



UNIVERSIDAD AUTONOMA DE BAJA CALIFORNIA

FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS

**PRODUCTIVIDAD ORGANICA PRIMARIA Y SU RELACION CON
LAS VARIABLES AMBIENTALES DE BAHIA DE LOS ANGELES, B.C.**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

PRESENTA

FRANCISCO DELGADILLO HINOJOSA



ENSENADA, B. C.

NOVIEMBRE DE 1992

RESUMEN

Se investigó la variabilidad de corto periodo de la productividad orgánica primaria de una columna de agua de 10 m de profundidad en Bahía de los Angeles. Durante verano e invierno se efectuaron dos series de tiempo de 8 días midiendo temperatura, salinidad, clorofila *a* y nutrientes con una frecuencia de muestreo de dos horas. Simultáneamente durante las horas de luz se estimó la productividad orgánica primaria con el método de ^{14}C . La productividad integrada diaria promedio (PID) fue de 0.95 y de 1.40 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ en verano e invierno respectivamente. La mayor variabilidad de corto periodo ocurrió en invierno cuando las condiciones ambientales favorecieron el desarrollo de un florecimiento del dinoflagelado *Gymnodinium splendens*. Se utilizó un análisis de regresión con componentes principales para evaluar la importancia relativa de cada una de las variables ambientales en explicar la variabilidad de la productividad. Los resultados de este análisis indican que del 60 al 85% de la variación de la productividad puede ser atribuida a las variables NO_3 , temperatura, clorofila *a* e irradiancia (E_0). En la escala diurna E_0 explicó la mayor parte de la variabilidad de la productividad mientras que los nitratos fueron importantes a escalas >1 dfa. Durante el verano la productividad es controlada por la disponibilidad de NO_3 , mientras que la capacidad fotosintética por la disponibilidad de luz. En invierno la Clorofila *a* y la irradiancia contribuyeron significativamente en explicar la variabilidad de la productividad a escala diurna mientras que los nutrientes y las propiedades ópticas a escalas >1 dfa. La mezcla de la columna fue muy importante en controlar la disponibilidad de nitratos durante el verano. En invierno la variación de los nitratos estuvo controlada por procesos advectivos, sin embargo fueron un orden de magnitud mayores. La producción anual de carbono se estimó de 345-511 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}$, lo cual ubica a Bahía de los Angeles entre los ecosistemas marinos más productivos del mundo.

Productividad Orgánica Primaria y su Relación
con las Variables Ambientales de
Bahía de los Angeles, B.C.

TESIS

QUE PRESENTA:

Francisco Delgadillo Hinojosa

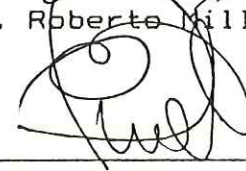
APROBADO POR:


M.C. Gilberto Gaxiola Castro


M.C. Ramón Cajal Medrano


M.C. Roberto Millán Nuñez


Dr. José A. Zertuche González


M.C. René Pinet Plascencia

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó como parte del proyecto "Cuerpos Costeros del Golfo de California" con financiamiento de la SEP bajo el convenio C-87-01-0137

Al M.C. Gilberto Gaxiola quien atinadamente dirigió esta tesis y al M.C. Ramón Cajal, M.C. Roberto Millán, Dr. José Zertuche y M.C. René Pinet por sus comentarios, sugerencias y críticas que contribuyeron a mejorar el escrito.

Al Oc. José Antonio Segovia por facilitar y promover el desarrollo académico y profesional del personal adscrito a sus proyectos de investigación.

A los realizadores de trabajo concreto de campo, laboratorio y de gabinete, generadores de muchas ideas previas a este trabajo; Oc. Antonio Segovia, M.C. Gilberto Gaxiola, Oc. Raúl Canino, Oc. Sergio Ibarra, Oc. Hector Castro, Oc. Albino Muñoz, Oc. César López, y Oc. Fernando Durand.

A la Oc. Casandra Anguiano por su asesoría y ayuda en la elaboración de figuras, tablas y procesamiento del texto. Al Oc. Sergio Larios por su colaboración en la impresión final.

A los estudiantes de Ciencias Marinas que participaron en el proyecto realizando su Servicio Social.

Dedicatoria a:

Isabel y Victorio

por enseñarme el camino

Casandra

por compartir la travesía

Casandrita

por enriquecer mi vida

Indice

1 INTRODUCCION	1
1.1 MARCO GENERAL	1
1.2 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA	2
2 MATERIALES Y METODOS	4
2.1 LOS DATOS	4
2.1.1 LUZ	4
2.1.2 VARIABLES FISICAS	8
2.1.3 VARIABLES BIOLOGICAS	9
2.2 PROCESAMIENTO ESTADISTICO.	14
2.2.1 EL METODO DE ANALISIS.	14
2.2.2 LA ESCALA DE LA PRODUCTIVIDAD	16
3 RESULTADOS.	18
3.1 VARIABLES FISICAS.	18
3.1.1 VARIABLES BIOLOGICAS	20
3.1.2 ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP).	21
3.1.3 MODELOS DE REGRESION	21
3.2 INVIERNO	32
3.2.1 VARIABLES FISICAS	32
3.2.2 VARIABLES BIOLOGICAS	34
3.2.3 ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP).	35
3.2.4 MODELOS DE REGRESION	37
4 DISCUSION	44
4.1 VERANO	47
4.2 INVIERNO	49
5 CONCLUSIONES	53
6 LITERATURA CITADA	54

LISTA DE FIGURAS

Fig. 1.- Localización del área de estudio.	5
Fig. 2.- Serie de tiempo de la irradiancia ambiental en BLA.	7
Fig. 3.- Curvas representativas de la relación Fotosíntesis vs. Irradiancia del verano de 1986. a) 1 de septiembre. b) 2 de septiembre.	12
Fig. 4.- Relación entre la PIH medida en los experimentos de productividad en el campo y la PIH calculada usando la curva PE y el perfil de luz.	13
Fig. 5.- Serie de tiempo de variables físicas, biológicas y de disponibilidad de luz en BLA del 26 de agosto al 2 de septiembre de 1986. a) Temperatura b) Salinidad c) estratificación d) Nitratos e) Fosfatos f) Clorofila a g) Profundidad de la zona eufótica h) Coeficiente de atenuación de la luz difusa. La línea une los promedios para las horas de luz y las barras representan una desviación estándar.	19
Fig. 6.- Relación de la Fotosíntesis (FOT) vs a) concentración de NO_3 , b) Temperatura.	25
Fig. 7.- a) Serie de tiempo de productividad integrada por hora (PIH) del 26 de agosto al 2 de septiembre de 1986. b) PIH contra Nitratos c) PIH vs temperatura.	26
Fig. 8.- a) Serie de tiempo de la Razón de Asimilación (PB) del 26 de agosto al 2 de septiembre de 1986. b) PB vs estabilidad c) PB contra Nitratos d) PB vs K. El # dentro de la figura se refiere al día de la serie de tiempo. 1 = día 1.	28
Fig. 9.- a) Serie de tiempo de la productividad integrada diaria (PID) del 26 de agosto al 2 de septiembre de 1986. b) PID vs estratificación c) PID vs nitratos d) PID contra temperatura. El # dentro de la figura se refiere al día de la serie de tiempo. 1 = día 1.	29
Fig. 10.- Relación de los nitratos vs a) Temperatura b) Estratificación durante el verano de 1986. El # dentro de la figura se refiere al día de la serie de tiempo.	31
Fig. 11.- Serie de tiempo de variables físicas, biológicas y de disponibilidad de luz en BLA del 26 de febrero al 5 de marzo de 1987. a) Temperatura b) Salinidad c) estratificación d) Nitratos e) Fosfatos f) Clorofila a g) Profundidad de la zona eufótica h) Coeficiente de atenuación de la luz difusa. La línea une los promedios para las horas de luz y las barras representan una desviación estándar.	33
Fig. 12.- Relación de la Fotosíntesis (FOT) vs clorofila a durante el Invierno de 1987.	39
Fig. 13.- a) Serie de tiempo de la productividad integrada por hora (PIH) del 26 de febrero al 5 de marzo de 1987. b) PIH contra clorofila a.	39
Fig. 14.- a) Serie de tiempo de la Razón de Asimilación (PB) del 26 de febrero al 5 de marzo de 1987. b) PB vs nitratos.	41
Fig. 15.- a) Serie de tiempo de la productividad integrada diaria (PID) del 26 de febrero al 5 de marzo de 1987. b) PID vs nitratos c) PID contra Zeu.	42
Fig. 16.- Relación de la Fotosíntesis vs Estabilidad en invierno.	43
Fig. 17.- Relación de los nitratos vs a) estabilidad b) temperatura c) salinidad durante el invierno de 1987. El # dentro de la figura se refiere al día de la serie de tiempo.	43

LISTA DE TABLAS

Tabla I.- Componentes principales de la matriz de variables ambientales del verano de 1986.	22
Tabla II.- Modelos de regresión de fotosíntesis vs variables ambientales en Bahía de los Angeles durante el verano de 1986.	23
Tabla III.- Predictores y descomposición de la contribución relativa (%) de la varianza explicada por los modelos de regresión del verano de 1986.	23
Tabla IV.- Componentes principales de la matriz de variables ambientales del invierno de 1987.	36
Tabla V.- Modelos de regresión de fotosíntesis vs variables ambientales en Bahía de los Angeles durante el invierno de 1987.	38
Tabla VI.- Predictores y descomposición de la contribución relativa (%) de la varianza explicada por los modelos de regresión del invierno de 1987.	38
Tabla VII.- Productividad orgánica primaria y su relación con variables ambientales en diversos ambientes marinos.	45
Tabla VIII.- Productividad integrada anual (PIA) de Bahía de los Angeles comparada con otros sistemas marinos del mundo.	52

1 INTRODUCCION

1.1 MARCO GENERAL

El Golfo de California posee una gran cantidad de recursos naturales y características oceanográficas particulares que en los últimos años ha motivado el desarrollo de diferentes investigaciones enfocadas hacia el logro de un mayor entendimiento de este ecosistema. Gran parte de estos esfuerzos han sido dirigidos al estudio de aspectos físicos y ecológicos de ocurrencia temporal y espacial de gran escala (Lara-Lara *et al*, 1984; Badan-Dangon *et al*, 1985; Baumgartner y Christensen, 1985; Baumgartner *et al*, 1985; Robles y Marinone, 1987; Valdez-Holguin y Lara-Lara, 1987; Hamman *et al*, 1988; Navarro-Olache, 1989; Souza, 1991). Sin embargo, la información generada sobre la variabilidad de las características físicas y ecológicas de período corto (<15 días) son escasas. Recientemente la Universidad Autónoma de Baja California ha generado los primeros datos al respecto (Castro-Montoya, 1988; Ibarra-Sañudo, 1988; Santamaría, 1988; Durand-Sarmiento, 1989; López-Valdez, 1989; Canino-Herrera *et al*; 1990, Bustos-Serrano, 1991; Santamaría y Millán-Nuñez, 1991; Muñoz-Barbosa *et al*, 1991). Estos estudios se han llevado a cabo en la zona costera de Baja California, en la región central del golfo donde se encuentran las islas y se ha demostrado que es una zona muy dinámica.

Por otra parte, la mayoría de los reportes que incluyen información sobre nutrientes, invariablemente muestran que las concentraciones más altas se detectan en la región de las islas (Alvarez-Borrego *et al*, 1978; Valdez-Holguin y Lara-Lara, 1987; Alvarez-Borrego y Gaxiola-Castro, 1988), y en general, hay una tendencia de incremento en la concentración de nutrientes superficiales desde la boca del golfo hacia la región de las islas (Alvarez-Borrego, 1983; Alvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). Esta distribución es explicada en términos de la fuerte mezcla que se produce en esa área. Consistente con la distribución de nutrientes, se ha encontrado que las tasas de producción primaria son mayores en la cercanía de las islas (Zeitschel, 1969; Valdéz-Holguin y Lara-Lara, 1987; Alvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991), por lo tanto es posible que la productividad total del golfo esté muy influenciada por los procesos de mezcla en ésta región.

1.2 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Simpson y Hunter (1974) han propuesto un modelo de mezcla en los mares someros. La base de este modelo reside en la competencia de dos procesos físicos: la tendencia de la columna de agua a estratificarse debido al flujo de calor y por otra parte la tendencia a mezclarse debido a la marea y el viento. En la literatura, también se mencionan otros procesos físicos que contribuyen a la variabilidad en la estabilidad vertical de la columna de agua como son surgencias, frentes, efectos de isla (Bowman, 1986). La mezcla vertical ha recibido especial atención porque ha sido considerada como uno de los factores más importantes que influyen la distribución vertical de los nutrientes y el fitopláncton (Balch, 1986). Recientemente las investigaciones se han dirigido a tratar de evaluar cómo la dinámica de la comunidad fitoplanctónica es afectada por procesos productores de turbulencia (Legendre y Demers, 1984; Demers *et al*, 1986). Por ejemplo, Denman y Gargett (1983) estimaron el intervalo de las escalas de espacio y tiempo para que el fitopláncton sea desplazado verticalmente por los remolinos turbulentos, movimientos de ondas internas, celdas de Langmuir y procesos de doble difusión, mientras que Demers *et al* (1986) hicieron una extensa revisión de los efectos de la mezcla vertical sobre el fitopláncton. Cuando se habla del efecto de la mezcla vertical sobre la productividad este no es directo sino que ocurre a través del control sobre los cambios del gradiente vertical de nutrientes y la exposición de las células a través del gradiente de luz en la columna de agua (Demers *et al*, 1986; Prézelin *et al*, 1991). En general, se ha observado que la más alta producción se encuentra en regiones donde los mecanismos físicos promueven la mezcla de agua subsuperficial rica en nutrientes a la zona eufótica. Las regiones de más baja productividad están con frecuencia caracterizadas por una gran estabilidad vertical promovida por una fuerte estratificación térmica (King, 1986; Verheye-Dua y Lucas, 1988).

Bahía de los Angeles (BLA) se encuentra en una área que es un buen ejemplo de una región hidrodinámica con una importante disipación de energía de los procesos productores de mezcla y se espera por tanto, posea una alta productividad primaria. En

esta bahía, el viento y la marea son los principales procesos que introducen energía al sistema y modifican las características de la columna (Canino-Herrera, *et al* 1990; Muñoz-Barbosa *et al*, 1991; Amador-Buenrostro *et al* 1991).

En ambientes estuarinos, la biomasa y la disponibilidad de luz y nutrientes han sido considerados como las variables ambientales que controlan la productividad (Cole y Cloern, 1984; De Madariaga y Orive, 1989; Erga, 1989). En Bahía de los Angeles estos factores se han caracterizado por mostrar una alta variabilidad de corto período. Esta variabilidad en la escala de horas a días se ha atribuido a procesos como el viento y la marea (Castro-Montoya, 1988; Durand-Sarmiento, 1989; Canino-Herrera, 1989; Muñoz-Barbosa, 1989). Una característica de la productividad en bahía de los Angeles es que es altamente variable. Además se ha atribuido a la mezcla vertical originada por el viento un efecto regulador de la variabilidad de la productividad (Canino-Herrera *et al* 1990; Muñoz-Barbosa *et al*, 1991). Sin embargo, no se ha intentado explicar la variabilidad de la productividad orgánica primaria (POP) en esta región en términos de los agentes proximales controlados por los procesos de mezcla como son la disponibilidad de luz y de nutrientes. El objetivo de este trabajo es evaluar la variabilidad de corto período de la POP y relacionarla a la variabilidad ambiental en Bahía de los Angeles un sistema del Golfo de California.

