

**Centro de Investigación Científica y de
Educación Superior de Ensenada**



**ELABORACION DE UN MODELO DE
PRODUCTIVIDAD PRIMARIA PARA BAHIA
SAN QUINTIN, B. C.**

**TESIS
MAESTRIA EN CIENCIAS**

ELIA MONTIEL ARZATE

ENSENADA B.C. MEXICO SEPTIEMBRE DE 1996

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR
DE ENSENADA.**

**DIVISIÓN DE OCEANOLOGÍA.
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA.**

**ELABORACIÓN DE UN MODELO DE PRODUCTIVIDAD PRIMARIA PARA
BAHÍA SAN QUINTÍN, B. C.**

TESIS
que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios para obtener el grado de
MAESTRO EN CIENCIAS presenta:

ELIA MONTIEL ARZATE

Ensenada, Baja California, México. Septiembre de 1996.

RESUMEN de la Tesis de Elia Montiel Arzate, presentada como requisito parcial para la obtención del grado de MAESTRO EN CIENCIAS en ECOLOGÍA MARINA. Ensenada, Baja California. México. Septiembre de 1996.

ELABORACIÓN DE UN MODELO DE PRODUCTIVIDAD PRIMARIA PARA BAHÍA SAN QUINTÍN, B. C.

Resumen aprobado por:

Para la elaboración del modelo de productividad primaria se tomaron datos de experimentos de incubaciones con ^{14}C generados en los veranos de 1977 y 1979 en Bahía San Quintín, Baja California, México; correspondiendo los datos de 1977 a la boca y los de 1979 a la boca y a tres localidades internas de la bahía. El modelo se estructuró partiendo de una de las conocidas formulaciones de las curvas P-E. La pendiente α^B se estimó a partir de los datos de concentración de clorofila a y suponiendo la eficiencia cuántica máxima del fitoplancton. Se realizaron dos salidas de campo al área de estudio para tomar mediciones de luz. La irradiancia incidente sobre la superficie para los periodos de estudio se estimó a partir de los cálculos de la elevación solar; y de promedios para la atenuación atmosférica para condiciones de nublado y despejado. El K_d medido en el agua mostró un comportamiento exponencial negativo con curvatura constante y asíntota relacionada con la lectura del disco de Secchi Z_{SD} . Se elaboró un modelo con tres parámetros para predecir el K_d en función de Z_{SD} y a su vez se infirió Z_{SD} de las amplitudes de marea. En el modelo de productividad primaria se consideró a α^B como variable y se relacionó a P_m^B en función de α^B en la forma de una exponencial negativa. Se confirmó además que el P_m^B se encuentra en función de la temperatura, y se representó la respuesta promedio del P_m^B de la comunidad fitoplanctónica a la temperatura T con una polinomial de segundo grado. Combinando la respuesta del P_m^B a α^B y a T se formuló una expresión de cuatro parámetros para el P_m^B que se sustituyó en un modelo para curvas P-E. Mediante regresión no lineal se validaron los modelos para predecir P^B y P y se estimaron los parámetros para los datos de 1979, siendo tales parámetros válidos sólo para los intervalos de T y condiciones fitoplanctónicas similares a las de los periodos de estudio para los que fueron estimados. Con los parámetros para la boca para los datos de 1979 se calcularon los P^B y P que deberían corresponder al verano de 1977 y se compararon con los datos reales; y con los datos de 1977 con T fuera del intervalo válido se corrió nuevamente el modelo. Los resultados indican que la temperatura juega un papel importante en el control de la fotosíntesis en la laguna. El modelo obtenido representa una superficie de respuesta donde las curvas P-E son curvas de contorno que resultan de mantener a α^B y a la temperatura constantes para cada caso.

ABSTRACT of the Thesis of Elia Montiel Arzate, presented as partial requirement to obtain the MASTER IN SCIENCES grade in MARINE ECOLOGY. Ensenada, Baja California, México. May 1996.

ELABORATION OF A MODEL OF PRIMARY PRODUCTIVITY FOR BAHIA SAN QUINTIN, B. C., MÉXICO.

Data of incubation experiments with ^{14}C generated in the summers of 1977 and 1979 in Bahía San Quintín, Baja California, México, was utilized for the elaboration of the model; corresponding the data of 1977 at the mouth and the data of 1979 at the mouth and three interior locations of the bay. The model was based in one of the known formulations of the P-E curves. The initial slope α^B was estimated from the chlorophyll *a* data and assuming the maximum quantum yield for phytoplankton. Two samplings were performed in the study area to obtain light measurements. The irradiance incident at the surface for the study periods was estimated based in the calculations of the solar elevation; and of averages for the atmospheric attenuation for overcast and cloudless conditions. The K_d measured in the water exhibited a negative exponential behavior with constant curvature. The asymptotic is related to the Secchi disc depth Z_{SD} . A model with three parameters was elaborated to predict the K_d as a function of Z_{SD} , and the Z_{SD} was predicted from the tide amplitude. In the model of primary productivity, α^B was considered as variable and P_m^B was set as a function of α^B as a negative exponential. In addition, the P_m^B as a function of temperature was confirmed, and the average response of P_m^B of the phytoplankton community to temperature (T) was represented with a polynomial of second order. Combining the response of P_m^B to α^B and to T , an expression of four parameters was formulated for P_m^B , and this was substituted in a model for P-E curves. With non-linear regression, the models to predict P^B and P were validated, and the parameters for the data of 1979 were estimated; these parameters are only valid for the ranges of T and phytoplankton conditions similar to the conditions of the study periods. With the parameters for the 1979 mouth data, P^B and P corresponding to the 1977 data were calculated, and then they were compared to the real data. With the data of 1977 with T out of the valid range the model was calibrated again. The results indicate that temperature has an important role in the control of photosynthesis in the lagoon. The obtained model represents a surface of response where the P-E curves are contour curves which results from maintaining α^B and temperature constant.

DEDICATORIA

A mis padres, Porfirio Montiel Acosta e Irma Arzate de Montiel.

A mi hija Ariana.

AGRADECIMIENTOS

A mi director de tesis, Dr. Saúl Alvarez Borrego, por el gran apoyo que me ha proporcionado, no solamente en lo académico, sino en lo moral y económico.

A los miembros de mi comité de tesis: Dr. Héctor Alonso Hechavarría Heras, Dr. José Gómez Valdéz y Dr. Heriberto Márquez Becerra, por su dedicación en las asesorías otorgadas y en el trabajo de revisión y correcciones a la tesis.

A la M. C. María Elena Solana Arellano por la asesorías brindadas durante el desarrollo del presente trabajo.

Al M. C. Salvador Galindo Bect por hacer posibles las salidas de campo, y al M.C. Martín Hernández Ayón y al Ocean. Arón Rochín Uriarte por su valiosa colaboración durante las tomas de lecturas.

Al Ocean. César O. Almeda Jáuregui por sus asesorías en el manejo de los paquetes de computación.

Al C. M. C. Alejandro Cervantes Franco por ayudarme a transformar una ecuación logarítmica en exponencial.

A todas aquellas personas que de alguna manera contribuyeron a la realización de esta tesis.

Al Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.

CONTENIDO

	Página
I. INTRODUCCION	1
I.1. Objetivo	8
II. MATERIAL Y MÉTODOS	9
II.1. Descripción del área de estudio	9
II.2. Digitización de datos	11
II.3. Datos de productividad primaria, razón de asimilación y concentración de clorofila a	11
II.4. Estimación de α^B	15
II.5. Estimación de la irradiancia	18
II.6. Procesamiento de datos	30
III. RESULTADOS	31
III.1. Estimación de α^B	31
III.2. Estimación de la irradiancia	37
III.3. Validación del modelo	61
IV. DISCUSIÓN	87
V. CONCLUSIONES	99
LITERATURA CITADA	101

LISTA DE FIGURAS

<u>Figura</u>	<u>Página</u>
1 Relación fotosíntesis-irradiancia del fitoplancton. a) Caso en que no se presenta la fotoinhibición. b) Caso en que el máximo de productividad se mantiene por un intervalo relativamente grande de irradiancias. c) Caso en que el máximo se presenta en una irradiancia óptima muy clara.	4
2 Localización del área de estudio.	10
3 Datos de productividad primaria ($\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) y razón de asimilación ($\text{mg C (mg clor } a \text{)}^{-1} \text{ h}^{-1}$) digitizados del trabajo de Millán Núñez (1980). a) Estación A: Boca. b) Estación B: Vértice. c) Estación C: Bahía Falsa. d) Estación D: Bahía San Quintín (Molino Viejo).	13-14
4 Datos de productividad primaria ($\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) y razón de asimilación ($\text{mg C (mg clor } a \text{)}^{-1} \text{ h}^{-1}$) digitizados del trabajo de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna.	15
5 Espectro de absorción calculado usando el modelo de Cleveland y Perry (1994) para una muestra de Vestfjord a 30 m mostrando: el espectro de absorción total, para el fitoplancton y para el detritus. Tomado de Cleveland (1995).	17
6 Serie de tiempo de altura de mareas para Bahía San Quintín (Molino Viejo) para el trabajo de Silva Cota (1987).	28
7 Serie de tiempo de altura de mareas para Bahía San Quintín (Molino Viejo) para el trabajo de Millán Núñez (1980).	29
8 Serie de tiempo de altura de mareas para Bahía San Quintín (Molino Viejo) para el trabajo de Lara Lara (1979).	29
9 Concentración de clorofila a ($\text{mg clor } a \text{ m}^{-3}$) para los datos de P y P^B del trabajo de Millán Núñez (1980). a) Estación A: Boca. b) Estación B: Vértice. c) Estación C: Bahía Falsa. d) Estación D: Bahía San Quintín (Molino Viejo).	32-33

LISTA DE FIGURAS (Continuación)

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
10	Concentración de clorofila a ($\text{mg clor } a \text{ m}^{-3}$) para los datos de P y P^B del trabajo de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna.	34
11	Pendiente α^B ($\text{mg C (mg clor } a)^{-1} \mu \text{E m}^2 \text{ h}^{-1} \text{ s}$) calculada para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). a) Estación A: Boca. b) Estación B: Vértice. c) Estación C: Bahía Falsa. d) Estación D: Bahía San Quintín (Molino Viejo).	35-36
12	Pendiente α^B ($\text{mg C (mg clor } a)^{-1} \mu \text{E m}^2 \text{ h}^{-1} \text{ s}$) calculada para los datos del trabajo de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna.	37
13	Coeficiente de atenuación atmosférica $K_{0 \text{ atm}}$ calculado con las lecturas de irradiancia en el aire para los días: 13 a) 24 y 25 de marzo de 1996. 13 b) 3 de junio de 1996.	38
14	Relación P^B / α^B ($\mu \text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) calculada para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). a) Estación A: Boca. b) Estación B: Vértice. c) Estación C: Bahía Falsa. d) Estación D: Bahía San Quintín (Molino Viejo).	41-42
15	Relación P^B / α^B ($\mu \text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) calculada para los datos del trabajo de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna.	43
16	Coeficiente de atenuación de la irradiancia descendente K_d (m^{-1}) calculado para las estaciones de muestreo. a) Estación A: Boca. b) Estación B: Vértice. c) Estación B-C. d) Estación B-D. e) Estación C-2. f) Estación C-3. g) Estación D-2. La curva corresponde a un ajuste de la forma: $K_d = b_0 - b_1 x$, donde $x = \text{Ln}(z)$. Se indican las constantes de la función ajustada y su correspondiente R^2 .	44-47

LISTA DE FIGURAS (Continuación)

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
17	Relación entre las lecturas del disco de Secchi Z_{SD} (m^{-1}) e intervalos de marea $I M$ (m) para los datos del trabajo de Silva Cota (1983). a) Estación Boca (A). b) Estación Molino Viejo (D). Se indican las constantes de la recta ajustada y su correspondiente R^2 .	57
18	Irradiancia a la profundidad z $E_{0(z)}$ ($\mu E m^{-2} s^{-1}$) calculada para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). a) Estación A: Boca. b) Estación B: Vértice. c) Estación C: Bahía Falsa. d) Estación D: Bahía San Quintín (Molino Viejo).	59-60
19	Irradiancia a la profundidad z $E_{0(z)}$ ($\mu E m^{-2} s^{-1}$) calculada para los datos del trabajo de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna.	61
20	Datos de temperatura ($^{\circ}C$) para las incubaciones de Millán Núñez (1980). a) Estación A: Boca. b) Estación B: Vértice. c) Estación C: Bahía Falsa. d) Estación D: Bahía San Quintín (Molino Viejo).	63-64
21	Datos de temperatura ($^{\circ}C$) para las incubaciones de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna.	65
22	Probabilidad normal de los residuales de los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para el trabajo de Millán Núñez (1980). a) Razón de Asimilación para la estación A: Boca. b) Productividad para la estación A. c) Razón de Asimilación para la estación B: Vértice. d) Productividad para la estación B. e) Razón de Asimilación para la estación C: Bahía Falsa. f) Productividad para la estación C. g) Razón de Asimilación para la estación D: Molino Viejo. h) Productividad para la estación D.	69-72
23	Valores predichos contra observados para los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para el trabajo de Millán Núñez (1980). a) Razón de Asimilación para la estación A: Boca. b) Productividad para la estación A. c) Razón de Asimilación para la estación B: Vértice. d) Productividad para la estación B. e) Razón de Asimilación para la estación C: Bahía Falsa. f) Productividad	

LISTA DE FIGURAS (Continuación)

Figura		Página
	para la estación C. g) Razón de Asimilación para la estación D: Molino Viejo. h) Productividad para la estación D.	73-76
24	Valores predichos contra residuales para los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para el trabajo de Millán Núñez (1980). a) Razón de Asimilación para la estación A: Boca. b) Productividad para la estación A. c) Razón de Asimilación para la estación B: Vértice. d) Productividad para la estación B. e) Razón de Asimilación para la estación C: Bahía Falsa. f) Productividad para la estación C. g) Razón de Asimilación para la estación D: Molino Viejo. h) Productividad para la estación D.	77-80
25	Probabilidad normal de los residuales de los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para los datos del trabajo de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna. a) Razón de Asimilación. b) Productividad.	83
26	Valores predichos contra observados para los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para los datos del trabajo de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna. a) Razón de Asimilación. b) Productividad.	84
27	Valores predichos contra residuales para los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para los datos del trabajo de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna. a) Razón de Asimilación. b) Productividad.	85
28	Curvas de tasa de crecimiento contra temperatura para cinco algas unicelulares con diferentes temperaturas óptimas. Tomado de Eppley (1972).	94
29	Variaciones hipotéticas esperadas en el número de asimilación P_m^B con la temperatura según Eppley (1972): a) asumiendo luz continua. b) asumiendo que los valores de la tasa de crecimiento	

LISTA DE FIGURAS (Continuación)

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
	deben ser la mitad de los predichos según el promedio de 12 horas de luz por día.	95
30	a) Variaciones diarias de la relación $P_m^B : \alpha^B$ para el trabajo de Côté y Platt (1983). Los autores ajustaron a la serie de tiempo una polinomial de segundo orden. b) Serie de tiempo de temperatura para el periodo correspondiente. Se tiene en general un incremento gradual de la temperatura para la mayor parte del periodo de estudio.	96
31	Ejemplo de superficie de respuesta del P_m^B a la temperatura y a α^B . Los datos a partir de los cuales se construyó la gráfica se tomaron del trabajo de Silva Cota (1987).	97
32	Porcentaje de la abundancia total del fitoplancton durante el periodo de muestreo del trabajo de Millán Núñez (1980).	98

LISTA DE TABLAS

<u>Tabla</u>		<u>Página</u>
I	Registro diario de la lectura del disco de Secchi para el trabajo de Silva Cota (1987). Los días corresponden al mes de junio de 1984.	27
II	Estadística para los análisis de regresión del coeficiente de atenuación de la irradiancia descendente K_d (m^{-1}) en función de x , ($x = \text{Ln}(z)$).	48
III	Valores de la lectura del disco de Secchi y del intercepto b_0 de la función $K_d = b_0 - b_1 x$ ($x = \text{Ln}(z)$) para las estaciones de muestreo.	50
IV	Medias y desviaciones estándar para C_0 por estación y límites inferior y superior de los intervalos de confianza t para las medias ($C_0 = K_{d0} Z_{SD}$).	54
V	Valores de A_0 (m^{-1}) y a (m^{-1}) obtenidos mediante la aplicación de regresión no lineal a la relación $K_d = 1.44 / Z_{SD} + A_0 e^{-az}$ para las estaciones donde se registró lectura de disco de Secchi. Se indica el R^2 correspondiente.	55
VI	Parámetros A , B , C y D para los modelos de Razón de Asimilación y Productividad obtenidos para las cuatro estaciones de muestreo. Se indica el número de datos utilizados y el porcentaje de variancia explicada por cada modelo ($\%R^2$).	68
VII	Valores de P^B y P predichos para los datos de Lara Lara (1979) mediante los modelos de Razón de Asimilación y Productividad empleando los parámetros A , B , C y D obtenidos para la Estación A del trabajo de Millán Núñez (1980); y los correspondientes valores observados.	82
VIII	Parámetros A , B , C y D para los modelos de Razón de Asimilación y Productividad obtenidos para datos del trabajo de Lara Lara (1979). Se indica el número de datos utilizados y los porcentajes de variancia explicados por cada modelo ($\%R^2$).	82
IX	Intervalos de temperatura ($^{\circ}C$) válidos para los parámetros A , B , C y D para los modelos de Razón de Asimilación y Productividad para los datos de Millán Núñez (1980), y Lara Lara (1979) (Estación A').	86

ELABORACIÓN DE UN MODELO DE PRODUCTIVIDAD PRIMARIA PARA BAHÍA SAN QUINTÍN, B.C.

I. INTRODUCCIÓN

La zona costera es una de las regiones más importantes desde el punto de vista económico y ecológico en el ambiente marino. Hedgpeth (1957) la define como aquella región localizada entre las zonas litoral y sublitoral, en su mayor parte definida por la zona nerítica. La zona costera abarca aproximadamente diez por ciento de la superficie del océano. Sin embargo proporciona más del ochenta por ciento de los recursos renovables de importancia comercial obtenidos del mar (Ryther, 1969).

Dentro de esta zona se encuentran localizados los estuarios y lagunas costeras. Estas áreas son consideradas como unas de las más productivas a nivel mundial. Son también importantes como áreas de reproducción, desove, crecimiento y alimentación de algunas de las especies marinas de mayor importancia comercial. Para otras especies son áreas de comunicación obligatoria entre el océano y cuerpos de agua terrestres, necesarias para completar ciclos de desarrollo. La importancia ecológica de estos cuerpos de agua, su alta productividad, su potencial para el desarrollo de la maricultura, su atractivo como sede de asentamientos humanos y su vulnerabilidad por contaminantes, los hacen especialmente importantes en el desarrollo logístico de investigación actual y potencial a nivel mundial (Odum, 1971).

Las lagunas costeras de la parte oeste de la península de Baja California contienen aguas ricas en nutrientes provenientes de surgencias de la zona costera adyacente, las cuales, al ser introducidas a la laguna por efectos de marea y por otras causas, provocan una mayor productividad (Dawson 1951). En la Bahía de San Quintín existe un fuerte intercambio del volumen de agua con el océano adyacente, inducido principalmente por las variaciones en el nivel del mar.

La Bahía de San Quintín es particularmente interesante debido a su utilización en la maricultura, y porque es representativa de un tipo de laguna costera que puede ser rápidamente alterada por las actividades humanas. En esta región, desde 1973 se comenzó a cultivar ostión *Crassostrea gigas* en experimentos realizados por la Unidad de Ciencias Marinas de la UABC (Islas Olivares, 1975). A partir de 1977 el ostión comenzó a cultivarse por grupos de pescadores y agricultores de la localidad que se unieron en sociedades cooperativas. El cultivo de ostión en la laguna pasó a ser una importante actividad económica, constituyendo en gran medida la producción ostrícola del estado de Baja California (SEPESCA, 1988).

Por ello resalta la importancia de caracterizar la productividad primaria de la laguna, ya que la misma se traduce en disponibilidad de alimento para los organismos filtradores cultivados. Un componente importante es la productividad del fitoplancton.

La productividad orgánica primaria de los ecosistemas acuáticos costeros está controlada por la irradiancia. Aunque Marshall y Orr (1928) y algunos otros aportaron contribuciones al conocimiento de la relación entre la fotosíntesis y la irradiancia para el fitoplancton marino, este tipo de estudios cobró importancia a partir de la contribución de Ryther (1956). En dicho trabajo, el autor estableció un modelo para predecir la productividad primaria con base en la hipótesis de que conociendo la irradiancia incidente sobre la superficie oceánica a lo largo del día y el coeficiente de atenuación de la luz, es posible calcular la fotosíntesis relativa diaria a cualquier profundidad en una columna de agua en la que el fitoplancton esté distribuido en forma homogénea.

Platt y Gallegos (1981) presentaron una revisión sobre los modelos matemáticos para representar la relación fotosíntesis - irradiancia para el fitoplancton marino, comúnmente conocida como curvas P-I (Photosynthesis-Irradiance), y que se denominan más apropiadamente como curvas P-E; donde E representa el valor de la irradiancia ($W m^{-2}$). En esencia, a bajas irradiancias la relación entre la productividad primaria y la irradiancia es lineal. A irradiancias mayores se presenta una sobresaturación hasta que se alcanza un máximo de productividad primaria en el nivel óptimo de luz. A irradiancias aún mayores se pueden tener tres casos: a) la fotosíntesis se mantiene al nivel óptimo o se acerca a él de una manera que se puede considerar asintótica; b) la fotosíntesis se mantiene en el nivel óptimo por un cierto intervalo de irradiancias formando una meseta en la curva hasta que finalmente se presenta la fotoinhibición a muy altas irradiancias; y c) la fotoinhibición se presenta inmediatamente después del óptimo de luz, con un máximo muy

claro de productividad primaria (Fig. 1). Si las incubaciones se realizaron con luz solar, los datos de E se dividen entre dos para obtener los valores de la irradiancia disponible para la fotosíntesis (photosynthetically available radiation: PAR), la cual es la radiación electromagnética con longitud de onda de 400 a 700 nm (Kirk, 1983).

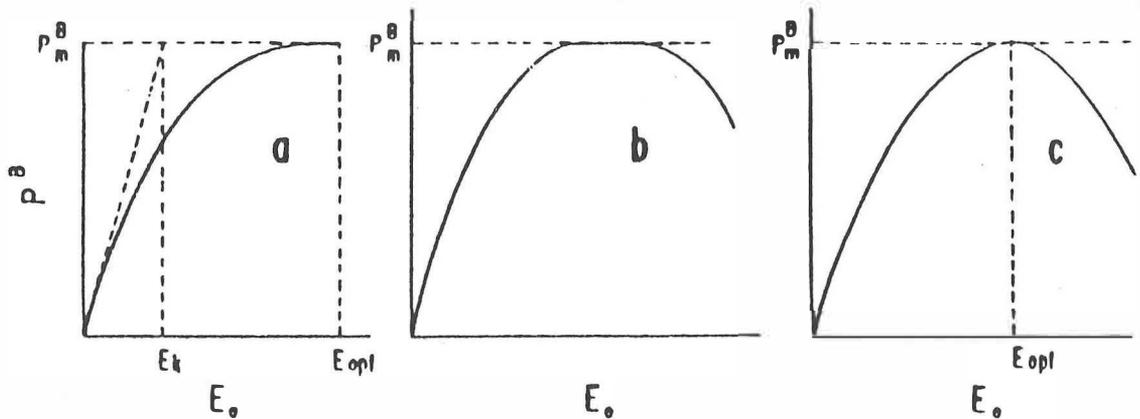


Figura 1. Relación fotosíntesis-irradiancia del fitoplancton. a) Caso en que no se presenta la fotoinhibición. b) Caso en que el máximo de productividad se mantiene por un intervalo relativamente grande de irradiancias. c) Caso en que el máximo se presenta en una irradiancia óptima muy clara.

Con el fin de realizar comparaciones de lugar a lugar evitando diferencias por variación en la biomasa de fitoplancton, se realiza una normalización de los datos de productividad primaria dividiéndolos entre las concentraciones respectivas de clorofila a . Estos datos normalizados se denominan razones de asimilación (P^B) y se expresan en $\text{mg C (mg clor } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$.

Cuando se realizan incubaciones del fitoplancton en la presencia de ^{14}C para medir la fotosíntesis, las botellas se someten a irradiancias constantes por tiempos relativamente

altos, comúnmente de más de una hora. En la naturaleza, debido a los procesos de mezcla y a la circulación, las células del fitoplancton generalmente tienen una baja permanencia en las capas muy superficiales del agua, donde la irradiancia es alta. Por lo anterior es posible que en el mar a menudo no se presente el efecto de fotoinhibición, y puedan utilizarse modelos para representar las curvas P-E sin considerarla. Jassby y Platt (1976) probaron ocho de estas expresiones, propuestas por diferentes autores, para representar 188 curvas P-E de fitoplancton marino en aguas de Nueva Escocia. Las dos con mejores ajustes fueron:

$$P^B = \frac{P_m^B \alpha^B E_d}{(P_m^B + \alpha^B E_d)^{1/2}}, \quad (1)$$

que originalmente fue propuesta por Smith (1936); y

$$P^B = P_m^B \tanh(\alpha^B E_d / P_m^B), \quad (2)$$

propuesta por Jassby y Platt (1976), donde E_d es la irradiancia descendente. Como las células del fitoplancton utilizan la irradiancia proveniente de cualquier dirección, y no sólo la E_d , actualmente se utiliza en estas expresiones la irradiancia escalar E_0 . Otra ecuación para representar las curvas P-E sin el efecto de inhibición es la expresión exponencial de Platt y Gallegos (1981):

$$P^B = P_m^B (1 - \exp(-\alpha^B E_0 / P_m^B)). \quad (3)$$

P^B es la fotosíntesis por unidad de clorofila ($\text{mg C (mg clor a)}^{-1} \text{ h}^{-1}$). α^B es la pendiente inicial de la curva a baja irradiancia ($\text{mg C (mg clor a)}^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ W}^{-1} \text{ m}^2$). P_m^B es el número de asimilación o P^B máxima. La pendiente inicial es una función de los procesos

fotoquímicos en la fotosíntesis y depende de la eficiencia cuántica y de la habilidad de los organismos para captar la luz incidente (Côté y Platt, 1983). El número de asimilación está en función de los procesos enzimáticos de la fotosíntesis y depende de factores diversos como: la temperatura (Eppley, 1972), historia a la luz (Beardall y Morris, 1976), y el tamaño celular (Malone, 1980). Aunque Glover (1980) sostuvo que el número de asimilación también depende del régimen de nutrientes, Cullen (1991) indicó que los nutrientes controlan la biomasa fitoplanctónica y no a P_m^B .

Los parámetros que determinan la forma de la curva son α^B y P_m^B y corresponden a características fisiológicas de los organismos, pudiendo responder a condiciones ambientales cambiantes (Harris, 1978). P_m^B es un parámetro de particular importancia porque representa el máximo de capacidad fotosintética en el nivel óptimo de irradiancia. Se ha demostrado que en algunos casos el régimen de irradiancia puede ser el factor limitante de la fotosíntesis y no los nutrientes (Harrison y Platt, 1980). El régimen de irradiancia está controlado por la irradiancia incidente en la superficie del mar, la variación del coeficiente de extinción de la luz con la profundidad, y la turbulencia del medio. Marra (1980) demostró que los parámetros fotosintéticos varían en el tiempo y que tales fenómenos se pueden analizar solamente mediante la generación de series de tiempo.

Los modelos para la estimación de la productividad primaria se dividen básicamente en dos tipos: los que consideran la representación geométrica de las curvas P-E, y los que toman en cuenta aspectos más mecanísticos como la eficiencia cuántica del fitoplancton.

Silva Cota y Alvarez Borrego (1987) caracterizaron la variación de día a día de los parámetros α^B y P_m^B en la boca y el extremo interno oriental de Bahía San Quintín en verano de 1984, durante un evento El Niño. Silva Cota y Alvarez Borrego (1987) mencionaron que la fotosíntesis en Bahía San Quintín está principalmente controlada por el régimen de irradiancia.

Las mediciones de productividad primaria en Bahía San Quintín se han realizado mediante experimentos de incubación de ^{14}C , usando esencialmente la metodología de Steeman-Nielsen (1952). El tiempo requerido para la aplicación de dicho método, el costo, y las dificultades técnicas que implica constituyen una limitante para una caracterización más detallada de la productividad orgánica primaria. Por ello se plantea el ajuste de un modelo que permita obtener una estimación de la productividad orgánica a partir de una medición más sencilla, como lo es la concentración de clorofila a que se obtiene por fluorimetría.

I.1. OBJETIVO:

Elaboración de un modelo para estimar la productividad primaria fitoplanctónica en Bahía San Quintín para condiciones de verano con base en las series de tiempo de productividad primaria y fotosíntesis por unidad de clorofila generadas en estudios previos.

II. MATERIAL Y MÉTODOS.

II.1. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

La Bahía de San Quintín es una laguna costera que se encuentra localizada en la parte noroccidental de la península de Baja California, aproximadamente a 200 Km al sur de la Bahía de Todos Santos, entre los $30^{\circ} 24'$ a $30^{\circ} 30'$ N y $115^{\circ} 57'$ a $116^{\circ} 01'$ W (Fig. 2). La laguna tiene una sola conexión con el mar y carece de aportes continuos de agua dulce. Posee un área de 41.6 Km^2 (Barnard, 1962), y está dividida en dos brazos orientados en dirección NW, el brazo este y el oeste denominados Bahía Falsa y Bahía San Quintín respectivamente. Bahía Falsa tiene 5.6 Km de largo, y consiste en una plataforma submarina poco profunda. La otra rama, de 11.5 Km de largo, se caracteriza por un fondo más irregular, con un canal de 10 m en su primer tercio. La profundidad promedio de toda la laguna es de 2 m excepto en los canales de navegación, en donde llega a tener hasta 15 m cerca de la boca. La principal causa de la circulación en la laguna es la inducida por la marea astronómica en la boca, siendo menos importantes los vientos y los gradientes de densidad (Monreal Gómez, 1980). Debido a la mezcla causada por las corrientes de marea y a la escasa profundidad, la estructura vertical de la laguna es en general homogénea (Plascencia Díaz, 1980). Gran parte del fondo lodoso está cubierto por densa vegetación dominada por *Zostera marina*, principalmente hacia el interior (Dawson, 1951).

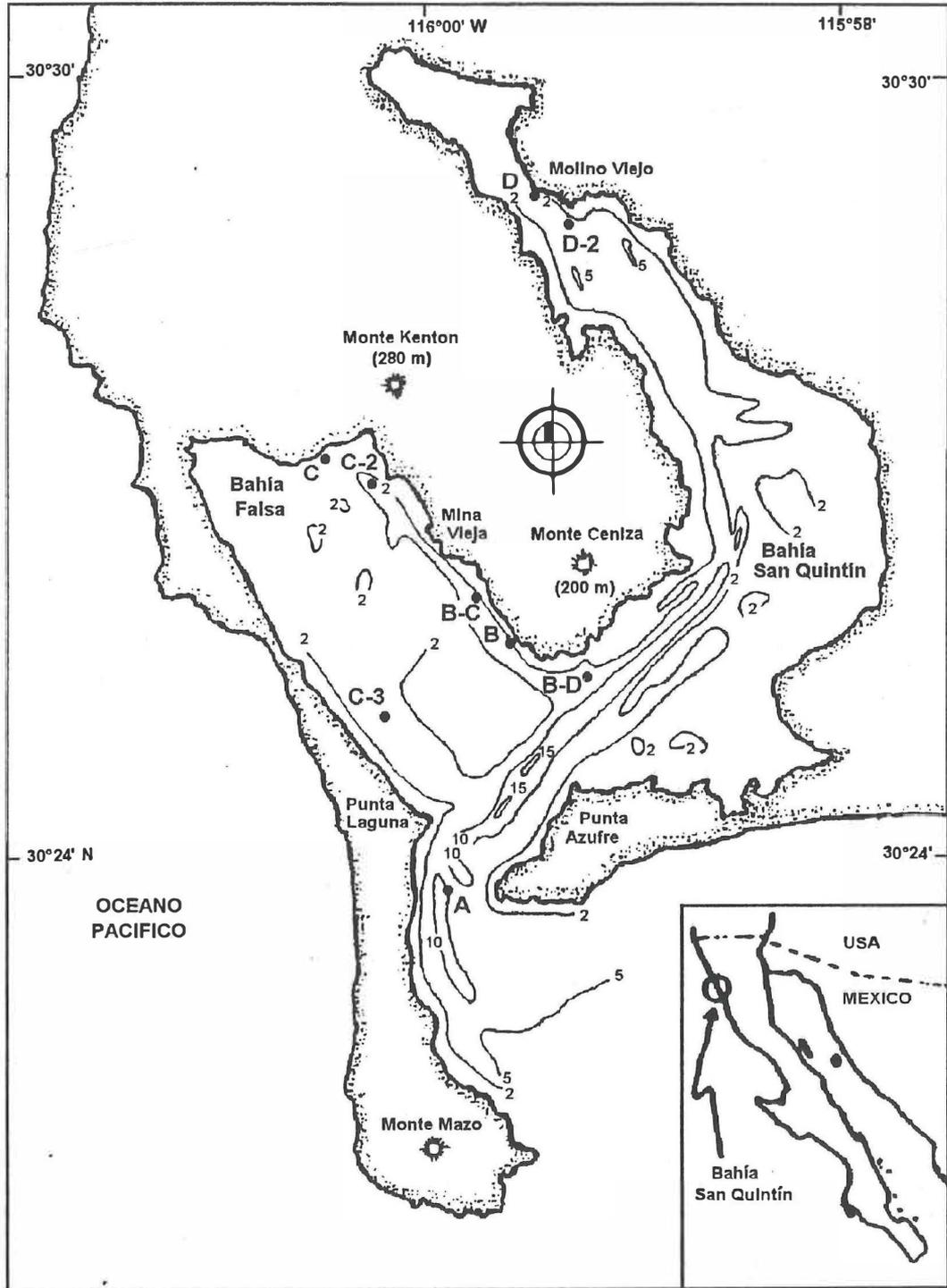


Figura 2. Localización del área de estudio. Los puntos (●) indican las estaciones de muestreo. La batimetría está en metros.

II.2. DIGITIZACIÓN DE DATOS.

Dado que no fue posible obtener las bases de datos originales de los estudios tomados como referencia, los datos fueron deducidos de las gráficas de cada trabajo. Por medio de barrido se digitizaron las gráficas. Mediante procesador de imágenes (Photo finish versión 2.0 de ZSoft) se leyeron las coordenadas de los puntos que representaban los datos.

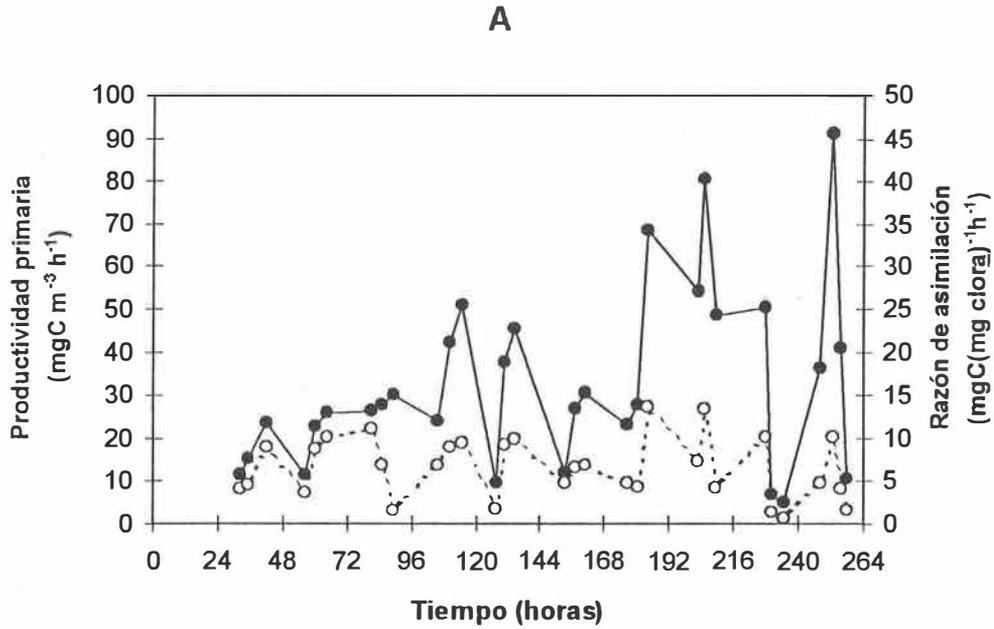
II.3. DATOS DE PRODUCTIVIDAD PRIMARIA, RAZÓN DE ASIMILACIÓN Y CLOROFILA a.

