

## RELACION FOTOSINTESIS-IRRADIANCIA EN EL FITOPLANCTON DE AGUAS COSTERAS DEL NOROESTE DE BAJA CALIFORNIA.

### PHOTOSYNTHESIS-IRRADIANCE RELATIONSHIP FOR THE PHYTOPLANKTON OF COASTAL WATERS OF NORTHWEST BAJA CALIFORNIA.

Por/by

Gilberto Gaxiola Castro

y

Saúl Alvarez Borrego

División de Oceanología

Centro de Investigación Científica y de Educación

Superior de Ensenada, B.C.

Calle Ruiz y 17

Ensenada, B. Cfa., México

GAXIOLA CASTRO, G. y S. Alvarez Borrego. 1984. Relación fotosíntesis-irradiancia en el fitoplancton de aguas costeras del noroeste de Baja California. *Photosynthesis-irradiance relationship for the phytoplankton of coastal waters of northwest Baja California*. *Ciencias Marinas* 10 (3): 53-66 (14)

#### RESUMEN

En verano de 1981 se realizaron experimentos en Bahía Todos Santos y Bahía San Quintín, Baja California, para estudiar la relación fotosíntesis-irradiancia en el fitoplancton. Se hicieron incubaciones con  $^{14}\text{C}$  de muestras colectadas al 100, 50, 25, 10 y 1 % de penetración de luz, expuestas a diferentes irradiancias usando la luz natural solar. Además, para las mismas profundidades se midió la temperatura, salinidad, clorofila *a*, nutrientes ( $\text{PO}_4$ ,  $\text{NO}_3$ ,  $\text{NO}_2$  y  $\text{SiO}_2$ ), y la abundancia de fitoplancton por grandes grupos taxonómicos. La productividad primaria en la boca de Bahía San Quintín ( $4 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ) fue cuatro veces mayor que la Bahía Todos Santos. En ambas localidades estudiadas el número de asimilación varió con la profundidad; en Bahía San Quintín presentó un máximo a profundidades intermedias y en Bahía Todos Santos el máximo se observó en la superficie. El número de asimilación máximo de Bahía San Quintín fue tan alto como el máximo teórico propuesto por Falkowski (1981). Los parámetros del modelo de Platt *et al.* (1980) en ambos lugares mostraron variación con la profundidad. La pendiente inicial, a bajas irradiancias, varió también ampliamente, contrario a lo que se ha supuesto teóricamente. En las dos bahías las muestras de superficie no tuvieron una clara fotoinhibición a altas irradiancias, mientras que las muestras de la parte profunda de la zona eufótica presentaron fotoinhibición a irradiancias intermedias y altas.

#### ABSTRACT

In summer of 1981, we carried on experiments to study the photosynthesis-irradiance relationship for phytoplankton of Bahía Todos Santos and Bahía San Quintín, Baja California. We did  $^{14}\text{C}$  incubations with samples collected from 100, 50, 25, 10 and 1 % of light penetration depths, exposing them to a range of irradiances with natural sunlight. Also, for the same depths, we measured temperature and analyzed samples for salinity, chlorophyll *a*, nutrients ( $\text{PO}_4$ ,  $\text{NO}_3$ ,  $\text{NO}_2$  and  $\text{SiO}_2$ ) and phytoplankton abundance. Primary productivity for the mouth of Bahía San Quintín ( $4 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ) was four times greater than that of Bahía Todos Santos. The assimilation number varied with depth in both locations; in Bahía San Quintín we observed a maximum at intermediate depths and in Bahía Todos Santos the maximum was found at the surface. The maximum assimilation number of Bahía San Quintín was as high as the theoretical maximum proposed by Falkowski (1981). For both places, the parameters of Platt *et al.*'s (1980) model varied with depth. The initial slope, at low irradiances, also varied a lot, contrary to what has been assumed theoretically. For both bays, surface samples did not show a clear photoinhibition at high irradiances, and samples from the deep portion of the euphotic zone showed photoinhibition at intermediate and high irradiances.

## INTRODUCCION

El fitoplancton de aguas costeras está sujeto a fluctuaciones de diferentes períodos (diurnos, estacionales, etc.), lo cual hace que sus características fisiológicas cambien continuamente (Coté y Platt, 1983). Algunas de las causas de la variabilidad en el comportamiento del fitoplancton en aguas costeras son las mareas, irradiación solar, vientos, corrientes y los eventos de surgencia. Steemann Nielsen y Hansen (1959) y Ryther y Menzel (1959) reportaron que el fitoplancton se acondiciona a las irradiancias que recibe a las diferentes profundidades. El grado de acondicionamiento es función de la mezcla o estratificación que tenga la capa de agua comprendida en la zona eufótica. Platt y Jassby (1976) propusieron un nuevo enfoque para estudiar el control de la productividad primaria por el medio ambiente, basándose en la relación fundamental entre fotosíntesis e irradiancia bajo diferentes condiciones ambientales. Los cambios en los parámetros que caracterizan la curva fotosíntesis-irradiancia de poblaciones naturales de fitoplancton se pueden relacionar con cambios en las variables ambientales (luz, nutrientes, temperatura, turbulencia, etc.) y esta covariancia puede utilizarse para establecer la importancia relativa de las variables ambientales en la regulación de la fotosíntesis.

Para expresar la relación fotosíntesis-irradiancia, Platt *et al.* (1980) propusieron la ecuación:  $P^B = P_S^B [1 - \exp(-\alpha I/P_S^B)] \exp(-\beta I/P_S^B)$  donde  $P^B$  es la productividad primaria por unidad de clorofila  $a$  ( $\text{mgC} \cdot \text{mgChla}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ );  $P_S^B$  es la tasa fotosintética potencial máxima si no hubiese fotoinhibición, y tiene las mismas unidades que  $P^B$ ;  $\alpha$  es la pendiente inicial de la curva a bajas irradiancias ( $\text{mgC} \cdot \text{mgChla}^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{W}^{-1} \cdot \text{m}^2$ );  $\beta$  es un parámetro que caracteriza la fotoinhibición de altas irradiancias y tiene las mismas unidades que  $\alpha$ ;  $I$  es la irradiancia ( $\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$ ).

En este trabajo se presentan resultados preliminares de la relación fotosíntesis-irradiancia del fitoplancton de dos cuerpos de agua costera de Baja California. Hasta el momento no se habían realizado estudios

## INTRODUCTION

Phytoplankton of coastal waters are subjected to fluctuations of different periods (diel, seasonal, etc.), and their physiological characteristics change continuously (Cote and Platt, 1983). Tides, solar radiation cycles, winds, coastal currents and upwelling events are some of the phenomena that cause this variation. Steemann-Nielsen and Hansen (1959) and Ryther and Menzel (1959) indicated that phytoplankton is adapted to irradiance at depth. The degree of this conditioning to irradiance is a function of mixing or stability in the water column within the euphotic zone. Platt and Jassby (1976) proposed a new approach to study the environmental control of primary productivity based on the fundamental relationship between photosynthesis and irradiance under different environmental conditions. We can relate changes of the photosynthesis-irradiance curve parameters of natural phytoplankton assemblages with changes in the environmental variables (light, nutrients, temperature, turbulence, etc.); and this covariance can be used to establish the relative importance of the environmental variables in the control of photosynthesis.

