

**COCIENTES FOTOSINTETICOS EN EL GOLFO DE CALIFORNIA  
DURANTE OTOÑO DE 1987 EN LA REGION CENTRAL Y  
PRIMAVERA DE 1989 EN PUERTO DON JUAN**

**PHOTOSYNTHETIC QUOTIENTS IN THE GULF OF CALIFORNIA  
DURING AUTUMN 1987 IN THE CENTRAL REGION AND  
SPRING 1989 IN PUERTO DON JUAN**

Ramón Cajal-Medrano  
Roberto Millán-Núñez  
Eduardo Santamaría-del-Angel

Facultad de Ciencias Marinas  
Universidad Autónoma de Baja California  
Apartado Postal 453  
Ensenada, Baja California, México

*Recibido en octubre de 1991; aceptado en febrero de 1992*

**RESUMEN**

Con objeto de estudiar la variabilidad del cociente fotosintético ( $PQ = O_2/^{14}CO_2$ ) e inferir la contribución relativa de la producción nueva en el Golfo de California, se realizaron determinaciones simultáneas de fotosíntesis con las técnicas del  $^{14}C$  y oxígeno disuelto; además, se determinó la concentración de nutrientes en la región central durante otoño de 1987 y en una laguna costera en primavera de 1989 en la misma región. En ambas zonas la distribución de nutrientes sugiere consumo en la zona eufótica por fotosíntesis. El PQ integrado en la columna de agua para cada experimento va de  $1.43 \pm 0.29$  a  $4.01 \pm 0.33$  en la región central y de  $1.32 \pm 0.22$  a  $3.08 \pm 0.38$  en la laguna costera Puerto Don Juan y no difiere del PQ calculado a cada profundidad. Los valores del PQ calculado indican la presencia de  $NO_3^-$  durante la fotosíntesis. El PQ global para todos los experimentos en ambas zonas de estudio fue calculado mediante un análisis de regresión para la región central ( $1.56 \pm 0.45$ ) y Puerto Don Juan ( $1.68 \pm 0.56$ ), sugiriendo la influencia del  $NO_3^-$  durante ambas épocas de muestreo en ambas zonas. Se infiere que la contribución relativa de la producción nueva es mayor que la contribución de la producción regenerada en las dos zonas del Golfo de California.

**ABSTRACT**

In order to study the photosynthetic quotient variability ( $PQ = O_2/^{14}CO_2$ ) and to infer the relative contribution of new production in the Gulf of California, simultaneous determinations of photosynthesis were made using the  $^{14}C$  and oxygen techniques. Additionally, nutrient concentration was determined in the central region during autumn 1987 and during spring 1989 in a coastal lagoon in the same region. In both areas nutrient distribution suggests consumption by photosynthesis within the euphotic zone. The PQ integrated in the water column for single experiments goes from  $1.43 \pm 0.29$  to  $4.01 \pm 0.33$  in the central region and from  $1.32 \pm 0.22$  to  $3.08 \pm 0.38$  in the coastal lagoon Puerto Don Juan and does not differ from the PQ calculated for each depth. Calculated PQ values indicate the presence of  $NO_3^-$  during photosynthesis. The global PQ for all the experiments in both study areas was calculated by regression analysis for the central region ( $1.56 \pm 0.45$ ) and Puerto Don Juan ( $1.68 \pm 0.56$ ), suggesting  $NO_3^-$  influence during both seasons in both areas. A greater relative contribution of new production than regenerated production in both areas of the Gulf of California is inferred.

## INTRODUCCION

En los últimos años se ha incrementado el interés sobre la variabilidad de la producción primaria de los océanos y en particular sobre la llamada producción nueva (Dugdale y Goering, 1967). Este interés es fundamentalmente debido a la necesidad de entender mejor los ciclos biogeoquímicos más importantes y el papel que juega el fitoplancton como un posible sumidero de CO<sub>2</sub> que se acumula en la atmósfera. Platt *et al.* (1989) mencionan que la producción nueva representa un transporte biológico de CO<sub>2</sub> a los sedimentos y al mismo tiempo establece el límite superior de extracción de carbón en forma de proteína del océano.

Ya es convencional partir del supuesto de que la producción nueva está fuertemente ligada a la producción primaria cuya fuente de nitrógeno es la forma oxidada, principalmente los nitratos que provienen de fuera de la zona eufótica (Eppley y Peterson, 1979). Una manera de poder calcular la producción nueva es mediante el uso de <sup>15</sup>N como trazador en experimentos de asimilación de nitrato o de amonio (Dugdale y Goering, 1967). Otra forma de estudiarla es evaluando el cociente fotosintético (PQ = O<sub>2</sub>/<sup>14</sup>CO<sub>2</sub>) mediante incubaciones simultáneas con <sup>14</sup>C y determinaciones de la evolución de oxígeno debido a que el valor del PQ refleja principalmente el efecto del estado de oxidación de la fuente de nitrógeno presente durante la fotosíntesis (Williams *et al.*, 1979; Raine, 1983; Laws, 1990; Williams y Robertson, 1991).

El Golfo de California es altamente productivo debido a que su zona eufótica está continuamente siendo provista de nutrientes dada su circulación termohalina, su fuerte mezcla por mareas, surgencias y la presencia de ondas internas (Alvarez-Borrego, 1983; Fu y Holt, 1984; Alvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). Cabría esperar que las formas oxidadas de nitrógeno tuvieran influencia predominante en la fotosíntesis en el Golfo de California.

En este trabajo se calcula el PQ obtenido a partir de mediciones simultáneas de fotosíntesis con <sup>14</sup>C y O<sub>2</sub> y se discute la influencia de la fuente de nutrientes en el PQ como un indicador del origen del nitrógeno asimilado. Asimismo, se infiere la contribución relativa de la producción nueva en el Canal de Ballenas y la región central del Golfo de California.

## INTRODUCTION

The interest in the variability of primary productivity in the oceans has increased in recent years, particularly the interest in the so-called new production (Dugdale and Goering, 1967). Basically, this is due to the need of a better understanding of the main biogeochemical cycles and the role of phytoplankton as a possible sink of the CO<sub>2</sub> accumulated in the atmosphere. Platt *et al.* (1989) have pointed out that new production represents a biological transport of CO<sub>2</sub> to the sediments, establishing at the same time the superior limit of carbon extraction (in the form of protein) from the ocean.

It is somewhat conventional to depart from the assumption that new production is strongly linked to primary production whose nitrogen source is in the oxidated form, mainly nitrate coming into the euphotic zone (Eppley and Peterson, 1979). One way to calculate new production is with nitrate and ammonium assimilation experiments by means of <sup>15</sup>N (Dugdale y Goering, 1967). Another way is evaluating the photosynthetic quotient (PQ = O<sub>2</sub>/<sup>14</sup>CO<sub>2</sub>) by simultaneous incubations with <sup>14</sup>C and the oxygen evolution technique because the PQ value shows the effect of the oxidation state of the nitrogen source present during photosynthesis (Williams *et al.*, 1979; Raine, 1983; Laws, 1990; Williams and Robertson, 1991).

The Gulf of California is highly productive due to the continuous supply of nutrients into the euphotic zone by its thermohaline circulation, strong tidal mixing, upwelling and internal waves (Alvarez-Borrego, 1983; Fu and Holt, 1984; Alvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991). Therefore, it would be expected that oxidated forms of nitrogen have a dominant influence in photosynthesis in the Gulf of California.

In this study the PQ is calculated from simultaneous measurements of photosynthesis with the <sup>14</sup>C and O<sub>2</sub> techniques. The influence of the source of nutrients on the PQ as an indicator of the origin of the assimilated nitrogen is discussed. Likewise, the relative contribution of new production in Canal de Ballenas and the central region of the Gulf of California is inferred.

## MATERIALES Y METODOS

Los datos fueron obtenidos en dos campañas de muestreo; la primera a bordo del B/O *El Puma* en la parte media del Golfo de California (del 28 de octubre al 8 de noviembre de 1987) y la segunda en Puerto Don Juan, una laguna costera al sur de Bahía de los Angeles (del 12 al 17 de abril de 1989) (Fig. 1), la cual está influida hidrológicamente por el Canal de Ballenas (Bustos-Serrano, 1991).