Para la elaboración del modelo, se tomaron como referencia las series de tiempo de productividad primaria y razón de asimilación generadas por Millán Núñez (1980) para la boca de la laguna y tres localidades interiores durante el verano de 1979. El periodo de muestreo abarcó 10 días, iniciándose el 25 de junio. La ubicación de cada estación de muestreo para este estudio se indica en la Figura 2. La notación para designar las estaciones fue la siguiente: A, localizada en la boca de la laguna; B en el vértice que forman las dos ramas; C en la cabeza de Bahía Falsa; y D en la cabeza de Bahía San Quintín, junto a Molino Viejo. Los datos de productividad primaria y razón de asimilación obtenidos por la digitización se corroboraron con las medias e intervalos reportados en el mismo trabajo. Las medias e intervalos de productividad primaria ($\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) fueron respectivamente: 33.4, 5.3 a 91.4 para el punto A; 16.5, 1.6 a 63.0 para el punto B; 12.5, 2.2 a 23.4 para el punto C; y 12.3, 1.9 a 27.4 para el punto D. De la misma manera, las medias e intervalos de

punto C; y 12.3, 1.9 a 27.4 para el punto D. De la misma manera, las medias e intervalos de la razón de asimilación ($\text{mg C (mg chlor } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1}$) fueron: 6.4, 0.6 a 13.7 para el punto A; 7.8, 0.8 a 26.2 para el punto B; 5.4, 0.6 a 12.5 para el punto C; y 6.0, 0.8 a 15.0 para el punto D. En las Figuras 3 se muestran las gráficas de los datos así deducidos. De los datos de productividad primaria y razón de asimilación se obtuvo la concentración de clorofila "a", dividiendo P / P^B .

El modelo obtenido se aplicó a los datos de productividad primaria superficial y razón de asimilación reportados por Lara Lara (1979) para la boca de la laguna durante el verano de 1977. Las incubaciones se realizaron del 21 de junio al 2 de julio. La estación de muestreo corresponde a la estación A del trabajo de Millán Núñez (1980). En este trabajo, la media de la productividad primaria superficial fue $27 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$, y la de la razón de asimilación fue $6.6 \text{ mg C mg chlor } \underline{a}^{-1} \text{ h}^{-1}$. En la Figura 4 se muestran las gráficas de los datos deducidos.

a)



b)

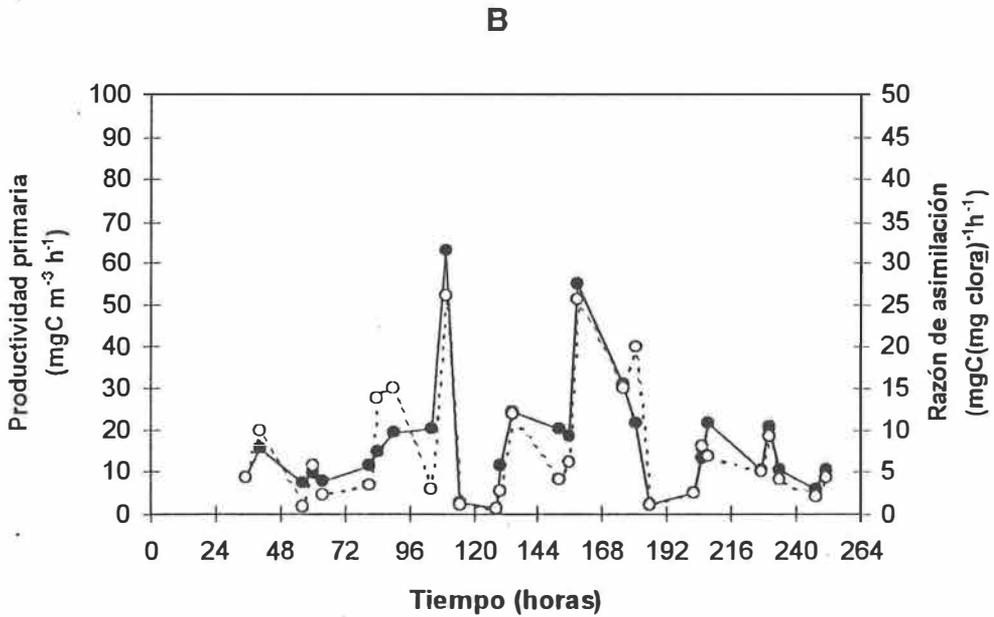
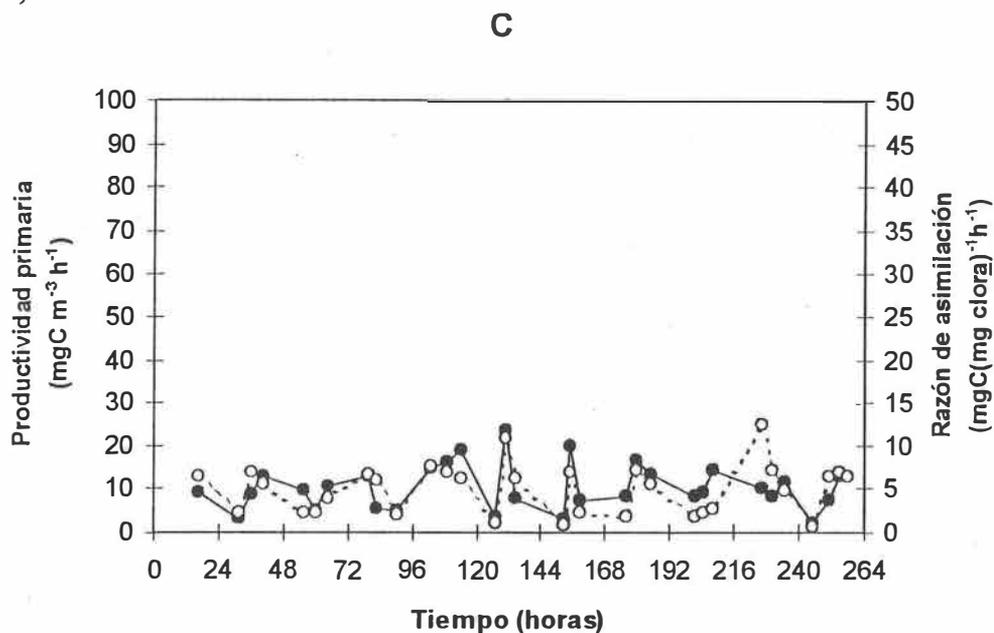


Figura 3. Datos de productividad primaria ($\text{mg C m}^{-3} \text{h}^{-1}$) (círculo negro) y razón de asimilación ($\text{mg C (mg clora)}^{-1} \text{h}^{-1}$) (círculo blanco) digitizados del trabajo de Millán Núñez (1980). a) Estación A: Boca. b) Estación B: Vértice. Los números marcan la media noche.

c)



d)

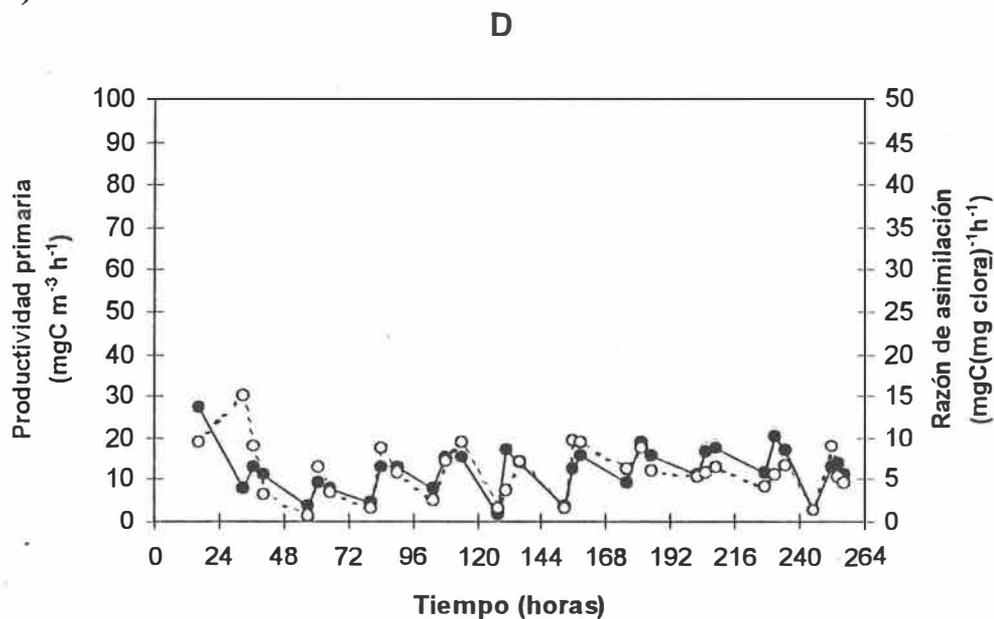


Figura 3 (continuación). Datos de productividad primaria ($\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) (círculo negro) y razón de asimilación ($\text{mg C (mg clora)}^{-1} \text{ h}^{-1}$) (círculo blanco) digitizados del trabajo de Millán Núñez (1980). c) Estación C: Bahía Falsa. d) Estación D: Bahía San Quintín (Molino Viejo). Los números marcan la media noche.

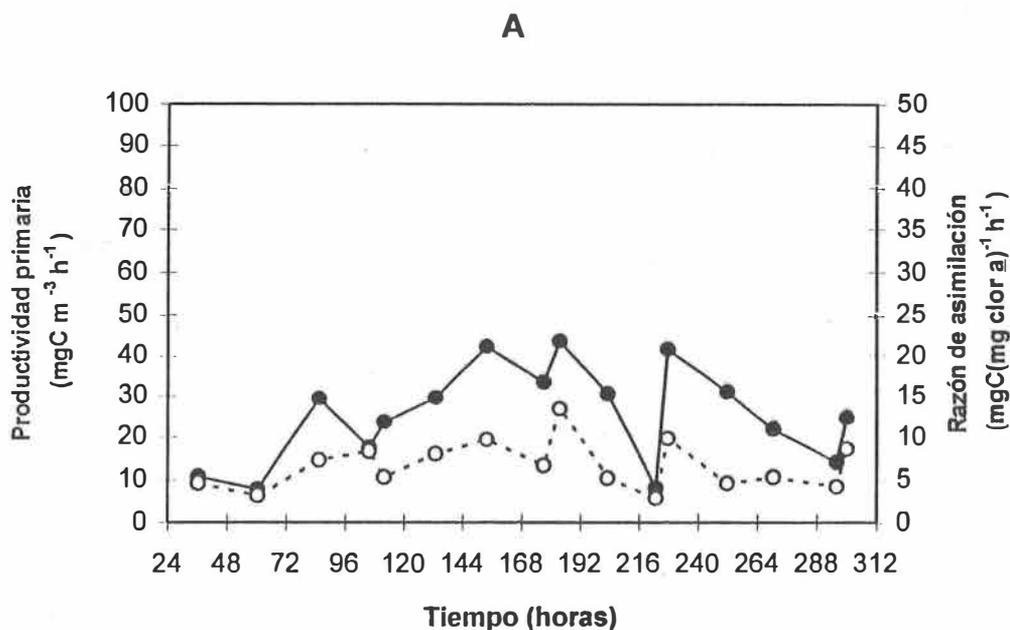


Figura 4. Datos de productividad primaria ($\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) (círculo negro) y razón de asimilación ($\text{mg C (mg clor a)}^{-1} \text{ h}^{-1}$) (círculo blanco) digitizados del trabajo de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna. Los números marcan la media noche. Se incluyen los valores más bajos de P y P^B que el autor separa de la tendencia general. Con fines comparativos, el formato de la Figura es similar al de las Figuras 3.

II.4. ESTIMACIÓN DE α^B .

La estimación de α^B se hizo con base en el coeficiente de absorción específico del fitoplancton, y suponiendo la eficiencia cuántica máxima para la región lineal de la curva P-E.

La eficiencia cuántica (ϕ) es una manera de expresar la eficiencia de la conversión de la luz absorbida a energía química mediante la fotosíntesis, y se define como el número de moléculas de CO_2 fijadas por cuanto de luz absorbido. En la región lineal de la curva

P-E, las células del fitoplancton utilizan los fotones con la mayor eficiencia. El proceso de la fotosíntesis implica que se requieran 8 moles de fotones para cada mol de carbono fijado. Dado que un einstenio se define como un mol de fotones, la eficiencia fotosintética máxima (ϕ_m) es entonces igual a $(1 \mu \text{ mol C}) / (8 \mu \text{E}) = 0.125 \mu \text{ mol C } \mu \text{E}^{-1}$.

La eficiencia cuántica máxima se ha establecido a través de la pendiente α^B y del coeficiente de absorción específico del fitoplancton ($*a_{\text{fito}}$), dividiendo α^B entre $*a_{\text{fito}}$. (Kirk, 1983). El coeficiente de absorción específico del fitoplancton $*a_{\text{fito}}$, es igual al coeficiente de absorción del fitoplancton a_{fito} dividido entre la concentración de clorofila a . De tal manera, conociendo el a_{fito} se deduce la pendiente α^B de la relación:

$$\alpha^B = \phi_m (a_{\text{fito}} / B) . \quad (5)$$

Las unidades de a_{fito} son m^{-1} . La concentración de clorofila (B) tiene las unidades de $\text{mg clor } a \text{ m}^{-3}$, así que el $*a_{\text{fito}}$ se expresa en $\text{m}^2 (\text{mg clor } a)^{-1}$.

Con el desarrollo reciente de métodos para identificar el componente fitoplanctónico de la absorción de la luz, se ha encontrado que en el océano se incrementa de manera no lineal con la concentración de clorofila a . Cleveland (1995) desarrolló relaciones empíricas para predecir la absorción del fitoplancton a 436 y 676 nm a partir de la concentración de clorofila a para distintas regiones geográficas definidas por la latitud. Para regiones templadas y subtropicales, el coeficiente de absorción del fitoplancton a 436 nm ($a_{\text{fito}(436)}$) y a 676 nm ($a_{\text{fito}(676)}$) puede calcularse como:

$$\alpha_{\text{fito}(436)} = 0.032 B - 0.00469 B^2. \quad (6)$$

$$\alpha_{\text{fito}(676)} = 0.018 B - 0.00195 B^2. \quad (7)$$

Para el presente estudio, la estimación de α_{fito} para toda la PAR se hizo basándose en las relaciones (6) y (7), y en el ejemplo de un espectro de absorción tomado del trabajo de Cleveland (1995). El espectro de absorción fue calculado mediante un modelo presentado por Cleveland y Perry (1994) (Fig. 5).

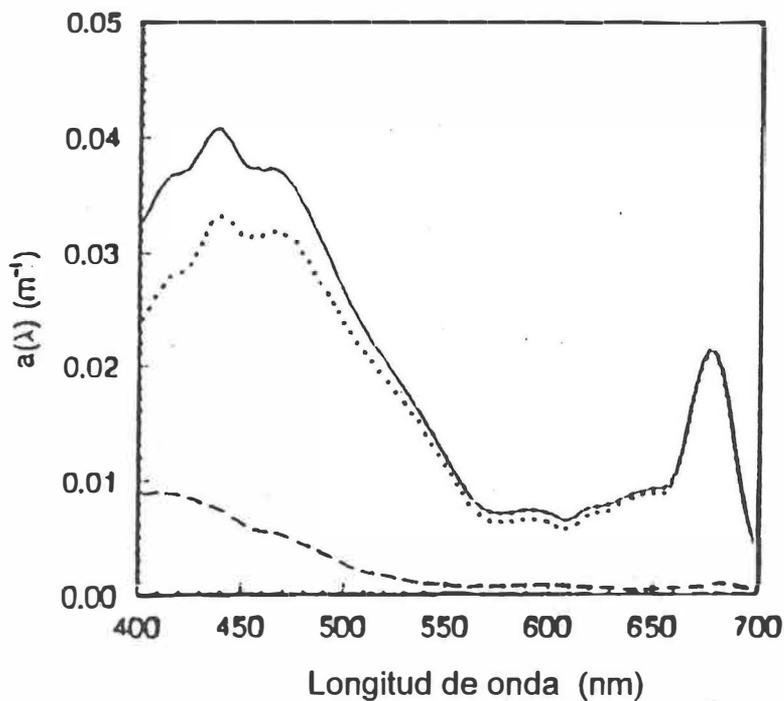


Figura 5. Espectro de absorción calculado usando el modelo de Cleveland y Perry (1994) para una muestra de Vestfjord a 30 m mostrando: el espectro de absorción total (línea continua), para el fitoplancton (línea punteada), y para el detritus (línea interrumpida). Tomado de Cleveland (1995).

Con el barrido de la Figura 5 se dividió al espectro de absorción para el fitoplancton en 20 intervalos de 15 nm cada uno. Se tomó el valor de a_{fito} correspondiente al centro de cada intervalo. Se calculó la media aritmética de estos 20 valores, designándose \bar{a}_f . Se tomaron los valores de a_{fito} para 436 y 676 nm leídos de la Figura 5, designados $a_{f(436)}$ y $a_{f(676)}$ respectivamente. La relación (6) se multiplicó por \bar{a}_f y se dividió entre $a_{f(436)}$. La relación (7) se multiplicó por \bar{a}_f y se dividió entre $a_{f(676)}$. De esta manera se obtuvieron dos expresiones para el \bar{a}_{fito} ($\bar{a}_{\text{fito}(436)}$ y $\bar{a}_{\text{fito}(676)}$). Estas se promediaron para obtener la estimación de \bar{a}_{fito} para cada dato de concentración de clorofila \underline{a} .

Para la elaboración del modelo de productividad primaria el P^B se trabajó en unidades de: $\text{mg C (mg clor } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1}$, y la irradiancia en: $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Por lo que la pendiente α^B se dio en unidades de $\text{mg C (mg clor } \underline{a})^{-1} \mu\text{E}^{-1} \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1} \text{ s}$. El valor de α^B calculado con (5) se multiplicó por las constantes de proporcionalidad: $(0.012 \text{ mg C } (\mu \text{ mol C})^{-1}) (3600 \text{ s h}^{-1})$.

II.5. ESTIMACIÓN DE LA IRRADIANCIA.

Para determinar la irradiancia a la que estuvieron sometidas las incubaciones de Millán Núñez (1980) se hizo una estimación de la irradiancia incidente sobre la superficie y la atenuación de la luz con la profundidad. La irradiancia incidente sobre la superficie se dedujo a partir de la elevación solar para cada dato de productividad primaria, y de una estimación de la atenuación atmosférica correspondiente.

La elevación solar β es el ángulo formado por el haz de luz solar directa y la horizontal. En este trabajo se calculó según la latitud de cada estación, la hora real y la declinación solar de los días en los que se realizaron los muestreos. La declinación solar δ se obtuvo mediante la relación derivada por Spencer (1971):

$$\delta = 0.39637 - 22.9133 \cos\psi + 4.02543 \sin\psi - 0.3872 \cos 2\psi + 0.052 \sin 2\psi , \quad (8)$$

donde ψ es la fecha expresada como ángulo ($\psi = 360^\circ d / 365$; d = número del día abarcando desde 0 para el primero de enero hasta 364 para el 31 de diciembre), ψ y δ están dados en grados.

La elevación solar β para la hora de cada dato de acuerdo a la latitud γ de cada estación de muestreo se calculó con la relación:

$$\beta = \arcsin(\sin \gamma \sin \delta - \cos \gamma \cos \delta \cos \tau) , \quad (9)$$

donde τ es la hora expresada en ángulo ($\tau = 360^\circ t / 24$, iniciando t desde las 00.00 h). La hora indicada en las gráficas de productividad primaria corresponde al horario de verano, dado para el meridiano 105°W . Para hacer el cálculo de la elevación solar la hora real se ajustó al meridiano 116°W , restando para ello 44 minutos a cada dato.

Se realizaron dos salidas de campo para hacer mediciones de luz con la finalidad de deducir el coeficiente de atenuación atmosférico y el coeficiente de atenuación del agua. En la primera salida de campo se tomaron mediciones de luz los días 24 y 25 de marzo de 1995. En la segunda salida las mediciones se tomaron el 3 de junio de 1995. La ubicación

de las estaciones de muestreo se indica en la Figura 2. Además de las estaciones de muestreo A, B, y C, se tomaron mediciones en otros puntos que para utilizar una notación similar se designaron como B-C, B-D, C-2, C-3 y D-2. Hubo más mediciones en lugares no indicados en el mapa debido a que la poca profundidad no permitía tomar suficientes mediciones de la E_d en el agua, por lo que únicamente se utilizaron los datos de irradiancia en el aire.

Para tomar mediciones de luz se utilizó el radiómetro LI-COR modelo LI-188B con el sensor LI-190SB y el sensor submarino LI-192SB. Cada medición consistió en un promedio integrado por el radiómetro durante un tiempo de 10 segundos de la irradiancia descendente E_d en unidades de micro einstenio por metro cuadrado y por segundo ($\mu E m^{-2} s^{-1}$). Se tomaron pares de lecturas consistentes en la lectura de la irradiancia en el agua y su comparación con la irradiancia incidente en la superficie. Se registró la irradiancia descendente con tres réplicas cada medio metro hasta un límite de 5 metros según lo permitiera la profundidad en la estación, así mismo se registró la hora correspondiente a la toma de las tres réplicas. Se tomó la lectura del disco de Secchi en las estaciones en las que existió la profundidad necesaria, excepto en las estaciones A y B-C.

Para deducir la atenuación dada por la atmósfera se utilizaron todas las mediciones de irradiancia en el aire. A partir de la hora de la toma de las lecturas corregida por la longitud, la latitud de cada estación dada por posicionador y la fecha se dedujo la elevación solar correspondiente con las fórmulas (8) y (9). Para cada lectura de irradiancia, y

mediante el cálculo de la elevación solar, se obtuvo el coeficiente de atenuación atmosférico ($K_{0 \text{ atm}}$).

Al aplicar la ley de Lambert-Beer a la atmósfera, el coeficiente de atenuación atmosférico ($K_{0 \text{ atm}}$) está dado por la relación:

$$K_{0 \text{ atm}} = \frac{-1}{z'} \text{Ln} \frac{E_{0(s)}}{E_{0(o)}}, \quad (10)$$

donde $E_{0(o)}$ es el valor de la irradiancia escalar que teóricamente se tendría en la superficie terrestre si no existiera atenuación atmosférica, $E_{0(s)}$ es el valor de la irradiancia escalar incidente en la superficie terrestre, y z' es una medida relativa de la longitud que recorre en la atmósfera el haz de luz con un ángulo del zenit θ con respecto a la distancia que recorrería un haz de luz solar directa con el sol en el zenit. El ángulo del zenit θ está formado por el haz de luz y la vertical. Para la luz solar directa, $\theta = 90^\circ - \beta$.

La $E_{0(o)}$ es la proporción de la constante solar que constituye la PAR. Para la constante solar, que es la irradiancia total incidente fuera de la atmósfera, se tomó el valor de 1353 W m^{-2} (Thekaekara y Drummond, 1971). Fuera de la atmósfera, la PAR constituye 38% de la irradiancia total, pero debido a la atenuación por la atmósfera la PAR constituye cerca del 50% de la irradiancia total en la superficie terrestre. Por lo que la $E_{0(o)}$ es igual a: $(0.5)(1353 \text{ W m}^{-2})$. En este trabajo se utilizaron las unidades de $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para la irradiancia, por lo que para hacer la conversión de W m^{-2} a estas unidades se usó el factor de conversión de cuantos a vatios de Morel y Smith (1974) que se aplica para la radiación

solar en la banda de 400-700 nm sobre la superficie terrestre, y que es 2.77×10^{18} cuantos $s^{-1} W^{-1}$. Como un einstenio se define como 6.023×10^{23} cuantos, el factor de conversión es $(2.77 \times 10^{18} \text{ cuantos } s^{-1} W^{-1}) / (6.023 \times 10^{23} \text{ cuantos } \mu E^{-1}) = (27.7/6.023) \mu E s^{-1} W^{-1} = 4.6 \mu E s^{-1} W^{-1}$.

El valor de la irradiancia escalar incidente, $E_{0(s)}$, se obtuvo dividiendo la E_d dada por el irradiómetro entre el coseno promedio $\bar{\mu}$. El coseno promedio es el valor del promedio que se obtendría para el coseno del ángulo θ para toda la estructura angular del campo de luz. Se calculó mediante el promedio ponderado entre las proporciones del coseno de θ para el flujo solar directo y del coseno promedio para la luz difusa (luz de cielo). El coseno de θ para el flujo solar directo es igual al seno de β . El coseno promedio para la luz difusa es 0.82 (Platt y Sathyendranath, 1991). Las proporciones entre flujo solar directo y luz difusa dependen de la elevación solar β . A bajas elevaciones solares (0° - 20°), la luz directa y la difusa contribuyen aproximadamente igual a la irradiancia incidente. Al incrementarse la elevación solar, la proporción del flujo directo se incrementa rápidamente mientras disminuye la de luz difusa. A elevaciones mayores a 30° la contribución de la luz de cielo es del 15%.

Para elevaciones solares entre 0° y 20° , el valor del coseno promedio se calculó como:

$$\bar{\mu} = (0.5)(0.82) + (0.5 \text{ sen } \beta) \quad (11)$$

Para elevaciones solares mayores a 30°, se utilizó la relación:

$$\bar{\mu} = (0.15)(0.82) + (0.85 \text{ sen } \beta) \quad (12)$$

Para el intervalo de β comprendido entre 20° y 30°, se consideró que la proporción del coseno promedio para la luz difusa está dada por el decremento lineal del punto 0.5, 20° al punto 0.15, 30°. De tal manera, el valor de $\bar{\mu}$ para este intervalo de β se obtuvo por:

$$\bar{\mu} = ((1.2 - 0.035 \beta) (0.82)) + ((0.035 \beta - 0.2) \text{ sen } \beta) \quad (13)$$

Para cada haz de luz, la z' es la hipotenusa del triángulo rectángulo formado por su ángulo del zenit θ y la distancia que recorrería a través de la atmósfera un haz de luz solar directa con el sol en el zenit. Si a dicha distancia se le da el valor unitario, la z' es la secante de θ por la unidad, y tiene unidades relativas de "grosos de atmósfera". El inverso de z' es entonces el coseno de θ . Para toda la estructura angular del campo de luz, $1/z'$ es igual al coseno promedio $\bar{\mu}$. Por lo que la relación (10) puede escribirse como:

$$K_{0 \text{ atm}} = - \bar{\mu} \text{ Ln} \frac{E_{0(s)}}{E_{0(o)}} \quad (14)$$

Con esta relación se calculó el $K_{0 \text{ atm}}$ para cada lectura de irradiancia en el aire. Los valores de $K_{0 \text{ atm}}$ resultantes se promediaron para cada tres réplicas de lecturas.

Mediante las mediciones de la irradiancia descendente en el agua y en el aire se calculó el coeficiente de atenuación vertical en el agua para la irradiancia descendente (K_d).

Aunque para el modelo se usó la irradiancia escalar E_0 , se utilizó el K_d debido a que es aproximadamente igual al K_0 (Kirk, 1983). De esta manera no es necesario convertir la E_d a E_0 para calcular el coeficiente de atenuación. Para la obtención de los valores del K_d se aplicó la relación derivada de la Ley de Lambert-Beer:

$$K_d = \frac{1}{z} \text{Ln} \frac{E_{d(0)}}{E_{d(z)}} , \quad (15)$$

donde $E_{d(z)}$ es la irradiancia correspondiente a la profundidad z y $E_{d(0)}$ es la irradiancia que se tiene inmediatamente por debajo de la superficie. Para tener la $E_{d(0)}$ se restó de la E_d medida en el aire un 2% que corresponde a la pérdida de irradiancia por reflejo en la superficie (Kirk, 1983).

Al igual que para el $K_{0 \text{ atm}}$, se calculó el K_d para cada lectura y se promediaron los valores resultantes para cada tres réplicas.

Otra manera de estimar el K_d es mediante la lectura del disco de Secchi. Poole y Atkins (1929), basándose en sus mediciones de luz en aguas marinas, hicieron la observación empírica que la profundidad del disco de Secchi es aproximadamente inversamente proporcional al K_d . Para calcular el K_d , puede utilizarse la siguiente relación (Holmes, 1970):

$$K_d = 1.44 / Z_{SD} , \quad (16)$$

donde Z_{SD} es la lectura del disco de Secchi en metros. La lectura del disco de Secchi guarda relación con la turbidez del agua. Se supuso que en el área de estudio la turbidez estaba ocasionada principalmente por la resuspensión del sedimento debido a la turbulencia. La turbulencia a su vez es originada en gran parte por los flujos de las corrientes de marea. Por lo que se consideró que corroborando la relación (16) para estas aguas, y relacionando a su vez la lectura del disco de Secchi con los intervalos de marea, era posible obtener una mejor aproximación a los valores del K_d que se tuvieron para el periodo en que se realizaron las incubaciones. Los intervalos de marea son la diferencia entre la altura de marea máxima y mínima para cada día.

En los trabajos de Lara Lara (1979) y Millán Núñez (1980) no se reportaron lecturas del disco de Secchi. Sin embargo, sí hay registros de series de altura de marea. En el trabajo de Silva Cota (1987) se encuentran registros de lecturas del disco de Secchi para la boca de la laguna y para Molino Viejo, estaciones designadas respectivamente como A y D por Millán Núñez (1980). Las lecturas, mostradas en la Tabla 1, se tomaron durante veinte días en el verano de 1984, asignándose 10 días de manera alterna a cada estación. En la Figura 6 está el registro de marea correspondiente, con la escala reportada en pies.

Las relaciones obtenidas entre Z_{SD} e intervalos de marea para los datos de Silva Cota (1987) se aplicaron a los periodos de incubaciones para a la vez estimar el K_d mediante la relación entre K_d y Z_{SD} encontrada en el presente trabajo. Esta relación no fue solamente el K_d constante obtenido por (16). El K_d mostró un comportamiento exponencial

negativo en función de la profundidad z y con la asíntota relacionada con Z_{SD} . Los parámetros de la curva se estimaron por linearización y se corroboraron con regresión no lineal. La asíntota correspondió al K_d que se calcula mediante (16).

En las Figuras 7 y 8 se tienen las series de alturas de marea para los estudios de Millán Núñez (1980) y Lara Lara (1979), respectivamente. Las escalas están en metros. Los intervalos de marea se trabajaron en metros y se obtuvieron por digitización de las gráficas de series de altura de marea de cada trabajo que se muestran en las Figuras 6, 7 y 8.

Con los resultados obtenidos para los $K_{0\ atm}$ y K_d se estimó la irradiancia a la que estuvieron sometidas las incubaciones de Lara Lara (1979) y Millán Núñez (1980). De la relación (11) se tiene:

$$E_{0(S)} = E_{0(O)} \exp(-K_{0\ atm} / \bar{\mu}) . \quad (17)$$

Con el valor de $E_{0(S)}$, y suponiendo $K_0 = K_d$, se obtuvo el valor de la irradiancia a la profundidad z mediante:

$$E_{0(z)} = 0.98 E_{0(S)} \exp(-K_0 z) . \quad (18)$$

La profundidad z para las incubaciones de Lara Lara (1979) fue de 0.4 m, y para las de Millán Núñez (1980) fue de 0.3 m.

Tabla I. Registro diario de la lectura del disco de Secchi para el trabajo de Silva Cota (1987). Los días corresponden al mes de junio de 1984.

DÍA	LOCALIDAD	LECTURA DEL DISCO DE SECCHI (m)
8	Molino Viejo	1.50
9	Boca	3.00
10	Molino Viejo	1.20
11	Boca	2.00
12	Molino Viejo	1.00
13	Boca	1.25
14	Molino Viejo	1.00
15	Boca	1.75
16	Molino Viejo	1.25
17	Boca	2.25
18	Molino Viejo	1.50
19	Boca	2.25
20	Molino Viejo	1.50
21	Boca	2.50
22	Molino Viejo	1.50
23	Boca	2.50
24	Molino Viejo	1.50
25	Boca	1.30
26	Molino Viejo	1.25
27	Boca	1.00

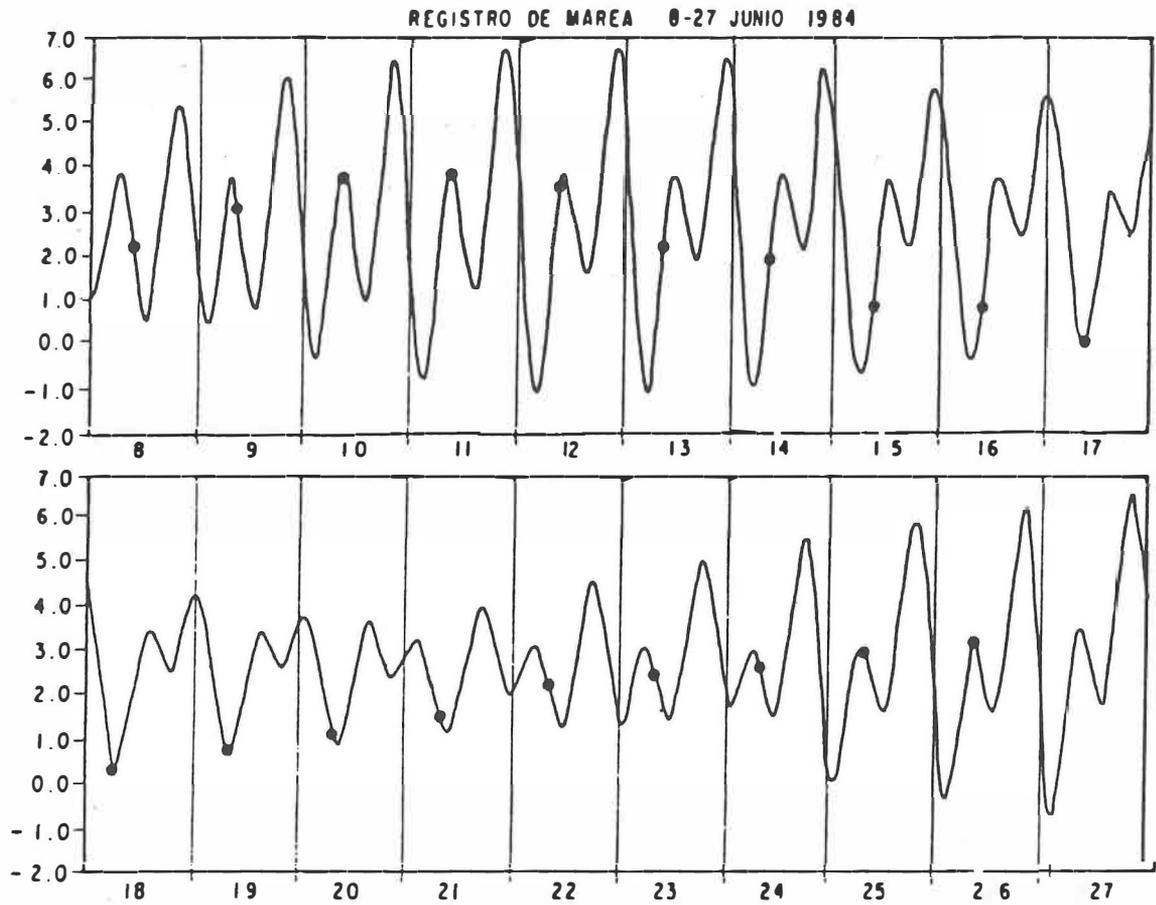


Figura 6. Serie de tiempo de altura de mareas para Bahía San Quintín (Molino Viejo) para el trabajo de Silva Cota (1987). La altura de marea está dada en pies. Los puntos (•) indican la hora de los muestreos.