Platt *et al.* (1980) proposed the equation:

$P^B = P_S^B [1 - \exp(-\alpha I/P_S^B)] \exp(-\beta I/P_S^B)$  to express the photosynthesis-irradiance relationship; where  $P^B$  is primary productivity per unit chlorophyll  $a$  ( $\text{mgC} \cdot \text{mgChla}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ );  $P_S^B$  is the maximum potential photosynthetic rate if there would be no photoinhibition, and has the same units as  $P^B$ ;  $\alpha$  is the initial slope of the curve at low irradiances ( $\text{mgC} \cdot \text{mgChla}^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{W}^{-1} \cdot \text{m}^2$ );  $\beta$  is the parameter that characterizes photoinhibition at high irradiances, and has the same units as  $\alpha$ ;  $I$  is irradiance ( $\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$ ).

In this report we present preliminary results on the photosynthesis-irradiance relationship of phytoplankton in two coastal locations of northwest Baja California. Up to now there were no studies of this relationship for these coastal waters. In order to properly understand changes of the pho-

de esta relación en estas aguas. Para comprender más apropiadamente las variaciones de la fotosíntesis con la irradiancia es necesario generar series de tiempo que cubran diferentes condiciones ambientales, y aquí solamente mostraremos los resultados de un solo experimento en cada lugar.

## MÉTODOS Y MATERIALES

El 6 de julio de 1981 se hizo un experimento en la Bahía de Todos Santos, Baja California. La bahía se localiza entre los  $31^{\circ}40' N$  y  $31^{\circ}56' N$  y los  $116^{\circ}50' O$  y  $116^{\circ}35' O$ , en la región noroeste de la Península de Baja California (para una descripción ver Morales Zúñiga, 1977) (Fig. 1a). El 27 de agosto de 1981 se realizó otro experimento similar en la boca de Bahía San Quintín, Baja California. Esta bahía es propiamente una laguna costera y está localizada entre los  $30^{\circ}24' N$  y  $30^{\circ}30' N$  y los  $115^{\circ}57' O$  y  $116^{\circ}01' O$  (para una descripción ver Chávez de Nishikawa y Alvarez Borrego, 1974) (Fig. 1b). En ambos lugares se usó una embarcación de 10 m de eslora.

tosynthesis-irradiance relationship it is necessary to generate time series covering different environmental conditions; however, we only report results from a single experiment in each of the two places.

## METHODS AND MATERIALS

On July 6, 1981, we did an experiment in Bahía Todos Santos, Baja California. The bay is between  $31^{\circ}40' N$  and  $31^{\circ}56' N$ , and  $116^{\circ}35' W$  and  $116^{\circ}50' W$ , at the northwestern coast of Baja California (for an oceanographic description see Morales-Zúñiga, 1977) (Fig. 1a). On August 27, 1981, we did a similar experiment at the mouth of Bahía San Quintín, Baja California. This bay is a coastal lagoon and it is between  $30^{\circ}24' N$  and  $30^{\circ}30' N$ , and  $115^{\circ}57' W$  and  $116^{\circ}01' W$  (for a description see Chávez-De-Nishikawa and Alvarez Borrego, 1974) (Fig. 1b). In both places we used a 10 m length boat.

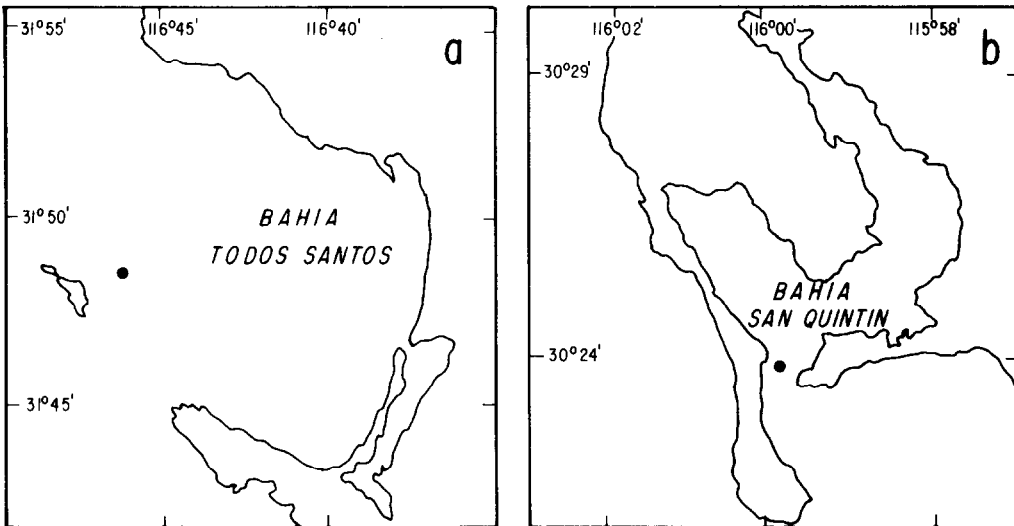


FIGURA 1. Localizaciones de muestreo, marcadas con círculos oscuros, en Bahía Todos Santos (a) y Bahía San Quintín (b).

FIGURE 1. Sampling locations, dark circles, in Bahía Todos Santos (a) and Bahía San Quintín (b).

## RELACION FOTOSINTESIS-IRRADIANCIA

El muestreo en Bahía Todos Santos se hizo a las profundidades para las que se calcularon los porcentajes de penetración de irradiancia medida inmediatamente por debajo de la superficie de 100, 50, 25, 10 y 1 %, y en Bahía San Quintín al 100, 25 y 1 %. La irradiancia se midió con un fotómetro con celdas de cubierta y submarina marca Kalhsico No. 268WA310. El coeficiente de atenuación de la irradiancia y las profundidades de los distintos porcentajes se calcularon con la ecuación  $I_z = I_0 \exp(-kz)$ , donde  $I_0$  e  $I_z$  son los valores de irradiancia inmediatamente por debajo de la superficie y a la profundidad  $z$  respectivamente, expresadas en Watts por metro cuadrado ( $W \cdot m^{-2}$ );  $k$  es el coeficiente promedio de atenuación de la luz ( $m^{-1}$ ) y  $z$  es la profundidad (m). Las muestras se tomaron con botellas Van Dorn de 3 litros de capacidad. De cada una de las profundidades muestreadas se llenaron diez botellas claras, de vidrio, de 125 ml, las que se inocularon con 5  $\mu$  Ci de  $^{14}C$ , siguiendo básicamente el método de Steemann Nielsen (1952). Una vez inoculadas, las botellas se colocaron en un incubador a bordo de la embarcación. Este incubador consiste de cinco tubos de acrílico (7 cm de diámetro por 150 cm de largo) forrados con mallas neutras de plástico, las cuales permiten pasar diferentes irradiancias medidas dentro del tubo y dentro de la botella donde la muestra se incubó. La luz para la incubación es la natural solar. En Bahía Todos Santos las muestras se incubaron a las irradiancias de 128, 49, 19, 11 y 1 % de  $I_0$ ; y en Bahía San Quintín se incubaron a 111, 40, 17, 9 y 1 % de  $I_0$ . Para evitar el calentamiento de las muestras, se hizo pasar agua de la superficie a través de los tubos, manteniéndolas aproximadamente a una misma temperatura. A cada irradiancia se colocaron dos réplicas de cada una de las profundidades muestreadas. Con el fin de obtener el máximo de irradiación solar durante el experimento, las incubaciones se hicieron cercanas a mediodía, entre 11:00 y 14:00 horas.

