

IMPLICATIONS OF THE DEPTH OF THE EUPHOTIC ZONE AND COMPENSATION IRRADIANCE ON PRIMARY PRODUCTIVITY IN CUENCA ALFONSO, BCS, MEXICO

Verdugo-Díaz, Gerardo¹, Aida Martínez López¹ & Francisco Javier Gómez-Ochoa¹

¹Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Departamento de Plancton y Ecología Marina, Apartado postal 592, Av. Instituto Politécnico Nacional S/N Col. Playa Palo de Santa Rita, La Paz, Baja California Sur, 23096, México. email: gverdugo@ipn.mx

RESUMEN. En los ecosistemas marinos, la zona eufótica ha sido definida como la capa entre la superficie marina y la profundidad donde penetra el 1% de la irradiancia solar; sin embargo, se ha planteado la necesidad de ampliarla hasta el 0.1%, para incluir comunidades fotoautótrofas adaptadas a bajas irradiancias que aportan significativamente a la productividad. Se realizaron muestreos durante abril, mayo, septiembre y noviembre 2016 en Cuenca Alfonso, en las profundidades de 100, 33, 3 y 0.1 % de penetración de la radiación fotosintéticamente activa, así como otra profundidad estándar de 150 m. Se realizaron lances de CTD y se recolectaron muestras para estimar la concentración de clorofila *a* y productividad primaria. La capa de mezcla fue menor a los 16 m durante abril, mayo y septiembre, incrementando a 48 m durante Noviembre. Las mayores concentraciones de clorofila *a* se registraron en los estratos de 33 y 3% y en un caso en el nivel de 0.1%. La concentración de clorofila de la fracción microfitoplanctónica tuvo valores desde indetectables hasta 0.084 mg m⁻³, mientras que la fracción picofitoplanctónica entre 0.012–0.33 mg m⁻³. La productividad primaria microfitoplanctónica varió entre 0.25–0.41 mg C m⁻³ h⁻¹ (valores puntuales) y 22.39–41.69 mg C m⁻² h⁻¹ (valores integrados), mientras que la fracción picofitoplanctónica varió entre 0.25–0.34 mg C m⁻³ h⁻¹ y 19.92–34.44 mg C m⁻² h⁻¹. La concentración de clorofila *a* fue significativamente mayor en la fracción picofitoplanctónica que en la microfitoplanctónica ($p < 0.05$), pero no significativo en productividad primaria ($p = 0.05$). Concluimos que la profundidad de la zona eufótica influye directamente en la capacidad productiva del ecosistema por lo cual se propone la ampliación de su profundidad al menos al 0.1 % de la irradiancia superficial ya que esto puede significar un incremento de hasta el 30 % en la productividad total.

Palabras clave: profundidad de compensación, productividad primaria, clorofila *a*, Radiación fotosintéticamente activa.

Implicaciones de la profundidad de la zona eufótica e irradiancia de compensación sobre la productividad primaria en Cuenca Alfonso, BCS, Mexico

ABSTRACT. The euphotic zone of marine ecosystems has been defined as the layer between the water surface and the depth to which 1% of solar irradiance penetrates. However, it has been proposed that this should be extended to 0.1% to include phytoplanktonic communities adapted to low irradiances that contribute significantly to primary productivity. Sampling was conducted during April, May, September, and November, 2016, in Cuenca Alfonso at depths of 100, 33, 3, and 0.1% of active photosynthetic radiation, and at the standard depth of 150 m. CTD casts were performed and samples were collected to estimate chlorophyll-*a* concentrations and primary productivity. A mixed layer was observed at less than 16 m in April, May, and September that increased to 48 m in November. The highest chlorophyll-*a* concentrations were recorded at 33 and 3% and in one case at the 0.1% level. The microphytoplanktonic fraction concentration of chlorophyll had values that ranged from undetectable to 0.084 mg m⁻³, while the picophytoplanktonic fraction measured between 0.012 and 0.33 mg m⁻³. Microphytoplanktonic primary productivity varied from 0.25 to 0.41 mg C m⁻³ h⁻¹ (scored values) and 22.39–41.69 mg C m⁻² h⁻¹ (integrated values). The picophytoplanktonic fraction varied from 0.25–0.34 mg C m⁻³ h⁻¹ to 19.92–34.44 mg C m⁻² h⁻¹. The concentration of chlorophyll-*a* was significantly greater in the picophytoplanktonic fraction than in the microphytoplanktonic fraction ($p < 0.05$); but was not significant in primary productivity ($p = 0.05$). We conclude that the depth of the euphotic zone directly influences the productive capacity of the ecosystem, and propose deepening the zone's profundity to at least 0.1% of surface irradiance since this could mean an increase of as much as 30% in total productivity.

Keywords: compensation depth, primary productivity, chlorophyll-*a*, photosynthetically active radiation

Verdugo-Díaz, G., A. Martínez-López & F.J. Gómez-Ochoa. 2021. Implications of the depth of the euphotic zone and compensation irradiance on primary productivity in Cuenca Alfonso, BCS, Mexico. *CICIMAR Oceanides*, 36(1-2): 41-50.

