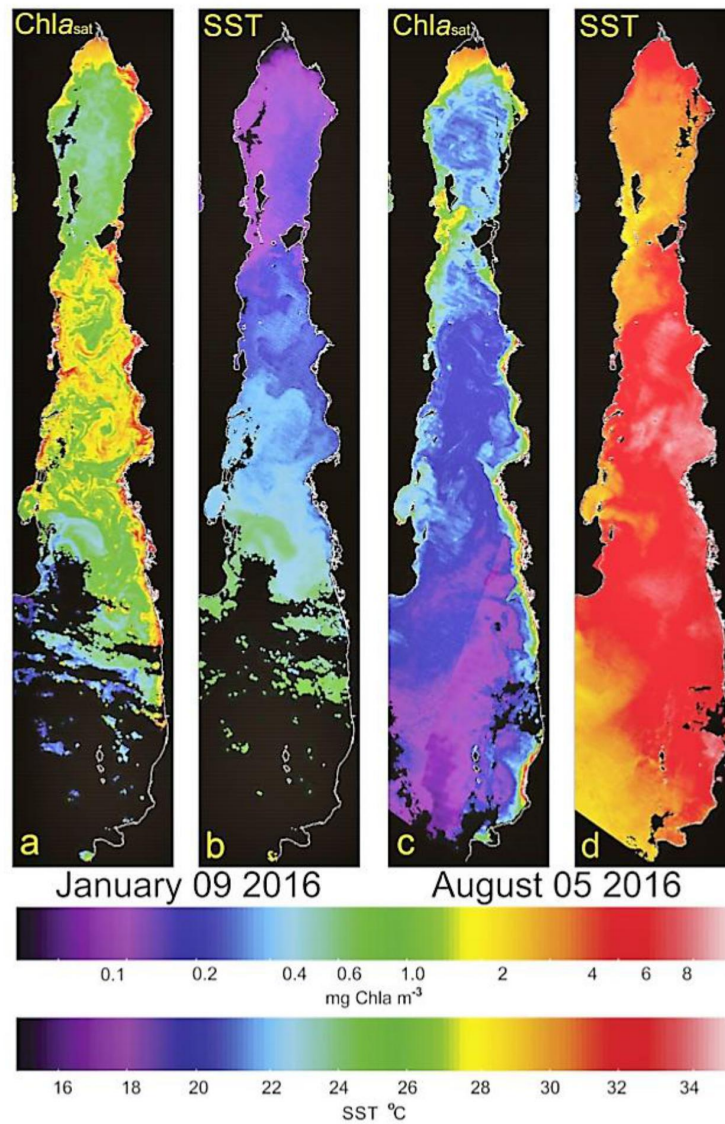


Fig. 3. Cool and Warm seasons imagery of visible spectral radiometry (chlorophyll and infrared radiometry sea surface temperature) Multisensor imagery (Aqua/MODIS, Terra/MODIS and VIIRS), for the Gulf of California: (a) $Chla_{sat}$, January 9, 2016; (b) SST, January 9, 2016; (c) $Chla_{sat}$, August 5, 2016; (d) SST, August 5, 2016.

distribution of $Chla_{sat}$ (Fig. 3a) reveals complex meso- and eutrophic mesoscale structures such as eddies, fronts and intrusions, all of which contribute to the transport and distribution of biomass across the Gulf (Merrifield and Winant, 1989; Álvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991; Ledesma-Vázquez et al., 2009). To note, not all $Chla_{sat}$ estimates correspond to the same depth, since the satellite receives irradiances from the first optical depth, and this in turn depends on the quantity and quality of components within the water parcel (Kirk, 2011).

The analysis of the statistical descriptors of *in-situ* measurements (Table 2) reveals that primary productivity spatial distribution displays a latitudinal gradient under both warm and cold season with the highest values to the north and the lowest to the south. In general, the temporal comparison shows that surface PP averages are higher in warm vs. cold season (Table 2). Results of the Wilcoxon-Wilcoxon test indicate that differences between seasons are confirmed ($H_{cal}=6.26$ and $H_{crit}=3.84$, α

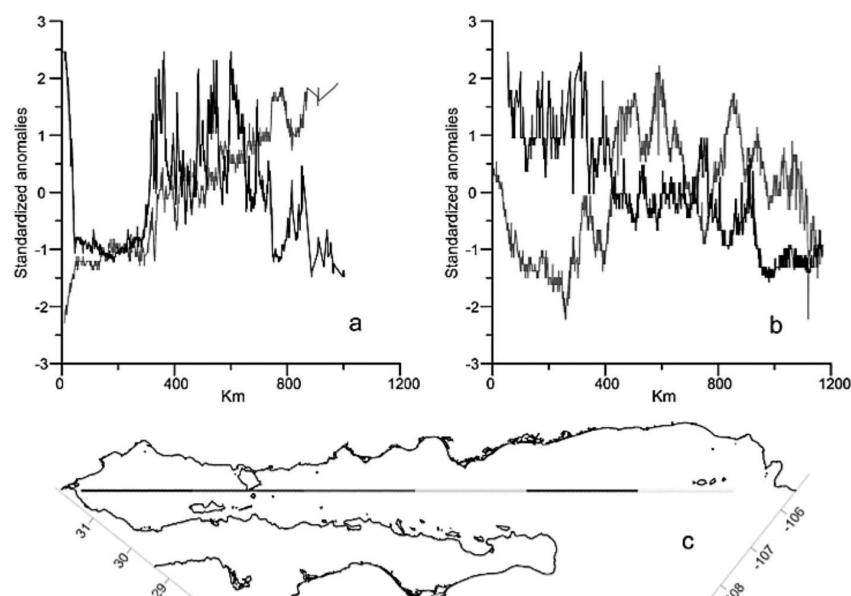


Fig. 4. Gradient in the Gulf of California. (a) Standardized anomalies transect of $Chla_{sat}$ (black line) and SST (grey line) in cool season. (b) Standardized anomalies transect of $Chla_{sat}$ (black line) and SST (grey line) in warm season. (c) 1171 Km Transect North to South towards the Gulf of California. The grey colors show division of 200 km long.

5%). In addition, the analysis of the $T_{Rank\ sum}$ shows that the warm season ($T_{Rank\ sum\ warm}=215$) has higher productivity values than the cold season ($T_{Rank\ sum\ cold}=110$).

The observed *in situ* PP latitudinal gradients were confirmed using the SST and $Chla_{sat}$ images (Fig. 3). During the cold season (Fig. 4a) there is a clear increasing trend in SST from north to south. $Chla_{sat}$ has a more variable trend with the highest anomalies in the northern Upper Gulf region and in the Archipelago Region (cross Region VII Fig. 1b) decreasing gradually to the south. During the warm season (Fig. 4b) SST anomalies are more homogeneously distributed although the highest anomalies are located south of the Archipelago Region. $Chla_{sat}$ has a decreasing trend from north to south.

This pattern was confirmed with a trend analysis using the data transect north-south (Fig. 4c) to SST for the cold ($t_{cal}=101.64n=798$ and a $t_{critical}=1.962$ $\alpha=0.05$) and warm ($t_{cal}=13.91n=1133$ and a $t_{critical}=1.962$ $\alpha=0.05$) seasons. $Chla_{sat}$ patterns were also confirmed with the same analysis for the cold ($t_{cal}=-1.84n=840$ and a $t_{critical}=1.648$ $\alpha=0.1$) and warm ($t_{cal}=-58.90n=1024$ and a $t_{critical}=1.962$ $\alpha=0.05$) seasons.

This gradient was reported for physical parameters (Lavin et al., 2013), chemistry parameters (Hernandez-Ayon et al., 2013) and biological parameters (Sanchez-Velasco et al., 2013; Velarde et al., 2014). In the same way since, Gilbert and Allen (1943) and Round (1967) describe this pattern based on the phytoplankton taxonomy structure.

Hidalgo-Gonzalez and Alvarez-Borrego (2004) reported that, in general, average surface and near-surface nitrate (NO_3) values increase from the south region to the north of the Gulf. Alvarez-Borrego (2012) describes this pattern using nutrients, $Chla$, and temperature. Lavin and Marinone (2003) show a full revision about this kind of pattern in the physical mesoscale variation.

In the GC-LME we can find many optical water conditions that are directly related to light penetration across the water column; it is reasonable to assume that the phytoplankton populations in each region will show a differential photoacclimation. Since TKE values are surface measurements, it is key to determine the ratio between photosynthetic and photoprotective pigments, since this would enable a description of phytoplankton photoacclimation by region. Further studies on photobiology are needed, as the few that are available for the GC-LME (Santamaría-del-Ángel et al., 1996; Gaxiola-Castro et al., 2002) reveal a wide range of photoacclimation strategies. The fact that higher surface PP values in warm season were observed is only valid for the surface layer and may be the specific outcome of the photobiology of the phytoplankton community in this water layer and time of the year.

Hidalgo-Gonzalez and Alvarez-Borrego (2004) describe with ^{14}C data a highest productivity values in surface or near-surface waters (i.e. the upper 15 m). Using only surface productivity values in the GC-LME (Table 2) warm season showed the highest PP averages at Upper Gulf of California (UGC) biosphere reserve (Region I with $363.90\ mgC\ m^{-3}d^{-1}$), Archipelago Region (Region VII $181.74\ mgC\ m^{-3}d^{-1}$) and Canal de Ballenas (Region V $152.99\ mgC\ m^{-3}d^{-1}$). Zeitzschel (1969) reports that always the maximum PP values are in the superficial, and the warm season values are higher than the cold season.