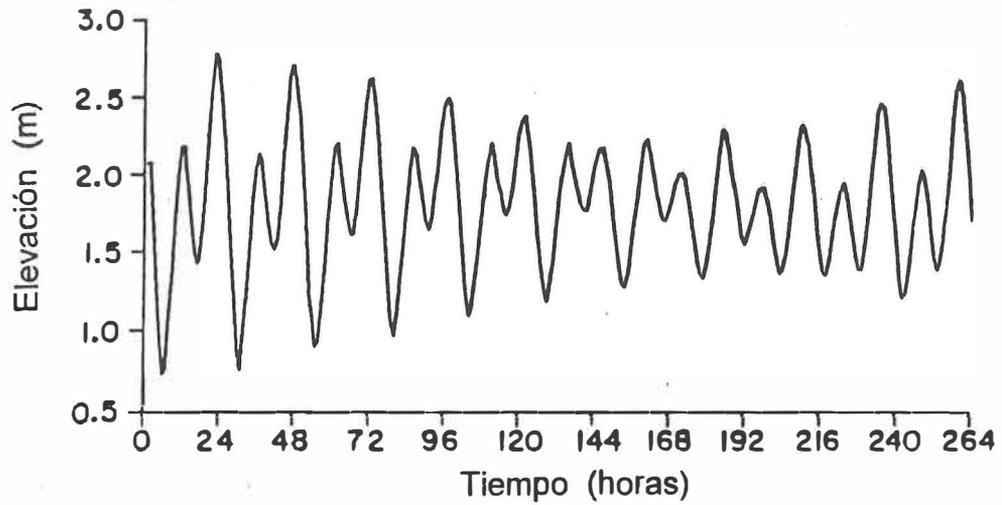


Figura 7. Serie de tiempo de altura de mareas para Bahía San Quintín (Molino Viejo) para el trabajo de Millán Núñez (1980). Los números marcan la media noche.

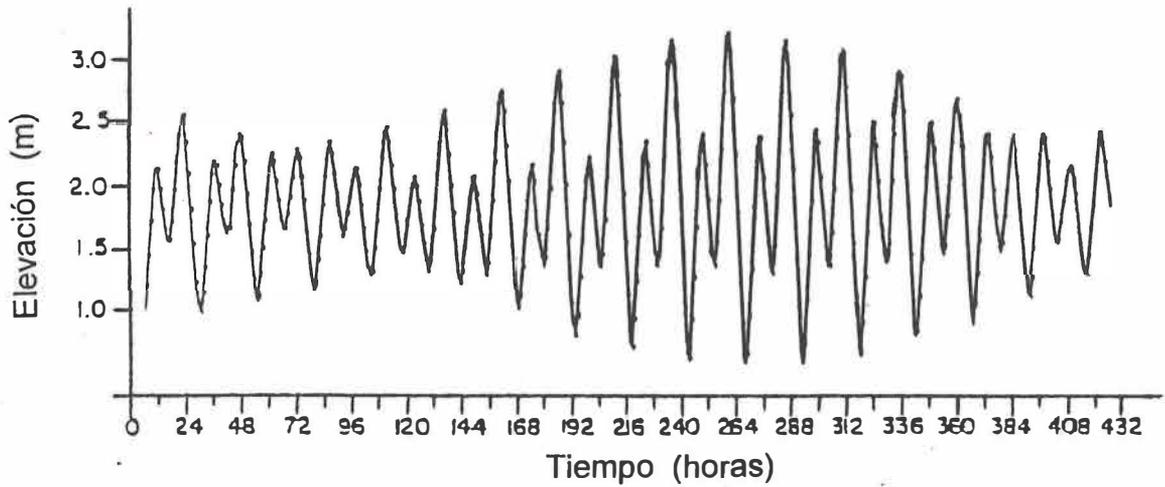


Figura 8. Serie de tiempo de altura de mareas para Bahía San Quintín (Molino Viejo) para el trabajo de Lara Lara (1979). Los números marcan la media noche.

La irradiancia calculada para los puntos de las gráficas de productividad primaria corresponde a la irradiancia incidente en el punto intermedio del tiempo de incubación para cada muestra. Se consideró que este cálculo sería representativo del promedio de la irradiancia incidente durante todo el tiempo de incubación. En el trabajo de Millán Núñez (1980) el tiempo de incubación fue de una hora para todas las muestras. Para el trabajo de Lara Lara (1979) el tiempo de incubación varió de 1.5 a 5.0 horas.

II.6. PROCESAMIENTO DE DATOS.

Los cálculos se realizaron con la ayuda de la hoja de cálculo Excel versión 5.0 de Microsoft. Con el mismo programa se editaron las gráficas, a excepción de las gráficas de los análisis estadísticos (normalidad, valores predichos contra observados y predichos contra residuales). Para los análisis estadísticos se utilizó el programa Statistica 4.5 de Statsoft. Los parámetros de las regresiones lineales se estimaron por mínimos cuadrados. Para las regresiones no lineales los parámetros se estimaron mediante el método Cuasi-Newton, partiendo de valores iniciales de 0.1 para todos los parámetros, con criterio de convergencia de 0.0001 y fijando un máximo de 1000 iteraciones. Las gráficas de los análisis estadísticos fueron las dadas por el programa Statistica después de correr los modelos.

III. RESULTADOS.

III.1. ESTIMACIÓN DE α^B .

La estimación de α^B se hizo a partir de los datos de concentración de clorofila a obtenidos dividiendo P/P^B . Los datos de concentración de clorofila a calculados para el trabajo de Millán Núñez (1980) se muestran en las Figuras 9. En la Figura 10 se tienen los datos de concentración de clorofila a calculados para el trabajo de Lara Lara (1979).

Para calcular el a_{fito} mediante las relaciones de Cleveland (1995) se requiere que la concentración de clorofila a sea menor a $5 \text{ mg clor } a \text{ m}^{-3}$, ya que a mayores valores de B los términos cuadráticos de las relaciones provocan que se subestime el a_{fito} . Por lo que se eliminaron todos los datos con concentraciones de clorofila a mayores a dicho valor.

Del barrido de la Figura 5 se obtuvieron los valores de 0.0177 para \bar{a}_f , 0.0335 para $a_{f(436)}$, y 0.0214 para $a_{f(676)}$. De (6) y (7) se obtienen las siguientes expresiones para $\bar{a}_{\text{fito}(436)}$ y para $\bar{a}_{\text{fito}(676)}$:

$$\bar{a}_{\text{fito}(436)} = (0.032 B - 0.00469 B^2) (0.0177 / 0.0335) . \quad (19)$$

$$\bar{a}_{\text{fito}(676)} = (0.018 B - 0.00195 B^2) (0.0177 / 0.0214) . \quad (20)$$

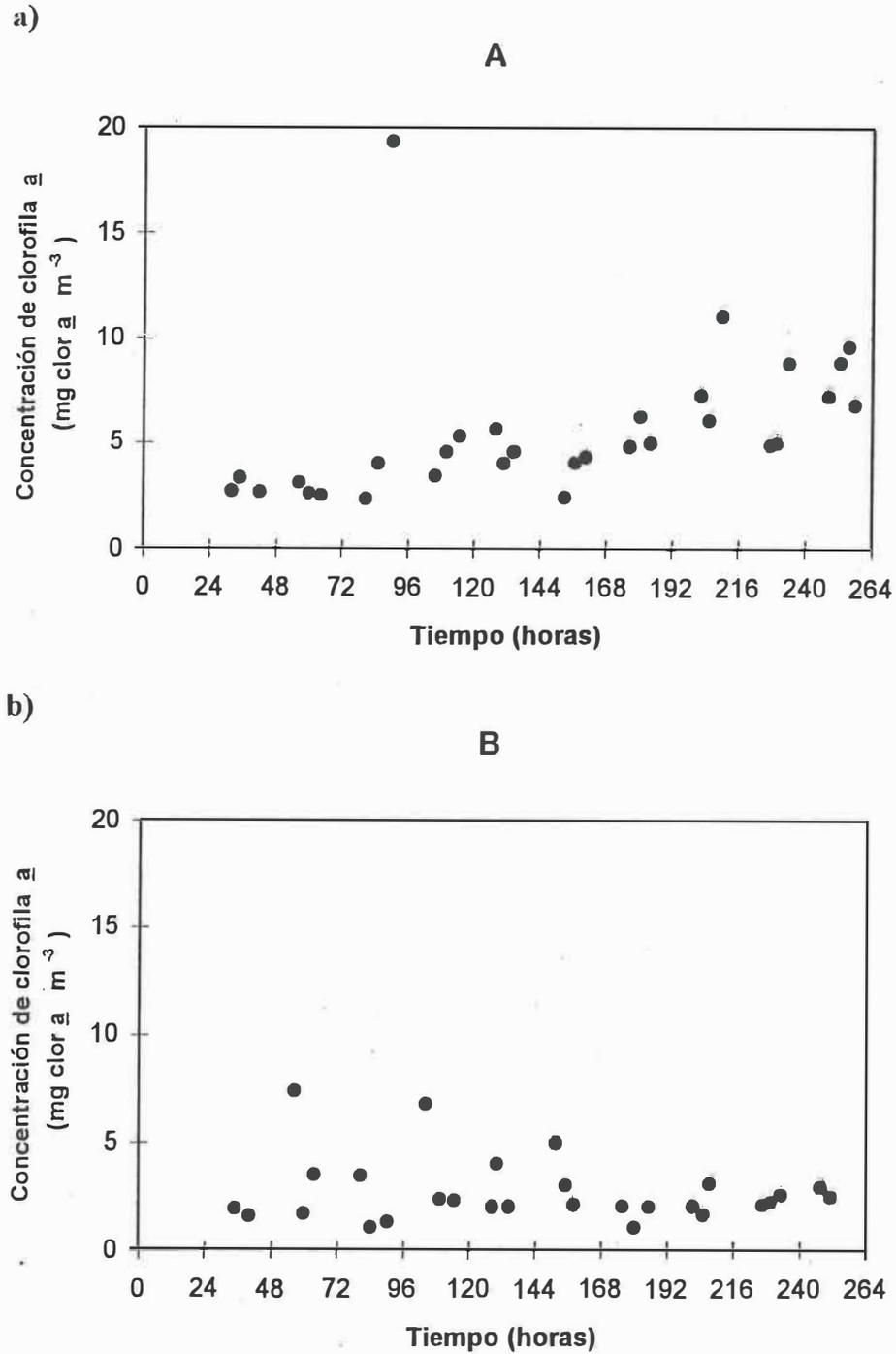
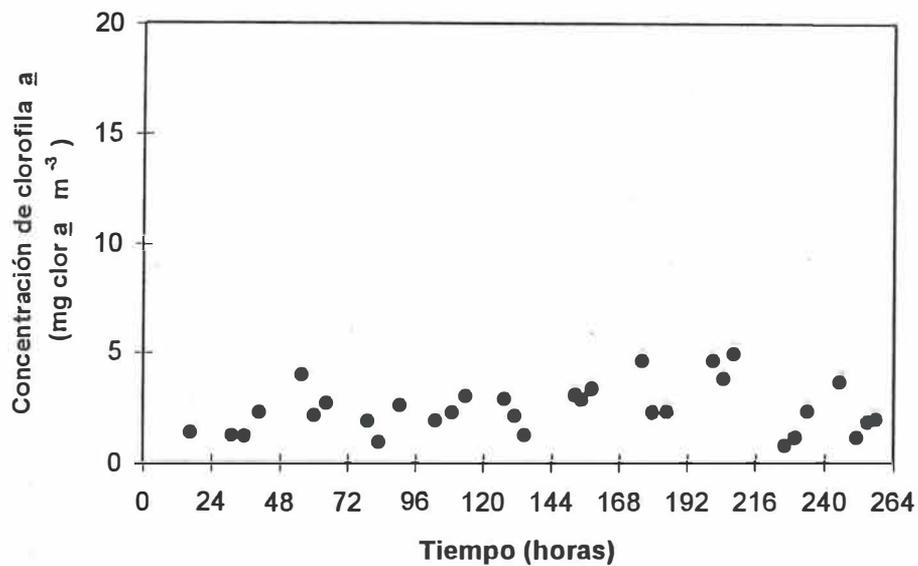


Figura 9. Concentración de clorofila \underline{a} (mg chl \underline{a} m^{-3}) para los datos de P y P^B del trabajo de Millán Núñez (1980). a) Estación A: Boca. b) Estación B: Vértice. Los números marcan la media noche.

c)

C



d)

D

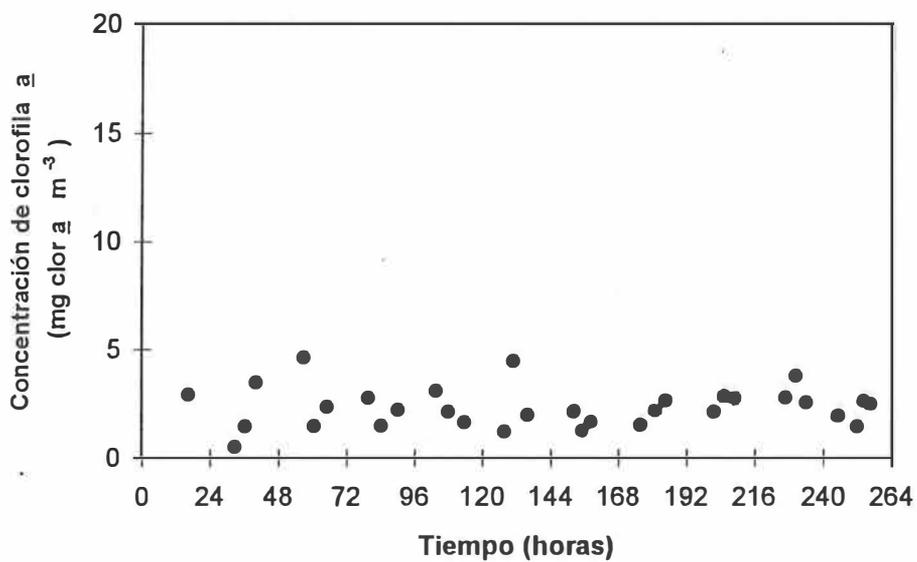


Figura 9 (continuación). Concentración de clorofila a (mg clor a m^{-3}) para los datos de P y P^B del trabajo de Millán Núñez (1980). c) Estación C: Bahía Falsa. d) Estación D: Bahía San Quintín (Molino Viejo). Los números marcan la media noche.

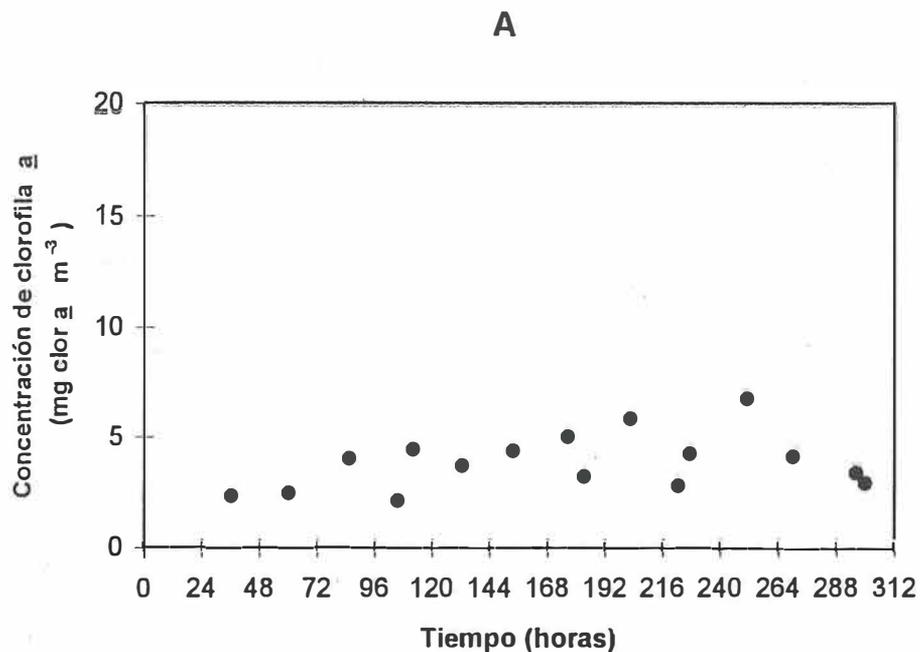
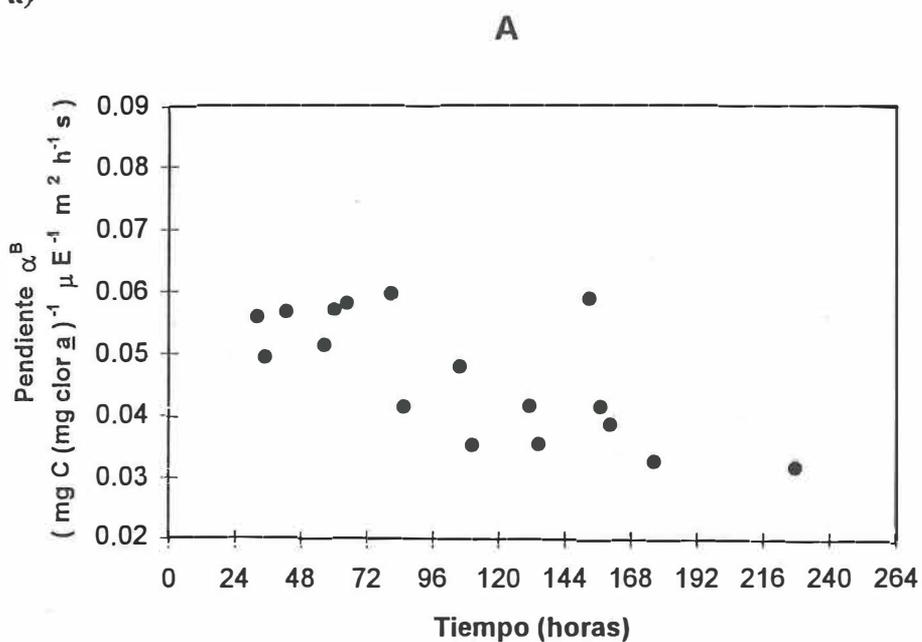


Figura 10. Concentración de clorofila \bar{a} (mg clor \bar{a} m⁻³) para los datos de P y P^B del trabajo de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna. Los números marcan la media noche.

Para cada dato de B se promediaron los resultados de (19) y (20) para obtener la estimación del \bar{a}_{fito} . Con esta estimación se calculó el α^B a partir de la expresión (5). Los valores de α^B obtenidos para los trabajos de Millán Núñez (1980) y Lara Lara (1979) se muestran en las Figuras 11 y 12 respectivamente.

a)



b)

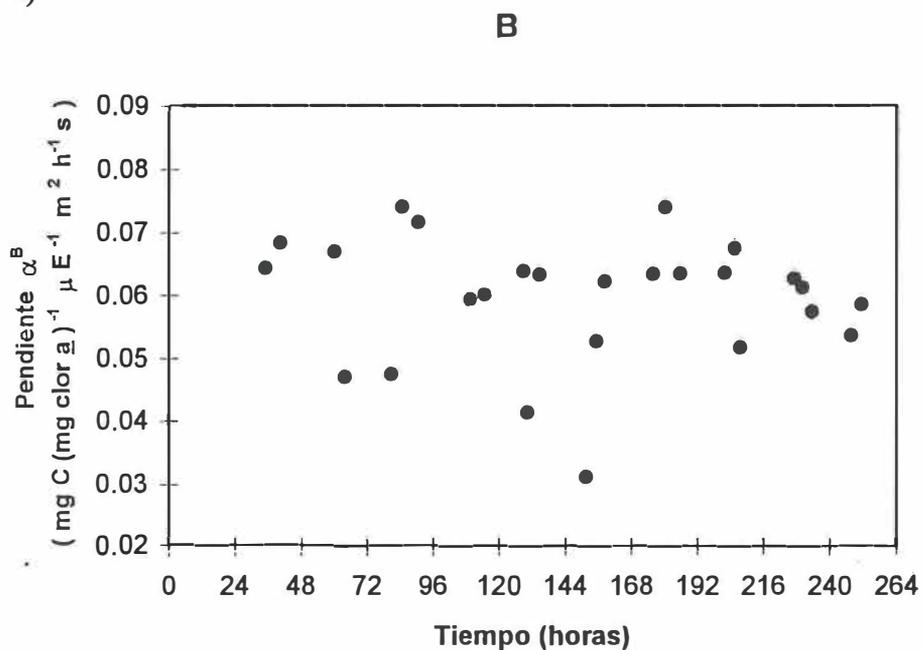
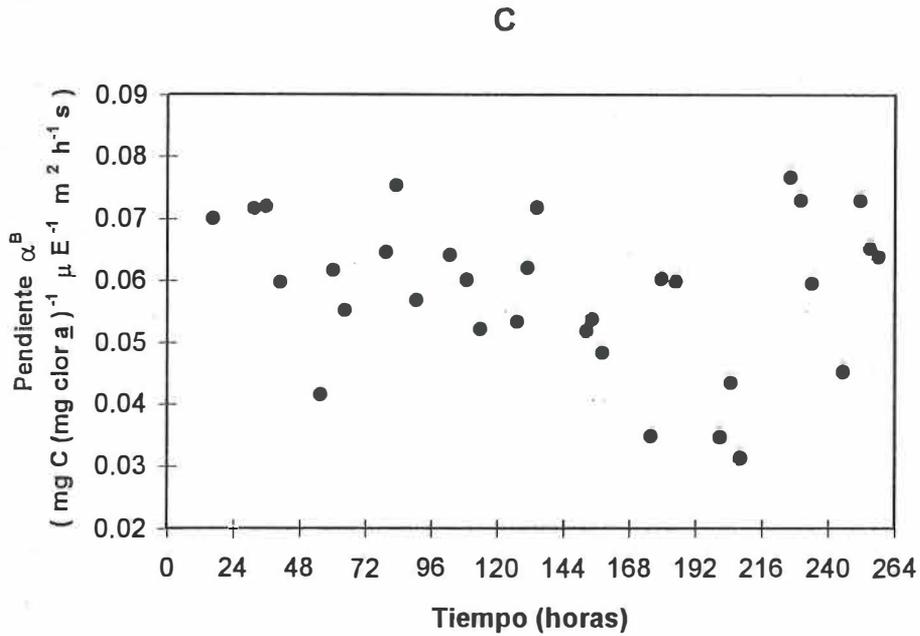


Figura 11. Pendiente α^B ($\text{mg C (mg clor } \underline{a})^{-1} \mu \text{E}^{-1} \text{ m}^2 \text{ h}^{-1} \text{ s}$) calculada para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). a) Estación A: Boca. b) Estación B: Vértice. Los números marcan la media noche.

c)



d)

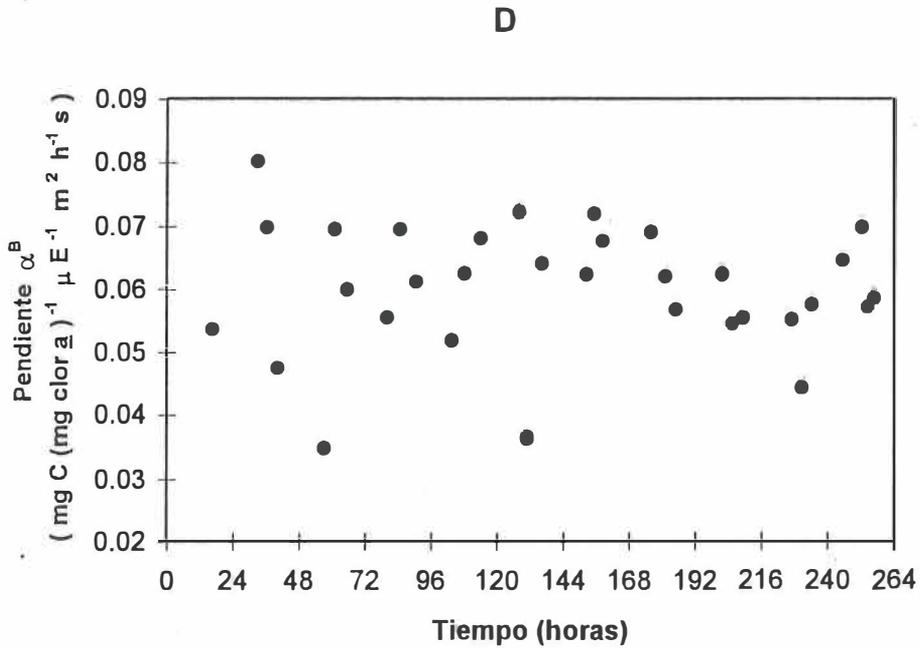


Figura 11 (continuación). Pendiente α^B ($\text{mg C (mg clor a)}^{-1} \mu \text{E m}^2 \text{h}^{-1} \text{s}$) calculada para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). c) Estación C: Bahía Falsa. d) Estación D: Bahía San Quintín (Molino Viejo). Los números marcan la media noche.

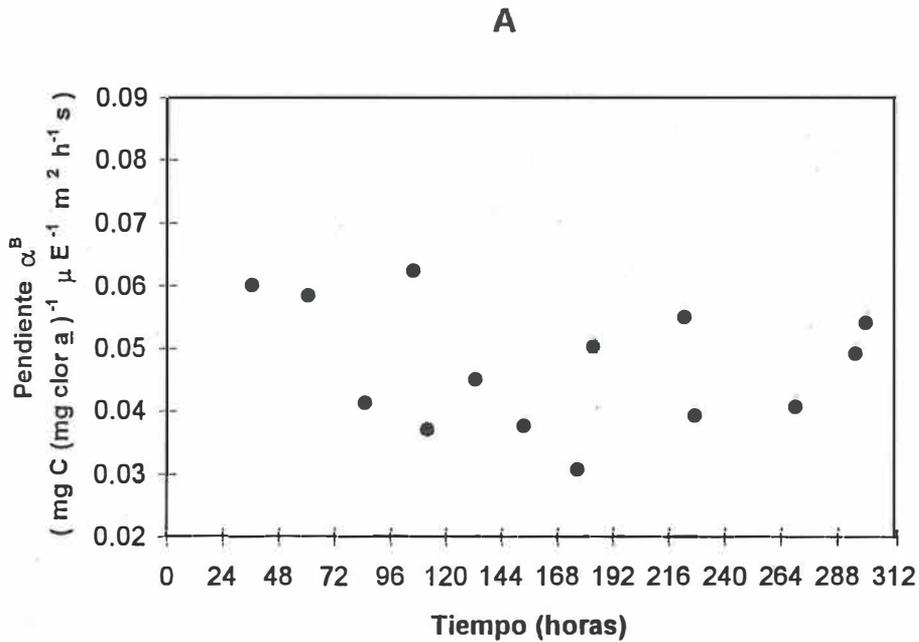
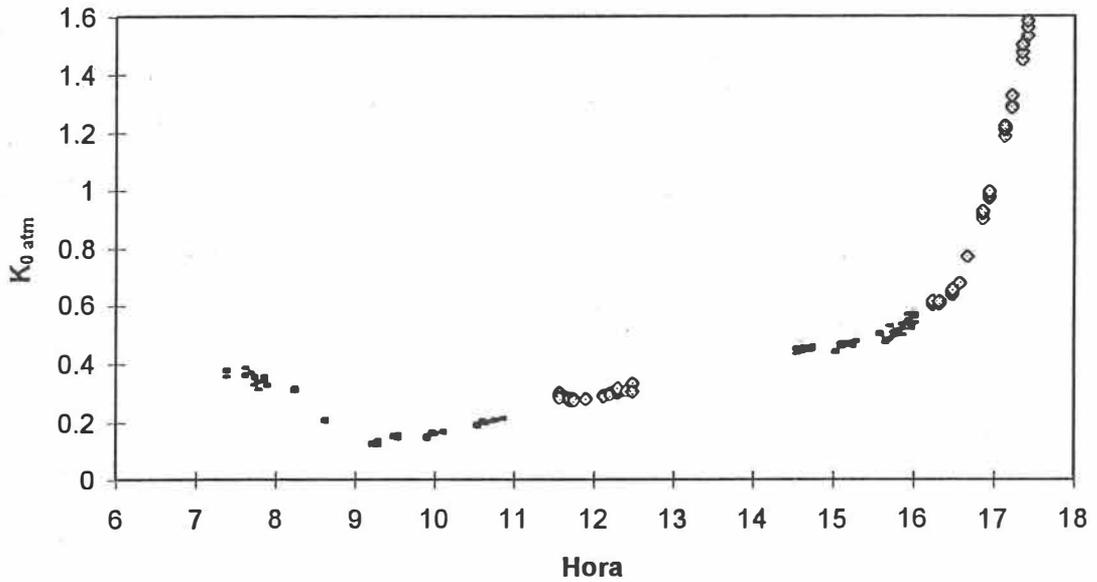


Figura 12. Pendiente α^B ($\text{mg C (mg clor a)}^{-1} \mu \text{E m}^2 \text{h}^{-1} \text{s}$) calculada para los datos del trabajo de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna. Los números marcan la media noche.

III.2. ESTIMACIÓN DE LA IRRADIANCIA.

Mediante la relación (14) se calculó el $K_{0 \text{ atm}}$ para cada lectura de irradiancia en el aire. Los valores de $K_{0 \text{ atm}}$ promediados para cada tres réplicas de lecturas se muestran en las Figuras 13. En 13 a) se tienen los valores de $K_{0 \text{ atm}}$ para los días 24 y 25 de marzo de 1995. En 13 b) están los valores correspondientes al 3 de junio de 1995.

a)



b)

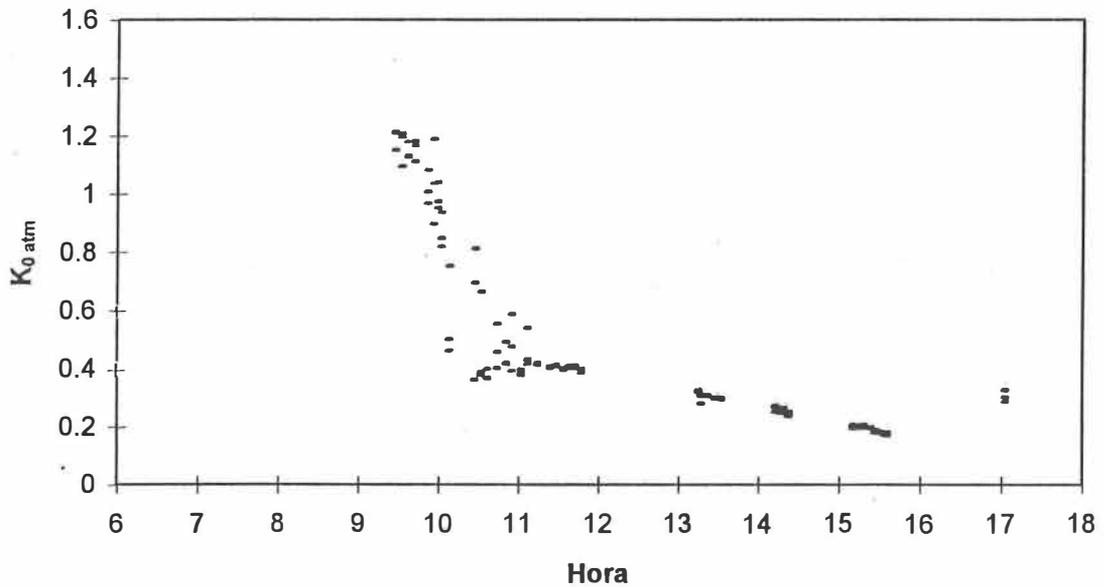


Figura 13. Coeficiente de atenuación atmosférica $K_{0 \text{ atm}}$ calculado con las lecturas de irradiancia en el aire para los días: 13 a) 24 (rombos) y 25 de marzo de 1996. 13 b) 3 de junio de 1996. La hora indicada corresponde al horario local de verano.

En la Figura 13 a) los rombos corresponden al $K_{0 \text{ atm}}$ del 24 de marzo de 1995. Los valores del mediodía son para cielo despejado, después de tener lluvia en la mañana (hasta las 9:00 horas) y todo el día anterior. El incremento exponencial del $K_{0 \text{ atm}}$ después de las 16:00 horas está dado por el atardecer con nubes bajas en el horizonte. El 25 de marzo se tuvo cielo despejado y atardecer con nubes bajas.

El 3 de junio se inició con nublado total. El cielo se despejó paulatinamente de las 9:30 a las 11:00 horas, permaneciendo despejado hasta las 17:30 horas. Posteriormente se tuvo bruma.

Como el $K_{0 \text{ atm}}$ varía según las condiciones atmosféricas, se resolvió tomar el valor de 0.3 como un promedio representativo para cielo despejado, y el valor de 1.2 para cielo nublado.

Comúnmente, en Bahía San Quintín hay alta incidencia de nublados durante el verano. De no tomarse en cuenta este factor se tendrían grandes errores en la estimación de la irradiancia. En los trabajos de Millán Núñez (1980) y Lara Lara (1979) no hay registros que indiquen cuáles incubaciones se realizaron con cielo despejado y cuáles con cielo nublado. Por lo que se dedujeron las condiciones de despejado o nublado a partir de los mismos datos de P^B . Para este trabajo se supuso que con cielo despejado los valores que se tienen de P^B deben estar muy cercanos al P_m^B . Las nubes provocan que menor cantidad de irradiancia llegue a la superficie, haciendo que el P^B disminuya y se aleje del P_m^B . Por otro lado, en la zona costera se ha encontrado que el P_m^B y la pendiente α^B presentan alta

covariación (Côté y Platt, 1983). Por lo cual se hizo la suposición de que la relación P^B / α^B debe encontrarse dentro de un cierto intervalo cuando el P^B se aproxime al P_m^B , y apartarse de tal intervalo cuando el P^B se aleje del P_m^B .

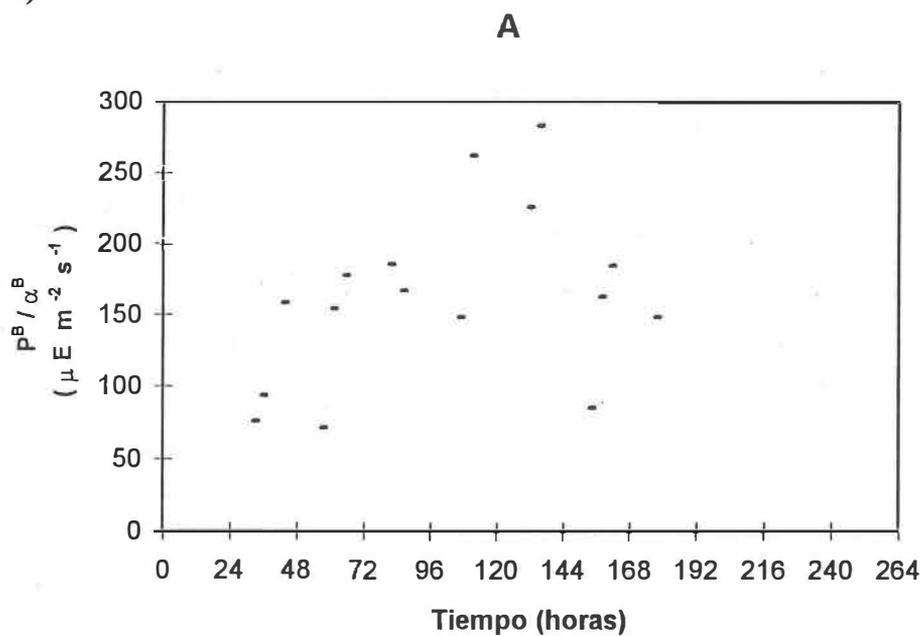
En las Figuras 14 se tiene la relación P^B / α^B en unidades de $\mu E m^{-2} s^{-1}$ calculada para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). Para las estaciones A y B se consideró que los datos de P^B / α^B con valores por debajo de $100 \mu E m^{-2} s^{-1}$ correspondieron a incubaciones realizadas con cielo nublado. Se eliminaron los datos correspondientes a valores de productividad primaria mayores a $50 mg C m^{-3} h^{-1}$, ya que aparecieron como puntos extremos fuera de la tendencia general al mostrar valores de P^B / α^B mayores a $800 \mu E m^{-2} s^{-1}$. Para las estaciones C y D se supuso cielo nublado para las incubaciones con P^B / α^B menor a $70 \mu E m^{-2} s^{-1}$. En la Figura 15 se tienen los datos de P^B / α^B para el trabajo de Lara Lara (1979). Para estos se empleó el mismo criterio para suponer cielo despejado o nublado que el utilizado para la estación A de Millán Núñez (1980).

Con las mediciones de irradiancia descendente en el agua y las del aire se calculó el K_d mediante la relación (15), promediándose los valores para cada tres réplicas. El K_d mostró un comportamiento exponencial negativo en función de la profundidad z . En las Figuras 16 se tienen los valores de K_d para las estaciones A, B, B-C, B-D, C-2, C-3 y D-2.