### Determinaciones de fotosíntesis

Durante el crucero, la muestra de agua para las incubaciones con  $^{14}\text{C}$  y los experimentos de evolución de  $\text{O}_2$  fue colectada de la superficie aproximadamente a las 11:00 horas mediante botellas Niskin de 7 l y fue incubada a bordo al 80, 22 y 1% de  $E_0$  en botellas BOD de 150 ml de volumen. La irradiancia fue reducida mediante tubos de acrílico forrados con mallas de plástico de color neutro y la temperatura mantenida constante mediante circulación continua de agua superficial. El tiempo de incubación fue aproximadamente de dos horas para el  $^{14}\text{C}$  y de tres a cuatro horas para el  $\text{O}_2$ . Los experimentos con  $^{14}\text{C}$  se hicieron por triplicado para cada irradiancia inoculando con  $5 \mu\text{Ci}$  a cada botella clara y a una oscura por profundidad. Para los experimentos de evolución de oxígeno se consideró el promedio de los valores de cuatro réplicas y se calculó el valor de la producción bruta de cada intensidad de luz.

Para los experimentos en Puerto Don Juan se procedió de manera similar excepto que la incubación se realizó *in situ* mediante canastas suspendidas a 0, 2.5 y 5 m de profundidad. El tiempo de incubación fue igual al de los experimentos del crucero pero la hora de colecta varió entre las 11:00 y 15:00 hora local.

Las determinaciones de fotosíntesis por el método de las botellas claras y oscuras fue realizado mediante un sistema de titulación Winkler de alta precisión basado en el sistema de Bryan *et al.* (1976) y modificado por Cajal-Medrano *et al.* (1987) y cuyo coeficiente de variación es de 0.1%. La tasa fotosintética mediante la técnica del  $^{14}\text{C}$  fue realizado de acuerdo a Strickland y Parsons (1972), inoculando con  $4 \mu\text{Ci}$  de  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$  a cada muestra.

## MATERIALS AND METHODS

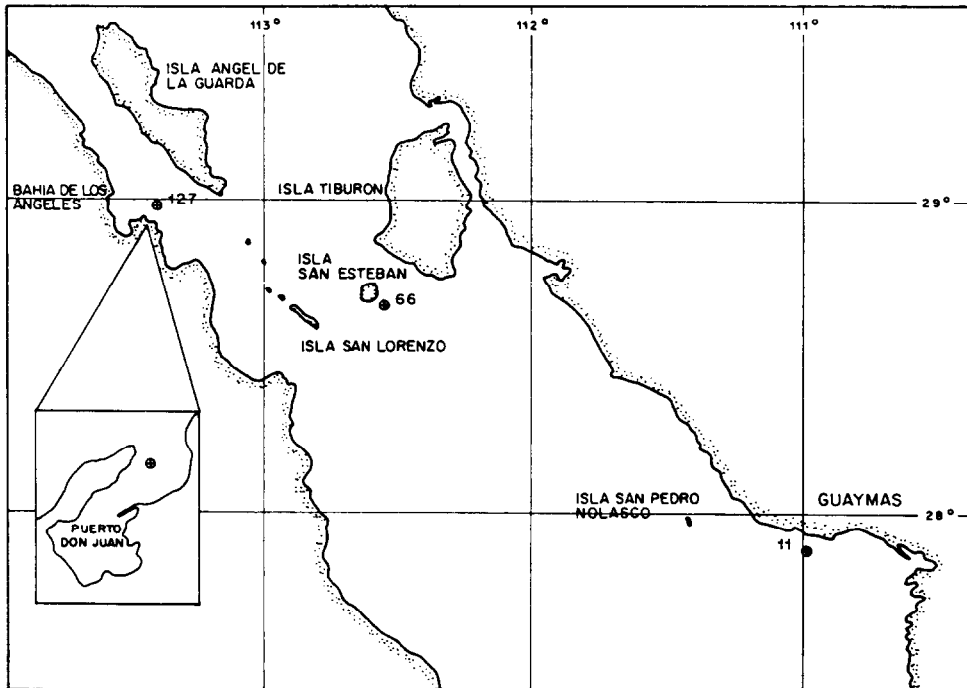
Data were collected during two sampling expeditions. The first, an oceanographic cruise on board the R/V *El Puma* in which the middle region of the Gulf of California was covered (October 28 to November 8, 1987). The second in a coastal lagoon (Puerto Don Juan), also located in the middle region of the Gulf of California on the coast of Baja California (south of Bahía de los Angeles), from April 12 to 17, 1989 (Fig. 1). This coastal lagoon shows hydrological influence from Canal de Ballenas (Bustos-Serrano, 1991), area in which tidal and wind mixing is very strong.

### Photosynthesis determinations

During the cruise, water was collected from the surface at approximately 11:00 hours for incubations with  $^{14}\text{C}$  and the  $\text{O}_2$  evolution experiments. Water was collected with 7-l Niskin bottles and incubated on board. Irradiance was reduced by using acrylic tubes covered with a plastic mesh and temperature kept constant by circulating surface seawater. Incubation time was *ca.* two hours for the  $^{14}\text{C}$  experiments and *ca.* three to four hours for the  $\text{O}_2$  experiments. The  $^{14}\text{C}$  experiments were run in triplicate samples for each irradiance, inoculating each clear bottle and each corresponding dark bottle with  $5 \mu\text{Ci}$ . In the oxygen evolution experiments the average of the oxygen values of four replicates was taken and gross production was calculated for each irradiance.

The procedure was similar for the Puerto Don Juan experiments except that incubations were done *in situ* suspending the bottles in the water column at 0, 2.5 and 5 m depth. Incubation time was the same as during the cruise but collecting time varied between 11:00 and 15:00 hours local time.

The oxygen determination in the light and dark bottle experiments was done with a high precision (0.1% C.V.) Winkler titration system based on Bryan *et al.* (1976) and modified by Cajal-Medrano *et al.* (1987). The photosynthetic rate with the  $^{14}\text{C}$  technique was determined as described by Strickland and Parsons (1972), inoculating each sample with  $4 \mu\text{Ci}$  of  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ .



**Figura 1.** Área de estudio y localización de los experimentos.  
**Figure 1.** Study area and location of the experiments.

### Análisis de nutrientes

El análisis de  $PO_4^{3-}$  se realizó a bordo del barco y las muestras de  $NO_3^-$  se congelaron y analizaron posteriormente en el laboratorio. En el caso de Puerto Don Juan los análisis para ambos nutrientes se hicieron en el laboratorio. Todos los análisis se realizaron de acuerdo a la técnica espectrofotométrica de Strickland y Parsons (1972).

### Determinaciones de salinidad

La salinidad se determinó a bordo mediante un salinómetro de inducción marca Kahlsico del tipo RS-7A.

### Análisis de oxígeno disuelto

El oxígeno disuelto fue realizado de acuerdo al método Winkler descrito por Carritt y Carpenter (1966) y el punto final de

### Nutrient analysis

Phosphate analysis was carried out on board and the  $NO_3^-$  samples were frozen until analysis in the laboratory. The Puerto Don Juan samples were frozen and later analyzed in the laboratory. Both nutrients,  $PO_4$  and  $NO_3^-$ , were analyzed according to Strickland and Parsons (1972).

### Salinity determination

Salinity was determined on board with a Kahlsico RS-7A bench salinometer.

### Dissolved oxygen determination

Dissolved oxygen was determined using the Winkler technique as described by Carritt and Carpenter (1966) and the end point detection was determined with a precision of 0.1% (Cajal-Medrano *et al.*, 1987).

la titulación fue determinado con una precisión de 0.1% de acuerdo a Cajal-Medrano *et al.* (1987).

### Cálculo del PQ

El PQ fue calculado para cada día de muestreo de dos maneras: a cada profundidad e integrando las tasas de producción bruta de oxígeno y de consumo de CO<sub>2</sub>. La integración de los valores de producción de O<sub>2</sub> y consumo de CO<sub>2</sub> por unidad de volumen se hizo mediante el método de integración numérica del trapecioide para obtener  $\mu\text{moles/m}^2\text{h}$  de O<sub>2</sub> y CO<sub>2</sub>. Posteriormente, estos valores fueron usados para calcular el cociente fotosintético O<sub>2</sub>/14CO<sub>2</sub>. El PQ para todo el período de muestreo en ambas zonas se calculó obteniendo la pendiente de una regresión lineal simple de todos los puntos obtenidos originalmente. Se probó la significancia estadística de la pendiente al 5%.