Nutrient concentration could be one reason for this pattern. For example, Zeitzschel (1969) reports that during warm and cold seasons, the surface concentration of phosphate (PO_4) was $\sim 0.4\ \mu M$ at all stations, even in the southern part of the Gulf and in the

Table 1

Total of ^{14}C superficial Productivity records in cool and warm season since 1960–2016. The referents with * are new records from Cuerpo Académico de Ecología del Fitoplancton's (Facultad de Ciencias Marinas Universidad Autónoma de Baja California Mexico) data base.

References	Month-Year	Region/Numbers of records of ¹⁴ C in Cool Season															
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	XIII	XIV	TOTAL	
[Sampling year]																	
SIO, 1967 in Zeitzschel (1969) [1960]	May–1960													2	2	4	
Leet and Stevenson (1969) [1967]	Apr–1967													2		2	
Jitts, 1969 en Zeitzschel (1969) [1968]	May/Dec–1968											7		1		8	
Zeitzschel (1969) [1968] November and December	Nov/Dec–1968				1	2		1	1	1	1	1		1	1	10	
Calvario-Martínez and De-La-Lanza (1981) [1980] [1981]	May–1980, Feb–1981, May–1981														3	3	
Valdez-Holguín and Lara-Lara (1987) [1983]	Mar–1983							2	1		4	2		1		10	
Lara-Lara and Valdez-Holguín (1988) [1984]	Mar/Apr–1984							2	1	1	3	1				8	
Alvarez-Borrego and Gaxiola-Castro (1988) [1981]	Dec–1981		1		1	2		1								5	
Bazán-Guzmán y Lara-Lara 1992 in Millan-Núñez and Lara-Lara (1995) [1984]	Nov/Dec–1984							1	1	2	3					7	
Lara-Lara et al. (1993) [1985]	Apr–1985								1	2	2					5	
Millan-Núñez et al. (1993) [1987]	Nov–1987							2			1					3	
Gaxiola-Castro et al. (1995) [1990]	Feb/Mar–1990					1		3				2				9	
Millán-Núñez et al. (1999) [1991]	May–1991	23									3					23	
Valdez-Holguín et al. (1995) [1992]	May–1992				1	1		1	1			1				5	
Lara-Lara and Bazan-Guzman (2005) [1999]	Feb–1999												1	1		2	
Verdugo-Díaz et al. (2012) [2000]	May–2000												3			3	
López-Sandoval et al. (2009) [2002]	May–2002														3	3	
Verdugo-Díaz et al. (2014) [2005,2006,2007]	May–2005, Dec–2006, Feb–2007												5			5	
*San Felipe [1991]	Feb–1991	44														44	
*Santa Clara [1991]	Feb–1991	39														39	
*Santa Clara [1991]	May–1991	44														44	
*San Felipe [1991]	May–1991	43														43	
*Santa Clara [1998]	Apr–1998	7														7	
*Santa Clara [1999]	Nov–1999	8														8	
*Santa Clara [2000]	Feb–2000	8														8	
*PANGAS [2011]	Mar/Apr–2011	10														10	
*ZMO [2016]	Mar–2016														5	5	
Total by region in cool season		226	1	0	3	6	0	13	6	6	17	11	11	8	15	323	
Region/Numbers of records of ¹⁴ C in Warm Season																	
Leet and Stevenson (1969) [1969]	Jun/Aug–1969													3	1	4	
Calvario-Martínez and De-La-Lanza (1981) [1980]	Oct–1980														1	1	
Alvarez-Borrego and Gaxiola-Castro (1988) [1982]	Jun–1982		1		1			2	1							5	
Valdez-Holguín and Lara-Lara (1987) [1983]	Oct–1983							3	2	1	1	1				8	
Millán-Núñez et al. (1993) [1987]	Oct–1987					3										3	
Verdugo-Díaz et al. (2012) [2000]	May–2000												2			2	
Verdugo-Díaz et al. (2014) [2005,2006,2007]	May–2005, Dec–2006, Feb–2007												1			1	
*DeStaiguer [1990]	Jul/Aug–1990	1	4	1	1	4	1	27	1	1	2	3		5		51	
*Santa Clara [1990]	Sep–1990	26														26	
*San Felipe [1990]	Sep–1990	40														40	
*MOCEV [1999]	Oct–1999							4			2	2		3	2	13	
*Golca [2008]	Jun–2008	6	2	2	1			3								14	
*PANGAS [2010]	Jun–2010	6														6	
*Marina [2012]	Aug–2012	6														6	
*PANGAS [2012]	Sep–2012	6														6	
*PANGAS[2013]	Jun–2013	6														6	
*ZMO 2015	Jun–2015														9	9	
Total by region in warm season		97	7	3	3	7	1	39	4	2	5	6	3	11	13	201	
Total by region		323	8	3	6	13	1	52	10	8	22	17	14	19	28	524	

Table 2

Statistical parameters measurement productivity ($\text{mg C m}^{-3} \text{ day}^{-1}$) by region /season. *n* (number of observation), *SD* (Standard Deviation) and *NAN* (is not possible the calculation by the *n*).

Region	Cool season			Warm season		
	<i>n</i>	Average	<i>SD</i>	<i>n</i>	Average	<i>SD</i>
I	226	245.77	244.87	97	363.90	3261.61
II	1	52.80	NAN	7	91.60	38.97
III	0	NAN	NAN	3	423.65	647.40
IV	3	50.40	44.40	3	623.80	889.31
V	6	76.23	65.94	7	152.99	57.92
VI	0	NAN	NAN	1	72.18	NANO
VII	13	87.23	96.36	39	181.74	184.20
VIII	6	40.59	29.11	4	68.10	26.36
IX	6	19.42	16.16	2	99.13	4.43
X	17	62.64	69.64	5	135.20	138.18
XI	11	29.22	30.55	6	54.77	34.55
XII	11	60.00	33.94	3	20.26	3.79
XIII	8	18.15	26.85	11	18.29	12.65
XIV	15	49.05	51.17	13	55.54	64.77

UGC, PO_4 was between 0.9 and 1.90 μM . Torres-Delgado et al. (2013) report at Region V, PO_4 concentration of 1.22 μM (warm season) to 2.36 μM (cold season). The GC-LME present high values also are shown in another major nutrient (NO_3 , PO_4 and H_4SiO_4), at even higher nutrient values than Pacific Ocean and Atlantic at the same latitudes (*v.gr.* Zeitzschel, 1969; Álvarez-Borrego, 2012).

Having high nutrient concentration all around the year, the extended period of day-light in the warm season allows for an increased surface PP in the GC-LME. However a small number of reports like Zeitzschel (1969), Millán-Núñez et al. (1987), Valdez-Holguín and Lara-Lara (1987), Cajal-Medrano et al. (1992) and Millán-Núñez et al. (1999) report nutrient concentration and productivity values, covering a limited space and time scale. We need more *in situ* productivity and nutrient observations at the same time scale to better describe nutrient-productivity relationships.

It has been pointed out that these regions maintain high productivity levels throughout the year due to their particular characteristics (Santamaría-del-Ángel et al., 1994a). For example, Region I shows strong tidal currents that lead to the constant mixing of the water column; the influence of these currents is reflected from the mouth of the Colorado River Delta (tidal amplitude > 7 m) to Region VII (amplitude > 4 m) (Simpson et al., 1994). In turn, in this Archipelago Region near to islands, tidal mixing becomes so strong that its influence has been estimated to reach down to 500 m depth, leading to the advection of nutrient-rich waters to subsurface areas, creating a constant upwelling effect (Álvarez-Borrego, 2002).

These high productivity levels are maintained in the regions adjacent to the Archipelago Region, being reflected in fisheries. Such is the case of the sardine fishery, which accounts for over 70% of the national small pelagic fisheries (Velarde et al., 2004). High catches of small pelagic fish are likely supported by high productivity levels, and in turn these pelagic fish probably sustain higher trophic levels in the food web (*e.g.* birds). Due to this relationship, Velarde et al. (2004) have proposed that the reproductive ecology of seabirds could be used as a predictor of sardine fisheries in the GC-LME. This relationship is so sensitive that Velarde et al. (2015) have stressed that seabirds quickly respond to changes in oceanographic season and fish availability.

The lowest surface values were reported in the southern regions (IX, XI and XIII), with average values of 19.42, 29.22 and 18.15 $\text{mgC m}^{-3} \text{ d}^{-1}$. This is the deepest portion of the GC-LME that has been described as a complex area with a thermohaline structure related to the confluence of three different currents — North Equatorial Current, California Current and GC-LME water — that produce local fronts, gyres and intrusions, all of which affect productivity in the study area (Lavín et al., 2013). The above findings are consistent with those reported by Álvarez-Borrego (2012), who points out that productivity is lower in the south and increases northward. This pattern may be the result of a large spatial heterogeneity (Fig. 3a), reflected in a complex regionalization (Fig. 1b) where each region may have more than one mechanism for the fertilization of the euphotic zone; the ultimate result of these phenomena is that the GC-LME maintains a high productivity.