2 MATERIALES Y METODOS

2.1 LOS DATOS

La mayoría de la información utilizada en este trabajo fue generada en el proyecto "Cuerpos Costeros del Golfo de California" del Instituto de Investigaciones Oceanológicas. Este proyecto pretendió estudiar la variabilidad hidrológica de corto período utilizando series de tiempo (9-10 días) en Bahía de los Angeles, Baja California (Fig. 1). En una estación fija al Norte de la bahía se estudió una columna de agua de 10 m. En este trabajo se utilizaron las series de tiempo de temperatura ($T^{\circ}\text{C}$), salinidad ($\text{S}^{\circ}/\text{oo}$) nitratos (NO_3^-), fosfatos (PO_4^-), clorofila a (cla) y productividad orgánica primaria (POP) del verano de 1986 e invierno de 1987. Los detalles de los muestreos y parte de los resultados han sido presentados por Castro-Montoya (1988), Ibarra-Sañudo (1988), Lopez-Valdez (1989), Durand-Sarmiento (1989), Canino-Herrera *et al* (1990) y Muñoz-barbosa *et al* (1991). A continuación se hará una descripción de los métodos de procesamiento:

2.1.1 LUZ

La irradiancia ambiental y en el interior del agua se determinó con un fotómetro Kahlsico 268WA310. Tanto en verano como en invierno las mediciones se hicieron a intervalos irregulares a lo largo del día durante las series de tiempo. Con los datos de cada período se generó una curva de irradiancia promedio diaria al ajustar la ecuación :

$$E_A = E_{MAX} * \left(\text{SEN} \left(\left(\frac{\pi}{12} \right) * t + 30 \right) \right)^3$$

Donde: E_A = Irradiancia ambiental ($\text{W} * \text{m}^{-2}$)

t = tiempo en horas

E_{max} = irradiancia máxima ($\text{W} * \text{m}^{-2}$)

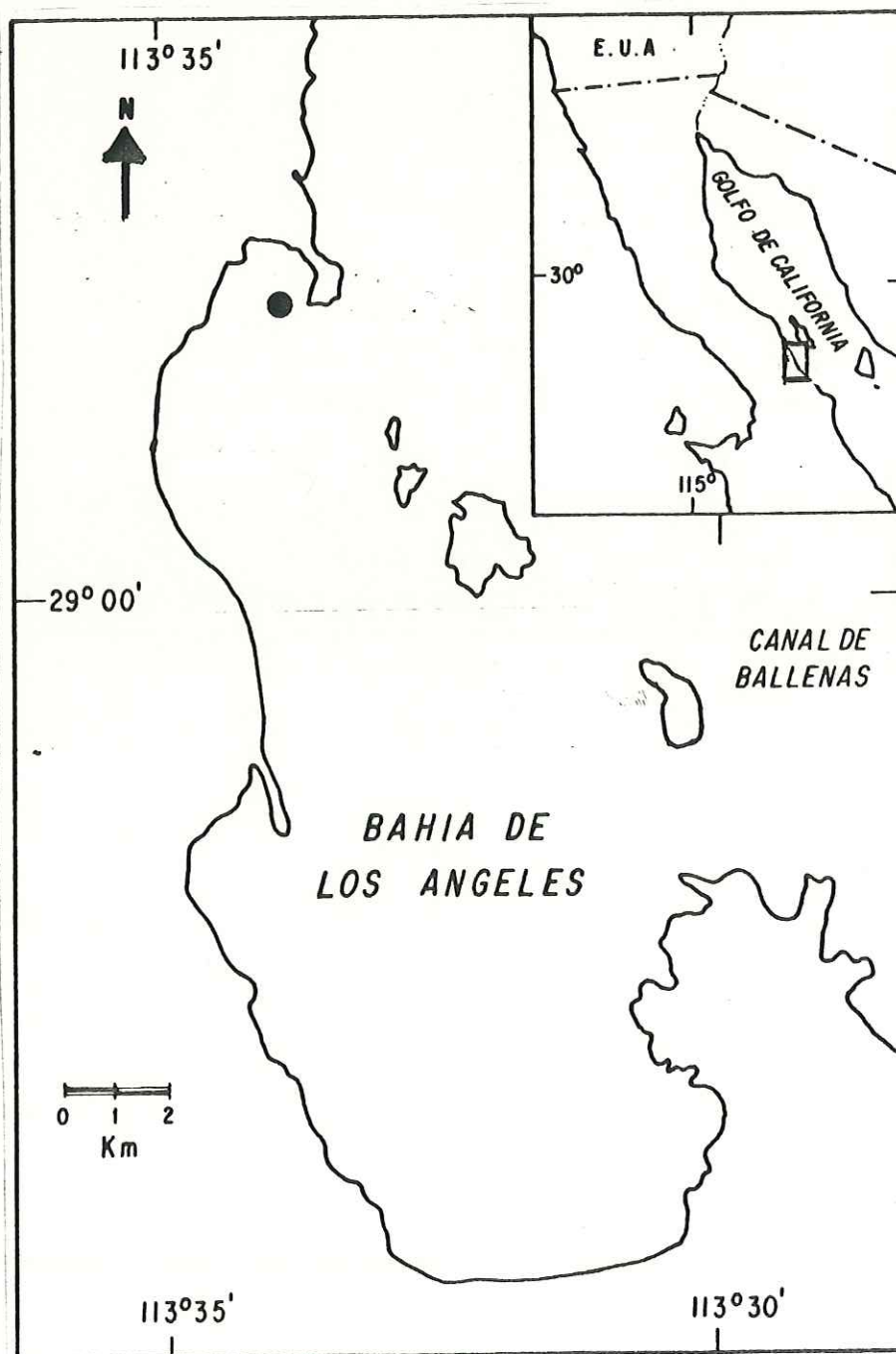


Fig. 1.- Localización del área de estudio.

Como ejemplo se muestran los datos y la curva ajustada con la información de invierno (fig 2). Esta curva se utilizó para todos los días debido a que las condiciones de nubosidad fueron mínimas ($r^2 = .98$) presentándose días muy claros y se supone, por tanto, que en el intervalo de 9 días que duraron los experimentos no hubo cambio en la irradiancia total diaria. Durante el verano la variabilidad en la irradiancia fue mucho menor. La razón entre E_0/E_a se encontró que en Bahía de los Angeles fue igual a 0.47. Este valor es similar al que utilizan Parsons *et al* (1984).

Durante los experimentos de producción orgánica primaria (POP) se midió el perfil de luz y se ajustó la ecuación de atenuación exponencial de la luz con la profundidad de la forma:

$$E_z = E_0 * e^{(-Kz)}$$

Donde: E_z = Irradiancia descendente a la profundidad z

E_0 = Irradiancia descendente inmediatamente abajo de la superficie del mar.

K = Coeficiente de atenuación de la luz descendente.

z = profundidad

de esta ecuación se calculó el coeficiente de atenuación vertical de la luz (K). Para los instantes en que no se contó con mediciones directas del perfil de luz, K se calculó a partir de la relación

$$K = \frac{1.7}{D_s}$$

donde D_s = lectura de la profundidad del disco de secchi (m).

El perfil de luz para la columna de agua se generó con el valor de K de la ecuación 3, el valor de 0.47 de la razón E_0/E_a y sustituyendo en la ecuación :

$$E_z = 0.47 * E_a * e^{(-Kz)}$$

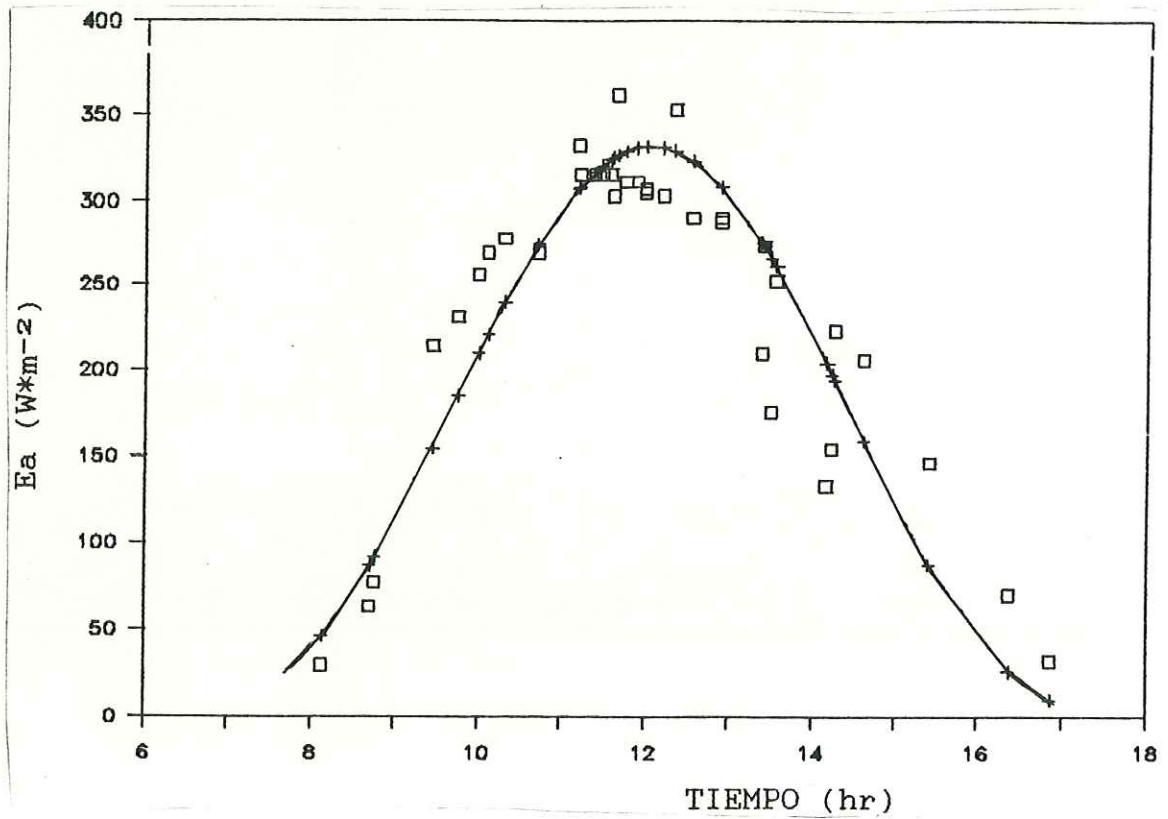


Fig. 2.- Serie de tiempo de la irradiación ambiental en BLA. Los puntos corresponden a los datos de irradiación colectados del 26 de febrero al 5 de marzo de 1987 y la curva representa el ajuste de la ecuación 1.

La profundidad de la zona eufótica (Z_{eu}) se calculó de acuerdo a Parsons *et al* (1984) :

$$Z_{eu} = \frac{4.6}{K}$$

2.1.2 VARIABLES FISICAS

La temperatura y la salinidad se registraron de manera semicontinua con un intervalo de muestreo de 2 horas a 0.5 y 10 m de profundidad durante las series de tiempo. La precisión de las mediciones fueron de 0.1°C y 0.003‰, respectivamente. Con el objeto de eliminar las variaciones de corto período de las series de temperatura y salinidad se usó un filtro de 6 hs con el método del promedio móvil. Cuando estas variables se relacionaron con la productividad integrada se utilizaron los promedios de la temperatura y salinidad para la columna de agua.

Para medir la estabilidad de la columna de agua se calcula la energía potencial (EP) requerida para homogenizar verticalmente la capa superficial hasta una profundidad $-Z_0$ (Simpson y Hunter, 1974) :

$$EP = \int_z^0 g(\hat{\rho} - \rho) Z dZ$$

$$\hat{\rho} = \frac{1}{(-Z)} \int_z^0 \rho dZ$$

Donde: EP = Energía Potencial ($J \cdot m^{-3}$)

g = aceleración de la gravedad ($9.8 \text{ m} \cdot \text{s}^{-2}$)

Z = Profundidad (m).

ρ y $\hat{\rho}$

= densidad y densidad promedio de la capa superficial

Z_0 = profundidad a la cual la capa superficial estará bien mezclada.

Este cálculo proporciona una medida cuantitativa de la estructura de la columna de agua. Para un sistema bien mezclado verticalmente $EP = 0 \text{ J}\cdot\text{m}^{-3}$.

En este estudio se generó una serie de tiempo de EP al utilizar una aproximación a la ecuación 6 (Nelson *et al*, 1989). Suponiendo que la densidad se incrementa linealmente con la profundidad, entonces :

$$EP = \frac{1}{12} g \Delta \rho Z_0^2$$

$$\Delta \rho = \rho(Z_0) - \rho(0)$$

Donde:

$\rho(0)$ = densidad en la superficie

$\rho(Z_0)$ = densidad a 10 m de profundidad

EP = energía potencial (J/m^2)

Otra medida de la estabilidad de la columna de agua utilizada fue el gradiente de densidad ($\Delta\rho/\Delta Z$) dado en kg/m^4 . A medida que este valor se aproxima a cero el sistema se encuentra bien mezclado.

2.1.3 VARIABLES BIOLÓGICAS

NUTRIENTES Y BIOMASA FITOPLANTÓNICA.

Los nitratos, fosfatos y clorofila *a* se obtuvieron de igual forma que la temperatura y salinidad. De las series de tiempo originales se eliminó las frecuencias mayores de 6 horas sacando el promedio móvil. Cuando se relacionó los nutrientes y la biomasa con la productividad integrada espacialmente se utilizó la concentración integrada para la columna de agua.

PRODUCTIVIDAD ORGANICA PRIMARIA (POP).

En ambas estaciones del año se midió la POP efectuando dos tipos de experimentos básicos:

a) series de tiempo a lo largo del día (7:00-18:00 hs) a dos profundidades con incubaciones de aproximadamente 2 horas.

b) determinación de la productividad en la columna de agua a cinco profundidades correspondientes al 100, 50, 25, 10, y 1% de E_0 .

Estos experimentos se alternaron con mediciones superficiales de POP alrededor del medio día. Se contó con un total 83 determinaciones de POP ($\text{mgC}/\text{m}^3/\text{h}$) de ambos períodos en Bahía de los Angeles.

ESTIMACION DE LOS PARAMETROS α Y P_m

La productividad medida en cada uno de los experimentos a y b se graficó contra E_z y se obtuvo una curva fotosíntesis-irradiancia (PE). Para estimar los valores de α y P_m de la ecuación hiperbólica (Platt y Jassby, 1976) se usó un ajuste de mínimos cuadrados no lineal de Quasi-Newton :

$$P_z = P_m * \text{Tanh}\left(\alpha * \frac{E_z}{P_m}\right)$$

Donde: P_m = productividad organica primaria máxima ($\text{mgC}/\text{m}^3/\text{h}$).

α =

pendiente de la curva PE ($\text{mgC}/\text{m}^3/\text{W}^*h$)

Keller (1988) ha mostrado la utilidad de esta ecuación. En la fig. 3 se muestran curvas hiperbólicas típicas ajustadas a los datos de POP del verano de 1986. Este procedimiento se aplicó a la información de ambos períodos y el coeficiente de determinación (r^2) osciló entre 0.79 y 0.98. De esta forma, para cada día se obtuvo un valor de α y P_m promedio. Sin embargo, los días que no fue posible construir la curva PE se utilizó un valor promedio de α de la curva PE generada a partir de todos los datos de POP y la irradiancia para esa estación del año. Para días consecutivos se interpoló linealmente (Keller y Riebesell, 1989) y los valores de productividad máxima medida se igualaron con P_m . Debe quedar claro, que esto puede producir una subestimación, ya que no existe una forma de asegurar que la productividad medida es la productividad máxima para ese día. Esto se puede hacer determinando curvas PE para muestras extraídas de diferentes profundidades.

PRODUCTIVIDAD INTEGRADA POR HORA (PIH)

Los datos de irradiancia (ec. 1) y el coeficiente de atenuación de la luz (K) se utilizaron para generar un perfil de luz en la columna de agua cada 2 horas (ec. 4). Este perfil de luz en conjunto con los parámetros α y P_m se usaron para calcular la productividad (ec. 9) cada 0.5 m hasta una profundidad máxima de 10 m. El perfil de productividad se integró numéricamente con la profundidad (método del trapecio) y se obtuvo la productividad integrada por hora ($\text{mgC}/\text{m}^2/\text{h}$). El acuerdo entre la PIH medida durante los experimentos de campo (Canino-Herrera et al 1991; Muñoz-Barbosa et al 1991) y la PIH calculada de esta forma fue alto (fig. 4; $r^2 = 0.85$). Por tanto, los valores de PIH calculados se consideran, a lo largo de este trabajo, como PIH observada.

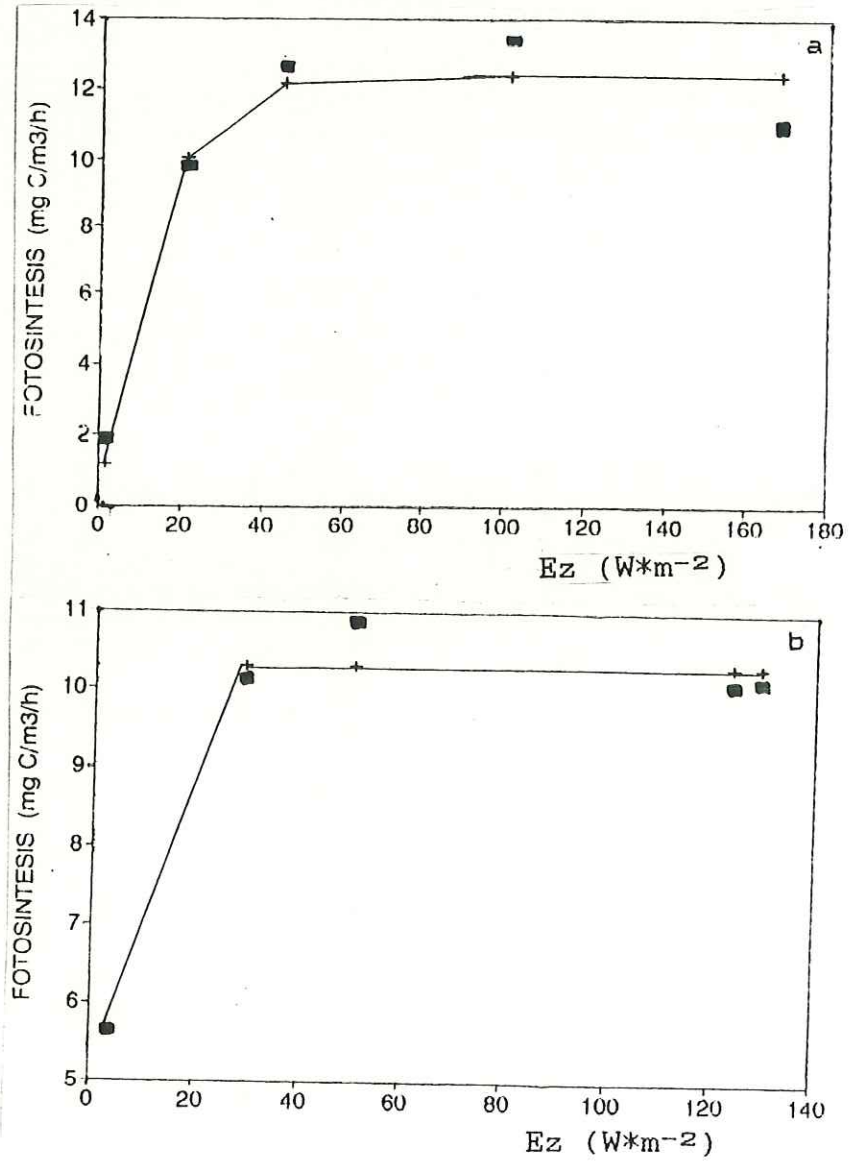


Fig. 3.- Curvas representativas de la relación Fotosíntesis vs. Irradiancia del verano de 1986. a) 1 de septiembre. b) 2 de septiembre.

