

178
2 ej



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

EVALUACION DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA
BAJO UN GRADIENTE ARTIFICIAL DE LUZ,
DURANTE UN CICLO ANUAL, EN LA ZONA
ADYACENTE A MAZATLAN, SINALOA, MEXICO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE :

B I O L O G O

P R E S E N T A :

NOHEMI CLAUDIA SAAVEDRA ROJAS



DIRECTOR: OMAR CALVARIO MARTINEZ.

1996

FACULTAD DE CIENCIAS
SECCION ESCOLAR

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AVENIDA DE
MEXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis: EVALUACION DE LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA BAJO UN GRADIENTE ARTIFICIAL DE LUZ DURANTE UN CICLO ANUAL, EN LA ZONA ADYACENTE A MAZATLAN, SINALOA, MEXICO

realizado por Saavedra Rojas Nohemí Claudia

con número de cuenta 8626897-8 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Dr.
Director de Tesis
Propietario
Dr.
Propietario
Dra.
Propietario
Biól.
Suplente
Biól.
Suplente

Omar Calvario Martínez

O. Calvario. M

Samuel Gómez Aguirre

Guadalupe De la Lanza Espino

Rebeca María López Rivas

David Salinas Torres

FACULTAD DE CIENCIAS

Departamento de Biología
M. en C. Alejandro Martínez Mena

COORDINADOR DE ESTUDIOS
DE BIOLÓGICOS

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Omar Calvario Martínez por su muy especial amistad, por las ocasiones que me escuchó y me ofreció su apoyo, por su paciencia, ayuda económica y por las oportunidades de aprendizaje y crecimiento que me brindó dirigiendo este trabajo.

A los miembros del Jurado, quienes me obsequiaron algo de su valioso tiempo para darse a la tarea de revisar el trabajo y sugerir mejoras al mismo: Dr. Samuel Gómez Aguirre, Dra. Guadalupe De la Lanza, Biól. Rebeca López y Biól. David Salinas.

Al Dr. Francisco Flores Verdugo y Dr. Fernando González Fariás por las facilidades que me brindaron en sus laboratorios, en la Estación Mazatlán del ICMYL, UNAM, para la realización de este trabajo.

Al Dr. Albert van der Heiden, quien me ofreció la oportunidad de trabajar a su lado y acrecentar mi formación como Biólogo.

Al Dr. Alberto Abreu Grobois, a quien en cierta forma debo el que mi trabajo no se viera truncado.

A Val Calvario, Silvia Morales y Mariana González, por su amistad y los momentos que compartieron conmigo, permitiéndome sentir como en casa.

Al mejor de mis amigos, Jorge Castro Sánchez, quien me ofreció su ayuda incondicional para terminar este trabajo y quien ha estado a mi lado en los momentos precisos.

A los amigos que estuvieron conmigo, cerca o lejos, durante mi estancia en Mazatlán, en especial, Martha Harfush, Antonio Rivas y Francisco Arzola.

A Clara Ramírez Jáuregui, encargada de la biblioteca de la Estación Mazatlán del ICMYL, por amar su trabajo y de ese modo brindarme la ayuda que requerí en la búsqueda del material bibliográfico.

A Nano , siempre prudente y hombre de gran experiencia, quien nos apoyó en los muestreos y con quien pasamos buenos momentos en alta mar.

A todas las personas que colaboraran aún no sabiéndolo, en este trabajo.

DEDICATORIA

Este trabajo, no obstante ser bastante modesto, representa la cristalización de muchas esperanzas y sueños así como el inicio formal de mi vida como profesionalista.

A mi mamá, Esther Rojas Murphy, una gran mujer, de quien he aprendido el verdadero significado del amor, la lucha constante, el valor, la sencillez y quien ha sido uno de los pilares más importantes en mi formación como persona. Gracias por darme la libertad de elegir y tomar mis propias decisiones, que no siempre fueron las correctas.

A la mejor amiga y hermana, que pude tener, Luz Araceli Saavedra Rojas, con quien he compartido los mejores años de mi vida, proyectos, alegrías y momentos difíciles.

A mi familia, que siempre confió en ver la realización de este sueño.

Gracias a todos ustedes por estar conmigo, en los momentos más importantes de mi vida y por el apoyo que siempre he sentido, aún sin decir una sola palabra.

INDICE

RESUMEN.....	1
SUMMARY.....	2
1. INTRODUCCION.....	3
2. ANTECEDENTES.....	9
2.1. Estudios de productividad primaria en el área de Mazatlán.....	10
3. AREA DE ESTUDIO.....	12
3.1. Masas de agua y corrientes.....	13
4. MATERIAL Y METODOS.....	15
4.1. Trabajo de campo.....	15
4.2. Trabajo de laboratorio.....	15
4.2.1. Incubaciones.....	15
4.2.2. Determinaciones Analíticas.....	18
A. Oxígeno Disuelto.....	18
B. Productividad Primaria.....	20
C. Determinación de clorofila a.....	21
5. RESULTADOS.....	23
5.1. Productividad bruta (PB).....	23
5.1.1. Estación 1 (Provincia Oceánica).....	23
5.1.2. Estación 2 (Talud Continental).....	26
5.1.3. Estación 3 (Provincia Nerítica).....	30
5.2. Productividad neta (PN).....	33

5.2.1. Estación 1 (Provincia oceánica).....	33
5.2.2. Estación 2 (Talud Continental).....	34
5.2.3. Estación 3 (Provincia Nerítica).....	35
5.3. Respiración.....	37
5.4. Clorofila a.....	38
5.5. Índices Fotosintéticos (IF).....	40
6. DISCUSION.....	41
6.1 Productividad Primaria (PP).....	41
6.1.1. Valores Anómalos de PB y Respiración.....	50
6.2 Respiración.....	51
6.3 Clorofila a.....	52
6.4 Índices Fotosintéticos (IF).....	54
7. CONCLUSIONES.....	57
8. ANEXOS.....	59
Anexo I.....	59
Anexo II.....	60
Anexo III.....	61
Anexo IV.....	62
9. LITERATURA CITADA.....	63

RESUMEN

Durante un ciclo anual (septiembre de 1993-agosto de 1994) la productividad bruta, neta y la respiración, fueron evaluadas al sur del Golfo de California, en las cercanías del Puerto de Mazatlán, Sinaloa, México. Las estimaciones se realizaron por medio de la determinación de la concentración de oxígeno en botellas claras y oscuras incubadas bajo un gradiente artificial de luz. Parámetros como la temperatura y la concentración de clorofila *a*, fueron relacionados con la productividad primaria. Se establecieron comparaciones de la productividad bruta, neta y la respiración entre la Provincia Nerítica, Talud Continental y Provincia Oceánica, encontrando que las dos primeras presentan valores muy similares y relativamente mayores, en tanto que la última es menos productiva.

En la mayoría de los casos, los valores de productividad bruta y neta, mostraron que las comunidades de plancton superficial, se hallaron mejor adaptadas a irradiancias de entre el 86 y el 59 %. A irradiancias mayores se presentó inhibición fotosintética.

El intervalo de temperatura superficial registrado durante el ciclo de muestreo fue de 21.8 a 30.5°C.

El período invernal (septiembre de 1993 a febrero de 1994), presentó los valores más altos de productividad neta (0.90 a 15.15 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) y *Cl a* (2.94 a 6.00 mg l^{-1}). La respiración fluctuó entre -3.52 y 2.59 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$. Durante verano (marzo a agosto de 1994) se registraron los valores más bajos de productividad neta (-1.18 a 0.92 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) y *Cl a* (0.04 a 0.10 mg l^{-1}). El rango de valores de la respiración durante esta época fue de -1.49 a 0.99 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

Valores negativos de productividad bruta, neta y respiración, fueron encontrados, considerándose que por lo menos en un 90% de los casos, estos no se debieron a errores experimentales, como lo demuestran los CV menores a 0.20 en la mayoría de los muestreos. En estas situaciones, se propone que existió predominio de la respiración sobre la actividad fotosintética.

Los valores de la productividad para el período invernal, se pueden atribuir en parte a la presencia de una marea roja en la zona de estudio, así como a la fertilización de las aguas por acción de surgencias; en tanto que en verano los bajos valores podrían deberse al agotamiento de los nutrientes.

Los resultados obtenidos sugieren la posibilidad de que al menos en la región adyacente a Mazatlán, la productividad primaria puede llegar a ser más alta de lo que se ha reportado anteriormente.

SUMMARY

During an annual cycle (september, 1993 to august, 1994) gross productivity, net productivity and respiration were evaluated South California Gulf, near Mazatlan Port, Sinaloa, México. The evaluation were done by changes in oxygen concentration in light and dark bottles incubated under an artificial light gradient. Parameters such as temperature and chlorophyll *a* concentration were related with primary productivity. Comparisons of gross and net productivity and respiration were established between stations localized at Neritic Province (Station 3), Continental slope (Station 2) and Oceanic Province (Station 1), finding that the first two had similar values and were relatively bigger in relation to the last one which had less productive.

In most cases the values of net productivity showed that surface plankton communities were found to be better adapted to the irradiances between 86 and 59 %. It was found that higher irradiances inhibited photosynthesis.

The interval of superficial temperature registered during the sampling cycle was 21.8 to 30.5 °C. The winter period (september, 1993 to february, 1994) had the highest net productivity values (0.90 to 15.15 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) and *Chl a* (2.94 to 6.00 mg l^{-1}). The respiration fluctuated between -3.52 and 2.59 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$. During summer (march to august, 1994) the lowest net productivity values were registered (-1.18 to 0.92 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) and *Chl a* (0.04 to 0.10 mg l^{-1}).

The values rank of respiration during this period was -1.49 to 0.99 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

Negative values of gross productivity and respiration were found considering that at least 90% of the cases this was not due to experimental mistakes, as the majority of samples whose CV were lower than 0.20 %.

The productivity values for winter period can be attributed in part to the presence of a red tide in the zone as well as the water fertilization by upwelling. In relation to the summer the low values can be due to depletion of nutrients.

The obtained results suggest the possibility that at least in adjacent region to Mazatlan, the primary productivity could be much higher than has been previously expressed.

1. INTRODUCCION.

La investigación científica en los océanos constituye una labor sorprendentemente pródiga, no solo por los conocimientos que de esta actividad emanan, sino también como fuente de aplicaciones útiles para la humanidad a corto, mediano y largo plazo. Entre otros, la explotación de recursos pesqueros, la búsqueda de fuentes alternativas de alimento, energía, fármacos, el desarrollo a futuro de la minería submarina y algunos mas.

Una forma integral de investigar el ecosistema marino, es estudiando las tramas tróficas, concepto que se aplica para definir las relaciones alimentarias que se establecen entre los diferentes tipos de organismos, por ejemplo aquellas que se establecen entre los componentes del plancton.

La producción inicial de los compuestos orgánicos en el océano, se encuentra en general, restringida a la zona fótica de la columna de agua. El CO_2 es fijado por fotosíntesis y junto con los nutrientes son incorporados a tejidos vivos (Blough, 1992). Los organismos dominantes que llevan a cabo este proceso de formación de compuestos orgánicos, son los pertenecientes al fitoplancton, junto con el microfitobentos y los pastos marinos (Barnes y Hughes, 1989).

Para tener un panorama más claro de los términos que son empleados en este trabajo, es necesario definir algunos conceptos importantes:

1) *Producción primaria*, que es la cantidad de materia orgánica originada por los productores primarios u organismos autótrofos (Parsons y Takahashi, 1979).

2) *Productividad primaria*, que es la producción primaria expresada por unidad de tiempo, en una unidad de área o volumen. p.ej. $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$; $\text{g C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$ (Parsons y Takahashi, 1979).

A pesar de estas definiciones, es común que en la literatura sean empleados de manera indistinta (Flynn, 1988), por lo que en ocasiones existe confusión al usar dichos términos y sean considerados sinónimos.

Una revisión acerca de los términos empleados en productividad planctónica, es abordada por Williams (1993), en la que se discute la importancia de emplear términos inequívocos en este área, para lograr una mayor integración de conocimientos.

3) *Productividad o fotosíntesis bruta*, se refiere a la tasa de cambio observada en la formación de materia orgánica más todas las pérdidas, por ejemplo la respiración, pastoreo, muerte *in situ* y sedimentación, entre otros (Strickland, 1965; Williams, 1993).

4) *Productividad o fotosíntesis neta*, es la formación de materia orgánica que se encuentra después de eliminar las pérdidas que ocurren simultáneamente en los procesos fotosintéticos (Strickland, 1965; Williams, 1993).

5) *Números de asimilación* (Falkowski, 1981) o *índices fotosintéticos* (Williams *et al.*, 1991), son las tasas de fijación de carbono normalizadas a clorofila en condiciones de saturación luminosa. Se puede expresar también en términos de la cantidad de oxígeno producido por unidad de clorofila en una unidad de tiempo (p. ej. $\text{mg O}_2 \cdot \text{mg Cl a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) o bien como la cantidad de carbono fijado por unidad de clorofila en una unidad de tiempo (p.ej. $\text{mg C} \cdot \text{mg Cl a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$)

Estos números se pueden interpretar de dos formas: a) La productividad máxima (P_{max}) puede ser inferida; y b) los números de asimilación o índices fotosintéticos pueden implicar tasas máximas de crecimiento específico (Falkowski, 1981).

Por otro lado, estos números varían en función del régimen de nutrientes, temperatura, tamaño de las células así como por la "historia de luz" de las comunidades fitoplanctónicas. Los valores más comunes que se han reportado para estos números oscilan entre 2 y 10 $\mu\text{g C} (\mu\text{g Cl a}^{-1}) \text{h}^{-1}$; aunque Falkowski (1981), propuso que el valor máximo teórico es de 25 $\mu\text{g C} (\mu\text{g Cl a}^{-1}) \text{h}^{-1}$.

Como todo proceso biológico, la productividad primaria, se encuentra influenciada por múltiples factores: físicos (turbulencia, viscosidad, difusión molecular, corrientes, mareas, surgencias, divergencias, cantidad de luz disponible), químicos (disponibilidad de nutrientes) y biológicos (crecimiento, depredación, muerte, entre otros).

El nivel medio de iluminación y por tanto la cantidad de energía radiante disponible para la fotosíntesis, depende de la latitud y la estación del año. En relación con la profundidad de la columna de agua, la iluminación depende de la turbidez, la que a su vez tiene que ver con el contenido de partículas suspendidas, incluyendo al mismo fitoplancton (Lorenzen, 1976; Peres, 1982; Thurman, 1984).

Es necesario hacer algunas consideraciones, relacionadas con la influencia de la luz sobre el fitoplancton:

- A) No todos los fitoplanctones requieren o toleran el mismo nivel de luz.
- B) Dado que la excesiva iluminación tiene un efecto negativo para la mayoría de los fitoplanctones, lo que resulta en una inhibición de la fotosíntesis, la tasa máxima de fotosíntesis se presenta a una profundidad que corresponde alrededor de 1/3 de la energía radiante incidente.
- C) Algunas especies con capacidad para desplazarse verticalmente, pueden ajustar su profundidad, de acuerdo a sus requerimientos de luz.

Bajo condiciones de laboratorio, la fotosíntesis se incrementa de manera más o menos lineal, de acuerdo a la intensidad luminosa, hasta alcanzar un valor máximo (P_{max}), que corresponde a condiciones de saturación luminosa; por encima de este valor de luz, la fotosíntesis decrece y esto se conoce como *fotoinhibición* (Mann, 1982; Peres, 1982; Eppley y Holm-Hansen, 1986; Kirk, 1986)..

En la naturaleza, dado que la luz decrece de manera exponencial de acuerdo con la profundidad, en un medio que es hasta cierto punto ópticamente uniforme, la tasa de fotosíntesis alcanza su máximo, por debajo de la superficie, para luego disminuir paulatinamente hasta un punto donde la fotosíntesis se encuentra en balance con la respiración (*punto de compensación*); la profundidad a la que esto ocurre se llama *profundidad de compensación*. Esto ocurre cuando la intensidad luminosa es alrededor del 1% de la energía luminosa incidente y a menudo corresponde a una profundidad de 100 m en aguas muy claras o incluso unos cuantos centímetros en aguas con alto contenido de partículas disueltas (Mann, 1982). La tasa de respiración, a lo largo de la columna de agua, es relativamente constante y hasta cierto punto independiente de la fotosíntesis (Mann, 1982; Neshiba, 1987).

Por debajo de la profundidad de compensación, la respiración empieza a exceder a la fotosíntesis, de forma tal que se alcanza un estado en el que la respiración es mucho mayor que la fotosíntesis por lo que los valores de productividad neta se toman negativos (Mann, 1982; Neshiba, 1987).

En ocasiones ocurre que al evaluar la productividad bruta y neta, por el método de botellas claras y oscuras, en condiciones que sean similares a una profundidad mayor que la de compensación, los valores tanto de la respiración como de la productividad bruta, pueden ser negativos. Sin embargo, las diferencias en la concentración de oxígeno en las botellas claras y oscuras no son significativamente diferentes, por lo que estos valores se pueden interpretar como valores iguales a cero, más que como valores negativos (Calvario-Martínez, com. pers.)

Tanto la irradiancia como la duración de los periodos de luz influyen en el metabolismo del fitoplancton; así por ejemplo ocurre que las variaciones en la duración del día afectan sus contenidos de pigmentos, las tasas de crecimiento y de respiración, de manera importante (Gilstad *et al.*, 1993).

Aún cuando en el presente trabajo no se consideró el régimen de nutrientes presente en el área de estudio, es importante señalar el papel tan importante que juegan estos elementos en las tasas de crecimiento y de productividad, así como la influencia que pueden tener sobre otros parámetros fotosintéticos (p. ej. números de asimilación)

La fotosíntesis puede llevarse a cabo por cierto tiempo, si una célula autotrófica es provista con luz, agua y CO₂, pero su crecimiento y por tanto su producción son dependientes de la disponibilidad de un adecuado suministro de elementos minerales (Dugdale, 1976; Mann, 1982). Sin éstos, las células no pueden dividirse y eventualmente se toman senescentes.

Los nutrientes son removidos del agua marina por el fitoplancton en la zona eufótica, que son provistos nuevamente a dicha zona por procesos locales de regeneración, por mezcla o por surgencias (Eppley *et al.*, 1979; Kaiser y Postel, 1979; Uidot y Morin, 1987; Lavin *et al.*, 1992).

Los oceanógrafos clasifican al océano en provincias, cuyos límites están basados en diferentes características como la profundidad de la superficie al fondo, la distribución de los organismos en dicho ambiente, entre otras (Neshiba, 1987).

Las aguas oceánicas son las capas superficiales del océano abierto, es decir, después de la plataforma continental; la dimensión vertical de esta provincia está limitada a la profundidad que corresponde al 1% de la luz solar. La fotosíntesis por tanto, se encuentra restringida a esta capa y virtualmente toda la materia orgánica en el océano se origina aquí. Esta zona también es la de intercambio aire-océano (Neshiba, 1987).

Las aguas neríticas son aquellas que se encuentran sobre la plataforma continental, estas reciben aportes de nutrientes de ríos. La carga de sedimento es generalmente alta y por lo tanto la turbidez de las aguas costeras es mayor que la de las aguas oceánicas. La penetración de la luz solar en toda la columna de agua, influencia fuertemente el tipo y comportamiento de los organismos que ahí se establecen. La productividad en estas aguas de carácter costero, en general, suele ser elevada comparada con la de zonas oceánicas (Neshiba, 1987).

En conjunto, las aguas neríticas y las aguas oceánicas constituyen el Ecosistema Pelágico, que posee características específicas: es tridimensional, se halla en continuo movimiento, está dominado por organismos pequeños y sus comunidades están más inmediatamente integradas, tróficamente hablando, que las del bentos (Margalef, 1968; Peres, 1982). Presenta una zonación y una estratificación apreciable en la composición cualitativa y cuantitativa de sus comunidades, mismas que a menudo están relacionadas a migraciones diurnas y estacionales.

El papel que desempeña el fitoplancton como productor primario, ha sido resaltado en numerosos trabajos y se han desarrollado esfuerzos para evaluar la productividad del mismo, relacionada con diversos factores.

De acuerdo a las estimaciones de Berger *et al.* (1989), la productividad total del océano es de 27 Gt C año⁻¹, siendo el aporte de cada área el siguiente (la productividad en zonas costeras se da entre paréntesis): Pacífico 7.0 (4.1); Índico 2.8 (1.9); Atlántico 4.3 (1.7) y Antártico 5.2 Gt C año⁻¹.

Recopilaciones realizadas por Berger *et al.* (1989), señalan valores típicos de productividad primaria de 25 g C m⁻² año⁻¹, para la zona pelágica y de 250 g C m⁻² año⁻¹ para los giros subtropicales en regiones costeras.

Estas estimaciones muestran la enorme contribución que tiene la parte costera de los océanos, dentro de los procesos de productividad primaria.

La evaluación de la productividad primaria constituye un importante parámetro en investigaciones químicas y ecológicas. Además la determinación de dicho parámetro ecológico es un indicador que contribuye a la evaluación y predicción de las pesquerías comerciales, ya que en última instancia, todos los organismos dependen de los productores primarios (Ryther, 1969; Vinogradov *et al.*, 1972; Steele, 1974; Williams *et al.*, 1979). Por estas razones, se hacen necesarias evaluaciones exactas de la productividad primaria de sistemas acuáticos.

La zona adyacente a la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México, es de considerable importancia económica, debido a los recursos pesqueros que sustenta (SHPyT, 1990). Esto se debe en parte a que esta zona posee características que son una mezcla de condiciones tanto del Pacífico, como del Golfo de California, como son la influencia de la Corriente de California, la incidencia de surgencias marinas, cambios en el patrón de circulación de los vientos, por mencionar algunos (Roden y Emilsson, 1985).

Sin embargo, a pesar de esta riqueza y de las condiciones físicas de la plataforma continental en el área adyacente a Mazatlán, Sin., que podrían hasta cierto punto facilitar, la evaluación de la productividad primaria, en aguas costeras y

oceánicas y que suministraría información biológica importante para crear modelos que permitan predecir los recursos pesqueros y aprovecharlos de una manera racional, no se ha desarrollado un esfuerzo importante para la evaluación de dicho parámetro.

En virtud de la relevancia de dichos ambientes y de la escasez de trabajos de esta índole para la parte sur del Golfo de California, particularmente en el área adyacente a Mazatlán, Sinaloa, se inició la presente investigación, bajo el supuesto de que la productividad primaria suele ser mayor en áreas costeras que en áreas oceánicas y que este parámetro varía de acuerdo con la época del año, así como por diferencias en los regímenes de luz.

De acuerdo con la hipótesis anterior, se plantearon los siguientes objetivos:

- 1) Estimar la productividad primaria, bajo un gradiente artificial de luz, durante un ciclo anual.
- 2) Establecer comparaciones de las estimaciones de productividad primaria entre la Provincia Nerítica, Talud continental y Provincia Oceánica del Ecosistema Pelágico.
- 3) Conocer los niveles de luz a los cuales la fotosíntesis se ve inhibida.
- 4) Obtener valores de índices fotosintéticos para cada una de las estaciones muestreadas.

2. ANTECEDENTES.

En el campo de la oceanografía biológica, los primeros esfuerzos que se llevaron a cabo para evaluar la productividad primaria se iniciaron a principios de siglo, particularmente en Europa (p. ej. Atkins en 1922; Kattegat en los 30's; Cooper en 1933; Seiwel en 1935).