Since the 1990s, it has been described that the euphotic zone fertilization mechanisms are related primarily to TKE (Gilbert and Allen, 1943; Cajal-Medrano et al., 1992; Santamaría-del-Ángel et al., 1994a and 1994b; Millán-Núñez and Lara-Lara, 1995; Lavín et al., 1996; Santamaría-del-Ángel et al., 1996; Millán-Núñez et al., 1999; Álvarez-Borrego, 2012). High TKE increase the upwelling processes put in the euphotic zone deeper water with high nutrients concentration. However, depending on the causes leading to this TKE, the latter may vary both spatially and temporally; as a result, TKE is not uniform across the GC-LME and depends on the particular physical processes that take place in each place. Examples are seasonal upwelling events (Álvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991), the vertical exchange of water at the mouth of the GC-LME (Álvarez-Borrego and Giles-Guzmán, 2012) and the hydraulic jumps in the islands region (Simpson et al., 1994; Salas-Monreal et al., 2012).

During the cold season prevailing winds are from Northwest (Lavín and Marinone, 2003) and promote upwelling events in the eastern coast (Fig. 3, Santamaría-del-Ángel et al., 1994a, and Ledesma et al., 2009). Santamaría-del-Ángel et al. (1994a) suggest that the upwelling events are so strong that their effect on phytoplankton pigments is greater than 10 mg m^{-3} . Under the warm season, the prevailing winds blow from the southeast (Round, 1967; Lavín and Marinone, 2003), boosting upwelling events off Baja

Table 3
Synthesis of the F statistic to test homocedasticity between season for each region.

Region	Cool Season		Warm Season		Decision	
	(November-May)		(June-October)			
	n	F _{cal} (F _{crit} α=5%)	n	F _{cal} (F _{crit} α=5%)		F _{crit}
I	226		97	1.595680952	1.3169	Same variability
II	1		7			
III	NaN		3			
IV	3		3	3.756961489	19	Same variability
V	6	1.2961068	7		4.38737	Same variability
VI	0		1			
VII	13		39	3.561882726	2.43234	Warm condition more variability than Cool
VIII	6	1.9455371	4		9.01346	Same variability
IX	6	13.30685	2		230.162	Same variability
X	17		5	3.937067419	3.00692	Warm condition more variability than Cool
XI	11		6	1.279009217	3.32583	Same variability
XII	11		3	1.460529273	4.10282	Same variability
XIII	8		11	2.237362111	3.63652	Same variability
XIV	15		13	1.759439531	2.78757	Same variability

California peninsula where a weak effect on photosynthetic pigments is observed (increases of 0.5 mg m^{-3} approximately), mainly due to the marked stratification in this season and the prevalence of the subtropical Pacific Equatorial water mass (Santamaría-del-Ángel et al., 1999). Lluch-Cota (2000) and Álvarez-Borrego (2012) mention that, in addition to the above, this effect may also result from winds and surface currents moving in opposite directions in the western area of the GC-LME. Separately, in order to explore if the differences between cold vs warm season are statistically significant for each region (Table 3), a goodness of fit test was run; the results revealed that both seasons are statistically different (calculated value =296.28, critical value =19; $\alpha=0.05$); accordingly, these seasons should be addressed separately. For the analysis by condition, a goodness-of-fit test was performed using a homogeneity model. It was found that in both cold season (calculated value =525.21; critical value =19; $\alpha=0.05$) and warm season (calculated value =770.050; critical value =19; $\alpha=0.05$), the GC-LME could not be considered as a uniform area. The classifications (Fig. 1a) proposed were based on studies with discrete sampling conducted in an isolated time point, which did not encompass the whole Gulf in a single cruise; this may potentially lead to an oversimplification of the complexities in the GC-LME. For this reason, the 14 regions proposed by Santamaría-del-Ángel et al. (1994a) (Fig. 1b) better represent the synoptic description of the GC-LME by contemplating the longitudinal and latitudinal variability, as well as the marked temporal variability (Santamaría-del-Ángel et al., 1994a; Kahru et al., 2004).

The analysis of the variability between seasons in each region (Table 3) shows that most regions share a similar variability under both cold and warm season, except for Regions VII and X, which show a greater variability under warm season. As already mentioned, the large islands Region (VII) has been reported as one of the most dynamic regions, including hydraulic jumps and internal wave events that may affect the biological season in the surface layer (Simpson et al., 1994; Salas-Monreal et al., 2012). Under the warm season, the transition between oligotrophic and nutrient-rich water masses (Fig. 3) leads to more contrasting season – and a greater variability – in this region.

For its part, in Region X a strong coastal upwelling occurs under the cold season. In contrast, under the warm season the subtropical Pacific equatorial water mass enters through this region, leading to the largest formation of mesoscale structures such as gyres that may travel across the entire GC-LME from one coast to another (Lavín et al., 2014; Sanchez-Velasco et al., 2013).

Although the GC-LME is one of the LMEs having a large number of productivity estimates throughout a period of nearly 56 years, these measurements have been obtained in a rather random and unsystematic fashion, which is reflected in the number of measurements by region (Table 1). The increase in the number of observations obtained by remote sensing may facilitate the synoptic coverage of the GC-LME in a more integrated way. Studies such as Hidalgo-González and Álvarez-Borrego (2004) (among others) show spatial-temporal patterns in productivity estimates modelled through remote sensing.

Such patterns (Fig. 3) resemble the Chl_{sat} and SST patterns (Fig. 3), which is not surprising, since these are the two input variables for these models. Analyzing the models for estimating PP, these involve a number of assumptions. The first and most important one is that these models consider an even distribution of phytoplankton biomass across the water column. This can lead to errors in areas such as the GC-LME, characterized by a marked vertical distribution of both Chl_{sat} and SST.

This work considered only *in situ* surface PP measurements, aiming to find a relationship with satellite modelled PP that would allow extrapolating synoptically the observations modelled relative to *in-situ* measurements. For this purpose, a Match-up analysis was conducted between both observations. The results show that the three models using Chl_{sat} and SST data from MODIS-AQUA observations are not valid, since they produce values below the minimum 70% level recommended by NASA. Only the VGPM and CBPM models derived from the SeaWiFS and AVHRR observations were within the acceptance limit, with values slightly above 70%. Two key considerations emerge from this analysis. The first is the number of points to compare between the models, 16 points for SeaWiFS versus more than 69 for MODIS-AQUA. The key question in this regard is whether the low number of observations could lead to a different dispersion pattern in these analyzes. The second and most important aspect is that these models calculate

approximations such as optimal assimilation number (P^B_{opt}) (see Morel, 1991; Behrenfeld and Falkowski, 1997; Behrenfeld et al., 2005) and are based on the relationship between growth and temperature (in this case SST). Basically the P^B_{opt} determinate is based on a polynomial fitted to the AVHRR and SeaWiFS observations (Behrenfeld et al., 2005; Saux-Picart et al., 2014). The coefficients of this polynomial cannot be extrapolated to the MODIS-AQUA observations. Furthermore, it is worth mentioning that each new generation of sensors (for example, VIIRS) needs readjusting to both the polynomial and its algorithms.

Approximations of this type should be taken with caution, since these do not even represent surface PP measurements. Observations on the type of water and the vertical distribution of phytoplankton biomass should be considered for future assessments and uses of these or similar models, especially in highly dynamic and complex areas such as the GC-LME.

4. Concluding remarks

The GC-LME is one of the most productive LMEs worldwide, with a high fishing potential and an exceptional biodiversity. Its importance resides not only in its production potential, but in the large amount of other ES it generates. Mainly, the high productivity of the GC-LME results from a great spatial and temporal heterogeneity within a relatively small area, that in general can be described as areas with high and low TKE having high chlorophyll and production levels. Spatially, both phytoplankton biomass and productivity display a strong gradient along the GC-LME, with lower values in the mouth that increase gradually toward the north.

Temporally, the GC-LME displays two contrasting seasons, with higher surface productivity values under warm *versus* cold season. Considering that this relationship is only true for the surface layer, this may be the result of photoacclimation processes derived from the intimate relationship between physical processes and the ecology of primary producers.

Although the GC-LME is amongst the LMEs with a good number of productivity measurements, further data are needed to describe the baselines of this parameter for the entire GC-LME. The data currently available are still insufficient for calculating the monthly climatology associated with productivity. The models that use spectroradiometric satellite data could be regarded as an appropriate solution to fill this data gap; however, the relationship between *in-situ* data and model results show a non-significant association between both sets of data. Only those models based on SeaWiFS and AVHRR observations showed a significant association. This is due to the fact that these models calculate several parameters using polynomial relationships between $Chl_{a_{sat}}$ and SST. Any changes in sensors that record these two parameters require recalculating the coefficients of these polynomials in order to obtain more accurate results. Considerations on the Chl_a vertical distribution, the calculation of Chl_a in optically complex waters and the optical classification of water parcels should all be applied in future satellite approximations. The above suggests that these approximations should not be used in coastal seas where optically complex waters prevail. Consequently, and in order to determine the photosynthetic potential of phytoplankton communities, in addition to knowing their acclimatization capability to environmental changes, further *in-situ* measurements should be conducted through photosynthesis-irradiance experiments supplemented with measurements of optical properties taken from the water parcels sampled.

It is important to underline that the GC-LME should not be considered as a homogeneous entity, and therefore it should be studied according to regions representative of its high dynamism and heterogeneity as regards to nutrients and light, which are the cornerstones of primary productivity. Regions III and VI require further sampling under cold and warm season to derive temporal approximations.