INTRODUCCION

El fitoplancton es el componente que asimila los compuestos inorgánicos para producir compuestos orgánicos mediante la actividad fisiológica de la fotosíntesis, que pone disponible biomasa para los niveles tróficos superiores (Ducklow *et al.*, 2001). En algunos ambientes se ha observado que parte de la productividad primaria es transportada a profundidades por debajo de la zona eufótica en donde organismos de hábitats profundos pueden alimentarse del material

hundido (Cloern, 2007). El entendimiento de la dinámica poblacional del fitoplancton y de su capacidad productiva ha sido abordado desde la función de los nutrientes, variabilidad fisiológica de los productores primarios y disponibilidad de irradiancia fotosintéticamente activa (PAR) en la columna de agua (Cloe & Cloern, 1987). De igual manera se ha registrado la relación de la comunidad fitoplanctónica adaptada a bajas irradiancias con la presencia de las picos subsuperficiales de concentración de clorofila *a* y con la zona de mínimo oxígeno (Marquez-Artavia, *et al.*, 2019)

Fecha de recepción: 13 de diciembre de 2019

Fecha de aceptación: 08 de diciembre de 2021

Durante los últimos años se han investigado las condiciones hidrográficas prevaletentes en la Bahía de La Paz, así como de su influencia sobre la comunidad fitoplanctónica y su capacidad productiva (Martínez-López *et al.*, 2001; Cervantes-Duarte *et al.*, 2005; Verdugo-Díaz *et al.*, 2008, 2012, 2014). Martínez-López *et al.* (2001) analizaron la relación temporal de la concentración de clorofila *a* en función de las variables ambientales durante marzo 1993 a marzo 1995. Cervantes-Duarte *et al.* (2005) investigaron los principales factores que controlan la variabilidad estacional de la productividad primaria en la Bahía de La Paz durante 2000–2001. Verdugo-Díaz *et al.* (2008) analizaron la variabilidad de la productividad primaria por medio la estimación de la fluorescencia natural en distintas estaciones del año (noviembre 1997 y 2000, enero 1998, febrero 2001) en la Bahía de La Paz. Verdugo-Díaz *et al.* (2012) estimaron los parámetros fotosintéticos de la comunidad fitoplanctónica en la zona norte de la Bahía de La Paz durante el periodo junio del 2000 a junio del 2001. Verdugo-Díaz *et al.* (2014) utilizando la técnica de asimilación de carbono radiactivo estimaron la productividad primaria y eficiencia fotosintética durante seis cruces realizados durante diciembre 2005; mayo y agosto 2006; febrero, mayo y noviembre 2007 en Bahía de La Paz (Cuenca Alfonso).

La capacidad productiva de los organismos que habitan en el océano es el resultado de la interacción multivariada de las condiciones ambientales y las adaptaciones fisiológica de los productores primarios (base de la trama trófica). Es importante mencionar que los factores de primer orden que influyen sobre la capacidad productiva del fitoplancton son el flujo de fotones y la capacidad para su utilización en el proceso fotosintético por acción de la clorofila *a* (Platt & Sathyendranath, 1988). Al respecto, Gran & Braarud (1935) y Sverdrup (1953) mencionan la importancia de la zona iluminada como factor determinante que modula la capacidad productiva del océano, mencionando que la magnitud y profundidad del estrato vertical iluminado del océano es crítico para hacer viable el proceso fotosintético. Esta zona es denominada zona eufótica y se define como el estrato de la columna de agua hasta la profundidad a la cual penetra el 1% de PAR (Banse, 2004; Ping, *et al.*, 2007) y el límite inferior de la zona eufótica es denominada como profundidad o irradiancia de compensación (Marra, 2004). Banse (2004) argumentó ampliamente y cuestionó el uso generalizado del 1% para definir el límite inferior de la zona eufótica. Esta es la profundidad en la cual teóricamente la fotosíntesis iguala a la respiración. Bajo este concepto y dada la alta variabilidad fotoadaptativa de los diferentes grupos funcionales fitoplanctónicos es ecológicamente relevante precisar cuál es el porcentaje de luz a que se presenta esta igualdad fisiológica entre respiración y fotosíntesis, teóricamente, entre mayor sea la profundidad de compensación, mayor producción primaria integrada existe en el ecosistema epipelágico.

En otros estudios se ha mencionado la importancia de comunidades fitoplanctónicas con bajos índices de saturación de la luz que les permite fotosintetizar en zonas de baja iluminación (Verdugo-Díaz, *et al.*, 2012). Por esta razón y con la finalidad de evaluar la pertinencia de mantener el 1% como valor representativo de la profundidad de compensación en la Bahía de La Paz, en el presente trabajo se propone la hipótesis de que el 0.1% es límite inferior más preciso y representativo para delimitar la profundidad de la zona eufótica

MATERIAL Y METODOS

La Bahía de La Paz se localiza en la costa suroccidental de la Península de Baja California, México. De norte a sur su dimensión aproximada es de 80 km, mientras que de este a oeste es 35 km (Fig. 1). La Bahía de La Paz presenta intercambio hídrico con el Golfo de California mediante la Boca Grande que se localiza al norte de la bahía (entre la Isla Espíritu Santo e Isla San José). Presenta comunicación en la parte sur mediante el estrecho Canal de San Lorenzo. En la parte noroeste de la bahía se localiza cuenca Alfonso (24° 38'N y 110° 35'W) con una profundidad máxima de 415 m (Cruz-Orozco *et al.*, 1989, 1996; Nava-Sánchez *et al.*, 2001; Obeso-Nieblas *et al.*, 2008) en donde se realizaron cuatro muestreos durante abril, mayo, septiembre y noviembre de 2016. El disco de Secchi fue utilizado para estimar la profundidad de la zona eufótica y las profundidades de muestreo correspondientes al 100, 33, 3 y 0.1 % del PAR superficial, todo esto, según lo estipulado por Brown *et al.* (1989). También fue considerado muestrear en la profundidad estándar de 150 m como un punto que en esta investigación, consistentemente se localizó por debajo de la profundidad de compensación.

En cada muestreo se realizaron lances de CTD (Sea Bird 19) a 300 m de profundidad. Con los datos obtenidos, se determinó la profundidad de la capa de mezcla según lo propuesto por Kara *et al.* (2000). Además se recolectaron muestras de agua en las profundidades previamente definidas para determinar la concentración de clorofila *a* (Strickland & Parsons, 1972) y estimar la productividad primaria según lo estipulado en la técnica de asimilación de carbono radiactivo (Steemann-Nielsen, 1952). Todas las muestras fueron recolectadas con una botella Niskin de 8 L (Modelo 1010, General Oceanics).