Gaarder y Gran en 1927 (Stemann-Nielsen, 1952), propusieron el método de evolución de oxígeno en botellas claras y oscuras, para evaluar la productividad primaria. Sin embargo, debido a que la técnica Winkler empleada para determinar oxígeno disuelto en agua, como fue originalmente propuesto, no es lo suficientemente sensible para detectar diferencias en muestras provenientes de ambientes oligotróficos, el método de botellas claras y oscuras, fue poco usado y de manera preferente en sistemas con alta productividad fitoplanctónica (Stemann-Nielsen, 1952).

Bajo este panorama, Steemann-Nielsen (1952), introdujo el uso del ^{14}C para evaluar la productividad primaria en sistemas acuáticos. Esta técnica, a la que se le han hecho modificaciones con el paso del tiempo, ha sido usada ampliamente y en ella se han basado casi la totalidad de los trabajos de productividad primaria publicados (Williams y Purdie, 1991).

No obstante, el relativo éxito de ésta técnica, todavía existe el cuestionamiento referente a si las estimaciones del método se deben a la productividad bruta o a la productividad neta, además de que se ha suscitado un debate en tomo a la precisión de la técnica, ya que algunos autores han señalado que puede subestimar de manera importante las tasas de productividad (e.g. Gieskes *et al.*, 1979; Tijssen, 1979).

Este debate, ha permitido en cierta medida, que se reconsiderara emplear la técnica propuesta por Gaarder y Gran, por lo que para la década de los 60, se realizaron algunos trabajos en los cuales quedaba de manifiesto que cuando se tenían los cuidados necesarios al preparar los reactivos que la técnica Winkler requiere, al igual que para evitar la oxidación, volatilización y contaminación de los mismos, era posible alcanzar precisiones en la determinación de oxígeno disuelto de hasta 0.1 % (Carpenter, 1965a; Carpenter, 1965b; Carrit y Carpenter, 1966).

No obstante estas precauciones, la determinación del punto final en las titulaciones Winkler, continuaba siendo subjetiva, en tanto que dependía de los sentidos del analista. Aunado a esto, el procedimiento era lento y la precisión disminuía al aumentar el número de muestras.

La introducción de sistemas automatizados para la titulación de muestras por el método Winkler (e.g. Almgren *et al.*, 1977), permitió la disminución en los tiempos de

procesamiento de las muestras y un aumento considerable de la precisión por la determinación del punto final de manera fotométrica (Williams y Jenkinson, 1982; Cajal *et al.* 1991; Calvario *et al.*, subm. pub.) o bien potenciométrica (Knapp *et al.*, 1991).

2.1. Estudios de productividad primaria en el área de Mazatlán.

En México, las evaluaciones de la productividad primaria, se han enfocado principalmente a lagunas costeras (p. ej. Gilmartin y Revelante, 1978) y muchos de los trabajos de esta índole, se han realizado en el Golfo de México (p. ej. Jordan, 1972). Además de que muy pocos son las investigaciones que han empleado la técnica de evolución de oxígeno, por considerar que es poco precisa y que por tanto solo puede emplearse en aguas de alta productividad y baja en sedimentos (Jordan, 1972). Aunado a estos factores, algunos investigadores han obtenido valores negativos al usar esta técnica (Jordan, 1972; Calvario y De la Lanza, 1981; Gómez-Aguirre, 1981; Lechuga-Deveze, 1982), que han sido explicados por errores experimentales, tiempos de incubación cortos, respuestas fisiológicas del fitoplancton al confinamiento en botellas, entre otros.

En Mazatlán y áreas adyacentes, se han realizado algunas contribuciones relacionadas con la composición fitoplanctónica y su distribución en función de ciertas variables hidrográficas, como los reportadas por Rojas-Trejo (1984); Priego-Martínez (1985); Galindo (1987). Cortés-Altamirano (1987, 1988, 1991), ha registrado la presencia de mareas rojas, enfatizando aspectos taxonómicos, en dicha zona.

Los trabajos referidos a la productividad primaria en el área, son sumamente escasos, entre los que se encuentran el de Mee *et al.* (1985), quienes evaluaron el comportamiento de la productividad de la bahía de Mazatlán, durante el evento del Niño, concluyendo que la productividad disminuye bajo la influencia de este fenómeno; Robles-Jarero (1985), estudió durante un ciclo anual la abundancia, composición y productividad del fitoplancton en el Estero de Uriás y por su parte, Flores-Verdugo *et al.* (1991), estudiaron las variaciones espacio-temporales de la productividad primaria relacionados con la temperatura, intrusión de diferentes tipos de aguas a la bahía y cambios en los patrones de circulación de corrientes, en las épocas de secas y de lluvias.

A nivel regional, es decir en el Golfo de California, se han llevado a efecto trabajos del tópico de interés preferentemente en las zonas norte y central del mismo, empleando en la mayoría de los casos, la técnica del ^{14}C . Zeitzschel (1969), concluyó que la productividad del Golfo era comparable a ciertas áreas de la Bahía de Bengala y zonas de surgencia de Baja California y norte de África y de 2 a 3 veces mayor que en el Pacífico y Atlántico abierto a similares latitudes.

Gilmartin y Revelante (1978), compararon la productividad de lagunas costeras del Golfo de California con aguas adyacentes a dichos cuerpos de agua, encontrando que la productividad disminuía conforme se alejaba de la costa. No obstante los valores que obtuvieron, parecen ser al menos 3 veces mayores que los reportados para el Pacífico tropical a latitudes similares. Durante el período en que trabajaron, las tasas se incrementaron dramáticamente en algunas de las lagunas que estudiaron, con respecto a estaciones ubicadas a más de 24 km de la costa, en un factor de 150 veces.

Gaxiola-Castro *et al.* (1985), generaron curvas de fotosíntesis vs. intensidad luminosa (P-I), para las regiones norte y centro del Golfo, obteniendo valores integrados de productividad primaria (PP) de 0.75 a 1.86 g C m⁻² d⁻¹; Gaxiola-Castro y Alvarez-Borrego (1986), obtuvieron valores de PP del Pacífico abierto mexicano, norte y centro del Golfo de California, encontrando una mayor productividad en verano que en invierno en este último y valores de 0.08 a 0.54 g C m⁻² d⁻¹ en el Pacífico abierto. Valdéz-Holguín y Lara-Lara (1987), estudiaron los efectos del Evento del Niño sobre la PP en todo el Golfo, encontrando que dicho fenómeno la favorece.

Alvarez-Borrego *et al.* (1987), generaron curvas P-I en el norte y centro del Golfo, obteniendo valores integrados de PP de 1.3 a 4.4 mg C m⁻² d⁻¹, en verano. Alvarez-Borrego y Gaxiola-Castro (1988), generaron curvas P-I en otoño y primavera-verano, para el centro y norte del Golfo obteniendo números de asimilación altos debido a turbulencias moderadas. Lara-Lara y Valdéz-Holguín (1988), realizaron estudios sobre la biomasa y la PP por fracción de tamaños en las mencionadas regiones del Golfo, encontrando que más del 70 % de la biomasa y la productividad se debieron al nanofitoplancton.

Muñoz-Barbosa *et al.* (1991), estudiaron la variabilidad temporal de la productividad y la clorofila en Bahía de los Angeles, en el norte del Golfo de California, proponiendo que el transporte horizontal y la mezcla vertical originados por el viento, son los principales factores que regulan los parámetros estudiados.

Cajal-Medrano *et al.* (1992), evaluaron cocientes fotosintéticos en una laguna costera y en la región central del Golfo de California, así como la productividad primaria empleando las técnicas de O₂ y ¹⁴C; infiriendo que la contribución relativa de la productividad nueva es mayor que la contribución de la productividad regenerada en ambas zonas.

3. AREA DE ESTUDIO .

El área de estudio se encuentra comprendida en una zona de transición entre el Golfo de California y el Océano Pacífico, pero se halla influenciada principalmente por condiciones que prevalecen en la parte inferior del Golfo (Roden y Emilsson, 1985).

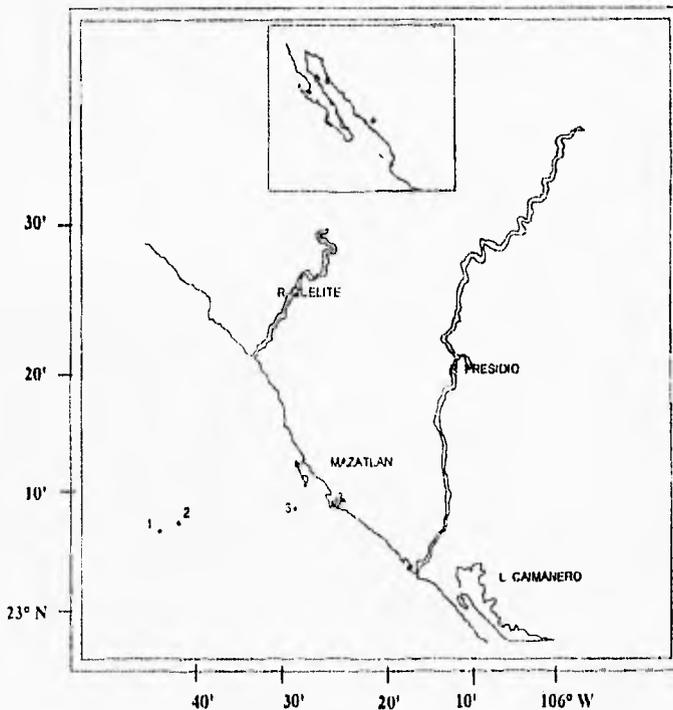


Fig. 1. Localización del área de estudio y ubicación de las estaciones de muestreo (septiembre 1993 - agosto 1994).

Esta zona se encuentra definida por el área triangular limitada por la costa entre Mazatlán, Sin. y Cabo Corrientes, Jal. y dos líneas imaginarias tendidas desde Cabo San Lucas, B.C.S., a estos puntos (Roden y Emilsson, 1985).

La Bahía de Mazatlán es considerada como una bahía tropical eutrófica (Mee *et al.*, 1984), que está influenciada en verano por aguas oligotróficas, que provienen del sur y en invierno por surgencias esporádicas (Roden y Emilsson, 1985). Se ha observado que durante el período primaveral hay una intrusión de agua fría del fondo hacia la zona costera, debido a procesos locales (García De la Parra, 1992).

El clima que predomina sobre esta zona, corresponde al tipo AWO (w) (c), es decir, cálido subhúmedo, con lluvias en verano y vientos predominantes del noroeste en invierno y del suroeste en verano. La precipitación media es de 800.3 mm (García, 1973).

La amplitud de la plataforma continental en el sur de Sinaloa, es particularmente variable, observándose extensiones de 50 km hacia el norte, frente al Río San Lorenzo, disminuyendo hasta los 25 km de extensión, en el área frente al Río Quelite y Mazatlán, donde la pendiente es muy pronunciada y comprendida entre 1:58 y 1:291 (López-Avilés, 1986).

Tres estaciones de muestreo (Fig. 1) fueron seleccionadas y localizadas a lo largo de un transecto perpendicular a la costa.

La estación 1 se ubicó a 17.5 mn del Puerto de Mazatlán, a los 23° 07.32' N 106° 44.38' W, sobre la isóbata de los 400 m (Provincia Oceánica); la estación 2 se localizó a 15 mn, en la isóbata de los 200 m a los 23° 07.53' N 106° 42.42' W (dicha estación se ubicó sobre el talud continental); finalmente, la estación 3 en la isóbata de los 50 m a los 23° 09.28' N 106° 29.43' W, a 5 mn del puerto (Provincia Nerítica).

3.1. Masas de agua y corrientes.

En la zona adyacente al área de estudio se ha distinguido una estructura termohalina vertical complicada, caracterizada por intrusiones, frentes y remolinos que tienen su origen en la mezcla de tres masas distintas de agua, en la capa superior: i) el flujo saliente del Golfo de California, que se dirige hacia el sur, con temperatura y salinidad elevadas, ($T > 18^{\circ}\text{C}$; $S > 35.0\text{‰}$); ii) la Corriente de California, que se dirige hacia el sureste, con agua fría y de baja salinidad, ($T = 15\text{-}20^{\circ}\text{C}$; $S = 33.6\text{-}34.0\text{‰}$); y iii) la Contracorriente Norecuatorial del Pacífico Norte, que proviene del sur de México, y que se dirige hacia el noroeste; transportando agua caliente y de baja salinidad ($T > 26^{\circ}\text{C}$; $S < 34.6\text{‰}$). Esta última masa de agua es la más ligera

de las tres y flota sobre las otras, la estratificación de la superficie hacia el fondo es agua de la Contracorriente Norecuatorial, agua del Golfo de California y agua de la Corriente de California (Granados y Schwartzlose, 1977; Roden y Emilsson, 1985).

4. MATERIAL Y METODOS .

4.1. Trabajo de campo.

El período en el que se realizó el presente trabajo fue de septiembre de 1993 a agosto de 1994, realizándose un muestreo mensual, en la superficie del mar.

El traslado a las estaciones de muestreo, se efectuaba utilizando una lancha de fibra de vidrio de 7 m de eslora por 2 m de manga, con motor de 45 hp. Los muestreos fueron realizados entre las 05:00 y las 07:30 horas.

Para ubicar las estaciones, se contó con un navegador por satélite, Magellan NAV 1000 Plus, el cual proporcionaba continuamente, tanto la latitud como la longitud durante el recorrido a los puntos de muestreo. Dicho instrumento fue indispensable en el presente estudio, ya que en el área no existen puntos de referencia de los cuales hacer uso para orientarse.

In situ se medía la temperatura superficial del agua, con un multímetro Fluke 77, equipado con un adaptador-termómetro 80T-150U, cuya precisión era de $\pm 1^{\circ}\text{C}$.

En cada estación de muestreo se tomaban 20 l de agua, mismos que eran transportados en bidones de polietileno limpios al laboratorio, donde se transferían por medio de una manguera a otros garrafones con llave en la base y mantenidos en la oscuridad por aproximadamente 24 h. Esto con el propósito de que las muestras que serían incubadas en la oscuridad, se mantuvieran en el proceso respiratorio y las muestras expuestas a la luz, iniciaran la fotosíntesis, ya que ha sido demostrado por algunos investigadores (e.g. Garrigue y Boucher, 1992), que las muestras de fitoplancton requieren de un período en la oscuridad, para inhibir la fotosíntesis y detener la producción de O_2 .

4.2. Trabajo de laboratorio.

4.2.1. Incubaciones.

Las estimaciones de productividad primaria se realizaron mediante la determinación del cambio en la concentración de oxígeno disuelto en las muestras de agua contenidas en las botellas claras, mientras que las medidas de respiración se

registraron en las botellas oscuras debido al consumo de dicho gas (Strickland y Parsons, 1972; Grashoff, 1976; Grashoff *et al.*, 1983).

Un gradiente de valores de productividad primaria fue obtenido al someter las muestras a diferentes intensidades luminosas, dentro de incubadores, técnica que ha sido empleada por algunos investigadores (e.g. Doty *et al.*, 1965; Head, 1976; Harrison *et al.*, 1985).

Las muestras de agua que habían sido mantenidas en la oscuridad, fueron empleadas para llenar botellas de vidrio borosilicato, tipo Pyrex, de 125 ml de capacidad nominal, mismas que habían sido previamente lavadas y calibradas (Anexos I y II).

Para el llenado de las botellas, se empleó una manguera de silicón de 10 mm de diámetro y aproximadamente 1 m de longitud, provista de una pinza en un extremo. De esta forma fue posible controlar el flujo de agua y evitar la agitación excesiva y el burbujeo del agua dentro de las botellas (Williams y Robertson, 1989). Cada botella fue enjuagada con agua de la muestra a través de la manguera de silicón, con dos veces su volumen, para eliminar posibles burbujas que pudieran interferir en la precisión de las mediciones de oxígeno disuelto. Para que la distribución de los resultados, no fuera sesgada, las botellas fueron llenadas al azar.

Para evitar analizar un número excesivo de muestras sin un decremento en la precisión, se calculó el número mínimo de muestra, que estadísticamente se obtiene con la variación del error absoluto obtenido para un incremento del número de determinaciones (Jeffery *et al.*, 1989). La variación del error absoluto observada experimentalmente para 3 muestras fue de 1.16; para 4 fue de 0.75 y para 5 fue de 0.59. Estos valores mostraron que no existe mucha diferencia en emplear 4 o 5 réplicas.

Por ésta razón, se emplearon 6 réplicas para las botellas de tiempo cero o botellas iniciales (BI), 6 para las botellas oscuras (BO) y 4 para las botellas claras (BC) en cada intensidad luminosa estudiada (100, 92, 86, 59, 32, 16 y 5 % de la irradiancia recibida). Este número de réplicas fue empleado para cada una de las estaciones.

Al inicio del intervalo de incubación, el oxígeno disuelto en las muestras de agua de las BI, era fijado con 1 ml \pm 0.02 de $MnSO_4$ y 1 ml \pm 0.02 de NaOH-Nal. Debido a que la adición de dichos reactivos requiere de cantidades exactas, esta fue realizada con jeringas de llenado automático VWR de 2 ml de capacidad, con una precisión de \pm 0.02. Una vez fijada la muestra, las botellas eran tapadas, evitando burbujas en el interior, agitadas dos veces y mantenidas sumergidas en agua, para

evitar el ingreso del aire al interior por contracción térmica, hasta el momento de su análisis. (Merino, 1992).

Las BC perfectamente tapadas y sin burbujas en el interior, correspondientes a cada intensidad luminosa a estudiar, se sujetaban por el cuello por medio de placas de acrílico transparentes, eran colocadas dentro de incubadores de plástico, (construidos *ad hoc*) y cubiertas con placas de acrílico de densidad neutra, para obtener los porcentajes de irradiancia, ya mencionados (Fig. 2).

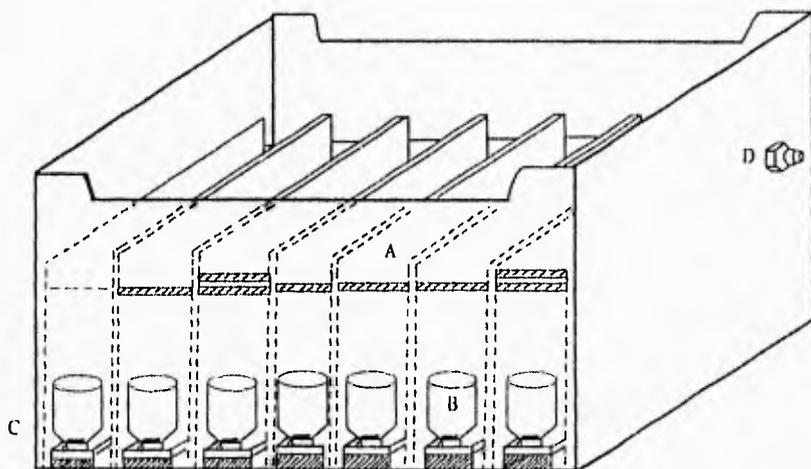


Fig. 2. Incubador de muestras. A) Placas de densidad neutra; B) Botellas tipo DBO; C) Entrada de agua; D) Salida de agua.

Las BO eran tapadas y sujetas de la misma manera e introducidas en fundas dobles de plástico negro denso, para evitar el paso de la luz. Dichas muestras eran puestas en cajas plásticas, donde permanecían por el mismo intervalo de incubación que las BC.

La temperatura de las botellas se mantuvo constante (± 2 °C), haciendo circular agua en los incubadores a lo largo de los experimentos, los cuales tenían una duración de entre 4 y 6 h. Debido a que las incubaciones fueron realizadas bajo luz natural, se

tomaron lecturas de la irradiancia, cada hora, empleando un cuantómetro Biospherical Instruments QSL-100, para conocer la cantidad de luz que en promedio se recibía en el transcurso de las incubaciones.

Al término de los experimentos, tanto las BO como las BC, eran fijadas de la misma manera que las BI y seguían el mismo procedimiento de análisis.

4.2.2. Determinaciones Analíticas

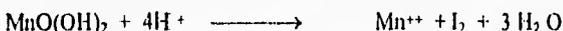
A. Oxígeno Disuelto.

En este trabajo, el procedimiento general para la obtención de las muestras de oxígeno de acuerdo al método Winkler así como la preservación de las mismas es el recomendado por Grasshoff *et al.* (1983). Los reactivos utilizados se prepararon de acuerdo a lo sugerido por Carrit y Carpenter (1966) (Anexo III). La titulación de las muestras fue realizada en la misma botella donde se incubó (Grasshoff *et al.*, 1983).

La técnica Winkler se basa en una serie de reacciones de óxido-reducción (Phillips, 1973). Cuando se adiciona la solución de sulfato manganoso ($MnSO_4$) a la muestra de agua, seguida de la solución alcalina de hidróxido de sodio-yoduro de sodio ($NaOH-NaI$), se forma un hidróxido manganoso que se precipita y reacciona con el oxígeno disuelto en el agua, pasando a estados más altos de oxidación (+3 y +4), con la formación de un óxido hidratado tetravalente de manganeso (Phillips, 1973).



Al agregar el ácido sulfúrico, en presencia de yoduro, el manganeso tetravalente presente en $MnO(OH)_2$, actúa como un agente oxidante y desprende yodo libre, en cantidades equivalentes al O_2 disuelto en el agua.



El yodo liberado de estas reacciones es luego titulado con una solución valorada de tiosulfato de sodio (Phillips, 1973). Anexo IV.



Finalmente, la concentración de oxígeno disuelto se calcula de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$1) \quad \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} = (\text{VB}/50) (\text{MT}) (1000/4) (1000/\text{vol bot. menos } 2)$$

Donde:

VB = volumen de tiosulfato utilizado dividido entre el tamaño de la bureta utilizada, ml.

MT = molaridad del tiosulfato de sodio

1000/vol bot. menos 2 = volumen de la botella, ml menos 2 ml debido a la adición de reactivos.

Se empleó dicha fórmula para determinar la concentración de oxígeno, ya que se utilizó un sistema automatizado de titulaciones (Fig. 3), en el que se requiere conocer el volumen de la botella donde la muestra fué fijada ya que errores volumétricos pueden alterar la determinación.

Como el sistema cuenta con unidades intercambiables (1 y 50 ml) VB varía si se emplea una unidad u otra.

Dicho sistema está compuesto por a) una bureta automática Metrohm Dosimat 665 con unidades intercambiables de 1 y 50 ml, (lo que permite adicionar volúmenes tan pequeños como 0.1 μl) dicha bureta está equipada con un puerto serial RS232C, con lo cual es posible manejarla por medio de una computadora; b) un detector de punto final, el cual indica el término de las titulaciones fotométricamente y cuyo diseño es similar al construido por Williams y Jenkinson (1982) y c) una interfase de comunicación entre el detector fotométrico y la computadora, constituida por un convertidor analógico digital (A/D) MetraByte DAS-8 de 12 bits de resolución, el cual permite recibir lecturas de voltaje (absorbancia) realizadas por la fotocelda así como controlar el agitador magnético del detector

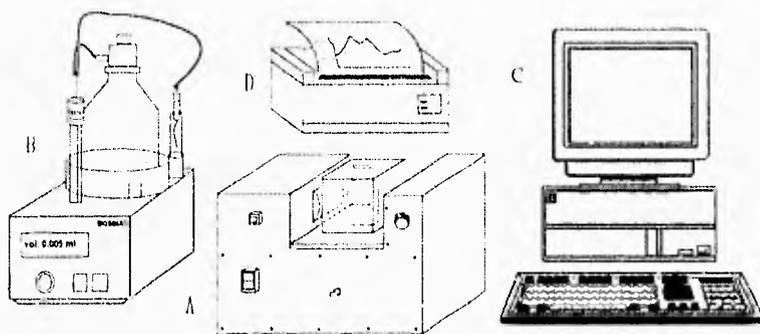


Fig. 3. Componentes del sistema automatizado de titulaciones Winkler. A) Detector de punto final; B) Bureta automática; C) Computadora equipada con tarjeta DAS-8; D) Impresora.