We agree with the Zeitzschel's (1969) conclusion that primary productivity in the GC-LME is comparable to the productivity in areas such as the Bay of Bengal, the upwelling areas offshore of California and Baja California or North Africa. It is about 2–3 times greater than that in the open Atlantic or the open Pacific at similar latitudes.

Finally, the strong food webs in the GC-LME make this Latin American LME a priority system for studies such as the Marine Biodiversity Observation Network (MBON), through which we can focus on searching for indicators of ecosystem health. In the case of the GC-LME, studies of seabirds conducted by Velarde et al. (2015) may be key to monitoring spatial and temporal variations in productivity in relationship to changes in oceanographic condition.

Acknowledgments

The first author wishes to thank CONACYT for the scholarship granted during his Ph.D. studies. This work was funded by projects UABC: 4, 5 and 17 internal projects, SIMAC-CONACYT, SIMAC-2000107017; CICESE: Ecological monitoring of the Upper Gulf of California" (PANGAS- Packard Foundation); IPN-CICIMAR: SIP 1721, 20160514-CONACYT: 236864. Cruises were supported by the Mexican Navy (Secretariat of the Navy); R/V Francisco de Ulloa (CICESE); R/V Alpha Hellix (CICESE); and R/V El Puma oceanographic ship (UNAM). The authors wish to thank Martin de la Cruz for his technical assistance with ^{14}C readings. We thank NOAA and NASA for ocean color imagery. We thank www.science.oregonstate.edu/ocean.productivity for monthly model productivity imagery. We gratefully acknowledge the comments, suggestions and English edition of María Elena Sánchez-Salazar and the 2 anonymous reviewers.

References

- Álvarez-Borrego, S., 1983. Gulf of California. (Chapter 17) In: Ketchum, B.H. (Ed.), *Estuaries and Enclosed Seas*. ElsevierScientificPublis., Amsterdam, 427–449.
- Álvarez-Borrego, S., Giles-Guzmán, A.D., 2012. Opal in the Gulf of California sediments as a tool to estimate the vertical component of water exchange between the gulf and the Pacific. *Bot. Mar.* 55, 161–168 <http://dx.doi.org/10.1515/bot.2011.104>.
- Álvarez-Borrego, S., Lara-Lara, J.R., 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. Chapter 26. In: Simoneit, B.R.T., Dauphin J.

- P. (Ed.). The Gulf and Peninsular Province of the Californias. Am. Assoc. Petr. Geo. Memor. 47.
- Álvarez-Borrego, S., 2002. Physical oceanography. In: Case, T.J., Cody, M.L., Ezcurra, E. (Eds.) A new island biogeography of the Sea of Cortés. Oxford University Press, Oxford. pp. 41–59.
- Álvarez-Borrego, S., 2012. Phytoplankton biomass and production in the Gulf of California: a review. *Botanica Marina* 55(2):119–128. <http://dx.doi.org/10.1515/bot.2011.105>.
- Álvarez-Borrego, S., 2012. Phytoplankton biomass and production in the Gulf of California: a review. *Bot. Mar.* 55 (2), 119–128 <http://dx.doi.org/10.1515/bot.2011.105>.
- Álvarez-Borrego, S., Gaxiola-Castro, G., 1988. Photosynthetic parameters of northern Gulf of California phytoplankton. *Cont. Shelf Res.* 8 (1), 37–47 [http://dx.doi.org/10.1016/0278-4343\(88\)90023-4](http://dx.doi.org/10.1016/0278-4343(88)90023-4).
- Barber, R.T., Hilting, A.K., 2002. History of the study of plankton productivity. In: Williams, P.J.L.B., Thomas, D.N., Reynolds, C.S. (Eds.), *Phytoplankton Productivity in Marine and Aquatic Environments*. Blackwell Science, Oxford, 16–43.
- Babin, M., Morel, A., Gagnon, R., 1994. An incubator designed for extensive and sensitive measurements of phytoplankton photosynthetic parameters. *Limnol. Oceanogr.* 39, 694–702, (1994).
- Behrenfeld, M., Falkowski, P., 1997. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnol. Oceanogr.* 42, 1–20 <http://dx.doi.org/10.4319/lm.1997.42.1.0001>.
- Behrenfeld, M.J., Boss, E., Siegel, D.A., Shea, D.M., 2005. Carbon-based ocean productivity and phytoplankton physiology from space. *Glob. Biogeochem. Cycles* 19, (GB1006)<http://dx.doi.org/10.1029/2004gb00229>.
- Brinton, E., Fleminger, A., Siegel-Causey, D., 1986. The temperate and tropical planktonic biotas of the Gulf of California. *CalCoFi Rep.* XXVII. pp. 228–266.
- Cajal-Medrano, R., Millán-Núñez, R. y., Santamaría-del-Ángel, E., 1992. Coeficientes fotosintéticos en el Golfo de California durante otoño de 1987 en la región central y primavera de 1989 en Puerto Don Juan. *Cienc. Mar.* 18 (3), 1–16.
- Calvario Martínez, O., De la Lanza Espino, G., 1981. Productividad primaria y productos de excreción en el noreste de la isla Isabel, México. *Resúmenes del VII Simposium Latinoamericano sobre Oceanografía Biológica*. Acapulco, Guerrero.
- Djavidnia, S., Mélin, F., Hoepfner, N., 2006. Analysis of Multi-Sensor Global and Regional Ocean Colour Products. MERSEA-IP Marine Environment and Security for the European Area - Federated Project Report on Deliverable D.2.3.5 European Commission - Joint Research Centre, Ref: MERSEAWP02-JRC-STR-0001-01A.pdf, pp. 228.
- Dring, M.J., Jewson, J.H., 1982. What does the ¹⁴C uptake by phytoplankton really measure? A theoretical modelling approach. *Proc. R. Soc. Lond. Biol. Sci.* 214, 351–368 <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.1982.0016>.
- Emilsson, I., Alatorre, M.A., 1997. Evidencias de un remolino ciclónico de mesoescala en la parte sur del Golfo de California. In: Lavín, M.F., (Ed.). *Contribuciones a la Oceanografía Física en México, Unión Geofísica Mexicana, Ensenada*. pp. 173–182.
- Eppley, R.W., 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull.* 70, 1063–1085.
- Falkowski, P.G., Raven, J., 2007. *Aquatic Photosynthesis*. 2nd Ed. Princeton. pp. 476.
- Flores-de-Santiago, F.J., Santamaría-del-Ángel, E., González-Silvera, A., Martínez-Díaz-de-León, A., Millán-Núñez, R., Kovacs, J.M., 2007. Assessing dynamics micro-regions in the Great Islands of the Gulf of California based on MODIS aqua imagery products. In: *Proceedings of the Society of Photo-Optical Instrumentation Engineers*. 6680. <http://dx.doi.org/10.1117/12.732574>.