Las lecturas de absorbancia utilizadas para determinar la concentración de clorofila *a* fueron obtenidas utilizando un espectrofotómetro Perkin Elmer modelo LAMBDA 25 UV/Vis. La estimación de productividad primaria se realizó mediante incubaciones “*in situ*” de fitoplancton natural contenido en botellas de policarbonato de 250 ml durante 1 a 2 h. Cada botella fue inoculada con 2 μ Ci de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$. Las muestras incubadas fueron fraccionadas mediante filtros de policarbonato de 20 y 0.4 μm para estimar el aporte a la productividad primaria de las fracciones de picoplancton (0.4–20 μm) y microplancton (>20 μm).

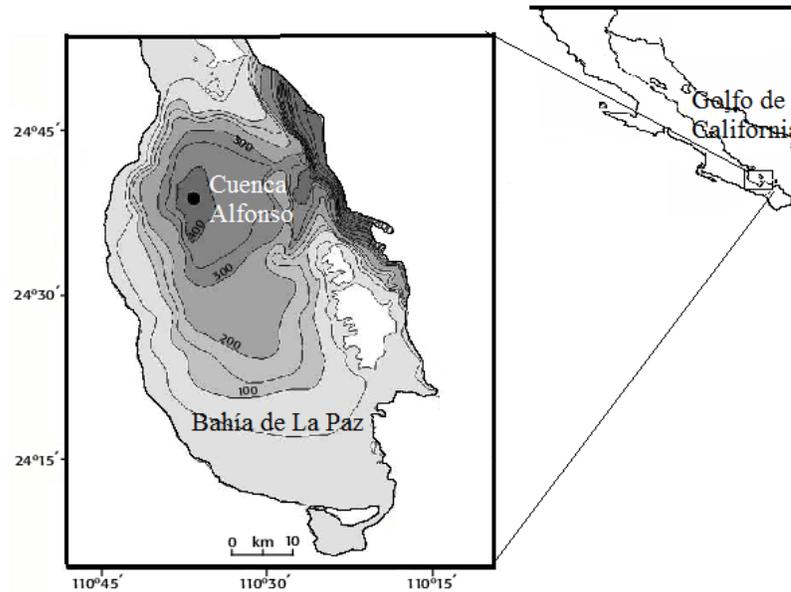


Figura 1. Área de estudio, localizando Cuenca Alfonso donde se hicieron los muestreos. Modificado de Nava-Sanchez, *et al.* 2001.

Los conteos de las emisiones beta (DPM) fueron realizados con un contador de centelleo líquido (Perkin Elmer Tri-Carb 2810 TR). Para realizar el contraste estadístico de los resultados obtenidos se realizó un análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis, dado que no existía homocedasticidad en los datos según la prueba de Bartlett (Sokal & Rohlf 1969).

RESULTADOS

Se observó un incremento gradual de la temperatura superficial de 22.6 a 28.6 °C durante abril, mayo y septiembre, registrándose un ligero decremento durante noviembre (28.2 °C). La columna de agua estuvo siempre estratificada pero la capa de mezcla fue

más somera (<16 m) durante abril, mayo y septiembre que durante noviembre (48 m de profundidad) (Fig. 2A). La profundidad de la zona eufótica definida por el 0.1% del PAR superficial presentó un comportamiento similar a la profundidad de la capa de mezcla. La profundidad mínima de la zona eufótica se observó en mayo (69 m) y la máxima durante noviembre (108 m). Por lo tanto, en el presente estudio, la capa de mezcla estuvo siempre por encima de la profundidad de compensación (Fig. 2B).

La concentración de clorofila *a* de la fracción microfitoplanctónica presentó valores relativamente bajos (indetectables a 0.084 mg m⁻³). La concentración de clorofila no se asoció con los niveles de irradiación

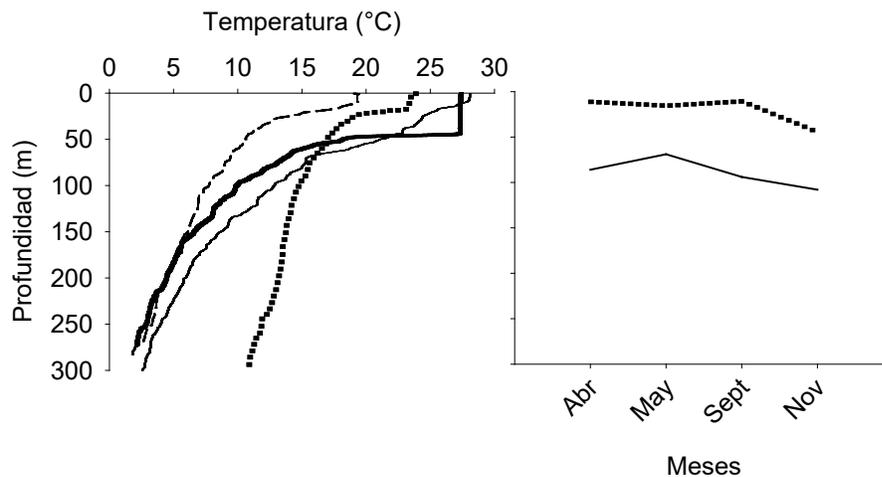


Figura 2. A).- Perfiles verticales de temperatura registrado en cada salida de muestreo. Línea intermitente (abril), línea punteada (mayo), línea continua delgada (septiembre), línea continua gruesa (noviembre) 2016, B).- Profundidad de la zona eufótica (línea continua), profundidad de la capa de mezcla (línea punteada).

muestreados. Las mayores concentraciones de clorofila *a* en mayo se registraron a profundidades de irradiación de la parte media (33% = 0.084 mg m⁻³) y baja (0.01% = 0.082 mg m⁻³) de la zona eufótica. Mayo fue el único mes con todos los registros por encima del umbral de detección de la concentración de clorofila *a* (Fig. 3A).