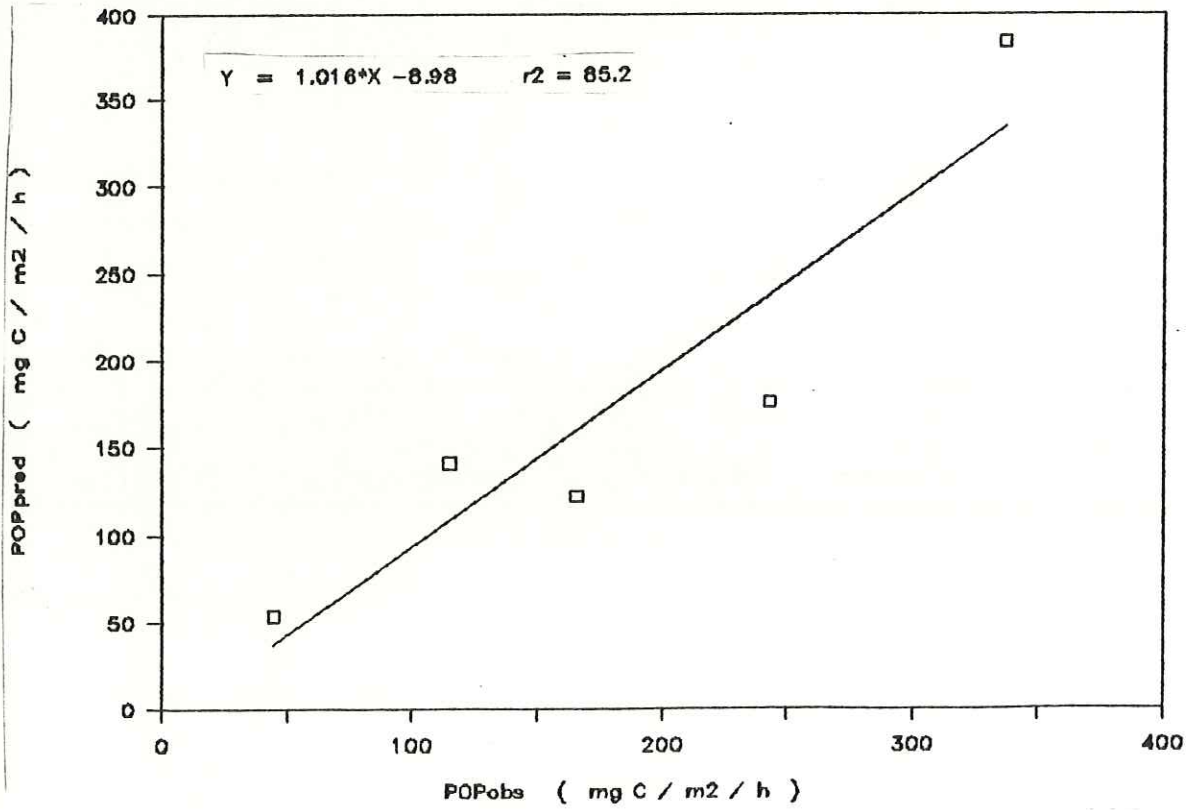


Fig. 4.- Relación entre la PIH medida en los experimentos de productividad en el campo y la PIH calculada usando la curva PE y el perfil de luz.

PRODUCTIVIDAD INTEGRADA DIARIA (PID)

Los datos de productividad por unidad de área por hora (PIH) se integraron numéricamente con respecto al tiempo para obtener la productividad integrada diaria ($\text{mgC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$). Se supone que para periodos de incubación de 4 horas o más, la estimación esta más cercana de la fotosíntesis neta que de la gruesa (Mague *et al*, 1980) mientras que para periodos de incubación de menos de 2 horas se mide la fotosíntesis gruesa (Marra, 1981). Por tanto, las estimaciones de PID que se presentan en este trabajo se aproximan a la productividad gruesa debido a que se basan en incubaciones con ^{14}C de período corto (~ 2 horas).

PRODUCTIVIDAD INTEGRADA ANUAL (PIA)

Con el propósito de realizar algunas comparaciones de la productividad de Bahía de los Angeles con otros sistemas marinos se calculó la productividad integrada anual. Como una primera aproximación se utilizó el promedio de PID tanto de invierno como de verano, se multiplicaron por 365 días y se obtuvo un intervalo de la PIA ($\text{gC}/\text{m}^2/\text{año}$).

2.2 PROCESAMIENTO ESTADISTICO.

2.2.1 EL METODO DE ANALISIS.

Los valores de productividad sólo tienen sentido cuando se identifican los factores más importantes que la controlan. Una forma de establecer esta relación se ha efectuado a través de la experimentación en laboratorio en la cual se sujetan las poblaciones fitoplanctónicas a condiciones controladas y se varían una o dos variables ambientales, generalmente relacionadas a nutrientes, luz o temperatura. El problema surge cuando se pretende manipular más de tres variables, la situación resulta impráctica (Kalff y Knoechel, 1978). En contrapartida, la identificación de mecanismos específicos de control de la productividad en los estudios de campo, donde se tienen condiciones en constante cambio sólo es posible bajo condiciones excepcionales (Tilzer, 1989). Es difícil separar el efecto individual de cada variable ambiental sobre la productividad debido a que existen relaciones muy estrechas entre algunas de ellas. Por ejemplo, si

la productividad es alta y la tasa de producción de biomasa es mayor que la tasa de pastoreo más la tasa de sedimentación del fitopláncton, el efecto neto será de acumulación de biomasa en la columna de agua (Legendre, 1990). Este incremento en biomasa trae como consecuencia un efecto sobre el campo de luz en la columna (Megard *et al*, 1979). Por lo tanto, es necesario aplicar una herramienta analítica que permita evaluar la contribución relativa de cada una de las variables ambientales en explicar la variabilidad de la productividad.

Una ventaja de la regresión con componentes principales (RCP) es que elimina el problema de la colinealidad entre variables y además provee un método para evaluar la importancia de las variables ambientales para estimar la productividad del fitopláncton (Keller, 1989). Por otra parte, una desventaja de la RCP es que a falta de una información a priori el éxito de esta técnica es producto de la correlación y no de una relación causa efecto verdadera. Afortunadamente existe buena documentación respecto al efecto de las variables físicas, biológicas y luz que afectan y controlan la productividad fitoplanctónica. Enseguida se describirá detalladamente el procesamiento estadístico.

Las variables se seleccionaron como representantes de tres tipos de factores que en la literatura frecuentemente se menciona que controlan la POP: variables físicas, biológicas y disponibilidad de luz. En este estudio se utilizaron 10 variables: temperatura, salinidad, gradiente de densidad ($\Delta\rho$), energía potencial (EP), nitratos (NO_3), fosfatos (PO_4), clorofila a (Cl_a), coeficiente de atenuación de la luz (K), profundidad de la zona eufótica (Z_{eu}), irradiancia (E).

Una situación común de las series de tiempo de variables ambientales es que presentan alta correlación. Esto impide que se utilicen directamente en análisis de regresión como variables independientes.

Con la intención de a) eliminar problemas de colinealidad y de b) reducir la dimensionalidad del análisis a variables que se relacionen con la disponibilidad de luz o procesos físicos y biológicos se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales (ACP) con estas diez variables. La base del ACP fue una matriz de correlación de las

variables originales agrupadas de acuerdo a la escala de productividad adecuada para esos datos. Por ejemplo, si los componentes se iban a relacionar con la producción por unidad de volúmen por hora ($\text{mgC}/\text{m}^3/\text{h}$) se utilizaron las concentraciones de NO_3 , PO_4 y Cla por unidad de volúmen. Si los componentes se iban a relacionar con la productividad integrada para la columna de agua ($\text{mgC}/\text{m}^2/\text{h}$) se usó la concentración integrada de NO_3 , PO_4 y Cla, así como los promedios de T°C , S°/oo para esa columna. De la misma forma, cuando la escala de productividad fue $> 1\text{día}$ ($\text{mgC}/\text{m}^2/\text{día}$) se utilizó el promedio de las variables ambientales durante las horas de luz de 6 a 18 horas durante el verano y de 6 a 16 horas en el invierno. El número de componentes retenidos se determinó usando los siguientes criterios: a) el número mínimo de componentes debe retener $>90\%$ de la varianza contenida en el conjunto original de datos; b) el eigenvalor más pequeño que se obtenga será >1 (Massart *et al*; 1988).

Cada componente recibió un nombre de acuerdo a la variable con más alta carga. Entre más alto el valor de la carga esa variable contribuye más al componente. Posteriormente se realizó un Análisis de Regresión Múltiple (ARM) utilizando a la productividad como variable dependiente y los componentes principales como variables independientes. Para determinar cuantos y cuales CP'S incluir en el modelo se usó un procedimiento de ARM por pasos. El modelo ARM puede ser utilizado con propósitos predictivos. Sin embargo, la intención del ARM en este trabajo fue tratar de estimar cuantitativamente la contribución relativa de cada una de las variables independientes (variables ambientales) en explicar la varianza de la variable dependiente (la productividad).

2.2.2 LA ESCALA DE LA PRODUCTIVIDAD

No todos los métodos que miden POP se refieren a la misma escala de tiempo (Harris, 1986; Platt *et al*, 1989) y se debe a que la productividad esta muy lejos de mostrar un comportamiento constante en espacio y tiempo. Por lo tanto cuando se habla de variables que controlan la productividad también es necesario prestar atención a la escala de la variable que ejerce un supuesto efecto sobre POP. Por ejemplo, en

Bahía de los Angeles se midió la productividad utilizando un método *in vitro* -el método del ^{14}C - y las estimaciones se reportan aquí en 4 unidades diferentes: por unidad de volumen por hora (FOT), por unidad de área por hora (PIH), por unidad de clorofila por hora (PB) y por unidad de área por día (PID). También se presenta una extrapolación, la productividad orgánica primaria anual (PIA). FOT refleja variabilidad de POP tanto en la escala vertical (espacio) como de tiempo. PIH y PID representan un promedio de la productividad de la columna de agua variando en el tiempo. En estas estimaciones de la productividad está implícito el efecto de la biomasa presente en la columna de agua. La biomasa del fitopláncton puede variar por a) adaptaciones a condiciones de luz y sombra (Falkowski, 1981); b) incrementarse la productividad (King, 1986); c) sedimentación; d) pastoreo (Legendre, 1990); e) advección (Demers *et al*, 1986). Estos efectos de la biomasa sobre la productividad se reducen normalizando con respecto a la clorofila (PB).

3 RESULTADOS.

3.1 VARIABLES FISICAS.

Una descripción completa del comportamiento de la temperatura y la salinidad durante el verano de 1986 en Bahía de los Angeles ha sido dado por Sañudo-Ibarra (1988). En este trabajo se presenta sólo el comportamiento de estas variables durante las horas de luz y a lo largo del período de estudio.

TEMPERATURA

La temperatura promedio de la columna de agua mostró valores mínimos de 27°C al inicio y al final del muestreo (fig. 5a). A partir del primer día la temperatura se incrementó significativamente (0.38°C/día) hasta alcanzar las máximas temperaturas (29.5 °C) el quinto día. Posteriormente la temperatura disminuyó con una tasa de descenso de 0.45 °C/día.

SALINIDAD

La salinidad promedio de la columna presentó valores mínimos de 35.30 (28 agosto) y máximo de 35.60 (1 septiembre). Los dos primeros días la salinidad promedio fue de 35.36 y disminuyó a 35.30 al tercer día (fig. 5b). A partir de esta fecha la salinidad se incrementó hasta alcanzar su máximo valor el séptimo día. Con base en el promedio y la desviación estándar de la salinidad (fig. 5b) se pudo establecer *a grosso modo* que los primeros cuatro días fueron diferentes de los cuatro restantes, por tanto puede considerarse que se presentaron bajas salinidades (<35.40) al principio del experimento y altas (>35.40) al final.

ESTRATIFICACION

EP promedio presentó valores máximos de 50 J*m⁻² y mínimos de 1 J*m⁻² (1 y 2 de septiembre) (fig. 5c). Si consideramos valores <10 J*m⁻² como condición de mezcla, entonces los primeros tres días la columna de agua presentó una mayor estratificación y a partir del cuarto día se mezcló casi completamente. El sexto día (31 de agosto) se presentó una ligera estratificación y por último se mezcló de nuevo (1 y 2 de septiembre).

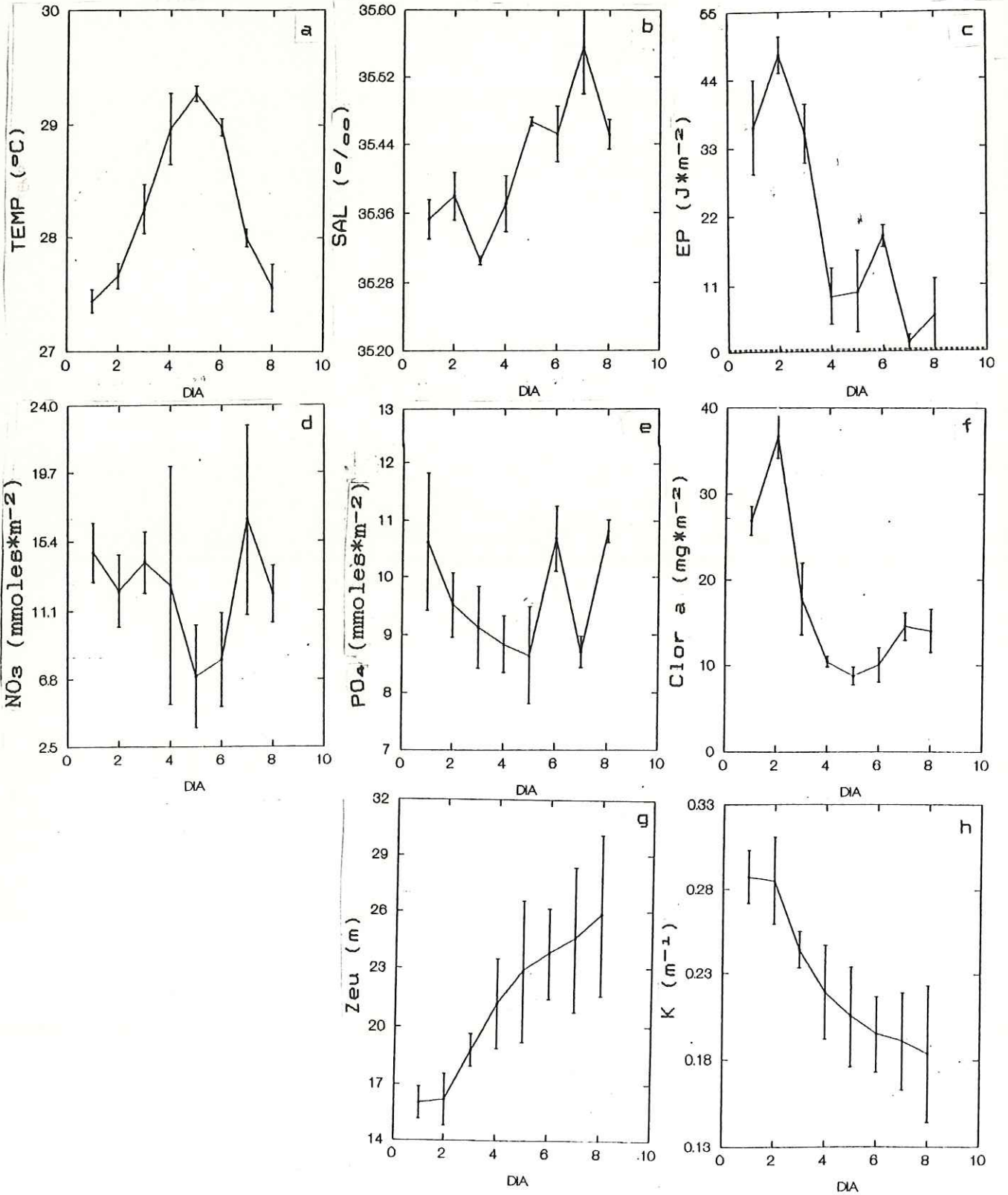


Fig. 5.- Serie de tiempo de variables físicas, biológicas y de disponibilidad de luz en BLA del 26 de agosto al 2 de septiembre de 1986. a) Temperatura b) Salinidad c) estratificación d) Nitratos e) Fosfatos f) Clorofila a g) Profundidad de la zona eufótica h) Coeficiente de atenuación de la luz difusa. La línea une los promedios para las horas de luz y las barras representan una desviación estándar.

3.1.1 VARIABLES BIOLÓGICAS

NUTRIENTES

La concentración de nitratos presentó valores promedio máximos de 12 $\text{mmoles}\cdot\text{m}^{-2}$ los primeros cuatro días y un posterior decremento en concentración el quinto y sexto día (fig. 5d). Por último, los dos últimos días se incrementó de nueva cuenta a promedios mayores de 11 $\text{mmoles}\cdot\text{m}^{-2}$. El fosfato, por el contrario, mostró valores promedio de 10 $\text{mmoles}\cdot\text{m}^{-2}$ el primer día y a partir de esta fecha una tendencia a disminuir hasta el quinto día (fig. 5e). Si consideramos los primeros cinco días, la tasa de descenso promedio en la concentración de fosfato fue aproximadamente de $0.65 \text{ mmoles}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$.

CLOROFILA A

Los primeros tres días (26-28 de agosto) se presentaron los valores promedio máximos de clorofila a (fig. 5f). En particular en el segundo se midieron concentraciones mayores de $38 \text{ mg}/\text{m}^2$. Los siguientes tres días (29-31 de agosto) se midieron las concentraciones más bajas ($8.0 \text{ mg}/\text{m}^2$) y por último se incrementó ligeramente hacia el final del período (1 y 2 de septiembre). Las concentraciones de los primeros dos días fueron de 2 a 3 veces mayores que el resto del período de estudio.

PROPIEDADES ÓPTICAS

El coeficiente de atenuación vertical de la luz difusa presentó los valores máximos los dos primeros días (0.29 m^{-1}). Posteriormente mostró una clara tendencia a disminuir hasta el final del período de muestreo (fig. 5h). La tasa promedio de disminución fue de $0.012 \text{ m}^{-1}\cdot\text{día}^{-1}$. Esto equivale que en promedio la profundidad de la zona eufótica se incrementó $1.2 \text{ m}/\text{día}$. El comportamiento de Z_{eu} fue completamente inverso a K (fig. 5g).

3.1.2 ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP).

La intención original fue que al efectuar el ACP, los componentes (CP) generados se agruparan de manera "natural" en tres tipos de variables: físicas, biológicas y de disponibilidad de luz. Esto no ocurrió así, por lo que cada componente se le asignó un nombre de acuerdo a la variable con la más alta carga.

Generalmente EP y $\Delta\rho$ tendieron a agruparse por lo que al CP que las contuvo se le denominó estratificación. De igual forma para K y Z_{eu} y al CP se le denominó propiedad óptica. Con base en el ACP realizado con las variables ambientales se generaron ocho diferentes nuevas variables independientes por definición, y que recibieron el nombre de: propiedades ópticas, estratificación, salinidad, temperatura, nitratos, fosfatos, clorofila a, irradiancia. El número de CPS retenidos osciló de 4 a 6 y la varianza explicada por el total de componentes para cada paquete de datos varió de 96.5 - 98% (tabla I).