### RESULTADOS

Los resultados obtenidos, tanto para los experimentos realizados durante el crucero de 1987 en la región central del Golfo de California como para los experimentos de 1989 en Puerto Don Juan, se muestran en la Tabla 1. El cociente fotosintético calculado mediante la integración de la producción micromolar de O<sub>2</sub> y consumo micromolar de CO<sub>2</sub> va de 1.4 a 4 para la región central del Golfo de California y de 1.32 a 3.08 para Puerto Don Juan. Estos valores no difieren del PQ calculado a cada profundidad y se sitúan en el intervalo superior de valores reportados en la literatura (Williams y Robertson, 1991).

El cálculo del PQ mediante un análisis de regresión para todos los datos del crucero ( $r^2 = 0.70$ ) (Fig. 2a), es obtenido a partir del valor de la pendiente ( $1.55 \pm 0.45$ ) que estadísticamente es significativa al 5% y corresponde también a una fuente de nitrógeno oxidada. Al tomar en cuenta todas las observaciones en Puerto Don Juan se obtuvo una pendiente de  $1.68 \pm 0.56$ , significativa al 5% ( $r^2=0.42$ ) (Fig. 2b) y corresponde al cociente fotosintético.

El régimen de nutrientes para las distintas estaciones indica valores mínimos en la superficie y su incremento con la profundidad (Figs. 3 y 4). Los nitratos presentaron una tendencia a decrecer en los primeros 5 m de

### PQ calculation

The PQ was calculated for each sampling day in two ways. Firstly at each depth and then integrating with depth the gross oxygen production and <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> consumption. The trapezoidal rule was used to integrate the O<sub>2</sub> production and CO<sub>2</sub> consumption per unit volume values to obtain  $\mu\text{mol/m}^2\text{h}$  of O<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub>. These values were used to calculate the photosynthetic quotient O<sub>2</sub>/14CO<sub>2</sub>. The PQ for the whole sampling period in both areas was calculated by simple linear regression of all the original points. The significance of the slope at the 5% level was tested.

### RESULTS

The results obtained for both the experiments during the cruise in 1987 and the 1989 experiments in Puerto Don Juan are shown in Table 1. The photosynthetic quotient calculated by integration of the micromolar production of O<sub>2</sub> and consumption of CO<sub>2</sub> ranges from 1.4 to 4 for the central region of the Gulf of California and from 1.32 to 3.08 for Puerto Don Juan. Both series of results do not differ significantly with the PQ values calculated at each depth and are situated in the upper range of values reported in the literature (Williams and Robertson, 1991).

The PQ calculated by regression for all the cruise data ( $r^2 = 0.70$ ) (Fig. 2a) is obtained from the slope which is significant at the 5% level and also corresponds to an oxidated nitrogen source. When all the observations for Puerto Don Juan are considered, a significant slope of  $1.68 \pm 0.56$  is obtained ( $r^2 = 0.42$ ) corresponding to the PQ (Fig. 2b).

The nutrient regime for the different stations indicates minimum values at the surface increasing with depth (Figs. 3 and 4). Nitrates show a decreasing tendency in the first 5 m from 2.8 to 0.1  $\mu\text{M}$ , increasing from 15 to 50 m depth (1.66 to 10.06  $\mu\text{M}$ ) at stations 11 and 127. Phosphate concentration also shows lower values at the surface (0.5  $\mu\text{M}$ ) than below 15 m depth at stations 11 and 127 (1 and 8  $\mu\text{M}$ , respectively).

At station 66 nitrate concentration was similar in the first 15 m, increasing with depth to 6  $\mu\text{M}$ . Phosphate concentration increased its concentration below the first 5 m to 1.8  $\mu\text{M}$ .

**Tabla 1.** Producción de O<sub>2</sub>, consumo de CO<sub>2</sub> y cálculo del cociente fotosintético en el Golfo de California.

**Table 1.** Production of O<sub>2</sub>, consumption of CO<sub>2</sub> and calculation of the photosynthetic quotient in the Gulf of California.

Estación	Prof. (m)	O <sub>2</sub> μmoles/l/h	<sup>14</sup> C μmoles/l/h	PQ	PQ <sub>i</sub>
<b>Experimentos en el Golfo de California</b>					
Est. 11	0	0.99 ± 0.77	0.64 ± 0.01	1.55 ± 0.39	1.43 ± 0.29
	3	0.84 ± 0.75	0.64 ± 0.02	1.31 ± 0.39	
	20	0.20 ± 0.18	0.09 ± 0.02	2.14 ± 0.10	
Est. 66	0	1.87 ± 0.50	0.45 ± 0.09	4.16 ± 0.30	4.01 ± 0.33
	2.7	1.20 ± 0.70	0.30 ± 0.01	4.07 ± 0.36	
Est. 127	0	2.51 ± 1.16	1.34 ± 0.03	1.87 ± 0.60	1.92 ± 0.59
	2.7	2.40 ± 1.10	1.22 ± 0.03	1.98 ± 0.57	
<b>Experimentos en Puerto Don Juan</b>					
E1 PDJ	0	1.04 ± 0.55	0.91 ± 0.07	1.14 ± 0.31	2.07 ± 0.51
	2.5	3.56 ± 1.36	1.42 ± 0.43	2.51 ± 0.90	
	5	2.02 ± 0.54	1.16 ± 0.10	1.74 ± 0.32	
E2 PDJ	0	2.37 ± 0.25	0.50 ± 0.06	4.74 ± 0.16	2.75 ± 0.29
	2.5	1.74 ± 0.60	0.75 ± 0.01	2.32 ± 0.31	
	5	2.06 ± 0.79	0.88 ± 0.01	2.34 ± 0.40	
E3 PDJ	0	2.13 ± 0.05	2.58 ± 0.03	0.83 ± 0.04	1.32 ± 0.22
	5	3.25 ± 0.52	1.50 ± 0.27	2.17 ± 0.40	
E4 PDJ	0	9.25 ± 5.10	3.00 ± ND	3.08 ± ND	3.08 ± 0.38
	2.5	2.75 ± 0.16	0.78 ± 0.01	3.53 ± 0.09	
	5	1.75 ± 1.06	0.80 ± 0.26	2.19 ± 0.66	
E5 PDJ	0	4.00 ± 0.16	1.58 ± 0.19	2.53 ± 0.18	1.35 ± 0.34
	2.5	2.25 ± 0.30	2.42 ± 0.94	0.93 ± 0.62	
	5	1.25 ± 0.18	0.80 ± 0.26	1.56 ± 0.22	

PQ<sub>i</sub> = PQ integrando la producción de O<sub>2</sub> y consumo de <sup>14</sup>CO<sub>2</sub> en la columna de agua.

PQ = PQ calculado  $\mu\text{O}_2/\mu^{14}\text{CO}_2 \pm \sigma$ .

ND = No determinada.