La automatización de la determinación del punto final junto con las precauciones tomadas en los muestreos y en la preparación de reactivos, posibilitaron que en general, la precisión en las determinaciones de oxígeno disuelto fuera alta (CV 0.20 a 0.01 %).

B. Productividad Primaria.

Las estimaciones de productividad bruta (PB), productividad neta (PN) y respiración (RESP), se calcularon de acuerdo con Strickland y Parsons (1972), mediante las formulas:

$$2) \quad PN (\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}) = \frac{X [\text{O}_2]_{BC} - X [\text{O}_2]_{BI}}{t}$$

$$3) \quad \text{RESP} (\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}) = \frac{X [\text{O}_2]_{BI} - X [\text{O}_2]_{BO}}{t}$$

$$4) \quad PB (\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}) = PN + \text{RESP.}$$

Donde:

X [O₂] BC = Concentración promedio de O₂ en las muestras de las botellas claras, $\mu\text{mol l}^{-1}$

X [O₂] BI = Concentración promedio de O₂ en las muestras de las botellas iniciales, $\mu\text{mol l}^{-1}$

X [O₂] BO = Concentración promedio de O₂ en las muestras de las botellas oscuras, $\mu\text{mol l}^{-1}$.

t = intervalo de incubación de las muestras, horas.

Tanto las titulaciones automáticas como los cálculos de las concentraciones de oxígeno y las estimaciones de la productividad se llevaron a cabo mediante un programa de cómputo diseñado *ad hoc*, por el Dr. Omar Calvario-Martínez utilizando el compilador Turbo Basic (Borland International).

C. Determinación de clorofila *a*. Método espectrofotométrico.

Debido a la importancia de los pigmentos fotosintéticos en los procesos de síntesis orgánica, estos han recibido una atención considerable desde hace tiempo (Vollenweider, 1974).

En el presente trabajo se ha considerado el cálculo de biomasa por medio de clorofila *a*, debido a que normalmente es el pigmento más abundante e importante del material vivo y porque ofrece mayor información que otros (clorofila *b*, *c*, feopigmentos) (Vollenweider, 1974). La estimación de biomasa se llevó a cabo mediante la extracción de clorofila *a* según el método sugerido por Strickland y Parsons (1972), cuyo límite de detección es de 0.02 mg l⁻¹.

Se tomaron muestras de 1 l de cada bidón de 20 l, correspondientes a cada una de las estaciones, para evaluar la cantidad de pigmento en cada experimento.

El agua se filtró a 0.5 atm a través de filtros Whatman GF/F de microfibra vidrio de 0.45 μm de abertura de poro y 4.7 cm de diámetro, con lo que se aseguraba la colecta de la mayoría de los fitoplanctones (Grasshoff, 1976). Los filtros eran guardados en papel aluminio y congelados a -20°C , hasta el momento de la extracción del pigmento.

Para extraer la clorofila *a*, los filtros eran puestos en tubos de centrifuga de 15 ml con 10 ml de acetona al 90 %, manteniéndose en oscuridad y refrigeración a 4°C por 20 h aproximadamente. Una vez concluido este tiempo las muestras eran centrifugadas a 4500 r.p.m durante 15 minutos. El sobrenadante fue leído en celdas de cuarzo de 10 cm a las longitudes de onda de 630, 645, 665 y 750 nm, contra un blanco de acetona al 90 %, en un espectrofotómetro Perkin Elmer Coleman 111. Con estas lecturas se calculó la cantidad de clorofila *a* según las fórmulas propuestas por Strickland y Parsons (1972).

5) Clorofila *a* = C

$$C = 11.6 (E_{665} - E_{750}) - 1.31 (E_{645} - E_{750}) - 0.14 (E_{630} - E_{750})$$

$$6) \text{ Clorofila } a \text{ (mg m}^{-3} = \mu\text{g l}^{-1}) = \frac{C \times v}{V \times l}$$

Donde:

$E_{665} - E_{750}$ = lectura a 665 nm menos lectura a 750 nm

$E_{645} - E_{750}$ = lectura a 645 nm menos lectura a 750 nm

$E_{630} - E_{750}$ = lectura a 630 nm menos lectura a 750 nm

V = volumen de agua filtrado, l.

v = volumen de acetona usado, ml.

l = longitud de la celda, cm.

5. RESULTADOS

5.1. Productividad bruta (PB).

5.1.1. Estación 1 (Provincia Oceánica).

La productividad bruta en la Estación 1 presentó valores tanto positivos como negativos a todos los niveles de irradiancia estudiados en la mayoría de los 12 muestreos efectuados.

El mes en el que se presentaron los valores más altos, fue marzo de 1994 en donde se registró el valor de $2.90 \pm 0.03 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a una irradiancia de 0.997×10^{17} quanta $\text{s}^{-1} \text{ cm}^{-2}$, es decir al 59 % de la luz recibida (Tabla 1).

El mínimo valor registrado en este mismo muestreo fue de $0.27 \pm 0.02 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, a una irradiancia de 1.690×10^{17} quanta $\text{s}^{-1} \text{ cm}^{-2}$ esto es al 100 % de irradiancia, mientras que las muestras que fueron incubadas al 5 % de la irradiancia recibida (0.084×10^{17} quanta $\text{s}^{-1} \text{ cm}^{-2}$), tuvieron un valor de PB, mayor que el observado a 100 % ($0.90 \pm 0.08 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$), Fig. 4.

En octubre 1 de 1993 y enero de 1994, se registraron los casos más extremos de valores bajos, pues en ambas fechas se observaron PB negativas, llegando hasta $-1.55 \pm 0.06 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a 0.86×10^{17} quanta $\text{s}^{-1} \text{ cm}^{-2}$, que corresponde al 86 % de la luz recibida (Fig. 4).

Revisando los valores de la PB por porcentaje de irradiancia, se observó que al 100% el intervalo que se presentó fué de -0.83 a $1.35 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ que correspondieron a mayo de 1994 y noviembre de 1993.

Para 92 % de irradiancia el rango de valores de PB fue de 0.17 a $1.22 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para mayo de 1994 y septiembre de 1993.

En 86 % de irradiancia el intervalo de valores para PB en ésta estación fue de -1.55 a $2.48 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ que correspondieron a octubre 1 de 1993 y marzo de 1994 (Tabla 1; Fig. 4).

A 59 % el intervalo de PB fue de -0.35 a 2.9 que correspondieron a enero y marzo de 1994, respectivamente.

En 32% de irradiancia, el rango de valores de PB fue de -0.93 ± 0.12 a $2.65 \pm 0.05 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para octubre 1 de 1993 y marzo de 1994.

Para el 16 % de irradiancia el rango de PB fue de -0.93 a $1.91 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, que se presentaron en octubre 1 de 1993 y marzo de 1994.

Tabla 1. Estimación de la Productividad bruta (PB), Neta (PN), Respiración (RESP) y tasas fotosintéticas específicas (TFE) para la Estación 1 (septiembre de 1993 - agosto de 1994).

	FECHA	INT INCUB	% IL	IL	PB	± ES	PN	± ES	TFE
	17/09/93	6.00	100	1.00	1.01	0.10	0.82	0.09	
			92	0.92	1.22	0.06	1.03	0.03	
			86	0.86	1.31	0.10	0.86	0.09	
			59	0.59	0.44	0.06	0.25	0.04	
			32	0.32	0.30	0.08	0.11	0.06	
			16	0.16	0.18	0.06	-0.02	0.04	
			05	0.05	0.23	0.06	0.04	0.03	
RESP. =	0.19 ± 0.07								
	01/10/93	3.77	100	1.00	-0.55	0.15	-3.41	0.18	-0.22
			92	0.92	-0.39	0.09	-2.97	0.14	-0.15
			86	0.86	-1.55	0.06	-4.14	0.13	-0.61
			59	0.59	-0.04	0.09	-2.63	0.14	-0.01
			32	0.32	-0.93	0.12	-3.52	0.17	-0.37
			16	0.16	-0.94	0.05	-3.53	0.12	-0.37
			05	0.05	-0.85	0.05	-3.44	0.12	-0.34
RESP. =	2.59 ± 0.13								
	13/10/93	5.75	100	1.11	-0.09	0.02	-0.29	0.03	-0.31
			92	1.02	-0.14	0.07	-0.35	0.08	-0.05
			86	0.95	0.14	0.02	-0.07	0.03	0.05
			59	0.65	0.39	0.02	0.18	0.03	0.13
			32	0.35	-0.02	0.03	-0.23	0.04	-0.01
			16	0.18	0.17	0.04	-0.03	0.04	0.05
			05	0.06	0.22	0.02	0.01	0.03	0.07
RESP. =	0.21 ± 0.03								
	15/11/93	5.00	100	1.19	1.35	0.06	-0.15	0.13	0.51
			92	1.10	0.21	0.08	-1.29	0.14	0.07
			86	1.03	0.52	0.07	-0.99	0.13	0.19
			59	0.70	0.00	0.05	-1.50	0.12	0.00
			32	0.38	-0.16	0.06	-1.66	0.13	-0.06
			16	0.91	-0.12	0.04	-1.62	0.12	-0.04
			05	0.06	-0.06	0.06	-1.57	0.13	-0.02
RESP. =	1.50 ± 0.13								
	20/01/94	6.00	100	1.22	-0.49	0.03	0.03	0.04	-0.17
			92	1.12	-0.52	0.05	-0.07	0.04	-0.18
			86	1.05	-0.55	0.04	-0.41	0.04	-0.19
			59	0.72	-0.35	0.04	-0.22	0.05	-0.12
			32	0.39	-0.58	0.04	-0.45	0.04	-0.20
			16	0.19	-0.61	0.03	-0.47	0.04	-0.21
			05	0.02	-0.24	0.03	-0.10	0.04	-0.08
RESP. =	-0.14 ± 0.05								
	16/02/94	6.00	100	1.44	0.15	0.06	0.07	0.06	0.10
			92	1.32	0.70	0.05	0.62	0.05	0.47
			86	1.23	0.43	0.02	0.35	0.02	0.29
			59	0.85	0.19	0.03	0.11	0.03	0.13
			32	0.46	0.14	0.04	0.06	0.04	0.09
			16	0.23	0.07	0.02	-0.01	0.02	0.04
			05	0.07	-0.05	0.01	-0.13	0.01	-0.03
RESP. =	0.08 ± 0.01								

Las unidades en las que se expresan los parámetros contenidos en la tabla son las siguientes: Intervalo de Incubación (h); Porcentaje de irradiancia (%IL); Irradiancia (IL); 10^{10} quantum $s^{-1} cm^{-2}$; PB, PN y RESP ($\mu mol O_2 l^{-1} h^{-1}$); TFE [$\mu mol O_2 (mg C a)^{-1} h^{-1}$]. El error estándar (ES), corresponde al 68% de confiabilidad

Tabla 1. CONTINUACION. Estimación de la Productividad bruta (PB), Neta (PN), Respiración (RESP) y tasas fotosintéticas específicas (TFE), para la Estación 1 (septiembre de 1993 - agosto de 1994).

FECHA	INT INCUB.	% IL	IL	PB	± ES	PN	± ES	TFE
21-03/94	5.50	100	1.69	0.27	0.02	-0.72	0.01	0.15
		92	1.55	1.16	0.02	0.17	0.01	0.66
		86	1.45	2.48	0.28	1.49	0.28	1.42
		59	0.99	2.90	0.03	1.90	0.02	1.66
		32	0.54	2.65	0.05	1.66	0.04	1.52
		16	0.27	1.91	0.06	0.91	0.05	1.09
		05	0.08	0.90	0.08	-0.09	0.07	0.52
RESP = 0.99 ± 0.02								
18/04/94	6.22	100	1.64	0.89	0.06	0.08	0.05	1.16
		92	1.51	1.15	0.06	0.34	0.05	2.08
		86	1.41	0.92	0.14	0.11	0.13	1.66
		59	0.97	0.98	0.24	0.17	0.24	1.77
		32	0.52	0.53	0.02	-0.28	0.00	0.36
		16	0.26	0.05	0.04	-0.76	0.03	0.09
		05	0.08	0.13	0.02	-0.68	0.00	0.23
RESP = 0.81 ± 0.02								
21/05/94	6.00	100	1.41	-0.83	0.04	0.66	0.07	-2.44
		92	1.29	-0.57	0.17	0.92	0.18	-1.67
		86	1.21	-0.76	0.05	0.73	0.08	-2.23
		59	0.83	0.67	0.16	2.16	0.17	1.97
		32	0.45	-0.42	0.03	1.07	0.06	-1.23
		16	0.22	1.41	0.13	2.90	0.14	4.45
		05	0.07	1.38	0.01	2.87	0.06	4.06
RESP = -1.49 ± 0.05								
21/06/94	6.00	100	1.58	0.05	0.12	0.08	0.13	0.24
		92	1.46	-0.02	0.03	0.01	0.05	-0.09
		86	1.36	-0.50	0.03	-0.46	0.05	-2.45
		59	0.93	0.07	0.01	0.10	0.04	0.34
		32	0.51	0.07	0.01	0.10	0.04	0.34
		16	0.25	-0.28	0.01	-0.25	0.04	-1.37
		05	0.08	-0.01	0.01	0.02	0.04	-0.05
RESP = -0.03 ± 0.04								
15/07/94	6.00	100	1.68	0.04	0.02	0.30	0.01	0.54
		92	1.54	-0.04	0.02	0.22	0.01	-0.54
		86	1.44	-0.21	0.03	0.06	0.03	-2.87
		59	0.99	-0.14	0.03	0.13	0.01	-1.92
		32	0.54	-0.30	0.03	-0.03	0.03	-4.11
		16	0.27	-0.12	0.02	0.14	0.01	-1.64
		05	0.08	-0.18	0.03	0.08	0.03	-2.46
RESP = -0.26 ± 0.02								
17/08/94	5.00	100	1.57	0.12	0.08	0.05	0.08	0.41
		92	1.45	-0.02	0.08	-0.09	0.09	-0.69
		86	1.35	0.02	0.04	-0.04	0.04	0.69
		59	0.93	0.49	0.07	0.42	0.08	1.70
		32	0.50	0.17	0.08	0.10	0.08	0.53
		16	0.25	0.19	0.03	0.12	0.03	0.66
		05	0.08	0.06	0.03	-0.01	0.04	0.20
RESP = 0.07 ± 0.03								

Las unidades en las que se expresan los parámetros contenidos en la tabla son las siguientes: Intervalo de Incubación (h); Porcentaje de irradiancia (% IL); Irradiancia (IL); 10^{17} quanta $s^{-1} cm^{-2}$; PII, PN y RESP. ($\mu mol O_2 l^{-1} h^{-1}$); TFE [$\mu mol O_2 (mg Cl a)^{-1} h^{-1}$]. El error estándar (ES), corresponde al 68 % de confiabilidad.

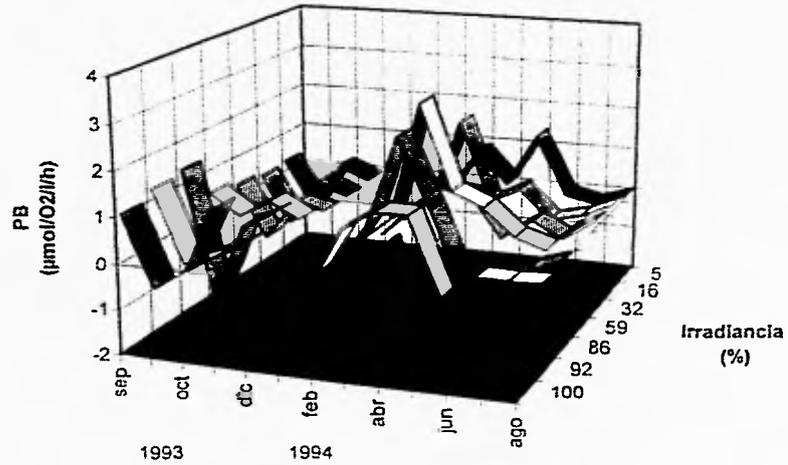


Fig. 4. Estimación de la Productividad bruta para la Estación 1 (septiembre de 1993-agosto de 1994).

Al 5 % el rango de valores fue de -0.85 a 1.38 que se registraron en octubre 1 de 1993 y mayo de 1994, respectivamente (Fig. 4; Tabla 1).

De manera general, los meses en los que se presentaron los valores más altos de PB fueron septiembre de 1993 y el período de febrero a abril de 1994 (Fig. 4; Tabla 1), a partir de este último mes la PB disminuyó notoriamente hasta julio (Fig. 4) y para agosto de 1994, se observaron valores ligeramente más altos que en los tres meses anteriores (Fig. 4).

Como puede observarse en la Fig. 4, los valores más altos (2.90 a $-1.55 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) se presentaron en el intervalo de irradiancias del 92 al 59 % y en general, por encima (100%) y por debajo de estos porcentajes de intensidad luminosa, (i.e. 32, 16 y 5%), los valores de la PB, fueron menores (1.91 a $-0.94 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$)

5.1.2. Estación 2 (Talud Continental).

El comportamiento de la PB en la Estación 2 fue muy variable pues en esta se presentaron tanto los valores más altos (noviembre de 1993) de las tres estaciones como los más bajos (febrero de 1994). Tabla 2.

En el mes de noviembre de 1993 se registró el valor más alto de PB, que fue de $3.45 \pm 0.18 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ al 59 % de la irradiancia, mientras que el valor mínimo en el mismo mes fue de $0.92 \pm 0.08 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ al 100 % de la irradiancia recibida, mientras que el valor observado al 5 % de irradiancia, fue de $1.58 \pm 0.09 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, es decir mayor que al 100 % de luz (Tabla 2).

El valor más bajo de PB de los observados en las tres estaciones fue registrado en febrero de 1994, que correspondió a $-14.70 \pm 0.07 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a 100 % de la irradiancia recibida. En este mismo muestreo, el valor más alto se registró al 59 % de la luz recibida (0.846×10^{17} quanta $\text{s}^{-1} \text{ cm}^{-2}$); al 5 % de irradiancia el valor de PB fue de $-0.15 \pm 0.11 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Fig. 5).

En octubre 13 y noviembre de 1993, se presentaron altos valores de PB, mientras que en enero y febrero de 1994, se presentaron valores menores, a lo que siguió un período de mayor productividad en los meses de marzo a mayo de 1994 en los que se observaron valores de $1.44 \pm 0.10 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a 100 % de irradiancia, en el mes de marzo de 1994 (Fig. 5) y un valor mínimo de $-0.30 \pm 0.04 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ al 5 % de la luz recibida, en el mes de mayo de 1994 (Fig. 5).

Tabla 2. Estimación de la Productividad bruta (PB) Neta (PN), Respiración (RESP) y tasas fotosintéticas específicas (TFE) para la Estación 2 (octubre de 1993 - agosto de 1994).

FECHA	INT. INCUB	% IL	IL	PB	± ES	PN	± ES	TFE
01/10/93	3.77	100	1.00	0.16	0.12	-0.82	0.22	0.06
		92	0.92	0.98	0.20	-0.01	0.27	0.38
		86	0.86	-0.71	0.08	-1.69	0.20	-0.27
		59	0.59	0.47	0.18	-0.52	0.26	0.18
		32	0.32	0.41	0.07	-0.57	0.20	0.16
		16	0.16	0.17	0.09	-0.81	0.21	0.07
		05	0.05	-0.10	0.07	-1.08	0.20	-0.04
RESP = 0.98 ± 0.21								
13/10/93	5.75	100	1.11	1.19	0.24	-0.77	0.22	0.20
		92	1.02	0.52	0.12	-1.44	0.06	0.08
		86	0.95	0.37	0.11	-1.59	0.01	0.06
		59	0.65	0.20	0.20	-1.76	0.17	0.03
		32	0.35	0.65	0.12	-1.31	0.05	0.11
		16	0.18	0.94	0.19	-1.02	0.16	0.16
		05	0.06	0.10	0.12	-1.86	0.01	0.02
RESP = 1.96 ± 0.11								
15/11/93	5.00	100	1.19	0.92	0.08	0.44	0.04	0.31
		92	1.10	1.24	0.28	0.76	0.27	0.42
		86	1.03	3.51	0.13	3.03	0.11	1.19
		59	0.70	3.45	0.18	2.98	0.16	1.17
		32	0.38	1.36	0.08	0.88	0.05	0.46
		16	0.91	2.06	0.12	1.58	0.10	0.70
		05	0.06	1.58	0.09	1.10	0.06	0.54
RESP = 0.48 ± 0.07								
20/01/94	6.00	100	1.22	0.03	0.04	-0.78	0.04	0.01
		92	1.12	-0.02	0.04	-0.83	0.04	-0.01
		86	1.05	0.09	0.08	-0.72	0.08	0.01
		59	0.72	-0.06	0.03	-0.87	0.03	-0.01
		32	0.39	0.14	0.03	-0.67	0.03	0.02
		16	0.19	0.06	0.04	-0.75	0.03	0.01
		05	0.02	-0.16	0.04	-0.98	0.04	-0.03
RESP = 0.81 ± 0.04								
16/02/94	6.00	100	1.44	-14.70	0.07	0.07	0.07	-10.43
		92	1.32	-0.25	0.10	15.15	0.10	-0.18
		86	1.23	0.18	0.07	15.58	0.08	0.13
		59	0.85	0.29	0.08	15.68	0.08	0.21
		32	0.46	-0.35	0.02	15.05	0.03	-0.25
		16	0.23	-0.47	0.27	14.92	0.27	-0.33
		05	0.07	-0.15	0.11	15.25	0.11	-0.11
RESP = -15.40 ± 0.03								
21/03/94	5.50	100	1.69	1.44	0.10	0.57	0.09	0.97
		92	1.55	1.37	0.05	0.50	0.03	0.92
		86	1.45	1.39	0.12	0.52	0.11	0.94
		59	0.99	1.66	0.11	0.79	0.10	1.12
		32	0.54	1.01	0.05	0.14	0.03	0.68
		16	0.27	0.35	0.05	-0.52	0.03	0.24
		05	0.08	-0.01	0.05	-0.88	0.04	-0.01
RESP = 0.87 ± 0.05								

Las unidades en las que se expresan los parámetros contenidos en la tabla son las siguientes: Intervalo de Incubación (h); Porcentaje de irradiancia (% IL); Irradiancia (IL) 10^7 quanta $s^{-1} cm^{-2}$; PB, PN y RESP, $\mu mol O_2 l^{-1} h^{-1}$; TFE $\mu mol O_2 (mg Cl a)^{-1} h^{-1}$. El error standard (ES), corresponde al 68 % de confiabilidad.

Tabla 2. CONTINUACION. Estimación de la Productividad bruta (PB), Neta (PN), Respiración (RESP) y tasas fotosintéticas específicas (TFE) para la Estación 2 (octubre de 1993 - agosto de 1994).

