

PROBLEMAS DEL METODO DE CLOROFILA-LUZ PARA ESTIMAR
PRODUCTIVIDAD DEL FITOPLANCTON EN AGUAS COSTERAS

por:

Saúl Alvarez Borrego
Departamento de Oceanografía
Centro de Investigación Científica y
de Educación Superior de Ensenada, B.C.
Espinoza 843
Ensenada, Baja California, México

RESUMEN

El método de clorofila-luz para estimar la productividad del fitoplancton en las zonas costeras ha tenido severas limitaciones. El desarrollo de soluciones analíticas ha implicado el suponer la concentración de clorofila *a* y el acondicionamiento del fitoplancton a la luz invariantes con la profundidad y con el tiempo. Por otra parte, el estimar la fotosíntesis relativa geoméricamente, mediante nomogramas, es obsoleto. Se propone una expresión algebraica para la fotosíntesis relativa que permite computarizar sus estimaciones. Con los magros datos que se tienen en la literatura sobre la relación fotosíntesis-intensidad de luz se obtuvo una expresión preliminar para calcular el parámetro de acondicionamiento a la intensidad de la luz que se requiere para la ecuación de Steele. Se plantea la necesidad de la generación de series de tiempo apropiadas de clorofila *a* y otras variables ambientales; y de experimentación para conocer mas apropiadamente el acondicionamiento del fitoplancton a la luz y el número de asimilación en función de variables fácilmente medibles.

ABSTRACT

The chlorophyll-light method to estimate phytoplankton productivity in coastal zones has had severe limitations. Analytic solutions are based on chlorophyll *a* and phytoplankton light conditioning being constant with depth and time. On the other side, it is obsolete to estimate relative photosynthesis geometrically, using nomograms. An algebraic expression for relative photosynthesis is given. This can be used for computerized estimations. With the meager data on the photosynthesis-light intensity relationship, available in the literature. I

obtained a preliminary expression to calculate the parameter of light conditioning to be used in Steele's equation. I emphasize the need for the proper generation of chlorophyll a time series, and those of other environmental variables; and the need for experimentation to more properly know the phytoplankton-light conditioning and the assimilation number as functions of easily measurable variables.

INTRODUCCION

En aguas costeras de Baja California, principalmente en bahías y lagunas costeras, las variables físicas, químicas y biológicas que afectan la productividad orgánica del fitoplancton cambian grandemente en función del tiempo. La temperatura, salinidad, concentración de nutrientes, de clorofilas y biomasa de fitoplancton tienen una gran variabilidad debido principalmente a la incidencia de eventos de surgencias, a las corrientes de marea y a las irregularidades de la batimetría de estos cuerpos semicerrados (Lara Lara, Alvarez Borrego y Small, 1980; Alvarez Borrego y Nájera de Muñoz, 1979). La concentración de clorofila a puede cambiar hasta en un orden de magnitud en menos de diez horas en localizaciones de estas lagunas costeras. Además, los cambios son en forma irregular, indicando una distribución espacial del fitoplancton en forma de "manchas" (Alvarez Borrego, Lara Lara y Acosta Ruiz, 1977). La temperatura cambia hasta 2°C por hora en la boca de Bahía San Quintín en verano (Alvarez Borrego, Acosta Ruíz y Lara Lara, 1977).

De lo anterior se deduce que cualquier método para estimar la productividad orgánica primaria mediante incubación de muestras por período de varias horas es inadecuado. Los métodos que tradicionalmente se han venido utilizando son los de diferencia de oxígeno en botella clara y oscura (Gaarder y Gran, 1927) y el de carbono catorce (Steelman-Nielsen, 1952). Sin embargo, en el primer caso muy a menudo se necesitan incubaciones de por lo menos doce horas; y en el segundo por lo menos dos horas. Estos métodos se pueden utilizar con períodos de incubación cortos, en aguas de alta productividad, y en casos en que las corrientes de marea no sean muy fuertes.