Después de incubarse por dos horas, las muestras se pasaron a través de filtros de membrana de 0.45 micras de poro y 47 mm de diámetro. Estos filtros se colocaron en frascos para centelleo con 15 ml de aquasol. Los conteos de radiaciones  $\beta$  se hicieron en

Sampling in Bahía Todos Santos was done from depths corresponding to 100, 50, 25, 10 and 1 % of the irradiance incident just below the sea surface ( $I_0$ ); and in Bahía San Quintín from 100, 25 and 1 %. Irradiance was measured with a photometer with deck and submarine cells, Kalhsico No. 268WA310. The irradiance attenuation coefficient and depths corresponding to different percentages of  $I_0$  were calculated with Lambert-Beer's law:  $I_z = I_0 \exp(-kz)$ , where  $I_z$  is irradiance at depth  $z$  in watts per square meter ( $W \cdot m^{-2}$ ), and  $k$  is the attenuation coefficient, assumed to be constant with depth. Sampling was done with 3 liters Van Dorn bottles. Ten 125 ml clear glass bottles were filled with water from each sampled depth; and each glass bottle was inoculated with 5  $\mu$ Ci of  $^{14}C$ , basically following Steemann-Nielsen (1952). Then, they were put into an incubator on board the boat. This incubator consisted of five acrylic tubes, 7 cm diameter per 150 cm length, with neutral black plastic filter nets, to allow for different irradiances. Incubation irradiances were measured inside the bottles and tubes. For incubation we used sunlight. In Bahía Todos Santos, samples were incubated at 128, 49, 19, 11 and 1% of  $I_0$ ; and in Bahía San Quintín they were incubated at 111, 40, 17, 9 and 1% of  $I_0$ . To avoid heating of samples we pumped surface sea water through the incubation tubes. Two replicate samples from each depth were put at each incubation irradiance. To obtain maximum incident irradiance, incubations were done at noon, between 11:00 and 14:00 hrs. After  $\sim$  2 hr incubation, samples were filtered with 0.45  $\mu$  pore and 47 mm diameter membrane filters. The filters were put into liquid scintillation vials with 15 ml of aquasol. counting was done in the Naval Ocean System Center laboratory at Point Loma, San Diego, California, with a Nuclear Chicago Unilux III counter. Calculations of assimilated carbon was done following Strickland and Parsons (1972).

With these data, besides generating  $P_B-I$  curves for each depth, we can estimate primary productivity for each depth also ( $P_z$  and  $P_z^B$ ) with the incubation at irradiance closer to  $I_z$ . Also, it is possible to estimate the assimilation number ( $P_m^B = mgC \cdot mgChla^{-1} \cdot h^{-1}$  at light saturation) for each depth.

un contador modelo Nuclear Chicago Unilux III, en el laboratorio del Naval Ocean System Center en Point Loma, San Diego, California. Los cálculos finales de carbono asimilado se hicieron con la ecuación de Strickland y Parsons (1972).

Es importante notar que con estos datos, además de generar la curva  $P_B^{-1}$  para cada profundidad, se puede estimar la productividad para cada  $z$  ( $P_z$  y  $P_z^B$ ) mediante la incubación de la muestra a una irradiancia igual o aproximada a  $I_z$ . Asimismo, además de la generación de la curva  $P_B^{-1}$ , es posible conocer el número de asimilación ( $P_m^B = \text{mg C asimilado por mg clorofila } a \text{ por hora, a saturación de luz}$ ) para cada profundidad. En cada profundidad muestreada se midió la temperatura y se tomaron alcuotas para el análisis de salinidad, clorofila, nutrientes y abundancia de fitoplancton por grandes grupos taxonómicos. La salinidad se analizó con un salinómetro de inducción marca Kalhsico, modelo 118WA200. El análisis de pigmentos fotosintéticos se hizo por el método de SCOR-UNESCO (1966). Los nutrientes ( $\text{PO}_4$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{NO}_3$ ,  $\text{SiO}_2$ ) se determinaron con un autoanalizador Scientific Instruments. La abundancia de fitoplancton se determinó siguiendo el método de Utermöhl (1958).

Los valores de  $\alpha$  del modelo de Platt *et al.* (1980) fueron calculados por medio de una regresión lineal simple entre  $I$  y  $P_B$  a las dos irradiancias más bajas de nuestras curvas. Los parámetros  $P_m^B$  y  $\beta$  fueron calculados a partir de la función  $J_1$ -cuadrada, manteniendo  $\alpha$  constante. Para esto se usó el método propuesto por Bevington (1969), con el cual se obtiene el mínimo relativo de una función no lineal.

## RESULTADOS

En Bahía Todos Santos el experimento se realizó en un día con mucha brisa ( $I = 107 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ , medido en cubierta), lo cual es una condición de verano característica de esta área. Con base en la distribución vertical de temperatura, y en menor grado la salinidad, se infiere que existió una columna de agua estratificada desde la superficie hasta 80 m de profundidad (Fig. 2a). La concentración de clorofila  $a$  tuvo valores

For each sampled depth we measured temperature (TOC) and analyzed for salinity ( $\text{S}^\circ/\text{oo}$ ), chlorophyll, nutrients and phytoplankton abundance.  $\text{S}^\circ/\text{oo}$  was analyzed with an induction salinometer, Kalhsico, model 118WA200. Photosynthetic pigments were done by the SCOR-UNESCO (1966) method. Nutrients ( $\text{PO}_4$ ,  $\text{NO}_2$ ,  $\text{NO}_3$ ,  $\text{SiO}_2$ ) were analyzed for with a Scientific Instruments autoanalyzer. Phytoplankton abundance was estimated with the Utermöhl (1958) method.

The values of  $\alpha$  of Platt *et al.*'s (1980) model were calculated with simple linear regression of  $I$  and  $P_B$ , with data of the two lowest irradiances of each curve.  $P_m^B$  and  $\beta$  were calculated maintaining  $\alpha$  constant for each case, following Bevington (1969).

## RESULTS

In Bahía Todos Santos the experiment was done in a foggy day ( $I = 107 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$  measured on deck), which is a common summer situation for this area. Based on the vertical TOC and  $\text{S}^\circ/\text{oo}$  distribution, we inferred that the water column was stratified from 0 to 80 m (Fig. 2a). Chlorophyll  $a$  concentration had maxima at 25 and 10 % depths, with relatively high value at 1 % depth. At 1 % depth chlorophyll  $a$  concentration was higher than at the surface. Total phytoplankton abundance had a maximum at 25 % depth (Fig. 2b); nanoplankton was most abundant, followed by the diatoms, and with a low abundance of dinoflagellates (Table 1). Primary productivity ( $P_z = \text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ ) had a behavior similar to that of chlorophyll and phytoplankton abundance, with lower values at the 1 % depth than at the surface (Fig. 2b). Productivity per unit chlorophyll ( $P_B^B$ ) and the assimilation number ( $P_m^B$ ) had the same vertical distribution, with similar values of both variables at all depths, indicating a high adaptation of phytoplankton to the *in situ* irradiance (Fig. 2c). Nitrate concentration increased with depth (Fig. 2c); with a similar behavior of the other nutrients (Table 1).