Las curvas de K_d corresponden a una función de la forma:

$$K_d = K_{d0} + A_0 e^{-az} \quad , \quad (21)$$

a)



b)

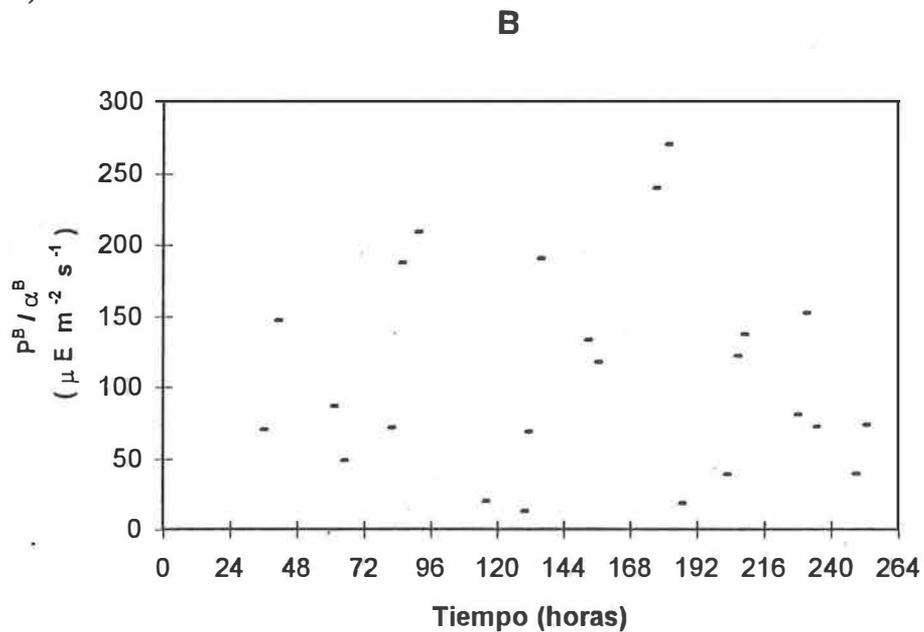
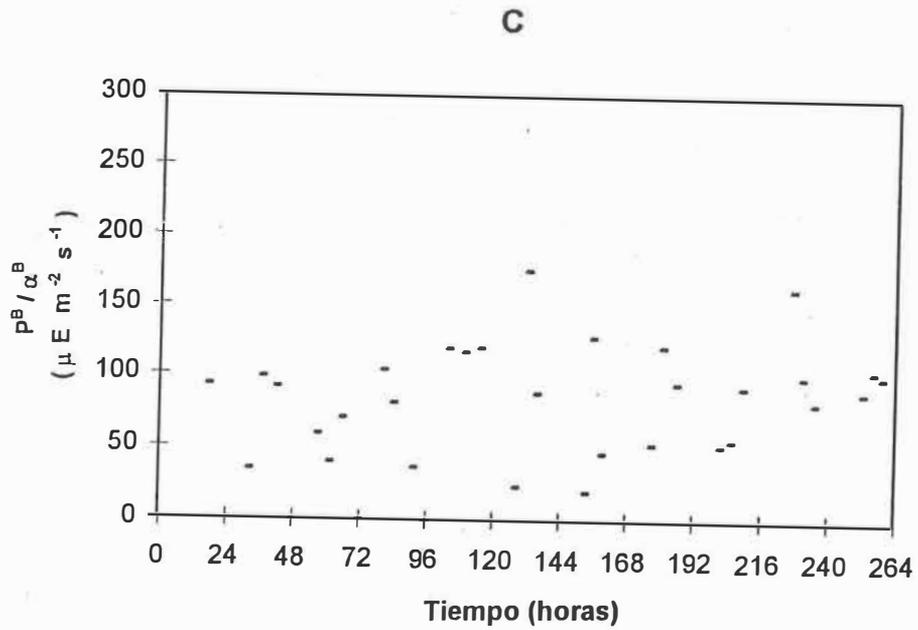


Figura 14. Relación P^B / α^B ($\mu E m^{-2} s^{-1}$) calculada para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). a) Estación A: Boca. b) Estación B: Vértice. Los números marcan la media noche.

c)



d)

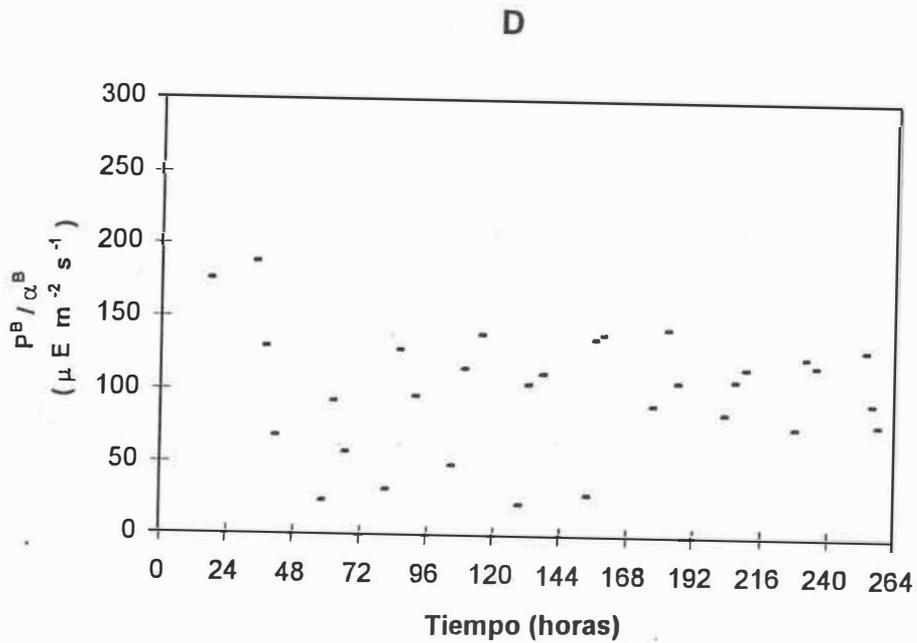


Figura 14 (continuación). Relación P^B / α^B ($\mu E m^{-2} s^{-1}$) calculada para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). c) Estación C: Bahía Falsa. d) Estación D: Bahía San Quintín (Molino Viejo). Los números marcan la media noche.

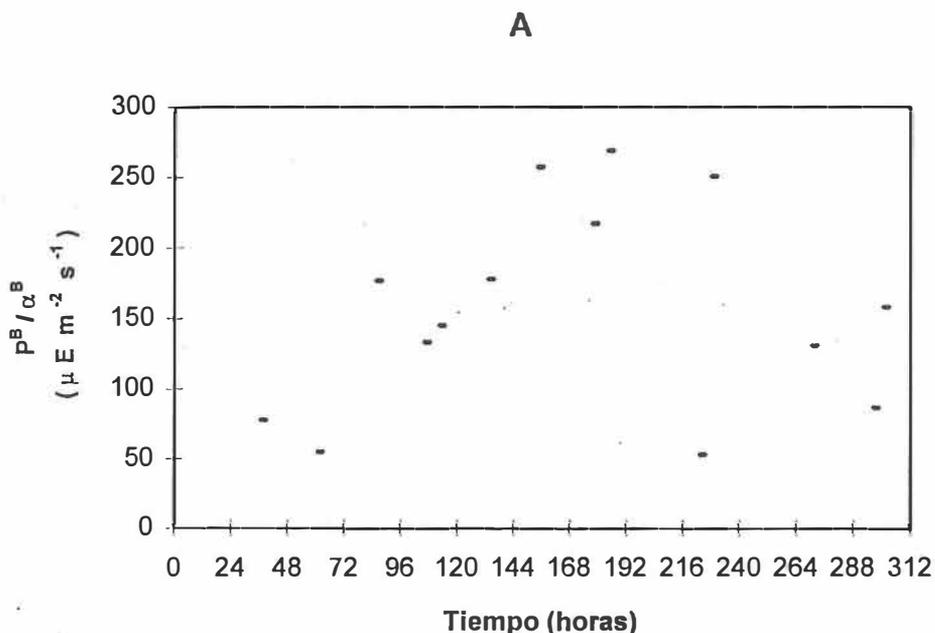


Figura 15. Relación P^B / α^B ($\mu E m^{-2} s^{-1}$) calculada para los datos del trabajo de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna. Los números marcan la media noche.

donde z es la profundidad, A_0 y a son constantes de la curvatura con unidades de m^{-1} si la profundidad se dá en metros, y el K_{d0} es el valor del K_d asintótico. El valor del K_d justo por debajo de la superficie está dado por $K_{d0} + A_0$. Para la estimación de los parámetros de las curvas del K_d se ajustó a las mismas una función de la forma:

$$K_d = b_0 - b_1 x, \quad (22)$$

donde $x = \ln(z)$. De esta manera fue posible calcular las constantes mediante regresión lineal. En las Figuras 16 se muestran las curvas logarítmicas ajustadas, así como las funciones y los coeficientes de determinación correspondientes. Las lecturas en las estaciones A, B, B-C, C-2 y C-3 se tomaron el 25 de marzo de 1995, y las de las estaciones B-D y D-2 se tomaron el 3 de junio de 1995.

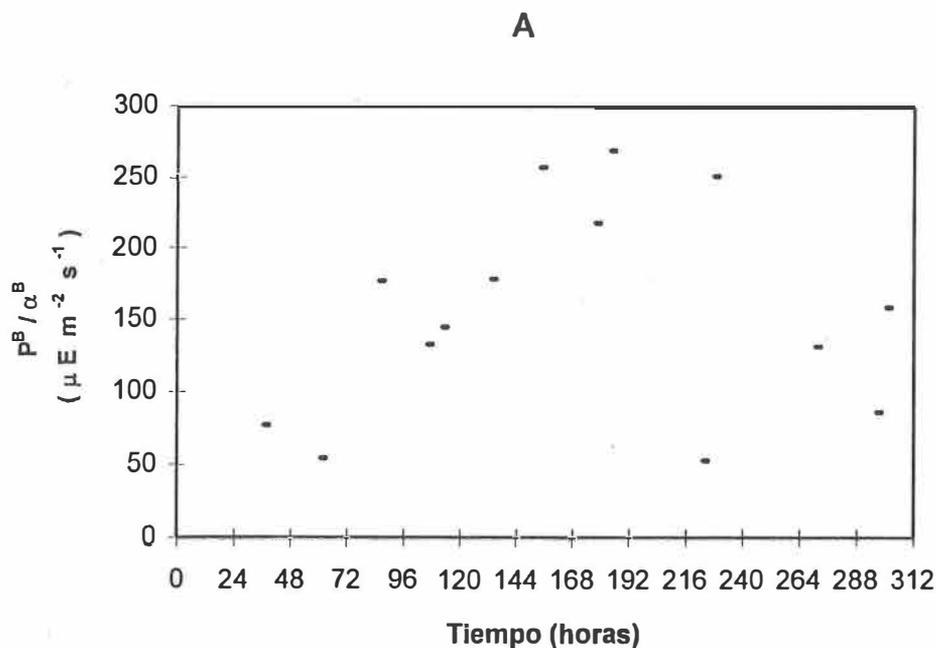


Figura 15. Relación P^B / α^B ($\mu E m^{-2} s^{-1}$) calculada para los datos del trabajo de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna. Los números marcan la media noche.

donde z es la profundidad, A_0 y a son constantes de la curvatura con unidades de m^{-1} si la profundidad se dá en metros, y el K_{d0} es el valor del K_d asintótico. El valor del K_d justo por debajo de la superficie está dado por $K_{d0} + A_0$. Para la estimación de los parámetros de las curvas del K_d se ajustó a las mismas una función de la forma:

$$K_d = b_0 - b_1 x, \quad (22)$$

donde $x = \ln(z)$. De esta manera fue posible calcular las constantes mediante regresión lineal. En las Figuras 16 se muestran las curvas logarítmicas ajustadas, así como las funciones y los coeficientes de determinación correspondientes. Las lecturas en las estaciones A, B, B-C, C-2 y C-3 se tomaron el 25 de marzo de 1995, y las de las estaciones B-D y D-2 se tomaron el 3 de junio de 1995.

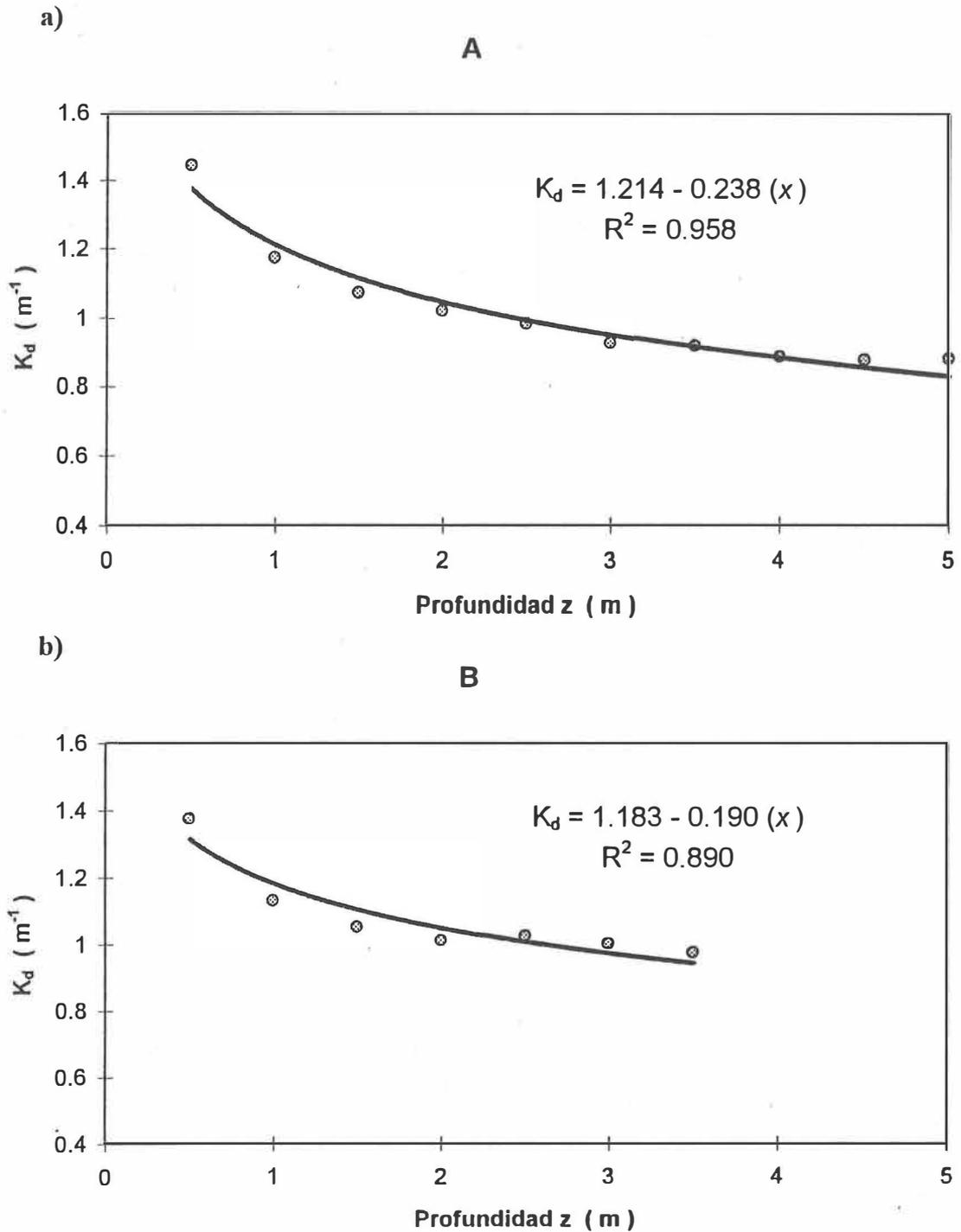


Figura 16. Coeficiente de atenuación de la irradiancia descendente K_d (m^{-1}) calculado para las estaciones de muestreo. a) Estación A: Boca. b) Estación B: Vértice. La curva corresponde a un ajuste de la forma: $K_d = b_0 - b_1 x$, donde $x = \ln(z)$. Se indican las constantes de la función ajustada y su correspondiente R^2 .

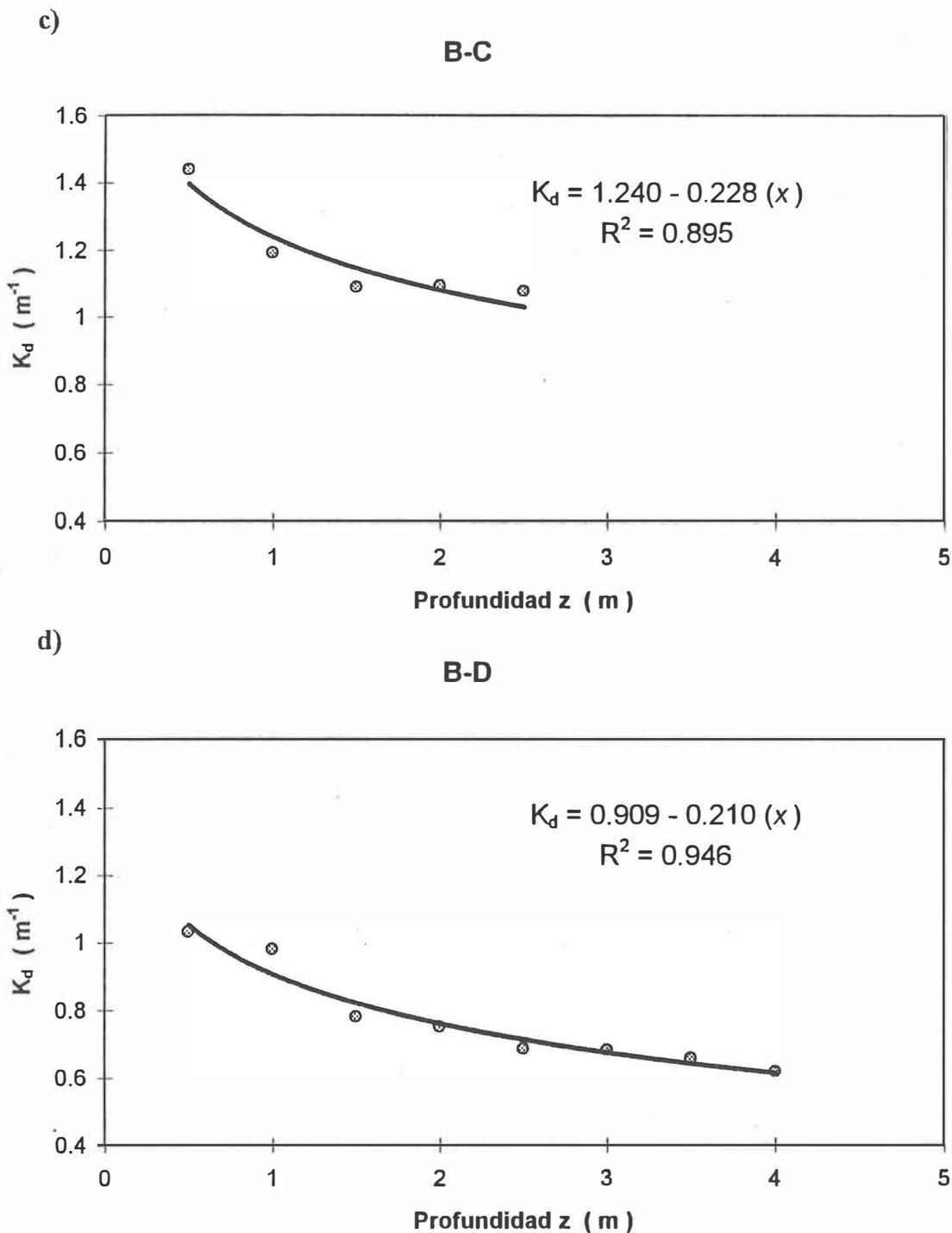


Figura 16 (continuación). Coeficiente de atenuación de la irradiancia descendente K_d (m^{-1}) calculado para las estaciones de muestreo. c) Estación B-C. d) Estación B-D. La curva corresponde a un ajuste de la forma: $K_d = b_0 - b_1 x$, donde $x = \ln(z)$. Se indican las constantes de la función ajustada y su correspondiente R^2 .

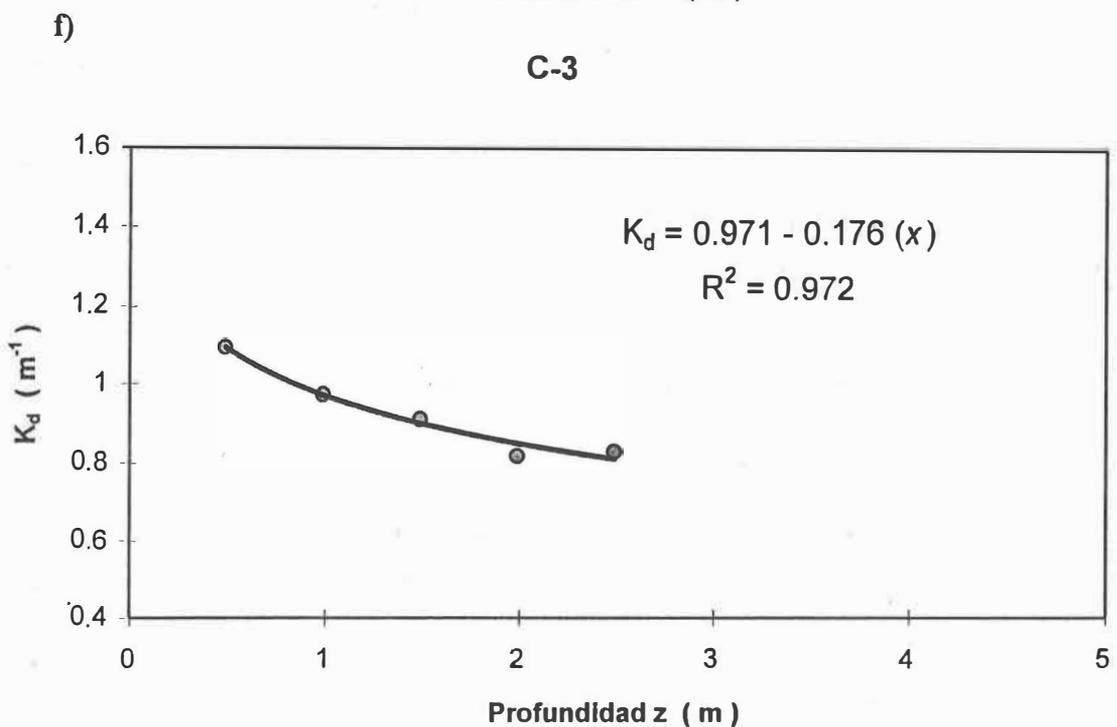
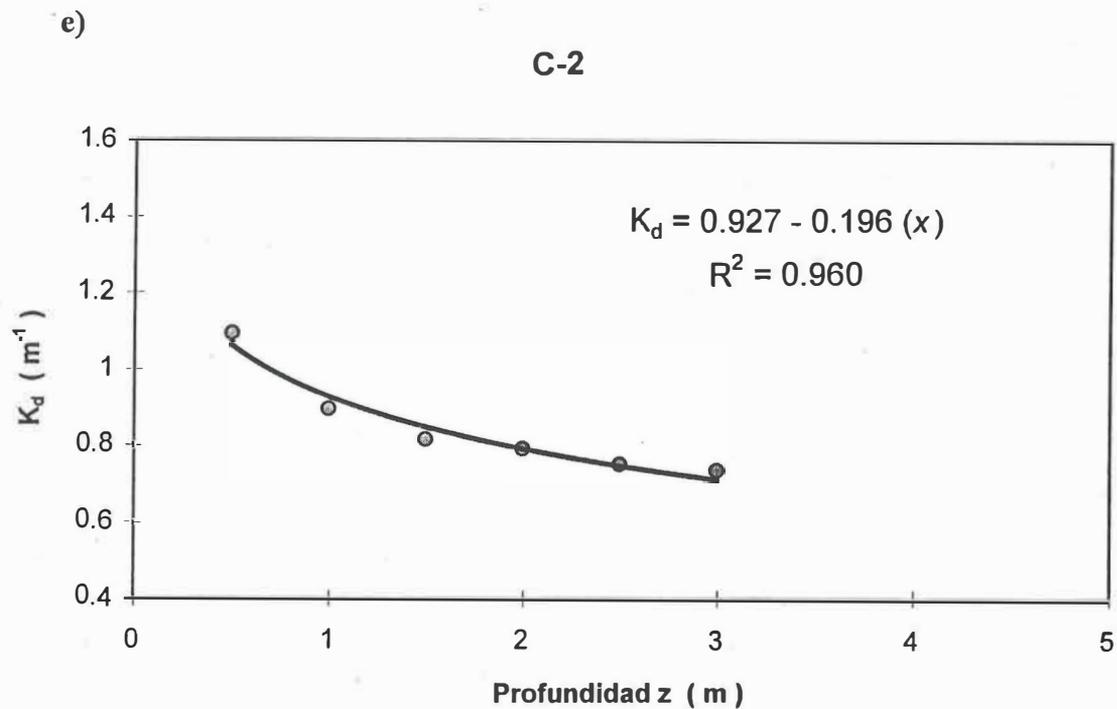


Figura 16 (continuación). Coeficiente de atenuación de la irradiancia descendente K_d (m^{-1}) calculado para las estaciones de muestreo. e) Estación C-2. f) Estación C-3. La curva corresponde a un ajuste de la forma: $K_d = b_0 - b_1 x$, donde $x = \ln(z)$. Se indican las constantes de la función ajustada y su correspondiente R^2 .

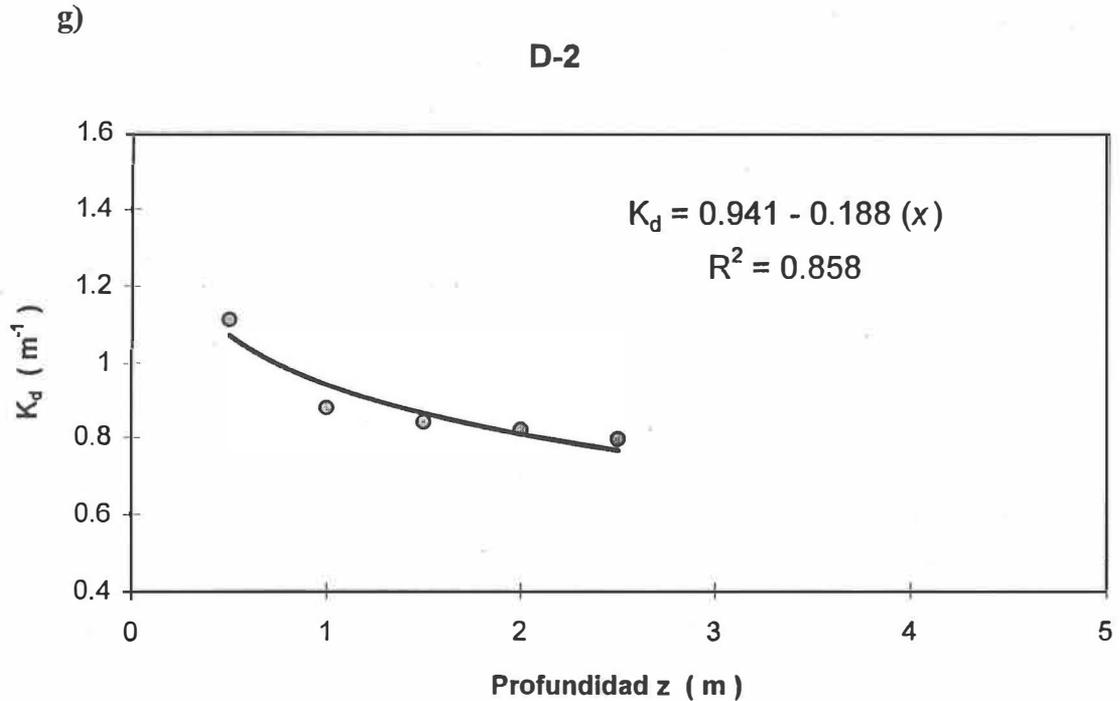


Figura 16 (continuación). Coeficiente de atenuación de la irradiancia descendente $K_d (m^{-1})$ calculado para las estaciones de muestreo. g) Estación D-2. La curva corresponde a un ajuste de la forma: $K_d = b_0 - b_1 x$, donde $x = \ln(z)$. Se indican las constantes de la función ajustada y su correspondiente R^2 .

El análisis estadístico para la función linealizada de K_d contra x se muestra en la Tabla II, donde b_0 es el intercepto y b_1 es la pendiente. Se muestra también el número de observaciones n y el coeficiente de determinación R^2 para la regresión lineal. Las fechas corresponden a la toma de las lecturas. Para cada constante se indica el error estándar, el valor t y el nivel p . Se indica además el límite inferior y el límite superior del intervalo de confianza t para las constantes.

Tabla II. Estadística para los análisis de regresión del coeficiente de atenuación de la irradiancia descendente K_d (m^{-1}) en función de x , ($x = \ln(z)$).

EST. A. 25 mar. $R^2 = 0.958$. $n = 10$.		Err. estd.	Valor t	Nivel p	Lím. inf.	Lím. sup.
Intercepto	1.214	0.018767	64.6628	0.0000	1.17026	1.25684
Pendiente	-0.238	0.017489	-13.5861	0.0000	-0.27794	-0.19726
EST. B. 25 mar. $R^2 = 0.890$. $n = 7$.		Err. estd.	Valor t	Nivel p	Lím. inf.	Lím. sup.
Intercepto	1.183	0.024571	48.1629	0.0000	1.12024	1.24660
Pendiente	-0.190	0.029856	-6.3773	0.0014	-0.26717	-0.11363
EST. B-C. 25 mar. $R^2 = 0.895$. $n = 5$.		Err. estd.	Valor t	Nivel p	Lím. inf.	Lím. sup.
Intercepto	1.240	0.028156	44.0526	0.0000	1.15073	1.329994
Pendiente	-0.228	0.044914	-5.0697	0.0148	-0.37064	-0.08476
EST. B-D. 3 jun. $R^2 = 0.946$. $n = 8$.		Err. estd.	Valor t	Nivel p	Lím. inf.	Lím. sup.
Intercepto	0.909	0.018674	48.6797	0.0000	0.86333	0.95474
Pendiente	-0.210	0.020462	-10.2663	0.0000	-0.26015	-0.15998
EST. C-2. 25 mar. $R^2 = 0.960$. $n = 6$.		Err. estd.	Valor t	Nivel p	Lím. inf.	Lím. sup.
Intercepto	0.927	0.014451	64.1561	0.0000	0.88696	0.96723
Pendiente	-0.196	0.019875	-9.8557	0.0006	-0.25108	-0.14068
EST. C-3. 25 mar. $R^2 = 0.972$. $n = 5$.		Err. estd.	Valor t	Nivel p	Lím. inf.	Lím. sup.
Intercepto	0.971	0.010743	90.3543	0.0000	0.93645	1.00483
Pendiente	-0.176	0.017137	-10.2497	0.0020	-0.23018	-0.12111
EST. D-2. 3 jun. $R^2 = 0.858$. $n = 5$.		Err. estd.	Valor t	Nivel p	Lím. inf.	Lím. sup.
Intercepto	0.941	0.023528	40.0155	0.0000	0.86662	1.01638
Pendiente	-0.188	0.037533	-5.0179	0.0152	-0.30778	-0.06889

Para la constante b_0 se plantearon las siguientes hipótesis:

H_0 : No hay diferencias significativas entre las b_0 ($b_{01} = b_{02} \dots = b_{07}$; $b_{0i} - b_{0j} = 0$).

H_1 : Al menos una b_0 es significativamente diferente a las otras b_0 ($b_{0i} - b_{0j} \neq 0$).

Mediante la comparación de los intervalos de confianza se observa que el intervalo de b_0 para B contiene a los interceptos para A y B-C, mientras que el intervalo de b_0 para D-2 contiene a los interceptos para B-D, C-2 y C-3. Sin embargo, los intervalos de b_0 para A, B y B-C no contienen a los interceptos de B-D, C-2 C-3 y D-2. Esto indica que los interceptos para A, B y B-C no presentan diferencias significativas entre sí, que los interceptos para B-D, C-2, C-3 y D-2 tampoco presentan diferencias significativas entre ellos, y que los interceptos para A, B y B-C son significativamente diferentes a los interceptos para B-D, C-2, C-3 y D-2. Por lo que se rechaza H_0 en favor de H_1 .

De igual forma, para la constante b_1 se plantearon las hipótesis:

H_0 : No hay diferencias significativas entre las b_1 ($b_{11} = b_{12} \dots = b_{17}$; $b_{1i} - b_{1j} = 0$).

H_1 : Al menos una b_1 es significativamente diferente a las otras b_1 ($b_{1i} - b_{1j} \neq 0$).

Al comparar los intervalos de confianza se observa que el intervalo de b_1 para D-2 contiene a las pendientes para todas las estaciones. Por lo que se acepta la H_0 para b_1 . Dado que no hay diferencias significativas entre las pendientes, se tomó para b_1 el valor promedio de 0.2. De esta manera, la relación (22) se reescribe como:

$$K_d = b_0 - 0.2 \text{Ln}(z) \quad (23)$$

Por otra parte, se encontró que el intercepto b_0 para cada estación guarda relación inversa con la lectura correspondiente del disco de Secchi (Z_{SD}). Los valores de b_0 y Z_{SD} para las estaciones en las que se tomó lectura del disco de Secchi se muestran en la Tabla III.

Tabla III. Valores de la lectura del disco de Secchi y del intercepto b_0 de la función $K_d = b_0 - b_1 x$ ($x = \text{Ln}(z)$) para las estaciones de muestreo.

ESTACIÓN	FECHA	n	INTERCEPTO	Z_{SD}
B	25 mar.	7	1.183	2.00
C-3	25 mar.	5	0.971	2.50
D-2	3 jun.	5	0.941	2.50
C-2	25 mar.	6	0.927	2.75
B-D	3 jun.	8	0.909	2.75

En la Figura 16 a) se observa que de los 0.5m a los 4.5m la curva logarítmica casi toca a todos los puntos de K_d . Se supuso que para un cierto intervalo de profundidades la relación (23) debe ser equivalente a la exponencial negativa (21). Si se aplican las conclusiones obtenidas para el ajuste logarítmico a la relación (21), se les puede dar la interpretación de que la curvatura de la exponencial no varía significativamente para los valores del K_d encontrados, mientras que la variación se presenta en los valores del K_{d0} y está en función del inverso de Z_{SD} . A partir de estas consideraciones, las constantes A_0 y a se dedujeron algebraicamente de la relación (23) mediante el procedimiento siguiente:

Para un cierto intervalo de profundidades, se supone que:

$$b_0 - 0.2 \text{ m}^{-1} \text{Ln} (z \text{ m}^{-1}) = K_{d0} + A_0 e^{-az} . \quad (24)$$

$$b_0 - K_{d0} = A_0 e^{-az} + 0.2 \text{ m}^{-1} \text{Ln} (z \text{ m}^{-1}) . \quad (25)$$

Dando valores a z en (25) :

$$z = 1 \text{ m}, \quad b_0 - K_{d0} = A_0 e^{-a} . \quad (26)$$

$$z = 2 \text{ m}, \quad b_0 - K_{d0} = A_0 e^{-2a} + 0.2 \text{ m}^{-1} \text{Ln} (2) . \quad (27)$$

$$z = 3 \text{ m}, \quad b_0 - K_{d0} = A_0 e^{-3a} + 0.2 \text{ m}^{-1} \text{Ln} (3) . \quad (28)$$

$$z = 4 \text{ m}, \quad b_0 - K_{d0} = A_0 e^{-4a} + 0.2 \text{ m}^{-1} \text{Ln} (4) . \quad (29)$$

De (26) y (27):

$$A_0 e^{-a} = A_0 e^{-2a} + 0.2 \text{ m}^{-1} \text{Ln} (2) .$$

$$A_0 e^{-a} - A_0 e^{-2a} = 0.2 \text{ m}^{-1} \text{Ln} (2) .$$

$$A_0 = \frac{0.2 \text{ m}^{-1} \text{Ln} (2)}{e^{-a} - e^{-2a}} . \quad (30)$$

De (28) y (29):

$$A_0 e^{-3a} + 0.2 \text{ m}^{-1} \text{Ln} (3) = A_0 e^{-4a} + 0.2 \text{ m}^{-1} \text{Ln} (4) .$$

$$A_0 e^{-3a} - A_0 e^{-4a} = 0.2 \text{ m}^{-1} \text{ Ln}(4) - 0.2 \text{ m}^{-1} \text{ Ln}(3) .$$

$$A_0 = 0.2 \text{ m}^{-1} \frac{\text{Ln}(4) - \text{Ln}(3)}{e^{-3a} - e^{-4a}} . \quad (31)$$

De (30) y (31):

$$0.2 \text{ m}^{-1} \frac{\text{Ln}(2)}{e^{-a} - e^{-2a}} = 0.2 \text{ m}^{-1} \frac{\text{Ln}(4) - \text{Ln}(3)}{e^{-3a} - e^{-4a}} .$$

$$(\text{Ln}(2))(e^{-3a} - e^{-4a}) = (\text{Ln}(4) - \text{Ln}(3))(e^{-a} - e^{-2a}) .$$

$$\frac{\text{Ln}(2)}{\text{Ln}(4) - \text{Ln}(3)} (e^{-3a} - e^{-4a}) = e^{-a} - e^{-2a} .$$

Dividiendo entre e^{-a} :

$$2.40942084 (e^{-2a} - e^{-3a}) = 1 - e^{-a} . \quad (32)$$

Haciendo $x = e^{-a}$:

$$-2.40942084 x^3 + 2.40942084 x^2 + x - 1 = 0 . \quad (33)$$

Soluciones para (33):

$$x_1 = 1, \quad x_2 = 0.64423404, \quad x_3 = -0.64423404 .$$

Como $x = e^{-a}$, $-a = \text{Ln}(x)$, por lo que:

$$a_1 = 0, a_2 = 0.439693202, a_3 \text{ no existe.}$$

El valor de a es 0.439693202 y se redondeará a 0.44. De (30) tenemos:

$$A_0 = \frac{0.2 \text{ m}^{-1} \text{ Ln}(2)}{e^{-0.44} - e^{-0.88}}$$

$$A_0 = 0.603699297 \text{ m}^{-1}$$

Redondeando A_0 a 0.6 m^{-1} , se tiene que la ecuación para el K_d es:

$$K_d = K_{d0} + 0.6 \text{ m}^{-1} e^{-(0.44 \text{ m}^{-1})z} \quad (34)$$

Como el K_{d0} varía en función del inverso de Z_{SD} , se planteó que el producto de K_{d0} por Z_{SD} debe ser igual a una constante C_0 . Esto es, de manera similar a (16):

$$K_{d0} = C_0 / Z_{SD}$$

Para la estimación del valor de C_0 se utilizaron los valores de K_d de las estaciones donde se tomó lectura del disco de Secchi. Se restó a cada punto de K_d el valor dado por $0.6 \text{ m}^{-1} e^{-(0.44 \text{ m}^{-1})z}$ para cada profundidad z y el resultado se multiplicó por su respectivo valor de Z_{SD} . De esta manera se obtuvo un valor de C_0 para cada punto de K_d . En la Tabla IV se muestran las medias para C_0 por estación, sus desviaciones estándar y los límites de los intervalos de confianza t para las medias.