Un método que se ha utilizado muy poco hasta ahora y que, de ser desarrollado adecuadamente, podría ser la solución para la estimación de la productividad por fitoplancton en aguas costeras, es el de clorofila-luz (Ryther, 1956; Ryther y Yentsch, 1957; Small, Curl y Glooschenko, 1972). En este método no se requiere de incubaciones, idealmente sólo debe medirse la concentración de clorofila a, la intensidad de luz incidente en la superficie del mar y el coeficiente de extinción de la luz.

El objeto del presente trabajo es analizar los problemas inherentes al método de clorofila-luz en su estado actual de desarrollo, y plantear criterios para mejorarlo.

LAS ECUACIONES QUE SE HAN MANEJADO HASTA AHORA

Ryther (1956) estableció que para estimar la productividad primaria por metro cuadrado y por día en una columna de agua donde la concentración de fitoplancton (representada por la concentración de clorofila a) se mantiene constante con la profundidad y con el tiempo, se puede utilizar la ecuación:

$$P = k^{-1} R_s P_{sat} \quad (1)$$

donde P es la productividad primaria en miligramos de carbono por metro cuadrado por día, k es el coeficiente de extinción de la luz en el agua (constante con la profundidad), R_s es la fotosíntesis relativa integrada por día y para toda la zona eufótica (fotosíntesis a la intensidad de luz "in situ"/fotosíntesis al 100% u óptimo, de intensidad de luz por día, por la profundidad de la zona eufótica) y P_{sat} es la fotosíntesis al 100% de saturación de luz expresada en miligramos de carbono por metro cúbico por hora.

Ryther y Yentsch propusieron la expresión:

$$P_d = R_d \cdot C_d \cdot 3.7 \quad (2)$$

para estimar la productividad del fitoplancton en una columna de agua donde la clorofila a varía con la profundidad y se mantiene constante con el tiempo. En la ecuación 2, P_d es la productividad primaria ($\text{mg C/m}^3/\text{día}$), R_d es la fotosíntesis relativa integrada por día, C_d es la concentración de clorofila a (mg/m^3), todos a la profundidad d, y 3.7 es la razón de productividad por unidad de clorofila a (mg C/mg Cl a/hora) a 100% de saturación de luz, o número de asimilación en el óptimo de intensidad de luz. La ecuación 2 separa todas las variables ecológicas que afectan la productividad orgánica primaria básicamente en dos partes. La fotosíntesis relativa supuestamente representa sólo los efectos por cambios de intensidad de luz; y la concentración de clorofila a supuestamente representa los efectos de todas las demás variables. Se asume que existe un solo óptimo de luz para el fitoplancton de toda la columna eufótica en todos los días del año, y que a ese óptimo existe una relación constante fotosíntesis : clorofila a.

PROBLEMAS DEL METODO DE CLOROFILA-LUZ

Small, Curl y Glooschenko (1972) modificaron la ecuación 2 para expresarla de la siguiente manera:

$$P_{d2} = R_{d2} \cdot C_{d2} \cdot A_2 \quad (3)$$

donde el subíndice 2 significa para cada dos horas y A_2 es el número de asimilación variable en función de las condiciones ambientales. Esta ecuación toma en consideración la variación de la concentración de clorofila a con el tiempo y por lo tanto representa una mejor aproximación a la realidad que la ecuación 2. A_2 varía con la estación del año, como índice de la concentración de nutrientes. Para el caso de las aguas costeras de Oregon, que es donde trabajaron Small y colaboradores, se determinaron valores altos de A_2 para verano, que es cuando las surgencias aumentan la concentración de nutrientes en las aguas superficiales; y bajos para invierno debido a que no hay surgencias. R_d y R_{d2} se obtienen de la misma curva promedio que Ryther (1956) elaboró para representar la fotosíntesis relativa en función de la intensidad de luz (Fig. 1), y asumiendo que la nubosidad es cero. R_d y R_{d2} se leen en curvas elaboradas geoméricamente por Ryther y Yentsch (1957) y Small y colaboradores (1972), respectivamente.