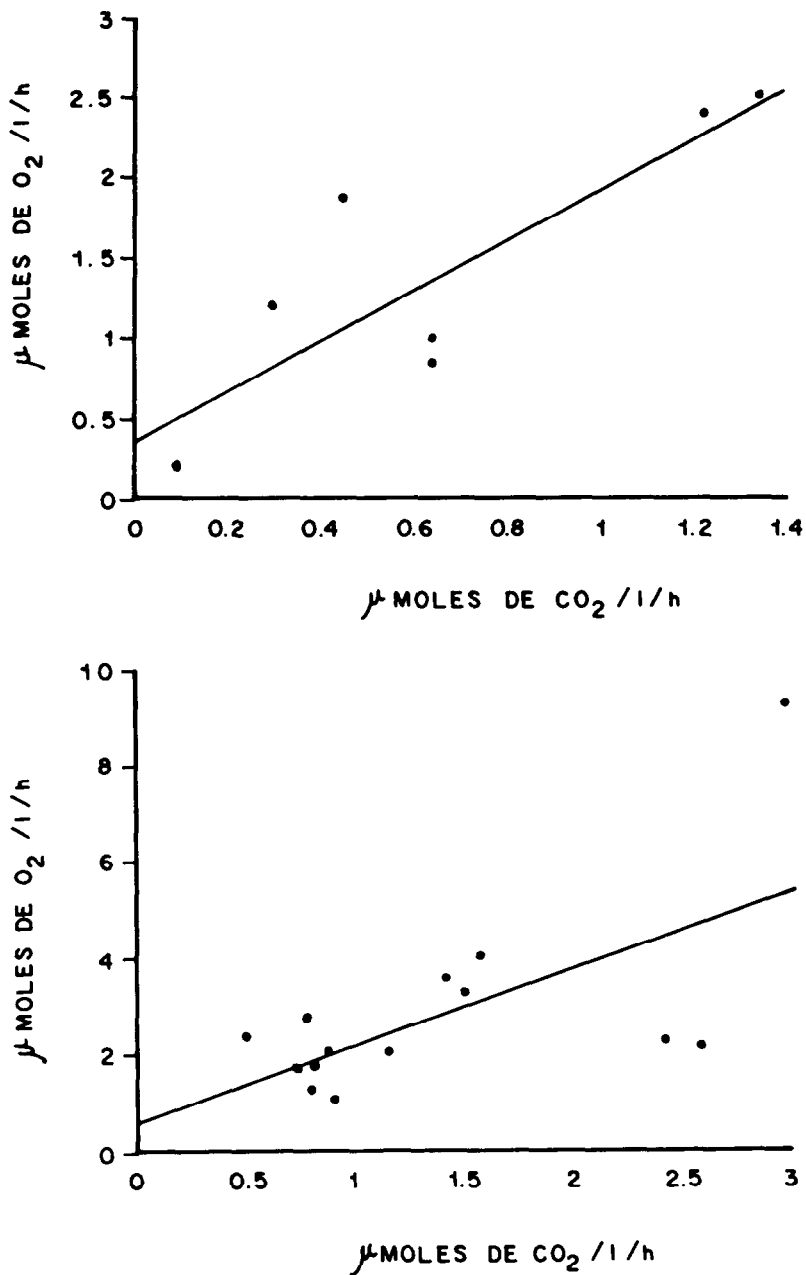
2.8 a 0.1 μM y a aumentar de los 15 m a los 50 m de profundidad con un intervalo de concentración de 1.66 a 10.06 μM para las estaciones 11 y 127. En el caso de los fosfatos, también se observan valores más bajos en la superficie (0.5 μM) que por abajo de los primeros 15 m de profundidad para las estaciones 11 y 127 (1 y 8 μM, respectivamente).

Para la estación 66 la concentración de nitratos fue muy similar en los primeros 15 m y aumenta con la profundidad hasta 6 μM. La

The salinity values indicate that the water column remained well-mixed, with a range of 35.04 to 35.60‰ at the three sampling stations (Fig. 5).

Dissolved oxygen values are within a range of 2.92 to 4.86 ml/l, with lower values below 25 m depth at the three stations and station 66 in particular showing little or no variation with depth (Fig. 6).

During the experiments in Puerto Don Juan, a nitrate concentration from 5.45 to



**Figura 2.** Cálculo del PQ mediante análisis de regresión de todos los datos. (a) Región central del Golfo de California; (b) Puerto Don Juan.

**Figure 2.** Calculation of PQ by regression analysis of all the data. (a) Central region of the Gulf of California; (b) Puerto Don Juan.

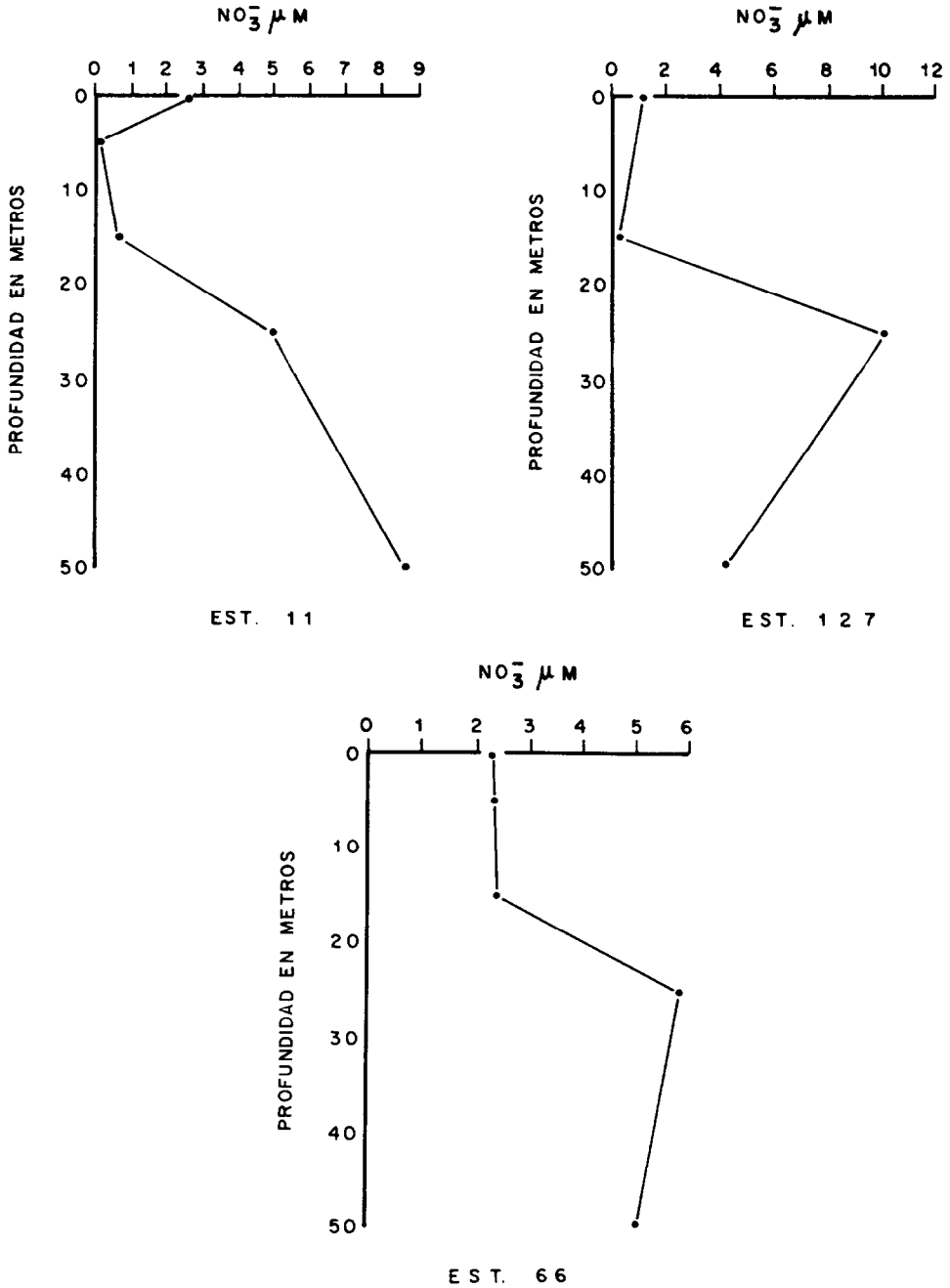
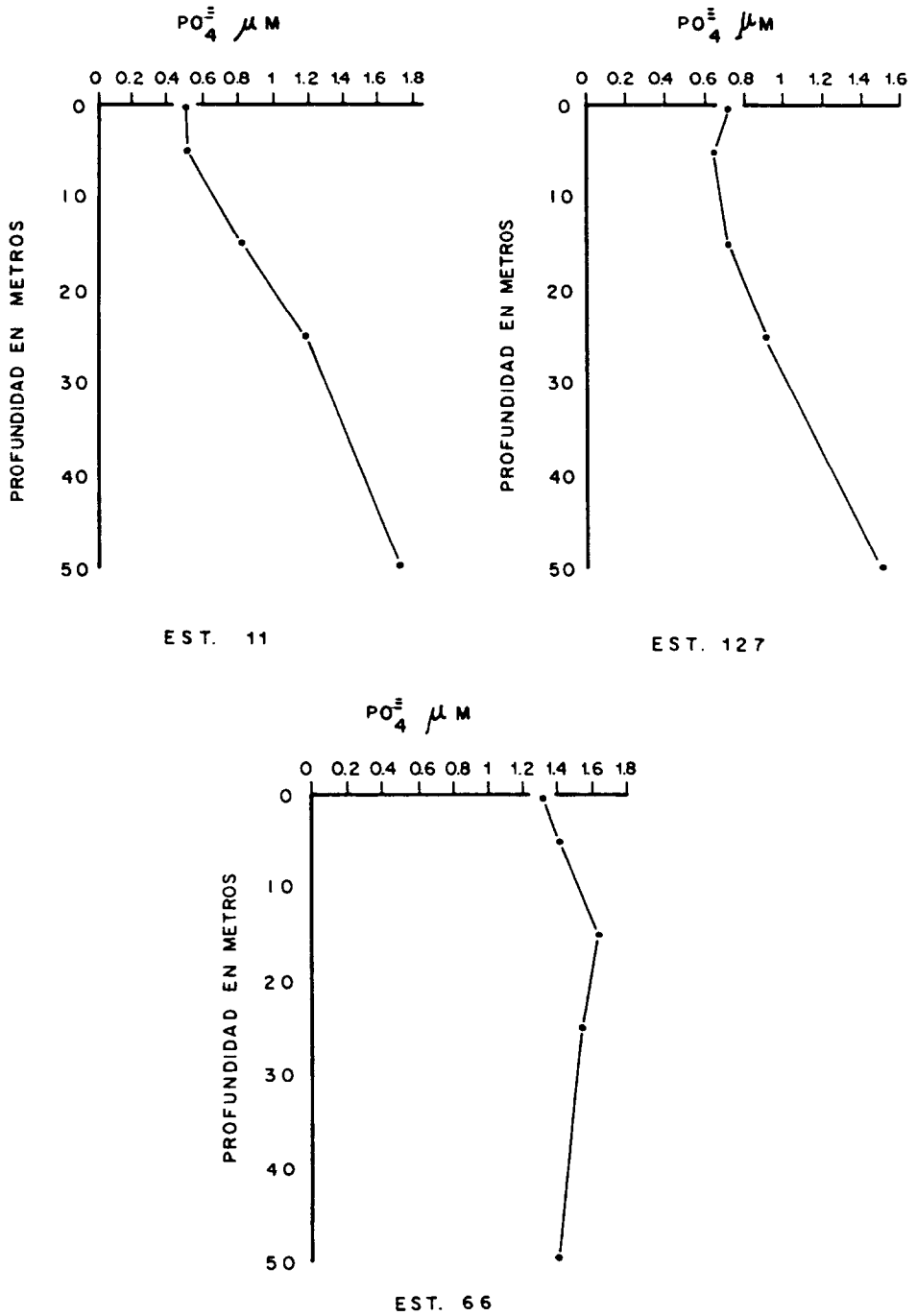