FECHA	INT INCUB	% IL	IL	PB	± ES	PN	± ES	TFE
18/04/94	6 22	100	1.64	0.68	0.08	-0.26	0.07	0.68
		92	1.51	0.42	0.09	-0.52	0.08	0.42
		86	1.41	0.86	0.09	-0.08	0.09	0.86
		59	0.97	0.91	0.17	-0.03	0.17	0.91
		32	0.52	0.83	0.04	-0.11	0.03	0.83
		16	0.26	0.29	0.07	-0.65	0.06	0.29
		05	0.08	0.16	0.04	-0.78	0.03	0.16
RESP = 0.94 ± 0.05								
21/05/94	6 00	100	1.41	0.32	0.02	-0.26	0.03	1.51
		92	1.29	0.43	0.04	-0.18	0.04	2.03
		86	1.21	0.28	0.04	-0.32	0.04	1.32
		59	0.83	0.19	0.05	-0.41	0.05	0.89
		32	0.45	0.42	0.02	-0.18	0.02	1.98
		16	0.22	0.22	0.03	-0.39	0.02	1.04
		05	0.07	-0.30	0.04	-0.90	0.04	-1.42
RESP = 0.60 ± 0.03								
21/06/94	6 00	100	1.58	0.06	0.02	-0.11	0.01	0.37
		92	1.46	-0.01	0.06	-0.18	0.06	-0.06
		86	1.36	0.05	0.02	-0.12	0.02	0.31
		59	0.93	0.16	0.01	-0.04	0.01	0.79
		32	0.51	0.00	0.02	-0.17	0.02	0.00
		16	0.25	0.10	0.03	-0.07	0.03	0.61
		05	0.08	0.04	0.02	-0.13	0.01	0.24
RESP = 0.17 ± 0.02								
15/07/94	6.00	100	1.68	0.07	0.02	0.60	0.01	0.54
		92	1.54	-0.15	0.02	0.38	0.01	-1.15
		86	1.44	-0.12	0.04	0.41	0.04	-0.92
		59	0.99	-0.61	0.03	-0.08	0.02	-4.69
		32	0.54	-0.36	0.13	0.17	0.13	-2.77
		16	0.27	-0.44	0.09	0.09	0.09	-3.38
		05	0.08	-0.22	0.02	0.31	0.01	-1.69
RESP = -0.53 ± 0.02								
17/08/94	5.00	100	1.57	-0.08	0.04	-1.00	0.03	-0.77
		92	1.45	-0.25	0.04	-1.18	0.03	-2.43
		86	1.35	-0.19	0.06	-1.12	0.05	-1.84
		59	0.93	-0.18	0.04	-1.11	0.04	-1.75
		32	0.50	0.05	0.05	-0.88	0.04	0.48
		16	0.25	0.06	0.04	-0.87	0.03	0.58
		05	0.08	0.12	0.04	-0.81	0.03	1.16
RESP = 0.93 ± 0.05								

Las unidades en las que se expresan los parámetros contenidos en la tabla son las siguientes: Intervalo de Incubación (h); Porcentaje de irradiancia (% IL); Irradiancia (IL) 10^7 quanta $s^{-1} cm^{-2}$; PB, PN y RESP. ($\mu mol O_2 l^{-1} h^{-1}$); TFE ($\mu mol O_2 (mg Cl a)^{-1} h^{-1}$). El error standard (ES), corresponde al 68 % de confiabilidad.

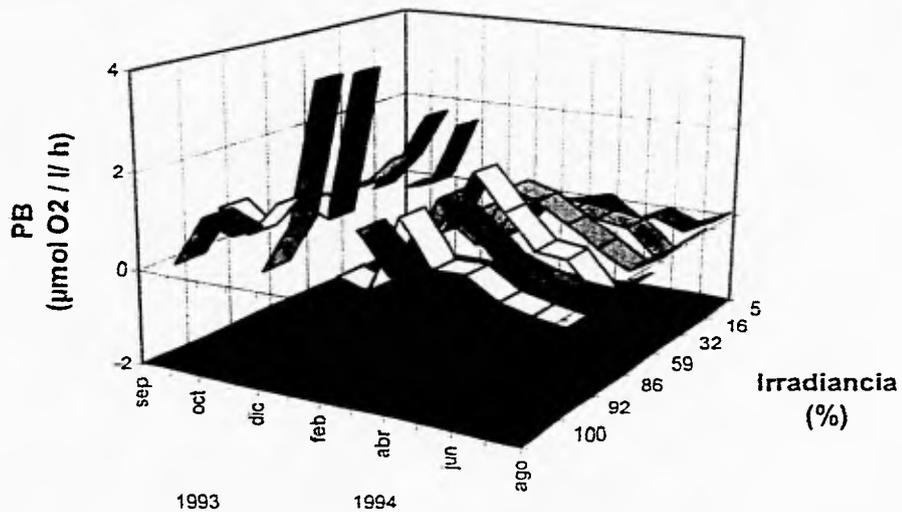


Fig. 5. Estimación de la Productividad bruta para la Estación 2 (octubre de 1993 - agosto de 1994)

Analizando los valores de PB que se presentaron por nivel de irradiancia, se observó que a 100 % de irradiancia, el intervalo registrado en ésta estación fue de -14.7 a $1.19 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, que correspondieron a febrero de 1994 y octubre 14 de 1993 (Tabla 2; Fig. 5).

En 92 % de irradiancia el rango de valores de PB fue de -0.25 a $1.24 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, que correspondieron a los meses de febrero y agosto de 1994, que presentaron el mismo valor bajo y noviembre de 1993 para el más alto (Tabla 2; Fig. 5).

Al 86 % de irradiancia el intervalo de valores de PB fue de 3.51 ± 0.13 a $-0.71 \pm 0.08 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en noviembre y octubre 1 de 1993.

Para el 59 % el rango de valores de PB registrado, correspondió a noviembre y octubre 1 de 1993, con 3.51 ± 0.13 y $-0.71 \pm 0.08 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Tabla 2; Fig. 5).

En 32 % los valores de PB fueron de -0.36 a $1.36 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para julio de 1994 y noviembre de 1993 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

Al 16 % de la irradiancia, los meses de noviembre y febrero registraron, los valores máximo y mínimo, respectivamente con 2.06 ± 0.12 y $-0.47 \pm 0.27 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

Para el 5 % de irradiancia, el rango de valores de PB fue de 1.58 a $-0.30 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para noviembre de 1993 y mayo de 1994 (Tabla 2; Fig. 5).

De junio a agosto de 1994 la PB registrada en esta estación, fue baja, pues se registraron valores negativos al menos en el 50 % de los casos; el valor más bajo registrado en este período fue de $-0.61 \pm 0.03 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ al 59 % de la irradiancia recibida, que corresponde al mes de julio de 1994 (Fig. 5). Mientras que el más alto fue de $0.13 \pm 0.01 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, registrado al 59% de la irradiancia, en el mes de junio de 1994 (Fig. 5).

De manera general, los valores más altos de PB (3.51 a $-0.71 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) se registraron en los porcentajes de irradiancia del 92 al 59%, en tanto que los valores más bajos (2.06 a $-0.44 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) se observaron en irradiancias del 32 al 5%. Salvo el valor extremo de PB de -14.70 observado a 100% en el mes de febrero de 1994, todos los demás valores siguen la tendencia señalada, que coincide con la que fue observada para la Estación 1 (Figs. 4 y 5; Tablas 1 y 2).

El valor extremo de febrero de 1994, no fue considerado en la Fig. 5, ya que se decidió que este valor se debió a un error en la técnica, más que al comportamiento mismo del fitoplancton.

5.1.3. Estación 3 (Provincia Nerítica).

La PB de la Estación 3 registró un periodo de valores bajos, del 1 de octubre de 1993 a enero de 1994, pues en estos meses se registraron valores negativos a todos los niveles de irradiancia estudiados. El valor más bajo en este período fue de $-1.20 \pm 0.18 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a una irradiancia de 0.055×10^{17} quanta $\text{s}^{-1} \text{ cm}^{-2}$ (5 % de la luz recibida); mientras que el más alto registrado en esos meses fue de $1.35 \pm 0.10 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a una irradiancia del 16% (Tabla 3).

De febrero a junio de 1994, los valores de PB registrados fueron mayores que en los meses precedentes, registrándose $2.02 \pm 0.02 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ como valor más alto a una irradiancia de 1.320×10^{17} quanta $\text{s}^{-1} \text{ cm}^{-2}$, (92 % de irradiancia), en el mes de febrero (Fig. 6). El valor más bajo fue observado en el mes de abril a una irradiancia de 0.524×10^{17} quanta $\text{s}^{-1} \text{ cm}^{-2}$ (32 % de luz), con $-0.24 \pm 0.02 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Fig. 6).

En el mes de julio de 1994, la PB registró un descenso con respecto al mes anterior y para agosto los valores de PB tienden a incrementarse ligeramente.

Haciendo un análisis de los valores de PB, por porcentaje de irradiancia, que fueron obtenidos para ésta Estación, se observó que a 100 % el intervalo fué de 0.86 a $-0.66 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ que correspondieron a septiembre de 1993 y 14 de octubre de 1994, respectivamente (Tabla 3; Fig. 6).

En 92 % de irradiancia el intervalo de valores de PB fue de 2.02 a $-1.03 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, que correspondieron a octubre 14 de 1993 y enero de 1994 (Tabla 3; Fig. 6).

Para el 86 % de irradiancia, los valores de febrero de 1994 y 1 de octubre de 1994, fueron el máximo y mínimo con 1.92 ± 0.06 y $-0.92 \pm 0.09 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Tabla 3; Fig. 6).

Al 59 % el rango de valores de PB que se registró fué -1.05 a $1.41 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, que se registraron en noviembre de 1993 y febrero de 1994 (Tabla 3; Fig. 6).

En irradiancia de 32 % el rango de valores de PB que se presentó fué -0.55 a $1.56 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, que correspondieron a octubre 1 de 1993 y febrero de 1994 (Tabla 3; Fig. 6).

Para el 16 % de irradiancia, el intervalo correspondiente fué de 1.35 ± 0.10 a $-0.49 \pm 0.09 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ que se registraron en octubre 1 y 14 de 1993 (Tabla 3; Fig. 67).

A 5 % de irradiancia la Estación 3, registró el valor más pequeño observado a esta irradiancia en todas las estaciones, el 14 de octubre, con $-1.20 \pm 0.18 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$; el valor máximo para esta misma Estación, se observó en abril con $0.66 \pm 0.03 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Tabla 3; Fig. 6).

En esta estación se observó un período de PB relativamente elevada con respecto a las otras dos estaciones, de febrero a junio, mientras que en las otras el período con más

Tabla 3. Estimación de la Productividad bruta (PB), Neta (PN), Respiración (RESP) y Tasas fotosintéticas específicas (TFE) para la Estación 3 (septiembre de 1993 - agosto de 1994).

FECHA	INT INCUB	% IL	IL	PB	± ES	PN	± ES	TFE
17/09/93	6.00	100	1.00	0.86	0.07	0.81	0.06	
		92	0.92	1.02	0.04	0.97	0.08	
		86	0.86	1.15	0.06	1.10	0.05	
		59	0.59	0.83	0.06	0.78	0.05	
		32	0.32	0.31	0.21	0.25	0.21	
		16	0.16	0.68	0.06	0.02	0.05	
		05	0.05	-0.04	0.05	-0.10	0.04	
		RESP = 0.06 ± 0.05						
01/10/93	3.77	100	1.00	0.59	0.28	2.00	0.27	0.15
		92	0.92	-0.39	0.10	1.03	0.07	-0.10
		86	0.86	-0.92	0.09	0.49	0.05	-0.23
		59	0.59	0.05	0.21	1.46	0.20	0.01
		32	0.32	-0.55	0.44	0.89	0.44	-0.14
		16	0.16	1.35	0.10	2.76	0.07	0.34
		05	0.05	0.52	0.11	1.93	0.08	0.13
		RESP = -1.41 ± 0.08						
13/10/93	5.75	100	1.11	-0.66	0.06	-0.54	0.03	-0.23
		92	1.02	-1.03	0.30	-0.90	0.30	-0.36
		86	0.95	-0.13	0.19	-0.01	0.19	-0.04
		59	0.65	-0.02	0.06	0.10	0.04	-0.01
		32	0.35	-0.46	0.07	-0.34	0.04	-0.16
		16	0.18	-0.49	0.09	-0.37	0.08	-0.17
		05	0.06	-1.20	0.18	-1.08	0.17	-0.43
		RESP = -0.12 ± 0.05						
15/11/93	5.00	100	1.19	-0.52	0.04	-1.26	0.04	-0.17
		92	1.10	-0.15	0.04	-0.89	0.04	-0.05
		86	1.03	0.11	0.08	-0.64	0.08	0.04
		59	0.70	-1.05	0.02	-1.80	0.02	-0.36
		32	0.38	-0.55	0.03	-1.29	0.03	-0.19
		16	0.91	0.52	0.01	-0.22	0.02	0.17
		05	0.06	-1.02	0.14	-1.76	0.14	-0.35
		RESP = 0.74 ± 0.01						
20/01/94	6.00	100	1.22	-0.22	0.02	-0.64	0.03	-0.04
		92	1.12	-0.09	0.02	-0.50	0.03	-0.02
		86	1.05	0.05	0.02	-0.37	0.03	0.01
		59	0.72	-0.61	0.03	-1.05	0.03	-0.11
		32	0.39	0.01	0.02	-0.40	0.03	0.01
		16	0.19	-0.17	0.08	-0.58	0.08	-0.03
		05	0.02	0.13	0.02	-0.28	0.03	0.02
		RESP = 0.41 ± 0.03						
16/02/94	6.00	100	1.44	0.49	0.06	4.00	0.22	0.17
		92	1.32	2.02	0.02	5.53	0.21	0.71
		86	1.23	1.92	0.06	5.44	0.22	0.67
		59	0.85	1.41	0.03	4.93	0.21	0.49
		32	0.46	1.56	0.15	5.07	0.26	0.55
		16	0.23	0.69	0.07	4.21	0.22	0.24
		05	0.07	0.15	0.03	3.67	0.21	0.05
		RESP = -3.52 ± 0.21						

Las unidades en las que se expresan los parámetros contenidos en la tabla son las siguientes: Intervalo de Incubación (h); Porcentaje de irradiancia (% IL); Irradiancia (IL) 10^{13} quanta $s^{-1} cm^{-2}$; PB, PN y RESP. ($\mu mol O_2 l^{-1} h^{-1}$). TFE ($\mu mol O_2 (mg Cl a)^{-1} h^{-1}$). El error standard (ES), corresponde al 68 % de confiabilidad.

Tabla 3. CONTINUACION. Estimación de la Productividad bruta (PB), Neta (PN), Respiración (RESP) y Tasas fotosintéticas específicas para la Estación 3 (septiembre de 1993 - agosto de 1994).

	FECHA	INT INCUB.	% IL	IL	PB	± ES	PN	± ES	TFE
	21/03/94	5.50	100	1.69	0.13	0.05	0.49	0.11	0.05
			92	1.55	0.32	0.06	0.68	0.11	0.12
			86	1.45	1.15	0.08	1.51	0.12	0.43
			59	0.99	1.29	0.05	1.66	0.11	0.49
			32	0.54	1.06	0.04	1.42	0.10	0.40
			16	0.27	0.61	0.02	0.97	0.09	0.23
			05	0.08	0.11	0.04	0.47	0.10	0.04
RESP. =	-0.36 ± 0.10								
	18/04/94	6.22	100	1.64	0.35	0.03	-0.20	0.02	0.62
			92	1.51	0.45	0.03	-0.11	0.01	0.79
			86	1.41	1.21	0.28	0.65	0.28	2.14
			59	0.97	0.24	0.06	-0.31	0.05	0.42
			32	0.52	-0.24	0.02	-0.79	0.01	-0.42
			16	0.26	0.00	0.10	-0.55	0.10	0.00
			05	0.08	0.66	0.03	0.10	0.01	1.17
RESP. =	0.56 ± 0.03								
	21/05/94	6.00	100	1.41	0.01	0.07	-0.19	0.07	0.02
			92	1.29	-0.07	0.09	-0.27	0.09	-0.16
			86	1.21	0.54	0.12	0.32	0.12	1.29
			59	0.83	0.76	0.04	0.54	0.04	1.82
			32	0.45	0.82	0.03	0.60	0.02	1.96
			16	0.22	0.06	0.06	-0.16	0.06	0.14
			05	0.07	0.35	0.04	0.13	0.04	0.84
RESP. =	0.20 ± 0.02								
	21/06/94	6.00	100	1.58	0.42	0.02	0.14	0.02	1.80
			92	1.46	0.45	0.05	0.16	0.05	1.93
			86	1.36	0.25	0.02	-0.04	0.02	1.07
			59	0.93	0.35	0.02	0.07	0.02	1.50
			32	0.51	0.22	0.05	-0.06	0.05	0.94
			16	0.25	0.17	0.01	-0.11	0.00	0.73
			05	0.08	0.20	0.05	-0.09	0.05	0.86
RESP. =	0.28 ± 0.01								
	14/07/94	6.00	100	1.68	0.02	0.07	0.34	0.07	0.50
			92	1.54	-0.19	0.03	0.13	0.03	-4.75
			86	1.44	-0.14	0.04	0.18	0.04	-3.50
			59	0.99	-0.03	0.07	0.29	0.07	-0.75
			32	0.54	0.00	0.02	0.32	0.03	0.00
			16	0.27	0.19	0.04	0.51	0.04	4.75
			05	0.08	0.14	0.03	0.46	0.04	3.50
RESP. =	-0.32 ± 0.03								
	17/08/94	5.00	100	1.57	0.08	0.03	-0.09	0.04	0.14
			92	1.45	0.13	0.07	-0.04	0.07	0.23
			86	1.35	0.16	0.07	-0.01	0.07	0.28
			59	0.93	0.13	0.03	-0.04	0.03	0.23
			32	0.50	0.09	0.03	-0.09	0.03	0.16
			16	0.25	-0.17	0.04	-0.34	0.04	-0.30
			05	0.08	0.31	0.04	0.13	0.04	0.55
RESP. =	0.17 ± 0.04								

Las unidades en las que se expresan los parámetros contenidos en la tabla son las siguientes: Intervalo de Incubación (h); Porcentaje de irradiancia (% IL); Irradiancia (IL) 10^{12} quanta $s^{-1} cm^{-2}$; PB, PN y RESP. ($\mu mol O_2 l^{-1} h^{-1}$); TFE [$\mu mol O_2 (mg Cl a)^{-1} h^{-1}$]. El error standard (ES) corresponde al 68 % de confiabilidad.

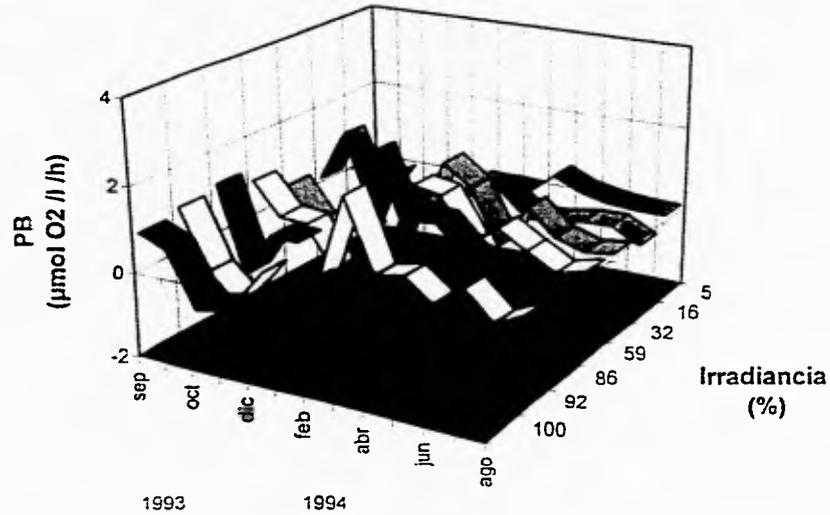


Fig. 6. Estimación de la Productividad Bruta para la Estación 3 (septiembre de 1993- agosto de 1994).

altos valores de PB fue de febrero a mayo. Ello implica que en la Estación 3 la PB es mayor por más meses al año de lo que se presenta en las otras dos estaciones (Tabla 3).

Al igual que en las estaciones 1 y 2 (Prov. Oceánica y Talud continental, respectivamente), los valores más altos de PB para la Estación 3 (Prov. nerítica), tendieron a presentarse a niveles de irradiancia de entre 92 y 59 %, en tanto que los valores mínimos se presentaron a irradiancias de entre 32 y 5 %, de igual manera a irradiancias del 100 %, se presentaron valores menores que los presentados en el rango de 92 a 59 % (Tablas 1, 2 y 3; Figs. 4, 5 y 6).

5.2. Productividad neta (PN).

5.2.1. Estación 1 (Provincia oceánica).

Del 1 de octubre de 1993 a enero de 1994, los valores de PN observados son negativos en casi todos los niveles de irradiancia estudiados (Fig. 7). El valor más bajo se registró al 16 % de irradiancia, con $-3.53 \pm 0.12 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, en octubre 1 de 1993 (Fig. 6), en tanto que el valor máximo registrado en el mismo período fue de $0.18 \pm 0.03 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a una irradiancia del 59%, el 14 de octubre de 1993 (Tabla 1; Fig. 7).

Observando los valores de la PN por porcentaje de irradiancia, se observó que a 100%, ésta estación, el rango de valores registrados fué de -3.41 a $0.82 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, que correspondieron a octubre 1 y septiembre de 1993 (Fig. 7).

En 92 % de irradiancia, el intervalo que se presentó fué de -2.97 a $1.03 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, observados en octubre 1 y septiembre de 1993 (Fig. 7).

Al 86 % de irradiancia, el rango que se registró fué de -4.14 a $1.49 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, correspondientes a octubre 1 de 1993 y marzo de 1994, respectivamente (Fig. 7, Tabla 1).

Así mismo, en 59 % el intervalo observado fué de -2.63 a $2.16 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, que se registraron en octubre 1 de 1993 y mayo de 1994 (Fig. 7, Tabla 1).

Para 32 % de irradiancia el rango de valores que se presentó fué de -3.52 a $1.66 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, que correspondieron a octubre 1 de 1993 y marzo de 1994 (Fig. 7).

A una irradiancia del 16 %, el intervalo de valores observados fué de -3.53 a $2.90 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, registrados en octubre 1 de 1993 y mayo de 1994 (Fig. 7, Tabla 1).

Por último, a 5 %, el rango de valores que se registró fué de -3.44 a $2.87 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, observándose estos en octubre 1 de 1993 y mayo de 1994 (Fig. 7).

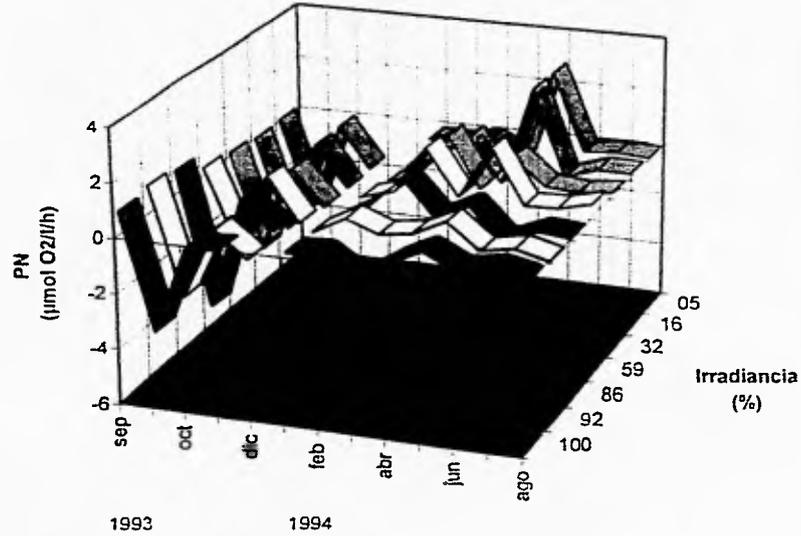


Fig. 7. Estimación de la Productividad Neta para la Estación 1 (septiembre 1993 - agosto 1994).

Es interesante notar que los valores más bajos que se presentaron en ésta Estación, se registraron en octubre 1 de 1993 y debido a que se tuvieron algunos problemas para incubar las muestras, se ha considerado que estos valores pueden ser atribuidos más a errores en la técnica que al comportamiento mismo del fitoplancton.