- Gattuso, J.P., Frankignoulle, M., Bourge, I., Romaine, S., Buddemeier, R.W., 1998. Effect of calcium carbonate saturation of seawater on coral calcification. *Glob. Planet. Change* 18, 37–46 [http://dx.doi.org/10.1016/S0921-8181\(98\)00035-6](http://dx.doi.org/10.1016/S0921-8181(98)00035-6).
- Gaxiola-Castro, G., Álvarez-Borrego, S., Nájera-Martínez, S., Zirino, A., 2002. Efecto de las ondas internas en el fitoplancton del Golfo de California. *Cien. Mar.* 28 (3), 297–309.
- Gaxiola-Castro, G., García-Cordova, J., Valdez-Holguín, J.E., Botello-Ruvalcaba, M., 1995. Spatial distribution of chlorophyll *a* and primary productivity in relation to winter physical structure in the Gulf of California. *Cont. Shelf Res.* 15 (9), 1043–1059 [http://dx.doi.org/10.1016/0278-4343\(94\)00071-t](http://dx.doi.org/10.1016/0278-4343(94)00071-t).
- Gilbert, J.Y., Allen, W.A., 1943. The phytoplankton of the Gulf of California obtained by the E.W. Scripps in 1939 and 1940. *J. Mar. Res.* 5, 89–110.
- Gregg, W.W., Casey, N.W., 2004. Global and regional evaluation of the SeaWiFS chlorophyll data set. *Remote Sens. Environ.* 93, 463–479.
- Hernández-Ayón J.M., C. Chapa-Balcorta, F., Delgadillo-Hinojosa, V.F., Camacho-Ibar, M.A., Huerta-Díaz, E., Santamaría-del-Ángel, S., Galindo-Bect, J.A., Segovia-Zavala, 2013. Dynamics of dissolved inorganic carbon in the Midriff Islands of the Gulf of California: influence of Subtropical Subsurface Water. *Ciencias Marinas* (impact factor: 0.45). 01/2013; 39(2):183–201. <http://www.redalyc.org/pdf/480/48027857006.pdf>. ISSN: 0185-3880.
- Hidalgo-González, R.M., Álvarez-Borrego, S., 2004. Total and new production in the Gulf of California estimated from ocean color data from the satellite sensor SeaWiFS. *Deep-Sea Res.* II 51, 739–752 <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2004.05.006>.
- IGBP, 1994. Report of the fourth meeting of national igbp committees. Bonn-Bad Godesberg. IGBP Secretariat. Free University of Berlin. Carl-Heinrich-Weg 6-10. 1000 Berlin 41, Germany, pp114.
- Inda-Díaz, E.A., Sánchez-Velasco, L., Lavín, M.F., 2010. Three-dimensional distribution of small pelagic fish larvae (*Sardinops sagax* and *Engraulis mordax*) in a tidal-mixing front and surrounding waters (Gulf of California). *J. Plankton Res.* 32 (9), 1241–1254 <http://dx.doi.org/10.1093/plankt/fbq051>.
- Kahru, M., Marinone, S.G., Lluch-Cota, S.E., Parés-Sierra, A., Mitchell, G.B., 2004. Ocean-color variability in the Gulf of California: scales from days to ENSO. *Deep-Sea Res.* II 51, 139–146 <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2003.04.001>.
- Kirk, J.T.O., 2011. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge and New York. 3rd Ed. ISBN: 9780521151757. 662 pp.
- Lara-Lara, J.R.L., Núñez, R.M., Osorio, J.L.L., Guzmán, C.B., 1993. Productividad y biomasa del fitoplancton por clases de tamaño, en la parte central del golfo de California durante primavera, 1985. *Cienc. Mar.* 19 (2), 137–154.
- Lara-Lara, J.R., Bazán-Guzmán, C., 2005. Distribution of chlorophyll and primary production by size classes along the Mexican Pacific coast. *Cienc. Mar.* 31 (11), 11–21.
- Lara-Lara, J.R., Valdez-Holguín, J.E., 1988. Biomasa y productividad primaria del Golfo de California por fracción de tamaños durante primavera de 1984. *Cienc. Mar.* 14 (1), 1–14.
- Lara-Lara, J.R., Millán-Núñez, E., Millán-Núñez, R., Bazán-Guzmán, M.C., 2003. Producción primaria del fitoplancton en el Pacífico Mexicano (1992–2000). In: Barreiro-Gumes, M.T., Meave-del-Castillo, M.E., Signoret-Poillon M., Figueroa-Torres M.G., (Ed.), *Planctología Mexicana*. pp. 103–124.
- Lavín, M.F., Castro, R., Beier, E., Godínez, V.M., 2013. Mesoscale eddies in the Gulf of California during summer: characteristics and interaction with the wind stress. *J. Geophys. Res.* 118, 1–15 <http://dx.doi.org/10.1002/jgrc.20132>.
- Lavín, M.F., Castro, R., Beier, E., Cabrera, C., Godínez, V.M., Amador-Buenrostro, A., 2014. Surface circulation in the Gulf of California in summer from surface drifters and satellite images (2004–2006). *J. Geophys. Res. Oceans* 119, 4278–4290 <http://dx.doi.org/10.1002/2013jc009345>.
- Lavín, M.F., Gaxiola-Castro, G., Robles, J.M., Richter, K., 1996. Winter water masses and nutrients in the northern Gulf of California. *J. Geophys. Res.* 100 (B587–8605), 620 <http://dx.doi.org/10.1029/95jc00138>.
- Lavín, M.F., Marinone, S.G., 2003. An overview of the physical oceanography of the Gulf of California. In: Velasco, O.U., Sheinbaum, J., Ochoa, J. (Eds.), *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics*. Springer, New York, 173–204.
- Ledesma-Vázquez, J., Johnson, M.E., González-Yajimovich, O., Santamaría-del-Ángel, E., 2009. Gulf of California geography, geological origins, oceanography, and sedimentation patterns. In: Johnson, M.E., Ledesma-Vázquez, J. (Eds.), *Atlas of Coastal Ecosystems in the Western Gulf of California*. The University of Arizona Press, Tucson, 1–10.
- Leet, W.S., Stevenson, M.R., 1969. Oceanographic observations for the Mazatlán project, October 1966–August 1967.
- Liang, J., Pan, W.S.Y., Yang, Z., 2004. Characterization-based Q-Q plots for testing multinormality. *Stat. Probab. Lett.* 70 (2004), 183–190. <http://dx.doi.org/10.1016/j.spl.2004.10.002>.
- Lluch-Cota, S.E., Aragón-Noriega, E.A., Arreguín-Sánchez, F., Aurióles-Gamboa, D., Bautista-Romero, J.R., Brusca, C., Cervantes-Duarte, R., Cortés-Altamirano, R., Del-Monte-Luna, P., Esquivel-Herrera, A., Fernández, G., Hendrickx, M.E., Hernández-Vázquez, S., Herrera-Cervantes, H., Kahru, M., Lavín, M., Lluch-Belda, D., Lluch-Cota, D., López-Martínez, J., Marinone, S.G., Nevárez-Martínez, M.O., Ortega-García, S., Palacios-Castro, E., Parés-Sierra, A., Ponce-Díaz, G., Ramírez-Rodríguez, M., Salinas-Zavala, C.A., Schwartzlose, R.A., Sierra-Beltrán, A.P., 2007. The Gulf of California: review of ecosystem status and sustainability challenges. *Progr. Oceanogr.* 73, 1–26 <http://dx.doi.org/10.1016/j.pocean.2007.01.013>.