La concentración de clorofila *a* de la fracción picofitoplanctónica registró valores generalmente mayores que los detectados en la fracción microfitoplanctónica que superaron hasta en un 200% (0.012 y 0.33 mg m⁻³). Se observó una disminución gradual de la concentración de clorofila *a* del inicio al final del periodo de estudio, principalmente en los primeros dos tercios de la zona eufótica. La concentración de clorofila *a* en la profundidad de compensación y por debajo de ella (150 m) presentó un notable incremento durante septiembre y noviembre (Fig. 3B).

La productividad primaria de la fracción microfitoplanctónica (>20 μm) mostró un ligero incremento del inicio al final del periodo de estudio con valores de 0.22 mg C m⁻³ h⁻¹ en abril a 150 m de profundidad a 0.41 mg C m⁻³ h⁻¹ en noviembre en la capa de 33%. La productividad primaria no mostró diferencias entre los diferentes niveles de cada mes. Sin embargo, se registraron valores ligeramente mayores en la capa superior de la zona eufótica, mismos que se alternan entre el nivel superficial y el de 33% de la irradiación (Fig. 4A).

La productividad primaria de la fracción picoplanctónica (0.4–20 μm) registró su menor y máxima tasa durante noviembre (0.25 a 150 m y 0.34 mg C m⁻³ h⁻¹ en el estrato de 3% de irradiación). Esta fracción tuvo un incremento gradual del inicio del periodo de estudio con un notorio incremento de la productividad primaria conforme aumentaba la profundidad (Fig. 4B). La productividad primaria total varió entre 0.41 mg C m⁻³ h⁻¹ a los 150 m de profundidad durante abril a 0.73 mg C m⁻³ h⁻¹ en el 33% (17 m) en noviembre.

Para evaluar el posible efecto de la profundidad de la zona eufótica en la capacidad productiva del fitoplancton de este sistema se integró la productivi-

dad primaria de la superficial hasta la profundidad de compensación. La fracción microfitoplanctónica varió de 22.39 en mayo y 41.69 mg C m⁻² h⁻¹ en noviembre. La fracción picofitoplanctónica tuvo valores mínimos y máximos de productividad primaria durante los mismos meses pero ligeramente inferiores (19.92 en mayo y 34.44 mg C m⁻² h⁻¹ en noviembre). Ambas fracciones de fitoplancton incrementaron la productividad primaria de inicio al final del periodo de estudio (Fig. 5).

Para evidenciar la importancia de considerar el 0.1% como el límite de la zona eufótica se procedió a graficar la productividad primaria total integrada, en la cual se observó el mismo patrón general de la productividad fraccionada. En este mismo gráfico se puede observar que al considerar el nivel de 0.1% del PAR tenemos la posibilidad de considerar una zona de penumbras en donde se presentan valores de productividad primaria entre 0.37 y 0.50 mg C m⁻³ y que pueden representar más del 25% de la productividad en integrada en la zona eufótica (Figura 5). Es importante considerar que además de la productividad primaria registrada en el nivel de 0.1%, debemos tener en cuenta que al considerar al 0.1% y no al 1% como la profundidad de compensación estamos ampliando esta zona entre 22 (mayo) a 36 m (noviembre) lo cual equivale de 22 a 36 m³ en la columna de agua integrada y que es la mayor diferencia de profundidad entre todos los estratos considerados. Bajo estos argumentos consideramos que el 0.1% es un nivel con aporte significativo a la productividad primaria de la columna de agua, lo que confirma la importancia de considerarlo como el límite de la zona eufótica (Figura 6).

DISCUSIÓN

Las condiciones hidrográficas de la Bahía de La Paz tienen un patrón general de variabilidad entre el periodo de estratificación y de mezcla en la columna de agua que pueden estar desfasados en tiempo debido a la inherente variabilidad interanual (Cervantes-Duarte *et al.*, 2005; Pardo *et al.*, 2013; Verdugo-Díaz *et al.*, 2014). La presente investigación evidenció una clara estratificación de la columna de

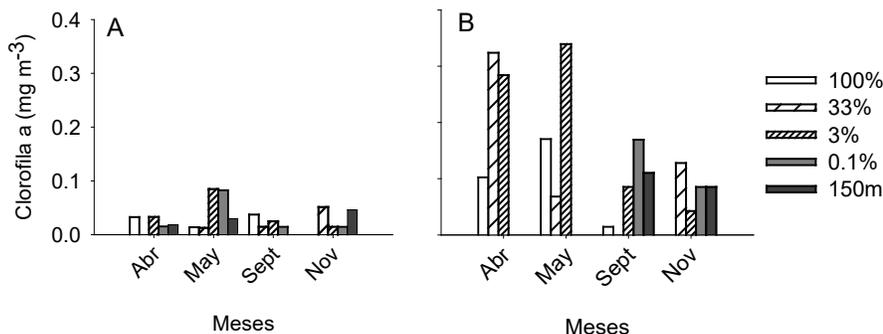


Figura 3. Concentración de clorofila *a*; A).- Fracción microfitoplanctónica, B).- Fracción picofitoplanctónica.

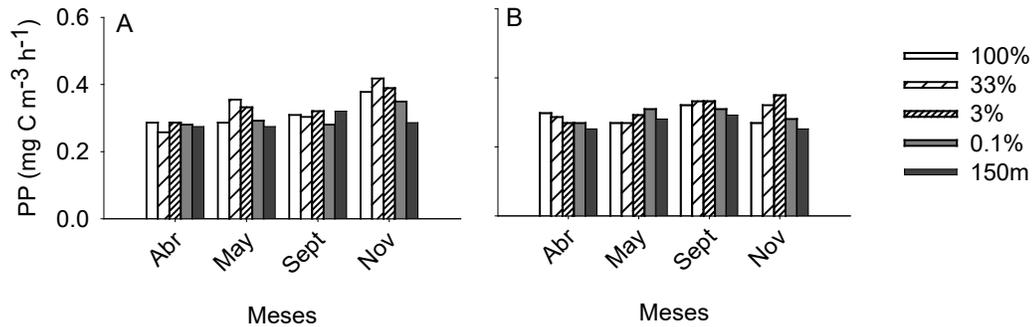


Figura 4. Productividad primaria; A).- Fracción microfitoplanctónica, B).- Fracción picofitoplanctónica.