El ACP fue sensible a la escala que se utilizó para introducir los datos ambientales. Por ejemplo, con los datos crudos la estratificación y las propiedades ópticas se agruparon en el CP1 de FOT. Sin embargo la estratificación se agrupó con la clorofila a integrada para la columna de agua en PIH. Mientras que para PID fue una variable muy importante (tabla I).

3.1.3 MODELOS DE REGRESION

En la tabla II se presenta un resumen de los modelos de regresión de la productividad vs las variables ambientales durante el verano de 1986 en Bahía de los Angeles. El número de datos disponibles para la generación del modelo osciló de 8 a 56 y el coeficiente de determinación (R^2) de 58.4% para la fotosíntesis por unidad de volumen ($\text{mgC}/\text{m}^3/\text{h}$) a 84.8% para PID ($\text{gC}/\text{m}^2/\text{d}$). Para propósitos de mayor claridad en la tabla III se presenta el nombre del predictor y su contribución relativa (%) en explicar la varianza de la productividad. En seguida se presenta una descripción de la relación entre productividad y las variables más representativas de cada componente principal.

Tabla I.- Componentes principales de la matriz de variables ambientales del verano de 1986. El # al final de la columna es la varianza retenida (%) del conjunto original de variables. El # en cada casilla es la contribución de cada componente.

VERANO			
FOT	PIH	PB	PID
41.7 ESTRATIFICACION + P. OPTICAS	21.0 P. OPTICAS	21.1 P. OPTICAS	52.1 ESTRATIFICACION + P. OPTICAS
12.7 PO ₄ =	12.3 PO ₄ =	12.3 PO ₄ =	19.7 PO ₄ = + °T
10.6 E _z	10.2 E _o	10.3 E _o	
7.0 S°/oo	11.3 S°/oo	11.4 S°/oo	11.1 S°/oo
14.9 NO ₃ ⁻ + °T	13.5 NO ₃ ⁻ + °T	13.5 NO ₃ ⁻ + °T	19.7 NO ₃ ⁻ + °T
9.9 Cl _a	ESTRATIFICACION + 27.9 Cl _a	ESTRATIFICACION + 27.9 Cl _a	
97.01%	96.53%	96.5%	98.0%

Tabla II.- Modelos de regresión de fotosíntesis vs variables ambientales en Bahía de los Angeles durante el verano de 1986. n= # de datos, R²= coeficiente de determinación.

MODELO	n	R ² (%)	p
FOT = 7.684-0.759*PC1 + 2.306*PC2 + 0.93*PC3 + 1.799*PC4	38	58.4	0.000
PIH = 72.829 + 12.934*PC2 + 23.336*PC5 - 6.889*PC3	56	70.0	0.000
PB = 5.019 +1.163*PC6 + 0.291*PC2 +0.678*PC8 + 1.23*PC5 -0.0324*PC3 - 1.505*PC7	56	79.0	0.000
PID = 0.947 + 0.214*PC2	8	84.8	0.001

PC1 = ESTRAT + P. OPTICAS

FOT (mgC/m³/h)

PC2 = NO₃⁻ + °T

PIH (mgC/m²/h)

PC3 = S°/∞∞

PC4 = Cl a

PB (mgC/mgcl a/h)

PC5 = E_o

PC6 = PROP. OPTICAS

PID (gC*m⁻²*d⁻¹)

PC7 = ESTRAT. + BIOMASA

PC8 = PO₄⁼ + °T

Tabla III.- Predictores y descomposición de la contribución relativa (%) de la varianza explicada por los modelos de regresión del verano de 1986. El valor al final de la columna es el coeficiente de determinación de cada modelo.

VERANO			
FOT	PIH	PB	PID
3.3 ESTRATIFICACION + P. OPTICAS		18.5 P. OPTICAS	
		6.3 PO ₄ ⁼ + °T	
	50.2 E _o	20.7 E _o	
5.1 S°/∞∞	4.3 S°/∞∞	1.4 S°/∞∞	
31.0 NO ₃ ⁻ + °T	15.5 NO ₃ ⁻ + °T	1.1 NO ₃ ⁻ + °T	84.8 NO ₃ ⁻ + °T
18.8 Cl a		30.9 ESTRATIFICACION + Cl a	
58.4%	70.1%	79.0%	84.8%

FOTOSINTESIS POR UNIDAD DE VOLUMEN POR HORA (FOT)

El modelo de regresión explicó el 58.4% de la varianza de FOT. Se requirieron cuatro predictores: estratificación + propiedades ópticas, salinidad, nitratos + temperatura y clorofila *a* (tabla II). Sin embargo, los componentes más importantes para explicar la varianza de FOT fueron nitratos + temperatura y clorofila *a* los cuales contribuyeron con 31 y 18.8% respectivamente (tabla III). De la relación de FOT vs nitratos se observa una clara tendencia de incremento de FOT con el aumento de la concentración de nitratos (fig. 6a). Por otra parte, la relación de FOT y la temperatura fue completamente inverso, es decir que valores altos de FOT se detectaron en aguas con menor temperatura, mientras que las tasas de fotosíntesis menores se encontraron en aguas más cálidas (fig. 6b).

PRODUCTIVIDAD INTEGRADA POR HORA (PIH)

PIH mostró una clara variación diurna con valores máximos durante las horas de mayor irradiación solar (10-14 horas) y mínimas en la mañana y tarde (fig. 7a). Valores $>100\text{mgC/m}^2/\text{h}$ se presentaron sólo al inicio (26 agosto) y al final del estudio (1 y 2 de septiembre). Del segundo al cuarto día PIH se mantuvo relativamente constante con valores máximos de $90\text{mgC/m}^2/\text{h}$. Posteriormente PIH mostró una tendencia a disminuir hasta presentar valores máximos de $60\text{mgC/m}^2/\text{h}$ el sexto día (31 de agosto).

El 70% de la varianza de PIH se explicó utilizando tres predictores: NO_3 + temperatura, irradiancia y salinidad. Las variables más importantes fueron irradiancia y nitratos + temperatura, las cuales contribuyeron con el 50.2% y 15.5 % respectivamente (tabla III). Las figs. 7 b,c muestran la relación de PIH contra el nitrato y la temperatura. Existe una cierta tendencia de aumento de PIH con concentraciones altas de nitratos. Por otra parte, la relación temperatura-PIH no es tan clara como temperatura-FOT, sin embargo se observa que PIH no alcanza valores tan altos a temperaturas cálidas, mientras que las tasas fotosintéticas máximas se alcanzaron en aguas más frías.

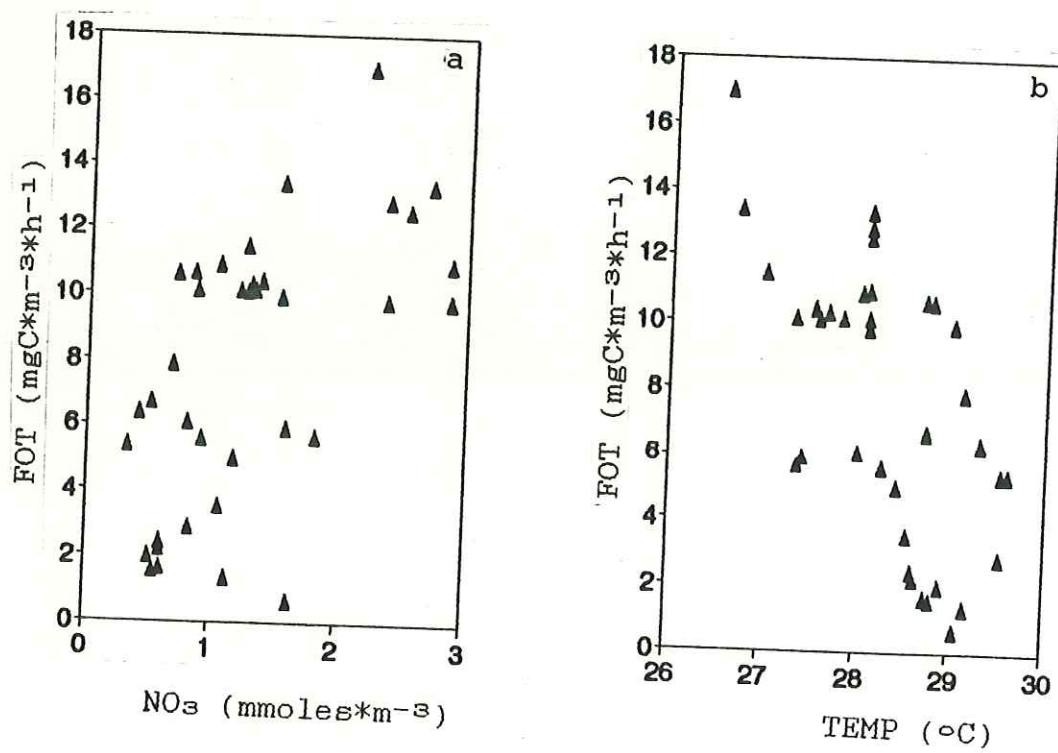


Fig. 6.- Relación de la Fotosíntesis (FOT) vs a) concentración de NO₃, b) Temperatura.

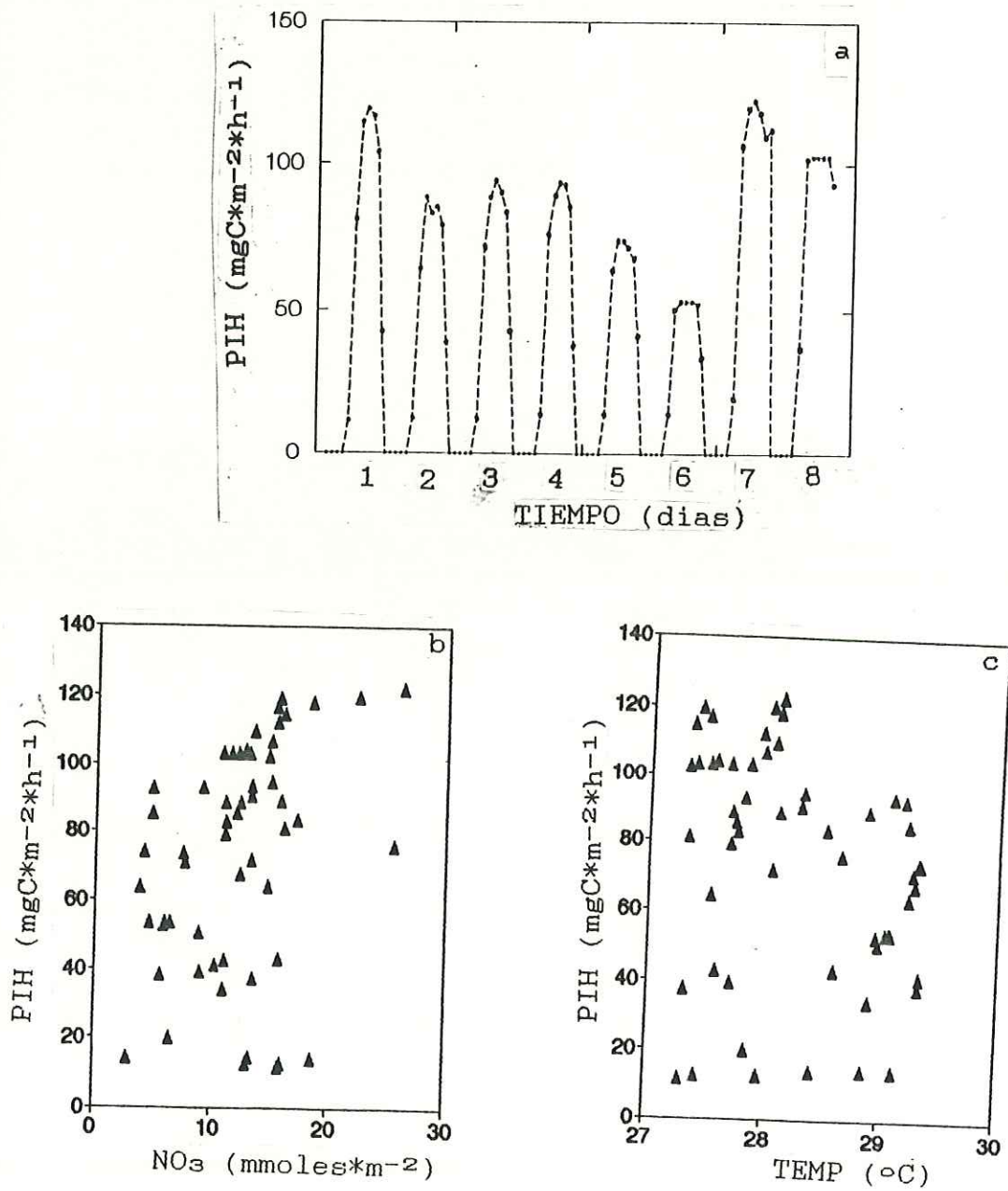


Fig. 7.- a) Serie de tiempo de productividad integrada por hora (PIH) del 26 de agosto al 2 de septiembre de 1986. b) PIH contra Nitratos c) PIH vs temperatura.

RAZON DE ASIMILACION INTEGRADA (PB)

PB presentó una variación diurna al igual que PIH (fig. 8a). Valores máximos de 8 mgC/mgCl/h se registraron sólo el cuarto día (29 de agosto) y al final del muestreo (1 y 2 de septiembre). Los primeros días del experimento (26 y 27 de agosto) se presentaron los valores promedio de PB más pequeños registrados en este estudio con 3.48 y 1.93 mgC/mgCl/h respectivamente. Posteriormente hubo un incremento de 4.2 a 7.2 mgC/mgCl/h del 28 al 30 de agosto. El 31 de agosto PB disminuyó hasta 4.75 mgC/mgCl/h, para finalmente aumentar a valores > 6.8 mgC/mgCl/h al final del período de estudio.

El modelo de regresión explicó el 79 % de la varianza de la razón de asimilación y requirió un total de 6 predictores (tabla III). Sin embargo, sólo las propiedades ópticas, irradiancia y estratificación + biomasa fueron los más importantes los cuales contribuyeron con 18.5%, 20.7% y 30.9% respectivamente (tabla III). La razón de asimilación disminuyó cuando los valores de EP se incrementaron (fig. 8b). También PB se incrementó conforme K disminuyó (fig. 8d). Los valores mayores de la razón de asimilación se registraron con los valores menores del coeficiente de atenuación de la luz.

PRODUCTIVIDAD INTEGRADA DIARIA (PID)

De igual forma que PIH, los valores mayores de 1.0 gC/m²/d se presentaron el primer, el séptimo y el octavo día (fig. 9a). Del segundo al cuarto día PID se mantuvo relativamente constante y después disminuyó hasta alcanzar el mínimo (0.5 gC/m²/d) el sexto día (31 de agosto). La tasa fotosintética promedio de la serie fue de 0.94 gC/m²/d y una desviación estándar de 0.23 gC/m²/d.

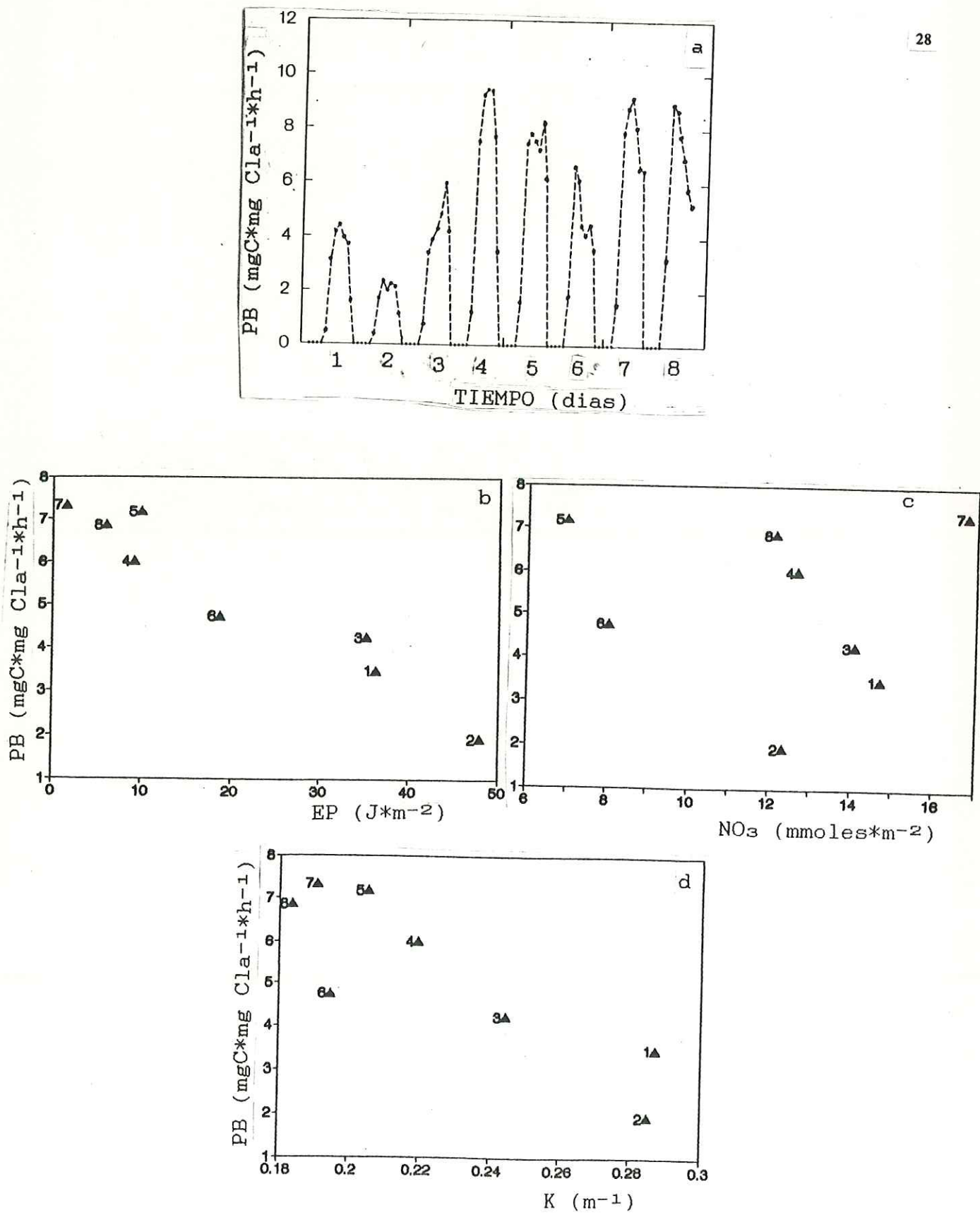


Fig. 8.- a) Serie de tiempo de la Razón de Asimilación (PB) del 26 de agosto al 2 de septiembre de 1986. b) PB vs estabilidad c) PB contra Nitratos d) PB vs K. El # dentro de la figura se refiere al día de la serie de tiempo. 1 = día 1.