Tabla IV. Medias y desviaciones estándar para C_0 por estación y límites inferior y superior de los intervalos de confianza t para las medias ($C_0 = K_d Z_{SD}$).

ESTACIÓN	FECHA	n	Media	Desv. est.	Lím. inf.	Lím. sup.
B	25 mar.	7	1.535	0.108	1.4347	1.6350
B-D	3 jun.	8	1.434	0.116	1.3372	1.5309
C-2	25 mar.	6	1.513	0.110	1.3976	1.6288
C-3	25 mar.	5	1.497	0.057	1.4260	1.5684
D-2	3 jun.	5	1.416	0.134	1.2491	1.5828

Según la relación (16) el K_d es igual a 1.44 por el inverso de Z_{SD} . Por lo que para C_0 se plantearon las siguientes hipótesis:

H_0 : No hay diferencias significativas entre las C_0 . Para todas las estaciones el valor de C_0 es igual a 1.44 ($C_{01} = C_{02} \dots = C_{05} = 1.44, C_{0i} - C_{0j} = 0$).

H_1 : Al menos una C_0 es significativamente diferente a las otras C_0 ($C_{0i} - C_{0j} \neq 0$).

En la Tabla IV se puede observar que el intervalo de confianza de C_0 para C-2 contiene a las medias de C_0 para las otras estaciones. Esto indica que no hay diferencias significativas entre las medias de C_0 . Además dentro de los intervalos de confianza de C_0 para cada estación está comprendido el valor de 1.44. Por lo que se acepta la hipótesis nula. Dado que el valor de C_0 es 1.44, de (34) y (35) se tiene:

$$K_d = 1.44 / Z_{SD} + 0.6 \text{ m}^{-1} e^{-(0.44 \text{ m}^{-1})z} \quad (36)$$

Empleando la relación de $1.44 / Z_{SD}$ para la asíntota K_d fue posible aplicar regresión no lineal para corroborar los valores de A_0 y a para las estaciones donde se tomó lectura del disco de Secchi. Los valores así encontrados para A_0 y a se muestran en la Tabla V junto con el correspondiente R^2 . El valor promedio para A_0 fue de 0.650 m^{-1} y para a fue de 0.445 m^{-1} , y se consideró que lo anterior confirmaba la relación (36).

Tabla V. Valores de A_0 (m^{-1}) y a (m^{-1}) obtenidos mediante la aplicación de regresión no lineal a la relación $K_d = 1.44 / Z_{SD} + A_0 e^{-az}$ para las estaciones donde se registró lectura de disco de Secchi. Se indica el R^2 correspondiente.

ESTACIÓN	FECHA	n	R^2	A_0	a
B	25 mar.	7	0.807	0.680	0.350
B-D	3 jun.	8	0.938	0.667	0.513
C-2	25 mar.	6	0.909	0.655	0.446
C-3	25 mar.	5	0.957	0.621	0.415
D-2	3 jun.	5	0.829	0.625	0.501

Mediante la relación (36) es posible calcular el valor de K_d para cada profundidad z en función de la lectura del disco de Secchi Z_{SD} . En los trabajos de Lara Lara (1979) y Millán Núñez (1980) no se reportaron las lecturas del disco de Secchi necesarias para estimar el K_d utilizando (36). Sin embargo, sí hay registros de series de altura de marea. Por lo que se utilizaron los intervalos de marea, que son la diferencia entre la altura de marea máxima y mínima para cada día, para a su vez estimar Z_{SD} .

Para relacionar Z_{SD} con los intervalos de marea, se tomaron del trabajo de Silva Cota (1983) los registros de Z_{SD} para la boca de la laguna y para Molino Viejo junto con la correspondiente serie de tiempo de altura de marea. A partir del barrido de la Figura 6 se restó de la altura de marea máxima la altura de marea mínima para cada día para obtener los intervalos de marea. Se aplicó regresión lineal para tener la Z_{SD} en función del intervalo de marea de la forma:

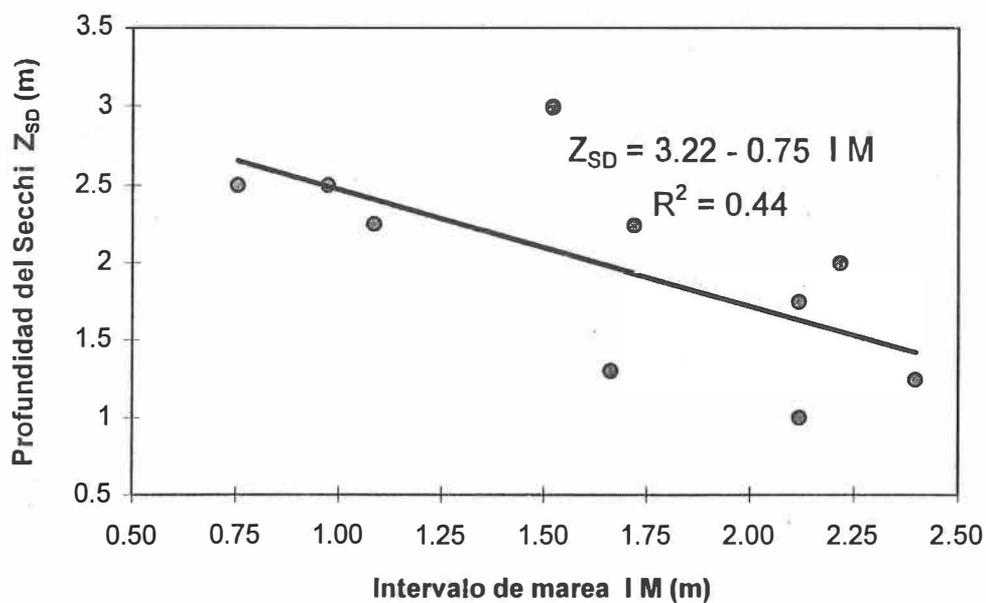
$$Z_{SD} = c_1 + c_2 IM \quad , \quad (37)$$

donde c_1 y c_2 son las constantes de la regresión (c_1 en m y c_2 en m^{-1}), e IM es el intervalo de marea en metros. En las Figuras 17 se muestran las relaciones encontradas entre Z_{SD} e intervalos de marea para la Boca y Molino Viejo (estaciones A y D) con el correspondiente R^2 para los datos del trabajo de Silva Cota (1983).

Para la estación A no se encontró un R^2 satisfactorio. Por lo que en vez de utilizar una relación como (37) se aplicaron promedios para estimar el Z_{SD} . Para intervalos de marea menores a 1.25 m (mareas muertas) se tomó el valor de 2.5 m para Z_{SD} . Para los intervalos de marea comprendidos entre 1.25 m y 2 m se usó para Z_{SD} el valor de 2 m. A los intervalos de marea mayores a 2 m (mareas vivas) se les asignó el valor de 1.5 m para Z_{SD} . Estos promedios se aplicaron también para estimar la Z_{SD} de la estación B, dado que el vértice de la laguna presenta condiciones de dispersión de los materiales similares a la boca (Monreal Gómez, 1980).

a)

A



b)

D

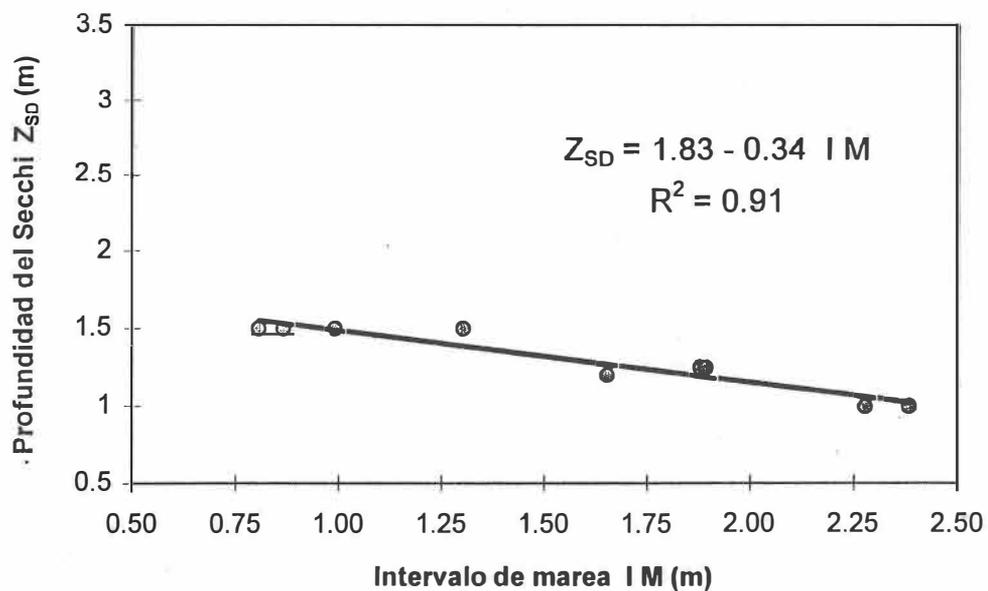


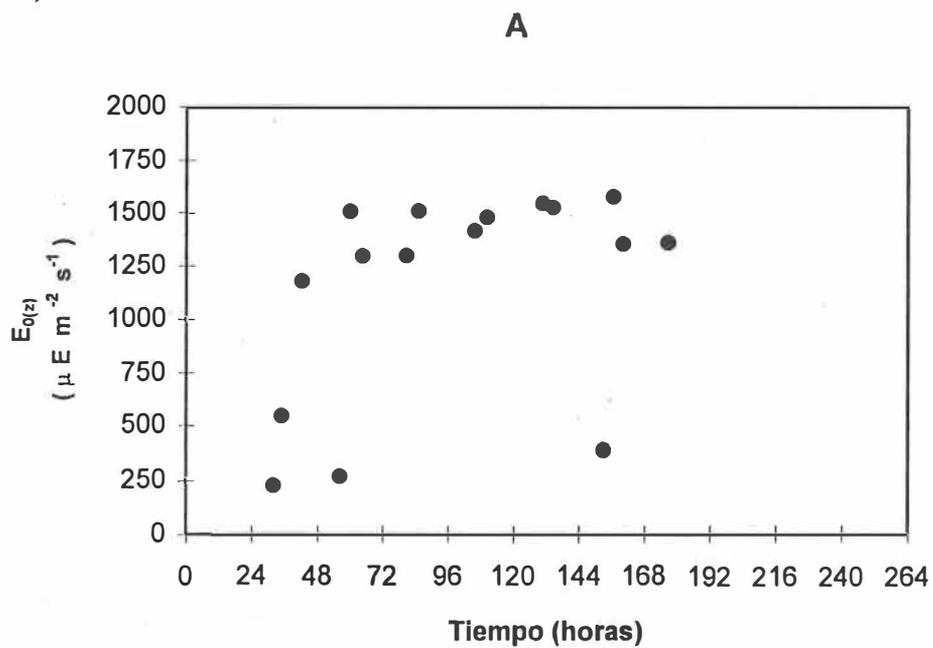
Figura 17. Relación entre las lecturas del disco de Secchi Z_{SD} (m^{-1}) e intervalos de marea IM (m) para los datos del trabajo de Silva Cota (1983). a) Estación Boca (A). b) Estación Molino Viejo (D). Se indican las constantes de la recta ajustada y su correspondiente R^2 .

En la estación D se tuvo para (37) un R^2 de 0.91. El valor encontrado para c_1 fue de 1.83 m y para c_2 fue de 0.34 m^{-1} . Para la estación C no se tienen registros de Z_{SD} . La estación C es muy somera, lo que no permite tomar lecturas del disco de Secchi. Por lo que para deducir el K_d se empleó una lectura de irradiancia tomada en la estación C el 25 de marzo de 1995 a 0.5 m de profundidad. Del K_d obtenido se calculó mediante (36) la Z_{SD} que correspondería al K_d encontrado a esa profundidad. De las tablas de marea del CICESE para el área de estudio se obtuvo el intervalo de marea correspondiente a la toma de la lectura. Con esto se tuvo un punto para la relación entre Z_{SD} e $I M$ para la estación C. Tomando este punto y la pendiente c_2 para la estación D se construyó la recta (37) para la estación C, obteniéndose los valores de 3.48 m para c_1 y 0.34 m^{-1} para c_2 .

Con las anteriores relaciones entre Z_{SD} e $I M$ se estimaron las Z_{SD} para las incubaciones de Millán Núñez (1980) y Lara Lara (1979) a partir del barrido de las Figuras 7 y 8. Se emplearon las estimaciones de Z_{SD} para a su vez estimar el K_d correspondiente a cada incubación mediante (36).

Finalmente, se estimó la irradiancia incidente sobre la superficie para los datos de las incubaciones de Millán Núñez (1980) y Lara Lara (1979) mediante las estimaciones de los $K_{0 \text{ atm}}$ correspondientes y utilizando las relaciones (8), (9), (11), (12), (13) y (17). Con el valor de $E_{0(S)}$, y suponiendo $K_0 = K_d$, se obtuvo el valor de la irradiancia a la profundidad z mediante (18). Los valores de $E_{0(z)}$ calculados para los trabajos de Millán Núñez (1980) y Lara Lara (1979) se muestran en las Figuras 18 y 19 respectivamente.

a)



b)

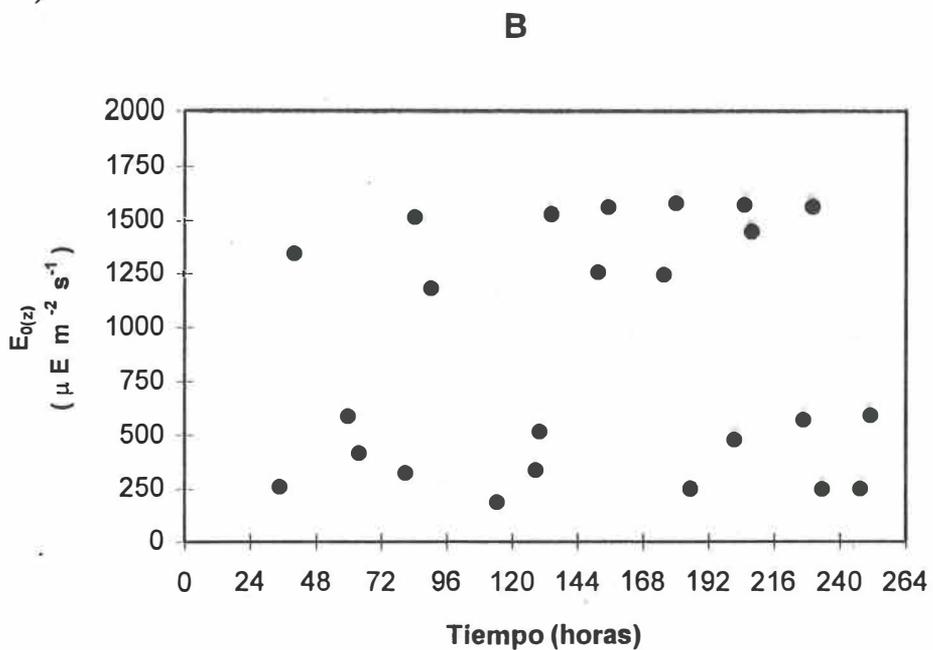


Figura 18. Irradiancia a la profundidad z $E_{0(z)}$ ($\mu E m^{-2} s^{-1}$) calculada para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). a) Estación A: Boca. b) Estación B: Vértice. Los números marcan la media noche.

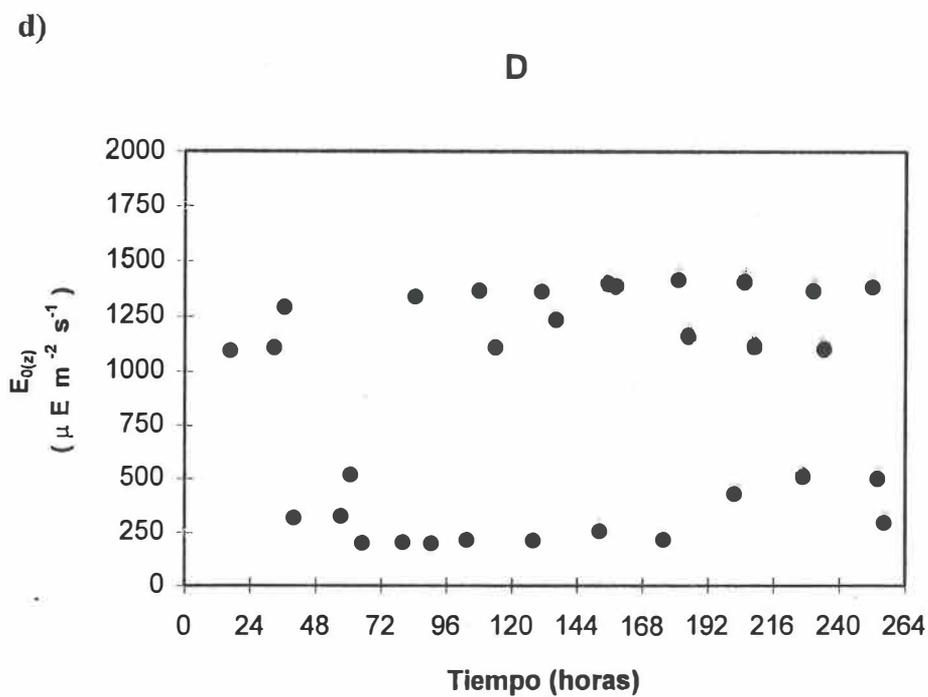
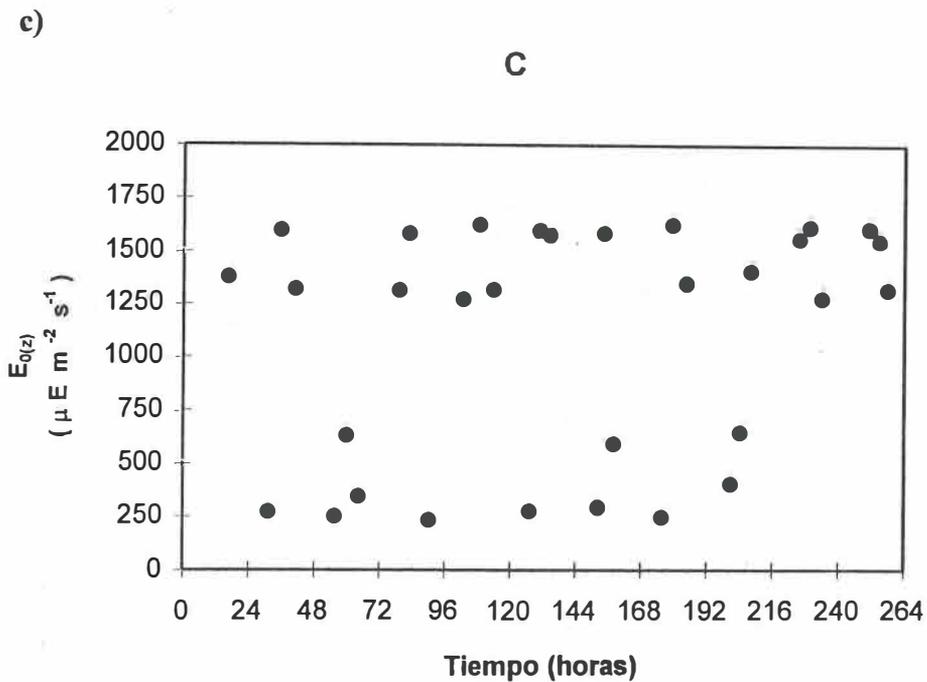


Figura 18 (continuación). Irradiancia a la profundidad z $E_{0(z)}$ ($\mu E m^{-2} s^{-1}$) calculada para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). c) Estación C: Bahía Falsa. d) Estación D: Bahía San Quintín (Molino Viejo). Los números marcan la media noche.

a)

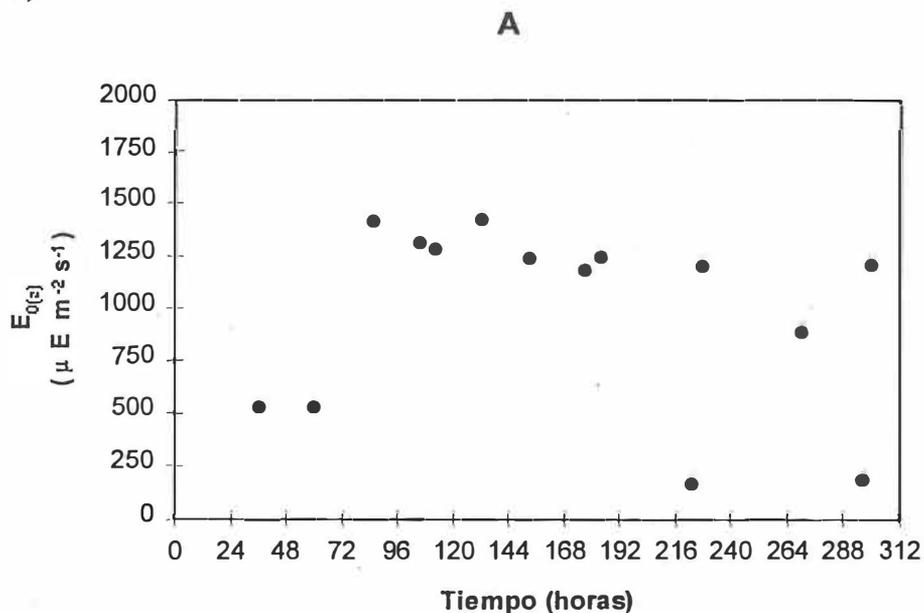


Figura 19. Irradiancia a la profundidad z $E_{0(z)}$ ($\mu E m^{-2} s^{-1}$) calculada para los datos del trabajo de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna. Los números marcan la media noche.

III.3. VALIDACIÓN DEL MODELO.

Una vez estimada la pendiente α^B y la irradiancia $E_{0(z)}$, se buscó entre los modelos propuestos aquel en el que se obtuviera un ajuste satisfactorio.

En los modelos del tipo que se presentan en las relaciones (1), (2) y (3), P_m^B y α^B son parámetros. Sin embargo, para este trabajo la pendiente α^B , calculada a partir del a_{fito} y de B , se encontró comprendida dentro de un amplio intervalo (Figs. 11 y 12), por lo que se

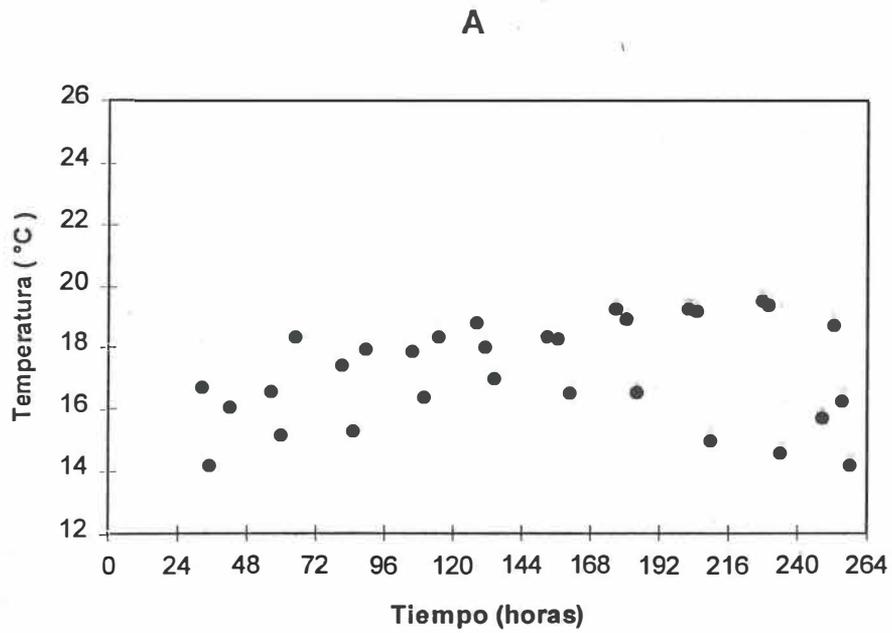
consideró como variable. Dada la covariación del P_m^B y α^B (Côté y Platt, 1983), si se considera a α^B variable, el P_m^B también es variable y puede expresarse en función de α^B .

Se probaron modificaciones a los modelos (1) y (3) proponiendo el P_m^B en función de α^B de distintas formas. Sin embargo, con ninguno de los modelos se obtuvieron ajustes satisfactorios. Los sesgamientos de los modelos probados evidenciaron que hacia falta una variable para el modelo.

Eppley (1972) mencionó que debía considerarse la variación del P_m^B con la temperatura para la modelación de la fotosíntesis en el mar. Para el presente trabajo se encontró que la temperatura era la variable necesaria para obtener un modelo con ajuste satisfactorio. Los datos de temperatura para las incubaciones de Millán Núñez (1980) y Lara Lara (1979) se obtuvieron por barrido de los termogramas que se localizan en sus respectivos trabajos.

El tiempo de incubación para el trabajo de Millán Núñez (1980) fue de una hora. Como la hora indicada en las figuras es para la mitad de cada incubación, además de la temperatura para cada punto se ubicó la correspondiente a 30 minutos antes y después para tener la temperatura al inicio y al final de las incubaciones. Los promedios de las temperaturas del inicio, de la mitad y del final para cada incubación fueron los datos empleados para el modelo, estos datos se muestran en las Figuras 20. Para el trabajo de Lara Lara (1979) el tiempo de incubación varió de 1.5 a 5 horas, por lo que sólo se tomaron

a)



b)

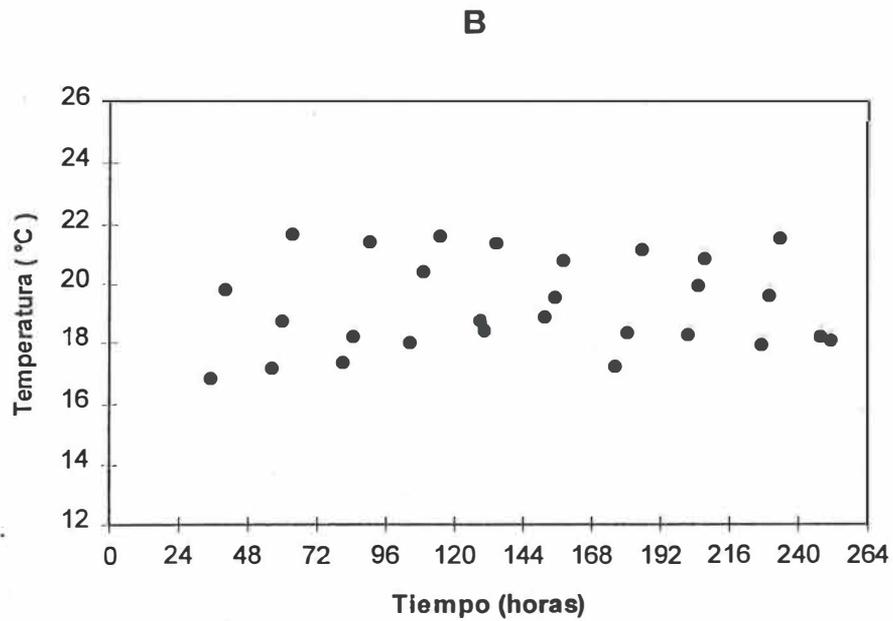
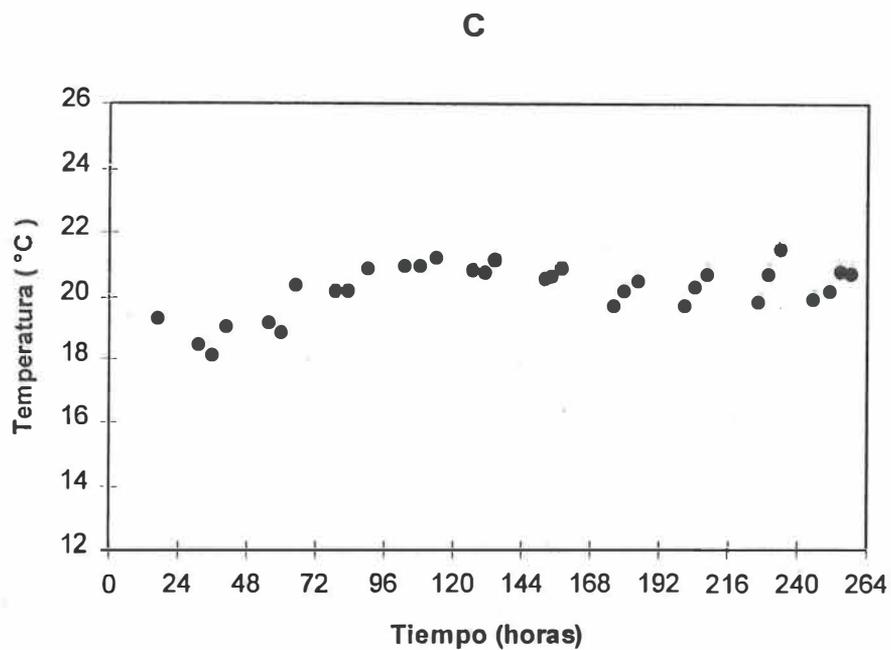


Figura 20. Datos de temperatura (°C) para las incubaciones de Millán Núñez (1980).
 a) Estación A: Boca. b) Estación B: Vértice. Los números marcan la media noche.

c)



d)

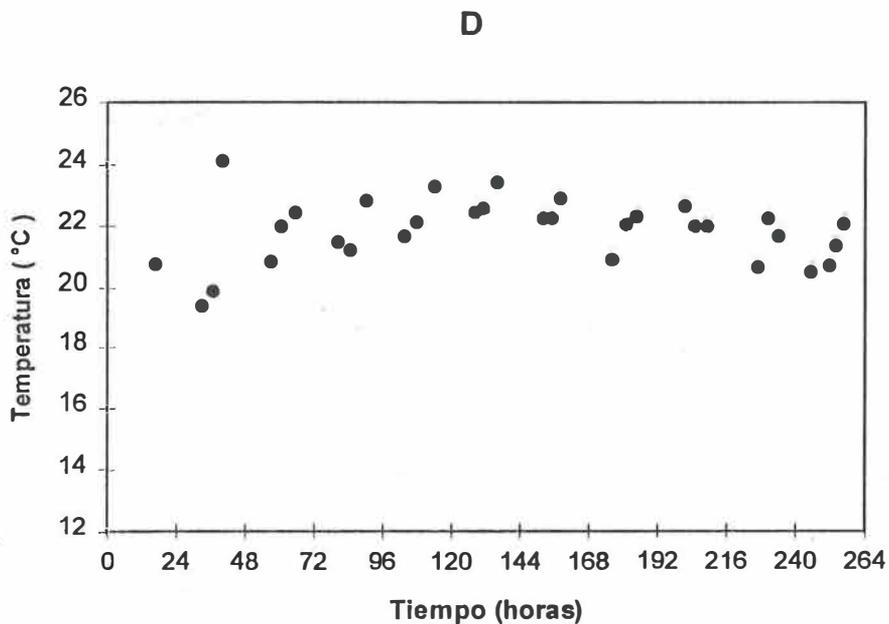


Figura 20 (continuación). Datos de temperatura (°C) para las incubaciones de Millán Núñez (1980). c) Estación C: Bahía Falsa. d) Estación D: Bahía San Quintín (Molino Viejo). Los números marcan la media noche.

a)

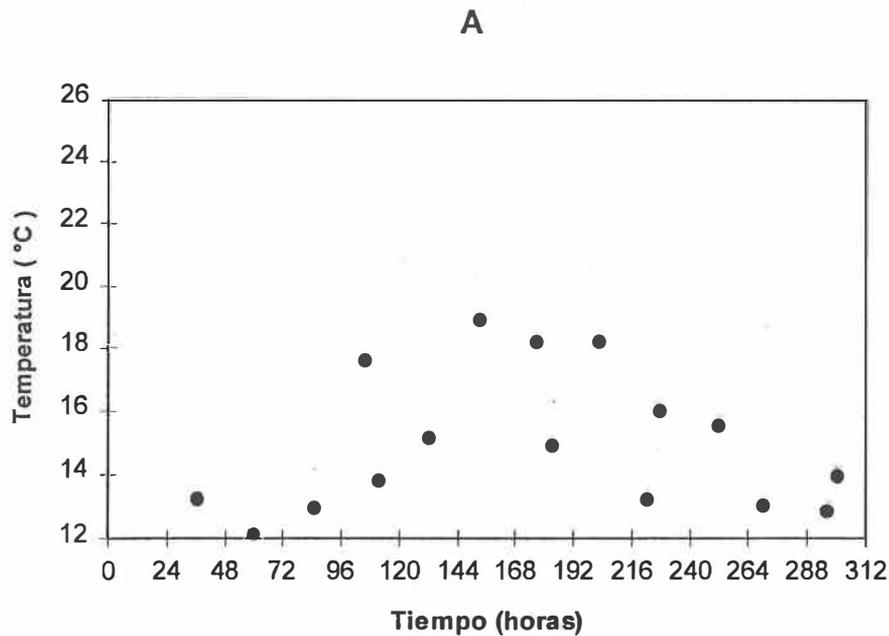


Figura 21. Datos de temperatura (°C) para las incubaciones de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna. Los números marcan la media noche.

los puntos de temperatura para la hora de cada dato que corresponde a la mitad de cada incubación, los datos se muestran en la Figura 21.

En el modelo propuesto se expresó el P_m^B en función de la temperatura y de α^B . Por una parte, se planteó que, manteniendo α^B constante, la respuesta promedio para el P_m^B de la comunidad fitoplanctónica a la temperatura T puede representarse con una ecuación cuadrática. Esto es:

$$P_m^B = A T^2 + B T + C , \quad (38)$$

donde A , B y C son parámetros. Por otro lado, a temperatura constante se representó el P_m^B en función del valor de α^B como una exponencial negativa. Combinando la respuesta del P_m^B a la temperatura y al α^B se formuló la siguiente expresión:

$$P_m^B = (A T^2 + B T + C) (1 - \exp(-D \alpha^B)) . \quad (39)$$

Las unidades en las que se expresó A fueron $\text{mg C (mg clor } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-2}$, de B fueron $\text{mg C (mg clor } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$ y para C fueron $\text{mg C (mg clor } \underline{a})^{-1} \text{ h}^{-1}$. D es también un parámetro que se dio en unidades de $\text{mg clor } \underline{a} (\text{mg C})^{-1} \mu\text{E m}^{-2} \text{ h s}^{-1}$. Estos parámetros sólo deben aplicarse para los intervalos de temperatura de los cuales se obtuvieron.