Relative photosynthesis - irradiance curves ( $R = P_B^B / P_m^B$ ) of Bahía Todos Santos

RELACION FOTOSINTESIS-IRRADIANCIA

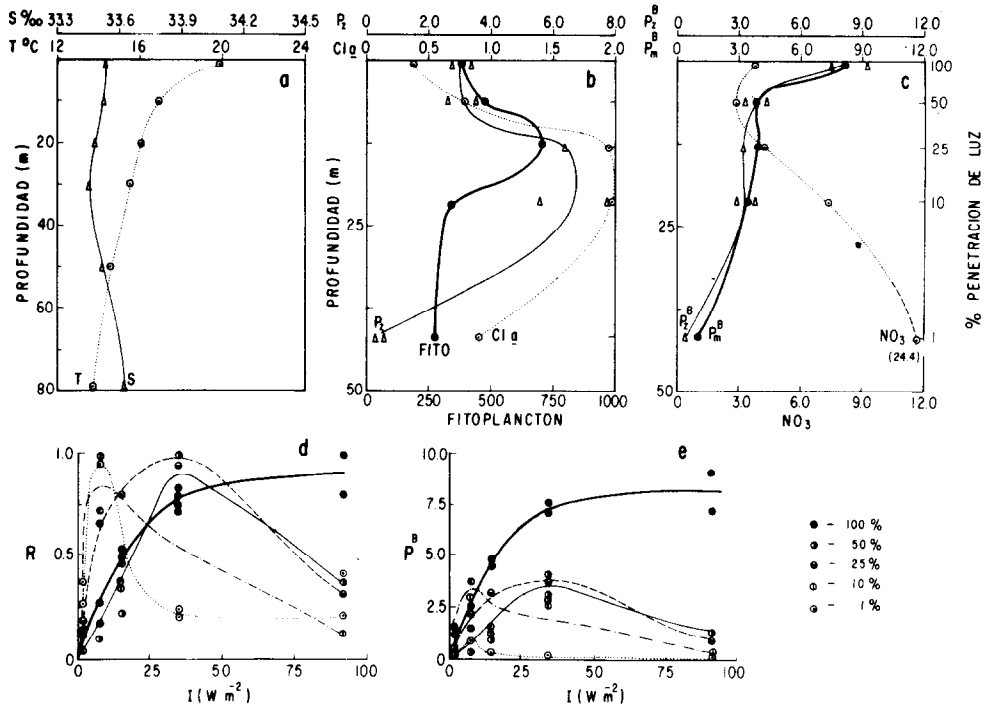


FIGURA 2. Distribución vertical en Bahía Todos Santos de: a) temperatura ( $T^{\circ}\text{C}$ ) y salinidad ( $S^{\circ}/\text{oo}$ ); b) productividad primaria ( $P_z$ ,  $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$ ), clorofila  $a$  ( $\text{Cl}a$ ,  $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ) y abundancia de fitoplancton (FITO, número de células.  $\text{m}^{-3}$ ); c) productividad por unidad de clorofila ( $P_z^B$ ,  $\text{mgC} \cdot \text{mgCl}a^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ), número de asimilación ( $P_m^B = P_B$  a saturación de luz), y nitratos ( $\text{NO}_3$ ,  $\mu\text{M}$ ). Curvas fotosíntesis-irradiancia: d) fotosíntesis relativa-irradiancia ( $R-I$ ); e) productividad por unidad de clorofila-irradiancia ( $P^B-I$ ).

FIGURE 2. Bahía Todos Santos vertical distribution of: a) temperature and salinity; b) primary productivity, chlorophyll  $a$  and phytoplankton abundance; c) productivity per unit chlorophyll, assimilation number, and nitrates. Photosynthesis-irradiance curves: d) relative photosynthesis-irradiance; e) productivity per unit chlorophyll-irradiance.

máximos a las profundidades del 25 y 10% de penetración de luz, con concentración relativamente alta al 1% de luz, mayor que en la superficie. El fitoplancton total contado tuvo un máximo de células a la profundidad del 25% de luz (Fig. 2b), predominando el nanoplancton, seguido por las diatomeas y con una baja concentración de dinoflagelados (Tabla I). La productividad primaria ( $P_z = \text{mgC} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$ ) tuvo un comportamiento similar a la clorofila y en cierta forma al fitoplancton, con valores menores al 1% de luz que en la superficie (Fig. 2b). La

were clearly different among them (Fig. 2d). Surface samples did not show photoinhibition even at highest irradiance; however, samples from 50 and 25% depths did show photoinhibition and had maximum photosynthesis at the same irradiance (49% of  $I_0$ ). Samples from 10 and 1% depths also showed a clear photoinhibition, with the maximum photosynthesis at 11%  $I_0$ .  $P^B-I$  curves showed more clearly the differences between depths (Fig. 2c). The high surface sample  $P^B$  value at  $100 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$  shows a strong adaptation of these phytoplankters to  $I_0$ .

TABLA I. Abundancia de fitoplancton por grandes grupos taxonómicos y concentración de nutrientes en Bahía Todos Santos. A) diatomeas, B) dinoflagelados, C) nanoplancton ( $<20\mu$ ).

TABLE I. Phytoplankton abundance by large taxonomic groups and nutrient concentrations in Bahía Todos Santos. A) diatoms, B) dinoflagellates, C) nanoplankton ( $<20\mu$ ).

Z (m)	ABUNDANCIA FITOPLANCTON (No. células $ml^{-1}$ )			NUTRIENTES ( $\mu M$ )			
	A	B	C	$NO_3$	$NO_2$	$PO_4$	$SiO_2$
0	70	21	293	3.75	0.41	0.46	4.21
6	77	14	363	3.47	0.45	0.39	2.25
13	155	25	526	4.02	0.43	0.46	2.71
21	110	20	202	7.32	0.51	0.64	4.26
42	17	1	253	24.34	0.71	1.32	13.01

productividad por unidad de clorofila ( $P_z^B$ ) y el número de asimilación ( $P_m^B$ ) tuvieron una misma distribución, con valores semejantes en todas las profundidades, indicando un alto acondicionamiento del fitoplancton a la irradiancia *in situ* (Fig. 2c). La concentración de nitratos aumentó con la profundidad, con un valor más alto al 1 % de penetración de luz (Fig. 2c); y un comportamiento similar a los demás nutrientes analizados (Tabla I).

Las curvas de fotosíntesis relativa ( $R = P_z^B / P_m^B$ ) de Bahía Todos Santos presentaron claras diferencias entre ellas (Fig. 2d). La muestra proveniente de la superficie no mostró fotoinhibición en todo el rango de irradiancia; sin embargo, las que provinieron del 50 y 25 % de luz presentaron fotoinhibición, con el máximo de fotosíntesis a la misma irradiancia (49 % de  $I_0$ ). Las muestras del 10 y 1 % de  $I_0$  también se fotoinhibieron, obteniendo el valor máximo de fotosíntesis al 11 % de  $I_0$ . Las curvas de  $P_z^B$  se comportaron en forma similar a las de  $R$ , siendo más evidente la diferencia entre los valores de la superficie y las otras profundidades (Fig. 2e). El alto valor de  $P_z^B$  a 100  $W \cdot m^{-2}$  para la muestra de la superficie muestra un fuerte acondicionamiento de este fitoplancton a  $I_0$ .

For Bahía Todos Santos,  $\alpha$  was lower for the surface and 42 m (1% of  $I_0$ ) than for intermediate depths (Table II).  $P_z^B$  was greater for the surface because there was no photoinhibition, decreasing with depth.  $\beta$  had the opposite behavior, with maximum at 21 m (Table II).