PUNTOS DEBILES EN CADA TERMINO DE LA ECUACION 3

R_{d2} : Steeman-Nielsen y Hansen (1959) y Ryther y Menzel (1959) demostraron que la relación entre fotosíntesis relativa e intensidad de luz no es constante. La intensidad de luz a la cual el fitoplancton alcanza el 100% de saturación, o intensidad óptima, depende de su acondicionamiento previo. La misma especie se puede comportar como especie de "sombra" o de "sol" dependiendo de las condiciones de intensidad de luz a las que ha sido sometida previamente. Ryther y Menzel (1959) establecieron que en verano, con una termoclina bien desarrollada, el uso de una curva promedio fotosíntesis relativa-intensidad de luz ($R : I$) subestima la fotosíntesis tanto en las aguas superficiales como en la parte más profunda de la zona eufótica.

C_{d2} : La concentración de clorofila varía grandemente en lagunas costeras en períodos más cortos que dos horas (Alvarez Borrego, Lara Lara y Acosta Ruiz, 1977; Lara Lara, Alvarez Borrego y Small, 1980). Por lo tanto, es necesario generar series de tiempo de clorofila a con intervalos cortos de muestreo o utilizando métodos fluorimétricos para determinaciones continuas o cuasicontinuas.

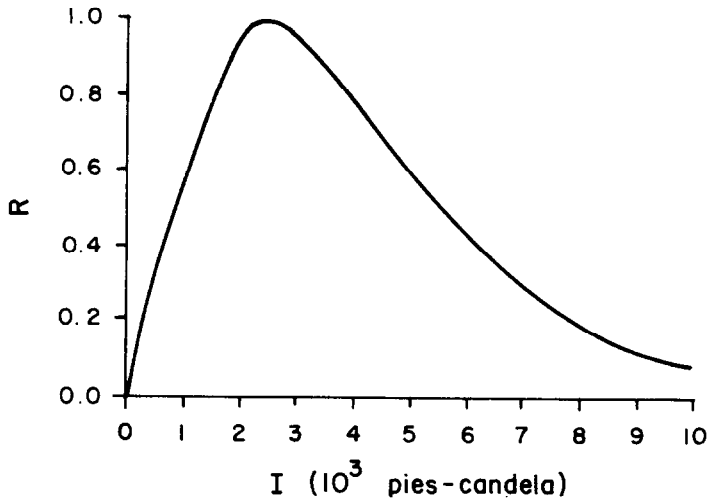


Fig. 1 Relación fotosíntesis relativa- intensidad de luz (R-I) para una comunidad fitoplanctónica hipotética con una proporción de diatomeas-dinoflagelados-clorofitas de 2:2:1 (tomada de Ryther, 1956).

A_2 : Se requiere tener un conocimiento más apropiado de la variación del número de asimilación en función de las condiciones ecológicas. Small y colaboradores (1972) sólo proporcionaron datos sobre la variación estacional a "grosso modo" de A_2 ; además confundieron el número de asimilación, que debe estimarse al 100% de saturación de luz, con la razón máxima de asimilación que puede presentarse a veces a intensidades por debajo del 100% de saturación. Es importante considerar la posibilidad de que A varíe con la profundidad. Cuando se realizan incubaciones (v.g.: con carbono catorce) exponiendo las muestras solamente a las intensidades de luz que les corresponde, sin exponer réplicas a diferentes intensidades cubriendo para cada muestra un rango amplio de intensidades, la razón máxima de asimilación obtenida para toda la columna de agua no es necesariamente el número de asimilación constante para toda la columna; posiblemente ni siquiera corresponda a la razón de asimilación al 100% de saturación de luz de ninguna profundidad. A cambia con cambios hidrográficos de relativamente corto período. Lara

Lara, Alvarez Borrego y Small (1980) encontraron que durante un evento de intensa surgencia la razón de asimilación es más baja que durante un período de relajamiento. Explicaron esto en función del "acondicionamiento" del medio para la realización más adecuada de la fotosíntesis por el fitoplanc-ton. Es necesario hacer experimentación para encontrar la relación cuantitativa entre A y este "acondicionamiento", la concentración de nutrientes, temperatura, etc.