La ecuación (39) para el P_m^B se combinó con el modelo de Smith (1936), el cual se muestra en (1). Si en la relación (1) se sustituye la irradiancia descendente E_d por la irradiancia escalar a la profundidad z $E_{0(z)}$ se tiene:

$$P^B = \frac{P_m^B \alpha^B E_{0(z)}}{(P_m^B{}^2 + \alpha^B{}^2 E_{0(z)}{}^2)^{1/2}} . \quad (40)$$

Multiplicando al dividendo y al divisor por $(P_m^B)^{-1}$ se obtiene:

$$P^B = \frac{\alpha^B E_{0(z)}}{[1 + \{ \alpha^B E_{0(z)} / P_m^B \}^2]^{1/2}} . \quad (41)$$

Sustituyendo a P_m^B por (39) en (41):

$$P^B = \frac{\alpha^B E_{0(z)}}{[1 + \{ \alpha^B E_{0(z)} / P_m^B (AT^2 + BT + C) (1 - \exp(-D \alpha^B)) \}^2]^{1/2}} \quad (42)$$

La relación (42) constituye el modelo para estimar la razón de asimilación en el presente trabajo. Sustituyendo P^B por P/B y despejando P se obtiene el modelo empleado para estimar la productividad primaria:

$$P = \frac{\alpha^B B E_{0(z)}}{[1 + \{ \alpha^B E_{0(z)} / P_m^B (AT^2 + BT + C) (1 - \exp(-D \alpha^B)) \}^2]^{1/2}} \quad (43)$$

donde B es la biomasa de fitoplancton representada por la concentración de clorofila a (no debe confundirse con el parámetro B del modelo). Con los datos obtenidos a partir del trabajo de Millán Núñez (1980) se validaron los dos modelos mediante regresión no lineal. Para el ajuste se retiraron los puntos extremos que alteraran la normalidad de alguno de los modelos. Los parámetros A , B , C y D obtenidos para las cuatro estaciones de muestreo, el número de datos utilizados y el porcentaje de variancia explicada por el modelo ($\%R^2$) se muestran en la Tabla VI. En lo sucesivo se designará al modelo en (42) como Razón de Asimilación y al modelo en (43) como Productividad.

Para considerar válidos los ajustes se verificó que hubiera normalidad en los modelos, que al graficar los valores predichos contra los observados los puntos cayeran cercanos a una recta, y que no se observara alguna tendencia en los residuales. En las

Figuras 22 se tienen las gráficas de probabilidad normal de los residuales de los dos modelos para las cuatro estaciones de muestreo. En las Figuras 23 están los valores predichos contra los observados. En las Figuras 24 se muestran los valores predichos contra los residuales. En las Figuras 23 y 24 se muestran las constantes de las rectas ajustadas a los valores predichos contra los observados y a los valores predichos contra los residuales respectivamente, así como su coeficiente de correlación. Las bandas a cada lado de las rectas indican intervalos de confianza al 95%.

Tabla VI. Parámetros *A*, *B*, *C* y *D* para los modelos de Razón de Asimilación y Productividad obtenidos para las cuatro estaciones de muestreo. Se indica el número de datos utilizados y el porcentaje de variancia explicada por cada modelo (% R^2).

EST.	MODELO	n	% R^2	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D</i>
A	R. de Asim.	12	68.70	-0.84458	28.3846	-227.347	42.03045
	Prod.		76.92	-0.73130	24.5577	-196.606	77.52780
B	R. de Asim.	16	86.74	309.921	-5031.64	4724.15	0.004987
	Prod.		69.83	799.476	-20804.2	139237	0.003115
C	R. de Asim.	22	72.01	-80.920	792.032	3533.26	0.006586
	Prod.		51.10	176.379	-2622.50	-2179.97	0.004989
D	R. de Asim.	24	66.58	-187.45	4564.26	18640.6	0.004312
	Prod.		54.80	-33.760	4475.26	-103671	0.005410

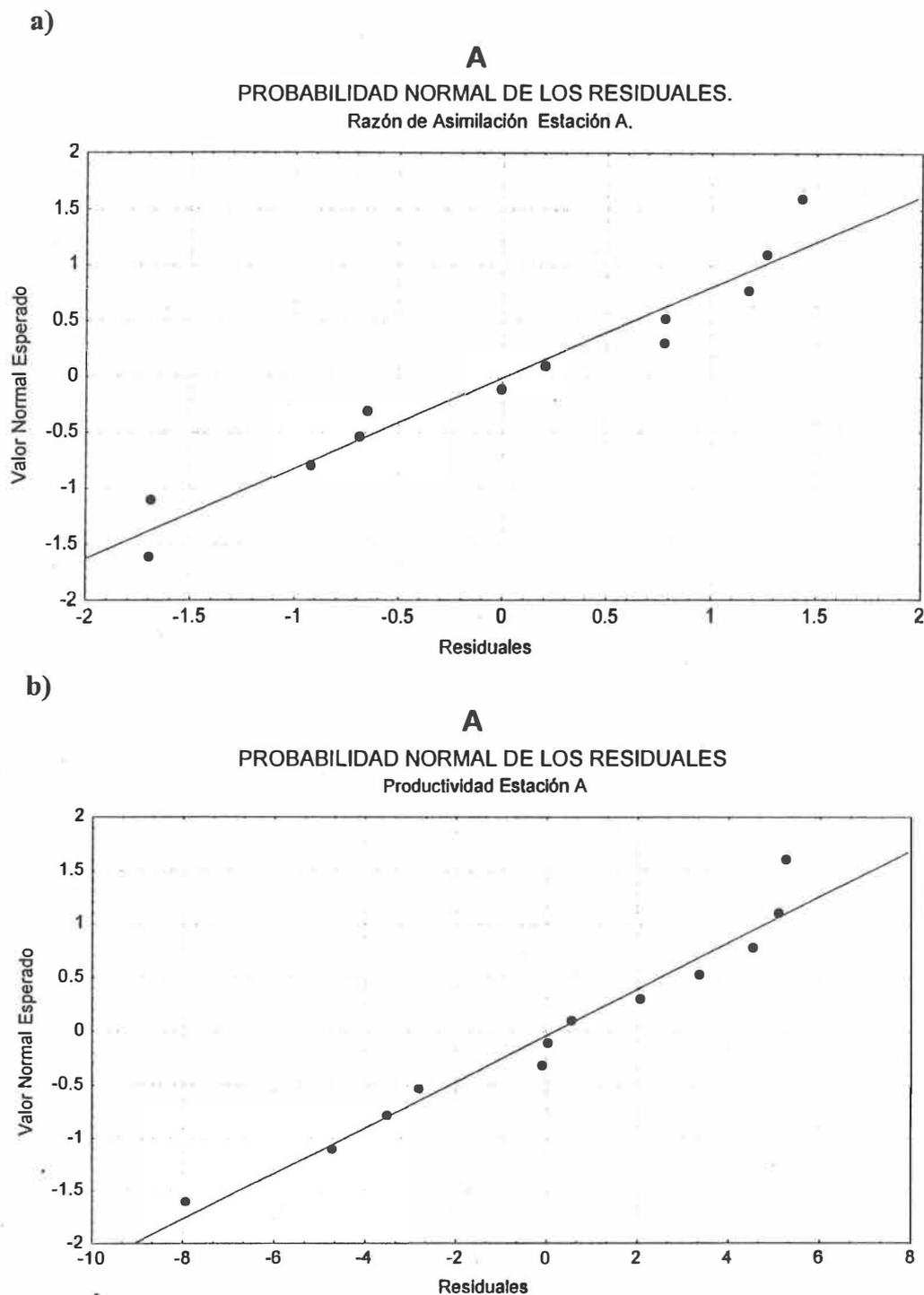


Figura 22. Probabilidad normal de los residuales de los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). a) Razón de Asimilación para la Estación A: Boca. b) Productividad para la Estación A.

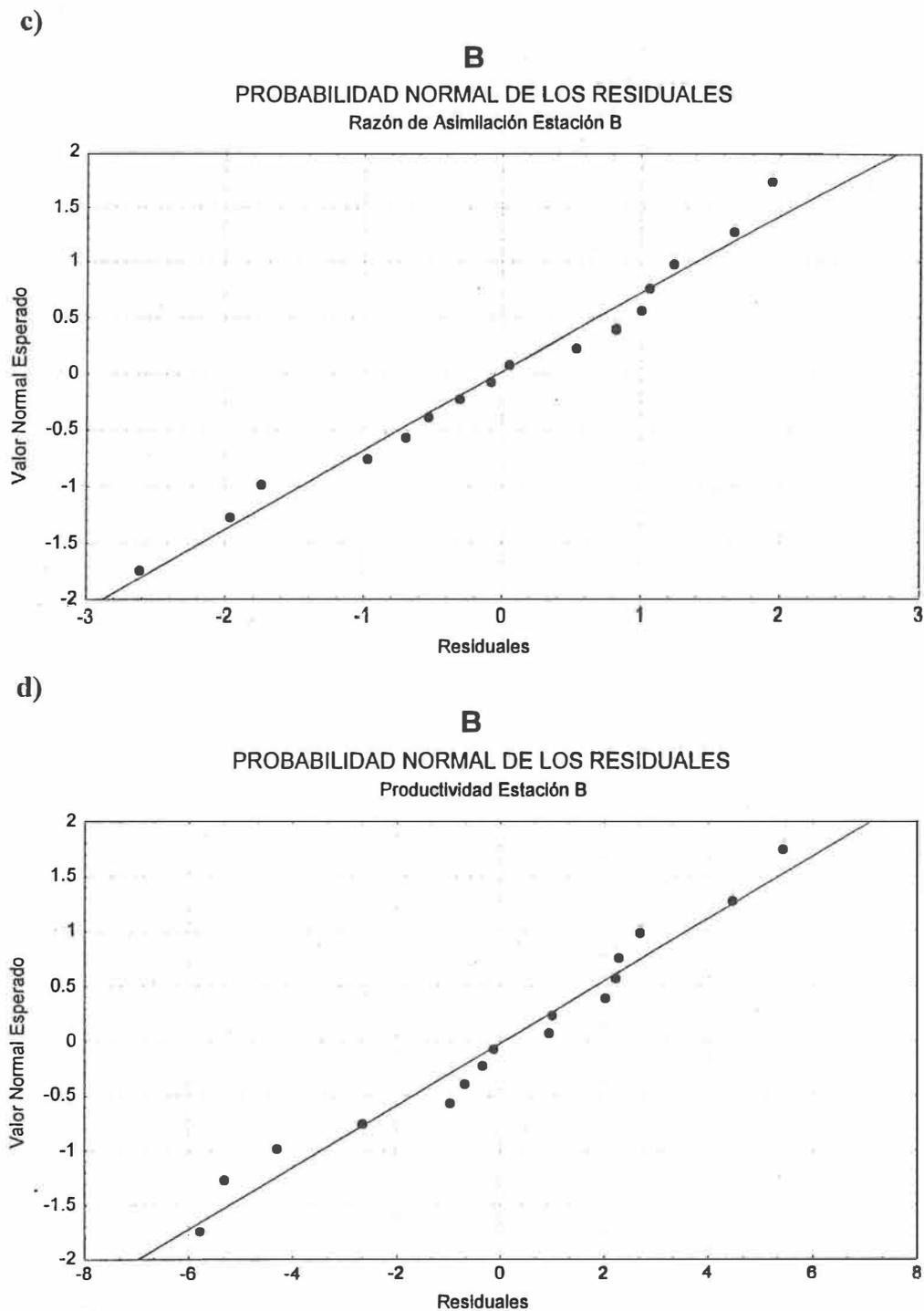


Figura 22 (continuación). Probabilidad normal de los residuos de los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). c) Razón de Asimilación para la Estación B: Vértice. d) Productividad para la Estación B.

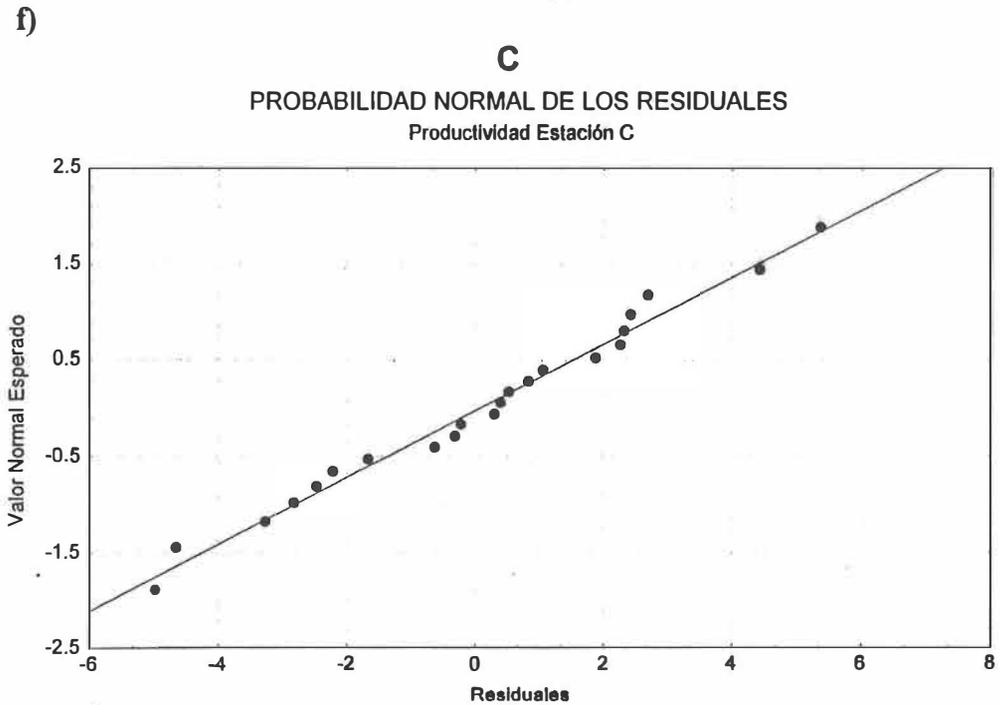
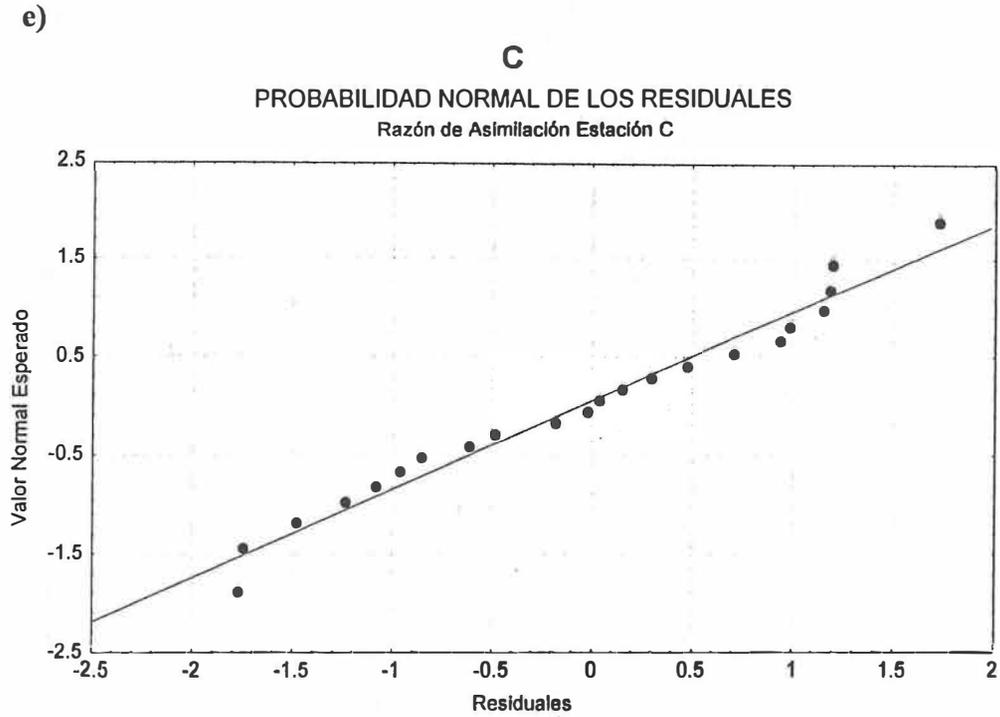
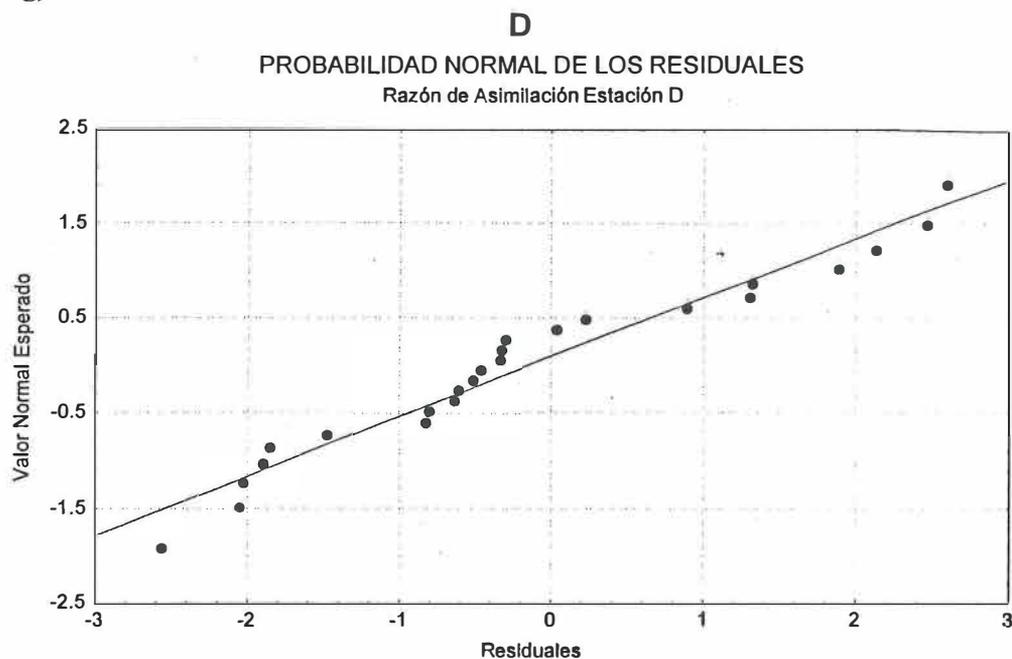


Figura 22 (continuación). Probabilidad normal de los residuales de los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). e) Razón de Asimilación para la Estación C: Bahía Falsa. f) Productividad para la Estación C.

g)



h)

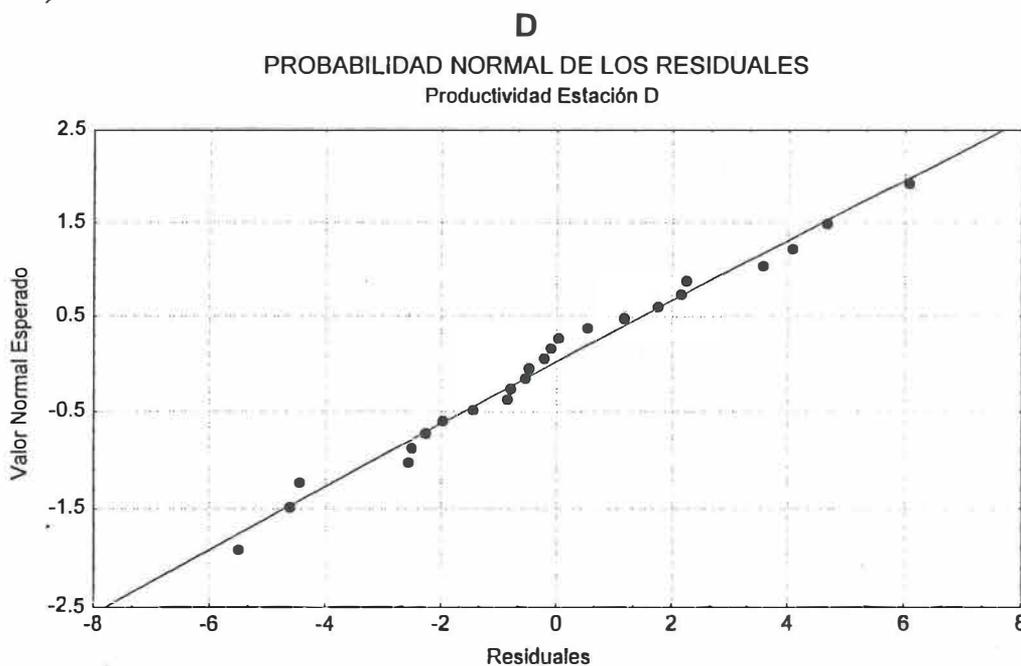
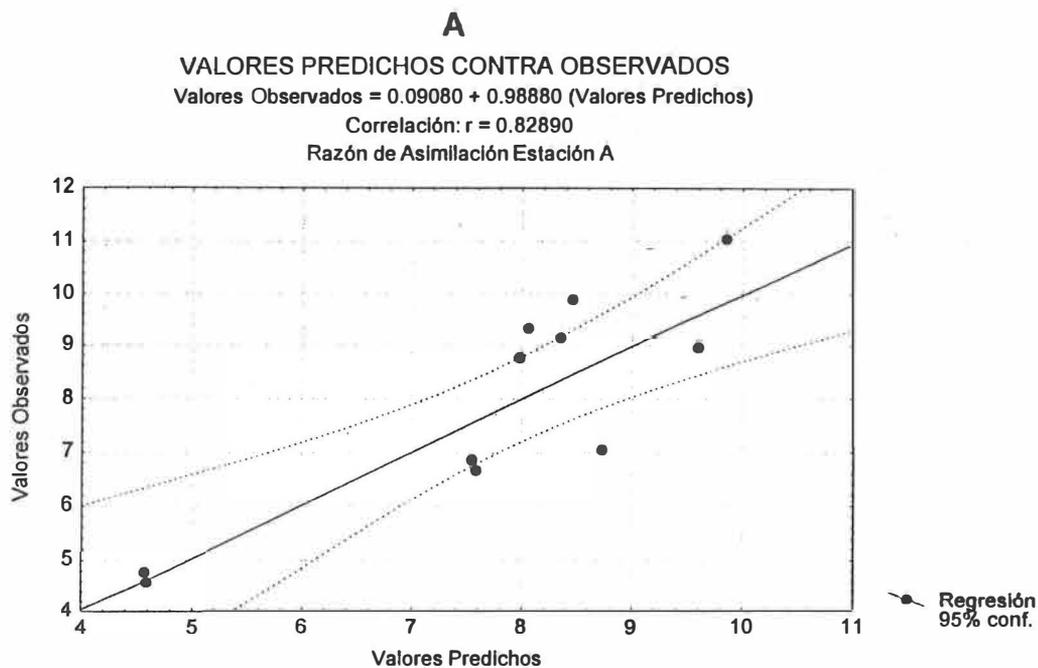


Figura 22 (continuación). Probabilidad normal de los residuales de los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para el trabajo de Millán Núñez (1980).
g) Razón de Asimilación para la estación D: Bahía San Quintín (Molino Viejo).
h) Productividad para la estación D.

a)



b)

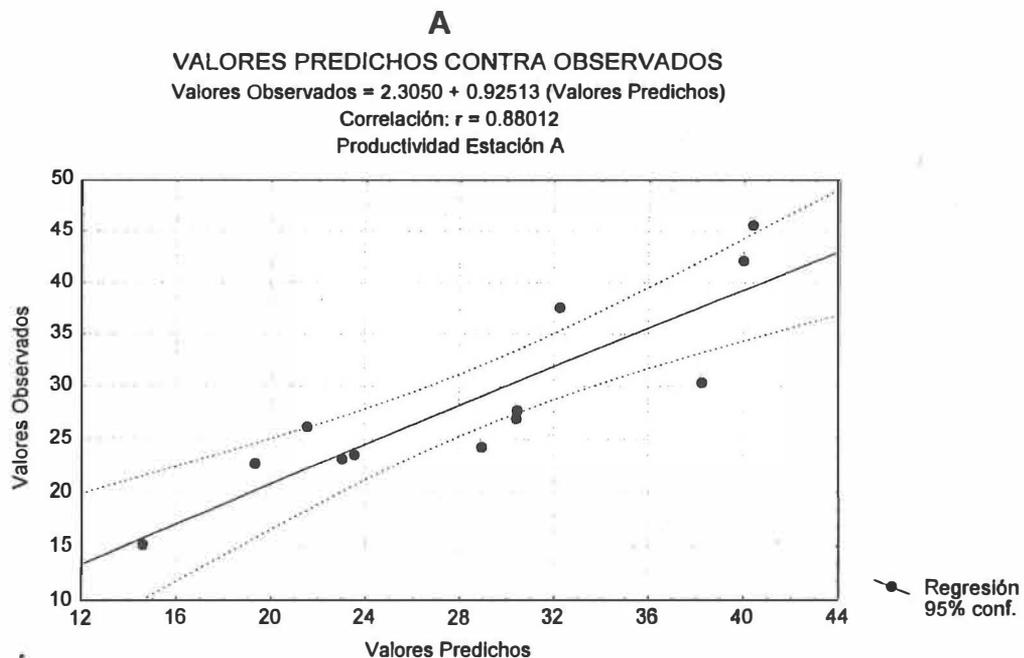
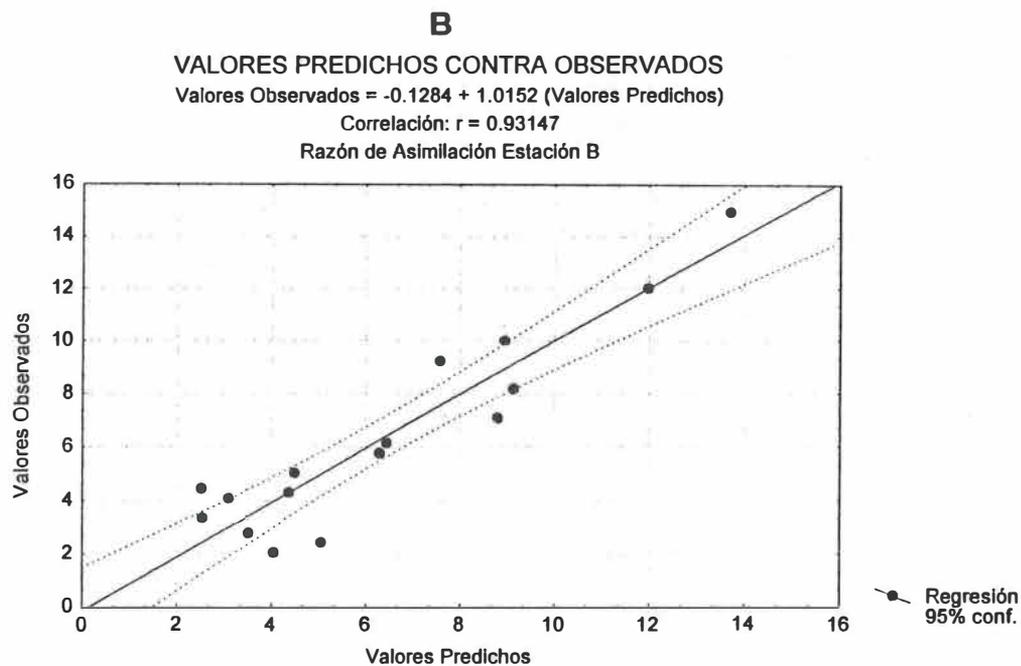


Figura 23. Valores predichos contra observados para los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). a) Razón de Asimilación para la Estación A: Boca. b) Productividad para la Estación A. Las bandas indican intervalos de confianza al 95% para la recta ajustada.

c)



d)

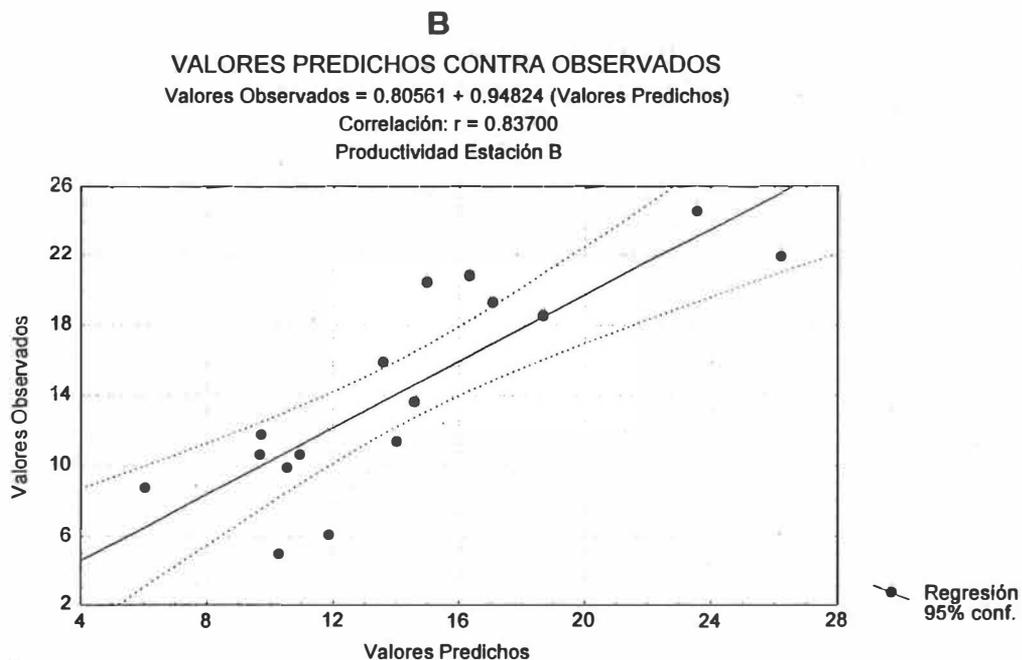
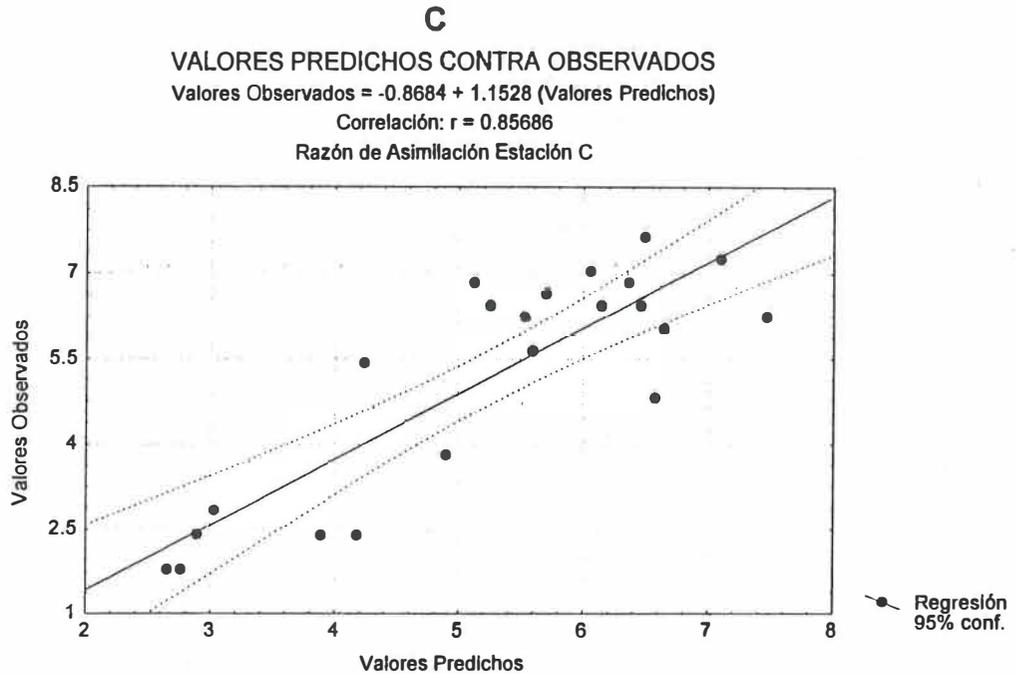


Figura 23 (continuación). Valores predichos contra observados para los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). c) Razón de Asimilación para la Estación B: Vértice. d) Productividad para la Estación B. Las bandas indican intervalos de confianza al 95% para la recta ajustada.

e)



f)

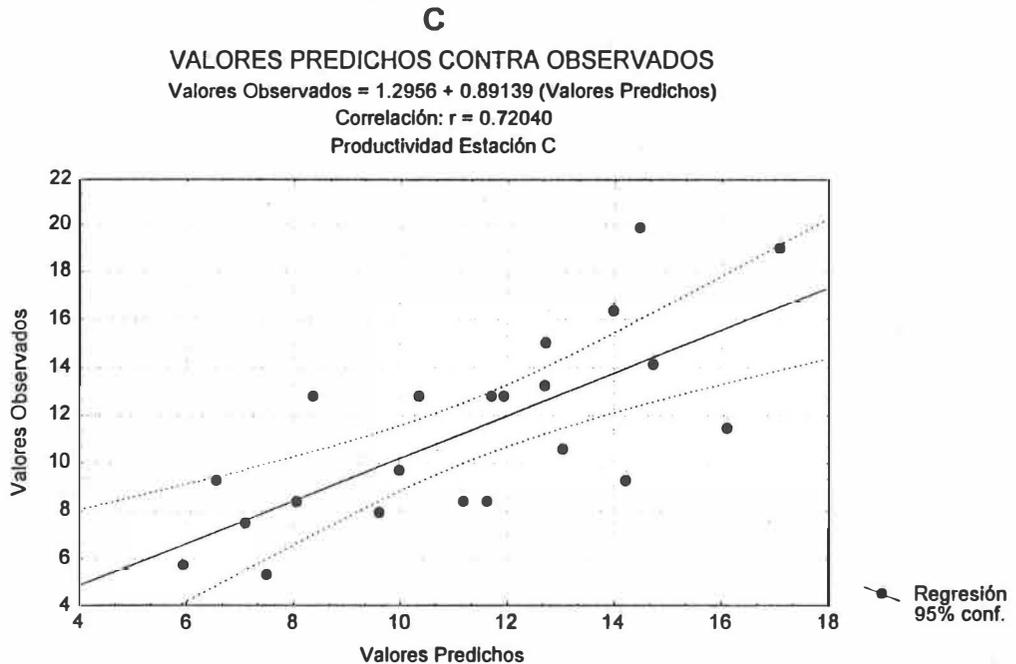
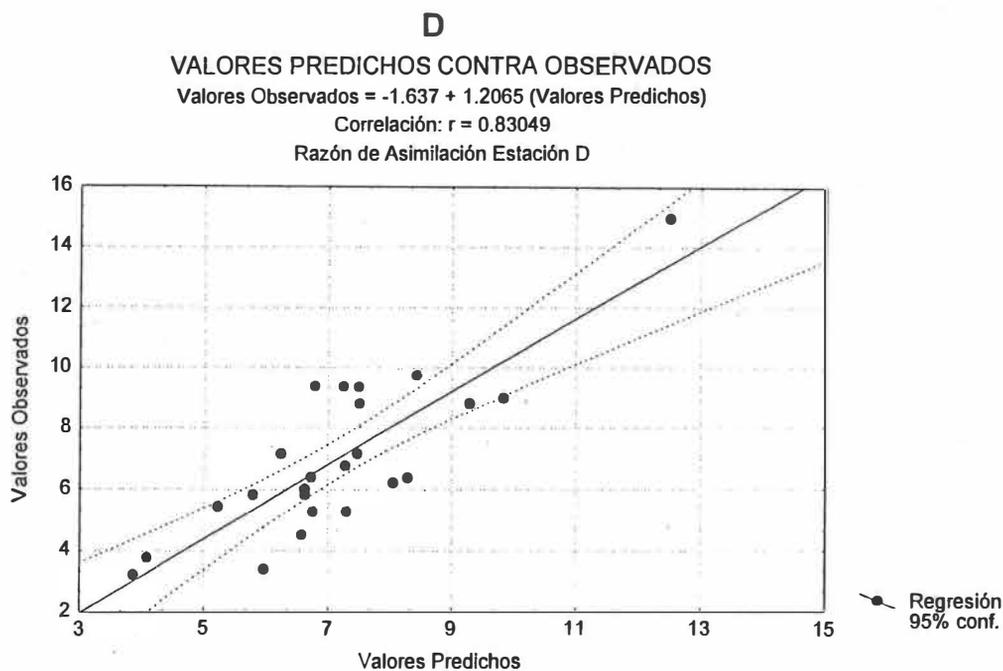


Figura 23 (continuación). Valores predichos contra observados para los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). e) Razón de Asimilación para la Estación C: Bahía Falsa. f) Productividad para la Estación C. Las bandas indican intervalos de confianza al 95% para la recta ajustada.