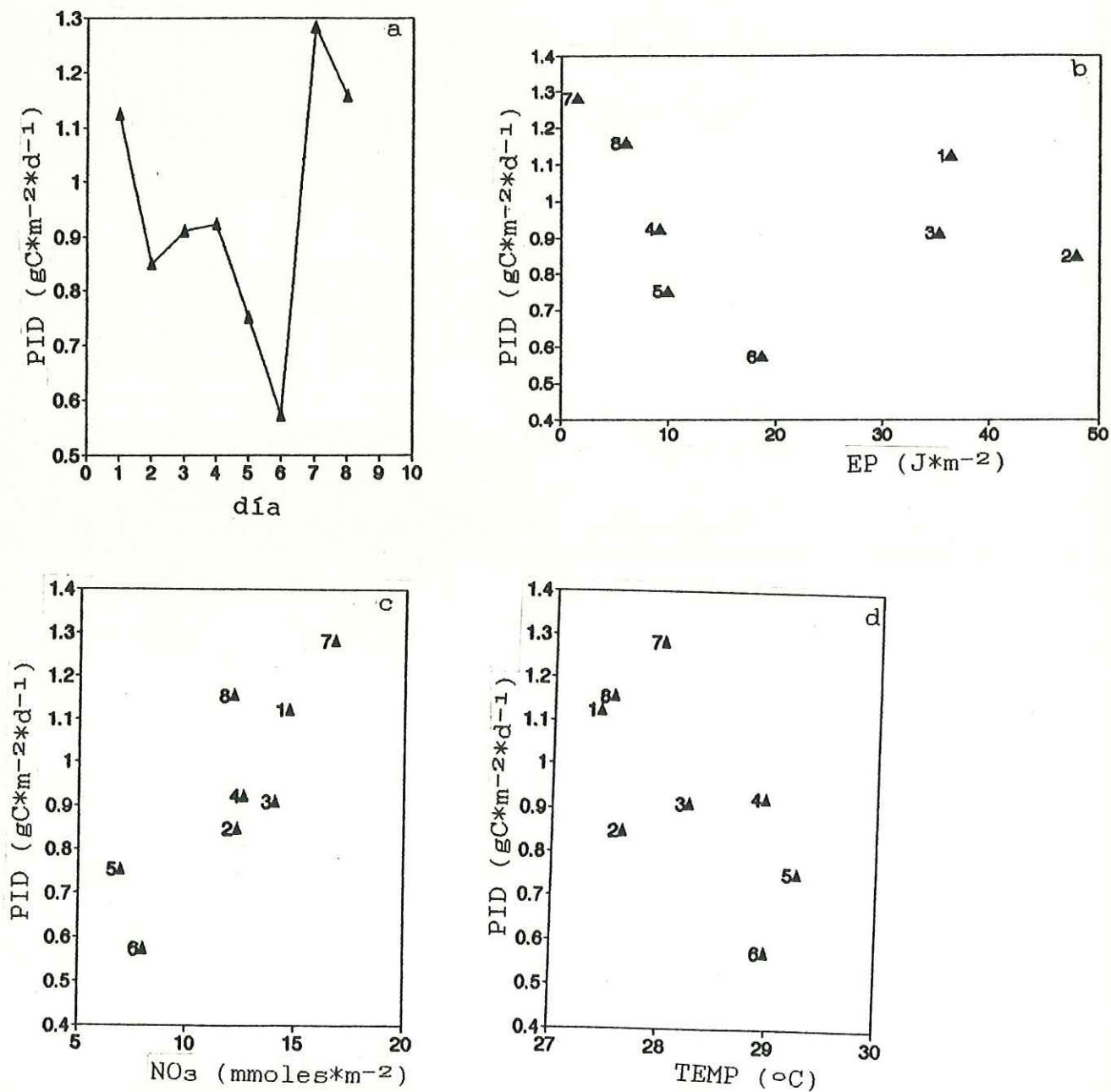


Fig. 9.- a) Serie de tiempo de la productividad integrada diaria (PID) del 26 de agosto al 2 de septiembre de 1986. b) PID vs estratificación c) PID vs nitratos d) PID contra temperatura. El # dentro de la figura se refiere al día de la serie de tiempo. 1 = día 1.

El 84.8% de la varianza de PID la explicó un sólo predictor nitratos +temperatura (tabla III). Resultó claro que a concentraciones mayores de nitratos la fotosíntesis diaria fue mayor (fig. 9c). Los valores $<0.8 \text{ gC/m}^2/\text{d}$ se midieron cuando se detectaron concentraciones de nitratos $<10 \text{ mmoles/m}^2$. Al incrementarse la concentración de NO_3 a valores $>10 \text{ mmoles/m}^2$ la productividad aumentó hasta alcanzar valores mayores de $1 \text{ gC/m}^2/\text{d}$. PID varió inversamente con la temperatura (fig. 9d). Las tasas fotosintéticas mayores se observaron en aguas con menor temperatura, mientras que en aguas más cálidas la productividad fue menor.

LA PRODUCTIVIDAD Y LA ESTABILIDAD

La productividad durante el verano en BLA varió de $0.57 - 1.28 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$. Durante los primeros tres días de la serie de tiempo la columna de agua estuvo muy estratificada y los restantes cinco días presentó condiciones de mezcla (fig 5c). El comportamiento de la PID estuvo muy relacionada a la estabilidad de la columna de agua (Fig 9b). Con alta estratificación ($\text{EP} >30 \text{ J}\cdot\text{m}^{-2}$) PID presentó valores aproximadamente de $1 \text{ gC/m}^2/\text{d}$ sin una tendencia clara. Sin embargo, al mezclarse la columna de agua ($\text{EP} <20 \text{ J}\cdot\text{m}^{-2}$) del 4^{to} al 8^{vo} día la productividad varió inversamente con la estratificación (fig 9b). Durante este periodo de cinco días los valores de PID más altos se encontraron en condiciones de mayor turbulencia. Esto indica un efecto sobre la distribución del fitopláncton y de nutrientes en la columna de agua.

La relación NO_3 vs temperatura presentó una tendencia de incremento de la concentración con la disminución de la temperatura del agua (fig 10a). También, de manera similar a la productividad, los días con mayor estratificación se detectaron concentraciones de nutrientes ligeramente por encima del promedio, mientras que a partir del 4^{to} día el nitrato varió inversamente con la estabilidad de la columna con las menores concentraciones bajo condiciones de menor turbulencia (fig.10b). Con excepción de los días 1,2 y 3, este comportamiento sugiere que la disponibilidad del NO_3 estuvo controlada por un proceso físico que se encargó de mezclar la columna.

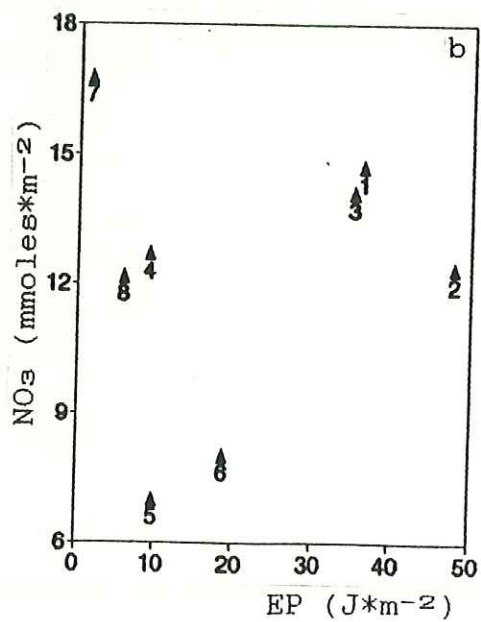
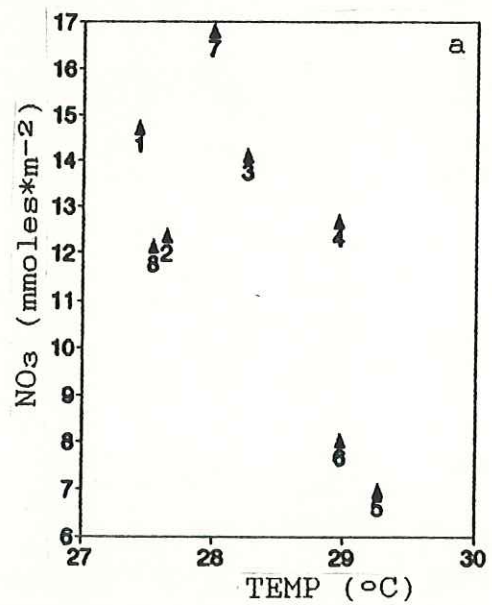


Fig. 10.- Relación de los nitratos vs a) Temperatura b) Estratificación durante el 31 verano de 1986. El # dentro de la figura se refiere al día de la serie de tiempo.

3.2 INVIERNO

3.2.1 VARIABLES FISICAS

Una descripción detallada del comportamiento de la temperatura y la salinidad en Bahía de los Angeles durante el invierno de 1987 se encuentra en López-Valdez (1989). De manera similar al verano, aquí se presentará una breve descripción de estas variables promediadas durante las horas de luz.

TEMPERATURA

La temperatura promedio de la columna mostró una amplia variación con valores máximos en verano (29°C) y mínimos en invierno (14.5°C). La temperatura promedio diaria durante el invierno fue de 14.9°C sin diferencias importantes entre los días muestreados (fig. 11a). La variabilidad de la temperatura diaria fue mínima durante los primeros dos días (26-27 de febrero) y máxima el quinto y sexto días (2-3 marzo) cuando arribó a la estación de muestreo agua relativamente cálida (López-Valdez, 1989).

SALINIDAD

La salinidad promedio durante este período fue significativamente diferente de la salinidad del verano, con valores máximos de 35.18‰ y mínimos de 35.05‰. La salinidad promedio en esta estación del año fue de 35.12‰ (desv. estandar 0.045.

Esta variable mostró una clara tendencia a disminuir a lo largo del período de estudio (fig. 11b). Con base en esta observación y utilizando la salinidad promedio diaria como un índice se puede identificar 3 periodos bien definidos:

- 1) del primer al tercer día con salinidad promedio de 35.17‰
- 2) del cuarto al sexto día con salinidad promedio de 35.10‰
- 3) el séptimo y octavo día con salinidad promedio de 35.07‰

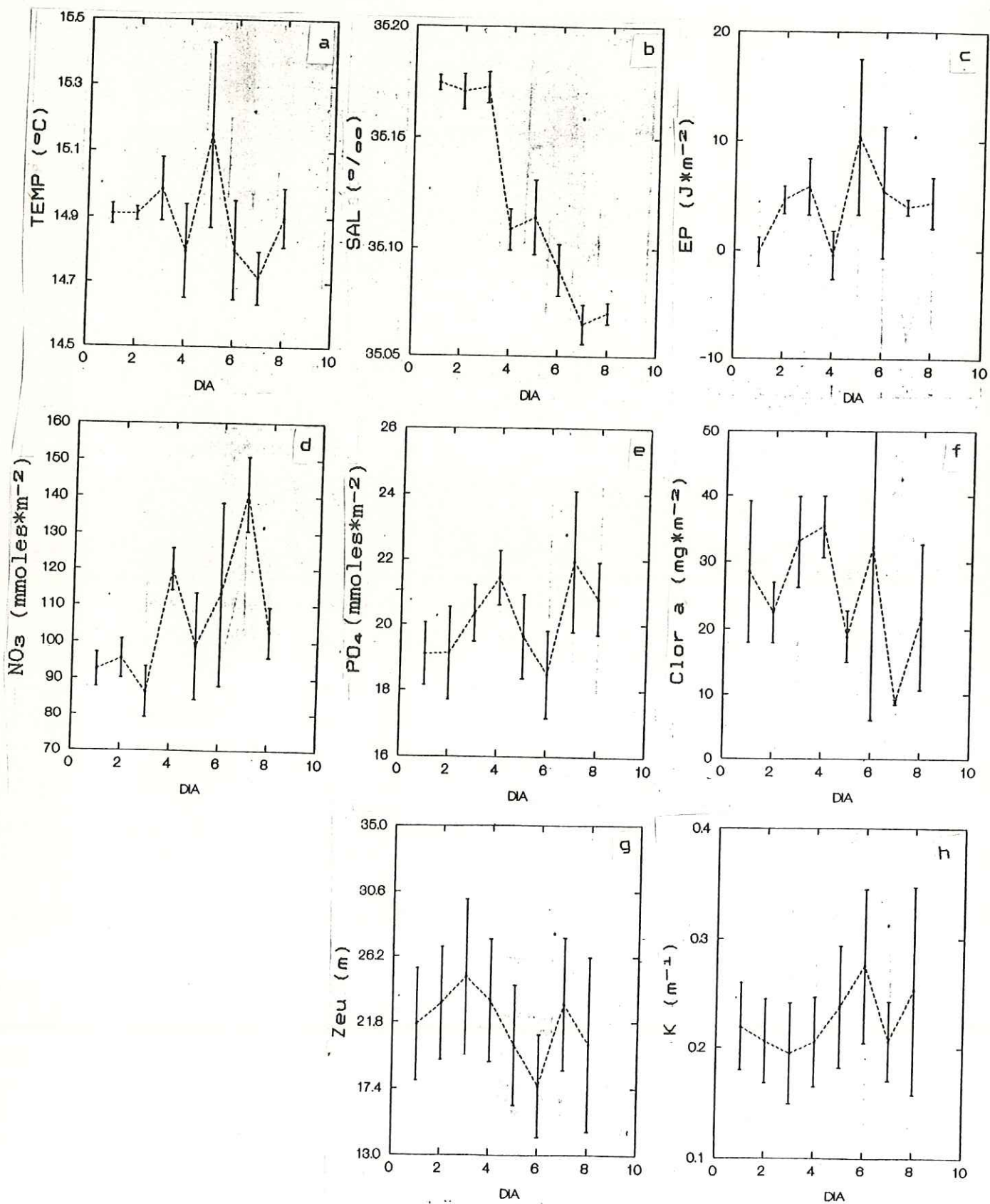


Fig. 11.- Serie de tiempo de variables físicas, biológicas y de disponibilidad de luz en BLA del 26 de febrero al 5 de marzo de 1987. a) Temperatura b) Salinidad c) estratificación d) Nitratos e) Fosfatos f) Clorofila a g) Profundidad de la zona eufótica h) Coeficiente de atenuación de la luz difusa. La línea une los promedios para las horas de luz y las barras representan una desviación estándar.

ESTRATIFICACION

La energía necesaria para mezclar la columna de agua (EP) presentó valores mínimos de 0.0 y máximos de $18 \text{ J}\cdot\text{m}^{-2}$ (fig. 11c). La estabilidad máxima de la columna en invierno no alcanzó los valores medidos durante el verano producto de la menor irradiación solar en este período. La estratificación promedio máxima ($EP = 10 \text{ J}\cdot\text{m}^{-2}$) se alcanzó el quinto y sexto día debido a la presencia de una capa de agua con mayor temperatura que el promedio diario. La variabilidad máxima de EP también fue detectada durante estos dos días.

3.2.2 VARIABLES BIOLOGICAS

NUTRIENTES

La concentración promedio diaria mínima de nitrato detectada en invierno fue de 85 mmoles/m^2 y la máxima de 140 mmoles/m^2 (fig. 11d). Las concentraciones de nitratos durante este período fueron hasta un orden de magnitud mayores que los de verano. Los primeros tres días (26-28 de febrero) no hubo diferencias en la concentración promedio de nitratos presentando un valor promedio de 91 mmoles/m^2 . Posteriormente se mostró un incremento hasta alcanzar una concentración promedio máxima de 140 mmoles/m^2 el séptimo día (4 de marzo). Por último, hubo un decremento hasta valores de 103 mmoles/m^2 el 5 de marzo.

Los fosfatos presentaron concentraciones promedio mínimas de 17 mmoles/m^2 y máximos de 24 mmoles/m^2 (fig. 11e). Este nutriente en promedio duplicó las concentraciones medidas en el verano. Los primeros dos días no hubo diferencias significativas en la concentración de fosfato con promedio de 19 mmoles/m^2 . Posteriormente se presentó un incremento hasta alcanzar concentraciones promedio de 21.3 mmoles/m^2 el cuarto día (1 de marzo). La tasa de incremento promedio de fosfato fue de $0.73 \text{ mmoles/m}^2/\text{día}$. Después hubo un decremento de fosfato hasta alcanzar un valor promedio de 18.5 mmoles/m^2 el 3 de marzo. En contraste, la tasa de descenso promedio fue de $0.93 \text{ mmoles/m}^2/\text{día}$. Por último, el séptimo día alcanzó la máxima concentración promedio de 22 mmoles/m^2 .

CLOROFILA A

Las concentraciones de clorofila a de invierno fueron significativamente mayores que las medidas en el verano. Mientras que las concentraciones $>20\text{mg/m}^2$ de clorofila a se detectaron en el 37.5% de los días en verano, en el invierno concentraciones mayores se midieron en el 87.5% de los días. La concentración promedio diaria de clorofila a fue de 26 mg/m^2 . La concentración promedio diaria de clorofila a máximas se detectó durante los primeros 4 días (26 de febrero a 1 de marzo). El quinto día hubo un decremento en la concentración de clorofila a y posteriormente el sexto día se presentó un florecimiento de *Gymnodinium splendens* lo que incrementó significativamente la biomasa fitoplanctónica (Muñoz-Barbosa *et al*, 1991; Giles-Guzmán, en preparación). Este día se midieron valores hasta de 70 mg/m^2 presentándose la máxima variabilidad diaria de clorofila a en Bahía de los Angeles (desv. estándar = 27 mg/m^2).