SOBRE EL PROBLEMA DEL CALCULO DE R INTEGRADA EN FUNCION DEL TIEMPO.

Al considerar una relación R : I variable, y no una curva única promedio como la propuesta por Ryther (1956) (Fig. 1), el método geométrico para la obtención de R_d y R_{d2} es totalmente inadecuado ya que exige la construcción de un gran número de nomogramas. El uso de expresiones algebraí-cas permite computarizar la obtención de R integrada para ciertos períodos preestablecidos. Steele (1962) propuso la ecuación:

$$P = a P_m I e^{1-aI} \quad (4)$$

para representar la relación fotosíntesis-intensidad de luz (P : I); donde P es la productividad, con un máximo P_m al óptimo de intensidad de luz, y a es un parámetro igual al recíproco de dicho óptimo de luz ($a = 1/I_{max}$). La ecuación 4 tiene la ventaja de que reproduce el efecto de inhibición de la fotosíntesis a altas intensidades de luz. Vollenweider (1965) indicó que no se debe acoplar la parte lineal de la curva a bajas intensidades de luz con la parte de fotoinhibi-ción con el mismo parámetro a, y sugirió el uso de dos paráme-tros diferentes, v.g.: a y α . Tomando esta sugerencia en con-sideración tenemos la ecuación:

$$P/P_{max} = R = a I e^{1-\alpha I} \quad (5)$$

La complicación en la ecuación 5 es que ni a ni α son iguales a $1/I_{max}$. Si usamos solamente a :

$$R = a I e^{1-aI} \quad (6)$$

Con alta turbulencia, sin gradiente vertical de temperatura, a es constante con la profundidad. Con una termoclina bien desarrollada, la alta estabilidad de la columna de agua en la zona eufótica causa que a aumente con la profundidad (Steeman-Nielsen y Hansen, 1959; Ryther y Menzel, 1959). a debe variar en función del gradiente vertical de temperatura, de la inten-sidad máxima de luz incidente en la superficie del mar, de la

profundidad y del coeficiente de extinción de la luz. Además, los resultados de Ryther (1956) sugieren que a debe también variar en función de la proporción de los grupos taxonómicos (diatomeas y dinoflagelados principalmente). Se requiere experimentación apropiada para determinar a en función de estas condiciones ecológicas. Casi no existen datos disponibles para estimar este parámetro. De la figura 2 de Ryther y Menzel (1959) se deduce que para el fitoplancton del Mar de los Sargazos, a tuvo un valor constante con la profundidad de 0.0002 (pies-candela)⁻¹ en noviembre, y en octubre varió con la profundidad de acuerdo con las expresiones (Fig. 2):

$$\log I/I_0 = 1/2200a - 2.3 \quad (7)$$

$$a^{-1} = 5000 + 2200 \log e^{-kz} \quad (8)$$

$$a = (5000 - 955 kz)^{-1} \text{ (pies candela)}^{-1} \quad (9)$$

La expresión 8 implica la ley de Beer. El valor constante de noviembre se obtuvo con la temperatura invariable de 0 a 100 m; la relación para octubre (9) se obtuvo con temperatura