Los valores de PN registrados en el mes de mayo de 1994, fueron los más altos que se observaron en el año para esta estación (Tabla 1; Fig. 7). El máximo valor fue de $2.90 \pm 0.14 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ al 16 % de la irradiancia; el mínimo en este mes fue de $0.66 \pm 0.07 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ al 100 % de irradiancia (Tabla 1).

De febrero a abril de 1994, se presentaron valores negativos de la PN a niveles de irradiancia del 100% o muy bajos como al 16 y 5% (Tabla 1; Fig. 7).

Después de mayo de 1994, la PN registrada disminuyó en forma notoria (Tabla 1; Fig. 7).

5.2.2. Estación 2 (Talud Continental).

En esta estación se registró el valor más alto de PN de todas las estaciones, con $15.68 \pm 0.08 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ en el mes de febrero de 1994, a una irradiancia de 0.864×10^{17} quanta $\text{s}^{-1} \text{ cm}^{-2}$ (59 %), Fig. 8. Se observa además que, a excepción del 100%, los valores de PN, en este mes, fueron los más altos que se registraron en todas las estaciones (Figs. 7, 8 y 9; Tablas 1, 2 y 3).

El 14 de octubre de 1993 se registró el valor más bajo de PN de dicha estación con $-1.86 \pm 0.04 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ a una irradiancia de 0.10×10^{17} quanta $\text{s}^{-1} \text{ cm}^{-2}$ (5 %), Fig. 8. Y esta misma tendencia (de valores bajos), se presentó en los demás porcentajes de irradiancia probados, de hecho, puede señalarse, que en términos generales, los valores de PN en ésta fecha, son los más bajos que se presentaron en dicha estación a lo largo del año (Fig. 8; Tabla 2).

Analizando el comportamiento de la PN en cada intensidad luminosa probada, se observó que al 100 % de irradiancia, el intervalo de valores fue de -1.00 a $0.60 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, que correspondieron a agosto y julio de 1994, respectivamente (Fig. 8).

En 92 % el rango observado fué de -1.44 a $15.15 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, que se registraron en octubre 14 de 1993 y febrero de 1994 (Tabla 2, Fig. 8).

Para el 86 % de irradiancia el intervalo registrado de PN fué de -1.69 a $15.58 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ valores que correspondieron a octubre 1 de 1993 y febrero de 1994 (Fig. 8).

A una irradiancia del 59 % el rango que se presentó fué de -1.76 a $15.68 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, que se observaron en octubre 14 de 1993 y febrero de 1994.

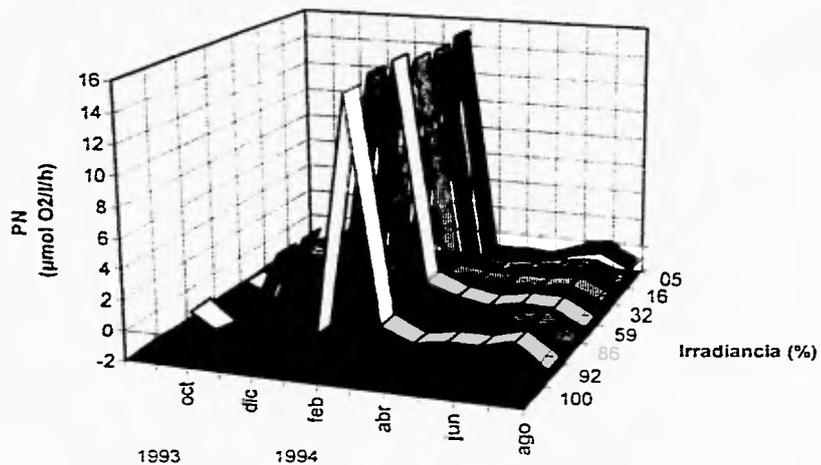


Fig. 8. Estimación de la Productividad Neta para la Estación 2 (octubre de 1993 - agosto 1994).

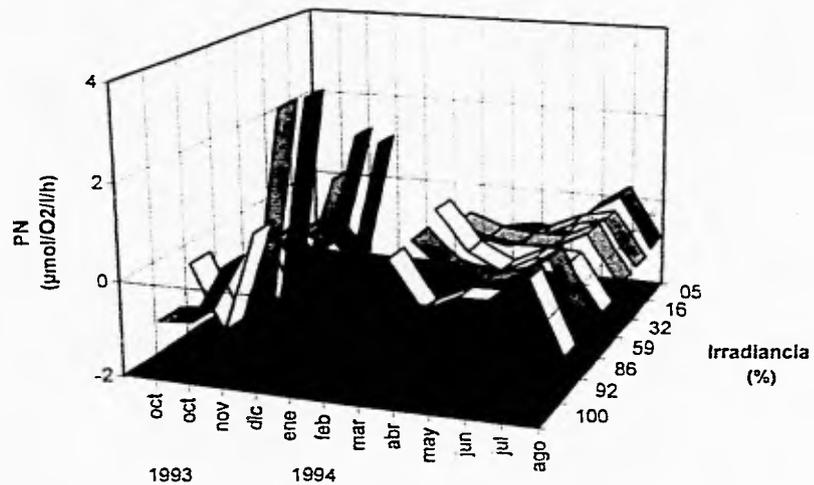


Fig. 8a. Estimación de la Productividad Neta para la Estación 2 (septiembre de 1993-agosto de 1994).

Con 32 % de irradiancia, el intervalo fué de -1.31 a 15.05 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, correspondientes a octubre 14 de 1993 y febrero de 1994 (Tabla 2, Fig. 8).

Para 16 % el rango de valores de PN que se presentó fué de -1.02 a 14.92 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, que fueron observados en octubre 14 de 1993 y febrero de 1994.

En la irradiancia de 5 %, el intervalo fué de -1.86 a 15.25, que al igual que los 3 anteriores porcentajes de irradiancia, se presentaron en octubre 14 de 1993 y febrero de 1994 (Tabla 2, Fig. 8).

De abril a junio de 1994, se presentaron valores negativos de PN a todos los niveles de irradiancia estudiados. En el mes de agosto de 1994, se volvió a repetir el mismo fenómeno (Fig. 8).

En la Tabla 2, se puede observar que la PN registrada para esta estación, presentó gran cantidad de valores negativos en todos los niveles de irradiancia probados. Sin embargo los valores más bajos, se presentaron en octubre 14 de 1993.

5.2.3. Estación 3 (Provincia Nerítica).

Del 14 de octubre de 1993 a enero de 1994, los valores de PN registrados fueron negativos a todos los niveles de irradiancia estudiados (Fig. 9). El valor más alto en este período fue de $-0.22 \pm 0.02 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, mientras que el menor fue de $-2.21 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

Observando el rango de valores de la PN en esta estación, por cada uno de los niveles de irradiancia estudiados se vió que al 100 % el intervalo fue de -1.26 a 4.00 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, correspondientes a noviembre de 1993 y febrero de 1994 (Tabla 3, Fig. 9).

A 92 % de irradiancia el rango de valores fué de -0.90 a 5.53 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, que se registraron en octubre 14 de 1993 y febrero de 1994 (Tabla 3, Fig. 9).

El intervalo que fué observado para 86 % de irradiancia fue de -0.64 a 5.44 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, que correspondieron a noviembre de 1993 y febrero de 1994 (Tabla 3, Fig. 9).

Por otra parte, a una irradiancia del 59%, el rango que se registró fué de -1.05 a 4.93 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, que se observaron en enero y febrero de 1994, respectivamente (Tabla 3, Fig. 9).

En 32 % de irradiancia el intervalo de valores observados fué de -1.29 a 5.07 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, que se presentaron en noviembre de 1993 y febrero de 1994 (Tabla 3, Fig. 9).

Para 16% de irradiancia el rango observado fué de -0.58 a 4.21 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, valores que fueron registrados en enero y febrero de 1994, respectivamente (Tabla 3, Fig. 9).

Finalmente, en 5% el intervalo fué de -1.75 a 3.67 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, y correspondió a noviembre de 1993 y febrero de 1994 (Tabla 3, Fig. 9).

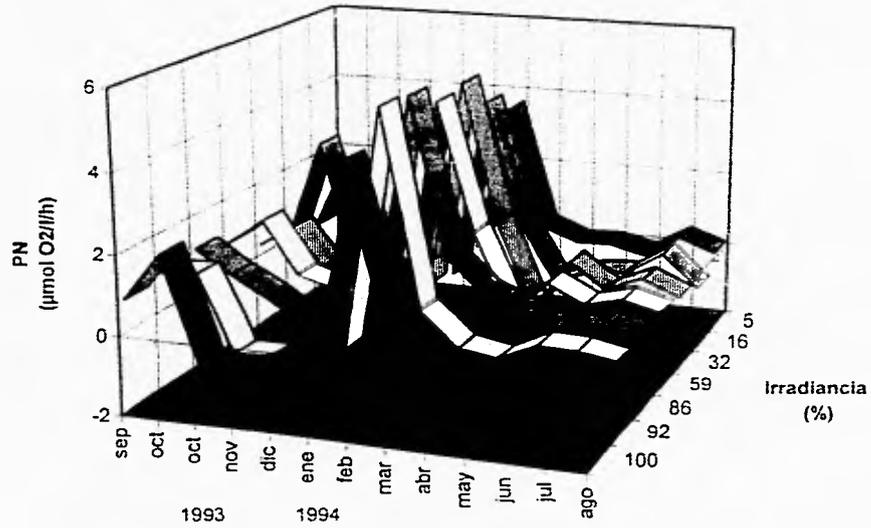


Fig. 9. Estimación de la Productividad Neta para la Estación 3 (septiembre de 1993-agosto de 1994).

En febrero de 1994, se registraron los valores de PN más altos alcanzados en ésta estación, encontrándose que a una irradiancia de 1.320×10^{17} quanta $s^{-1} cm^{-2}$ (92 % de la luz recibida), el valor de PN fue de $5.53 \pm 0.21 \mu mol O_2 l^{-1} h^{-1}$. El mínimo observado en este mes para dicha estación fue de $3.67 \pm 0.21 \mu mol O_2 l^{-1} h^{-1}$ a una irradiancia del 5 % (0.072×10^{17} quanta $s^{-1} cm^{-2}$), Fig. 9.

Al igual que lo observado en la Estación 2, los valores de PN en el mes de febrero, para ésta estación, fueron altos, sin embargo con respecto a la Estación 2, la PN de la Estación 3, fué de alrededor de una tercera parte (Figs. 8 y 9; Tablas 2 y 3).

En marzo de 1994, la PN se reduce a casi una quinta parte con relación al mes anterior, pues el máximo valor fue de $1.66 \pm 0.11 \mu mol O_2 l^{-1} h^{-1}$ a una irradiancia del 59 % (Fig. 9).

Para agosto de 1994, los valores de PN se muestran negativos y el más pequeño fue de $-0.34 \pm 0.04 \mu mol O_2 l^{-1} h^{-1}$ al 16 % de la irradiancia recibida (Tabla 3, Fig. 9).

En general, la PN de las tres estaciones, mostró a lo largo del ciclo de muestreo los valores más altos en los niveles de irradiancia de 86 y 59 %, (con las excepciones de los valores observados al 16 % de irradiancia).

Se puede observar que por encima y debajo de los niveles de irradiancia, previamente señalados, los valores de PN, son bajos e incluso negativos (Figs. 7, 8 y 9).

La Estación 1, que se encontraba en la Provincia oceánica (aproximadamente a 50 km de la costa), presentó los valores más bajos de PN, mientras que la Estación 2, que se ubicó justo sobre el talud continental y a 2.5 km de la Estación 1, observó valores altos de PN, que se explican por los valores registrados en febrero de 1994.

La Estación 3 (Provincia Nerítica), registró en general, los valores más altos de PN. (Tablas 1, 2 y 3; Figs. 7, 8 y 9). A excepción de los registrados en la estación 2, en febrero de 1994.

6.3. Respiración.

Del mismo modo que la PB y la PN, la respiración, también mostró valores negativos a lo largo del período de muestreo (Tablas 1, 2 y 3; Fig. 10).

La Estación 1 mostró variaciones en los valores de respiración entre $-1.49 \pm 0.05 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, en el mes de mayo de 1994, hasta $2.59 \pm 0.13 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, en octubre 1 de 1993 (Tabla 1; Fig. 10).

La Estación 2 presentó valores de $-15.40 \pm 0.03 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, en febrero de 1994 y de $1.96 \pm 0.21 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, en octubre 1 de 1993, como valores mínimo y máximo respectivamente (Tabla 2; Fig. 10). Como el valor de febrero de 1993 se consideró como extremo, no fue considerado en la Fig. 10.

El valor más alto en la Estación 3, correspondió a noviembre de 1993 mientras que el mínimo a febrero de 1994 con $0.74 \pm 0.01 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, y $-3.52 \pm 0.21 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, respectivamente (Tabla 3; Fig. 10).

En términos generales, en la Estación 1 (Prov. oceánica), de octubre 1 de 1993 a enero de 1994, la respiración es mayor que la PB y la PN. A partir de febrero y hasta agosto de 1994, la productividad supera a la respiración (Tabla 1; Fig. 10).

Al igual que para la Estación 1, en la Estación 2 (Talud continental) la respiración es mayor que la productividad de octubre 1 de 1993 a enero de 1994 y del mismo modo la productividad es mayor que la respiración a partir del mes de febrero de 1994, donde fue particularmente superior (Tabla 2).

En junio y agosto de 1994, la respiración vuelve a superar a la productividad y en este último mes, la diferencia es considerable (Respiración ≈ 0.93 ; PB -0.25 a 0.12 ; PN -1.18 a $-0.81 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) Tabla 2.

La Estación 3 (Prov. nerítica) presentó un comportamiento similar a las otras dos estaciones, ya que de octubre 14 de 1993 a enero de 1994, la condición heterótrofa (respiración mayor que la productividad) es dominante y del mismo modo que en las otras dos estaciones, la PN y PB son mayores a la respiración a partir del mes de febrero de 1994 y en agosto, la condición heterótrofa vuelve a presentarse (Tabla 3).

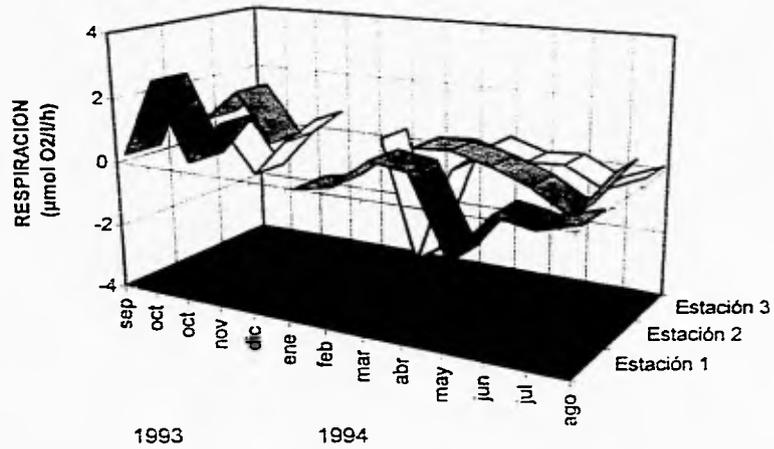


Fig. 10. Estimaciones de la respiración para cada una de las estaciones muestreadas (septiembre de 1993 - agosto de 1994).

5.4. Clorofila *a*

La Estación 1 registró el valor más bajo de clorofila *a* en el mes de julio de 1994, con 0.07 mg l⁻¹, mientras que el máximo fue de 2.94 mg l⁻¹ registrado el 14 de octubre de 1993 (Tabla 4).

El valor máximo observado en la Estación 2 fue de 6.00 mg l⁻¹ y se registró en enero de 1994; el valor mínimo obtenido para la misma estación, fue en agosto de 1994, con 0.10 mg l⁻¹ (Tabla 4).

En enero de 1994, la concentración de clorofila *a* evaluada para la Estación 3 fue de 5.79 mg l⁻¹, que corresponde al máximo observado en dicha estación; en tanto que en el mes de julio de 1994 fue registrado el valor más bajo de todas las estaciones y este fue de 0.04 mg l⁻¹ (Tabla 4), cuyo valor casi coincide con el límite de detección de este pigmento por la técnica empleada (0.02 mg l⁻¹, Strickland y Parsons, 1972).

Los valores más altos de clorofila *a*, se presentan en el período de septiembre de 1993 a febrero de 1994, en las tres estaciones (Fig. 11; Tabla 4).

Las tres estaciones muestreadas presentan los máximos valores de clorofila *a*, de octubre de 1993 a febrero de 1994.

Tanto la Estación 2 como la 3, son comparables en magnitud, en tanto que los valores de clorofila *a* para la Estación 1, son siempre menores.

Para marzo de 1994, la concentración de este pigmento en la Estación 1 observó un marcado decremento, ya que de 1.75 mg l⁻¹ de clorofila *a*, que había sido registrado en el mes anterior, la concentración se redujo a 0.55 mg l⁻¹ (Tabla 1, Fig.11).

Tabla 4. Temperatura superficial y concentración de clorofila *a* de las tres estaciones de muestreo (septiembre de 1993-agosto de 1994).

FECHA	ESTACION 1		ESTACION 2		ESTACION 3	
	TEMP. (°C)	Cl <i>a</i> (mg l ⁻¹)	TEMP. (°C)	Cl <i>a</i> (mg l ⁻¹)	TEMP. (°C)	Cl <i>a</i> (mg l ⁻¹)
17/09/93	30.10				30.50	
01/10/93	30.00	2.53	30.30	2.59	30.30	3.91
13/10/93	29.40	2.94	29.50	5.87	30.10	2.80
15/11/93	28.50	2.65	28.80	2.94	28.00	2.94
20/01/94	23.40	2.80	24.00	6.00	24.40	5.78
16/02/94	22.20	1.43	22.10	1.41	21.90	2.83
21/03/94	21.80	1.74	21.90	1.48	21.90	2.64
18/04/94	23.00	0.55	23.00	1.00	23.40	0.56
21/05/94	25.00	0.34	25.00	0.21	25.00	0.41
21/06/94	28.00	0.20	28.00	0.16	28.00	0.23
15/07/94	29.50	0.07	29.50	0.13	28.00	0.04
17/08/94	30.00	0.29	30.00	0.10	30.00	0.56

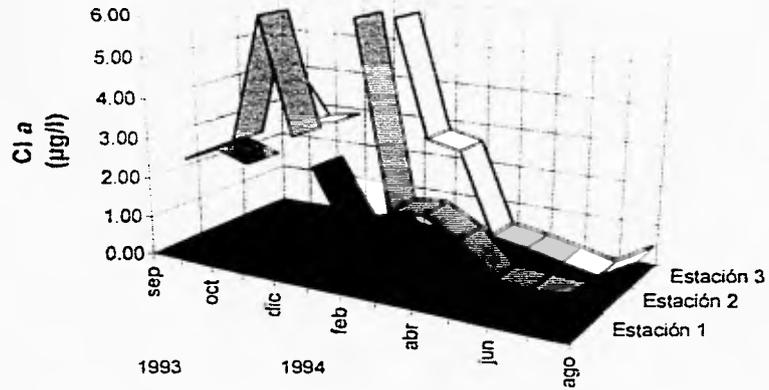


Fig. 11. Concentración de clorofila a, para cada una de las estaciones muestreadas (octubre de 1993- agosto de 1994).

En la Estación 2 son notables dos descensos importantes en los valores de la concentración de este pigmento; de enero a febrero de 1994, se registró un decremento aproximado a seis veces, ya que de 6.00 mg l^{-1} en enero, disminuye a 1.41 mg l^{-1} en febrero (Tabla 1, Fig. 11).

El otro descenso ocurre de abril a junio de 1994, pues de 1.00 mg l^{-1} en el primero, la concentración de pigmento se reduce a casi una quinta parte para el siguiente mes con 0.21 mg l^{-1} (Tabla 1, Fig.11).

Este comportamiento es parecido en la Estación 3, ya que de enero a febrero de 1994, hay una disminución de casi la mitad (de 5.79 a 2.84 mg l^{-1}); el otro descenso se observó de marzo a abril de 1994 (de 2.64 a 0.57 mg l^{-1}), lo cual implica un decremento de alrededor de 5 veces (Tabla 1, Fig. 11).

A partir de este mes la concentración de pigmento en las estaciones de muestreo, disminuye de manera paulatina hasta alcanzar sus valores más bajos en julio y agosto de 1994 (Fig. 11).

Todo esto implica que los meses con mayor biomasa fueron los de invierno (octubre de 1993 a febrero de 1994), mientras que en el período de secas (marzo a julio), la concentración de clorofila *a* fue muy pobre.

Los valores más altos de concentración de clorofila *a*, en las tres estaciones de muestreo, coinciden con el período de temperaturas bajas (excepción de los valores de clorofila observados en octubre y noviembre de 1994), ya que las temperaturas *in situ* registradas a lo largo del ciclo de muestreo (Fig. 12), mostraron un mínimo en la Estación 1 con 21.8°C en marzo de 1994, mientras que la máxima fue registrada en septiembre de 1993, en la Estación 3 con 30.5°C . Los valores más bajos en las tres estaciones fueron observados de febrero a abril de 1994, mientras que los meses con más altas temperaturas fueron de septiembre a noviembre de 1993, observandose un ciclo que se fue cerrando hacia julio y agosto de 1994 (Tabla 4, Fig. 12).

El rango de temperaturas que fueron registradas en la Estación 1 fue de 21.8 (marzo de 1994) a 30.1°C (septiembre de 1993), lo cual implica una diferencia de 8.3°C entre el mes más frío y el más cálido.

En la Estación 2 la temperatura máxima registrada fue de 30.3°C en tanto que la mínima fue de 21.9°C (diferencia de 8.2°C). Mismas que correspondieron a octubre 1 de 1993 y marzo de 1994, respectivamente.

La Estación 3 mostró una diferencia de 8.6°C (30.5°C en septiembre de 1993 y 21.9°C en marzo de 1994; como máxima y mínima temperaturas registradas).

No obstante, este comportamiento entre las distintas épocas del año, no se observaron diferencias apreciables en la distribución de la temperatura, entre una

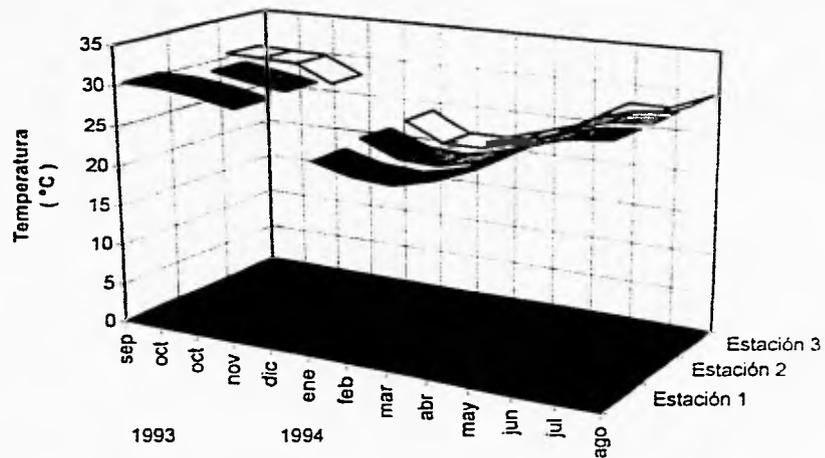


Fig. 12. Temperatura superficial de las tres estaciones de muestreo (septiembre de 1993-agosto de 1994).

estación y otra para un mismo muestreo (Fig. 12). Lo que aparentemente indica que la ubicación de las estaciones con respecto a la línea de costa así como la profundidad en estas, no influye de manera evidente en la temperatura superficial del agua.