g)



h)

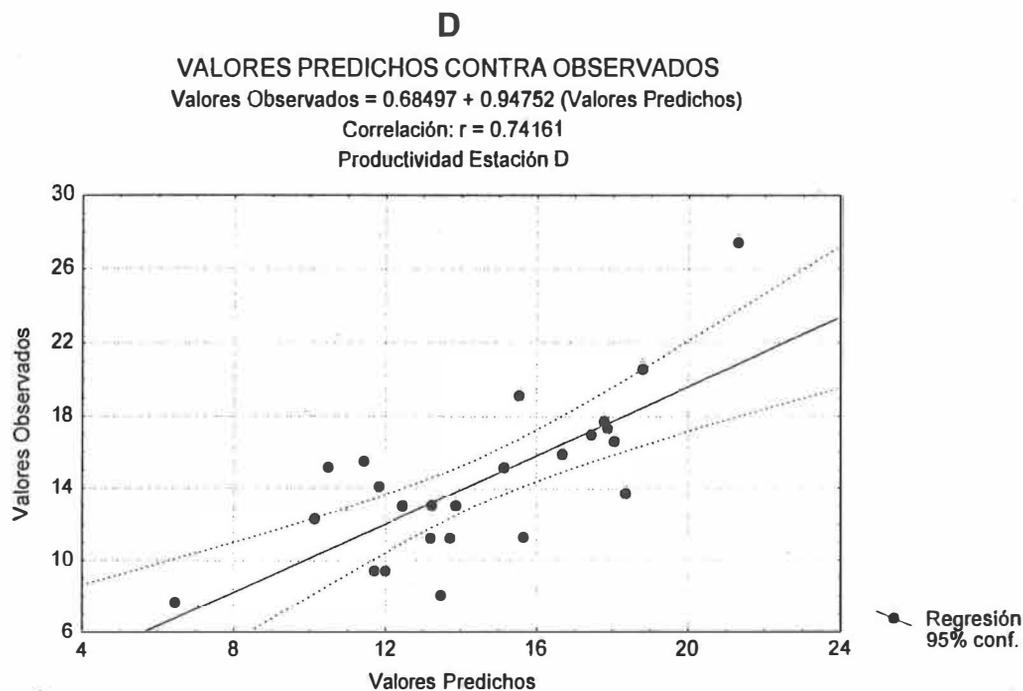
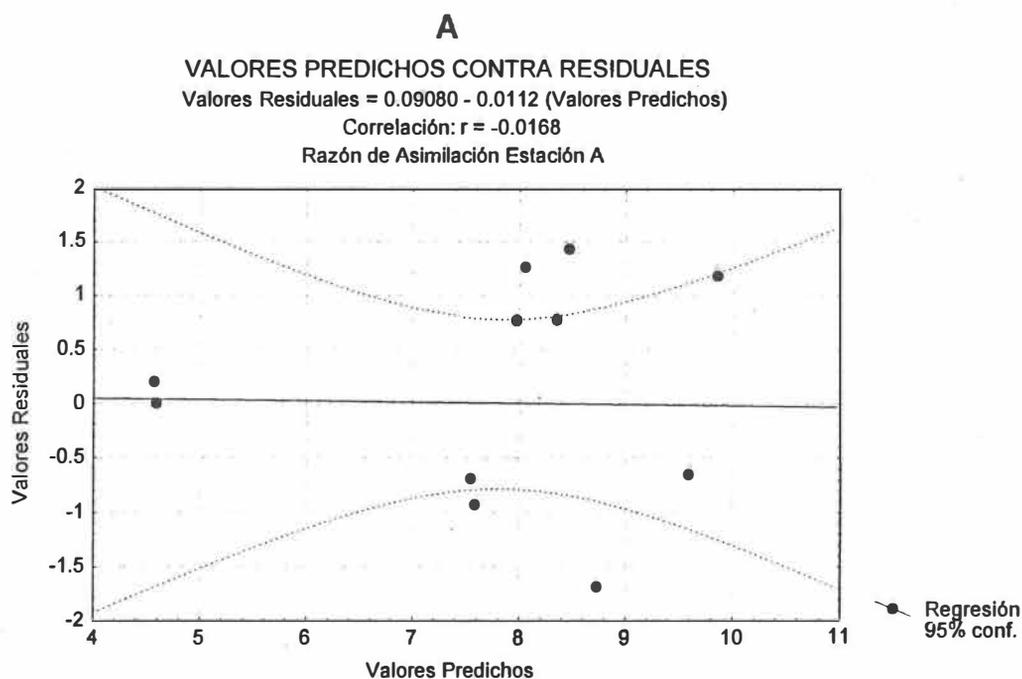


Figura 23 (continuación). Valores predichos contra observados para los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para el trabajo de Millán Núñez (1980).
 g) Razón de Asimilación para la estación D: Bahía San Quintín (Molino Viejo).
 h) Productividad para la estación D. Las bandas indican intervalos de confianza al 95% para la recta ajustada.

a)



b)

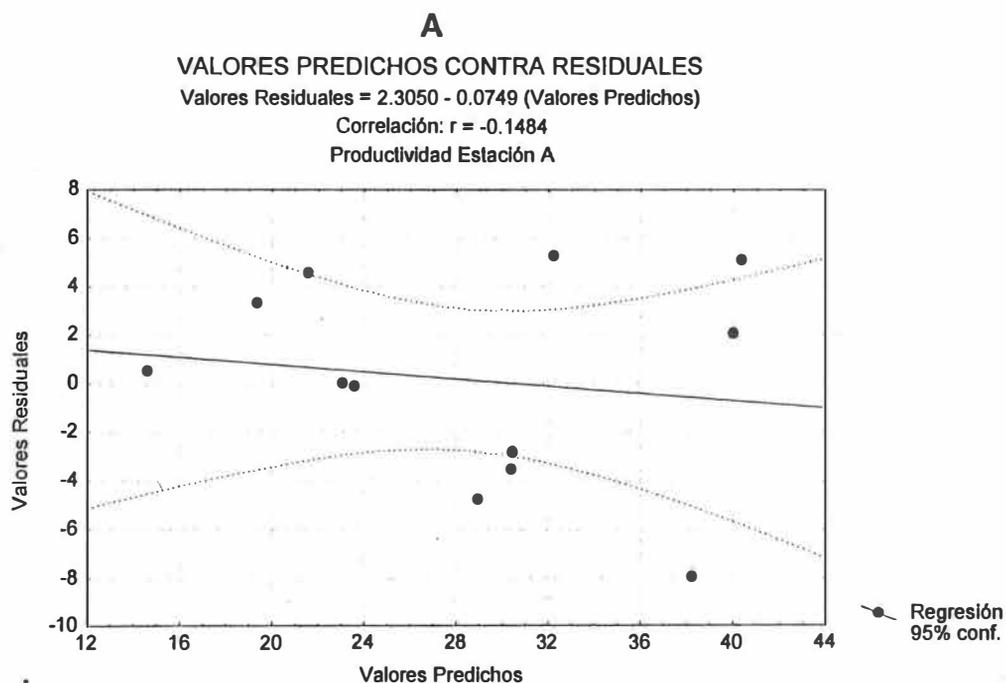
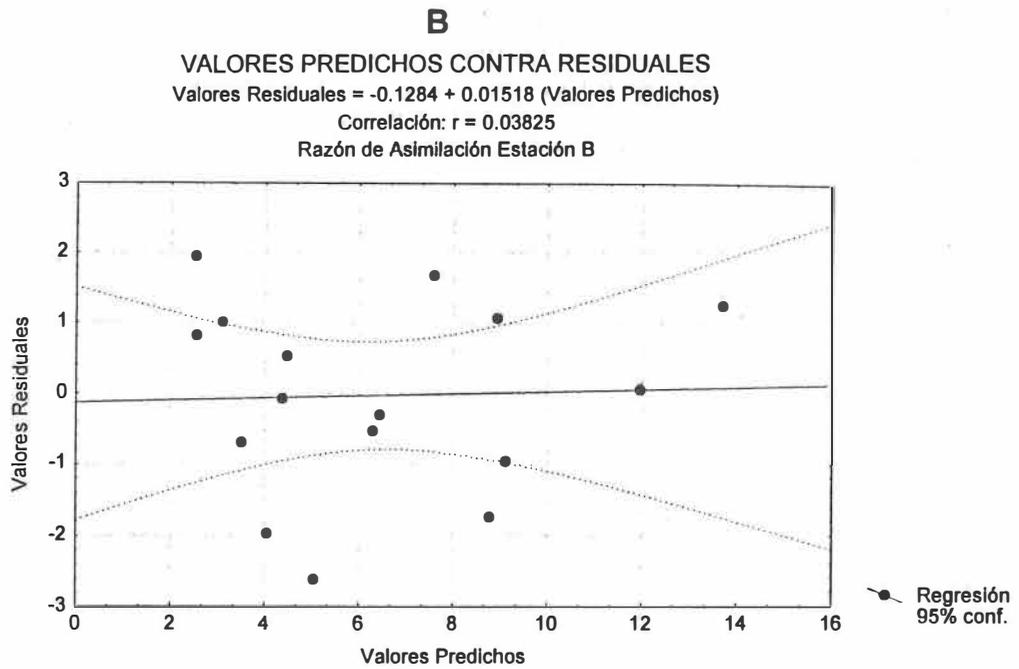


Figura 24. Valores predichos contra residuales para los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). a) Razón de Asimilación para la Estación A: Boca. b) Productividad para la Estación A. Las bandas indican intervalos de confianza al 95% para la recta ajustada.

c)



d)

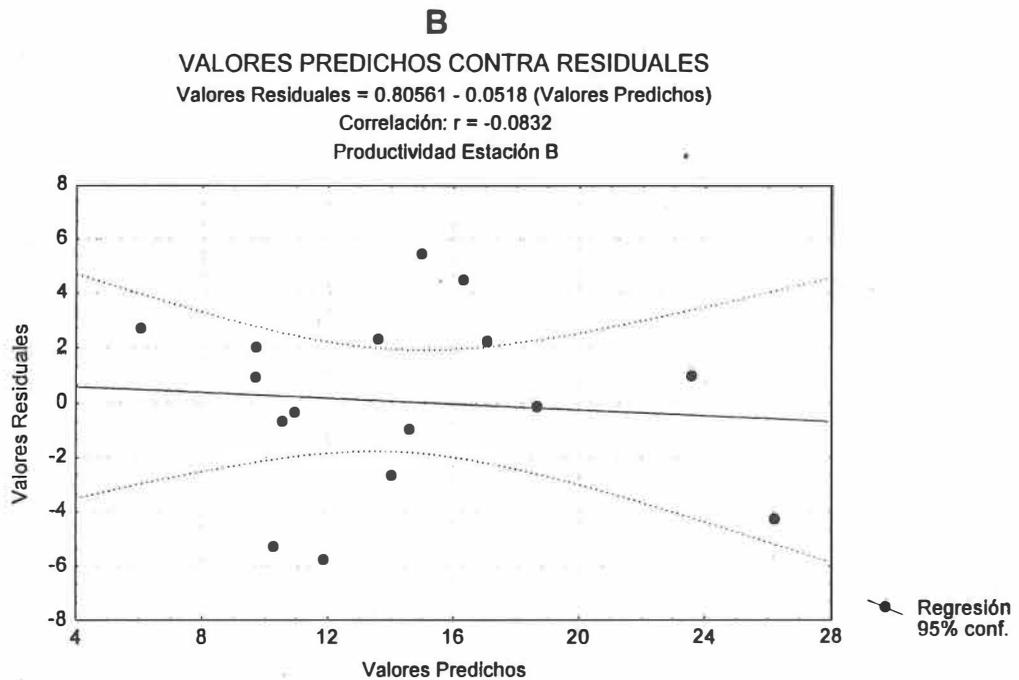
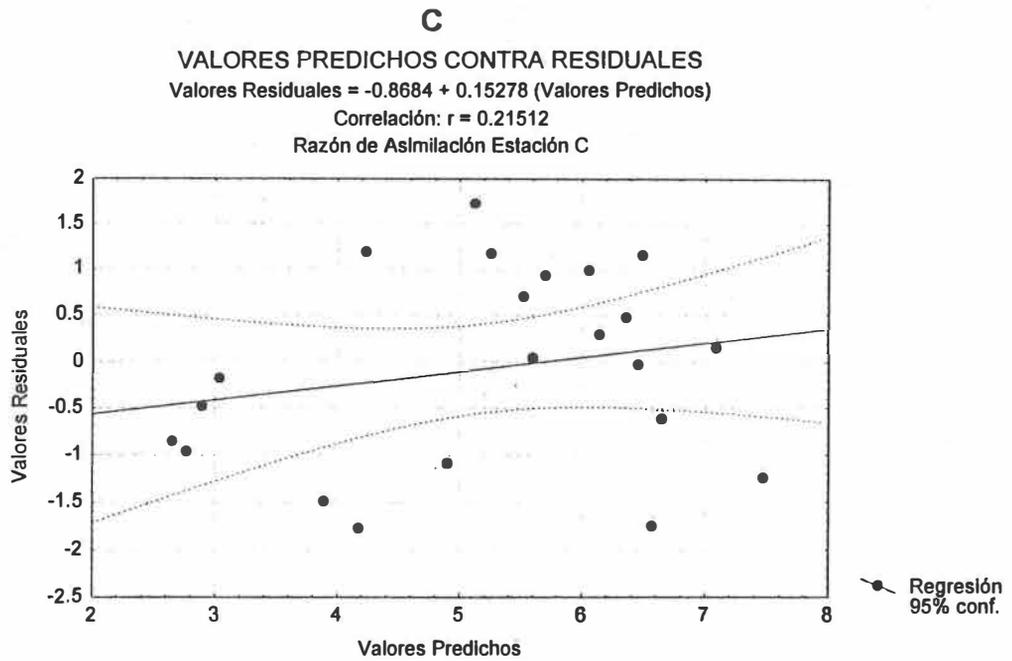


Figura 24 (continuación). Valores predichos contra residuales para los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). c) Razón de Asimilación para la Estación B: Vértice. d) Productividad para la Estación B. Las bandas indican intervalos de confianza al 95% para la recta ajustada.

e)



f)

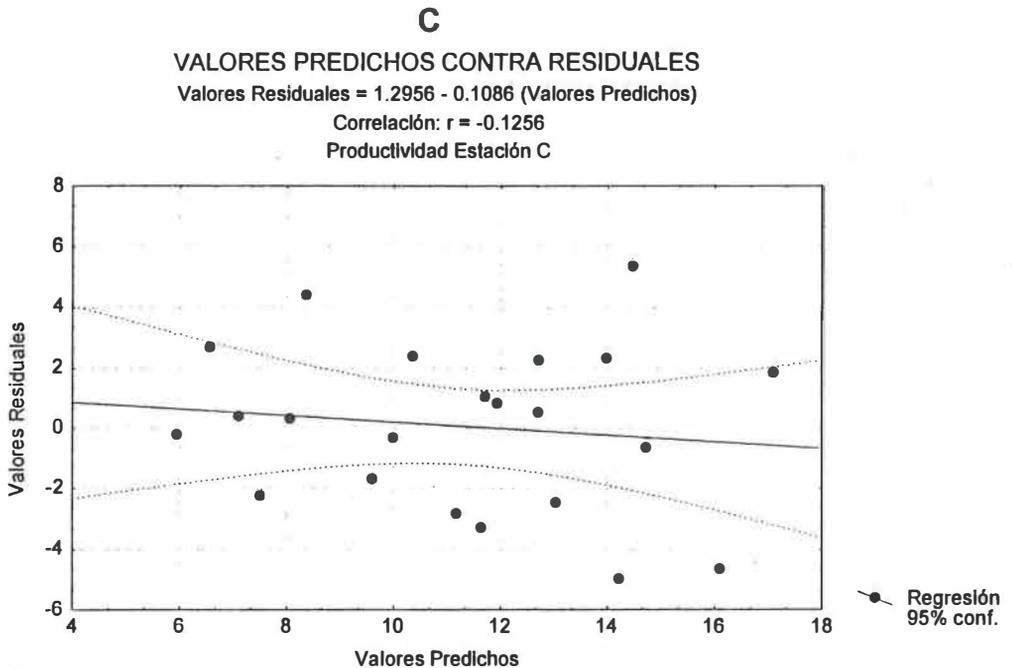
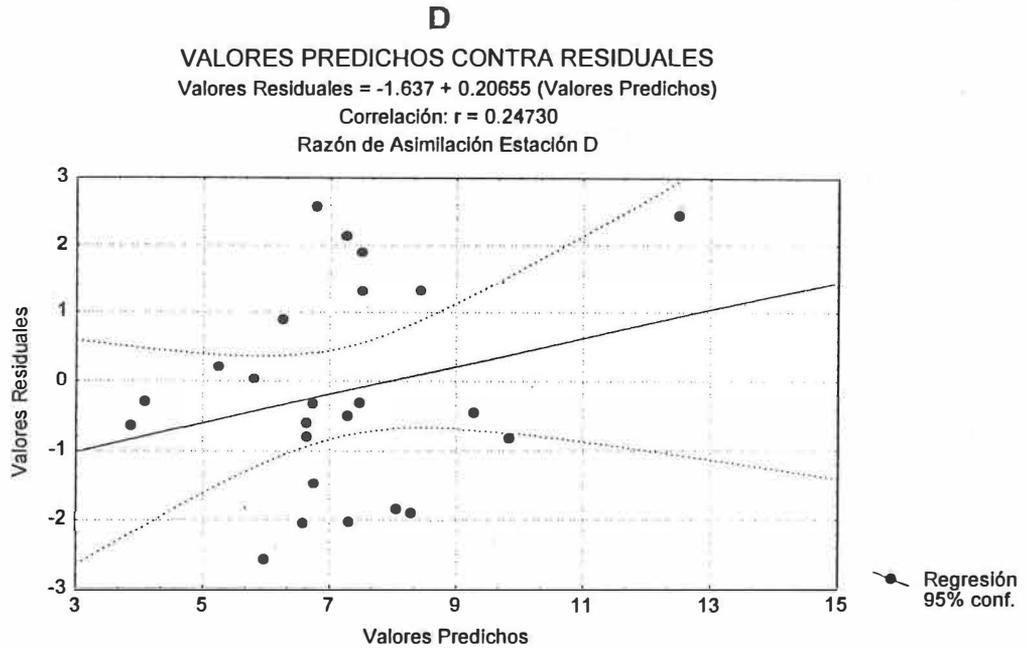


Figura 24 (continuación). Valores predichos contra residuales para los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para los datos del trabajo de Millán Núñez (1980). e) Razón de Asimilación para la Estación C: Bahía Falsa. f) Productividad para la Estación C. Las bandas indican intervalos de confianza al 95% para la recta ajustada.

g)



h)

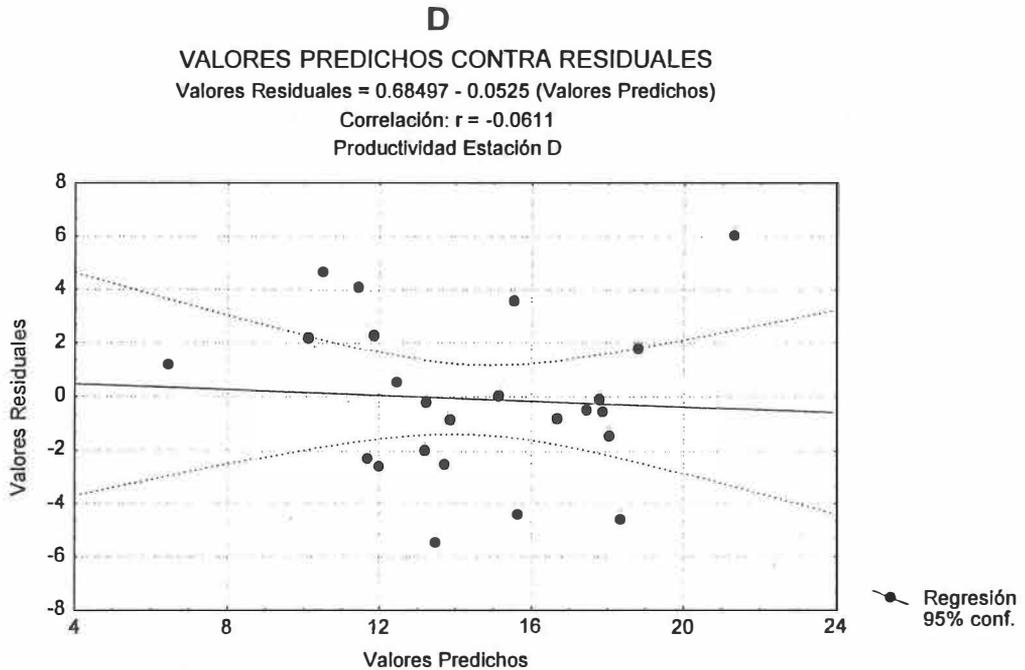


Figura 24 (continuación). Valores predichos contra residuales para los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para el trabajo de Millán Núñez (1980).
 g) Razón de Asimilación para la estación D: Bahía San Quintín (Molino Viejo).
 h) Productividad para la estación D. Las bandas indican intervalos de confianza al 95% para la recta ajustada.

Una vez obtenidos los ajustes que se consideraron satisfactorios para los modelos, éstos se aplicaron a los datos de productividad primaria del trabajo de Lara Lara (1979). Se utilizaron los parámetros obtenidos para los modelos de Razón de Asimilación y Productividad para la Estación A para predecir P^B y P a partir de los datos de concentración de clorofila a y temperatura y de las estimaciones de α^B y de la $E_{0(z)}$. Sin embargo se encontró que varias de las incubaciones del trabajo de Lara Lara (1979) fueron hechas a temperaturas inferiores a las del intervalo de temperatura para el cual se estimaron dichos parámetros. Esto se puede observar comparando las Figuras 20 a) y 21. De las incubaciones de Lara Lara (1979) sólo cinco de ellas se realizaron dentro del intervalo de temperatura para el cual se estimaron los parámetros A , B , C y D para la Estación A del trabajo de Millán Núñez (1980). En la Tabla VII se muestran los valores de razón de asimilación y productividad primaria predichos por los respectivos modelos para las cinco incubaciones mencionadas, junto con los valores observados correspondientes del trabajo de Lara Lara (1979).

Con los datos restantes de P y P^B del trabajo de Lara Lara (1979), se corrieron nuevamente los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para obtener los parámetros A , B , C y D válidos para las temperaturas que se encontraron fuera del intervalo de temperatura para los datos de la Estación A de Millán Núñez (1980). Los parámetros obtenidos, el número de datos empleados y los porcentajes de variancia explicados por los modelos se muestran en la Tabla VIII. Para evitar confundir los parámetros con los obtenidos para la Estación A de Millán Núñez (1980) se designa a la estación como A' ,

aún cuando se trata de la misma estación de muestreo. En las Figuras 25 se muestran las gráficas de probabilidad normal de los residuales de los dos modelos. En las Figuras 26 están los valores predichos contra los esperados, y en las Figuras 27 se tienen los valores predichos contra los residuales.

Tabla VII. Valores de P^B y P predichos para los datos de Lara Lara (1979) mediante los modelos de Razón de Asimilación y Productividad empleando los parámetros A , B , C y D obtenidos para la Estación A del trabajo de Millán Núñez (1980); y los correspondientes valores observados.

Razón de Asimilación		Productividad	
Predicho	Observado	Predicho	Observado
8.92	8.27	17.31	17.55
7.56	8.00	27.48	29.61
8.57	9.67	38.20	42.23
6.75	6.66	36.03	33.32
8.43	9.83	36.11	41.55

Tabla VIII. Parámetros A , B , C y D para los modelos de Razón de Asimilación y Productividad obtenidos para datos del trabajo de Lara Lara (1979). Se indica el número de datos utilizados y los porcentajes de variancia explicados por cada modelo ($\%R^2$).

MODELO	n	$\% R^2$	A	B	C	D
R. de Asim.	8	65.27	0.90364	-20.9759	124.833	67.18461
Prod.		77.94	-0.13260	6.05736	-50.4809	45.90038

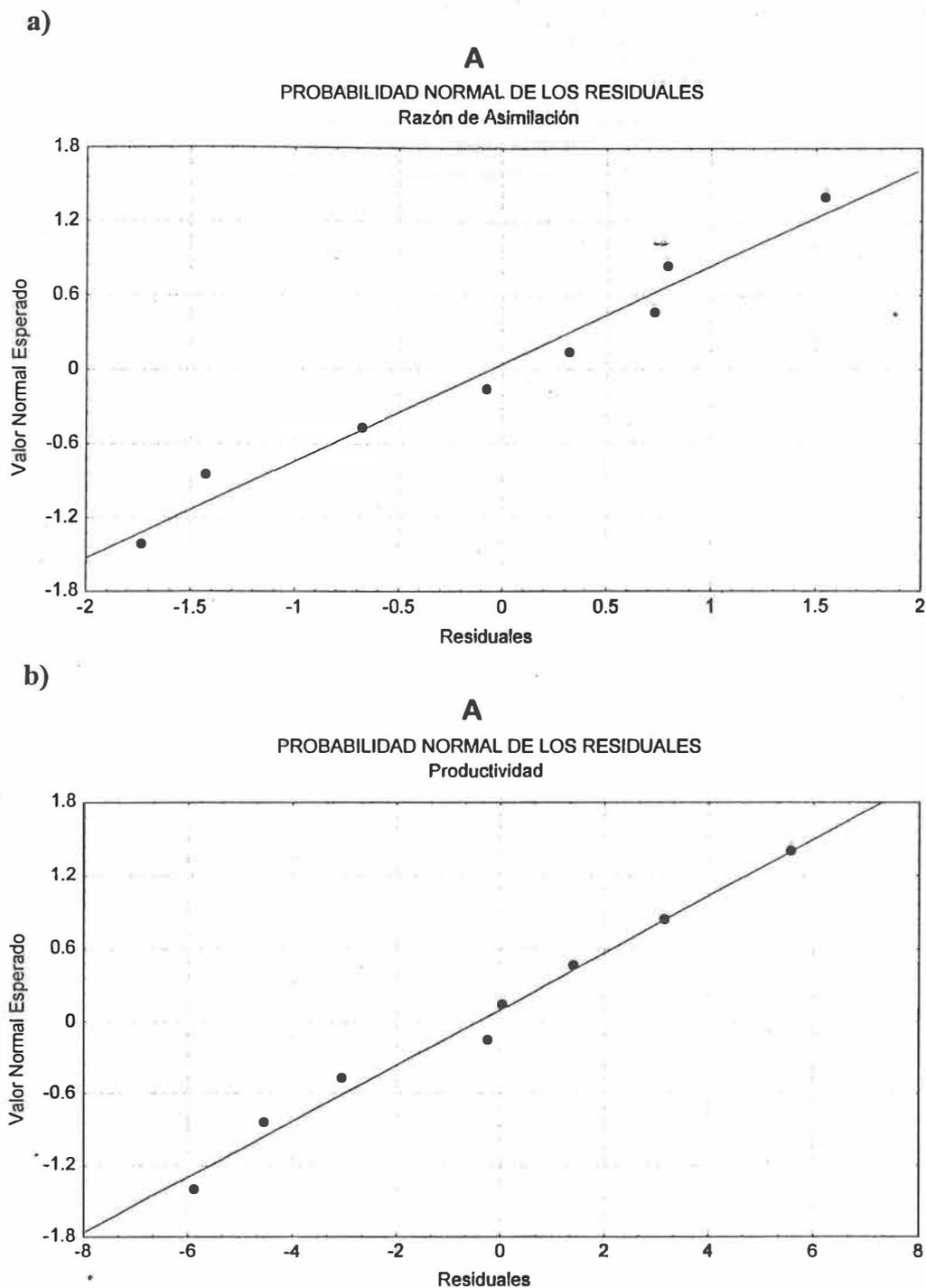
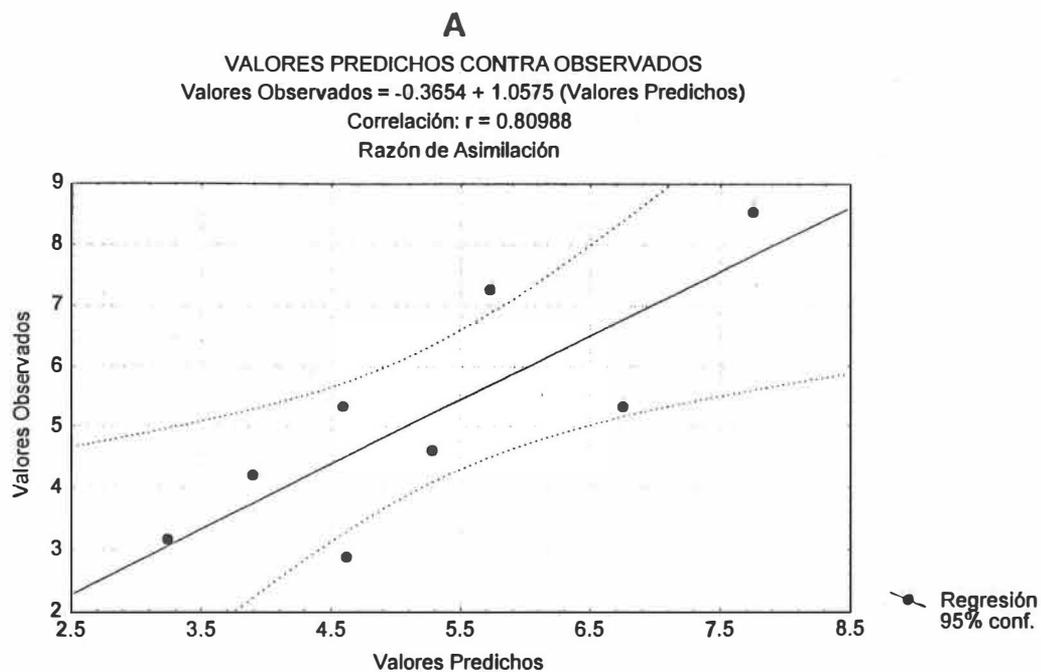


Figura 25. Probabilidad normal de los residuos de los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para los datos del trabajo de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna. a) Razón de Asimilación. b) Productividad.

a)



b)

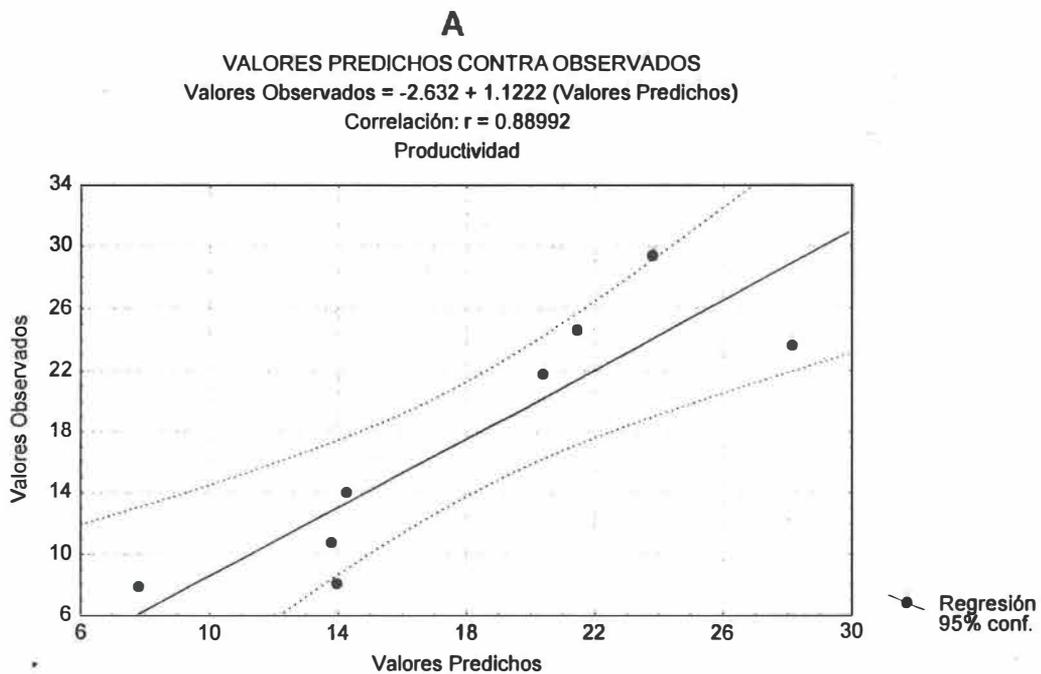
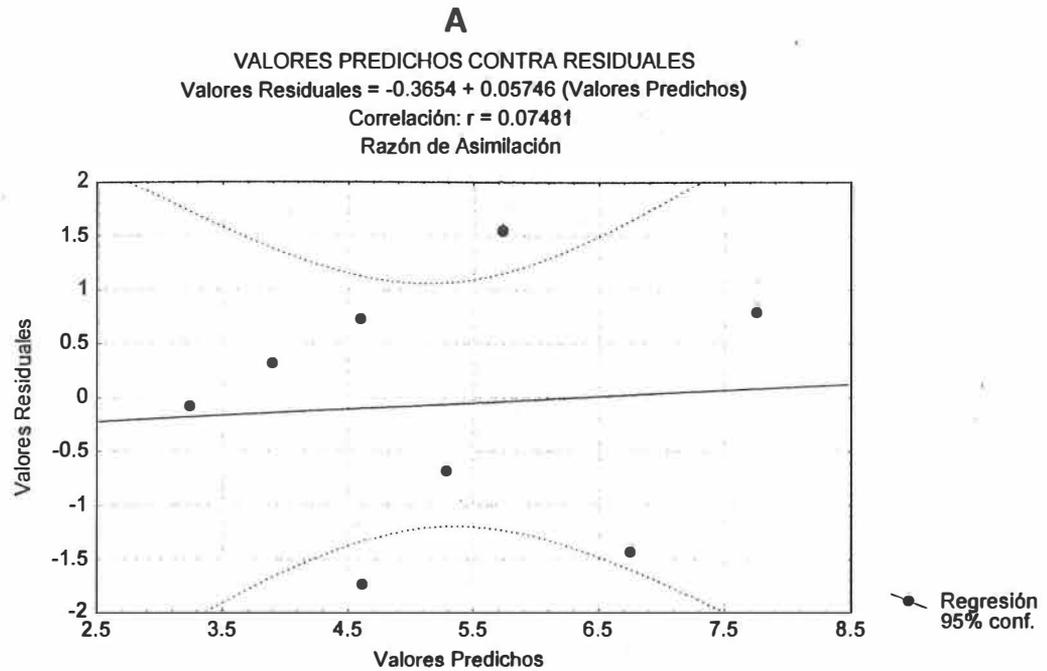


Figura 26. Valores predichos contra observados para los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para los datos del trabajo de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna. a) Razón de Asimilación. b) Productividad. Las bandas indican intervalos de confianza al 95% para la recta ajustada.

a)



b)

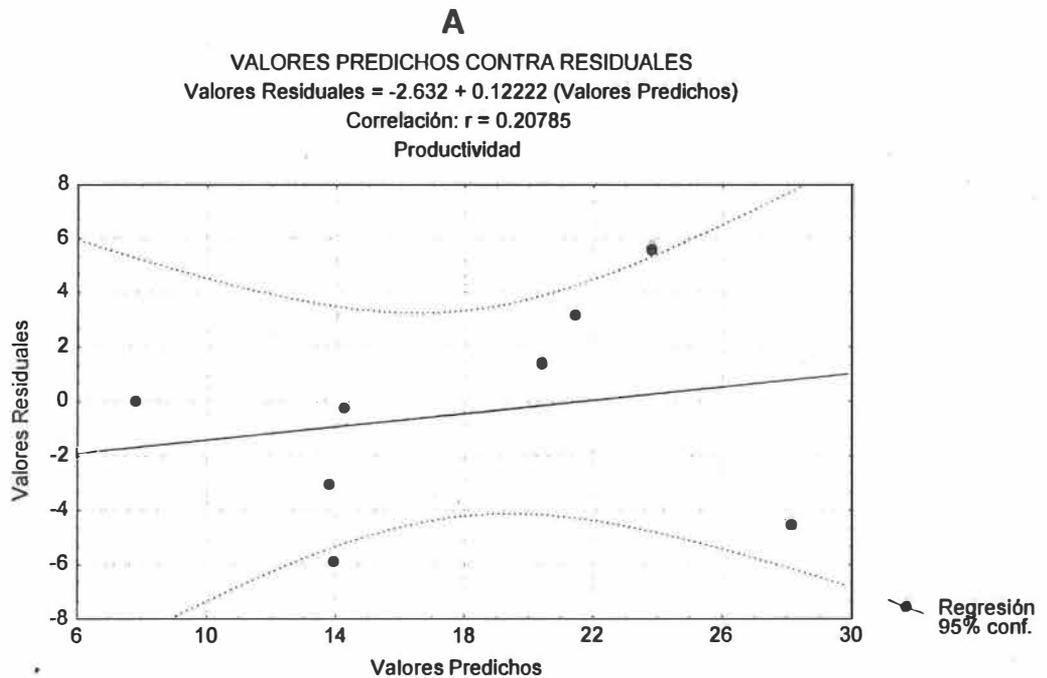


Figura 27. Valores predichos contra residuales para los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para los datos del trabajo de Lara Lara (1979) para la superficie en la boca de la laguna. a) Razón de Asimilación. b) Productividad. Las bandas indican intervalos de confianza al 95% para la recta ajustada.