Figura 3. Distribución vertical de NO<sub>3</sub><sup>-</sup> en la región central del Golfo de California.  
Figure 3. Vertical distribution of NO<sub>3</sub><sup>-</sup> in the central region of the Gulf of California.





**Figura 4.** Distribución vertical de  $PO_4^{3-}$  en la región central del Golfo de California.  
**Figure 4.** Vertical distribution of  $PO_4^{3-}$  in the central region of the Gulf of California.

concentración de fosfatos presenta una tendencia a incrementar su concentración después de los primeros 5 m alcanzando valores hasta de 1.8  $\mu\text{M}$ .

Los valores de salinidad indican que la columna de agua permaneció bien mezclada con valores en un intervalo de 35.04-35.6‰ para las tres estaciones (Fig. 5).

Los valores del oxígeno disuelto están en un intervalo de 2.92 a 4.86 ml/l, presentándose los valores más bajos en general por abajo de los 25 m para las tres estaciones de muestreo y, en particular, en la estación 66 presentó poca variación con la profundidad (Fig. 6).

Durante los experimentos realizados en la laguna costera Puerto Don Juan, se observó una concentración de nitratos de 5.45 a 17.09  $\mu\text{M}$  para la superficie, y de 6 a 14  $\mu\text{M}$  a los 2.5 m de profundidad. En el caso de los fosfatos, se observaron valores superficiales de 2.12 a 5.1 y de 2.9 a 4.7  $\mu\text{M}$  a 2.5 m de profundidad.

## DISCUSION

El valor del PQ varía dependiendo del estado de oxidación de los productos de la fotosíntesis (Laws, 1990), de la sobresaturación de oxígeno, fotorespiración (Burris, 1981) y del estado de oxidación de la fuente de nitrógeno (Williams *et al.*, 1979).

En el medio marino el efecto sobre el PQ más estudiado es el de la fuente de nitrógeno. La influencia de la fuente de nitrógeno en el PQ de poblaciones naturales de fitoplancton fue reportada por Williams *et al.* (1979), Williams *et al.* (1983), Davies y Williams (1984), y después por Raine (1985) en cultivos.

La explicación fisiológica del fenómeno es que el proceso de fijación de  $\text{CO}_2$  es un proceso que requiere poder reductor y es afectado en presencia de  $\text{NO}_3^-$  cuando la energía que se requiere para su reducción proviene de la fotólisis del agua (Cramer y Myers, 1948). En cambio, la asimilación del  $\text{NH}_4^+$  no requiere ninguna reducción posterior y la estequiometría indica que en presencia del  $\text{NO}_3^-$  se producen dos moléculas más de  $\text{O}_2$  por átomo de nitrógeno asimilado, que en presencia del  $\text{NH}_4^+$  (Williams *et al.*, 1979).

Desde los primeros intentos para estudiar la variabilidad del PQ se ha supuesto que

17.09  $\mu\text{M}$  was observed for the surface. The concentration of nitrate at 2.5 m depth ranged from 6 to 14  $\mu\text{M}$ . Surface values for phosphate were from 2.12 to 5.1 and 2.9 to 4.7  $\mu\text{M}$  at 2.5 m depth.

## DISCUSSION

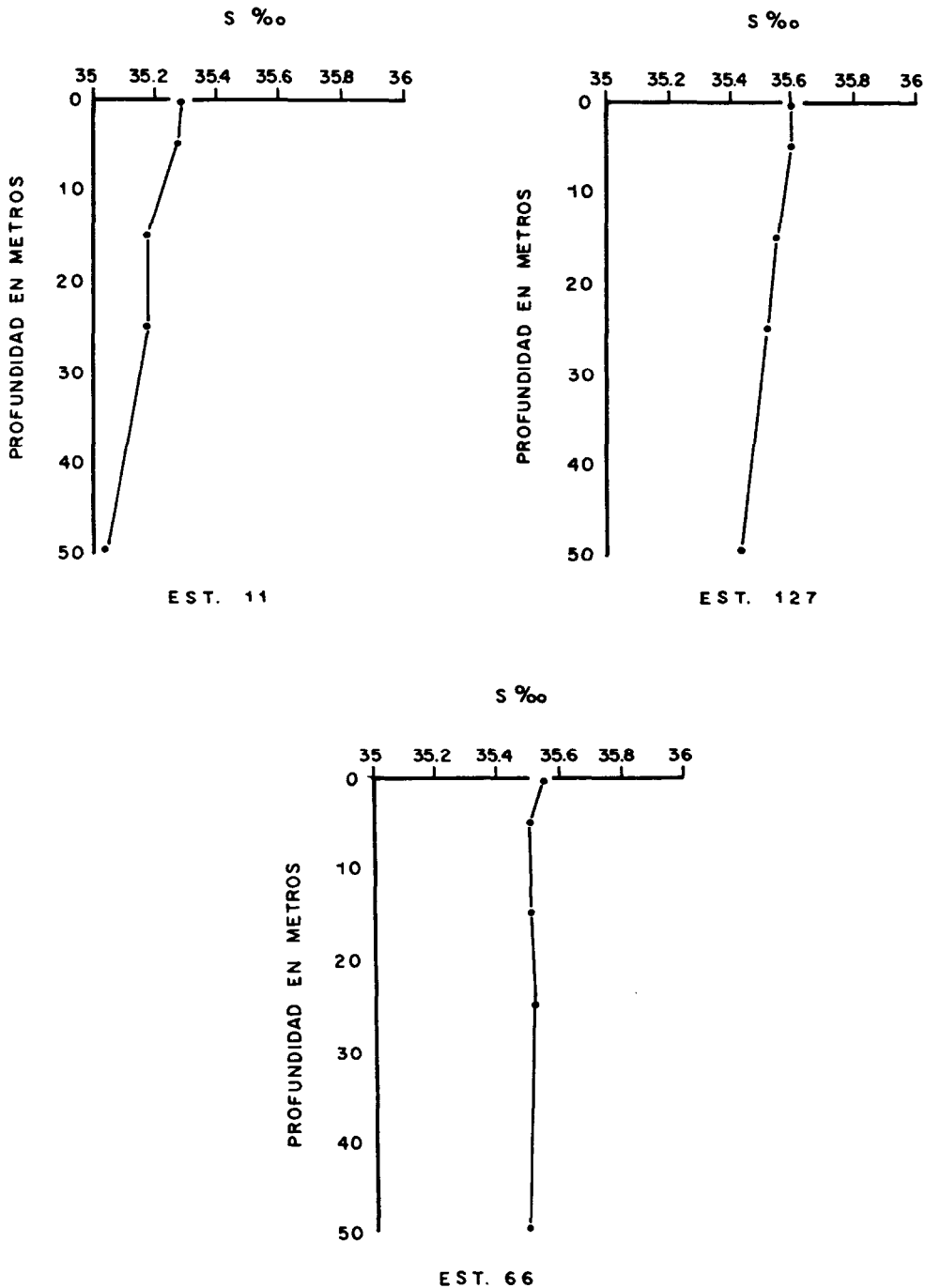
The PQ value varies depending on the oxidation state of the photosynthetic products (Laws, 1990), oxygen oversaturation (Burris, 1981), and the oxidation state of the nitrogen source (Williams *et al.*, 1979).