5.5. Índices Fotosintéticos (IF).

En las Tablas 1, 2 y 3 se muestran los valores de las tasas fotosintéticas específicas y el valor de IF, en cada fecha de muestreo.

Para la Estación 1, el IF mostró un intervalo de 4.45 a -0.01 $\mu\text{mol O}_2 (\mu\text{g Cl } a^{-1}) \text{ h}^{-1}$, correspondientes a mayo de 1994 y octubre 1 de 1993 (Tabla 1; Fig. 13).

En ciertos casos como en octubre 1 de 1993 y enero de 1994, para la Estación 1, el IF se mostró negativo, ya que la PB era igualmente negativa. Como un IF negativo, no tiene significado biológico, no se consideraron estos valores a efecto de compararse con otros valores.

En la Estación 2, el rango de valores del IF fué de 0.02 a 2.03 $\mu\text{mol O}_2 (\mu\text{g Cl } a^{-1}) \text{ h}^{-1}$ que se presentaron en enero y mayo de 1994 (Tabla 2, Fig. 13).

Para la Estación 3, el intervalo de IF que se presentó fué de -0.01 a 4.75, correspondientes a octubre 14 de 1993 y julio de 1994 (Tabla 3, Fig. 13).

En su mayoría, los IF fueron observados a una irradiancia del 59 % (Tablas 1, 2 y 3) aunque se presentaron los casos en los que el IF se presentó a 100 % de irradiancia (noviembre de 1993 y julio de 1994, para la Estación 1 y octubre 14 de 1993 y julio de 1994, para la Estación 2).

Los IF de las tres estaciones mostraron sus valores más altos en los meses en los que la concentración de Cl *a*, fue muy baja (0.04 a 1.74 mg l^{-1}), por lo que después de febrero de 1994, los valores de los IF son elevados, alcanzando valores de hasta 4.75 y 4.45 en las estaciones 2 y 3, respectivamente en julio y mayo de 1994 (Fig. 13).

En los meses precedentes a este período, los IF fueron menores, no obstante que los valores de Cl *a* fueron los más altos (1.41 a 6.00 mg l^{-1}) que se registraron a lo largo del año (Fig. 11) y que las tasas de PB y PN, también fueron altas con respecto a los meses de secas (Figs. 4, 5, 6, 7, 8 y 9).

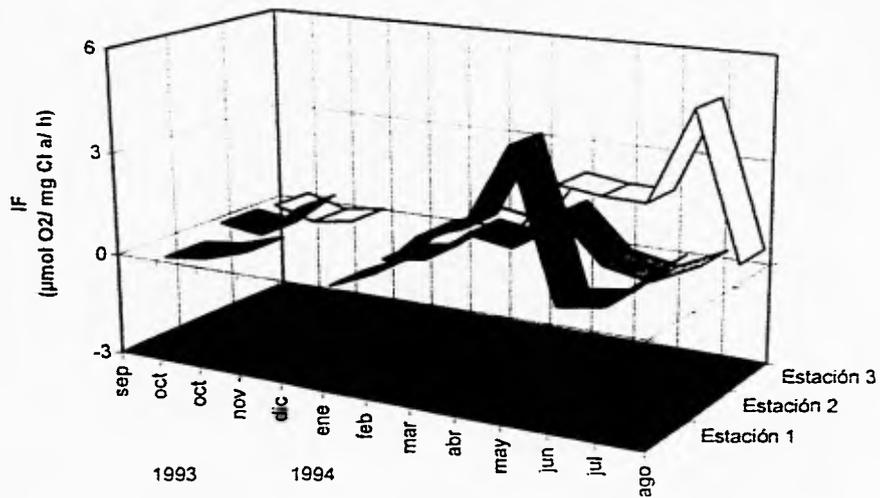


Fig. 13. Índices fotosintéticos de las tres estaciones de muestreo (septiembre de 1993-agosto de 1994).

6. DISCUSION .

6.1. Productividad Primaria (PP).

Los trabajos de productividad que se han llevado a cabo en el Golfo de California, en su mayoría han sido realizados utilizando la técnica de ^{14}C . Debido a que las técnicas de oxígeno y carbono evalúan procesos diferentes, ya que la primera evalúa la tasa neta de productividad (síntesis de materia orgánica por organismos autótrofos, bajo la influencia de todos los factores ambientales), mientras que el método de ^{14}C mide la tasa neta de productividad primaria (que excluye la respiración de heterótrofos), por ello, los resultados que se obtienen con una técnica y la otra no tienen que ser necesariamente concordantes (Williams *et al.*, 1979).

Por otro lado, la comparación de los valores de PP, obtenidos en el presente trabajo, con otros trabajos fue difícil, dado que estos últimos, están reportados en unidades de carbono (p.ej. $\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$; $\text{mg C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$; $\text{g C m}^{-2} \text{ día}^{-1}$).

Para llevar a cabo las conversiones de la PP expresada en unidades de oxígeno a unidades de carbono, es necesario dividir entre el cociente fotosintético (PQ), mismo que varía de acuerdo al estado de oxidación de los productos de fotosíntesis (Williams *et al.*, 1979), de la sobresaturación de oxígeno, la fotorrespiración (Cajal-Medrano *et al.*, 1992) y el estado de oxidación de la fuente de nitrógeno (Williams *et al.*, 1979).

Williams y Robertson (1991), llevaron a cabo una revisión de los valores de PQ, reportados en la literatura, encontrando que existe una amplia distribución de los valores (de 0.5 a 3.5), con la presencia de dos modas, una entre 1.25 y 1.5 y la otra entre 2.0 y 2.5, lo que puede interpretarse como influencia de la fuente de nitrógeno.

Williams *et al.* (1979), señalaron que en poblaciones de rápido crecimiento, que utilizan nitrato, como fuente de nitrógeno (como en florecimientos primaverales en mares templados o los florecimientos en zonas de surgencia), los valores de PQ que deben esperarse, son de 1.5 a 1.8. A medida que el nitrato se termina, la tasa de crecimiento cae y la relación C:N aumenta, con el consecuente decremento del valor de PQ, que va de 1.35 a 1.45.

Finalmente proponen que la tendencia generalizada a emplear un valor de PQ de 1.25 debe ser reconsiderada, ya que dicho valor puede ser engañoso, además de que puede ser otra fuente de discrepancia en los resultados de PP obtenidos por diferentes técnicas (i.e. ^{14}C y O_2).

Cajal-Medrano *et al.* (1992), reportaron valores de PQ de 1.4 a 4.0 y 1.32 para el centro y norte del Golfo de California, y de manera concordante con lo propuesto por Williams *et al.* (1979), atribuyen estos valores a la utilización de fuentes diferentes de nitrógeno por el fitoplancton.

De acuerdo con lo propuesto por Williams *et al.* (1979) y los valores reportados por Cajal *et al.* (1992), se decidió emplear un PQ de 1.45, para llevar a cabo las conversiones de la PP expresada en unidades de oxígeno a unidades de carbono y de este modo poder comparar los resultados de este trabajo con los de otros autores (Tabla 5). Sin embargo, es preciso recalcar que dicho valor debe ser tomado con reservas dado que no se contó con la información necesaria (p.ej. concentraciones de nitratos y amonio) para calcular el PQ correspondiente a cada evaluación de productividad primaria.

En la Tabla 6, se encuentran resumidos, los valores de productividad primaria, reportados por diversos autores en la región noroccidental del Pacífico Mexicano, comparados con los valores obtenidos en el presente trabajo, una vez que fueron convertidos a unidades de carbono.

Para estaciones ubicadas en la porción oriental de la entrada del Golfo de California, Gilmartin y Revelante (1978), reportaron un valor promedio de PP de $28 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$; para la zona ubicada en los primeros 24 km de distancia de la costa. A una distancia de 24 km de la costa el valor que registraron fue de $4.2 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$, mientras que para estaciones ubicadas más allá de ésta distancia, la PP fue de $0.5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ (Gilmartin y Revelante, 1978).

Leet y Stevenson (1969) reportaron valores de 0.11 a $3.23 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ para la región de Cabo San Lucas-Mazatlán-Islas Marías, mientras que Gaxiola-Castro y Alvarez-Borrego (1986) estimaron que la PP fue de 0.20 a $0.90 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ en la entrada del Golfo de California y 0.8 a $36.5 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ para la parte norte.

Comparando los valores de este trabajo, con los que han sido reportados para la entrada del Golfo, se observa que la magnitud de los primeros es al menos 10 veces mayor, en la estación ubicada a 50 km de la costa (Estación 1, Provincia Océánica). Las estaciones ubicadas a 44 y 5 km de las costa (Estación 2, talud

Tabla 5. Productividad promedio anual, por intensidad luminosa probada, expresada en unidades de carbono ($\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$).

	IRRADIANCIA (%)						
	100	92	86	59	32	16	05
Estación 1 (Prov. Océanice)							
$\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$	0.44	0.66	0.47	0.31	0.20	0.15	0.10
$\mu\text{g O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$	14.08	21.12	15.04	9.92	6.40	4.80	3.20
$\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$	9.70	14.56	10.37	6.84	4.41	3.30	2.21
	0.48	0.89	0.83	0.63	0.31	0.42	0.25
	15.36	28.48	26.56	20.16	9.92	13.44	8.00
	10.59	19.64	18.32	13.90	6.84	9.26	5.52
Estación 2 (Talud Cont)							
$\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$	0.38	0.60	0.66	0.70	0.42	0.43	--
$\mu\text{g O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$	12.16	19.20	21.12	22.40	13.44	13.76	--
$\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$	8.38	13.24	14.65	15.45	9.27	9.49	--
	0.54	0.83	0.84	0.91	0.54	0.47	0.40
	17.28	26.56	26.88	29.12	17.28	15.04	12.80
	11.92	18.32	18.54	20.08	11.92	10.37	8.83
Estación 3 (Prov. Nertica)							
$\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$	0.33	0.73	0.67	0.63	0.58	0.41	0.28
$\mu\text{g O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$	10.56	23.36	21.44	20.16	18.56	13.12	8.96
$\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$	7.28	16.11	14.78	13.90	12.80	9.05	6.18

La conversión de la productividad bruta expresada en unidades de oxígeno a unidades de carbono se hizo multiplicando por 32, los $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para obtener $\mu\text{g O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, mismos que se dividieron entre el PQ, (1.45) lo cual se expresa como $\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$.

El valor promedio se calculó sólo con los valores positivos de cada una de las estaciones a lo largo del año. Los valores mostrados en números pequeños, para las estaciones 1 y 2, son los que se calcularan con todos los valores positivos, incluyendo los de marzo de 1994, fecha en que se presentó una marea roja en esas estaciones y como se aprecia aumentaron los valores de PB.

Tabla 6. Comparación de valores de productividad primaria, reportados por diversos autores, en el noroccidente del Pacífico Mexicano.

AUTOR	AÑO	REGION	TECNICA	PP (mg C m ⁻³ h ⁻¹)
Lect y Stevenson	1969	Maz.-Los Cabos-I. Marias	¹⁴ C	0.11 a 3.23
Zeitzchel	1969	C. Corrientes-I. Marias- Los Cabos	¹⁴ C	0.43 a 3.23
Gilmartin y Revelante	1978	Lagunas costa este Golfo de California	¹⁴ C	53.0 a 136.0
		Lagunas costa oeste Golfo de California		4.0 a 31.0
		Costa este entrada Golfo California (menos de 24 km de la costa)		28.0
		Costa este entrada Golfo California (24 km de la costa)		4.2
		Costa este entrada Golfo California (mas de 24 km de la costa)		0.5
Otero-Dávalos	1981	Chamela, Jal.	¹⁴ C	1.13 a 9.48
Gaxiola-Castro	1986	Norte Golfo California	¹⁴ C	0.80 a 36.50
		Centro Golfo California		0.10 a 3.40
		Entrada Golfo Calif.		0.20 a 0.90
Saavedra-Rojas	1993-1994	Entrada Golfo California (9 km de la costa, frente Maz)	O ₂	6.18 a 16.11
		Entrada Golfo California (27 km de la costa, frente Maz)		8.83 a 15.45
		Entrada Golfo California (31.5 km de la costa, frente Maz)		2.21 a 14.56

continental y Estación 3, Prov. nerítica), presentaron valores semejantes a los reportados para el norte del Golfo de California (Gaxiola-Castro, 1986) e incluso para lagunas costeras del este del Golfo de California.

Una de las posibles explicaciones de que los valores de PP en éste trabajo sean más altos que los que han sido reportados para áreas cercanas a la estudiada, es

que los otros autores han trabajado con técnica de ^{14}C (Zeitzschel, 1969; Gilmartin y Revelante, 1978; Gaxiola-Castro *et al.*, 1985; Gaxiola-Castro, 1986; Valdéz-Holguín y Lara-Lara, 1987; Alvarez-Borrego *et al.*, 1987; Alvarez-Borrego y Gaxiola-Castro, 1988; Lara-Lara y Valdéz-Holguín, 1988; Muñoz-Barbosa *et al.*, 1991), misma que en opinión de algunos investigadores (Gieskes *et al.*, 1979; Tijssen, 1979) puede subestimar de manera importante, las tasas de productividad.

Si bien es cierto que existen algunos otros trabajos, en los que se han obtenido valores concordantes de PP, entre una técnica y otra (e.g. Williams *et al.*, 1979; Grande *et al.*, 1989), por lo que la disparidad o similitud de las evaluaciones de PP con ambas técnicas, queda sin ser conocida verdaderamente, ya que se ha discutido que existen varios factores que determinan que los valores entre las dos técnicas concuerden, como por ejemplo que miden procesos metabólicos diferentes o que se emplee un PQ inadecuado (Williams *et al.*, 1979). Sin embargo, precisamente porque dichos métodos evalúan procesos diferentes, no debería esperarse una concordancia entre ellos.

Otra de las explicaciones que se puede dar a las altas tasas de PP reportadas en ésta investigación, es que el tipo de incubaciones de las muestras (gradiente artificial de luz) pudo tener un efecto sobre los resultados. Aunque existen trabajos que encontraron concordancia con incubaciones *in situ* y experimentos en incubadores (e.g. Doty *et al.*, 1965; Head, 1976; Williams y Purdie, 1991).

Para explicar los valores elevados de productividad (Tablas 2 y 3; Figs. 5, 6, 8 y 9) de las estaciones 2 y 3, se ha considerado que la influencia de mareas rojas en los meses de febrero y marzo de 1994, tuvieron un efecto positivo sobre la productividad.

Las mareas rojas fueron causadas por *Mesodinium rubrum* y su intensidad fue considerable, ya que los conteos celulares registraron hasta 1.1×10^6 cel ml^{-1} (Cortés-Altamirano, *com. pers.*). Estos fenómenos son comunes en el área, de noviembre a mayo (Mee *et al.*, 1986) y como ha sido investigado ampliamente, existe una asociación clara entre surgencias y mareas rojas (Dugdale, 1979; Haddad y Carder, 1979; Jiménez e Intriago, 1987; Pitcher *et al.*, 1993).

Mee *et al.* (1986), propusieron que la persistencia de neblinas marinas, se debe a un acentuado gradiente de temperatura entre el aire y el mar, lo que puede ser un indicio de eventos de surgencia. De febrero a abril de 1994, se presentaron en repetidas ocasiones neblinas marinas, lo que podría confirmar la formación de surgencias, aunado a la formación de mareas rojas.

Estudios de productividad primaria durante eventos de mareas rojas son escasos y no han sido llevados a cabo en México.

Calvario-Martínez y Saavedra-Rojas (en prep.) realizaron experimentos de productividad primaria durante eventos de marea roja en febrero y marzo de 1994, obteniendo valores de PB de entre 39.34 y 2.76 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$; PN entre 23.50 y -5.99 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ y respiración de 15.84 a 8.75 $\mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$.

Jiménez (1974), citado por Jiménez e Intriago (1987), reportó que las mareas rojas observadas en 1973 en el Golfo de Guayaquil, presentaron valores de productividad de 3.7 g C m^{-3} . Jiménez e Intriago (1987), observaron altas concentraciones superficiales de oxígeno, entre 5.2 y 6.7 ml l^{-1} , que fueron asociados con la presencia de ese ciliado en la costa central de Ecuador. Los mismos autores, sugieren que *M. rubrum*, es un componente importante del fitoplancton y de la alta productividad biológica en el mar.

Los valores bajos de PP para la Estación 1 (Provincia oceánica, 400m de profundidad), con respecto a las otras dos estaciones, pueden ser atribuidos a su lejanía de la costa (17.5 mn). Debido a que las aguas cercanas a la costa son provistas de materia orgánica y nutrientes favorecen el crecimiento fitoplanctónico, mientras que en aguas que se encuentran más alejadas de la costa, generalmente son poco productivas, debido a los limitados aportes de nutrientes (Gilmartin y Revelante, 1978).

A pesar de que la Estación 2 (talud continental, 200 m de profundidad), se encontraba a 1.8 mn de la Estación 1, la dinámica que prevalece en la primera, parece ser lo bastante diferente como para generar valores de productividad de casi 2 veces los de la Estación 1 y llegar a ser en ocasiones igual o ligeramente mayor que los valores de la Estación 3 (Provincia Nerítica, 50 m de profundidad).

Si bien es cierto que la Estación 2 se encontraba a más de 15 mn de la costa, aparentemente existen factores que influyen positivamente sobre la PP; entre estos, se pueden mencionar el tipo de corrientes, la geomorfología y la energía cinética turbulenta. Santamaría-Del Angel *et al.* (1992), propusieron que la energía cinética turbulenta (TKE), ocasionada por vientos y corrientes, es un factor que afecta a la PP, dado que contribuye a la organización vertical de la columna de agua.

Los vientos del NO, que predominan en invierno, pudieron producir turbulencias que mezclaron la columna de agua, trayendo a la superficie plancton y nutrientes, con el consecuente aumento en la PP. En noviembre de 1993 y febrero de 1994, meses en los que el viento fue particularmente fuerte, pudo haberse producido este fenómeno.

Alvarez-Borrego y Gaxiola-Castro (1988), en sus trabajos en el norte del Golfo de California, consideraron que los vientos si juegan un papel de suma

importancia en la organización vertical de la columna de agua, ya que observaron cambios de 2 a 3 veces mayores en la PP y la concentración de pigmentos, de un día al siguiente, por efecto de fuertes vientos.

Esta misma idea está apoyada en el trabajo de Smith y Barber (1987), quienes proponen que el papel del transporte vertical en sistemas de surgencia, sobre los procesos biológicos, se refleja en la alteración del ambiente de las comunidades fitoplanctónicas, de manera rápida, lo que produce variaciones en biomasa, distribución y productividad del mismo.

La PP en la Estación 3, resulta mayor que la de la Estación 1, debido a que las aguas continentales adyacentes a la Bahía de Mazatlán, son fertilizadas por nutrientes provenientes de descargas antropogénicas, así como el aporte de ríos y lagunas costeras, además de los eventos de surgencia (Flores-Verdugo, 1991; Mee *et al.*, 1984, 1985).

En relación al efecto de la irradiancia sobre la PP, se observó que los valores de productividad de las tres estaciones, tendieron a presentar sus máximos entre 86 y 59% , lo que da una idea de los niveles óptimos de luz para estas comunidades de fitoplancton de superficie.

Falkowski (1981, 1983), señala que las relaciones entre fotosíntesis e irradiancia, pueden variar de acuerdo al tipo de fitoplancton y están mediadas por adaptaciones fisiológicas y bioquímicas conocidas como adaptaciones luz-sombra, que se encuentran caracterizadas por cambios en el contenido de pigmentos y respuesta fotosintética (Marra, 1978a).

Estas adaptaciones luz-sombra, tienen que ver con la historia de luz de una comunidad fitoplanctónica. Si la respuesta fotosintética del fitoplancton, depende en buena medida de estas adaptaciones, ello quiere decir, que las comunidades fitoplanctónicas de superficie, se encuentran más adaptadas a irradiancias elevadas que a condiciones de sombra. Por esta razón ocurre que los valores máximos de PP se presentaron en los mencionados porcentajes de irradiancia.

Si la respuesta fotosintética, se ve inhibida por irradiancias, elevadas (i.e. 100 y 92 %), puede implicar que aún una comunidad fitoplanctónica de superficie, se encuentra adaptada a ciertos niveles de luz, por debajo del 100% (Steeemann-Nielsen, 1975).

El mismo autor señala que la tasa de fotosíntesis en días muy soleados, se encuentra abatida, cerca de la superficie, por lo que si botellas que contengan agua de esta capa, son suspendidas a diferentes profundidades dentro de la zona fótica, el máximo se encontrará a las profundidades de entre el 30 y 50 % de irradiancia de la superficie. Este comportamiento, es común en los trópicos y altas latitudes, particularmente, en verano (Steeemann-Nielsen, 1975).

Si bien el comportamiento descrito anteriormente, fue el prevaleciente a lo largo del ciclo de muestreo, se presentaron los casos (mayo de 1994, noviembre de 1993 y octubre 1 de 1993; Estaciones 1, 2 y 3, respectivamente) en los que a 16 % de irradiancia, los valores de productividad fueron mayores incluso a los alcanzados en las llamadas irradiancias óptimas.

Posiblemente el fitoplancton presente en estos casos de alta productividad a bajas irradiancias, provenga de capas subyacentes, que fue llevado a la superficie por acción de desplazamientos horizontales y verticales de la columna de agua, causados por surgencias, vientos y otros fenómenos físicos (Marra, 1978b; Smith y Barber, 1987; Muñoz-Barbosa *et al.*, 1991; Janowitz y Kamykowski, 1991) y que se encontraba mejor adaptado a bajas irradiancias, de ahí que se presentaron valores mayores de productividad en esas condiciones de luz.

Además de esta explicación, puede recurrirse al hecho de que muchas especies de fitoplancton ajustan su contenido celular de clorofila, en respuesta a variaciones en la intensidad de la luz, éste fenómeno (estrategia de adaptación luz-sombra), puede darse en escalas de tiempo relativamente rápidas (Falkowski, 1981). Dichas estrategias son diferentes de acuerdo a los grupos algales de los que se trate, así por ejemplo ocurre que las variaciones del contenido celular de clorofila en diatomeas, crisofitas y dinoflagelados están asociados con cambios en el tamaño pero no en el número de unidades fotosintéticas, UF, (número de moléculas de clorofila involucradas en la producción de una molécula de oxígeno). En clorofitas, los cambios en el contenido de clorofila son el resultado de cambios en el número de UF y no de su tamaño (Falkowski, 1981; Falkowski *et al.*, 1985).

A medida que la irradiancia disminuye, la fotosíntesis se reduce gradualmente, mientras que la respiración continúa, de tal forma que a ciertos niveles de luz, la respiración excede a la fotosíntesis (Taylor y Stephens, 1993). De ahí que los valores de respiración sean mayores que los de PN, dando como consecuencia números negativos, como los que se presentaron en buen número de evaluaciones de la productividad neta, en las tres estaciones de muestreo. Este comportamiento también ha sido registrado por otros autores como Williams y Purdie (1991), quienes encontraron un balance negativo entre fotosíntesis y respiración a profundidades mayores a 30m donde la irradiancia era baja.

Las temperaturas superficiales del agua registradas en el período de estudio, oscilaron entre 21.8 y 30.5 °C, que se encuentran en el rango de temperaturas que Zeitzschel (1969), reportó para el Golfo de California, en el mes de febrero (entre 14.0 y 20.0 °C) y agosto (entre 27.0 y 31.0 °C).

En los registros de temperatura superficial del agua, a lo largo del período de muestreo, se observaron diferencias notables entre los meses de invierno y los de

verano. No obstante, la temperatura superficial de las tres estaciones para una misma fecha de muestreo fue muy similar. Lo que aparentemente indica que la ubicación de las estaciones con respecto a la línea de costa, así como la profundidad en estas, no influyó de manera evidente en la temperatura superficial del agua.