In Bahía San Quintín the experiment was done at high tide; thus, results are for water that had just entered from the adjacent ocean. Incident irradiance was also relatively low, with an average of 160  $W \cdot m^{-2}$  measured on deck. TOC and  $SO_4$  were constant with depth, indicating a high instability of the water column (Fig. 3a). Chlorophyll *a* concentration increased with depth, but total phytoplankton abundance was constant, and primary productivity had a subsurface maximum at 25 % depth (Fig. 3b). Nanoplankton and dinoflagellates were much more abundant than diatoms (Table III). At the surface  $P_m^B$  was practically equal to  $P_z^B$ , but  $P_m^B$  was greater than  $P_z^B$  at 4 and 8 m, indicating that at these later depths phytoplankton was conditioned to irradiances greater than those *in situ*. This is also in accordance with  $P_m^B$  resulting at the same irradiance for the three depths (Fig. 3c).  $P_m^B$  had a maximum at 25 % depth (4 m) with a value near 24 (Fig. 3c). In spite of

RELACION FOTOSINTESIS-IRRADIANCIA

TABLE II. Parámetros del modelo de Platt et al. (1980) para Bahía Todos Santos. Alfa y beta en  $\text{mgC} \cdot \text{mgCl}_a^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{W}^{-1} \cdot \text{m}^2$ ,  $P_s^B$  en  $\text{mgC} \cdot \text{mgCl}_a^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ .

TABLE II. Parameters of Platt and Gallegos' (1980) model for Bahía Todos Santos.

Z (m)	$\alpha$	$P_s^B$	$3 \cdot 10^{-\beta}$
0	0.18	12.36	1.14
13	0.30	4.06	32.09
21	0.43	3.85	59.70
42	0.17	1.25	39.50

TOC and  $S^0/00$  being constant with depth, other variables related to primary productivity changed with depth. This indicates a vertical stratification of the phytoplankton behavior. Nitrate concentration increased slightly with depth, with high values in the whole water column (Fig. 3c). Concentrations of the other nutrients were also high, with approximately the same values at all depths (Table III). For the mouth of Bahía San Quintín, R-I curves were similar for all depths (Fig. 3d). However,  $P^B$ -I curves were different for each depth, with highest values of  $\alpha$  and  $P_s^B$  for phytoplankton from 25% depth (Fig. 3e, Table IV).  $P_s^B$  was different for each curve, although the three curves presented it at the same irradiance; again showing a stratification of the factors that

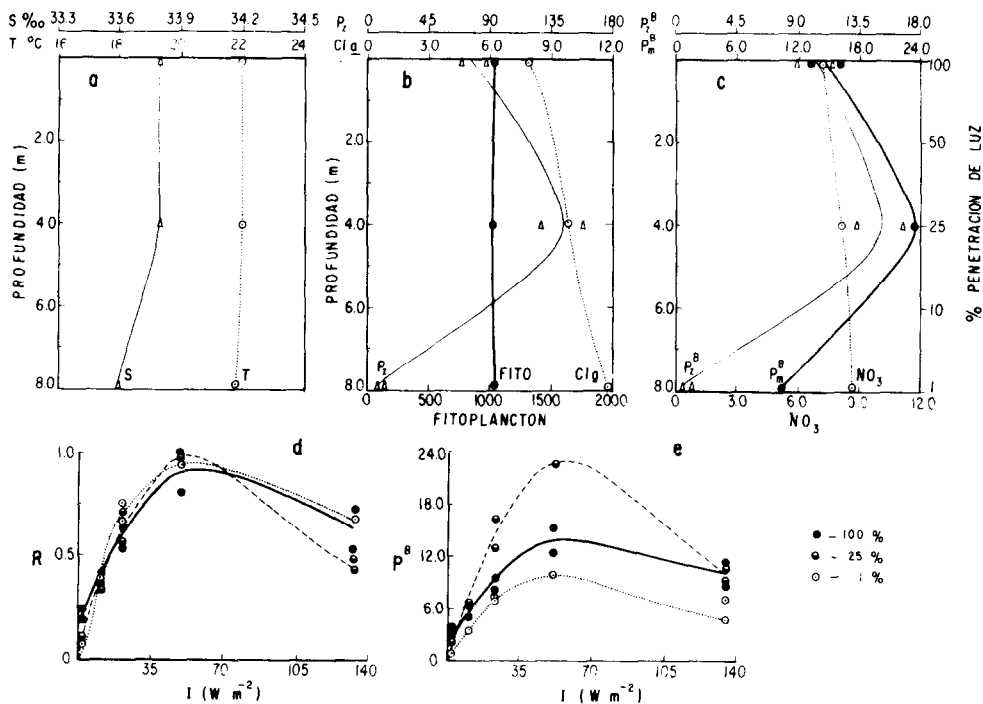


FIGURA 3. Igual que en la figura 2, para Bahía San Quintín.

FIGURE 3. Same as in figure 2, for Bahía San Quintín.



TABLE III. Same as Table I, for Bahía San Quintín.

TABLA III. Igual que en Tabla I, para Bahía San Quintín.

Z (m)	ABUNDANCIA FITOPLANCTON (No. células ml <sup>-1</sup> )			NUTRIENTES (μM)			
	A	B	C	NO <sub>3</sub>	NO <sub>2</sub>	PO <sub>4</sub>	SiO <sub>2</sub>
0	11	40	952	7.05	0.49	0.94	17.97
4	21	102	881	7.98	0.49	1.42	17.11
8	71	107	868	8.53	0.47	0.84	16.44

El valor de  $\alpha$  de la curva  $P^B$ -I para el fitoplancton de Bahía Todos Santos fue menor en el caso de la superficie y para la profundidad de 42 m (1 % de  $I_0$ ), que en las profundidades intermedias (Tabla II).  $P^B$  fue mayor en la superficie ya que no se registró fotoinhibición, con disminución de los valores a medida que aumentó la profundidad.  $\beta$  tuvo un comportamiento inverso, con máximo a 21 m (Tabla II).

El experimento en Bahía San Quintín se hizo durante la pleamar, por lo que los resultados son para agua recién entrada a la bahía. La radiación solar incidente promedio durante el experimento fue  $160 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ , medida en cubierta. La temperatura y la salinidad fueron homogéneas con la profundidad, sin mostrar ninguna estructura, indicando una alta inestabilidad de la columna de agua (Fig. 3a). La concentración de clorofila  $a$  aumentó con la profundidad, pero la abundancia total de fitoplancton fue constante y la productividad primaria tuvo un máximo subsuperficial al 25 % de penetración de luz (Fig. 3b). El nanoplancton y los dinoflagelados fueron los grupos más abundantes del fitoplancton total contado, con una baja contribución de las diatomeas (Tabla III). Los valores de  $P^B_m$  fueron prácticamente iguales a los de  $P^B$  para la superficie, pero fueron mayores que  $P^B$  a 4 y 8 m, indicando que el fitoplancton de estas profundidades está acondicionado a irradiancias mayores que las existentes *in situ*. Lo anterior se refuerza por el hecho de que  $P^B_m$  se presentó a la misma irradiancia para las tres profundidades (Fig. 3c).  $P^B_m$  fue máxima a la profundidad de

affect phytoplankton productivity.  $P^B_S$  and  $\beta$  followed a tendency similar to that of  $P^B_m$ .

TABLE IV. Same as Table II, for Bahía San Quintín.

TABLA IV. Igual que en Tabla II, para Bahía San Quintín.