Los parámetros A , B , C y D obtenidos para estimar P^B y P sólo deben emplearse para temperaturas comprendidas dentro de los intervalos de temperatura para los cuales fueron estimados. Estos intervalos se muestran en la Tabla IX. La Estación A' corresponde a la estación de muestreo para el trabajo de Lara Lara (1979). Se emplea la notación A' para diferenciar el intervalo de temperatura válido para los parámetros obtenidos para datos del trabajo de Lara Lara (1979) del intervalo para la Estación A de Millán Núñez (1980), aún cuando se trata de la misma estación de muestreo.

Tabla IX. Intervalos de temperatura (°C) válidos para los parámetros A, B, C y D para los modelos de Razón de Asimilación y Productividad para los datos de Millán Núñez (1980), y Lara Lara (1979) (Estación A').

ESTACIÓN	Lím. inf.	Lím. sup.
A	14.2	19.2
A'	12.1	13.9
B	16.9	21.7
C	18.1	21.5
D	19.4	24.1

IV. DISCUSIÓN.

En el presente trabajo se formuló una ecuación exponencial negativa con tres parámetros para predecir el K_d en función de la lectura del disco de Secchi. La tendencia del K_d hacia una exponencial negativa ya había sido reportada por Sathyendranath y Platt (1990). La curvatura del K_d está dada por la mayor atenuación de las longitudes de onda largas. Gordon *et al.* (1993) presentaron una amplia modelación de las variaciones del K_d conforme a las propiedades ópticas del agua. Sin embargo antes del presente trabajo no era posible inferir cuáles serían los parámetros de la curva del K_d para el área de estudio.

Para inferir los parámetros de la curva del K_d se ajustó a la curva una función logarítmica para obtener y comparar los parámetros mediante regresión lineal. Los parámetros deberían obtenerse por regresión no lineal directamente de la expresión (21). Pero el tener pocos datos y con cierto grado de error hace que se tenga variabilidad en los resultados de las estimaciones de los parámetros. El error en los datos procede de la inexactitud en las lecturas debida al oleaje y al error del 5% inherente al aparato. Al hacer $x = \text{Ln}(z)$ se proporciona un sesgo a las estimaciones, sin embargo la linearización permitió comparar las curvas de K_d y corroborar que la curvatura se mantiene constante, lo cual es de esperarse dado que la mayor atenuación de las longitudes de onda largas es una propiedad del agua y no depende del material terrígeno en suspensión. Al hacer el procedimiento algebraico para obtener la expresión (34) a partir de (23) igualando pares de ecuaciones se tiene que el valor de A_0 varía según el valor de b_1 , mientras que a es el

mismo independientemente de b_1 . Con el procedimiento algebraico no se pretende sustituir a la estadística no lineal, únicamente se aplicó para obtener una aproximación a los parámetros A_0 y a para corroborar que el valor de la constante C_0 es 1.44. Fijando la asíntota K_{d0} como $1.44 / Z_{SD}$ y aplicando regresión no lineal se obtienen valores de A_0 y a congruentes con los obtenidos algebraicamente (Tabla V). Los datos disponibles no permiten que en este trabajo se obtenga la estimación de la variancia de los parámetros A_0 y a necesaria para construir intervalos de confianza, la validación de los parámetros con mayor número de observaciones deberá hacerse en trabajos posteriores.

Por otro lado, el hecho de que los ciclos de marea influyan en la irradiancia disponible para la fotosíntesis ya ha sido comentado por Dring y Lüning (1994). Aunque las variaciones en la turbidez del agua causadas por los ciclos de marea influyen menos en la irradiancia disponible que las condiciones de nublado o despejado, el primer factor no debe despreciarse en la zona costera.

Comúnmente, los autores que han trabajado con modelos matemáticos para describir y predecir la fotosíntesis en el medio marino han supuesto que la pendiente inicial a bajas irradiancias α^B es constante, así como la fotosíntesis máxima P_m^B . En los modelos contruidos a partir de la representación geométrica de la curva P-E, α^B es un parámetro obtenido del ajuste al modelo. Sin embargo α^B no puede tomar cualquier valor, sino que depende del componente fitoplanctónico de la absorción de la luz que a su vez se incrementa de manera no lineal con la concentración de clorofila a . En la zona costera,

donde se presentan mayores variaciones en corto tiempo de la biomasa fitoplanctónica que en océano abierto, Côté y Platt (1983) encontraron que α^B cambia en pocos días hasta en 300%, correlacionado al 80% con P_m^B . Esto hace que sea impráctico aplicar a la zona costera los modelos tradicionales para representar las curvas P-E a partir de la forma geométrica de la curva donde α^B y P_m^B sean parámetros constantes.

Dado que utilizando el modelo de Cleveland (1995) es posible estimar el α^B a partir de la concentración de clorofila a , y considerando la covariación del P_m^B con el α^B , se planteó expresar el P_m^B en función del α^B . En el presente trabajo, el mejor ajuste encontrado para la forma geométrica de la relación entre P_m^B y α^B fue el de una exponencial negativa. Al considerar a la relación de α^B contra P_m^B como una exponencial negativa, resulta que a bajos valores de α^B la relación entre α^B y P_m^B es lineal. A mayores valores de α^B el incremento correspondiente del P_m^B es cada vez menor, y finalmente se tiende a un valor asintótico de P_m^B si continúa incrementándose el α^B . Se plantea la explicación siguiente. El α^B está relacionado con la habilidad de los organismos para captar la luz incidente. A bajos valores de α^B la fotosíntesis máxima estará en función de la energía captada por el organismo. A medida que aumente la eficiencia para captar energía, se llegará a un límite, dado por los procesos metabólicos del organismo, por encima del cual ya no es posible incrementar la fotosíntesis aunque la habilidad para capturar más energía siga presente.

Eppley (1972) mencionó que teóricamente el P_m^B varía con la temperatura, dado que la tasa de crecimiento está en función de la misma (Fig. 28), y que el P_m^B guarda relación con la tasa de crecimiento. Las curvas hipotéticas de la variación esperada en el máximo de fotosíntesis respecto a la temperatura postuladas por Eppley (1972) se muestra en la Figura 29.

En el trabajo de Côté y Platt (1983) los autores encontraron al P_m^B y la temperatura correlacionados al 75%. Por otra parte, en dicho trabajo los autores ajustaron una ecuación de segundo grado a la serie de tiempo de la relación P_m^B / α^B (Fig. 30a). De las variables medidas por los autores, se observa que a la curva descrita por la relación P_m^B / α^B corresponde en promedio un incremento de la temperatura (Figura 30b).

Combinando las observaciones anteriores se estructuró el modelo al poner P_m^B en función de la temperatura como una ecuación de segundo grado, y en función de α^B como una exponencial negativa. Esto hace que el P_m^B sea una superficie de respuesta. Al graficar esta superficie de respuesta se tendría algo similar a la gráfica de la Figura 31. Las diferentes curvas P-E serían en realidad curvas de contorno de una superficie de respuesta, obtenidas al mantener a α^B y a la temperatura constantes en cada caso.

Al ser un factor metabólico es de esperarse que el P_m^B varíe con la temperatura, dado que el metabolismo de los organismos está regido en gran parte por ella. Se plantea que cada especie debe tener su propia curva de respuesta de P_m^B a T. La respuesta de la

comunidad fitoplanctónica a la temperatura estará dada por la composición de las diferentes curvas de respuesta de cada especie ponderadas según las abundancias relativas. Con los datos disponibles en este trabajo no es posible saber cuál es la forma real de las curvas de respuesta de P_m^B a T para cada especie en el área de estudio. Pero se considera que el ajuste a una ecuación de segundo grado representa la respuesta promedio de toda la comunidad fitoplanctónica a la temperatura. Las limitaciones del ajuste parabólico es que sólo es válido para los intervalos de temperatura para los cuales fueron estimados los parámetros. Esto debe considerarse especialmente para los modelos de Razón de Asimilación y de Productividad para la Estación B y Productividad para la Estación C, en los que el parámetro A resultó positivo. La Estación B se encuentra en la transición entre las composiciones fitoplanctónicas para la boca y para los extremos de la laguna, por lo que se supuso que hay dos máximos para la respuesta del P_m^B a T y que el ajuste cuadrático correspondió a la respuesta comprendida entre esos dos máximos. Se consideró que el A positivo en el modelo de Productividad para la Estación C se debió a que en el intervalo de temperaturas usado para el modelo no se encontraba el máximo de la respuesta del P_m^B a T . Por otra parte los parámetros encontrados sólo deben emplearse para los periodos en que en el área de estudio se tenga una composición fitoplanctónica similar. La composición fitoplanctónica de las estaciones de muestreo en el área de estudio para el periodo de muestreo de Millán Núñez (1980) se muestra en la Figura 32. Por ejemplo, a los datos de la Estación A con concentración de clorofila a mayores a $5 \text{ mg clor a m}^{-3}$ que no se tomaron en cuenta para el modelo correspondió una composición fitoplanctónica diferente

(Fig. 32). Esto adquiere particular importancia durante los eventos El Niño, en los que la composición fitoplanctónica puede cambiar totalmente. Por ejemplo durante el evento El Niño de 1984 en el área de estudio el grupo dominante fue el nanoplancton (Silva Cota, 1987), a diferencia de los periodos de Millán Núñez (1980) y Lara Lara (1979), en los cuales no se registraron eventos El Niño, y en los que los grupos dominantes fueron las diatomeas y los dinoflagelados mayores a 20 μm .

A pesar de las restricciones, es posible que los parámetros obtenidos sean representativos para la mayor parte del año en el área de estudio. La concentración de clorofila *a* en la boca pocas veces excede el valor de 5 mg clor *a* m^{-3} durante el año (Lara Lara y Alvarez Borrego, 1975); y la composición fitoplanctónica en la boca bajo condiciones no Niño quizá sea diferente solamente cuando la biomasa fitoplanctónica representada por la concentración de clorofila *a* exceda dicho valor. En cuanto a los intervalos de temperatura para los cuales son válidos los parámetros estimados, estos intervalos comprenden buena parte de las temperaturas del agua en las cuatro estaciones de muestreo que se tienen a lo largo del año, especialmente para la Estación A. Alvarez Borrego y Alvarez Borrego (1982) registraron durante un año completo series continuas de la temperatura del agua superficial para las cuatro estaciones de muestreo. Las medias de temperatura durante el año y los mínimos y máximos en grados centígrados fueron, respectivamente: 15.2, 11.0 a 21.5 para la Estación A; 16.7, 12.9 a 23.5 para la Estación B; 18.4, 13.3 a 25.3 para la Estación C; y 19.0, 13.0 a 27.3 para la Estación D. En general el ciclo de la temperatura es semidiurno de acuerdo con las mareas, correspondiendo

temperaturas altas con mareas bajas y viceversa. Dada la variabilidad de la temperatura a lo largo del día y la influencia de las variaciones de temperatura sobre la fotosíntesis máxima, los resultados indican que la temperatura juega un papel importante en el control de la fotosíntesis en la laguna.

Se observa que los parámetros son diferentes cuando se estima P^B que cuando se estima P para la misma estación de muestreo. Esto puede deberse a la distribución de las variables dependientes. Si la variable P y la variable B tienen distribución normal, el cociente P^B puede tener una distribución lognormal. Debido al método utilizado para la estimación de los parámetros, éstos pueden variar por las diferentes distribuciones de las variables dependientes P y P^B . Para comparar los parámetros A , B , C y D para las cuatro estaciones de muestreo se requieren intervalos de confianza para los parámetros. Para construir intervalos de confianza es necesaria la estimación de la variancia de los parámetros, la cual puede obtenerse por técnicas de Monte Carlo. Desafortunadamente el tiempo que fue posible destinar a esta tesis de maestría no permitió la aplicación de este tipo de técnicas, además de que es probable que el número de datos disponible no sea suficiente para hacer estas estimaciones. Zimmerman *et al.* (1987) proporcionaron técnicas alternativas de aproximación a la variancia para modelos P-E, sin embargo sus resultados no pueden aplicarse a los modelos del presente trabajo debido a que éstos constituyen superficies de respuesta y no sólo curvas.

A pesar de las limitaciones del modelo, se considera que la estimación que proporcionan los parámetros es válida bajo las condiciones para las cuales el modelo fue ajustado. A medida que sea posible realizar más incubaciones en el área de estudio se podrán tener más datos para construir modelos con más amplios intervalos de aplicación.

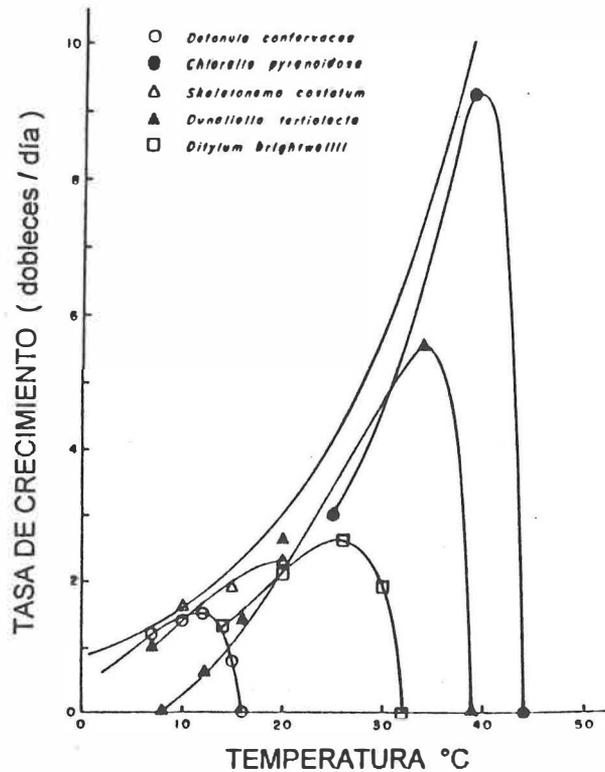


Figura 28. Curvas de tasa de crecimiento contra temperatura para cinco algas unicelulares con diferentes temperaturas óptimas. Tomado de Eppley (1972). La curva exponencial representa la máxima tasa de crecimiento predicha por el autor.

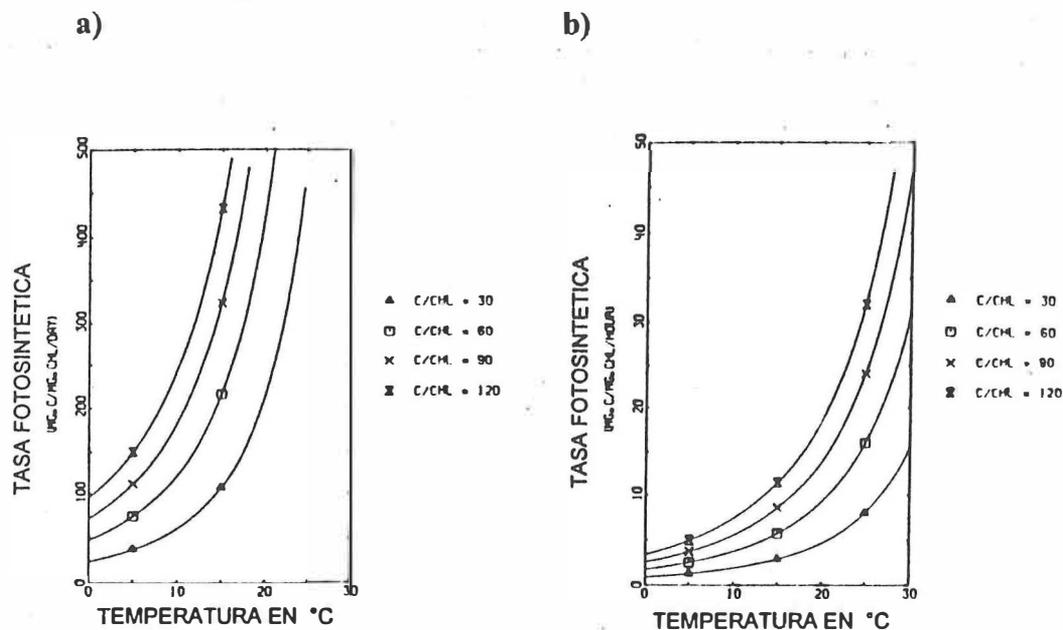


Figura 29. Variaciones hipotéticas esperadas en el número de asimilación P_m^B con la temperatura según Eppley (1972): a) asumiendo luz continua. b) asumiendo que los valores de la tasa de crecimiento deben ser la mitad de los predichos según el promedio de 12 horas de luz por día.

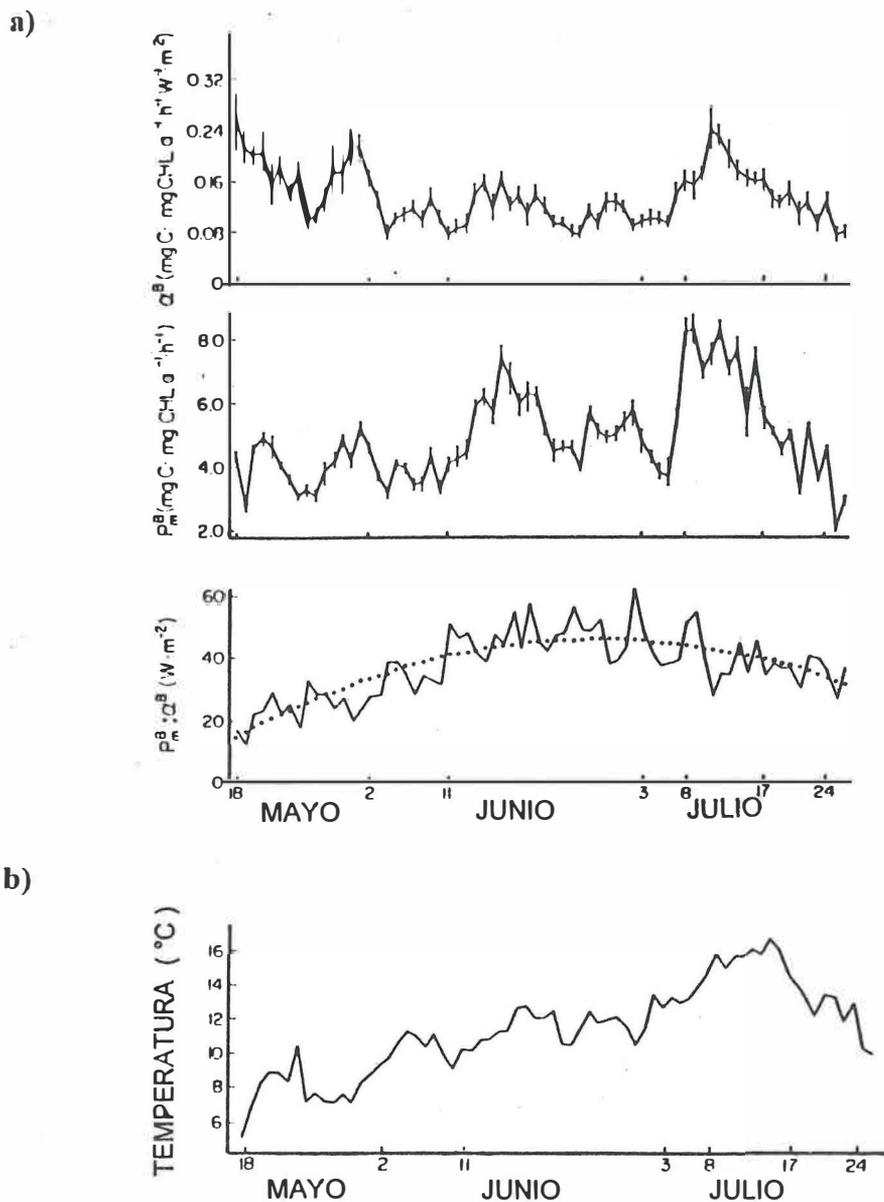


Figura 30. a) Variaciones diarias de α^B , P_m^B , y de la relación $P_m^B : \alpha^B$ para el trabajo de Côté y Platt (1983). Las barras indican intervalos de confianza al 90%. Los autores ajustaron a la serie de tiempo de $P_m^B : \alpha^B$ una polinomial de segundo orden. b) Serie de tiempo de temperatura para el periodo correspondiente. Se tiene en general un incremento gradual de la temperatura para la mayor parte del periodo de estudio.

Modelo: $PBM=(A*TEMP^2+B*TEMP+C)*(1-EULER^{-D*ALFAB})$
 $z=((-0.6397842)*y^2+(22.58186)*y+(-187.5784))*(1-euler^{-(259.1081)*x})$

PBM

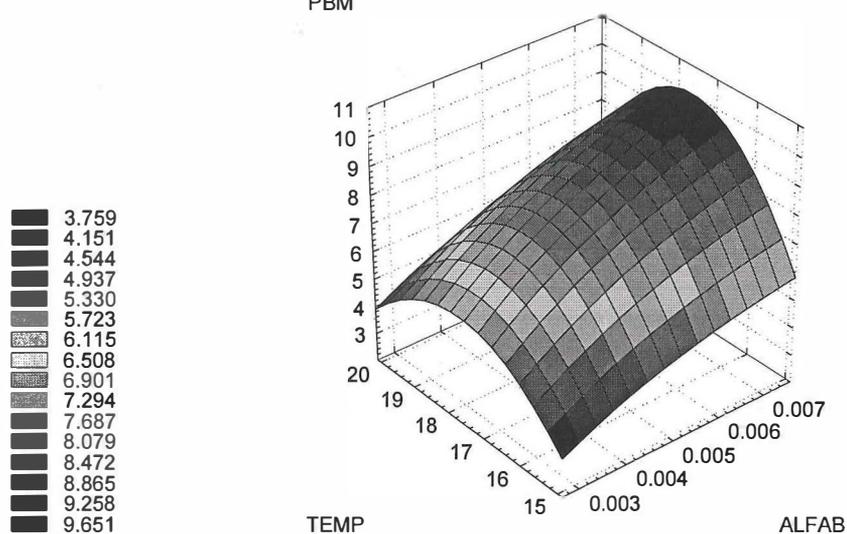


Figura 31. Ejemplo de superficie de respuesta del P_m^B a la temperatura y a α^B . Los datos a partir de los cuales se construyó la gráfica se tomaron del trabajo de Silva Cota (1987).

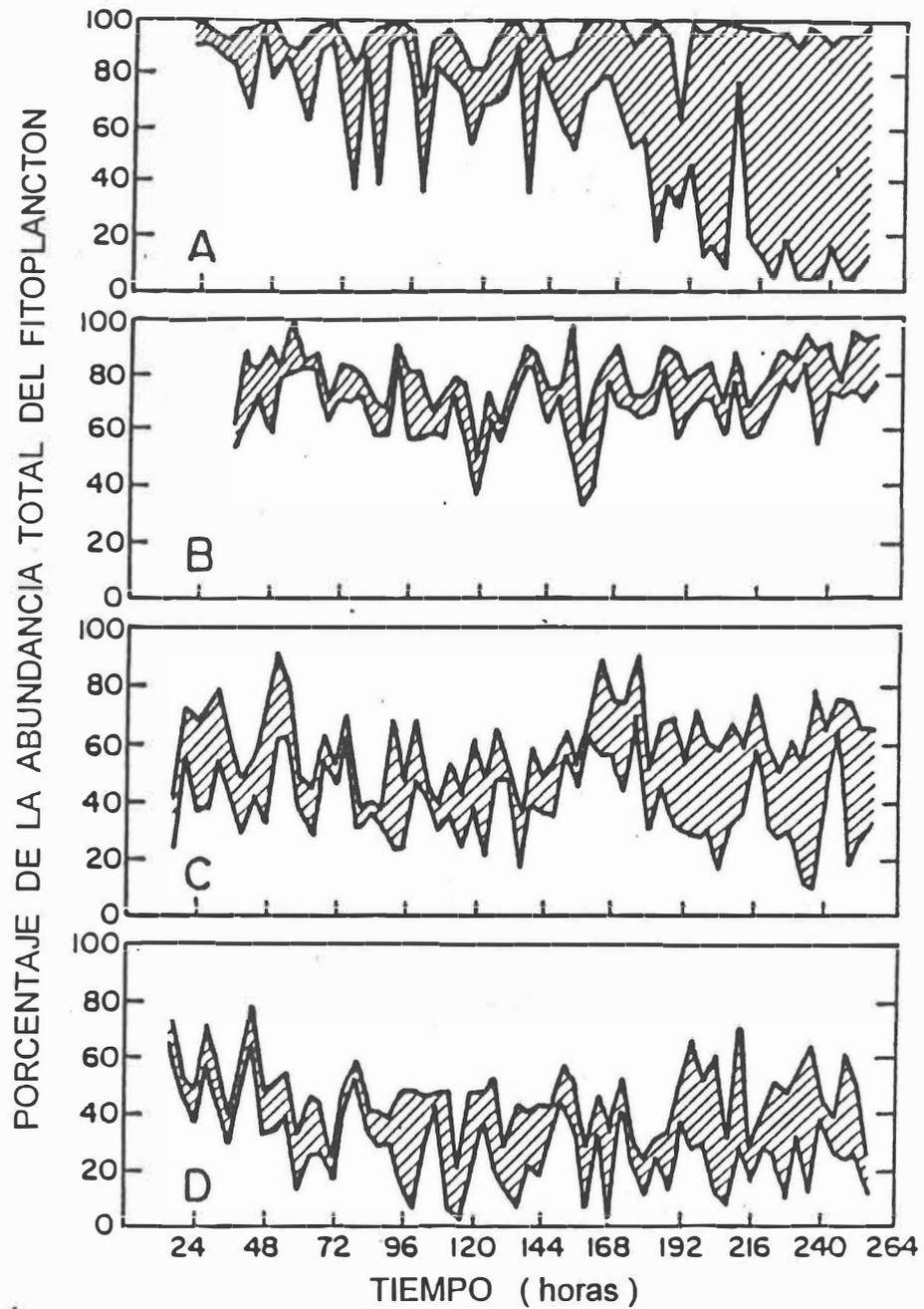


Figura 32. Porcentaje de la abundancia total del fitoplancton durante el periodo de muestreo del trabajo de Millán Núñez (1980). El área sombreada corresponde a la fracción de dinoflagelados, arriba de ella está la fracción de diatomeas y abajo la fracción de microflagelados. Los números marcan la media noche.

V. CONCLUSIONES.

En el presente trabajo se elaboraron modelos para predecir la razón de asimilación y la productividad primaria del fitoplancton. Para ello fué necesario hacer una estimación de la irradiancia a determinada profundidad, para lo cual se requería conocer el K_d del agua. De mediciones de irradiancia en el área de estudio, se encontró que el K_d mostró un comportamiento exponencial negativo, con curvatura constante y asíntota relacionada con la lectura del disco de Secchi Z_{SD} . Se elaboró un modelo de tres parámetros para predecir el K_d en función de Z_{SD} y a su vez se infirió Z_{SD} de las amplitudes de marea. Aún cuando el comportamiento exponencial negativo del K_d ya había sido reportado con anterioridad, antes del presente trabajo no era posible saber cuáles serían los parámetros de la curva del K_d para el área de estudio. Por otra parte, esta es la primera vez que se considera a las variaciones en la turbidez del agua ocasionadas por la marea para la estimación de la irradiancia para un modelo de productividad primaria. Aunque las variaciones en la turbidez del agua causadas por los ciclos de marea influyen menos en la irradiancia disponible que las condiciones de nublado o despejado, el primer factor no debe despreciarse en la zona costera.

Tradicionalmente se ha expresado la fotosíntesis por unidad de clorofila como una variable dependiente exclusivamente de la irradiancia, describiéndose la relación como una curva con dos parámetros: P_m^B y α^B . En el modelo propuesto P_m^B y α^B dejan de ser parámetros constantes para convertirse en variables, siendo el primero dependiente del

segundo. Al introducirse la temperatura como variable en el modelo, el P_m^B se convierte en una superficie de respuesta a α^B y a la temperatura. De esta manera, las clásicas curvas P-E serían en realidad curvas de contorno de una superficie de respuesta, obtenidas al mantener a la temperatura y a α^B constantes en cada caso.

En el modelo se relacionó a P_m^B en función de α^B en la forma de una exponencial negativa y se representó la respuesta promedio de la comunidad fitoplanctónica del P_m^B a la temperatura T con una polinomial de segundo grado. Combinando la respuesta del P_m^B a α^B y a T se formuló una expresión de cuatro parámetros para el P_m^B que se sustituyó en un modelo para curvas P-E. La desventaja del ajuste cuadrático a la temperatura es que los parámetros sólo son válidos para los intervalos de T y condiciones fitoplanctónicas similares a las de los periodos de estudio para los que fueron estimados. Sin embargo a pesar de las restricciones es posible que los parámetros obtenidos sean representativos para la mayor parte del año en el área de estudio. Dadas las diarias fluctuaciones de temperatura en el área de estudio, los resultados indican que la temperatura juega un papel importante en el control de la fotosíntesis en la laguna.

La falta de mayor número de datos hace que por lo pronto no sea posible darle mayores intervalos de aplicación al modelo. A medida que sea posible realizar más incubaciones en el área de estudio se podrán tener más datos para mejorar la estimación de los modelos ajustados.

LITERATURA CITADA.

- Alvarez Borrego, J., and S. Alvarez Borrego. 1982. Temporal and spatial variability of temperature in two coastal lagoons. CalCOFI Rep. Vol XXIII.
- Barnard, J. L. 1962. Benthic marine exploration of Bahia San Quintin, Baja California, Mexico, 1960-1961. *Pacific Naturalist*, Vol. 4 (1): 55-139.
- Beardall, J. and I. Morris. 1976. Concept of light intensity adaptation in marine phytoplankton: some experiments with *Phaeodactylum tricornutum*. *Marine Biology*. 37: 377-387.
- Coté, B. and T. Platt. 1983. Day to day variations in the spring-summer photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 28 (2): 320-344.
- Cullen, J. J. 1991. Hypotheses to explain high-nutrient conditions in the open sea. *Limnol. Oceanogr.* Vol. 36 (8): 1578-1599.
- Dawson, E. Y. 1951. A further study of upwelling and vegetation along Pacific Baja Calif. Mexico. *Jour. Mar. Res.*, Vol. 10 (1): 39-58.
- Dring, M. J. and K. Lüning. 1994. Influence of spring-neap tidal cycles on the light available for photosynthesis by benthic marine plants. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* Vol 104: 131-137.

- Eppley, R.W. 1972. Temperature and phytoplankton grown in the sea. *Fishery Bull.* 70 (4): 1063-1085.
- Glover, H.E. 1980. Assimilation number in cultures of marines phytoplankton. *Journal of Plankton Research.* 2: 249-260.
- Gordon, H.R., K. Ding, and W. Gong. 1993. Radiative transfer in the ocean: computations relating to the asymptotic and near-asymptotic daylight field. *Applied optics.* Vol 32 (9) 1606-1619.
- Harris, G.P. 1978. Photosynthesis, productivity and growth: the physiological ecology of phytoplankton. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergeb. Limnol.* 10: 1-171.
- Harrison, W.G. and T. Platt. 1980. Variations in assimilation number of coastal marine phytoplankton. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergeb. Limnol.* 10: 1-171.
- Hedgpeth, J.W. 1957. Classification of marine enviroments, p. 17-27. In: *Treatise on marine ecology and paleoecology*, vol. 1 (J.W. Hedpeth, ed.). Geological Society of America. Mem. 67., Whashington. 1296 pp, p. 17-27.
- Islas Olivares, R., 1975. El ostión japonés *Crassostrea gigas* en Baja California. *Ciencias Marinas*, Vol 2 (1): 58-60.
- Jassby, A.T. and T. Platt, 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 21:540-547.

- Kirk, John T. O. 1983. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press. Cambridge. 441 pp.
- Lara Lara, J. R., y S. Alvarez Borrego. 1975. Ciclo anual de clorofilas y producción orgánica primaria en Bahía San Quintín, BC. *Cienc. Mar.* Vol. 2 (1), 77-97.
- Lara-Lara, J. R. 1979. Variability and tidal exchange of ecological properties in a coastal lagoon. Tesis (Master of Science). Oregon State University. 59 p.
- Lara Lara, J.R., S. Alvarez Borrego, and L.F. Small. 1980. Variability and tidal exchange of ecological properties in a coastal lagoon. *Estuarine and Coastal Marine Science*. II, 613-637.
- Malone, T.C. 1980. Algal size. In: Morris (ed.) *Physiological Ecology of Phytoplankton*. Univ. of California. Press, L.A. Ca. 433-463.
- Marra, J. 1980. Vertical mixing and primary production. In: Falkowski P.G. (ed.) *Primary Productivity in the Sea*. Plenum Press. New York. 531 pp. p. 121-137.
- Millán Núñez, R. 1980. Effects of physical phenomena on the distribution of nutrients and phytoplankton productivity in a coastal lagoon. Tesis (Master of Science). Oregon State University. 58 p.

- Millán Núñez, R., S. Alvarez Borrego, and D. M. Nelson. Effects of physical phenomena on the distribution of nutrients and phytoplankton productivity in a coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* (1982) 15, 317-335.
- Monreal Gómez, M.A. 1980. Aplicaciones de un modelo de dispersión en Bahía San Quintín, B.C. Tesis de Maestría en Ciencias. C.I.C.E.S.E. Ensenada, B.C. 88 pp.
- Ocampo Torres, F.J. 1980. Análisis de mareas y predicción de velocidad mediante un modelo unidimensional en Bahía San Quintín, B.C. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California (U.C.M.). Ensenada, B.C. Méx. 94 pp.
- Odum, E.P. 1971. *Fundamentals of ecology*. N.B. Saunders Co., London. 574 pp.
- Plascencia Díaz, R.M. 1980. Determinación de circulación en Bahía San Quintín por gradientes de densidad. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Baja California, U.C.M. Ensenada, B.C., Méx. 80 pp.
- Platt, T. and C.L. Gallegos. 1981. Modelling primary production. In: Falkowski, P.G. (Ed.) *Primary productivity in the sea*. Environmental Science Research, Vol. 19, Plenum Press, New York: 339-362.
- Rhyter, J.H. 1956. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. *Limnol. Oceanogr.* 1: 61-70.
- Ryther, J.H. 1969. Photosynthesis and fish production in the sea. *Science*. 166: 72-76.

- Sathyendranath, S., T. Platt, C.M. Caverhill, R.E. Warnock and M. R. Lewis,. 1989. Remote sensing of oceanic primary production: computation using a spectral model. *Deep-Sea Res.*, 36 (3): 431-453.
- Sathyendranath, S., and T. Platt. 1990. The light field in the ocean: Its modification and exploitation by the pelagic biota. In: *Light and Life in the Sea*. Herring, P.J., Campbell, A.K. Whitfield and Maddock (ed.). Cambridge University Press.
- SEPESCA, 1988. Diagnóstico de la situación actual y perspectivas del cultivo de ostión en México. Dirección General de Acuicultura y Dirección General de Comunicación Social de la Secretaría de Pesca. Méx., D.F. 95 pp.
- Silva Cota, S. 1987. Relación fotosíntesis-irradiancia del fitoplancton de verano de una laguna costera del noroeste de Baja California. Tesis de Maestría. CICESE. Ensenada, B.C. Méx. 50 pp.
- Smith, E.L. 1936. Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide *Proc. Nat. Acad. Sci. Washinton*. 22: 504-511.
- Spencer, J. W. 1971. Fourier series representation of the position of the sun. *Search* 2, 172.
- Steeman-Nielsen, E. 1952. The use of radioactive carbon for measuring organic production in the sea. *Journal du Conseil, Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*. 18, 117-140.

Thekaekara, M.P., and A. J. Drummond. 1971. Standard values for the solar constant and its spectral components. *Natura*, 229, 6-9.

Zimmerman, R. C., J. Beeler SooHoo, J. N. Kremer and D. Z. D'Argenio. 1987. Evaluation of variance approximation techniques for non-linear photosynthesis-irradiance models. *Mar. Biol.* 95, 209-215.