- Lluch-Cota, S.E., 2000. Coastal upwelling in the eastern Gulf of California. *Oceanol. Acta* 23, 731–740 [http://dx.doi.org/10.1016/S0399-1784\(00\)00121-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0399-1784(00)00121-3).
- LOICZ, 2014. Land and ocean Interactions in the coastal zone. (<http://loicz.org/>). (accessed 16.05.15).
- López-Sandoval, D.C., Lara-Lara, J.R., Lavín, M.F., Álvarez-Borrego, S., Gaxiola Castro, G., 2009. Primary productivity in the eastern tropical pacific off cabo corrientes, México-productividad primaria en el pacífico oriental tropical adyacente a cabo corrientes, México. *Cienc. Mar.* 35, 169–182.
- Marra, J., 2009. Net and gross productivity: weighing in with 14C. *Aquat. Microb. Ecol.* 56, 123–131 <http://dx.doi.org/10.3354/ame01306>.
- Marra, J., 2002. Approaches to the measurements of plankton production. In: le, P.J., Williams, B., Thomas, D.N., Reynolds, C.S. (Eds.), *Phytoplankton productivity: carbon assimilation in marine and freshwater ecosystems*. Blackwell Science, New York, 78–108, (onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9780470995204.ch4/summary).
- Merrifield, M.A., Winant, C.D., 1989. Shelf circulation in the Gulf of California: a description of the Variability. *J. Geophys. Res.* 94 (C12), 18133–18160 <http://dx.doi.org/10.1029/jc094ic12p18133>.
- Millán-Núñez, R., Ripa-Solano, E., Aguirre-Buenfil, L.A., 1987. Preliminary study of the composition and abundante of phytoplankton and chlorophytes in Laguna Ojo de Liebre, BCS. *Cienc. Mar.* 13 (1), 30–38.
- Millán-Núñez, R., Lara-Lara, R., 1995. Productividad primaria del fitoplancton del Pacífico Mexicano: un Diagnóstico. Págs. 31–60. In: *Temas de Oceanografía Biológica en México*. González-Farías F. y J. De -la-Rosa (Ed.). Ed. SEP-UABC Mexicali p. 288.
- Millán-Núñez, R., Medrano, R.C., del Ángel, E.S., Núñez, E.M., 1993. Productividad primaria y Clorofila a en la parte central del golfo de California (otoño, 1987). *Cienc. Mar.* 19 (1), 29–40.
- Millán-Núñez, R., Santamaría-del-Ángel, E., Cajal-Medrano, R., Barocio-León, Ó.A., 1999. El delta del Río Colorado: un ecosistema con alta productividad primaria. *Cienc. Mar.* 25, 4.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. *Ecosystems and Human Well-Being: Wetlands and Water Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Morel, A., 1991. Light and marine photosynthesis: a spectral model with geochemical and climatological implications. *Prog. Oceanogr.* 26, 263–306 [http://dx.doi.org/10.1016/0079-6611\(91\)90004-6](http://dx.doi.org/10.1016/0079-6611(91)90004-6).
- Páez-Osuna, F., Sánchez-Cabeza, J.A., Ruiz-Fernández, A.C., Alonso-Rodríguez, A.C., Piñón-Gimate, A., Cardoso-Mohedano, J.G., Flores-Verdugo, F.J., Carballo-Cenizo, J.L., Cisneros-Mata, M.A., Álvarez-Borrego, S., 2016. Environmental status of the Gulf of California: a review of responses to climate change and climate variability. *Earth Sci. Rev.* <http://dx.doi.org/10.1016/j.earscirev.2016.09.015>.
- Palacios-Salgado, D.S., Burnes-Romo, L.A., Tavera, J.J., Ramírez-Valdez, A., 2012. Endemic fishes of the Cortez biogeographic province (Eastern Pacific Ocean). *Acta Ichthyol. Et Piscat.* 42 (3), 153–164 <http://dx.doi.org/10.3750/aip2011.42.3.01>.
- Pauly, D.R., Watson, J.A., 2005. Global trends in world fisheries: impacts on Marine ecosystems and food security. *Philos. Trans. R. Soc.: Biol. Sci.* 360, 5–12. <http://dx.doi.org/10.1098/rstb.2004.1574>.
- Pernetta, J.C., Milliam, J.D., 1994. Land-ocean interactions in the coastal zone: Implementation Plan. IGBP Rep. No. 3. Stockholm. pp. 215.
- Peterson, B.J., 1980. Aquatic primary productivity and the ¹⁴C-CO₂ method: a history of the productivity problem. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11:359–385. (<http://dx.doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.002043>).
- Platt, T., Sathyendranath, S., Caverhill, C.M., Warnock, Lewis, M.R., 1989. Remote sensing of oceanic primary production: computations using a spectral model. *Deep sea Res.* 36, 431–453 [http://dx.doi.org/10.1016/0198-0149\(89\)90046-0](http://dx.doi.org/10.1016/0198-0149(89)90046-0).
- Roden, G.I., Emilsson, I., 1979. Physical oceanography of Gulf of California: In: proceedings of the Paper presented at the Gulf of California Symposium, Universidad Autónoma de México, Mazatlán, Sinaloa, México. unpublished.
- Round, F.E., 1967. The phytoplankton of the Gulf of California. Part I. Its composition, distribution and contribution to the sediments. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1, 76–97 [http://dx.doi.org/10.1016/0022-0981\(67\)90008-1](http://dx.doi.org/10.1016/0022-0981(67)90008-1).
- Saux-Picart, S., Sathyendranath, S., Dowell, M., Moore, T., Platt, T., 2014. Remote sensing of assimilation number for marine phytoplankton Remote Sensing of Environment, 146, 720, pp. 87–96.
- Salas-Monreal, D., Salas-de-León, D.A., Monreal-Gómez, M.A., Riveron-Enzástiga, M.L., Mojica-Ramírez, E., 2012. Hydraulic Jump in the Gulf of California. *Open J. Mar. Sci.* 2 <http://dx.doi.org/10.4236/ojms.2012.24017.141-149p>.
- Sánchez-Velasco, L., Lavín, M.F., Jiménez-Rosenberg, S.P.A., Godínez, V.M., Santamaría-del-Ángel, E., Hernández-Becerril, D.U., 2013. Three-dimensional distribution of fish larvae in a cyclonic eddy in the Gulf of California during summer. *Deep-Sea Res.* 175 (39–51), 729 <http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr.2013.01.009>.
- Sánchez-Velasco, L., Lavín, M.F., Peguero-Icaza, M., León-Chávez, C.A., Contreras-Catala, F., Marinone, S.G., Gutiérrez-Palacios, I.V., Godínez, V.M., 2009. Seasonal changes in larval fish assemblages in a semi-enclosed sea (Gulf of California). *Cont. Shelf Res.* 29, 1697–1710 <http://dx.doi.org/10.1016/j.csr.2009.06.001>.
- Santamaría-del-Ángel, E., Álvarez-Borrego, S., Müller-Karger, F.E., 1994a. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.* 99 (C4), 7411–7421 <http://dx.doi.org/10.1029/93jc02154>.
- Santamaría-del-Ángel, E., Álvarez-Borrego, S., Müller-Karger, F.E., 1994b. The 1982–1984 El Niño in the Gulf of California as seen in coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.* 99 (C4), 7423–7431 <http://dx.doi.org/10.1029/93jc02147>.
- Santamaría-del-Ángel, E., Millán-Núñez, R., De-la-Peña-Nettel, G., 1996. Efecto de la turbidez en la Productividad primaria en dos estaciones en el área del Delta del Río Colorado. *Cienc. Mar.* 22 (4), 483–493.
- Santamaría-Del-Ángel, E., Álvarez-Borrego, S., Millán-Núñez, R., Müller-Karger, FE., 1999. obre el efecto de las surgencias de verano en la biomasa fitoplanctónica del Golfo de California. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 49, 207–212.
- Santamaría-del-Ángel, E., Millán-Núñez, R., Gonzales-Silveira, A., Cajal-Medrano, R., 2011. Comparison of *In situ* and Remotely-Sensed Chl a concentrations: a statistical Examination of the Match-up approach. En: Morales, J., Stuart, V., Platt, T. y., Sathyendranath, S. (Eds.), (2011) *Handbook of satellite Remote Sensing Image interpretation: Applications for Marine Living Resources Conservation and Management*, EU PRESPO and IOCCG. Dartmouth, Canada, 24–358p, (p).
- Simpson, J.H., Souza, A.J., Lavín, M.F., 1994. Tidal mixing in the Gulf of California 169–179. (Chapter 9) In: Beven, K.J., Chatwin, P.C., Millbank, J.H. (Eds.), *Mixing and Transport in the Environment*. John Wiley, New York, 160–182.
- Spalding, M.D., Fox, H.E., Allen, G.R., Davidson, N., Ferdaña, Z.A., Finlayson, M., Halpern, B.S., Jorge, M.A., Lombana, A., Lourie, S.A., Martin, K.D., McManus, E., Molnar, J., Recchia, C.A., 2007. Robertson J Marine Ecoregions of the World: a bioregionalization of coast and shelf areas. *BioScience* 57, 573–583, (<http://data.unepwcmc.org/datasets/38>) (<http://bioscience.oxfordjournals.org/content/57/7/573.abstract>).
- Strickland, I.D.H., Parsons, L.R., 1972. 2nd edition A Practical Handbook of Seawater Analysis 167. Fisheries Research Board of Canada, 85–92.
- Torres-Delgado, E.V., Delgadillo-Hinojosa, F., Camacho-Ibar, V.F., Huerta-Díaz, A., Segovia-Zavala, J.A., Hernández-Ayón, J.M., Galindo-Bect, S., 2013. Wintertime enrichment of inorganic nutrients in the Ballenas Channel, Gulf of California. *Cienc. Mar.* 39 (2), 165–182. <http://dx.doi.org/10.7773/cm.v39i2.2236>.
- Valdez Holguín, E., Cervantes Duarte, R., Gaxiola Castro, G., 1995. Productividad primaria en el Golfo de California, calculada a partir de la relación entre irradiancia superficial y clorofila de la zona eufórica. *Cienc. Mar.* 21, 3.
- Valdez-Holguín, J.E., Lara-Lara, J.R., 1987. Productividad primaria en el Golfo de California: efectos del evento El Niño 1982–1983. *Cienc. Mar.* 13 (2), 34–50.
- Velarde, E., Ezcurra, E., Cisneros-Mata, M.A. y., Lavín, M.F., 2004. Seabird ecology, El Niño anomalies, and prediction of sardine fisheries in the Gulf of California. *Ecol. Appl.* 14 (2), 607–615 <http://dx.doi.org/10.1890/02-5320>.
- Velarde, E., Ezcurra, E., Horn, M.H., Patton, R.T., 2015. Warm oceanographic anomalies and fishing pressure drive seabird nesting north. *Sci. Adv.* 1, e1400210 <http://dx.doi.org/10.1126/sciadv.1400210>.
- Verdugo-Díaz, G., Martínez-López, A., Gaxiola-Castro, G., Valdez-Holguín, J.E., 2012. Phytoplankton photosynthetic parameters from the Gulf of California southern region. *Rev. De. Biol. Mar. Y Oceanogr.* 47 (3), 527–535 <http://dx.doi.org/10.4067/s0718-19572012000300014>.
- Verdugo-Díaz, G., Martínez-López, A., Villegas-Aguilera, M.M., Gaxiola-Castro, G., 2014. Producción primaria y eficiencia fotosintética en cuenca alfonso, Bahía de la paz, Golfo de California, México. *Rev. Biol. Mar. Y Oceanogr.* 49 (3), 527–536 <http://dx.doi.org/10.4067/s0718-19572014000300009>.
- Westberry, T., Behrenfeld, M.J., Siegel, D.A., Boss, E., 2008. Carbon-based primary productivity modeling with vertically resolved photoacclimation. *Glob. Biogeochem. Cycles* 22, GB2024 <http://dx.doi.org/10.1029/2007gb003078>.
- Zeitzschel, B., 1969. Primary productivity in the Gulf of California. *Mar. Biol.* 3, 201–207 <http://dx.doi.org/10.1007/bf00360952>.