Z (m)	$\alpha$	$P^B_S$	$10^{-3} \beta$
0	0.37	15.91	31.30
4	0.44	23.58	68.90
8	0.28	10.79	25.20

## DISCUSSION

TOC vertical distribution shows a clear difference in the water column stability of both places (Figs. 2a and 3a). Similarity of  $P^B_z$  and  $P^B_m$  in Bahía Todos Santos and a well defined thermocline indicate that phytoplankton has had a relatively long residence at depth and it is conditioned to *in situ* irradiance. In Bahía San Quintín, the absence of a thermocline and  $P^B_m$  values for different depths obtained at the same irradiance indicate that the phytoplankton was moving throughout the euphotic zone by turbulence, with enough speed to be conditioned to irradiances higher than those at depth. However, in spite of the water column high instability in Bahía San Quintín, mixing processes were not strong enough to homogenized all variables related with primary productivity. Differences of  $P^B_m$  with

25 %  $I_0$  con un valor cercano a 24 (Fig. 3c). A pesar de que la temperatura y salinidad tuvieron una distribución homogénea, las otras variables relacionadas con la productividad no fueron constantes con la profundidad. Esto indica una cierta estratificación vertical del comportamiento del fitoplancton. La concentración de nitratos aumentó ligeramente con la profundidad, con valores altos en toda la columna de agua (Fig. 3c). Las concentraciones de los demás nutrientes medidos fueron también altas, con aproximadamente los mismos valores en todas las profundidades muestreadas (Tabla III). Las curvas R-I de la boca de Bahía San Quintín fueron similares para todas las profundidades muestreadas (Fig. 3d). Sin embargo, las curvas  $P^B-I$  fueron diferentes para cada profundidad, con valores más altos de  $\alpha$  y  $P^B$  para el fitoplancton proveniente del 25 %  $I_0$  (Fig. 3e, Tabla IV).  $P^B_m$  fue diferente para cada curva, a pesar de que las tres curvas lo presentaron a la misma irradiancia; mostrando de nuevo una estratificación en los factores que afectan a la productividad del fitoplancton.  $P^B_S$  y  $\beta$  siguieron una tendencia de variación similar a  $P^B_m$ .

## DISCUSIONES

La distribución vertical de temperatura muestra una clara diferencia en la estabilidad de la columna de agua de ambos lugares (Figs. 2a y 3a). La similitud de  $P^B_z$  y  $P^B_m$  en Bahía Todos Santos y una termoclina bien definida indican que el fitoplancton ha tenido una relativa larga residencia en la profundidad donde fue muestreado y se encuentra acondicionado a la irradiancia *in situ*. Por otro lado, en Bahía San Quintín la ausencia de una termoclina y valores de  $P^B$  para diferentes profundidades obtenidos para la misma irradiancia indican que el fitoplancton es movido por la turbulencia a través de la zona eufótica, con suficiente velocidad para acondicionarse a irradiancias mayores que las de las profundidades de muestreo. Sin embargo, a pesar de la alta inestabilidad de la columna de agua en Bahía San Quintín, los procesos de mezcla no fueron lo suficientemente fuertes para abatir los gradientes de todas las variables relacionadas con la productividad primaria. Son de especial interés las diferencias de

depth are of special interest, although we are not able to explain them with our data. Karydis and Moschopoulou (1982) reported that eutrophic waters favored stratification in spite of vertical mixing. Primary productivity and  $P^B-I$  curves changed with depth in Bahía San Quintín. According to Marra (1978), when phytoplankton comes from a mixed eutrophic layer, differences in primary productivity with depth are bigger when incubations are done at fixed irradiances. In these cases, integrated primary productivity for the water column may be subestimated up to 20 to 80 % (Marra, 1978).

Bahía San Quintín had primary productivity ( $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ ) values up to fifteen times those of Bahía Todos Santos. Our Bahía San Quintín surface productivity values was about double of the maximum reported by Lara-Lara *et al.* (1980) for summer 1977, and similar to the maximum published by Millán-Núñez *et al.* (1982) for summer 1979; these previous results corresponded to an upwelling relaxing period. Gilmartin and Revelante (1978) reported primary productivity for coastal lagoons of the eastern Gulf of California, and their values are as high as our San Quintín values.

Integrated primary productivity for Bahía San Quintín was  $4.0 \text{ gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ ; approximately four times that of Bahía Todos Santos and that of a Gulf of California region near Angel de la Guarda Island (Gaxiola-Castro and Alvarez Borrego, in preparation), in spite of the shallow euphotic zone in San Quintín (8 m) (Fig. 3). Phytoplankton total abundance in Bahía San Quintín was between double and triple, that of Bahía Todos Santos (Tables I and III). In Bahía Todos Santos, diatoms were more abundant than dinoflagellates at all depths. The opposite was found for Bahía San Quintín. Millán-Núñez *et al.* (1982) reported a high dominance of dinoflagellates at the mouth of Bahía San Quintín, during an upwelling relaxing period.

Assimilation numbers were higher for Bahía San Quintín than for Todos Santos; in both cases, variation with depth was not monotonic. For San Quintín there was a very pronounced maximum at intermediate

$P_m^B$  con la profundidad, aunque con nuestros datos no es posible explicarlas. Karydis y Moschopoulou (1982) reportaron que las aguas eutróficas favorecen la estratificación del fitoplancton a pesar de la mezcla en el sentido vertical. En Bahía San Quintín la productividad primaria en la columna de agua y las curvas  $P_m^B$  fueron diferentes para cada profundidad. Según Marra (1978), estas diferencias son más notorias cuando los experimentos se hacen a irradiancias fijas y el fitoplancton proviene de una capa de agua muy mezclada. En estos casos la productividad primaria en la columna de agua medida a irradiancias fijas se está subestimando entre 20 y 80 % (Marra, 1978).

Bahía San Quintín tuvo valores máximos de productividad primaria ( $\text{mgC} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{h}^{-1}$ ) quince veces más altos que Bahía Todos Santos. La productividad medida en la superficie de Bahía San Quintín fue cercana al doble de la máxima reportada por Lara *et al.* (1980) para el verano de 1977 en la boca de la bahía y similar a la máxima publicada por Millán Nuñez *et al.* (1982) para el verano de 1979; ambos resultados fueron encontrados durante el período de relajamiento de un evento de surgencia. Gilmartin y Revelante (1978) reportaron valores de productividad, para algunas lagunas costeras de la región oriental del Golfo de California, tan altos como nuestros valores para Bahía San Quintín.

La productividad primaria integrada en Bahía San Quintín fue de  $4.0 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ; aproximadamente cuatro veces mayor a la de Bahía Todos Santos y a la región cercana a Isla Angel de la Guarda en el Golfo de California (Gaxiola Castro y Alvarez Borrego, en preparación), a pesar de que la zona eufótica en Bahía San Quintín es muy somera (Fig. 3). La abundancia total de fitoplancton en Bahía San Quintín fue entre el doble y el triple que en Bahía Todos Santos (Tablas I y III). Bahía Todos Santos tuvo dominancia en número de diatomeas sobre los dinoflagelados en todas las profundidades muestreadas, siendo de hasta seis veces en las profundidades intermedias. En Bahía San Quintín dominaron los dinoflagelados sobre las diatomeas. Millán Nuñez *et al.* (1982) reportaron una alta dominancia de