agua durante los primeros tres meses con una capa de mezcla < 16 m de profundidad durante abril, mayo y septiembre, incrementándose en noviembre (48 m de profundidad). Al registrarse una capa de mezcla somera durante los muestreos considerados, generalmente, la mayor parte de la zona eufótica se encontró por debajo de la profundidad de la capa de mezcla o cerca de ella. Durante noviembre la capa de mezcla fue casi tres veces más profunda (48 m), por lo cual solamente la parte más profunda de la zona eufótica (3 al 0.1%) se encontró por debajo de la capa de mezcla. Noviembre ha sido reportado como el inicio del periodo homogeneidad de la columna de agua, en donde la capa de mezcla alcanza profundidades, incluso > 60 m (Cervantes-Duarte *et al.*, 2005; Verdugo-Díaz *et al.*, 2008, 2014).

A pesar de que la Bahía de La Paz ha sido frecuentemente reportada como una bahía de alta productividad primaria, durante el presente estudio se detectaron concentraciones relativamente bajas de clorofila *a*, comparables a los valores reportados

por Martínez-López *et al.* (2001). Con relación a la concentración en los diferentes niveles considerados, no fue posible identificar un solo nivel asociado a los máximos de clorofila *a*; sin embargo, es notorio que las concentraciones mayores se registraron en niveles entre 33 y 3% de la irradiación superficial y que durante septiembre se presentan los valores mayores de concentración de clorofila picofitoplanctónica en el nivel de 0.1%. Martínez-López, *et al.* (2001) reportaron concentraciones similares con máximos subsuperficiales durante la serie 1993–1995, misma observación realizada por Verdugo-Díaz *et al.* (2008, 2014). De manera general se observó que la capa superficial y subsuperficial de la zona eufótica presentaron valores mayores de clorofila *a* durante abril y mayo (0.3 a 0.45 mg m⁻³). Durante septiembre y noviembre la clorofila *a* superficial registró valores mínimos o indetectables, sin embargo, los niveles profundos de la zona eufótica registraron valores entre los 1–2 mg m⁻³ (Fig. 3). Verdugo-Díaz *et al.* (2008) por su parte reportó valores entre 0.5–1.5 mg m⁻³. Martínez-López *et al.* (2001) y Verdugo-Díaz *et*

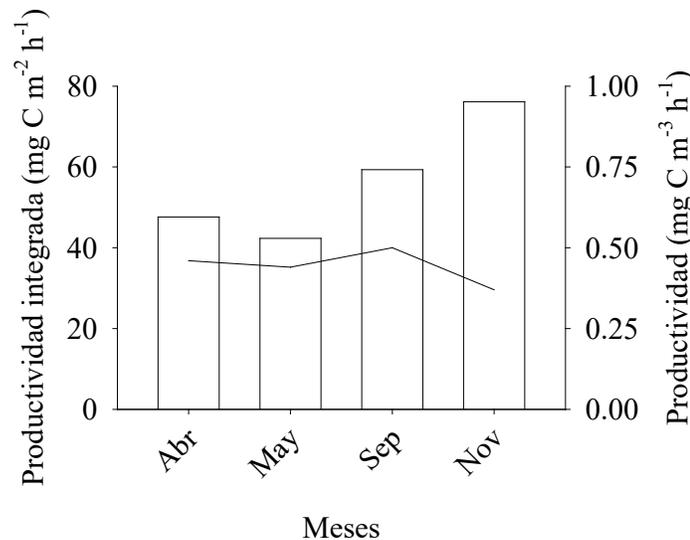


Figura 5. Productividad primaria integrada (barras) y productividad primaria del nivel de 0.1 % de la radiación fotosintéticamente activa (línea negra).

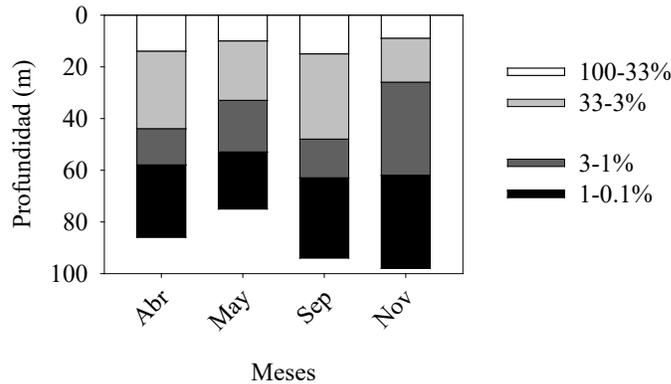


Figura 6. Magnitud (m) de cada uno de los niveles de irradiación fotosintéticamente activa. Área blanca 100 a 33 %, gris 33 a 3 %, gris oscuro 3 a 1 % y negro 1 a 0.1 %.

al. (2014) reportaron valores $> 6 \text{ mg}^{-3}$ durante meses típicamente fríos (febrero de 1995, diciembre del 2005) los cuales son concentraciones de clorofila *a* sustancialmente más elevadas que los observados en la presente investigación.