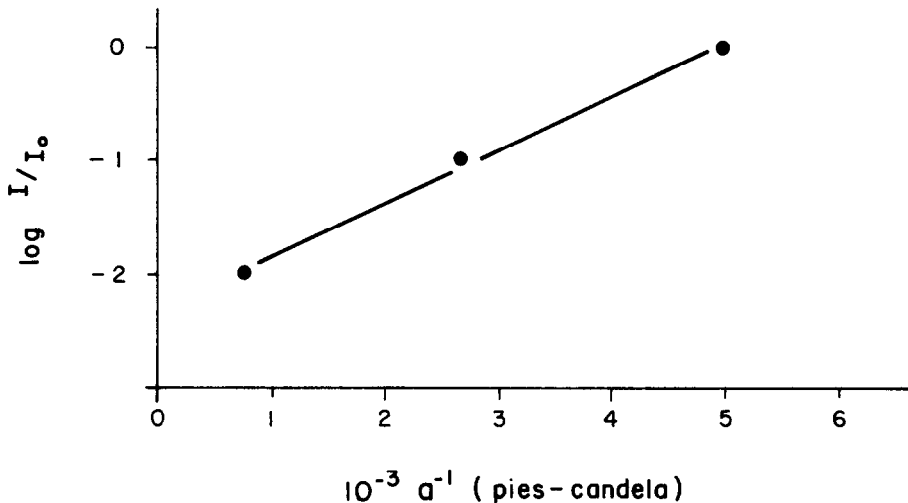


Fig. 2 El parámetro de la ecuación de Steele (a) en función de la intensidad de luz incidente en la superficie del mar (I_0) y de la intensidad "in situ" (I). Construida con los datos de octubre de Ryther y Menzel (1959) para el Mar de los Sargazos.

PROBLEMAS DEL METODO DE CLOROFILA-LUZ

invariante de 0 a 25 m y un promedio de $0.0023^{\circ}\text{C}/\text{m}$ de 25 a 100 m. Por supuesto la expresión 9 es de aplicación demasiado limitada, el propósito de su deducción aquí es mas bien mostrar el tipo de expresión que nos permitiría computarizar las estimaciones de a . Con más y mejores datos se podrían intentar deducciones de expresiones para estimar a y α bajo rangos amplios de condiciones ecológicas.

El término I de las ecuaciones 4, 5 y 6 puede obtenerse para diferentes horas de un día soleado, sin nubes, y para diferentes profundidades z de la siguiente manera. Siguiendo la sugerencia de Vollenweider (1965), la intensidad de luz incidente en la superficie del mar (I_0) varía en el día de acuerdo con la ecuación:

$$I_0 = 0.5 I_{0\max} (1 + \cos 2\pi t') \quad (10)$$

donde $I_{0\max}$ es la máxima intensidad de luz al mediodía y varía con la fecha y la latitud, y t' es un tiempo sin dimensión de tal forma que tiene los valores $t' = 0$ al mediodía, $t' = -0.5$ al amanecer y $t' = 0.5$ al anochecer. $I_{0\max}$ puede calcularse utilizando la solución por computadora de Thompson (1976) de la relación gráfica de Hamon, Weiss y Wilson (1954) para la radiación solar de cielo claro. I_0

puede también medirse directamente generando series de tiempo con un actinómetro. Considerando el coeficiente de extinción de la luz (k) constante con la profundidad y aplicando la ley de Beer:

$$I = 0.5 I_{0\max} (1 + \cos 2\pi t') e^{-kz} \quad (11)$$

De la ecuación 5 y 11:

$$R = 0.5aI_{0\max} (1 + \cos 2\pi t') e^{(1-kz-0.5\alpha I_{0\max} (1 + \cos 2\pi t')) e^{-kz}} \quad (12)$$

Para un momento y una profundidad dados, la ecuación 12 nos permite estimar la fotosíntesis relativa si contamos con los valores correspondientes de a y α .

SOBRE LAS SOLUCIONES ANALITICAS A LA INTEGRACION DE P EN FUNCION DEL TIEMPO Y LA PROFUNDIDAD.