The most studied effect on the PQ in the marine environment is the effect of the nitrogen source on the PQ of natural phytoplankton populations (Williams *et al.*, 1979; Williams *et al.*, 1983; Davies and Williams 1984) and in cultures by Raine (1985).

The physiological explanation is that the  $\text{CO}_2$  fixed by photosynthesis is a process requiring reducing power which is affected in the presence of  $\text{NO}_3^-$  when the energy required for its reduction is provided by water photolysis (Cramer and Myers 1948). On the other hand,  $\text{NH}_4^+$  assimilation does not require any reduction. Stoichiometric calculations show that two additional molecules of  $\text{O}_2$  are produced per assimilated nitrogen atom when  $\text{NO}_3^-$  is the nitrogen source (Williams *et al.*, 1979).

The early studies on the PQ variability assumed that simultaneous determinations of  $\text{O}_2$  and  $^{14}\text{C}$  accurately represent the PQ. However, Fahnenstiel and Carrick (1988) suggested that the measured PQ value ( $\text{O}_2/^{14}\text{CO}_2$ ) may differ from the theoretical depending on whether gross or net production is used (2.2 and 1.4, respectively). Additionally, Williams and Robertson (1991) argued that systematic errors with the  $^{14}\text{C}$  and  $\text{O}_2$  techniques make the accurate determination of the PQ difficult.

The values of the PQ calculated in the present study appear to be typical of phytoplankton communities growing under nitrate as the nitrogen source. Some of the PQ values obtained at individual depth and integrated in the water column show the variability associated to the imprecision of both techniques ( $\text{O}_2$  and  $^{14}\text{C}$ ). Particularly in this case, the precision with the  $\text{O}_2$  technique decreased because incubation time was short (3-4 hours)



**Figura 5.** Distribución vertical de salinidad en la región central del Golfo de California.  
**Figure 5.** Vertical distribution of salinity in the central region of the Gulf of California.

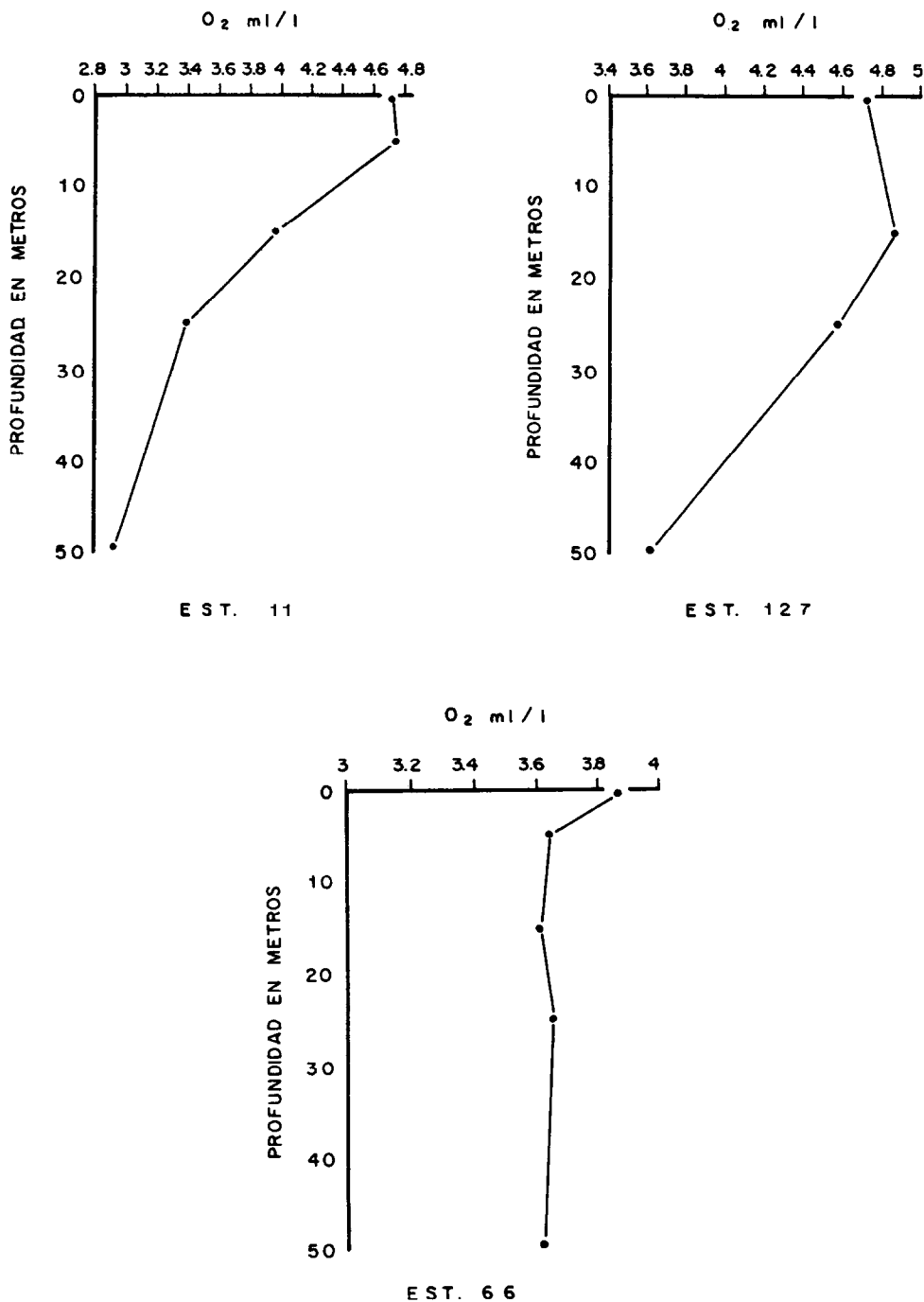


Figura 6. Distribución vertical de O<sub>2</sub> en la región central del Golfo de California.  
Figure 6. Vertical distribution of O<sub>2</sub> in the central region of the Gulf of California.

las determinaciones simultáneas de  $O_2$  y  $^{14}C$  representan el verdadero PQ. Recientemente se ha observado que el valor del PQ medido ( $O_2/^{14}CO_2$ ) puede diferir del teórico dependiendo de que se compare la producción bruta o la neta cuyos valores son de 2.2 y 1.4, respectivamente (Fahnenstiel y Carrick, 1988). Adicionalmente, Williams y Robertson (1991) han sugerido que los errores sistemáticos en las técnicas del  $^{14}C$  y del  $O_2$  hacen problemática la determinación del valor exacto del PQ:

Los valores del PQ estimados en este trabajo muestran ser característicos de comunidades fitoplanctónicas creciendo bajo la influencia del nitrato. Algunos de los valores obtenidos del PQ, tanto el integrado en la columna de agua como el calculado a cada profundidad, muestran variabilidad asociada a la imprecisión de las determinaciones con ambas técnicas (oxígeno y carbono catorce). En particular, la precisión de la técnica del oxígeno disminuye por que el tiempo de incubación fue corto (3-4 horas) para evitar en lo posible efectos de confinamiento (Davies y Williams, 1984). Sin embargo, no siempre las incubaciones largas dan como resultado un aumento en la precisión. Aun en incubaciones de 9 a 16 horas Fahnenstiel y Carrick (1988) obtienen valores del PQ hasta de 4.9. Los datos de productividad obtenidos en este trabajo con el  $^{14}C$  no fueron corregidos por exudación, la cual teóricamente debe estar en el orden del 5 a 10%, lo que reduciría los valores del PQ (Davies y Williams, 1984).