La productividad primaria de la fracción que puede ser representativa del picoplancton presentó una distribución vertical homogénea entre los diferentes niveles de la zona eufótica. Se evidenció que la productividad primaria incrementó del inicio al final del periodo de estudio y que la productividad de los niveles más profundos fue relevante, lo cual puede estar asociado a la presencia de ecotipos de *Synechococcus* y *Prochlorococcus* que tienen la capacidad fisiológica de saturar el proceso fotosintético a irradiancias entre $0.5 - 50 \mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Moore, 2010; Neale *et al.*, 2014), rango del PAR coincidente con los registros en la zona profunda de la zona eufótica de la presente investigación. Al respecto, Hakspiel-Segura, (2014) registró un incremento estacional similar en la productividad primaria en profundidades cercanas a la de compensación en donde el picoplancton suele incrementar su productividad. Santana-Vega *et al.* (2018) reportaron que la fracción picofitoplanctónica tuvo mayores concentraciones de clorofila *a* en la zona profunda, mientras que Marquez-Artavia *et al.* (2019) reportan un segundo pico subsuperficial asociado a la zona de mínimo oxígeno a profundidades incluso mayores a 100 m en donde el PAR equivale aproximadamente al 0.2 % del registrado en superficie. La concentración de clorofila asociada tanto a la fracción microfitoplanctónica como picofitoplanctónica presentaron un patrón similar, aunque la fracción de menor tamaño registró concentraciones ligeramente superiores aunque no significativas ($p=0.05$) lo que contrasta con los registros de la dominancia de la fracción de menor tamaño que ha sido reportada principalmente en regiones oligotrófica tropicales o subtropicales (Chisholm, 1992). La dominancia de una u otra fracción fitoplanctónica en la columna de agua puede ser una respuesta ante la formación de microestructuras hidrográficas que tienen una respuesta diferencial en el desarrollo de una u otra fracción fito-

planctónica en función de las diferentes adaptaciones fisiológicas que poseen (Otero-Ferrer *et al.*, 2018) como su capacidad de fotoadaptación en estratos con bajos índices de saturación de la luz (Verdugo-Díaz *et al.* 2012). Estas diferencias fisiológicas en la comunidad fitoplanctónica pueden ocasionar cambios temporales de baja frecuencia (horas a días) sobre todo en la productividad primaria de la zona adyacente a la profundidad de compensación (0.1% del PAR superficial), la cual no sería cuantificada bajo el concepto tradicional de la zona eufótica (Harris, 1978). Gómez-Ocampo *et al.* (2017) mencionaron que la estratificación en la columna de agua influye sobre la disponibilidad de nutrientes necesarios para el crecimiento del fitoplancton y que por consiguiente estos procesos espacio-temporales pueden determinar o influir sobre la producción primaria del ecosistema. En este mismo sentido, Estrada y Blasco, (1985) mencionaron que la magnitud de la profundidad de compensación y de la capa de mezcla son factores influyentes sobre la comunidad fitoplanctónica y su capacidad productiva ya que cuando la profundidad de compensación se encuentra por debajo de la termoclima se favorece el ingreso de nutrientes aloctonos al menos a la base de la zona con la posibilidad de generar un incremento en la producción primaria nueva.

En la presente investigación y estudios previos en la Bahía de La Paz se ha observado que no existe relación directa entre la concentración de clorofila y la productividad primaria (Verdugo-Díaz *et al.*, 2012, 2014). La productividad primaria es usualmente medida como una tasa de asimilación (catabolismo), mientras que la biomasa como concentración de clorofila *a* en donde la relación clorofila:carbono es altamente variable en tiempo y espacio (Falkowski *et al.*, 1985; Geider, 1987). Esto es debido a que el fitoplancton tiene una respuesta multifuncional a la irradiancia, temperatura y nutrientes, entre otras variables. Una manera de evaluar la capacidad productiva del medio marino es mediante la integración de la productividad primaria en la zona eufótica como un valor representativo y comparable en tiempo y espacio. El presente estudio encontramos que el incremento en la

profundidad de compensación (del 1 al 0.1% del PAR superficial) es parte fundamental del incremento de la productividad integrada en la columna de agua, ya que su aporte es similar al de niveles de irradiancia superiores (100 y 33 %). Cloern *et al.* (1985) y Nixon (1981) relacionaron el incremento en la productividad primaria con una zona eufótica de mayor profundidad incluso si la concentración de nutrientes disminuye, siempre y cuando existan comunidades fitoplanctónicas con bajos requerimientos nutritivos como algunas especies pertenecientes al nano y picofitoplancton. Se debe considerar la magnitud de la profundidad de compensación que tradicionalmente se ha definido como la zona que se extiende desde la superficie hasta la profundidad a la cual llega el 1%, dado que su magnitud puede ser altamente variable al depender de la irradiancia superficial y que de las condiciones de turbidez en la columna de agua (Hamsley, 2005). Es relevante evaluar si esta definición es ecológicamente válida o en su caso si es conveniente modificarla de acuerdo a las características de la zona de estudio, ya que en la presente investigación se encontraron evidencias para ampliar la zona eufótica al menos a la profundidad a la cual penetra el 0.1% del PAR superficial y que es suficiente para activar el proceso fotosintético de grupos fitoplanctónicos adaptados a bajos índices de saturación de la luz (Sathyendranath & Platt, 2001; Banse, 2004). En este mismo sentido, Marquez-Artavia *et al.* (2019) reportaron en el Pacífico mexicano células fotosintéticamente activas de poblaciones como *Prochlorococcus* bajo condiciones < 1% de la irradiancia superficial equivalente a condiciones lumínicas de 1–20 $\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Por su parte Villegas-Aguilera, (2009); Verdugo-Díaz, *et al.* (2014) reportaron que al incrementar la zona eufótica al 0.1% permite detectar grupos funcionales picofitoplanctónicos que presentaban alta eficiencia fotosintética similar o incluso mayor a los niveles más iluminados y que esto podría significar hasta un 33 % de incremento en la productividad primaria integrada.