PROPIEDADES OPTICAS

El valor de K promedio de invierno no fue significativamente diferente del verano. De igual forma no hubo diferencias significativas entre los valores promedio diarios de K del período invernal.

3.2.3 ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (ACP).

El ACP realizado con las variables ambientales de invierno mostró un comportamiento similar al de verano. Los componentes denominados estratificación, propiedades ópticas, clorofila a, nutrientes y algunas combinaciones aparecieron de nuevo en este análisis (tabla IV). El número de CPS retenidos varió de 5 a 6 y la varianza explicada por el total de componentes para cada paquete osciló de 93 - 98.9%.

En general, durante el invierno la estratificación, las propiedades ópticas, la irradiancia y la clorofila a presentaron un comportamiento característico y hasta cierto punto independiente de la escala utilizada para agruparlos. Esto fue producto de las condiciones de homogeneidad que presentó la columna de agua durante esta estación del año.

Tabla IV.- Componentes principales de la matriz de variables ambientales del invierno de 1987. El # al final de la columna es la varianza retenida (%) del conjunto original de variables. El # en cada casilla es la contribución de cada componente.

INVIERNO			
FOT	PIH	PB	PID
20.1 P. OPTICAS	20.3 P. OPTICAS	20.3 P. OPTICAS	27.0 P. OPTICAS
20.5 ESTRATIFICACION	25.3 ESTRATIFICACION + °T	25.3 ESTRATIFICACION + °T	25.4 ESTRATIFICACION + °T
16.5 E _z + °T	11.2 E _o	11.2 E _o	
10.5 S°/°°	19.7 S°/°° + NO ₃ ⁻	19.7 S°/°° + NO ₃ ⁻	14.9 PO ₄ ⁼ + S°/°°
15.7 NO ₃ ⁻ + PO ₄ ⁼	9.8 PO ₄ ⁼	9.8 PO ₄ ⁼	19.8 NO ₃ ⁻ + °T
9.9 Cl _a	9.9 Cl _a	9.9 Cl _a	11.8 Cl _a
93.04%	96.13%	96.13%	98.87%

3.2.4 MODELOS DE REGRESION

FOT

El modelo de regresión explicó el 86.9% de la varianza de FOT. Se requirieron tres predictores : estratificación, nutrientes y clorofila a (tabla V). Sin embargo, la única variable importante fue clorofila a, la cual contribuyó con el 84% (tabla VI). Durante el verano la clorofila a también jugó un papel importante en explicar la variabilidad de FOT.

Las tasas fotosintéticas tendieron a incrementarse con el aumento en la concentración de clorofila a (fig. 12). De esta forma las tasas fotosintéticas mayores correspondieron a los valores de clorofila a mayores y viceversa. Sin embargo, es necesario destacar la presencia del florecimiento de *G. splendens* que influyó de manera significativa en la relación FOT-clorofila a. Durante este florecimiento se midieron las máximas tasas fotosintéticas y concentraciones de clorofila a.

PRODUCTIVIDAD INTEGRADA POR HORA (PIH)

PIH presentó una clara variación diurna con valores mínimos en la mañana y tarde y máximos de 10 a 14 horas, el período de mayor irradiación solar (fig. 13a). A diferencia del verano, los valores $>100\text{mgC}/\text{m}^2/\text{h}$ fueron normales durante este período. Las tasas fotosintéticas máximas normalmente se encontraron entre $100\text{-}200\text{ mgC}/\text{m}^2/\text{h}$. Sin embargo, el segundo día (27 de febrero) se presentaron valores de $260\text{ mgC}/\text{m}^2/\text{h}$ y en particular el sexto día (3 de marzo) las tasas máximas fueron $>500\text{ mgC}/\text{m}^2/\text{h}$ debido a la presencia y detección de un florecimiento del dinoflagelado *Gymnodinium splendens*.

El 69% de la varianza de PIH se explicó utilizando tres predictores: irradiancia (E_0), fosfatos y clorofila a (tabla V). De estas, las variables más importantes fueron E_0 y clorofila a, las cuales contribuyeron con 44.1 y 18.6% respectivamente (tabla VI). La relación entre PIH y clorofila a presentó las tasas fotosintéticas mayores a medida que la concentración de clorofila a aumentó (fig. 13b). Este comportamiento fue mas claro en la relación FOT - clorofila a

Tabla V.- Modelos de regresión de fotosíntesis vs variables ambientales en Bahía de los Angeles durante el invierno de 1987. n= # de datos, R²= coeficiente de determinación.

MODELO	n	R ² (%)	P
FOT = 19.161+2.984*PC1 + 2.965*PC2 + 27.253*PC4	44	86.9	0.000
PIH = 116.906 + 66.916*PC5 + 24.522*PC6 -43.419*PC4	48	68.6	0.000
PB = 5.394 - 0.95*PC3 + 2.519*PC5 + 1.518*PC4	48	58.5	0.000
PID = 1.403 + 0.293*PC7 + 0.333*PC8	8	61.9	0.090

PC1 = ESTRATIFICACION

FOT (mgC/m³/h)

PC2 = NUTRIENTES (PO₄⁼ + NO₃)

PIH (mgC/m²/h)

PC3 = S^o/_{oo}

PB (mgC/mgcla/h)

PC4 = Cl a

PC5 = E_o

PC6 = PO₄⁼

PC7 = P. OPTICAS

PID (gC*m⁻²*d⁻¹)

PC8 = NUT + S^o/_{oo}

Tabla VI.- Predictores y descomposición de la contribución relativa (%) de la varianza explicada por los modelos de regresión del invierno de 1987. El valor al final de la columna es el coeficiente de determinación de cada modelo.

INVIERNO			
FOT	PIH	PB	PID
			27.0 P. OPTICAS
1.0 ESTRATIFICACION			
	44.1 E _o	38.8 E _o	
1.0 NO ₃ ⁻ + PO ₄ ⁼	5.9 PO ₄ ⁼	5.5 S ^o / _{oo} + NO ₃ ⁻	35.0 NUT + S ^o / _{oo}
84.8 Cl a	18.6 Cl a	14.1 Cl a	
86.9%	68.6%	58.5%	62.0%

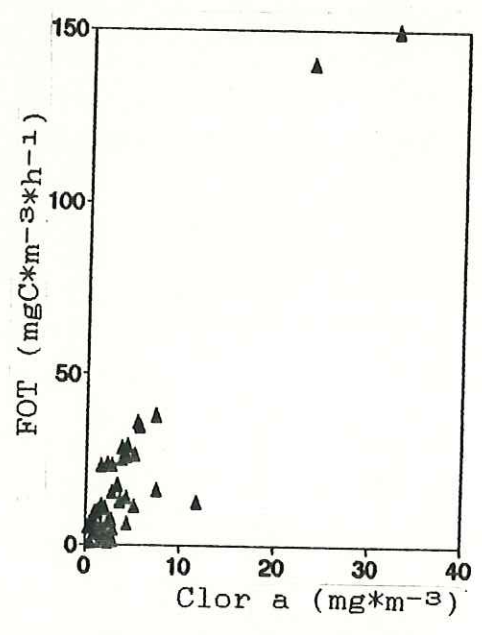


Fig. 12.- Relación de la Fotosíntesis (FOT) vs clorofila a durante el invierno de 1987.

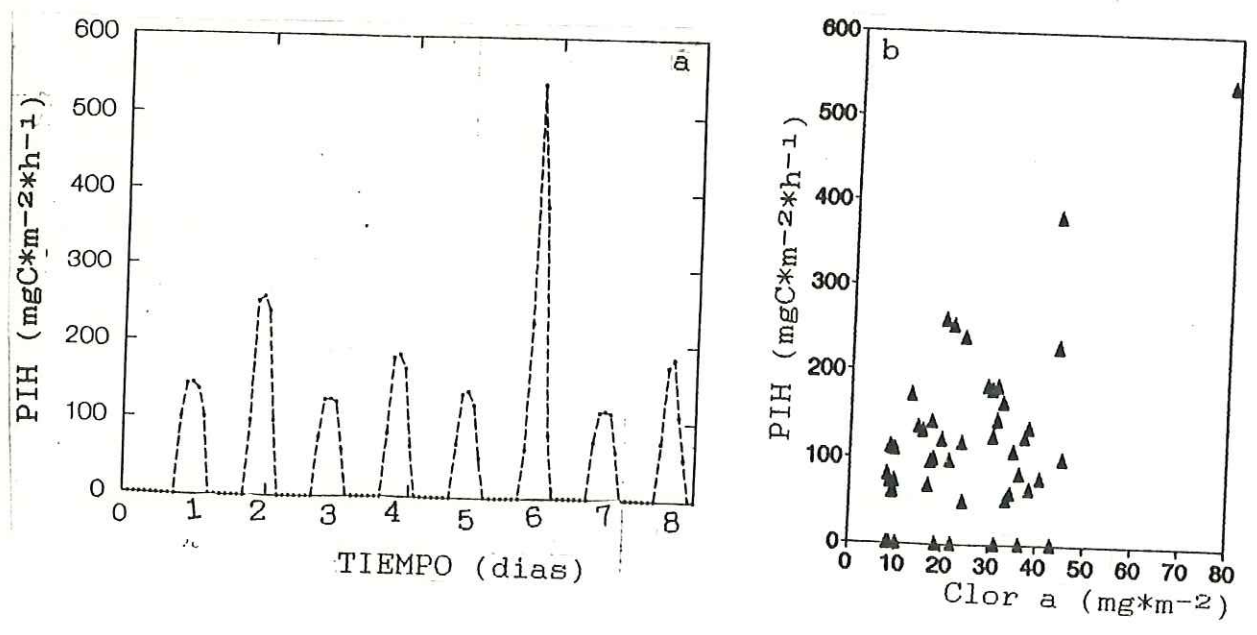


Fig. 13.- a) Serie de tiempo de la productividad integrada por hora (PIH) del 26 de febrero al 5 de marzo de 1987. b) PIH contra clorofila a.

RAZON DE ASIMILACION (PB)

De manera similar a PIH, PB tuvo un comportamiento diurno bien definido (fig. 14a). A diferencia del verano, los valores $>8\text{mgC/mgcl/h}$ se presentaron en 75% de los días, mientras que la época cálida sólo en el 37%. El máximo de la razón de asimilación fue $>14\text{mgC/mgcl/h}$ y se midió el segundo, séptimo y octavo día. El tercer y cuarto día se presentaron los valores de razón de asimilación mínimas y a partir de esta fecha hubo una tendencia a incrementarse hasta alcanzar valores de 14.1mgC/mgcl/h el 5 de marzo; con una tasa de aumento por día de 1.6 (mgC/mgcl/h) .

El modelo de regresión ajustado explicó el 58.5% de la razón de asimilación y requirió un total de tres predictores: E_0 , clorofila a y salinidad + nitratos (tabla V). No obstante, sólo E_0 y clorofila a fueron importantes ya que contribuyeron con 38.8 y 14.1% respectivamente (tabla VI).

PRODUCTIVIDAD INTEGRADA DIARIA (PID)

El promedio de PID en invierno fue de $1.4\text{ gC/m}^2/\text{d}$. Valores mayores de $1.0\text{ gC/m}^2/\text{d}$ se detectaron el 87.5% del tiempo estudiado. Sin embargo, no hubo diferencia significativa respecto a las tasas fotosintéticas diarias del verano en Bahía de los Angeles. La mayor parte del tiempo los valores de PID fueron menores de $1.5\text{ gC/m}^2/\text{d}$ y en particular el segundo y sexto día se registraron valores altos de 1.88 y $2.58\text{ gC/m}^2/\text{d}$, respectivamente (fig. 15a). Este último corresponde a la presencia del florecimiento de *G. splendens*, lo cual contribuyó incrementando la variabilidad de PID (desv. estándar $=0.5\text{ gC/m}^2/\text{d}$). A diferencia de verano, la POP y los nutrientes no se relacionaron de manera clara con la estabilidad de la columna (figs. 16 y 17a). Sin embargo, el nitrato presentó un comportamiento inverso respecto a la temperatura y la salinidad (figs. 17 b,c).

PRODUCTIVIDAD INTEGRADA ANUAL (PIA)

La productividad integrada anual estimada a partir de los datos de verano e invierno varió de 345.3 a $511.7\text{ gC/m}^2/\text{año}$, respectivamente. Este intervalo ubica a la bahía como un ecosistema muy productivo, equivalente a las zonas de surgencia costera.

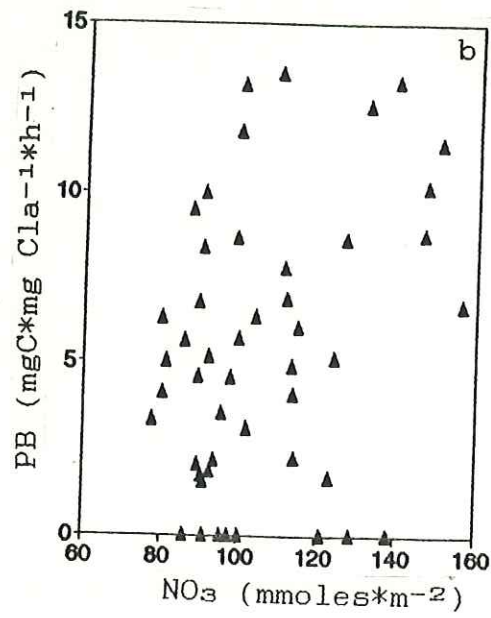
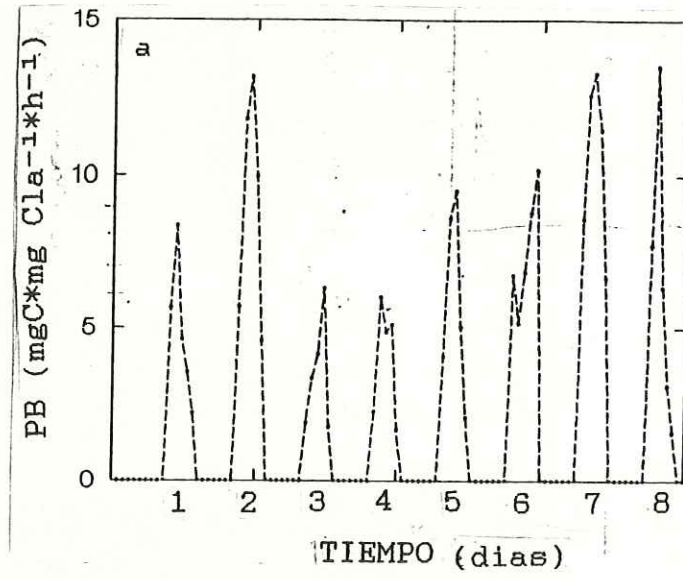


Fig. 14.- a) Serie de tiempo de la Razón de Asimilación (PB) del 26 de febrero al 5 de marzo de 1987. b) PB vs nitratos.

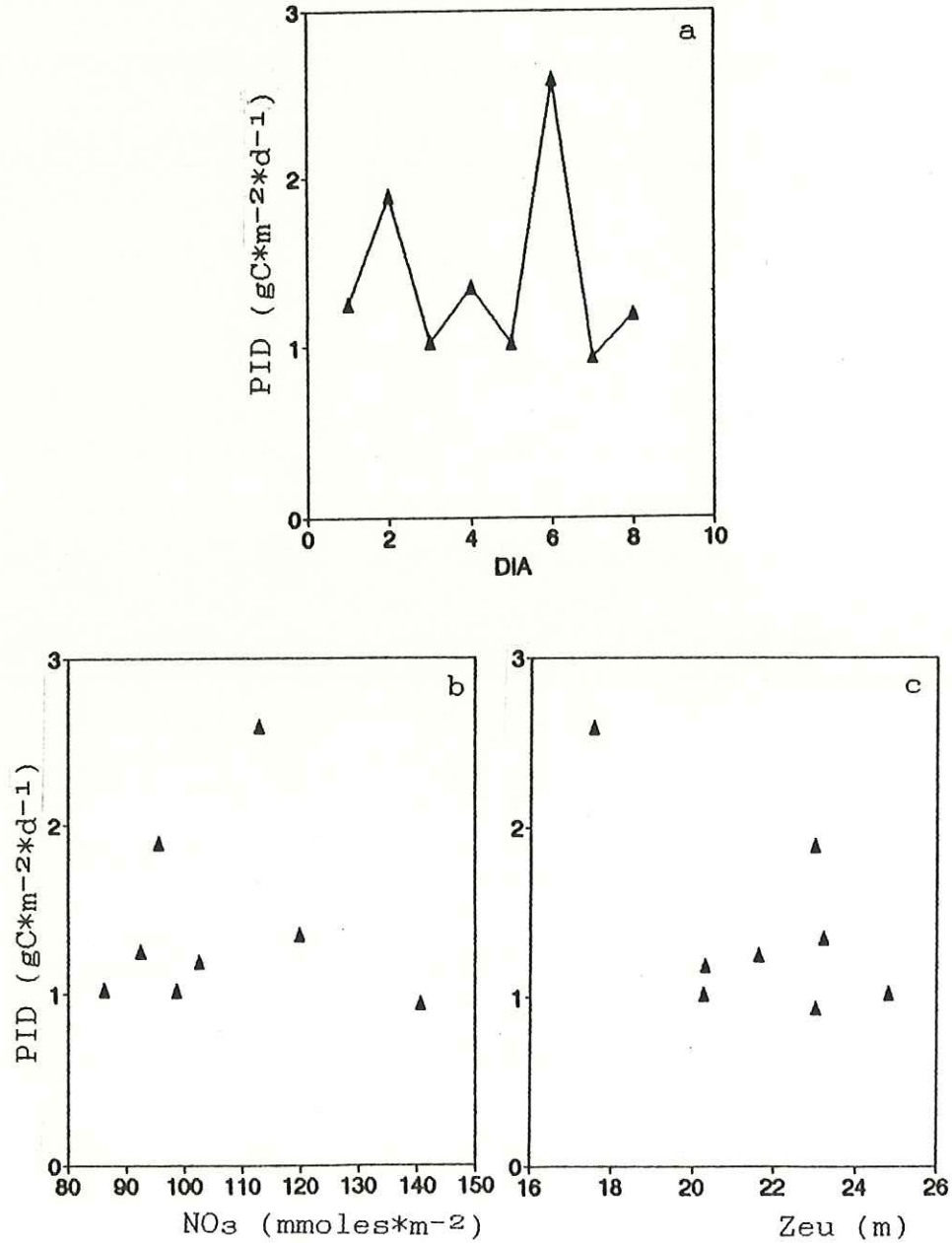


Fig. 15.- a) Serie de tiempo de la productividad integrada diaria (PID) del 26 de febrero al 5 de marzo de 1987. b) PID vs nitratos c) PID contra Zeu.