La revisión más reciente de los datos disponibles en la literatura (Williams y Robertson, 1991) muestra una distribución amplia de valores del PQ (0.5-3.5), con la presencia de dos modas, una entre 1.25 y 1.5 y la otra de 2.0 a 2.5, lo que puede interpretarse como influencia de la fuente de nitrógeno.

De acuerdo a consideraciones fisiológicas y cálculos estequiométricos más rigurosos, el PQ verdadero debe esperarse entre un intervalo de  $1.1 \pm 0.1$  para producción reciclada y de  $1.4 \pm 0.1$  para producción nueva (Laws, 1990).

Aparentemente los errores sistemáticos en la determinación del ( $O_2/^{14}CO_2$ ) quedan de manifiesto cuando se usan titulaciones coloumétricas para el cálculo del  $CO_2$  en lugar del  $^{14}C$  (Williams y Robertson, 1991). Sin embargo, con determinaciones potenciométricas en ecosistemas controlados, Oviatt *et al.*

in an attempt to reduce the so-called bottle effect (Davies and Williams, 1984). However, long incubations do not always increase precision. Even during incubations as long as 9 to 16 hours, Fahnenstiel and Carrick (1988) obtained PQ values of 4.9. Present productivity data were not corrected for losses by exudation which is theoretically expected to be within 5 to 10% of photosynthesis. These corrections would reduce the PQ values (Davies and Williams, 1984).

A recent review of available PQ data (Williams and Robertson, 1991) shows a wide range of PQ values (0.5 to 3.5) with a bimodal distribution, one mode between 1.25 and 1.5 and the second mode between 2.0 to 2.5, which can be interpreted as influence of the source of nitrogen. According to physiological considerations and rigorous stoichiometric considerations, the true PQ should be expected within a range of  $1.1 \pm 0.1$  for recycled production and  $1.4 \pm 0.1$  for new production (Laws, 1990).

Systematic errors in the PQ determination ( $O_2/^{14}CO_2$ ) are apparently evident when other techniques instead of  $^{14}C$  are used. For instance, coloumetric techniques for the  $CO_2$  determination (Williams and Robertson, 1991). However, with potentiometric determinations in controlled mesocosms, Oviatt *et al.* (1986) found that the effect of the nitrogen source on the PQ can be observed in short time scales, whereas in larger scales processes like  $CO_2$  diffusion, nitrification, sulfate reduction, etc., may also be detected producing more conventional (1.2) PQ values.

The above discussion suggests that the PQ value of 1.8 commonly accepted as indicator of new production (Platt *et al.*, 1989) is not accurate. Inaccuracies are probably due to the fact that PQ ( $O_2/^{14}CO_2$ ) calculations are based on  $O_2$  gross production and net assimilation of  $^{14}CO_2$ .

In particular, our evaluation of the PQ was tested in a calibration experiment using a pure culture of *Phaeodactylum* sp. growing in  $NO_3^-$  culture medium, obtaining a PQ of  $2.2 \pm 0.62$  which agrees with the values calculated in the studied area and with the data reported in the literature.

Because the global PQ calculated from the slope of the regression lines (1.56 and 1.68) in both sets of experiments is statistically significant, it is believed that  $NO_3^-$  was

(1986) encuentran que el efecto de la fuente de nitrógeno en el PQ puede observarse en escalas cortas de tiempo, pero en escalas mayores pueden ocurrir otros procesos como difusión de  $\text{CO}_2$ , nitrificación, reducción de sulfato, etc., que producen valores convencionales del PQ (1.2).

Lo anterior sugiere que el valor del PQ de 1.8 comúnmente aceptado como indicador de producción nueva (Platt *et al.*, 1989) no es un valor exacto y se debe a que los cálculos se han hecho mediante comparaciones entre la producción bruta del oxígeno y la asimilación neta de  $^{14}\text{CO}_2$ .

En particular, nuestro sistema para evaluar el PQ fue probado en un experimento de calibración, obteniendo un PQ de  $2.2 \pm 0.62$  usando un cultivo de *Phaeodactylum* sp. creciendo en un medio con  $\text{NO}_3^-$ , lo que concuerda con los valores calculados para la zona de estudio y con lo reportado en la literatura.

Debido a lo expresado anteriormente y a que el PQ global calculado (1.56 y 1.68) a partir de las regresiones para ambas series de experimentos es estadísticamente significativo, pensamos que puede interpretarse como influencia del  $\text{NO}_3^-$  en la fotosíntesis. Al practicarse una regresión lineal simple a datos de los que hay certeza que provienen de ambientes cuya fuente de nitrógeno es el  $\text{NO}_3^-$  (Fahnenstiel y Carrick, 1988), es posible obtener un PQ de 1.6. Por el contrario, con los datos de Williams *et al.* (1983) que provienen de un ambiente oligotrófico se obtiene un PQ de 0.8.

Durante el crucero de otoño de 1987 se observaron bajos valores de nutrientes en la superficie incrementándose por debajo de los 25 m, lo cual sugiere consumo biológico de nutrientes. La zona del Canal de Ballenas (estación 127), la zona de las islas (estación 66) y la zona costera de la costa de Guaymas (estación 11) presentaron altas concentraciones de clorofila *a* y el máximo arriba de los 25 m (Millán-Núñez *et al.*, sometido). Como puede observarse de los valores de salinidad y de los valores de oxígeno, en las estaciones de estudio ocurrió poca estratificación de la columna de agua durante este crucero (González-Tamayo, en preparación) y es probable que para esta zona la fuente de nitrógeno inorgánico para fotosíntesis halla sido el nitrato como lo indica el PQ calculado.

assimilated during photosynthesis. When simple regression analysis is applied to data from environments influenced by  $\text{NO}_3^-$  (Fahnenstiel and Carrick, 1988), it is possible to obtain a PQ of 1.6. On the other hand, with data from an oligotrophic environment (Williams *et al.*, 1983) a PQ of 0.8 is obtained.

During the 1987 cruise, low values of nutrients were observed at the surface but the concentration then increased below 25 m depth. This suggests biological consumption of nutrients. Canal de Ballenas area (station 127), station 66 and the coastal zone off Guaymas (station 11) showed high chlorophyll *a* concentration with a maximum above 25 m depth (Millán-Núñez *et al.*, submitted). During this cruise there was little stratification in the water column at the selected stations, as can be seen from salinity and oxygen data and according to González-Tamayo (in preparation). Thus, it is likely that  $\text{NO}_3^-$  was the nitrogen source as is indicated by the calculated PQ.

It is possible that the Gulf of California is fertile because nutrients are abundantly supplied to the euphotic zone by mixing (Alvarez-Borrego and Gaxiola-Castro, 1988, Alvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991). This mechanism may produce that  $\text{NO}_3^-$  is assimilated at the surface. The stations selected in the present study are situated relatively close to the coastal zone (island or continent), therefore the nutrient regime may also include regenerated forms coming from the sediment. Even so, the photosynthetic quotients calculated indicate a greater contribution of new production.

During the Puerto Don Juan experiments, PQ values higher than 1.25 were also found indicating that  $\text{NO}_3^-$  is the nitrogen source. This coastal lagoon is influenced by Canal de Ballenas and shows high primary productivity, high chlorophyll *a* values and  $\text{NO}_3^-$  concentrations similar to coastal lagoons influenced by upwelling (Bustos-Serrano, 1991).

It is possible to infer that if  $\text{NO}_3^-$  is the dominant nitrogen species during photosynthesis in the study area, the relative contribution of new production over regenerated production should be greater. Due to the lack of data and since the PQ value for new production (1.8) has recently been questioned (Laws, 1990), it is not possible to use

De acuerdo con Alvarez-Borrego y Gaxiola-Castro (1988) y con Alvarez-Borrego y Lara-Lara (1991), es factible que el Golfo de California deba su fertilidad a que los nutrientes son transportados en abundancia a la zona eufótica. Este mecanismo puede causar que los nitratos sean asimilados en la superficie. Las estaciones seleccionadas para nuestros experimentos están situadas relativamente cerca de la costa (islas o continente), por lo que el régimen de nutrientes también debe incluir fuentes regeneradas de nitrógeno provenientes del sedimento. Aun así, los cocientes fotosintéticos calculados indican una mayor contribución de la producción nueva.