ANEXO 2

I. GENERALIDADES METODOLOGICAS

Tabla 1.- Campañas oceanográficas en las que se realizaron nuestros simultáneos de Phyto-PAM e incubaciones de ^{14}C .

Campaña	Periodo	Número de experimentos simultáneos
PUMA-1107	26 de julio al 6 de agosto del 2011	8
PANGAS-2012	10 de abril al	6
PANGAS -2013	11 al 21 de junio del 2013	6
GLIDERS-2015	3 al 13 de junio 2015	14
EXFINIFe	2 al 5 de septiembre del 2016	10
MARIAS-1603	1 al 8 marzo del 2016	8
VAQUITA-2016	19 al 30 de julio del 2016	4
MARIAS-1609	13 al 23 de septiembre del 2016	20
Total:		76

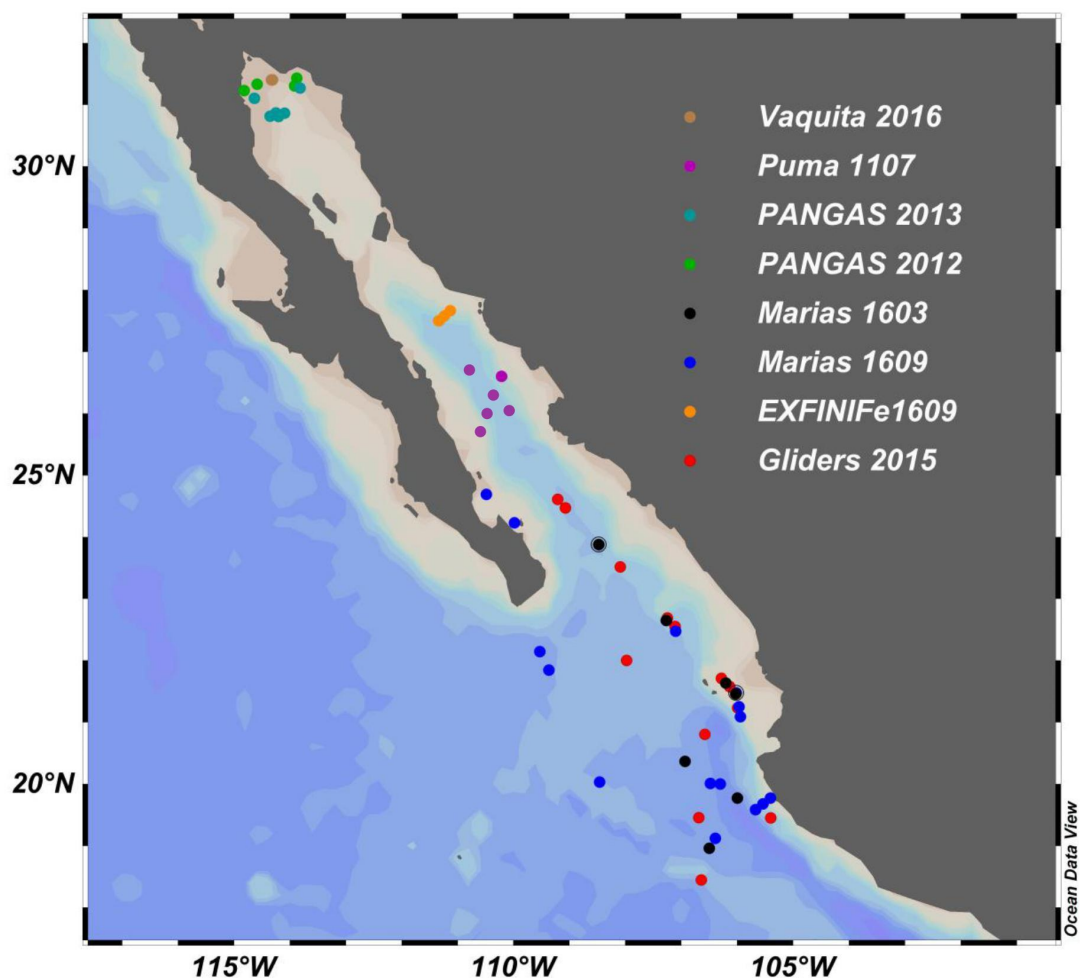


Figura 2.- Muestra la ubicación geográfica de las 76 estaciones donde se realizaron incubaciones de ^{14}C y Phyto-PAM

i. CLOROFILA *a* Y PIGMENTOS ACCESORIOS

Para el análisis del fitoplancton se filtraron 2 L de agua de mar en un sistema de filtración positivo con filtros GF/F de 25 mm. Dichos filtros fueron almacenados en nitrógeno líquido para ser analizados posteriormente en el laboratorio. El análisis de los pigmentos se llevó a cabo por la técnica de HPLC siguiendo el método propuesto por Van Heukelem and Thomas (2001). La extracción de los pigmentos se realizó con acetona al 100% durante 24 Hrs. El método utiliza una columna C₈, un sistema de gradientes de solventes a base de Metano y fase reversa. Temperatura de la columna fue de 60° C. el gradiente de solventes utilizado se presenta en la tabla 3. La cuantificación de los pigmentos se realizó con un gradiente linear simple.

Tabla 3: gradiente de solventes utilizado: Solvente A es 70:30 metanol: 28mM TbAA (pH 6.5), solvente B es metanol y solvente C es acetona.

Tiempo (min)	A (%)	B (%)	C (%)	Flujo (mL min ⁻¹)
0	95	5	0	1.1
22	5	95	0	1.1
24.50	5	95	0	1.1
24.75	5	65	30	1.3
25.75	5	65	30	1.3
25.85	5	65	30	1.1
26.10	95	5	0	1.1
29.10	95	5	0	1.1

Los pigmentos cuantificados fueron: Clorofila *a*, *b*, *c3*, *c2*, *c1* Divinil- y Monovinil- Clorofila *a*, Clorofilidae, Feofitina Peridinina, 19'-Butanoyloxyfucoxantina, Fucoxantina, 19'-Hexanoyloxyfucoxantina, Neoxantina, Prasinoxantina,

Violaxantina, Diadinoxantina, Aloxantina, Diatoxantina, Luteína, β -Caroteno y Zeaxantina.

ii. Curvas de tasa de transferencia de electrones ETR-E (Phyto-PAM)

Para obtención de las curvas rETR-E nos basamos en la metodología propuesta por Schreiber (2004). De las muestras de profundidades discretas de agua de mar se obtuvieron 500 mL en botellas oscuras de teflón de alta densidad marca Nalgene®, que permiten que la muestra esté en completa oscuridad y que no se adhieran las células a las paredes de la botella. Posteriormente, se dejaron reposar por 15 min en oscuridad con el objetivo de que las células abran sus centros de reacción, una vez transcurrido el tiempo de reposo, se homogenizó la muestra y con ayuda de una jeringa se tomaron 3 mL para leer la ganancia de fluorescencia (Gain), otros 3 mL más se filtraron con un filtro de membrana de nitrocelulosa 0.2 μ m de tamaño de poro (Whatman), con la finalidad de eliminar todo el material particulado (vivo y no vivo) y se leyó con la función Zero-off (Zoff) en el Phyto-ED (unidad óptica, equipada con un detector y fotomultiplicador de luz que consta de un cono con matrices de LEDs de luz actínica), con el objetivo de suprimir las señales de fluorescencia de las sustancias disueltas en la muestra (Ac. Húmicos, materia orgánica disuelta coloreada). Después se procede a colocar 3 mL de muestra en la “cubeta” de cuarzo y se coloca en el Phyto-ED. El Phyto-PAM después de ~13 min genera curvas rETR (tasa de transferencia de electrones relativa) lo que representa la eficiencia fotoquímica del PSII. Los valores rETR son generados en base a la siguiente ecuación:

$$\text{rETR } (\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{ s}^{-1}) = \text{Fv}'/\text{Fm}' \times \text{E} \times 0.5 \quad \text{EC. 1}$$

Dónde:

Fv'/Fm'.- El rendimiento cuántico generado por cada pulso de saturación (Fv'/Fm').

E.- luz fotosintéticamente activa.

0.5.- es la mitad de los quantums del PAR incidente que se distribuyen en el PSII.

La tasa de transferencia de electrones (ETR) se calcula de acuerdo a Johnsen y Sakshaug (2007):

$$\text{ETR } (\mu\text{mol photon L}^{-1} \text{ h}^{-1}) = \text{rETR} \times a_{\text{ph}} \times (\text{K}) \quad \text{Ec. 2}$$

Dónde: a_{ph} es la absorción específica por el fitoplancton (m^{-1}) y la variable k asocia la proporción de fotones absorbidos por el PSII para cada grupo fitoplanctónico.

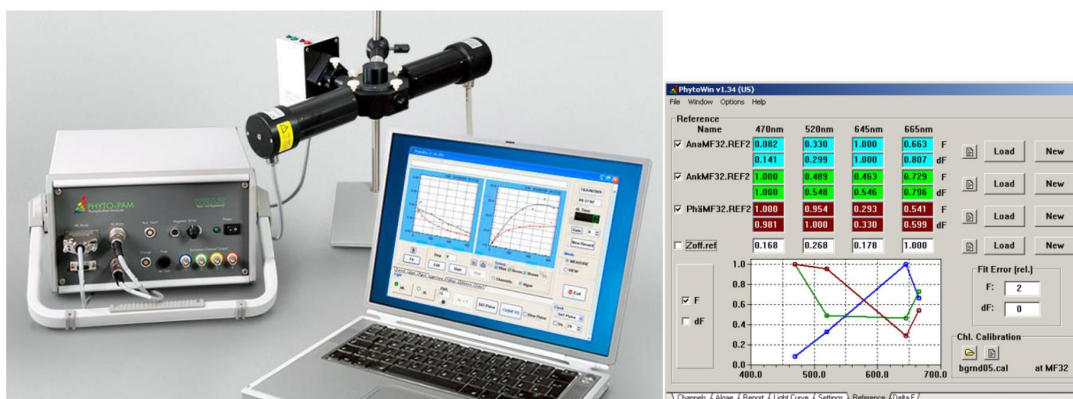


Figura 3.- Muestra los componentes del Phyto-PAM y una impresión del procesador Phyto-WIM.

iii. ASIMILACION DE CARBONO (^{14}C)

Se realizaron incubaciones cortas (1.5 hrs) en cubierta, siguiendo la metodología propuesta por Parsons *et al.* (1984), para obtener curvas de asimilación de carbono. El incubador que se utilizó fue construido por el cuerpo académico de Ecología del Fitoplancton (Fig. 4) modificado de Babin *et al.* (1994) y Lewis y Smith (1983), el cual, esta acoplado con una lámpara de Halogeno-Tungsteno de 250 Watts marca OSRAM y una cámara de 5 x 30 cm (800 ml) con agua entre la lámpara y la cámara

de muestras con el objetivo de enfriar el incubador. Con una capacidad para 12 diferentes irradiancias (12 alícuotas) de entre de 9 a 1500 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ S}^{-1}$. Con botellas de polipropileno transparente de volumen de 125 mL. Las incubaciones se realizaron cercano a las 12 hrs (medio día local) y se les inocularon con 1 μCi de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$.