La presente investigación demostró que ampliar la zona eufótica del 1% al 0.1% del PAR superficial, significó un incremento entre 22 y 36 m de profundidad que representa un incremento de 22–36 m^3 de agua al integrar la productividad en la zona eufótica (Fig. 6), incrementando hasta un 25 % la productividad primaria total en la columna de agua. En este mismo sentido, es importante no solamente tomar en cuenta la definición física de esta profundidad basada en la irradiancia, sino que se debe de considerar también la definición sustentada en la profundidad de compensación definida por Sverdrup (1953) que es la profundidad a la cual la fotosíntesis es igual a la respiración (Langdon, 1987). Esta definición involucra adaptaciones fisiológicas de los productores primarios lo cual hace prácticamente imposible su determinación precisa y generalizada para diferentes condiciones ambientales y latitudes. De tal manera y a fin de no subestimar la capacidad productiva de esta zona de estudio, consideramos apropiado y válido para la

Bahía de La Paz, replantar la profundidad de compensación como aquella zona a la cual se presenta el 0.1 % del PAR superficial.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Instituto Politécnico Nacional y a la Secretaría de Investigación y Posgrado por los apoyos otorgados mediante los proyectos “Efectos del clima y la eutrofización en la productividad primaria y tasas de fijación biológica de nitrógeno” (Clave 20161404) y el proyecto “Indicadores de variabilidad climática y cambio ambiental (microplásticos)” (Clave SIP-20210185) dirigidos por la Dra. Aida Martínez López. Agradecemos al M.C. Martín E. de la Cruz Orozco por la asesoría para el uso del contador de centelleo líquido del CICESE, Ensenada BC, México. De igual manera nuestro agradecimiento a COFAA-IPN y/o EDI por los apoyos recibidos mediante becas a GVD y AML, autores de la presente publicación.

REFERENCIAS

- Banse, K. 2004. Should we continue to use the 1% light depth convention for estimating the compensation depth of phytoplankton for another 70 years? *Limnology and Oceanography*, 13 (3): 49–52. <https://doi.org/10.1002/lob.200413349>.
- Brown, J., A. Colling, D. Park, J. Phillips, D. Rothery & J. Wriath. 1989. Light and sound in seawater. In: Bearman, G. (Ed). *Seawater: its composition, properties and behavior*, 165 pp. <https://doi.org/10.1016/B978-075063715-2/50006-X>
- Cervantes-Duarte, R., G. Verdugo-Díaz & J.E. Valdez-Holguín. 2005. Modelo estacional de producción primaria estimada mediante fluorescencia natural en una región costera del Golfo de California, México. *Hidrobiológica*, 15 (1): 79-87.
- Chisholm, S.W. 1992. Phytoplankton Size, 213-237, In: Falkowski, P.G., Woodhead, A.D., & Vivirito, K. (Eds). *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*. Springer US, Boston, MA. https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0762-2_12, 213–237.
- Cloern, J.E. 2007. Habitat Connectivity and Ecosystem Productivity: Implications from a Simple Model. *The american naturalist*, 169 (1): 21-33. <https://doi.org/10.2307/4122257>
- Cloern, J.E., B.E. Cole, R.L.J. Wong & A.E. Alpine. 1985. Temporal dynamics of estuarine phytoplankton: a case study of San Francisco Bay. *Hydrobiologia*, 29: 153-176. <https://doi.org/10.1007/BF00048693>
- Cole, B.E. & J.E. Cloern. 1987. An empirical model for estimating phytoplankton productivity in estuaries. *Marine Ecology Progress Series*, 36: 299-305. doi: 10.3354/meps036299

- Cruz-Orozco, R., P. Tojo-García, L. Godínez-Horta & E.H. Nava-Sánchez. 1989. Topografía, hidrología y sedimentos de los márgenes de la Laguna de La Paz, B.C.S. *Revista de Investigación Científica.*, UABCS, 1: 3-15.
- Cruz-Orozco, R., C. Martínez-Noriega & Y.A. Mendoza-Maravillas. 1996. Batimetría y sedimentos de la Bahía de La Paz, B.C.S. *CICIMAR Oceanides*, 11 (1): 21-27.
- Ducklow, H.W & D.K. Steinberg. 2001. Upper ocean carbon export and the biological pump. *Oceanography*, 14 (4): 50-58. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2001.06>
- Estrada, M. & D. Blasco. (1985). Phytoplankton assemblages in coastal upwelling areas. Simposio internacional sobre las áreas de afloramiento más importantes del Oeste Africano (Cabo Blanco y Benguela). Instituto de Investigaciones Pesqueras., Barcelona, 1: 379-102.
- Falkowsky, P.G., Z. Dubinsky & K. Wyman. 1985. Growth-irradiance relationships in Phytoplankton. Topografía, hidrología y sedimentos de los márgenes de la Laguna de La Paz. *Limnology and Oceanography*, 30 (2): 311-321. <https://doi.org/10.4319/lo.1985.30.2.0311>
- Geider, R.J. 1987. Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll a ratio in microalgae and cyanobacteria: Implications for physiology and growth of phytoplankton. *News Phytologist Foundation*, 106 (1): 1-34.
- Gómez-Ocampo, E., R. Durazo, G. Gaxiola-Castro, M. De la Cruz-Orozco & R. Sosa-Avalos. 2017. Effects of the interannual variability of water column stratification on phytoplankton production and biomass in the northern zone off Baja California. *Ciencias Marinas*, 43 (2): 109-122. <https://doi.org/10.7773/cm.v43i2.2759>
- Gran, H. H., & T. Braarud. 1935. A quantitative study of the phytoplankton in the Bay of Fundy and the Gulf of Maine. *Journal of the Biological Board of Canada*. 1 (5): 279- 467.
- Hakspiel-Segura, C. 2014. Rutas y procesos fisiológicos del ciclo del nitrógeno en Cuenca Alfonso, Golfo de California. Tesis Doctoral. CICIMAR-IPN. 157 pp.
- Kara, A. B., P. Rochford & H. Hurlburt 2000. An optimal definition for ocean mixed layer depth, *Journal of Geophysical Research*, 105 (C7): 16803-16821
- Langdon, C. 1987. On the causes of interspecific differences in the growth-irradiance relationship for phytoplankton. Part 1. A comparative study of the growth-irradiance relationship of three marine phytoplankton species: *Skeletonema costatum*, *Olisthodiscus luteus* and *Gonyaulax tamarensis*. *Journal of Plankton Research*, 9 (3): 459-482. doi: 10.1093/plankt/9.3.459
- Marquez-Artavia, A., L. Sánchez-Velasco, E.D. Barton, A. Paulmier, E. Santamaria-Del-Angel & E. Beier. 2019. A suboxic chlorophyll-*a* maximum persists within the Pacific oxygen minimum zone off Mexico. *Deep-Sea Research*, II 1-8. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2019.104686>
- Marra, J. (2004). The compensation irradiance for phytoplankton in nature. *Geophysical Research Letters*, 310 (6): 1-6. doi:10.1029/2003GL018881.
- Martínez-López A., R. Cervantes-Duarte, A. Reyes-Salinas & J.E. Valdez-Holguín. 2001. Cambio estacional de clorofila *a* en la Bahía de La Paz, B.C.S., México. *Hidrobiológica*, 11: 45-42.
- Moore, L.R. 2010. Prochlorococcus and other photosynthetic picoplankton. *In: encyclopedia of life sciences (ELS)*. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester. doi:10.1002/9780470015902.a0022840.
- Neale, P.J., A.L. Pritchard & R. Ihnacik. 2014. UV effects on the primary productivity of picophytoplankton: biological weighting functions and exposure response curves of *Synechococcus*. *Biogeosciences*, 11: 2883-2895. doi:10.5194/bg-11-2883-2014
- Nava-Sánchez E.H., D.S. Gorsline & A. Molina Cruz. 2001. The Baja California Peninsula borderland: structure and sedimentological characteristics. *Sedimentary Geology*, 144 (1): 63-82. [https://doi.org/10.1016/S0037-0738\(01\)00135-X](https://doi.org/10.1016/S0037-0738(01)00135-X)
- Nixon, S.W. (1981). Freshwater inputs and estuarine productivity. 31-57, *In: Cross, R., Williams, D. (Eds.) Proceedings of the National Symposium on Freshwater Inflow to Estuaries*. U.S., Fish and Wildlife Service.
- Nerger, L., & W. Gregg (2008). Improving assimilation of SeaWiFS data by the application of bias correction with a SEIK filter, *Journal of Marine Systems*, 73: 87-102. doi:10.1016/j.jmarsys.2007.09.007
- Obeso-Nieblas, M., B. Shirasago-German, J.H. Gaviño-Rodríguez, E.L. Pérez-Lezama, H. Obeso-Huerta & A.R. Jiménez-Illescas. 2008. Variabilidad hidrográfica en Bahía de La Paz, Golfo de California, México (1995-2005). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 43: 559-567. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572008000300015>.
- Otero-Ferrer, J.L., P. Cermeño, A. Bode, B. Fernández-Castro, J.M. Gasol, X.A.G. Morán & E. Mara. 2018. Factors controlling the community