Durante los experimentos realizados en Puerto Don Juan también encontramos valores del PQ mayores a 1.25, indicando que la fuente de nitrógeno es el  $\text{NO}_3^-$ . Esta laguna costera recibe influencia del Canal de Ballenas y tiene valores de  $\text{NO}_3^-$  similares a lagunas costeras con influencia de surgencias, y presenta altas concentraciones de clorofila *a* y altos valores de productividad primaria (Bustos-Serrano, 1991).

Con la información obtenida es posible inferir que si el  $\text{NO}_3^-$  es la especie nitrogenada predominante durante la fotosíntesis en el área de estudio, deberá ser mayor la contribución relativa de la producción nueva sobre la producción regenerada. Debido a que aún hay pocos datos y a que el valor del PQ para la producción nueva (1.8) ha sido cuestionado recientemente (Laws, 1990), no es posible usar la razón de Redfield para tratar de estimar el flujo de carbón orgánico en la zona eufótica. No obstante lo anterior, nuestras estimaciones del PQ ( $\text{O}_2/^{14}\text{CO}_2$ ), tanto en el crucero como en el muestreo en Puerto Don Juan, son consistentes con los valores correspondientes a una fuente de  $\text{NO}_3^-$  (1.5-2.2), por lo que resulta interesante estudiar la contribución de la producción nueva a la producción total de carbón orgánico en el Golfo de California. Asimismo, resulta de particular interés investigar si el uso del valor tradicional del PQ de 1.25 para convertir los valores de oxígeno producido durante la fotosíntesis a valores de  $\text{CO}_2$  fijado, es válido en la región de estudio y otras zonas eutróficas similares.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Secretaría de Educación Pública por el apoyo económico otor-

the Redfield ratio to try to estimate the organic carbon flux in the euphotic zone. Nevertheless, the present estimations of the PQ ( $\text{O}_2/^{14}\text{CO}_2$ ), for both the cruise and Puerto Don Juan, are consistent with values for a  $\text{NO}_3^-$  source of nitrogen (1.5-2.2). Therefore, it would be interesting to study the contribution of new production to the total production of organic carbon in the Gulf of California. It is also of interest to further investigate whether the traditional PQ value (1.25) used to convert  $\text{O}_2$  produced to  $\text{CO}_2$  consumed is still valid in the studied area and other similar eutrophic areas.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the Secretaría de Educación Pública for financial support (projects 087-01-446 and 088-05-38). The comments of Jorge E. Corredor and an anonymous referee significantly helped to improve the final manuscript.

English translation by the authors.

---

gado mediante los convenios 087-01-446 y 088-05-38, indispensable para la realización del presente trabajo. La crítica al presente trabajo de Jorge E. Corredor y la de un revisor anónimo contribuyeron significativamente en la preparación final de nuestro escrito.

#### LITERATURA CITADA

- Alvarez-Borrego, S. (1983). Gulf of California. In: B.H. Ketchum (ed.), *Estuaries and Enclosed Seas*. Elsevier Sci. Pub. Co., Amsterdam, Chapter 17, pp. 427-429.
- Alvarez-Borrego, S. and Gaxiola-Castro, G. (1988). Photosynthetic parameters of northern Gulf of California phytoplankton. *Continental Shelf Res.*, 8: 37-47.
- Alvarez-Borrego, S. and Lara-Lara, R. (1991). The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. In: B.R.T. Simmoneit and J.P. Dauphin (eds.), *The Gulf and Peninsular Province of the Californias*. Memoir 47 of the Am. Assoc. Petr. Geol., Corvallis, Oregon.

- Burris, E.J. (1981). Effects of oxygen and inorganic carbon concentrations on the photosynthetic quotients of marine algae. *Mar. Biol.*, 65: 215-219.
- Bustos-Serrano, H. (1991). Productividad orgánica primaria de una laguna costera en el Canal de Ballenas del Golfo de California. Verano de 1986. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias Marinas, UABC, Ensenada, B.C., México, 47 pp.
- Bryan, J.R., Riley, J.P. and Williams, P.J.leB. (1976). A Winkler procedure for making precise measurements of oxygen concentration for productivity and related studies. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 21: 191-197.
- Cajal-Medrano, R., Mitrani-Abenchuchan, E. y Castro-Delgado, M. (1987). Detector fotoelectrónico de alta precisión para titulaciones de oxígeno disuelto. En: J.L. Granados Gallegos (ed.), Resúmenes del VII Congreso Nacional de Oceanografía. INP SEPESCA, Ensenada, B.C., México.
- Carritt, D.E. and Carpenter, J.H. (1966). Comparison and evaluation of currently employed modifications of the Winkler method for determining dissolved oxygen in seawater. A NASCO report. *J. Mar. Res.*, 24: 286-318.
- Cramer, M. and Myers, J. (1948). Nitrate reduction and assimilation in *Chlorella*. *J. Gen. Physiol.*, 3: 93-102.
- Davies, J.M. and Williams, P.J.leB. (1984). Verification of  $^{14}\text{C}$  and  $\text{O}_2$  derived primary organic production measurements using an enclosed ecosystem. *J. Plankton Res.*, 6: 457-473.
- Dugdale, R.C. and Goering, J.J. (1967). Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. and Oceanogr.*, 12: 196-206.
- Eppley, W.R. and Peterson, J.B. (1979). Particulate organic matter flux and planktonic new production in the deep ocean. *Nature, Lond.*, 282: 677-680.
- Fahnenstiel, G.L. and Carrick, H.J. (1988). Primary production in lakes Huron and Michigan: *in vitro* and *in situ* comparisons. *J. Plankton Res.*, 10: 1273-1283.
- Fu, L.L. and Holt, B. (1984). Internal waves in the Gulf of California: observations from a spaceborne radar. *J. Geophys. Res.*, 89: 2053-2060.
- González-Tamayo, M. Distribución espacial de fosfatos, silicatos, oxígeno disuelto, pH y salinidad en la región central del Golfo de California durante octubre-noviembre de 1987. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias Marinas, UABC, Ensenada, B.C., México (en prep.).
- Laws, A.E. (1990). Photosynthetic quotients, new production and net community production in the open ocean. *Deep Sea Res.*, 38(1): 143-167.
- Millán-Núñez, R., Cajal-Medrano, R., Santamaría-del-Angel, E. y Millán-Núñez, E. Producción primaria y concentración de clorofila *a* en la región central del Golfo de California durante otoño de 1987. *Ciencias Marinas* (sometida).
- Oviatt, C.A., Rudnick, D.T., Keller, A., Sampou, P. and Almquist, G. (1986). A comparison of system ( $\text{O}_2$  and  $\text{CO}_2$ ) and  $^{14}\text{C}$  measurements of metabolism in estuarine mesocosms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 28: 57-67.
- Platt, T., Harrison, G.H., Lewis, M.R., Li, K.W.W., Sathyendranath, S., Smith, E.R. and Vezina, F.A. (1989). Biological production of the oceans: the case for a consensus. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 52: 77-88.
- Raine, R.C.T. (1985). The effects of nitrogen supply on the photosynthetic quotient of natural phytoplankton assemblages. *Botanica Marina*, XXVI: 417-423.
- Strickland, J.H.D. and Parsons, T.R. (1972). A practical handbook of seawater analysis. *Fish. Res. Bd. Canada Bull.*, 167: 310 pp.
- Williams, P.J.leB. and Robertson, J.E. (1991). Overall planktonic oxygen and carbon dioxide metabolisms: the problem of reconciling observations and calculations of photosynthetic quotients. *J. Plankton Res.*, 13 (Suppl.): 153-169.
- Williams, P.J. leB., Raine, R.C.T. and Bryan, J.R. (1979). Agreement between the  $^{14}\text{C}$  and oxygen methods of measuring phytoplankton production: reassessment of the photosynthetic quotient. *Oceanol. Acta*, 2: 411-416.
- Williams, P.J.leB., Heinemann, K.R., Marra, J. and Purdie, D.A. (1983). Comparisons of  $^{14}\text{C}$  and  $\text{O}_2$  measurements of phytoplankton production in oligotrophic waters. 1983. *Nature, London*, 305: 49-50.