Aparentemente, las temperaturas superficiales de las tres estaciones, se encuentran fuertemente influenciadas por el clima árido que prevalece en las masas de tierra circundantes y particularmente por los cambios estacionales en la dirección del viento, lo que explica un gran rango anual de temperaturas en todo el Golfo de California (Zeitzschel, 1969).

Los valores de PP, guardan una estrecha relación con los picos en biomasa, expresados como Cl_a y de manera indirecta con la temperatura ya que en los meses de invierno, cuando las temperaturas fueron bajas, se presentaron picos tanto en biomasa como en PP, mismos que pudieron originarse por el afloramiento de nutrientes.

Mee *et al.* (1984), consideraron, que el área de la Bahía de Mazatlán, se encuentra influenciada en verano, por aguas oligotróficas, provenientes del sur, de temperatura cálida y bajas concentraciones de nutrientes. Esto concuerda con lo observado en este trabajo donde el período de baja productividad se registró en verano, mientras que en invierno ocurrió lo inverso.

Si bien ocurre que al final del verano, existió un ascenso ligero en la biomasa y la productividad, ello se puede explicar por el aporte de ríos y lagunas costeras que proveen de fitoplancton y nutrientes a las aguas adyacentes, que para entonces habían agotado los nutrientes que fueron aflorados por acción de surgencias durante el invierno (Zeitzschel, 1969).

Aún cuando los valores obtenidos en este trabajo, representan un estudio muy general en un intervalo corto de tiempo, es posible sugerir que al menos en la región adyacente a Mazatlán, Sinaloa, la PP puede llegar a ser más alta de lo que se ha reportado anteriormente (Leet y Stevenson, 1969; Zeitzschel, 1969; Gaxiola-Castro, 1986). Esto debido posiblemente, a determinados eventos de surgencias y de cierto tipo de florecimientos fitoplanctónicos (diatomeas y mareas rojas).

6.1.1 Valores anómalos de PB y respiración.

Valores negativos de PB, y respiración, se obtuvieron cuando la concentración de oxígeno en las BO, era mayor que en las BC o bien cuando se encontraba mayor concentración de oxígeno en las BI que en las BC, al final del experimento.

Esta situación se ha presentado a muchos investigadores, quienes han desechado sus datos, por atribuir estos resultados a errores experimentales (Dugdale y Wallace, 1960). Sin embargo, también se ha considerado que diversos factores pueden producir estos efectos anómalos.

Se considera que los valores negativos resultantes en el presente trabajo, no pueden atribuirse a errores experimentales, al menos en un 90 % de los casos, como lo demuestran los CV's menores a 0.2 %, obtenidos en la mayoría de los muestreos.

Se han dado variadas explicaciones a este tipo de resultados, como por ejemplo, el tipo de aguas en el que se trabaje y se ha propuesto que aguas oligotróficas influyen negativamente en los resultados de productividad, como fue discutido por Dugdale y Wallace (1960), pero al parecer, ésta no es una de las mejores explicaciones ya que se han llevado a cabo trabajos en aguas de productividad más baja que la de la Estación 1 y no se ha reportado este comportamiento (Williams y Purdie, 1991).

Por otra parte, Jordan (1972), en sus trabajos en el Golfo de México, también obtuvo valores negativos de PB y respiración, mismos que atribuyó a la presencia de sustancias oxidables presentes en sedimentos suspendidos en sus muestras, lo que pudo alterar las reacciones químicas del método Winkler. De manera similar, Lechuga-Déveze (1982), llevó a cabo trabajos en una laguna costera del Golfo de California, encontrando valores negativos; considerando factores tales como liberación retardada de O₂ por las células; liberación de sustancias orgánicas que oxidan el KI a yodo libre, lo que falsea el método Winkler, entre otros. Sin embargo, opina que estas explicaciones no son concluyentes y que es necesario considerar otros aspectos.

Otero-Dávalos (1981), al trabajar un ciclo anual de PP en Chaniela, Jal., concluyó que los tiempos de incubación, podrían ser la fuente de los resultados negativos que obtuvo, por lo que opinó que estos deberían incrementarse.

Sin embargo, los tiempos de incubación, empleados en el presente trabajo (de 4 a 6 h), no parecen haber influido en los resultados negativos, dado que autores como Williams y Purdie (1991), han trabajado tiempos de entre 6 y 12 h, sin

encontrar estos efectos. Por lo que se propone que los tiempos de incubación más adecuados para la técnica de oxígeno disuelto, pueden encontrarse entre 4 y 12 h.

Es posible que las explicaciones más adecuadas se encuentren en las respuestas metabólicas (excreción, inhibición de la actividad fotosintética por intermediarios químicos, en el ciclo de Calvin, o por acción de elevadas o bajas irradiancias sobre los centros fotosintéticos, entre otros), de las comunidades fitoplanctónicas, que bajo determinados estímulos ambientales, responden de manera negativa. Sin embargo, esta propuesta, es meramente especulativa, dado que hasta ahora, no se ha encontrado una respuesta satisfactoria a esta problemática, no obstante que este fenómeno se ha presentado a no pocos investigadores.

Por otro lado, el número de observaciones anómalas para la PB y respiración fue pequeño comparado con el total de datos. Cuando estos se presentaron, en la mayoría de los casos, fueron cercanos a cero. Sin embargo, si bien la operación algebraica de BC-BO produce un número negativo, puede ocurrir que los valores entre un tipo de botella y otro no sean significativamente diferentes.

6.2. Respiración.

El rango de valores de la respiración fue de entre -1.49 a $2.59 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para la Estación 1; -15.40 a $1.96 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para la Estación 2 y de -3.52 a $0.74 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para la Estación 3. Se presentaron buen número de observaciones en las que la respiración superó a la PP.

Pudo darse el caso en el que se sobrestimaran las tasas de respiración debido a metabolismo bacteriano y/o subestimación de las tasas fotosintéticas, debidas a estreses por manipulación e incubación. Otros autores (García y Purdie, 1992) han explicado de la misma manera, los valores bajos de PP con respecto a la respiración; proponen que en muestras de agua provenientes del ambiente natural, aún cuando sean filtradas, con el fin de eliminar organismos heterótrofos, contienen poblaciones que pueden contribuir de manera importante a modificar los balances de PP y respiración (García y Purdie, 1992).

De manera alternativa, se ha propuesto que las tasas de fotosíntesis pueden ser subestimadas debido a cambios fisiológicos que ocurren en el fitoplancton por confinamiento en botellas pequeñas (Carpenter y Lively, 1980; citados por García y Purdie, 1992).

A este respecto se considera que si bien ésta condición pudo presentarse en algunos casos, probablemente no ocurrió siempre, por lo que se deben considerar el efecto de otras variables sobre la tasa de respiración..

Una de éstas variables adicionales, que pudo contribuir a que las tasas de PP fueran menores de las de respiración, es que probablemente se presentó fotorrespiración (consumo de O₂, en presencia de luz, por el fitoplancton), con lo cual al ser evaluada la concentración de oxígeno en las botellas claras, al final del experimento, ésta fue menor que en las botellas oscuras, donde se evaluó la respiración, misma que fue más o menos constante e independiente del comportamiento de la fotosíntesis. El consumo de O₂ en la luz ha sido ampliamente demostrado en microalgas (e.g. Bunt y Heeb, 1971; citados por Harris, 1978), por lo que ésta propuesta, podría ser considerada como un factor importante, cuando se evalúan las tasas de fotosíntesis y se relacionan éstas con las tasas de respiración.

6.3. Clorofila *a*.

Si bien algunos trabajos han sido publicados donde se reportan estimaciones de la concentración de clorofila *a*, para la zona de estudio, estos son escasos (p.ej. Flores-Verdugo *et al.*, 1991). Por lo que existen pocos valores reportados con los cuales comparar los resultados de este pigmento.

Flores-Verdugo *et al.* (1991), reportaron valores máximos de clorofila *a* en la Bahía de Mazatlán en dos periodos: 1) de octubre a diciembre, con valores entre 0.70 y 7.16 mg l⁻¹; 2) de finales de enero a mayo, con valores entre 3.91 y 8.8 mg l⁻¹. Proponen que el segundo período se debe a surgencias primaverales.

En el presente trabajo, se presentaron también dos períodos de altos valores de pigmento, siendo el primero de ellos de octubre a noviembre de 1993 y el segundo de enero a marzo de 1994, aunque en el primer período, los valores fueron mayores (Fig. 10).

Los valores de clorofila *a* observados durante este trabajo (Estación 1, de 0.07 a 2.94 mg l⁻¹; Estación 2, de 0.10 a 6.00 mg l⁻¹; Estación 3, de 0.04 a 5.78 mg l⁻¹), también son parecidos a los reportados por Muñoz-Barbosa *et al.* (1991), cuyas concentraciones superficiales de este pigmento, fluctuaron entre 0.25 y 9.7 mg l⁻¹, en la parte norte del Golfo de California.

Para la costa este del Golfo de California, Gilmarin y Revelante (1978), reportaron valores de clorofila *a*, de $2.17 \mu\text{g l}^{-1}$ para zonas costeras, 0.80 mg l^{-1} para áreas ubicadas en los primeros 24 km alejados de la costa y 0.20 mg l^{-1} después de estos 24 km. Sin embargo, los valores reportados comparados con los obtenidos en el presente trabajo, son bajos, lo que puede ser explicado debido a que en la costa este del Golfo de California la escasez de ríos, tiene como consecuencia, la baja cantidad de nutrientes que son aportados a la parte costera, de ahí que las concentraciones de pigmento sean bajas.

En algunos de los muestreos (octubre 1 de 1993 y febrero, se presentó el comportamiento descrito por Gilmarin y Revelante (1978), en relación a la existencia de un gradiente en la concentración de clorofila, con respecto a la distancia de la costa. Sin embargo, este patrón no es muy evidente en gran parte del año. En ciertas ocasiones, las concentraciones más altas se encontraron en la Estación 2 (octubre 14 de 1993, abril de 1994) o los valores para las estaciones 2 y 3 fueron muy parecidos (noviembre de 1993). Esto puede presentarse por la acción de fenómenos físicos (viento, afloramiento de clorofila subsuperficial), que han sido propuestos por diversos autores (*e.g.* Smith y Barber, 1987; Alvarez-Borrego y Gaxiola-Castro, 1988) como modificadores importantes de la columna de agua y por tanto de las comunidades planctónicas.

Los altos valores de clorofila *a* observados en este trabajo durante noviembre de 1993, pueden deberse a factores físicos como el viento, que puede crear turbulencia en la columna de agua y acarrear consigo un máximo subsuperficial de clorofila. Alvarez-Borrego y Gaxiola-Castro (1988), reportaron para la parte norte del Golfo de California este fenómeno, ya que en un experimento llevado a efecto en invierno, después de una noche de tormenta y con vientos superiores a los 40 nudos, obtuvieron valores de clorofila *a* hasta 3 veces más grandes, con respecto a los obtenidos el día anterior.

No obstante es preciso considerar que probablemente éste no fue el único factor que influyó en estos resultados. Las surgencias que se producen en invierno, por acción de los vientos del noroeste, producen el afloramiento de los nutrientes necesarios para el crecimiento del fitoplancton, en las capas superiores, lo que se refleja en un aumento en biomasa, que en este caso fue evaluado como clorofila *a* (Zeitzschel, 1969; Flores-Verdugo, 1991).

En los meses de verano, se registraron los valores más bajos de clorofila *a* (0.07 mg l^{-1} , Estación 1; 0.10 mg l^{-1} , Estación 2 y 0.04 mg l^{-1} , Estación 3). Estos valores pueden ser explicados en términos de que los nutrientes que fueron aflorados en invierno por acción de surgencias, se habían agotado para verano, lo

que dio como resultado una baja en la biomasa y tasas de productividad [Gilbert y Allen (1943), citados por Zeitzschel, 1969)].

Además de este factor, es importante considerar que en verano, aguas provenientes del sur penetran a la bahía de Mazatlán y áreas adyacentes; estas aguas son de carácter oligotrófico, con bajas concentraciones de nutrientes, de temperaturas elevadas y relativamente bajas en oxígeno (Mee *et al.*, 1984).

De acuerdo con Flores-Verdugo (1991), la producción fitoplanctónica de esta zona corresponde a una región templada, que parece estar regulada por cambios en los patrones de circulación además de los nutrientes.

Por otro lado, es preciso mencionar que la mayor parte de las referencias consultadas reportan valores de clorofila *a* así como de productividad para un mes o época particular del año, por lo que las comparaciones que puedan establecerse entre dichas investigaciones y este trabajo, son sólo parciales y en ocasiones se toman un tanto especulativas.

6.4. Índices Fotosintéticos (IF).

Los valores observados para los IF, tuvieron un rango de entre -0.01 a 4.75 $\mu\text{mol O}_2$ (mg Cl α^{-1}) li^{-1} , para las tres estaciones de muestreo.

Los valores negativos de IF se considera que no tienen significado biológico y en estos casos, lo que pudo haber ocurrido fue que la PB fuera cero o muy cercana a este valor, por tanto el IF que correspondería sería cero, más que un valor negativo.

Falkowski (1981), propuso que el valor máximo teórico para el IF es de 2.0 $\mu\text{mol O}_2$ (mg Cl α^{-1}) li^{-1} y que en pocas ocasiones excede a este número. Cuando estos números máximos es debido a que las razones célula/clorofila o carbono/clorofila son altos. La razón por la que decrece la capacidad fotosintética (IF), cuando se incrementa la concentración de clorofila está poco entendida, pero su base parece estar ligada a las estrategias de adaptación luz-sombra (p.ej. cambios en número y tamaño de las unidades fotosintéticas; ajustes en el contenido de clorofila, entre otros). Falkowski, 1981.

Los valores máximos observados son alrededor de dos veces el número máximo teórico, propuesto por Falkowski (1980). A este respecto, también otros autores (Muñoz y Millán, 1991), han reportado valores de IF mayores al teórico, explicando que esto se

debió a condiciones óptimas de luz, temperatura y nutrientes. En ese sentido, es probable que la influencia de dichos factores hayan contribuido a aumentar los IF.

Los IF de las tres estaciones mostraron sus valores más altos en los meses en los que la concentración de Cl *a*, fue muy baja (0.04 a 1.74 mg l⁻¹), alcanzando valores de hasta 4.75 y 4.45 μmol O₂ (mg Cl *a*⁻¹) h⁻¹, en las estaciones 2 y 3, respectivamente en julio y mayo de 1994 (Fig. 13). En los meses precedentes a este período, los IF fueron menores, no obstante que los valores de Cl *a* fueron los más altos (1.41 a 6.00 mg l⁻¹) que se registraron a lo largo del año y que las tasas de PB y PN, también fueron altas con respecto a los meses de secas.

Existen evidencias de que el IF puede ser afectado por múltiples factores ambientales y que además puede tener un comportamiento estacional. Harrison y Platt (1980), encontraron que los IF fueron máximos durante el verano y mínimos en el invierno, explicando que estos extremos coinciden con los máximos y mínimos de temperatura y radiación solar, respectivamente, factores que se encuentran relacionados positivamente con los IF. En el presente trabajo, también se presentaron los valores máximos de IF en verano, en tanto que los valores más pequeños se registraron en invierno, por lo que dicho comportamiento, es concordante con lo que ha sido reportado previamente por otros autores (e.g. Harrison y Platt, 1980).

Si bien el IF representa la cantidad de oxígeno producido o de carbono fijado por cantidad de clorofila *a*, en una unidad de tiempo, paradójicamente no está correlacionado positivamente con la cantidad de dicho pigmento, ya que se ha observado que la capacidad fotosintética disminuye al aumentar el contenido de clorofila (Falkowski, 1981; Falkowski y Dubinsky, 1985), aunque se piensa que la explicación a esto puede encontrarse en las estrategias de adaptación luz-sombra, que se encuentran relacionadas con cambios en los tamaños y número de las unidades fotosintéticas, disminución o aumento del contenido de clorofila. Por estas razones, se presentaron los casos en los que los IF son mayores cuando la concentración de Cl *a*, fue mas baja y viceversa.

Además de estos factores, las variaciones en el IF, pudieron obedecer a diferencias en la composición taxonómica del fitoplancton, ya que cada especie posee estrategias diferentes de utilización de la luz (lo que modifica el IF). Harrison y Platt (1980), mostraron que el IF es mayor cuando el nanoplancton predomina (usualmente flageladas) sobre los demás componentes del fitoplancton. Si bien en el presente trabajo no se analizó la composición taxonómica, éste pudo haber sido otro de los factores que contribuyeron a que se mostraran diferencias en los IF entre las distintas épocas del año, así como entre las estaciones de muestreo.

Es necesario considerar que los IF, al ser modificados por diversos factores ambientales, pueden tener un comportamiento diferente año con año, dependiendo de las condiciones particulares que se presenten en el período de estudio.

7. CONCLUSIONES .

1) La productividad primaria en la estación situada en la Provincia Océánica fue menor que la de las estaciones localizadas en el Talud Continental y la Provincia Nerítica, sin embargo estas últimas fueron muy parecidas y en ocasiones mayores en la estación del Talud Continental con respecto a la estación en la Provincia Nerítica.

2) La productividad primaria en las tres estaciones analizadas, presentó valores más altos en invierno (noviembre a febrero), mientras que el período de verano presentó valores bajos tanto en productividad como en biomasa. Es probable que la influencia de dos tipos diferentes de masas de aguas, en invierno (afloramiento de aguas profundas, ricas en nutrientes) y verano (aguas provenientes del sur, de carácter oligotrófico), determinen la magnitud de la biomasa y la productividad primaria, en este ambiente.

3) En general y de acuerdo con otros autores, se observó que los valores más altos de productividad fueron alcanzados a niveles de irradiación de entre 86 y 59 % lo que implica que el fitoplancton de superficie de las estaciones de muestreo, se encontró adaptado a niveles de luz intermedios. A niveles de irradiación superiores a los mencionados porcentajes, se presentó inhibición de la PP.

A bajas irradiaciones, se produjeron tasas fotosintéticas menores, salvo en algunos casos en los que a una irradiación del 16% se produjeron tasas de PP mayores que las que se alcanzaron en 86 y 59 %. Esto sugiere la posibilidad de que fitoplancton de mayor profundidad fue acarreado a la superficie por procesos físicos.

4) Los valores de productividad obtenidos, evaluados por cambios en la concentración de oxígeno, son al menos 10 veces mayores que los reportados en la literatura, los cuales fueron obtenidos empleando la técnica de ^{14}C .

5) Resultados negativos de PP y respiración, fueron encontrados en buena parte del ciclo de muestreo, que no pueden ser atribuidos a la técnica empleada, ni a errores experimentales, en al menos 90 % de los casos. Los valores negativos de PN se deben al predominio de la respiración sobre la fotosíntesis.

6) La productividad en el sur del Golfo de California, es un proceso biológico que necesita ser evaluada correctamente. Las estimaciones de PP serán más cercanas a la realidad cuando se realicen en forma conjunta con otras técnicas, ya que los errores de una podrán ser cubiertos por la otra y viceversa.

Es necesario que las investigaciones que se lleven a cabo en este tema, se efectúen en períodos de tiempo más largos, (un año, no necesariamente refleja condiciones que se presenten cíclicamente) y con una logística de muestreo más intensa.

8. ANEXOS.

ANEXO I. Limpieza de cristalería empleada en las estimaciones de productividad primaria.

Desde hace ya algunos años, los químicos marinos han desarrollado procedimientos de muestreo y determinaciones analíticas que eliminan al máximo la contaminación de las muestras.

El fitoplancton normalmente vive en aguas con bajos niveles de elementos y la adición de pequeñas cantidades a los mismos, pueden afectar positiva o negativamente varios de sus procesos metabólicos. Por ello es lógico suponer que las mediciones de los procesos fitoplanctónicos como la productividad primaria, serán afectados de manera adversa por metales pesados adicionados inadvertidamente durante los procedimientos analíticos y de muestreo (Fitzwater *et al.*, 1982). Debido a estas razones, en el presente trabajo se tuvieron las precauciones necesarias para que la cristalería empleada estuviera libre de contaminantes.

Toda la cristalería empleada en las determinaciones de oxígeno disuelto, fue lavada cuidadosamente con una solución al 20% de jabón RBS 35 (libre de fósforo), misma que era dejada dentro de la cristalería por 8-10 h. Una vez pasado este tiempo, se enjuagaba 5 veces con agua destilada y se secaba en horno a 40°C.

Las botellas tipo DBO, se almacenaban con una solución de ácido nítrico-ácido clorhídrico, hasta el momento en que fueran requeridas, con 3 enjuagues previos con agua destilada. Dicho procedimiento evitaba la contaminación por metales pesados en las botellas.

ANEXO II. Calibración de cristalería empleada en las estimaciones de productividad primaria.

El procedimiento de calibración de cristalería involucra la determinación del peso del agua contenida en una pieza particular de laboratorio. La temperatura es un factor importante durante el proceso de calibración, ya que afecta tanto la densidad del agua como la capacidad de la cristalería (Jeffery *et al.*, 1989); por ello es necesario hacer una corrección por expansión térmica durante este proceso.

Las botellas de vidrio tipo Pyrex que fueron calibradas, debían estar perfectamente limpias (de acuerdo al procedimiento descrito en el Anexo I), secas y estar a la misma temperatura del laboratorio donde eran pesadas. El agua con la que se llenó la cristalería fue destilada e igualmente a la misma temperatura del laboratorio, por las razones ya mencionadas.

Cada botella fue pesada vacía, junto con su tapón esmerilado; después fue llenada con agua destilada, tapada, sin dejar burbujas en el interior, secada del exterior y pesada. Este procedimiento fue repetido tres veces.

Finalmente el volumen de la botella fue calculado de acuerdo a:

$$V_b = (P_{II} - P_v) (F)$$

Donde:

V_b = Volumen de la botella, ml.

P_{II} = Peso de la botella llena, g (valor medio de las tres reproducciones)

P_v = Peso de la botella vacía, g (valor medio de las tres reproducciones)

F = Factor de corrección debido a la temperatura (a 25 °C = 1.004024)

Este factor no es constante, pues depende de la temperatura y proviene de tablas (Weast, 1973).

ANEXO III. Preparación de reactivos empleados en las estimaciones de productividad primaria.

Los reactivos siguientes son los recomendados por Carrit y Carpenter (1966), con el cloruro manganoso sustituido por sulfato manganoso. La concentración del tiosulfato de sodio fue incrementada de 0.12 M a 0.25 M para permitir la titulación en el cuello de la botella. Todas las soluciones se prepararon empleando sales de grado analítico.

Sulfato manganoso. 450 g de $MnSO_4 \cdot 4H_2O$ fueron disueltos en agua destilada, en un matraz Erlenmeyer de 1 l. La solución fue llevada a un litro en un matraz aforado, con agua destilada y almacenada en una botella ámbar de vidrio con tapa de plástico.

Solución de yoduro alcalino. 320 g de NaOH se disolvieron en 400 ml de agua destilada, en un matraz Erlenmeyer de 1 l. Una vez fría la solución, se adicionaron 600 g de NaI, se mezcló y enfrió, para ser aforada a 1 l. Finalmente se almacenó en una botella ámbar de vidrio, con tapa de plástico.

Acido Sulfúrico 5 M. 280 ml de H_2SO_4 concentrado se adicionaron a 500 ml de agua destilada, en un matraz aforado de 1 l. Una vez fría esta solución, fue aforada a 1 l con agua destilada. Se almacenó del mismo modo que las anteriores.