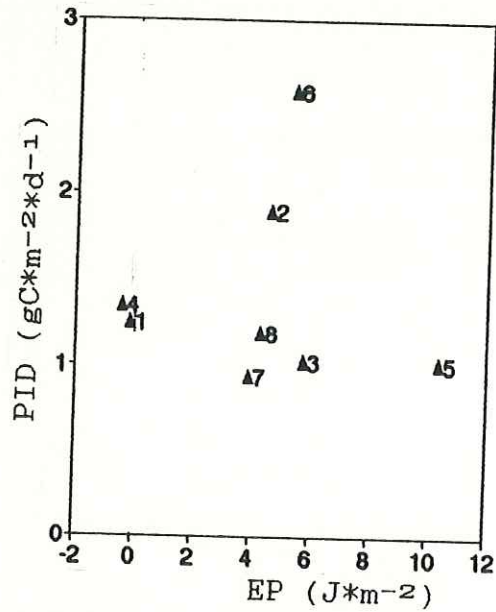


Fig. 16.- Relación de la Fotosíntesis vs Estabilidad en invierno.

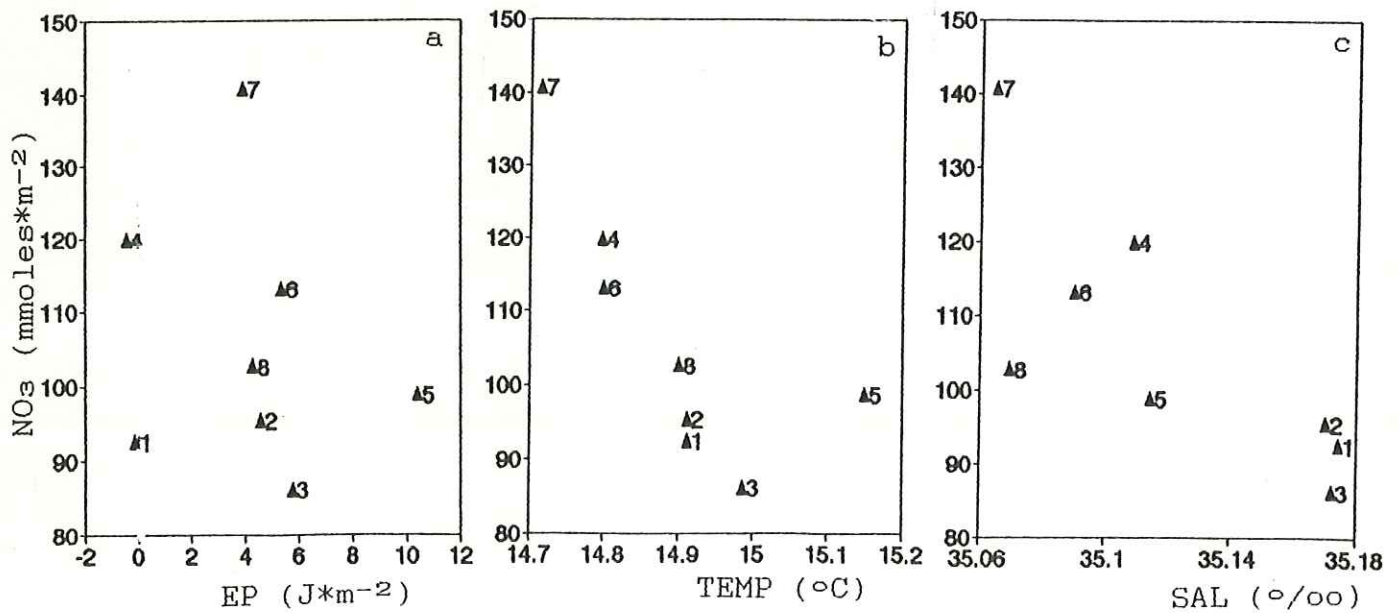


Fig. 17.- Relación de los nitratos vs a) estabilidad b) temperatura c) salinidad durante el invierno de 1987. El # dentro de la figura se refiere al día de la serie de tiempo.

4 DISCUSION

Una práctica común en los estudios de POP es la inconsistencia en el uso de las unidades y la confusión en la escala de la productividad o respuesta del fitopláncton analizada. Algunos investigadores han relacionado la POP con diversas variables ambientales (tabla VII). Unos utilizan como medida de la productividad a PID y otros a FOT y declaran que intentan explicar la variabilidad estacional de POP. Por ejemplo, Keller (1989), Cole y Cloern (1984) y Cole (1989) utilizaron PID y encontraron que podían explicar el 80, 82 y 90% de la variación estacional de POP en las Bahías de Narragansett, San Francisco y Tomales (EUA), respectivamente (tabla VII). Mientras que De Madariaga y Orive (1989) usan FOT y explicaron el 79% de la variabilidad de la productividad de Estuario Guernica, España. Otros autores tratan de explicar la variabilidad de la productividad utilizando FOT, sin embargo no está claro cual es la escala de productividad o respuesta de fitopláncton que se busca (Platt y Subba Rao, 1970; King, 1986)(tabla VII).

En este trabajo se asoció la variabilidad de la productividad a variables ambientales con el objeto de lograr algunas generalizaciones. De las diferentes formas de reportar POP que se presentan se destaca que no se refieren a la misma escala de tiempo. Básicamente se identificaron 2 escalas de la productividad : a) menor de 1 día con FOT, PIH, PB y b) mayor de 1 día con PID.

Los resultados del análisis de este trabajo indican que el control de las variables ambientales sobre la productividad depende de la escala de la productividad (tabla III y VI). Por ejemplo, en las escalas de productividad < 1 día como PIH, la irradiancia explicó la mayor parte de la variabilidad de POP debido a que la mayor variación de E_0 ocurrió en el ciclo día-noche, mientras que los nitratos fueron más importantes a escalas > 1 día (PID) (tabla II). En particular durante el verano de 1986 PID y FOT mostraron un comportamiento similar ante NO_3 y la temperatura (figs. 6a,6b,9c,9d). Sin embargo, la varianza explicada de FOT fue menor porque tiene implícita la variación de la productividad con la profundidad, mientras que PID promedia este efecto a lo largo de la columna y del día.

Tabla VII.- Productividad orgánica primaria y su relación con variables ambientales en diversos ambientes marinos.

AMBIENTE	TIPO DE MUESTREO	ESCALA DE POP	1*	2**	REFERENCIA
Bahía de Santa Margarita, Canadá	11 Muestréos en una estación en primavera	gC/m ³ /h	82	Cl a	Platt y Subba Rao (1970)
New York Bight	datos de 6 cruceros	gC/gCl a/d	86	Eo	Falkowski (1981)
Estuario de San Francisco	muestreo mensual durante un año en estaciones a lo largo del estuario.	gC/m ² /d	82	Cl a Eo Zeü	Cole y Cloern (1984)
Océano Pacífico Oriental Tropical	14 estaciones de un crucero en enero.	gC/m ³ /h	89	Cl a	King (1986)
mesocosmos	cada 15 días en 9 mesocosmos durante 4 meses	gC/m ² /d gC/m ² /h	86 51-84	Cl a Eo K	Keller (1988)
Estuario de Guernica, España	períodos de 6-7 días en 3 estaciones en el campo las 4 estaciones del año.	gC/m ³ /h	79	Cl a Eo	DeMadariaga y Orive (1989)
Bahía de Tomales. Estuario estacional	muestreo mensual durante un año	gC/m ² /d	90	Cl a Eo K	Cole (1989)
Mesocosmos	muestreo cada 15 días. Estudio anual.	gC/m ² /d	77-82	Cl a Silicatos	Keller (1989)
Bahía de los Angeles, México	períodos de 8 días en 1 estación fija en verano e invierno.	gC/m ³ /h gC/m ² /h gC/gCl a/d gC/m ² /d	60 - 85	Eo NO ₃ OT Cl a	Este estudio.

* Varianza explicada (%)

** Variables importantes

Esto es importante ya que algunos autores han relacionado la productividad con la concentración de nutrientes en el agua y no han tenido éxito. Por ejemplo, Nixon (1982) compiló información de productividad, nutrientes y otras características de más de 4000 lagunas costeras del mundo. No encontró una correlación favorable entre la productividad y la concentración de nutrientes medidos durante los experimentos. Posiblemente esta diferencia sea producto de a) la estimación de productividad utilizada ($\text{mgC}/\text{m}^3/\text{h}$) debido a que la forma de POP más variable es la tasa instantánea por unidad de volumen e incluso ha resultado la expresión de la productividad más difícil de modelar (Coté y Platt, 1984) y b) la estrategia de muestreo empleada. La mayoría de estos datos se obtuvieron de experimentos realizados sinópticamente a lo largo del año. En este trabajo en BLA se utilizó una estrategia diferente: el muestreo intensivo y cuasicontinuo que permite estimar la variabilidad de corto período en la escala de horas y días, precisamente en la cual ocurren las respuestas del fitoplácton (Prézelin et al, 1991; Ferris y Christian, 1991). Por tanto, la discusión de la variación o control de POP a cierta escala de tiempo tiene que hacerse a la escala ambiental apropiada. Es necesario ser consistente en el tratamiento de la variabilidad de la productividad, no es correcto combinar procesos que operan a escalas diferentes (Harris, 1986).

Un aspecto claro de estas investigaciones es la búsqueda de las variables ambientales importantes. En la escala estacional la variabilidad de POP se ha intentado explicar en términos de la disponibilidad de luz y nutrientes. Hay ocasiones en que POP está controlada principalmente por una de estas variables (Legendre, 1990). Si trasladamos esta idea a una escala de corto período, en realidad hora a hora, día a día existe una covariación entre estos factores, difícil de separar. Sin embargo, el ACP combinado con el ARM aplicado a la información de BLA logró este propósito con relativamente buen éxito. De manera general el análisis realizado en este trabajo indica que del 59 al 80% de la variación de la producción primaria puede ser atribuida a variables como NO_3 , $^{\circ}\text{T}$, Cl_a y E_o (tablas III y VI). La restante variación no explicada de POP se puede atribuir a variaciones en la tasa de crecimiento, error experimental y a otras variables no incluidas en el análisis. Enseguida se discute la situación particular de verano e invierno en BLA.

4.1 VERANO

Durante el verano al mezclarse la columna de agua, PID y los nitratos variaron inversamente con EP lo que indica un claro efecto de los procesos generadores de mezcla sobre la distribución de fitopláncton y nutrientes (figs. 9b, 10b). Además en Bahía de los Angeles hubo una clara relación positiva entre productividad y NO_3 (fig 9c). La pendiente de la relación PID vs $[\text{NO}_3]$ de $4.7 \text{ gC/gN} \cdot \text{día}$ indica que el 82% de la producción total es producción nueva (utilizando la razón de Redfield de 5.6 C:N por peso). Este comportamiento sugiere que el nitrógeno que entra al sistema es rápidamente captado e incorporado a la biomasa fitoplanctónica manifestándose como un incremento en la productividad. Cajal-Medrano et al (en prensa) estudiaron los cocientes fotosintéticos del fitopláncton de la región central del Golfo de California y concluyeron que la contribución de la producción nueva es relativamente mayor que la producción regenerada. Aunque ellos no ofrecen una estimación del tamaño relativo de esta diferencia sus resultados se comparan favorablemente con los de este trabajo.

Existe gran controversia en cuanto a la limitación de la productividad por los nutrientes, particularmente el nitrógeno en el medio marino (Howarth, 1988; Hecky y Kilham, 1988). Sin embargo, generalmente se considera por la mayoría de los ecólogos acuáticos que limitación significa control sobre la productividad primaria (Howarth, 1988) y si un nutriente se añade y la productividad se incrementa, entonces el sistema se considera que ha estado limitado por nutrientes. Bajo esta perspectiva Bahía de los Angeles durante el verano de 1986 estuvo limitada por la disponibilidad de NO_3 .

Los resultados de arriba indican que la mezcla de la columna juega un papel clave en la disponibilidad de los nutrientes para el desarrollo favorable de la actividad fotosintética en BLA. Esta bahía se encuentra en un área muy dinámica y existen dos procesos muy importantes que pueden ser responsables de la mezcla: la marea y el viento. Durante la mayor parte del estudio la columna de agua se encontró bien mezclada (fig 5c); sin embargo, no es posible discernir con los datos disponibles en este estudio cual es la contribución relativa de la marea y del viento durante este período.

En Bahía de los Angeles la razón de asimilación del fitoplánton presentó una relación inversa con la estabilidad de la columna (fig. 8b). Los valores menores de PB se registraron bajo condiciones de estratificación. Alvarez-Borrego y Gaxiola-Castro (1988) para experimentos realizados durante el verano en el Golfo de California encontraron que los valores de PB disminuyeron a medida que se incrementó la estabilidad de la columna de agua. Estas observaciones en el Golfo de California de la relación entre PB y la estabilidad de la columna es contraria a la reportada para el estuario San Lorenzo en Canada (Demers y Legendre, 1982) y en el fiordo de Boknafjorden en Noruega (Erga, 1989). Estos autores han encontrado una relación positiva muy estrecha entre la capacidad fotosintética y el gradiente de densidad y concluyeron que es producto de un ajuste fisiológico de largo período (escala de días) del aparato fotosintético a intensidades de luz variables. Estas observaciones sugieren que la respuesta del fitoplánton a las características hidrodinámicas particulares del sistema definen el control que ejercen los procesos productores de mezcla de la región sobre PB.

Vincent (1980) menciona que cuando la mezcla vertical es moderada, las condiciones ambientales cambian a una tasa mucho más lenta que el tiempo de adaptación fisiológica del fitoplánton, así que las células pueden continuamente ajustar su actividad metabólica a las nuevas condiciones. En contraste, cuando la mezcla vertical es persistente e intensa los cambios en las condiciones ambientales son mucho más rápidos que el tiempo de ajuste fisiológico del fitoplánton, así que las células sólo se ajustan a las condiciones ambientales promedio (Savidge, 1979; Falkowski, 1980). Por tanto, cuando se habla del efecto de la mezcla sobre la productividad, este no es directo sino que se efectúa a través del control de los procesos turbulentos sobre la disponibilidad de nutrientes y de luz (Demers *et al*, 1986; Prézelin *et al*, 1991). Veamos como se presenta esta relación en BLA.

La capacidad fotosintética promedio no mostró una tendencia clara al variar la concentración del nitrato (fig 8c). Sin embargo, los valores de PB más bajos se encontraron con concentraciones de nitrato por encima del promedio de toda la serie. Este resultado no soporta la tesis de que los números de asimilación bajos sean considerados como

indicadores de deficiencia de nutrientes (Gilmartin y Revelante, 1978). De la misma forma, las capacidades fotosintéticas altas se detectaron con las concentraciones de nitratos más bajas (Fig. 8c). Probablemente esto refleje la habilidad del fitopláncton para mantener la tasa de crecimiento máxima a niveles de nutrientes bajos (Goldman, *et al*, 1979).

La razón de asimilación promedio aumentó a medida que disminuyeron los valores del coeficiente de atenuación de la luz (fig. 8d). Esta relación nos indica un claro efecto de la disponibilidad de luz sobre PB. Por ejemplo, el primer día se tuvo que a 10 metros de profundidad sólo se registró el 5% de Eo (PB bajo = 3) mientras que al final del período de estudio al incrementarse la profundidad de la capa eufótica a una razón de 1.3 m/día tuvimos a la misma profundidad 15% de Eo (PB alto = 7). Esto significa que durante el período de estratificación el fitopláncton tuvo un movimiento "restringido". La disponibilidad de luz, para llevar a cabo la fotosíntesis fue menor, lo que se reflejó en la disminución de los valores de la razón de asimilación. Sin embargo, bajo condiciones de mayor turbulencia la respuesta del fitopláncton se incrementó - PB alto - debido a que la disponibilidad de luz fue mayor a pesar de que su movilización a través de la columna de agua fue "más brusca".

En Bahía de los Angeles, con el esquema planteado aquí, no es posible distinguir la magnitud relativa de las escalas de respuesta del fitopláncton y de la variabilidad del medio ambiente. Sin embargo, esto representa un primer paso para un mayor entendimiento de la variabilidad de la productividad orgánica primaria y su relación con el medio ambiente.

4.2 INVIERNO

Durante este período las variables relacionadas con las características de la columna de agua ($T^{\circ}\text{C}$, $S^{\circ}/_{\text{oo}}$ y EP) presentaron menor variabilidad respecto a las condiciones de verano. (figs. 11 a,b,c). La razón es porque en invierno se iniciaron las mediciones bajo condiciones de marea viva y terminaron en marea muerta. Esto promovió el registro de condiciones "más homogéneas". Si consideramos valores $< 10 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2}$ como condición de mezcla, entonces prácticamente durante toda la serie la columna se encontró mezclada.

En promedio la productividad fue mayor durante el invierno ($1.4 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ contra $0.94 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ en el verano). Durante el 87.5% del tiempo estudiado los valores de POP fueron mayores de $1.0 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$. Sin embargo es interesante remarcar la mayor variabilidad de la productividad en esta estación del año. Este incremento en la variación de POP se debió a la detección de un florecimiento del dinoflagelado *Gymnodinium splendens* el 3 de marzo de 1987 (Muñoz-Barbosa *et al*, 1991; Giles-Guzmán, en preparación). En este día la productividad alcanzó el máximo valor medido en Bahía de los Angeles ($2.58 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$) (fig. 14a). A diferencia de verano, la POP y los nutrientes no se relacionaron de manera clara con la estabilidad de la columna (figs. 16 y 17a). Sin embargo, el comportamiento inverso del nitrato respecto a la temperatura y la salinidad (figs. 17 b,c) sugiere una variación de la concentración de nutrientes por advección más que por mezcla vertical. Esto explica la pobre relación entre POP y la estratificación de la columna en este período.