depth. This indicates that it is not really possible to directly relate assimilation numbers to nutrients as suggested by Small *et al.* (1972). The maximum assimilation number for San Quintín was 23.2; it is very close to the theoretical maximum of 25 proposed by Falkowski (1981), when nutrients, temperature, and other factors are not limiting photosynthesis. There are no previous estimations of  $P_m^B$  for these bays; assimilation ratios had been published for San Quintín and we do not know how close incubations were done to 100 % light saturation (Lara-Lara *et al.* 1980; Millán-Núñez *et al.* 1982). Millán-Núñez *et al.* (1982) reported assimilation ratio values of up to  $25 \text{ mgC} \cdot \text{mgChla}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  for the interior of Bahía San Quintín. This type of assimilation ratios as high as the maximum theoretical assimilation number are possible for San Quintín because during spring and summer it is enriched with upwelled water from the adjacent ocean. Lara-Lara *et al.* (1980) found that during relaxing periods between intense upwelling events, "conditioned" water presents highest values of primary productivity and assimilation ratio. This "conditioning" is in the sense of Barber and Ryther (1969); that is, certain unavailable nutrients of the recently upwelled water become available through chelation after the water has been a few days at the surface. With our data, we do not know for sure in which phase of the sequence of upwelling events we were when sampling in San Quintín, because we did not generate a time series of i.e.: TOC. However, dominance of dinoflagellates over diatoms and relatively low phosphate concentrations indicate that we sampled in a relaxing period, according to results of Millán-Núñez *et al.* (1982), and that explains our high values of primary productivity and assimilation numbers. Platt and Jassby (1976) reported a maximum assimilation number of 24.8 for coastal waters of Nova Scotia, Canada, in summer.

$\alpha$  values were in general higher for San Quintín than for Todos Santos, and they changed with depth in both places.  $P_5^B$  and  $\beta$  behaved similar to  $\alpha$ , with the exception of the surface value for Todos Santos, where there was no clear photo-inhibition. Our results are similar to those

dinoflagelados en la boca de Bahía San Quintín, durante el relajamiento de un evento de surgencia costera.

Los números de asimilación fueron más altos en Bahía San Quintín que en Todos Santos; en ambos casos no se presentó una variación monotónica con la profundidad. En Bahía San Quintín hubo un máximo muy marcado a profundidad intermedia. Debido a esto, no es posible generalizar la relación entre los nutrientes medidos y el número de asimilación, como lo sugieren Small *et al.*, (1972). En Bahía San Quintín el valor máximo de  $P_m^B$  fue 23.2, el cual fue muy cercano al máximo teórico calculado por Falkowski (1981) de 25.0, cuando los nutrientes, la temperatura y otros factores no son limitantes para la fotosíntesis. No se habían estimado valores del número de asimilación para estas bahías, pues los que se han publicado para San Quintín son razones de asimilación estimadas con experimentos diseñados de tal forma que no se sabe qué tan cerca se estaba del 100 % de saturación de luz (Lara Lara *et al.*, 1980 y Millán Núñez *et al.*, 1982). Millán Núñez *et al.* (1982) reportaron razones de asimilación de hasta  $25 \text{ mgC} \cdot \text{mgCl}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  en el interior de Bahía San Quintín. Este tipo de valores del número de asimilación, tan altos como el máximo teórico, se deben a que Bahía San Quintín es enriquecida con aguas de surgencia en primavera y verano. Lara Lara *et al.* (1980) encontraron que el agua "acondicionada" de los períodos de relajamiento entre eventos de surgencias intensas presenta los más altos valores de productividad y de razón de asimilación. Este "acondicionamiento" es en el sentido en que lo presentan Barber y Ryther (1969); esto es, ciertos nutrientes no disponibles en el agua recién aflorada vienen a ser disponibles a través de quelantes a medida que el agua permanece en la superficie. Nuestros datos no nos permiten establecer con claridad en qué etapa de la secuencia de eventos de surgencia nos encontrábamos al hacer nuestro experimento de Bahía San Quintín, porque no generamos una serie de tiempo de temperatura, por ejemplo. Sin embargo, la dominancia de dinoflagelados sobre las diatomeas, y las relativamente bajas concentraciones de fosfato indican, de acuerdo

reportado for coastal waters of Peru with values near  $0.25 \text{ mgC} \cdot \text{mgChla}^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{W}^{-1} \cdot \text{m}^2$ . Our highest values were 0.44 and 0.43, for 4 m depth in San Quintín, and 21 m depth in Todos Santos, respectively. They are very close to the theoretical maximum of 0.47 (Platt and Jassby, 1976). Reported values of  $\alpha$ , for different waters and different seasons, are in the range 0.01 to 0.63 (Platt and Jassby, 1976; Platt *et al.*, 1982; Coté and Platt, 1983; and Gallegos *et al.*, 1983). In some cases  $\alpha$  changed up to five times its value. In general,  $\alpha$  is higher for shallow waters as an indication of a better efficiency of cells to fix carbon. There is no clear explanation of the effect of nutrients, cell size and other variables on the variations of  $\alpha$ . This parameter seems to change with variation of dominant taxonomic group (Coté and Platt, 1983). Bannister (1974) suggested that  $\alpha$ , as the maximum quantum yield, should be an almost invariable parameter, but previous results and those presented here for Baja California coastal waters do not support this suggestion. Specially for Todos Santos, it is clear that  $\alpha$  changes with depth. According to Platt and Jassby (1976) and Coté and Platt (1983), who found a variation for  $\alpha$  similar to that of  $P_m^B$ , Bannister's (1974) suggestion might only apply for isolated chloroplasts, but cannot be independent of the phytoplankton species and temperature. Talling (1957) defined the parameter  $I_k$  as an index for the phytoplankton adaptation to irradiance.  $I_k$  is equal to  $P_m^B \cdot \alpha$  (Platt and Jassby, 1976). High  $I_k$  values are indicative of assemblages conditioned to high irradiances, and viceversa.  $I_k$  values were near  $40 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$  for Bahía San Quintín, which, according to Steemann Nielsen and Hansen (1957), correspond to organisms conditioned to high irradiances. The  $I_k$  value for the surface sample of Bahía Todos Santos was  $51.4 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ , decreasing with depth to  $6.2 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$  at 42 m. Thus, we can consider surface phytoplankton conditioned to high irradiance at Todos Santos, while phytoplankton from 21 and 42 m were conditioned to low irradiances.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Dr. A. Zirino for allowing us to do the  $\beta$  counting at the Point Loma

con los resultados de Millán Núñez *et al.* (1982), que el día de nuestro muestreo era parte de un período de relajamiento, lo cual explica nuestros valores altos de productividad y número de asimilación. Platt y Jassby (1976) reportaron en verano un valor máximo de  $P_m^B$  de 24.8 para las aguas costeras de Nueva Escocia, Canadá.