Tiosulfato de sodio 0.25 M. 62.04 g de $Na_2S_2O_3 \cdot 5 H_2O$ se disolvieron en agua destilada y la solución fue llevada a 1 l en un matraz aforado y almacenada en frasco de vidrio ámbar con tapa de plástico.

Estandar de yodato de potasio 0.001666 M. 0.5 g de KIO_3 fueron secados a $105^\circ C$, durante 1 h. Una vez fría la sal, se pesaron exactamente 0.3567 g de esta y se transfirieron a un matraz aforado de 1 l; se disolvió en 100 ml de agua destilada y fue aforada a 1 l. El almacenamiento de la solución fue de igual manera que los otros reactivos.

ANEXO IV. Valoración de la solución de tiosulfato de sodio empleado en las estimaciones de productividad primaria.

La valoración de la concentración de una solución dada es una medida de gran importancia, ya que de ello dependen en buena medida, obtener mediciones precisas del trabajo a realizar. Un estándar de yodato de potasio, fue empleado para valorar la concentración del tiosulfato de sodio.

10 botellas de las empleadas en las determinaciones de oxígeno, fueron llenadas con 100 ml de agua destilada. A cada una de ellas les fue adicionado 1 ml de H_2SO_4 5 M, seguido de 1 ml de NaOH-Nal y 1 ml de $MnSO_4$, agitando entre una adición y otra. Se agregaron exactamente 10.6615 ml del estándar de KIO_3 , con una pipeta Knudsen, se agitaba suavemente hasta homogenizar el contenido y la botella era puesta en la oscuridad de 2 a 5 minutos.

La muestra era titulada con la solución de tiosulfato a valorar, cuya concentración era calculada como:

$$M_t = \frac{V_i \times M_i \times 6}{V_t}$$

Donde:

M_t = molaridad del tiosulfato.

V_i = volumen del estándar de yodato de potasio, ml. (Volumen calibrado de la pipeta).

V_t = volumen del tiosulfato gastado, ml. (Valor promedio de las 10 muestras tituladas).

M_i = molaridad del estándar de yodato de potasio.

Nota: La valoración de la concentración de la solución de tiosulfato se llevaba a cabo aproximadamente cada 2 meses, es decir hasta que eran llevadas a cabo unas 1000 determinaciones de la concentración de oxígeno, debido a lo costoso que resultaban los reactivos necesarios para preparar las soluciones que el método Winkler requiere. Lo ideal es que la valoración se debe realizar cada que uno de los reactivos es sustituido por uno nuevo.

9. LITERATURA CITADA.

- ALMGREN, T., D. Dyrssen, M. Strandberg. 1977. Computerized high precision titrations of some major constituents of seawater on board the R.V. Dmitry Mendeleiev. Deep-Sea Res., 24 : 345-364.
- ALVAREZ-BORREGO, S., G. Gaxiola-Castro, D.U. Hernández-Becerril. 1987. The relationship between photosynthesis and irradiance for Gulf of California phytoplankton. Pacif. Sci., 41 (1-4) : 79-89.
- ALVAREZ-BORREGO, S., G. Gaxiola-Castro. 1988. Photosynthetic parameters of northern Gulf of California phytoplankton. Cont. Shelf Res., 8(1): 37-47.
- BARNES, R. S. K., R. N. Hughes, 1989. An introduction to marine ecology. Blackwell Sci. Pub., Oxford. pp. 43-75.
- BERGER, W.H., V.S. Smetacek, G. Wefer (Eds.). 1989. Productivity of the ocean: Present and past. John Wiley & sons. Avon, U.K. pp. 429-455
- BLOUGH, N.V., 1992. Photochemistry in the oceans. Oceans, 35 (1): 36-37.
- BRYAN, J.R., J.P. Riley, P.J. LeB. Williams. 1976. A Winkler procedure for making precise measurements of oxygen concentration for productivity and related studies. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 21: 191-197.
- CAJAL, M.R., A.E. Mitrani, D.M. Castro. 1991. Sistema fotoelectrónico para titulaciones de oxígeno disuelto con alta precisión y su aplicación en oceanografía biológica. Hidrobiológica, 1 (2): 11-20.
- CAJAL-MEDRANO, R., R. Millán-Núñez, E. Santamaría-Del Angel, E. 1992. Cocientes fotosintéticos en el Golfo de California durante otoño de 1987 en la región central y primavera de 1989 en Puerto Don Juan. Ciencias Marinas, 18(3): 1-16.
- CALVARIO-MARTINEZ, O., G. De la Lanza. 1981. Productividad primaria y productos de excreción en el Noroeste de Isla Isabel, México. In: Memorias VII Simp. Lat. Oceanogr. Biol. Acapulco, Gro. México. 155-170.
- CALVARIO-MARTINEZ, O., N.C. Saavedra-Rojas, A. Cruz-Martínez, F.J. Flores-Verdugo. (env. pub.). Construcción e implementación de un sistema fotoelectrónico para la determinación del punto final en titulaciones Winkler. Hidrobiológica.
- CALVARIO-MARTINEZ, O., N.C. Saavedra-Rojas. (en prep.). Productividad primaria de dos mareas rojas, frente a Mazatlán.
- CARPENTER, J.H. 1965a. The accuracy of the Winkler method for dissolved oxygen analysis. Limnol. Oceanogr., 10:135-140.
-

- CARPENTER, J.H. 1965b. The Chesapeake Bay Institute technique for dissolved oxygen method. Limnol. Oceanogr., 10: 141-143.
- CARRIT, D.E., J.H. Carpenter. 1966. Comparison and evaluation of currently employed modifications of the Winkler method for determining dissolved oxygen in seawater: A NASCO report. J. Mar. Res., 24: 286-318.
- CORTES-ALTAMIRANO, R. 1987. Observaciones de mareas rojas en la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. Ciencias Marinas, 13: 1-19.
- CORTES-ALTAMIRANO, R. 1988. Abundancia de *Oscillatoria erythraea* en el litoral de Mazatlán, Sinaloa, Mexico. Rev. Lat. amer. Microb., 30: 169-179.
- CORTES-ALTAMIRANO, R., A. Nuñez-Pasten. 1991. Registros de mareas rojas en la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. (1985-1990). Rev. Invest. Cient., 2: 44-55.
- DOTY, M. S., H. R. Jitts, O. J. Koblenz-Mishke, Y. Saijo. 1965. Intercalibration of marine plankton primary productivity techniques. Limnol. Oceanogr., 10: 282-286.
- DUGDALE, R. C., J. Z. Wallace. 1960. Light and dark bottle experiments in Alaska. Limnol. Oceanogr., 5: 230-231.
- DUGDALE, R. C. 1976. Nutrient cycles. In: The Ecology of the seas. D.H. Cushing, J.J. Walsh (Eds.). Blackwell Sci., Pub., U.K. pp. 141-172.
- DUGDALE, R. C. 1979. Primary nutrients and red tides in upwelling regions. In: Developments in marine biology. Vol. 1 Toxic dinoflagellate blooms. D. L. Taylor, H.H. Seliger (Eds.). Elsevier, North Holland. pp. 279-284.
- EPPLEY, R. W., E. H. Renger, W. G. Harrison. 1979. Nitrate and phytoplankton production in southern California coastal waters. Limnol. Oceanogr., 24(3): 483-494.
- EPPLEY, R.W., AND O. Holm-Hansen. 1986. Primary production in the southern California Bight. In: Plankton dynamics of the Southern California Bight, R.W. Eppley (ed), Lecture Notes on Coastal and Estuarine Studies, no. 15. Springer-Verlag, Germany: pp. 176-215.
- FALKOWSKI, P.G. 1981. Light-shade adaptation and assimilation numbers. J. Plankton Res., 3: 203-216.
- FALKOWSKI, P. G. 1983. Light-shade adaptation and vertical mixing of marine phytoplankton: A comparative field study. J. Mar. Res., 41 (2): 215-237.
- FALKOWSKI, P.G., Z. Dubinsky, K. Wyman. 1985. Growth-irradiance relationships in phytoplankton. Limnol. Oceanogr., 30: 311-321.
- FITZWATER, S. E., G.A. Knauer, J.H. Martin. 1982. Metal contamination and its effect on primary production measurements. Limnol. Oceanogr., 27(3):

- FLORES-VERDUGO, F.J. 1991. Distribución temporo-espacial de pigmentos fotosintéticos en la Bahía de Mazatlán. In: Estudio integral de la Bahía de Mazatlán. Proyecto CONACYT-UNAM.
- FLORES-VERDUGO, F. J., J. Rodríguez-García, F. González-Faríns. 1991. Ecología de manglares, productividad acuática y perfil de las comunidades en ecosistemas lagunares estuarinos de la costa noroccidental de México. I. Ensenada del Pabellón-Bahía de Altata y Bahía de Mazatlán. DGAPA, UNAM. Inf. Tec. Final.
- FLYNN, K. J. 1988. The concept of "primary production" in aquatic ecology. Limnol. Oceanogr., 33(5): 1215-1216.
- GARCIA, D. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. UNAM. 246 pp.
- GARCIA, V., D. Purdie. 1992. The influence of irradiance on growth, photosynthesis and respiration of *Gyrodinium cf. aureolum*. J. Plankton Res., 14(9): 1251-1265.
- GARCIA DE LA PARRA, L.M. 1992. Estimación de tasas de fijación de nitrógeno atmosférico en la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. Tesis de Maestría. UNAM, CCH- UACPyP- ICMYL. México. 89 pp.
- GARRIGUE, C., G. Boucher. 1992. The use of photosynthesis inhibitor (DCMU) for *in situ* metabolic and primary production studies on soft benthos. Hydrobiologia, 246: 141-145.
- GAXIOLA-CASTRO, G., S. Alvarez-Borrego, A. Chagoya-Guzmán. 1985. Photosynthetic parameters and productivity of Gulf of California winter phytoplankton. Trans. Cibeasio, 10: 57-74.
- GAXIOLA-CASTRO, G., S. Alvarez-Borrego. 1986. Productividad primaria del Pacífico Mexicano. Ciencias Marinas, 12(3): 26-33.
- GIESKES, W. C., C. G. Kraay, M. A. Baars. 1979. Current ^{14}C methods for measuring primary production: gross underestimates in oceanic waters. Neth. J. Sea Res., 13: 58-78.
- GILMARTIN, M., N. Revelante. 1978. The phytoplankton characteristics of the barrier island lagoons of the Gulf of California. Estuar. Coast. Mar. Sci., 7: 29-47.
- GILSTAD, M., G. Johnsen, E. Sakshaug. 1993. Photosynthetic parameters, pigment composition and respiration rates of the marine diatom *Skeletonema costatum* grown in continuous light and 12:12 h light-dark cycle. J. Plankton Res., 15(8): 939-951.
- GOMEZ-AGUIRRE, S. 1981. Microplankton y ensayos de producción primaria en el sector occidental del Golfo de California (jun-jul. 1979). In: Memorias VII Simp. Lat. Oceanogr. Biol. Acapulco, Gro. México. 141-154.
- GRANDE, K. D., P.J. leB. Williams, J. M. Marra, D. A. Purdie, K. Heinemann, R. W. Eppley, M.L. Bender. 1989. Primary production in the North Pacific gyre: a comparison of rates determined by de ^{14}C , O_2 concentration and O^{18} methods. Deep-Sea Res., 36: 1621-1634.

- GRASSHOFF, K. 1976. Methods of seawater analysis. Verlag Chemie, Weinheim, Germany. 317 pp.
- GRASSHOFF, K., M. Ehrhardt, K. Kremling. 1983. Methods of seawater analysis. Pub. Verlag Chemie, FRG. 358 pp.
- HADDAD, K.D., K.L. Carder. 1979. Oceanic intrusion: one possible initiation mechanism of red tide blooms on the west coast of Florida. In: Developments in marine biology. Vol. 1 Toxic dinoflagellate blooms. D.L. Taylor, H.H. Seliger (Eds.). Elsevier, North Holland. pp. 269-274.
- HARRIS, G. 1978. Photosynthesis, productivity and growth: the physiological ecology of phytoplankton. Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol., Germany. 171 pp.
- HARRISON, W., T. Platt. 1980. Variations in assimilation number of coastal marine phytoplankton: Effects of environmental co-variables. J. Plankton Res., 2(4): 249-260.
- HARRISON, W.G., T. Platt, M. R. Lewis. 1985. The utility of light-saturation models for estimating marine primary production in the field: A comparison with conventional "simulated" *in situ* methods. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 42: 864-872.
- HEAD, A. 1976. Primary production in an estuarine environment: a comparison of *in situ* and simulated *in situ* ¹⁴C techniques. Estuar. Coast. Mar. Sci., 4: 575-578.
- HOLM-HANSEN, O., C. Lorenzen, R. W. Holmes, J. D. H. Strickland. 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. J. Cons. Int. Explor. Mer, 30: 3-15.
- JANOWITZ, G.S., D. Kamykowski. 1991. An Eulerian model of photosynthetic response in the upper mixed layer. J. Plankton Res., 13(5): 983-1002.
- JEFFERY, G.H., J. Bassett, J. Mendham, R.C. Denney. 1989. Vogel's Textbook of quantitative chemical analysis. 5th edition. Longman Scientific & Technical. Avon, U.K. pp. 71-158.
- JORDAN, E. 1972. Comparación entre dos métodos para estimar productividad primaria en aguas litorales del Golfo de México. An. Inst. Biol. Univ. Nat. Autón. México, 43 Ser. Cienc. del Mar y Limnol. (1): 21-32.
- KAISER, W., L. Postel. 1979. Importance of vertical nutrient flux for biological production in the Equatorial Undercurrent region at 30 W. Mar. Biol., 55: 23-27.
- KIRK, J. T. O. 1986. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge Univ. Press. 401 pp.
- LARA-LARA, R., J. E. Valdés-Holguín. 1988. Biomasa y productividad primaria del Golfo de California por fracción de tamaños, durante primavera de 1984. Ciencias Marinas, 14(1): 1-14.
- LAVIN, M. F., J. M. Robles, M. L. Argote, E. D. Barton, R. Smith, J. Brown, M. Kosro, A. Trasviña, H.S. Vélez, J. García. 1992. Física del Golfo de Tehuantepec. Ciencia y Desarrollo, 23(103): 97-107.

- LECHUGA-DEVEZE, C. 1982. Mediciones anómalas de oxígeno disuelto en experimentos con botellas claras y oscuras. Inv. Pesq., 46 (1): 41-50.
- LEET, W. S., M. R. Stevenson. 1969. Oceanographic observations for the Mazatlan Project: October 1966-August 1967. Data Report. Inter-Am. Trop. Tuna Comm. 3. 249 pp.
- LOPEZ-AVILES, R. 1986. Morfología y Sedimentos Superficiales de la Porción Meridional de la Plataforma Continental de Sinaloa, México. Tesis Profesional. Facultad de Ingeniería, UNAM, México. 58 pp.
- LORENZEN, C. J. 1976. Primary production in the sea. In: The Ecology of the seas. D.H. Cushing, J.J. Walsh (Eds.). Blackwell Sci. Pub. Oxford, U.K. pp. 173-185.
- MANN, K. H. 1982. Ecology of coastal waters. A systems approach. Studies in Ecology Vol. 8. Blackwell Sci. Pub., Oxford. 322 pp.
- MARRA, J. 1978a. Effect of short-term variations in light intensity on photosynthesis of a marine phytoplankton. A laboratory simulation study. Mar. Biol., 46 (3): 191-202.
- MARRA, J. 1978b. Phytoplankton photosynthetic response to vertical movement in a mixed layer. Mar. Biol., 46 (3): 230-208.
- MEE, L. D., R. Cortés-Altamirano, L. M. García de la Parra. 1984. Dinitrogen fixation in an eutrophic tropical bay. Estuar. Coast. Shelf Sci., 19: 477-483.
- MEE, L. D., A. Ramírez-Flores, F. J. Flores-Verdugo, F. González-Farías. 1985. Coastal upwelling and fertility of the Southern Gulf of California: Impact of the 1982-83 ENSO Event. Trop. Ocean. Atmosphere News., 31: 9-10.
- MEE, L.D., M. Espinosa, G. Díaz. 1986. Paralytic shellfish poisoning with *Gymnodinium catenatum* red tide on the Pacific Coast of Mexico. Mar. Environ. Res., 19: 77-92.
- MERINO, I. M. 1992. Afloramiento en la Plataforma de Yucatán: Estructura y fertilización. Tesis Doctoral. UNAM, ICMYL, UACyP-CCH. 236 pp.
- MUÑOZ, M., R. Millán. 1991. Variación anual de la productividad primaria del fitoplancton en el Estero de Punta Banda, Baja California. Ciencias Marinas, 17(2): 57-70.
- MUÑOZ-BARBOSA, A., G. Gaxiola-Castro, J. Segovia-Zavala. 1991. Variabilidad temporal de productividad primaria, clorofila y seston en la Bahía de los Angeles, Golfo de California. Ciencias Marinas, 17(4): 47-68.
- NESHIBA, S. 1987. Oceanography: perspectives on a fluid earth. J. Wiley Pub., New York. 506 pp.
- OUDOT, C., R. Gerard, P. Morin. 1988. Precise shipboard determination of dissolved oxygen (Winkler procedure) for productivity studies with a commercial system. Limnol. Oceanogr., 33(1): 146-150.

PARSONS, T. R., J. D. H. Strickland. 1963. Discussion of spectrophotometric determination of marine plant pigments, with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotenoids. J. Mar. Res., 21: 155-163.

PARSONS, T. R., M. Takahashi. 1979. Biological Oceanographic Processes. Pergamon Press. Oxford. 332 pp.

PERES, J.M. 1982. Structure and dynamics of assemblages in the pelagial. In: Marine Ecology. Vol. 5, Part 1. O. Kinne (Ed.). John Wiley & Sons. U.K. 68-117.

PITCHER, G.C., D.A. Hortsman, D. Calder. 1993. Formation and decay of red tide blooms in the southern Benguela upwelling system during the summer of 1990/91. In: Toxic phytoplankton blooms in the sea. T. J. Smayda, Y. Shimizu (Eds.). Elsevier Sci., Pub. pp. 317-322.

PLATT, T., W. G. Harrison. 1986. Reconciliation of carbon and oxygen fluxes in the upper ocean. Deep-Sea Res., 33: 273-276.

PHILLIPS, J. 1973. The Winkler method and primary production under special conditions. In: A guide to the measurement of marine primary production under some special conditions. UNESCO. Paris. pp. 48-54.

PRIEGO-MARTINEZ, B. C. 1985. Contribución al conocimiento de la composición fitoplanctónica del Estero de Urfas y Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. Tesis Profesional, UAG. 62 pp.

RICHARDS, F.A., T.G. Thompson. 1952. The estimation and characterization of plankton populations by pigment analyses. II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. J. Mar. Res., 11: 156-172.

ROBLES-JARERO, G. 1985. Productividad primaria del fitoplancton y distribución temporo-espacial de pigmentos fotosintéticos (clorofila *a* y feopigmentos) en el Estero de Urfas, durante un ciclo anual. Tesis Profesional. Escuela de Biología, UAG. 79 pp.

RODEN, G. I., I. Emilsson. 1985. The physical oceanography of the Gulf of California. In: The Gulf of California. A. F. Ayala-Castañares, B. Phleger, R. C. Schwartzlose, J. Vargas (Eds.). UNAM, México

ROJAS-TREJO, S. P. 1984. Ciclo anual del fitoplancton de la Bahía de Mazatlán, Sin., México. Tesis Profesional. Univ. Auton. Morelos. 54 pp.

RYHIER, J.H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. Science, 146: 72-76.

SANTAMARIA-DEL ANGEL, E., R. Millán-Núñez, R. Cajal-Medrano. 1992. Efecto de la energía cinética turbulenta sobre la distribución espacial de la clorofila *a* en una pequeña laguna costera. Ciencias Marinas, 18 (4): 1-16.

SIIPyT. 1990. Mazatlán Monografía. Dirección de Estadística y Estudios Económicos de la Subsecretaría de Ingresos de la Secretaría de Hacienda Pública y Tesorería, Gobierno del Estado de Sinaloa. 197 pp.

SMITH, W. O., G. Heburn, R. T. Barber, J. J. O'Brien. 1983. Regulations of phytoplankton communities by physical processes in upwelling ecosystems. J. Mar. Res., 41: 539-556.

SMITH, W.O., R. T. Barber. 1987. The influence of horizontal and vertical displacements on phytoplankton assemblages in tropical upwelling ecosystems. Oceanol. Acta, No. Sp. 6: 137-143.

STEELE, J. 1974. The structure of marine food chains. Blackwell Sci. Pub., Oxford. 122 pp.

STEEMANN-NIELSEN, E. 1952. The use of radio-active carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. J. Cons. Perm. Int. Expl. Mer, 18(2): 117-140.

STEEMANN-NIELSEN, E. 1975. Marine photosynthesis with special emphasis on the ecological aspects. Elsevier Sci. Pub. Co., Amsterdam. 141 pp.

STRICKLAND, J.D.H. 1965. Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain. In: Chemical Oceanography, Vol. 1. J. P. Riley & G. Skirrow (Eds.), Academic Press, London. pp. 477-610.

STRICKLAND, J. D. H., T. R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. Fish. Res. Board Can., Bull. 167. Ottawa. 310 pp.

TAYLOR, A. H., J. A. Stephens. 1993. Diurnal variations of convective mixing and the spring bloom of phytoplankton. Deep-Sea Res., 40(1/2): 389-408.

THURMAN, H. V. 1984. Introductory Oceanography. Ch. Merrill, Pub. Co., Columbus, Ohio, USA. pp. 182-210.

TJUSSEN, S. B. 1979. Diurnal oxygen rhythm and primary production in the mixed layer of the Atlantic Ocean at 20° N. Neth. J. Sea Res., 13: 79-84.

VALDEZ-HOLGUIN, J. E., 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.

VINOGRADOV, M., V. Menshutkin, E. Shusking. 1972. On mathematical simulation of pelagic ecosystem on tropical waters of the ocean. Mar. Biol., 14: 261-268.

VOLLENWEIDER, R. A. (Ed.). 1974. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. Blackwell Sci. Pub. Oxford. 225 pp.

WEAST, R. C. 1973. Handbook of chemistry and physics. CRC Press. Cleveland, Ohio, USA. p. D-109.

WILLIAMS, P.J.leB., R. C. T. Rayne, J. Bryan. 1979. Agreement between the ^{14}C methods of measuring phytoplankton production: reassessment of the photosynthetic quotient. Oceanol. Acta, 2(4): 411-416.

WILLIAMS, P. J. leB., N. W. Jenkinson. 1982. A transportable microprocessor-controlled precise Winkler titration suitable for field station and shipboard use. Limnol. Oceanogr., 27(3): 576-584.

WILLIAMS, P. J. leB., I. Robertson. 1989. A serious inhibition problem from a Niskin sampler during plankton productivity studies. Limnol. Oceanogr., 34(7): 1300-1305.

WILLIAMS, P. J. leB., D. A. Purdie. 1991. *In vitro* and *in situ* derived rates of gross production, net community production and respiration of oxygen in the oligotrophic subtropical gyre of the North Pacific Ocean. Deep-Sea Res., 38(7): 891-910.

WILLIAMS, P. J. leB., J. E. Robertson. 1991. Overall planktonic oxygen and carbon dioxide metabolisms: the problem of reconciling observations and calculations of photosynthetic quotients. J. Plankton Res., 13 (Suppl.): 153-169.

WILLIAMS, P. J. leB. 1993. On the definition of plankton production terms. ICES Mar. Sci. Symp., 197: 9-19.

ZEITZSCHEL, B. 1969. Primary productivity in the Gulf of California. Mar. Biol., 3: 201-207.