Desde el trabajo de Steele (1962) se han hecho una serie de ensayos para establecer un método analítico para estimar la productividad orgánica del fitoplancton integrada para un día, asumiendo que la biomasa, representada por la concentración de clorofila a , no cambia en función del tiempo. Vollenweider (1965) demostró que la ecuación de Steele se puede

ALVAREZ BORREGO

integrar fácilmente si se aplica a una zona eufótica bien mezclada, donde a y la concentración de clorofila no cambian con z. Bannister (1974) y más recientemente Engqvist y Sjöberg (1980) han propuesto fórmulas para estimar la fotosíntesis integrada por día para zonas eufóticas bien mezcladas con la concentración de clorofila a invariante con el tiempo. Este tipo de expresiones son totalmente inadecuadas para las zonas costeras, como ya se expresó antes.

BIBLIOGRAFIA

- ALVAREZ BORREGO, S., J.R. Lara Lara y M. de J. Acosta Ruíz, 1977. Parámetros relacionados con la productividad orgánica primaria en dos antiestuarios de Baja California. *Ciencias Marinas (México)* V 4(1):12-21.
- ALVAREZ BORREGO, S., M. de J. Acosta Ruíz y J.R. Lara Lara, 1977. Hidrología comparativa de las bocas de dos antiestuarios de Baja California. *Ciencias Marinas (México)* V 4(1):1-11.
- ALVAREZ BORREGO, S. y S. Nájera de Muñoz, 1979. Series de tiempo de fitoplancton en dos lagunas costeras de Baja California. *Ciencias Marinas (México)* V 6(1 y 2): 75-88.
- BANNISTER, T.T., 1974. Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield, and upper limit to production. *Limnology and Oceanography*, V 9(1): 1-12.
- ENGQVIST, A. y Sjöberg, S., 1980. An analytical integration method of computing diurnal primary production from Steele's light response curve. *Ecological Modelling*. V 8:219-232.
- GAARDER, T. y H.H. Gran. 1927. Investigations of the production of Plankton in the Oslo Fjord. *Rapp. et Proc. Verb., Cons. Internat. Explor. Mer.* 42:1-48.
- HAMON, R.W., L.L. Weiss y W.t. Wilson, 1954. Insolation as an empirical function of daily sunshine duration. *Mon. Weather Rev.* V 82(6):141-146.
- LARA LARA, J.R., S. Alvarez Borrego y L.F. Small, 1980. Variability and tidal exchange of ecological properties in a coastal lagoon. *J. Estuarine and Coastal Marine Science* V 11:613-637.

PROBLEMAS DEL METODO DE CLOROFILA-LUZ

- RYTHER, J.H., 1956. Photosynthesis in the ocean as a function of light intensity. *Limnology and Oceanography*. V 1:61-70.
- RYTHER, J.H. y C.S. Yentsch, 1957. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. *Limnology and Oceanography*. V 2:281-286.
- RYTHER, J.H. y D.W. Menzel, 1959. Light adaptation by marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*. V 4(4):492-497.
- SMALL, L.F., H. Curl, Jr. y W.A. Glooschenko, 1972. Estimates of primary production off Oregon using an improved chlorophyll-light technique. *J. Fish. Res. Bd. Canada*. V 29:1261-1267.
- STEELE, J.H., 1962. Environmental control of photosynthesis in the sea. *Limnology and Oceanography* V 7:137-150.
- STEEMANN-NIELSEN, E., 1952. The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *Journ. Cons. Internat. Explor. Mer.* V 18:117-140
- STEEMANN-NIELSEN, E. y V.K. Hansen, 1959. Light adaptation in marine phytoplankton populations and its interrelation with temperature. *Physiologia Plantarum*. V 12:353-370.
- THOMPSON, E.S., 1976. Computation of solar radiation from sky cover. *Water Resources Research* V 12(5):859-865.
- VOLLENWEIDER, R.A., 1965. Calculation models of photosynthesis-depth curves and some implications regarding day-rate estimates in primary production measurements. En: C.R. Goldman (Ed.), *Primary production measurements*. En: C.R. Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 18 (Suppl.), 425-257.