Una vez transcurrido el tiempo de incubación, las muestras se filtraron a través de filtros de membrana de nitrocelulosa de 0.7 μm de tamaño de poro y de 25mm de diámetro (Whatman), los filtros se expusieron a vapores de HCL concentrado ~15s con el fin, de eliminar el $^{14}\text{CO}_2$ que no fue asimilado y que se encuentra en forma inorgánica adherido al filtro y a las paredes del fitoplancton, después se colocaron en viales de centelleo que contienen 10 ml de líquido de centelleo con base en agua (Ecolumen). Las muestras se analizaron en un contador de centelleo líquido Beckman LS-5000.

La asimilación de carbono se determinó siguiendo la siguiente ecuación: (Parsons *et al.*, 1984):

$$\text{PP (mg C L}^{-1} \text{ h}^{-1}) = \frac{[(R_s - R_b * W)] * 1.05}{R * N} (1000) \quad \text{Ec. 3}$$

Dónde:

- R_s es la radioactividad de la muestra en conteos por minuto.
- R_b es la radiactividad natural del medio en conteos por minuto.
- W es el peso total de los carbonatos.
- R es la radioactividad inicial del inoculo en conteos por minuto.
- N es el tiempo de incubación en horas.
- 1.05 es el factor isotópico que se da por que el ^{14}C tiene más masa que el ^{12}C y es asimilado 6% más lento que el ^{12}C .

La W (mg C/m^{-3}) es la concentración total de CO_2 en la muestra (mg L^{-1}), la cual puede ser determinada mediante la alcalinidad de la muestra ó conociendo el pH y la salinidad. La W se determina por la expresión de $W=12000 \times \text{TC}$ (Parsons et al., 1984). Donde TC es el total de CO_2 de la muestra. La aproximación del total de CO_2 , se puede hacer de la siguiente manera: Si la salinidad es conocida entonces: Total de alcalinidad = Salinidad $\times 0.067 \text{ mql/l}$. Carbonato alcalinidad = total de alcalinidad -0.05 . Total $\text{CO}_2 = 0.96 \times \text{carbonato alcalinidad}$.

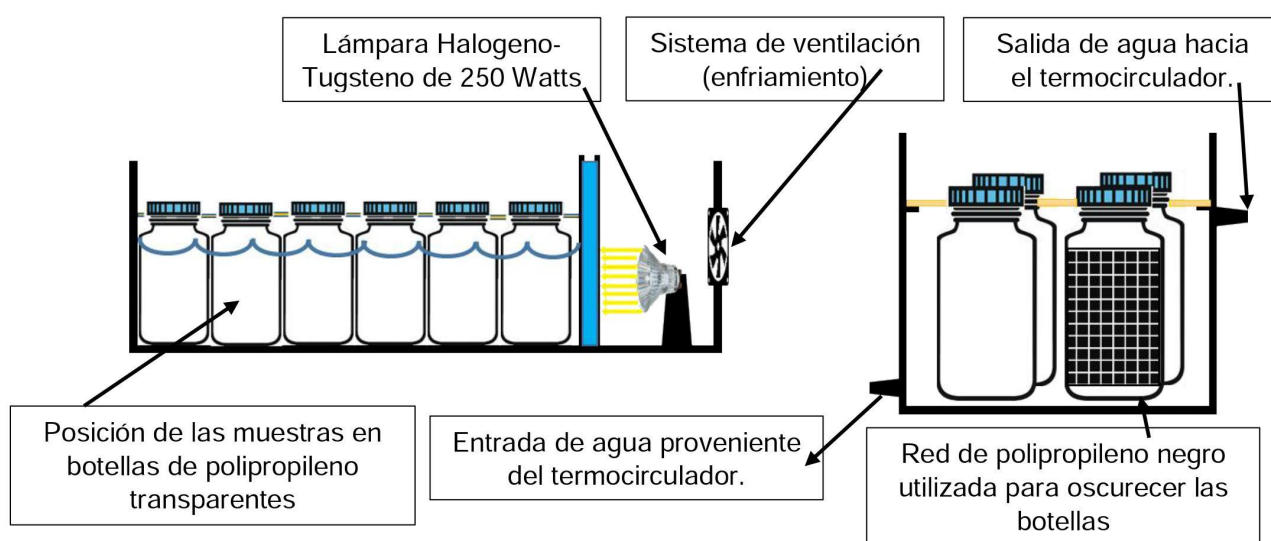


Figura 4.- Esquema del incubar utilizado para la metodología de ^{14}C , muestra sus componentes y sus ventajas.

ANEXO 3

Base de datos usada en el análisis PCA del capítulo 3: $R_{\max}$: $\mu\text{mol e}^- \mu\text{mol C}^{-1}$;

$E_{R_{\max}}$: $\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$; Y : $\mu\text{mol e}^- \mu\text{mol C}^{-1}$ ($\mu\text{mol photon m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Crucero	ESTACION	FECHA (mes/día/año)	$R_{\max}$	y	$E_{R_{\max}}$
PANGAS 2012	A05	04/09/2012	2.60	0.003	818.78
	B04	05/09/2012	10.05	0.013	776.09
	B05	05/09/2012	2.46	0.006	397.79
	B07	05/09/2012	2.53	0.007	388.06
	E01	07/09/2012	2.40	0.005	531.11
	F02	07/09/2012	32.13	0.091	352.13
Pangas 2013	D07	16/06/2013	4.21	0.801	5.26
	G02	18/06/2013	46.87	0.028	1677.98
	J09	19/06/2013	11.72	0.012	1016.39
	J08	19/06/2013	5.86	0.007	839.95
	K07	20/06/2013	0.68	0.676	1.00
	K08	20/06/2013	47.13	0.062	764.47
Gliders 2015	B04	03/06/2015	38.07	0.039	979.20
	B05	03/06/2015	31.55	0.037	858.74
	B12	04/06/2015	42.45	0.036	1168.47
	B18	05/06/2015	26.71	0.052	512.20
	B18	05/06/2015	120.00	0.080	1500.00
	B19	05/06/2015	15.88	0.046	347.17
	B25	06/06/2015	15.88	0.046	347.17
	B26	06/06/2015	125.78	0.713	176.47
	C01	08/06/2015	50.62	0.117	432.56
	D02	09/06/2015	56.71	0.017	3384.53
	D10	10/06/2015	7.01	0.043	162.51
	F07	11/06/2015	5.09	0.027	191.49
	G04	12/06/2015	6.09	0.077	79.08
	G10	13/06/2015	3.88	0.006	641.12
EXFINIFe 1609	CG1	03/09/2016	29.61	0.037	801.82
	CG1	03/09/2016	7.77	0.056	139.53
	CG1	03/09/2016	5.59	0.032	173.49
	CG1	03/09/2016	11.09	0.052	214.29
	CG2	04/09/2016	75.92	0.022	3416.83
	CG2	04/09/2016	16.82	0.545	30.89
	CG2	04/09/2016	4.06	0.038	107.78
	CG2	04/09/2016	7.60	0.027	278.40
	CG3	05/09/2016	4.57	0.041	112.58

	CG3	05/09/2016	7.83	0.013	590.34
Marias 1603	A06	02/03/2016	3.92	0.022	178.73
	A13	03/03/2016	0.43	0.532	0.80
	A19	04/03/2016	1.95	0.971	2.01
	A20	04/03/2016	9.32	0.045	208.63
	D04	07/03/2016	2.05	0.139	14.75
	E07	06/03/2016	0.95	0.530	1.79
	E07	06/03/2016	3.58	0.030	120.82
	C06	08/03/2016	1.24	0.145	8.59
Vaquita 2016	VD-13	07/30/2016	1.95	0.019	102.13
	Eop	07/08/2016	3.30	0.031	107.55
	A09	07/05/2016	1.00	0.035	29.02
	A15	07/07/2016	1.03	0.037	27.50
	B01	07/07/2016	0.16	0.067	2.38
	B08	07/08/2016	0.50	0.001	985.75
	C06	07/06/2016	3.30	0.049	66.85
	C07	07/06/2016	3.69	0.028	130.09
	C14	07/06/2016	0.84	0.023	35.80
	C21	07/05/2016	0.39	0.013	31.12
	RE1	07/08/2016	10.60	0.057	187.11
MARIAS 1609	E03	17/09/2016	113.92	0.244	466.00
	A06	14/09/2016	36.74	0.037	984.06
	A13	15/09/2016	39.88	0.039	1032.02
	A14	15/09/2016	24.44	0.019	1286.58
	A20	16/09/2016	46.48	0.028	1644.71
	B01	16/09/2016	60.86	0.044	1390.56
	B02	16/09/2016	10.63	0.017	639.75
	E01	17/09/2016	29.01	0.021	1400.63
	E02	17/09/2016	26.48	0.055	478.29
	E02	17/09/2016	4.11	0.004	951.05
	E03	17/09/2016	4.68	0.508	9.21
	E03	17/09/2016	11.47	0.403	28.49
	D06	18/09/2016	91.85	0.050	1830.06
	C04	19/09/2016	2.44	0.088	27.89
	C04	19/09/2016	234.31	0.203	1152.40
	C05	19/09/2016	60.10	0.038	1599.44
	C11	20/09/2016	38.18	0.043	895.07
	F04	21/09/2016	23.28	0.019	1234.78
	F03	21/09/2016	54.16	0.041	1319.11
	CC	22/09/2016	19.13	0.014	1330.52
	L01	22/09/2016	60.52	0.070	859.81