Los valores de  $\alpha$  en Bahía San Quintín fueron en general más altos que en Todos Santos y en ambos lugares variaron con la profundidad.  $P_m^B$  y  $\beta$  siguieron en comportamiento similar al de  $\alpha$ ; a excepción de la superficie en Bahía Todos Santos, donde no hubo una clara fotoinhibición. Estos resultados son similares a los obtenidos para la costa de Perú (Platt *et al.*, 1980), donde los valores reportados son cercanos a  $0.25 \text{ mgC} \cdot \text{mgChl}^{-1} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{W}^{-1} \cdot \text{m}^2$ . Los más altos valores de  $\alpha$  obtenidos en este trabajo fueron de 0.44 y 0.43 para los 4 m en Bahía San Quintín y 21 m en Todos Santos. Estos valores fueron cercanos al máximo teórico calculado, que es de 0.47 (Platt y Jassby, 1976). Se han reportado toda una serie de valores de  $\alpha$  para diferentes áreas y épocas del año (Platt y Jassby, 1976; Platt *et al.*, 1982; Coté y Platt, 1983; Gallegos *et al.*, 1983), los cuales varían entre 0.01 a 0.63; teniendo en algunos casos fluctuaciones de hasta cinco veces su valor. En general, se han encontrado valores más altos de  $\alpha$  a profundidades someras, como indicación de una mayor eficiencia de las células para fijar el carbono. No existe una explicación suficientemente clara del efecto de los nutrientes, tamaño de las células u otras variables en relación a las variaciones de  $\alpha$ . Al parecer, este parámetro cambia principalmente en función de los grupos fitoplanctónicos predominantes (Coté y Platt, 1983). La sugerencia de Bannister (1974) de que  $\alpha$  expresada como cosecha cuántica máxima debería ser un parámetro casi invariable, no está apoyada por nuestros resultados para ambos lugares. Sobre todo en los resultados de Bahía Todos Santos es notoria la diferencia entre los valores de  $\alpha$  con la profundidad. De acuerdo con Platt y Jassby (1976) y Coté y Platt (1983), quienes encontraron una variación de  $\alpha$  similar a la de  $P_m^B$ , la afirmación de Bannister (1974) podría aplicarse sólo para cloroplastos aislados, pero no

Laboratory of the Naval Ocean System. We thank Dr. Alejandro Chagoya of CICESE's Computer Center for his advice in statistical procedures. We thank Sila Nájera-De-Muñoz for help with laboratory analysis, specially the laborious phytoplankton counting. We thank Eduardo Valdez-Olguín, Leonardo López-Torres and Juan Sidon for their help in the field work.

puede ser independiente de las especies fitoplanctónicas presentes y de la temperatura. Talling (1957) definió el parámetro  $I_k$  como un índice del acondicionamiento del fitoplancton a la irradiancia.  $I_k$  es igual a  $P_m^B : \alpha$  (Platt y Jassby, 1976). Altos valores de  $I_k$  son indicativos de especies acondicionadas a altas irradiancias y viceversa. En Bahía San Quintín estos valores fueron cercanos a  $40 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ , lo que de acuerdo con Steemann Nielsen y Hansen (1957), son organismos acondicionados a irradiancias altas. El valor de  $I_k$  para el fitoplancton proveniente de la superficie de Bahía Todos Santos fue de  $51.4 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$ , disminuyendo según la profundidad hasta  $6.2 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$  a 42 m. Por lo tanto, se podría considerar que el fitoplancton de la superficie estaba acondicionado a altas irradiancias y el de 21 y 42 m a bajas irradiancias.

## RECONOCIMIENTOS

Agradecemos al Dr. A. Zirino su valiosa ayuda al permitirnos hacer el conteo de radiación beta en el Centro del Sistema Oceánico Naval de Punta Loma, California. Agradecemos al Dr. Alejandro Chagoya, del Centro de Cómputo del CICESE, su valiosa asesoría en procedimientos estadísticos. A Sila Nájera de Muñoz por su ayuda en los análisis de laboratorio, principalmente en el conteo de fitoplancton. A Eduardo Valdez Olguín, Leonardo López Torres y Juan Sidón por su ayuda en el trabajo de campo.

## LITERATURA CITADA

- BANNISTER, T.T. 1974. Production equations in terms of chlorophyll concentration, quantum yield, and upper limit to production. *Limnol. Oceanogr.* 19:1-12.

## RELACION FOTOSINTESIS-IRRADIANCIA

- BARBER, R.T. and J.H. Ryther. 1969. Organic chelators: factors affecting primary production in the Cromwell Current upwelling. *J. Experim. Mar. Biol. & Ecol.* 3:191-199.
- BEVINGTON, P.R. 1969. Data reduction and error analysis for the physical sciences. McGraw Hill, New York, 336 pp.
- CHAVEZ de Nishikawa, A. y S. Alvarez Borrego. 1974. Hidrología de la Bahía de San Quintín, Baja California en invierno y primavera. *Ciencias Marinas* 1(2): 31-62.
- COTE, B. and T. Platt. 1983. Day-to-day variations in the spring-summer photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 28:320-344.
- FALKOWSKI, P.G. 1981. Light-shade adaptation and assimilation numbers. *J. Plankton Res.* 3:203-216.
- GALLEGOS, C.L., T. Platt, W.G. Harrison and B. Irwin. 1983. Photosynthetic parameters of arctic marine phytoplankton: vertical variations and time scales of adaptation. *Limnol. Oceanogr.* 28:698-708.
- GILMARTIN, M. and N. Revelante. 1978. The phytoplankton characteristics of the barrier island lagoons of the Gulf of California. *Est. Coastal Mar. Sci.* 7:29-47.
- HARRISON, W.G., T. Platt, R. Calienes and N. Ochoa. 1981. Photosynthetic parameters and primary production of phytoplankton populations of the northern coast of Peru, p.303-311. En: *Coastal Upwelling* (F.A. Richards, ed.). American Geophysical Union, Washington, D.C. 529 pp.
- KARYDIS, M. and N. Moschopoulou. 1982. Vertical nutrient and phytoplankton distribution in relation to physical stability. *Hydrobiol.* 94:97-101.
- LARA LARA, J.R., S. Alvarez Borrego and L.F. Small. 1980. Variability and tidal exchange of ecological properties in a coastal lagoon. *Est. Coastal Mar. Sci.* 11:613-637.
- MARRA, J. 1978. Phytoplankton photosynthetic response to vertical movement in a mixed layer. *Mar. Biol.* 46:203-208.
- MILLAN Nunez, R., S. Alvarez Borrego and D.M. Nelson. 1982. Effects of physical phenomena on the distribution of nutrients and phytoplankton productivity in a coastal lagoon. *Est. Coastal Shelf Sci.* 15:317-335.
- MORALES Zuñiga, C. 1977. Variaciones estacionales de la temperatura en la Bahía de Todos Santos, B.C. *Ciencias Marinas* 4 (1):23-33.
- PLATT, T. and A.D. Jassby. 1976. The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton. *J. Phycol.* 12:421-430.
- PLATT, T., C.L. Gallegos and W.G. Harrison, 1980. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *J. Mar. Res.* 38:687-701.
- PLATT, T., W.G. Harrison, B. Irwin, E.P. Horne and C.L. Gallegos. 1982. Photosynthesis and photoadaptation of marine phytoplankton in the Arctic. *Deep-Sea Res.* 29:1159-1170.
- RYTHER, J.H. and D.W. Menzel. 1959. Light adaptation by marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 4:492-497.
- SCOR-UNESCO. 1966. Determination of photosynthetic pigments. *Monogr. Oceanogr. Methodol.* 18 pp.
- SMALL, L.F., H. Curl Jr. and W.A. Glooschenko. 1972. Estimates of primary production of Oregon using an improved chlorophyll-light technique. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 29:1261-1267.
- STEEMANN Nielsen, E. 1952. The use of radioactive carbon ( $^{14}\text{C}$ ) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Explor. Mer.* 18:117-140.
- STEEMANN Nielsen, E. and V.K. Hansen. 1959. Light adaptation in marine phytoplankton populations and its interrelation with temperature. *Physiol. Plant.* 12:353-370.
- STRICKLAND, J.D. and T.R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. 2nd. ed. *Bull. Fish. Res. Bd. Canada* 167 pp.
- TALLING, J.F. 1957. The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New Phytol.* 56:133-149.
- UTHERMÖHL, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen phytoplankton methodik. *Mitt. int. Verien theor. angew Limnol.* 17.47 pp.