- structure of picoplankton in contrasting marine environments. *Biogeosciences*, 15: 6199–6220. doi: 10.5194/bg-2018-211
- Pardo1, M.A., N. Silverberg, D. Gendron; E. Beier & D.M. Palacios. Role of environmental seasonality in the turnover of a cetacean community in the southwestern Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series*, 487: 245–260. doi: 10.3354/meps10217
- Platt, T. & S. Sathyendranath. 1988. Oceanic Primary Production: Estimation by Remote Sensing at Local and Regional Scales. *Science*, 23: 1613–1620. doi: 10.1126/science.241.4873.1613
- Santana-Vega, Z., D.U. Hernández-Becerril, A.R. Morales-Blake, F. Varona-Cordero & M. Merino-Ibarra. 2018. Prokaryotic picoplankton distribution within the oxygen minimum zone of the central Mexican Pacific across environmental gradients. *Brazilian Journal of Oceanography*, 157-171. <https://doi.org/10.1590/s1679-87592018004806602>
- Sathyendranath, S. & T. Platt. 2001. Primary production distribution. 2272-2277, *In* J.H. Steele (Ed). *Encyclopedia of Ocean Sciences*. <https://doi.org/10.1006/rwos.2001.0204>
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1969. *Biometry. The principles and practice of Statistics in Biological Research*. W.H. Freeman and Company. 859 pp.
- Steemann-Nielsen, E. 1952. The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *ICES Journal of Marine Science*, 18: 117–140. <https://doi.org/10.1093/ices-jms/18.2.117>
- Strickland, J.D. & T.R. Parsons. 1972. A practical handbook for the sea water analysis. *Fisheries Research Board of Canada, Bulletin*, 167. 328 pp.
- Sverdrup H. 1953. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *Journal du Conseil/Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer* 18: 287–295.
- Verdugo-Díaz G, M.O. Albañez-Lucero & R. Cervantes-Duarte. 2008. Estimación de la producción primaria durante otoño-invierno en la Bahía de La Paz, B.C.S. México. *CICIMAR Océánides*, 23 (1-2): 39-43.
- Verdugo-Díaz G., A. Martínez-López, G. Gaxiola-Castro & J.E. Valdez-Holguín. 2012. Phytoplankton photosynthetic parameters from the Gulf of California southern region. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 47 (3): 527-535. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572012000300014>.
- Verdugo-Díaz, G., A. Martínez-López, M.M. Villegas-Aguilera & G. Gaxiola-Castro. 2014. Primary production and photosynthetic efficiency in Alfonso Basin, La Paz Bay, Gulf of California, Mexico. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 49 (3): 527-536. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572014000300009>.

Copyright (c) 2019 Gerardo Verdugo-Díaz, Aida Martínez López & Francisco J. Gómez-Ochoa



Este texto está protegido por una licencia [Creative Commons 4.0](#).

Usted es libre para Compartir —copiar y redistribuir el material en cualquier medio o formato- y Adaptar el documento- remezclar, transformar y crear a partir del material— para cualquier propósito, incluso para fines comerciales, siempre que cumpla la condición de:

Atribución: Usted debe dar crédito a la obra original de manera adecuada, proporcionar un enlace a la licencia, e indicar si se han realizado cambios. Puede hacerlo en cualquier forma razonable, pero no de forma tal que sugiera que tiene el apoyo del licenciante o lo recibe por el uso que hace de la obra.

[Resumen de licencia](#) - [Texto completo de la licencia](#)