Para las escalas de productividad <1 día (FOT, PIH) durante la época invernal las variables que explicaron una mayor porción de la varianza de la POP fueron la irradiancia y la clorofila (tabla VI). Resulta claro el efecto de la irradiancia debido a la disponibilidad de energía para el desarrollo efectivo de la fotosíntesis en el ciclo día-noche. Mientras que el efecto de la clorofila fue producto de la mayor disponibilidad de biomasa para fijar el carbono.

De la misma forma es interesante remarcar que la alta variabilidad de la biomasa fitoplanctónica (fig 11f) en esta fase del estudio sugiere que el desarrollo de las condiciones ambientales que favorezcan el desarrollo de los florecimientos fitoplanctónicos ocurren a una escala espacial reducida. En el Golfo de California se ha enfatizado la alta variabilidad en la distribución de la clorofila (Bustos-Serrano, 1991; Millán-Nuñez, 1992). Por otra parte, también indica la existencia de un desfase entre la productividad como un mecanismo productor de biomasa y los procesos "removedores" de biomasa como el pastoreo y la sedimentación por ejemplo.

La diferencia significativa en la concentración de nutrientes entre ambas estaciones del año sugiere una variación estacional en su disponibilidad y por tanto en su utilización. Sin embargo, no hubo diferencias significativas entre PID de verano e invierno. Con este resultado no es posible afirmar que no existe una variación estacional de la productividad en Bahía de los Angeles debido a que la estrategia de muestreo utilizada no tiene capacidad para resolver esta escala de variación de POP. Alvarez-Borrego y Lara-Lara (1991) recopilaron todas las mediciones existentes de productividad en el Golfo de California y mencionan que debido a la escasez de los datos no es posible describir apropiadamente un cambio estacional de POP; no obstante parece que los valores más altos se han encontrado durante la primavera y principios de verano. También, la productividad primaria parece que siempre es alta en la cuenca de Guaymas y en la región de las Islas Tiburón y Angel de la Guarda. Precisamente en esta última zona se encuentra Bahía de los Angeles.

Con el propósito de comparar la productividad de Bahía de los Angeles medida en este trabajo con otros sistemas marinos del mundo se calculó una producción anual de 345-511 gC/m²/año (tabla VIII). Estos valores de productividad son altos y comparables a los reportados para lagunas costeras (Nixon, 1982; Knoppers, en prensa) y zonas de surgencia (Knoppers, en prensa) considerados como áreas muy productivas. Estas estimaciones de POP colocan a Bahía de los Angeles entre los ecosistemas marinos más productivos del mundo.

Tabla VIII.- Productividad integrada anual (PIA) de Bahía de los Angeles comparada con otros sistemas marinos del mundo.

SISTEMA	PRODUCTIVIDAD (gC/m ² /año)	REFERENCIA
OCEANO	125	Whitaker (1975)
SURGENCIA	500	Platt y Rao (1975)
PLATAFORMA CONTINENTAL	183	Platt <i>et al</i> (1989)
ESTUARIOS	300	
LAGUNAS COSTERAS	300	Knoppers, (En prensa)
BAHIA DE LOS ANGELES	300-500	Este estudio

5 CONCLUSIONES

1.- Las variables ambientales que se relacionaron significativamente con la variabilidad de corto período de la productividad orgánica primaria de BLA fueron los nitratos, la temperatura, la clorofila *a* e irradiancia. Estas variables explicaron del 60 al 85% de la varianza de la productividad.

2.- En la escala < 1 día la irradiancia explicó la mayor parte de la variabilidad de POP, mientras que los nitratos fueron más importantes a escalas > 1 día, lo que sugiere que el control de las variables ambientales sobre la productividad depende de la escala de la productividad. Por tanto, la discusión de la variación o control de POP a cualquier escala de tiempo tiene que hacerse a la escala ambiental apropiada tratando de ser consistentes y no combinar procesos que operen a escalas diferentes.

3.- Durante el verano de 1986 la productividad de BLA estuvo controlada por la disponibilidad de nitratos mientras que la capacidad fotosintética por la disponibilidad de luz. La mezcla vertical de la columna de agua jugó un papel muy importante en el control de la distribución del fitoplancton y la disponibilidad del nitrato.

4.- En el invierno de 1987 la clorofila *a* y la irradiancia contribuyeron en explicar la variabilidad de POP en la escala diurna mientras que los nutrientes y las propiedades ópticas a escalas > 1 día. La variación de los nutrientes estuvo controlada por procesos advectivos.

5.- La producción anual de carbono se estimó de 345 a 511 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}$ y ubica a Bahía de los Angeles entre los ecosistemas más productivos del mundo.

6 LITERATURA CITADA

- Alvarez-Borrego, S., J. A. Rivera, G. Gaxiola, M. Acosta y R. A. Schwartzlose (1978) Nutrientes en el Golfo de California. *Ciencias Marinas*. 6:43-63.
- Alvarez-Borrego, S. (1983) Gulf of California. In: *Estuaries and enclosed seas*. B. H. Ketchum [ed.] Elsevier, Amsterdam:427-449.
- Alvarez-Borrego, S. and G. Gaxiola-Castro (1988) Photosynthetic parameters of Northern Gulf of California Phytoplankton. *Cont. Shelf Res.* 8(1):37-47.
- Alvarez-Borrego, S. and J. R. Lara-Lara (1991) The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. In: *The Gulf and Peninsular province of the Californias*. J. P. Dauphin and B. R. Simoneit (Eds.). AAPG Memoir 47:555-567.
- Amador-Buenrostro, A., S.J. Serrano y M. L. Argote (1991) Modelado numérico de la circulación inducida por el viento en Bahía de los Angeles, B. C. México. *Ciencias Marinas* 17(3):39-57.
- Badan-Dangon, A., C. J. Koblinsky y T. Baumgartner (1985) Spring and summer in the Gulf of California: Observations of surface thermal patterns. *Oceanologica Acta*. 8:13-22.
- Balch, W. M. (1986) Are red tides correlated to spring-neap tidal mixing?: use a historical record to test mechanism responsible for dinoflagellate blooms. En: *Lecture notes on coastal and estuarine studies*. Bowman, Yentsch and Petersen [ed]. 17:193-223.
- Baumgartner, T. y N. Christensen jr. (1985) Coupling of the Gulf of California to large-scale interannual climatic variability. *J. Mar. Res.* 43:825-848.
- Baumgartner, T., V. Ferreira-Bartrina, H. Schrader y D. Soutar (1985) A 20 year varve record of siliceous phytoplankton variability in the central Gulf of California. *Mar. Geol.* 64:113-129.
- Bowman, M. J. (1986) The stimulation of phytoplankton production on the continental shelf within Von Karman Vortex street. En: *Lecture notes on coastal and estuarine studies*. Bowman, Yentsch and Petersen [ed]. 17:107-139.

- Bustos-Serrano, H. (1991) Productividad orgánica primaria de una laguna costera en el Canal de Ballenas del Golfo de California. Verano de 1986. Tesis de maestría. F. C. M. - U. A. B. C. Ensenada, B. C.:47 pp.
- Cajal-Medrano, R., R. Millán-Núñez y E. Santamaría (En prensa) Cocientes fotosintéticos en el Golfo de California durante el otoño de 1987 y primavera de 1989 en Puerto Don Juan. Ciencias Marinas.
- Canino-Herrera, R. (1989) Variabilidad de productividad primaria, seston y clorofila "a" en Bahía de los Angeles, B. C., verano 1986. Tesis de licenciatura. F. C. M.-U. A. B. C. Ensenada, B. C.:53pp
- Canino-Herrera, R., G. Gaxiola-Castro y J. A. Segovia-Zavala (1990) Efecto de procesos físicos sobre la variación de clorofila, seston y productividad primaria en la ensenada norte de Bahía de los Angeles, B. C. (verano 1986). Ciencias Marinas. 16(2):67-85.
- Castro-Montoya, H. D. (1988) Variabilidad de nutrientes en la ensenada norte de Bahía de los Angeles, B. C. (Verano de 1986). Tesis de licenciatura. F. C. M.-U. A. B. C. Ensenada, B. C.:44pp.
- Cole, B. E. and J. E. Cloern (1984) Significance of biomass and light availability to phytoplankton productivity in San Francisco Bay. Mar. Ecol. Progr. Ser. 17:15-24.
- Cole, B. E. (1989) Temporal and spatial patterns of phytoplankton production in Tomales Bay, California, U. S. A. Estuar. Coast. Shelf. Sci. 28:103-115.
- Coté, B. and T. Platt (1984) Utility of the saturation curves as an operational model for quantifying the effects of environmental conditions on phytoplankton photosynthesis. Mar. Ecol. Progr. Ser. 18:57-66.
- de Madariaga, I. and E. Orive (1989) Spatio temporal variations of size fractionated primary production in the Gernika estuary. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 127:273-288.
- Demers, S., L. Legendre, J. C. Therriault (1986) Phytoplankton responses to vertical tidal mixing. In: Lecture notes on coastal and estuarine studies. Bowman, Yentsch and Petersen [ed]. 17: 1-40.
- Demers, S., L. Legendre (1982) Water column stability and photosynthesis capacity of estuarine phytoplankton. Long-term relationships. Mar. Ecol. Progr. Ser. 7:337-340.

- Denman, K. L. y A. E. Gargett (1983) Time and space scale of vertical mixing and advection of phytoplankton in the upper ocean. *Limnol. Oceanogr.* 28:801-815.
- Durand-Sarmiento, L. F. (1989) Variabilidad temporal de nitratos, nitritos y amonio en la ensenada norte de Bahia de los Angeles. Tesis de licenciatura. U. A. B. C. - F. C. M. : 40 pp.
- Erga, S. R. (1989) Ecological studies on the phytoplankton of Boknafjorden, western Norway.II. Environmental control of photosynthesis. *J. Plankton Res.* 11(4):785-812.
- Falkowski, P. G. (1980) Light and shade adaptation in marine phytoplankton. In: primary productivity in the sea. P.G. Falkowski (ed). Plenum press. New York :99-119.
- Falkowski, P. G. (1981) Light-shade adaptation and assimilation numbers. *J. Plankton Res.* 3:203-216.
- Ferris, J.M. and R. Christian (1991) Aquatic primary production in relation to microalgal responses to changing light: a review. *Aquatic Sciences.* 53(2/3):187-217.
- Gilmartin, M. and N. Revelante (1978) The phytoplankton characteristics on the barrier island lagoons of the Gulf of California. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 7:29-47.
- Goldman, J. C., J. J. McCarthy and D. G. Peavey (1979) Growth rate influence on the chemical composition of phytoplankton in oceanic waters. *Nature.* 279:210-215.
- Hamman, M. G., T. Baumgartner and A. Badan-Dangon (1988) Coupling of the pacific sardine (*Sardinops sagax caeruleus*) life cycle with the Gulf of California pelagic environment. *CalCOFI Rep.* XXIX:102-109.
- Harris, G. P. (1986) *Phytoplankton Ecology : Structure, Function and Fluctuation.* Chapman and Hall. London.
- Hecky, R. E. and P. Kilham (1988) Nutrient limitation of phytoplankton in fresh water and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnol. Oceanogr.* 33(4 part 2):796-822.
- Howarth, R. W. (1988) Nutrient limitation of net primary production in marine ecosystems. *Ann. Rev. Ecol.* 19:89-110.

- Ibarra-Sañudo, S. (1988) Serie de tiempo de variables hidrológicas al Norte de Bahía de los Angeles, B. C. Condiciones de verano. Tesis de licenciatura. C. M.-U. A. B. C. Ensenada, B. C.:58pp.
- Kalff, J. and R. Knoechel (1978) Phytoplankton and their dynamics in oligotrophic and eutrophic lakes. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 9:475-495.
- Keller, A. A. (1988) An empirical model of primary productivity (^{14}C) using mesocosm data along a nutrient gradient. *J. Plankton Res.* 10(4):813-834.
- Keller, A. A. (1989) Modeling the effects of temperature, light and nutrients on primary productivity: An empirical and a mechanistic approach compared. *Limnol. Oceanogr.* 34(1):82-95.
- Keller, A. A. and U. Riebesell (1989) Phytoplankton carbon dynamics during a winter-spring diatom bloom in an enclosed marine ecosystem: Primary production, biomass and loss rates. *Mar. Biol.* 103:131-142.
- King, F. D. (1986) The dependence of primary production in the mixed layer of eastern tropical pacific on the vertical transport of nitrate. *Deep-Sea Res.* 33(6):733-754.
- Knoppers, B. Aquatic primary production in a coastal lagoon. In: Coastal lagoon processes. B. Kjerfve (ed). Elsevier Publ. (En prensa).
- Lara-Lara, J. R., E. Valdez-Holguin y C. Jiménez-Pérez (1984) Plankton studies in the Gulf of California during 1982-83 EL NIÑO. *The Tropical Ocean-Atmosphere Newsletter.* 28:16-17.
- Legendre, L. and S. Demers (1984) Towards dynamic biological oceanography and limnology. *Can J. Fish Aquat. Sci.* 41:2-19.
- Legendre, L. (1990) The significance of microalgal blooms for fisheries and for the export of particulate organic carbon in oceans. *J. Plankton Res.* 12(4):681-699.
- López-Valdez, C. (1989) Variabilidad hidrológica en Bahía de los Angeles, B. C. En condiciones de invierno. Tesis de licenciatura. U. A. B. C. - F. C. M. :57 pp
- Mague, T. H., E. Friberg, D. J. Hughes and I. Morris (1980) Extracelular release carbon by marine phytoplankton: a physiological approach. *Limnol. Oceanogr.* 25:262-279.

- Marra, J., G. Landriau Jr. and H. W. Ducklow (1981) Tracer kinetics and plankton rate processes in oligotrophic oceans. *Mar. Biol. Lett.* 2:215-223.
- Massart, D. L., B. G. M. Vandeginste, S. N. Deming, Y. Muchotte and L. Kaufman (1988). *Chemometrics: a Textbook*. Elsevier Publ. Amsterdam.
- Megard, R. O., W. S. Combs, P. D. Smith and A. S. Knoll (1979) Attenuation of light and daily integral rates of photosynthesis attained by phytoplankton algae. *Limnol. Oceanogr.* 24:1038-1050.
- Millán-Nuñez, E. (1992) Distribución espacial del fitoplácton en la parte norte del Golfo de California. *Ciencias Marinas*. 18(2):101-117.
- Muñoz-Barbosa, A. (1989) Variabilidad de la productividad orgánica primaria, clorofila y seston en la ensenada norte de Bahía de los Angeles, B. C. (condiciones de invierno). Tesis de licenciatura. F. C. M. - U. A. B. C. Ensenada, B. C. :59pp
- Muñoz-Barbosa, A., G. Gaxiola-Castro y J. A. Segovia-Zavala (1991) Variabilidad temporal de productividad primaria, clorofila y seston en la Bahía de los Angeles, Golfo de California. *Ciencias Marinas* 17(4):47-88.
- Navarro-Olache, L. F. (1989) Mesoestructuras termohalinas en la parte central del Golfo de California. Tesis para obtener Maestría en Oceanografía Física. C.I.C.E.S.E. 79 pp.
- Nelson, D. M., J. J. McCarthy, T. M. Joyce, and H. W. Ducklow (1989) Enhanced near-surface nutrient availability and new production resulting from frictional decay of a Gulf Stream warm-core ring. *Deep-Sea Res.* 36(5):705-714.
- Nixon, S. W. (1982) Nutrient dynamics, primary production and fisheries yield of lagoons. *Oceanol. Acta.* 5:357-371.
- Parsons, T. R., M. Takahashi and B. Hargrave (1984) *Biological Oceanographic Process*. 3^{er} ed. Pergamon Press, Oxford.
- Platt, T. and A. D. Jassby (1976) The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. *J. Phycol.* 12:421-430.
- Platt, T., W. G. Harrison, M. R. Lewis, W. K. Li, S. Sathyendranath, R. E. Smith and A. F. Vezina (1989) Biological production of the oceans: The case for a consensus. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 52:77-88.

- Platt, T. and D. V. Subba Rao (1970) Energy flow and species diversity in a marine phytoplankton bloom. *Nature*. 227:1059-1060.
- Prézelin, B. B., M. M. Tilzer, O. Schofield and Haese (1991) The control of the production process of phytoplankton by the physical structure of the aquatic environment with special reference to its optical properties. *Aquatic Sciences* 53(2/3):138-186.
- Robles, J. M. y S. G. Marinone (1987) Seasonal and interannual thermocline variability in the Guaymas basin on the Gulf of California. *Cont. Shelf. Res.* 7(7):715-733.
- Santamaría, E. (1988) Variación de la estructura fitoplanctonica en Puerto Don Juan, Bahía de los Angeles, Baja California. México. verano de 1986. Tesis de maestría. F. C. M. - U. A. B. C. Ensenada, B. C.:153pp.
- Santamaría, E. y R. Millán-Nuñez (1991) Variación de la estructura fitoplanctonica en Puerto Don Juan, Bahía de los Angeles, Baja California. *Ciencias Marinas*. 17(2):1-24.
- Savidge, G. (1979) Photosynthetic characteristics of marine phytoplankton from contrasting physical environments. *Mar. Biol* 53:1-12.
- Simpson J. K. y J. R. Hunter (1974) Front in the Irish Sea. *Nature*. 250:404-406.
- Souza, A. J. G. (1991) Mixing in the midriff island region of the Gulf of California, México. M. S. Thesis. University College of North Wales. 40 pp
- Tilzer, M. M. (1989) Distinction between light mediated and light independent variation in phytoplankton production rates. *Hydrobiologia*. 173:135-140.
- Valdez-Holguin, E. y J. R. Lara-Lara (1987) Productividad primaria en el Golfo de California efectos del evento El Niño 1982-1983. *Ciencias Marinas*. 13(2):34-50.
- Verheya-Dua, F. and M. I. Lucas (1988) Southern Benguela frontal region. I. Hydrology, phytoplankton and bacterioplankton. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 47:271-280.
- Vincent, W.F. (1980) Mechanisms of rapid photosynthetic adaptation in natural phytoplankton communities. II. Changes in photochemical capacity as measured by DCMU-induced chlorophyll fluorescence. *J. Phycol.* 16:568-577.
- Zeitschel, B. (1969) Primary productivity in the Gulf of California, *Mar. Biol.* 3:201-207.