

EL DELTA DEL RÍO COLORADO: UN ECOSISTEMA CON ALTA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA

THE COLORADO RIVER DELTA: A HIGH PRIMARY PRODUCTIVITY ECOSYSTEM

Roberto Millán-Núñez*

Eduardo Santamaría-del-Ángel

Ramón Cajal-Medrano

Óscar Alcides Barocio-León

Facultad de Ciencias Marinas
Universidad Autónoma de Baja California

Apartado postal 453

Ensenada, CP 22800, Baja California, México

* E-mail: rmillan@faro.ens.uabc.mx

Recibido en abril de 1999; aceptado en agosto de 1999

RESUMEN

La construcción de grandes presas en el Río Colorado ha producido un dramático efecto en la descarga de agua dulce hacia el delta. Posterior a 1935 se tuvo una dramática disminución de aporte de agua dulce que ha causado impactos ecológicos y una disminución de organismos en el hábitat natural. Durante un periodo sin descarga de agua dulce se llevaron a cabo seis muestreos espaciales durante junio, agosto y noviembre de 1989, y febrero, abril y junio de 1990; en cada muestreo se realizó en una estación una serie de tiempo de 24 horas con toma de muestras de agua de mar cada dos horas. Además, en mayo de 1991 se realizó un muestreo de serie de tiempo de ocho días consecutivos, con toma de muestras de agua de mar a las 08:00, 12:00 y 16:00 horas. El objetivo fue estimar la abundancia del fitoplancton, concentración de clorofila y productividad primaria durante una época sin aporte de agua dulce. Las concentraciones de clorofila *a* y la abundancia del fitoplancton fueron mayores en el lado de Baja California que en el lado de Sonora, con concentraciones de 2.6–18.2 mg m⁻³ y 1.8–12.7 mg m⁻³ y de 274 y 166 cel mL⁻¹, respectivamente. En la serie de tiempo los dinoflagelados fueron más abundantes que las diatomeas. Los valores de producción primaria mostraron una tendencia a decrecer de agosto de 1989 a junio de 1990, de 15.0 a 0.5 mgC m⁻³ h⁻¹, mientras que la productividad primaria en la serie de tiempo presentó una tendencia a incrementarse durante la transición de la marea, alcanzando valores de 76 mgC m⁻³ h⁻¹. Las variaciones de la concentración de clorofila, abundancia del fitoplancton y productividad primaria estuvieron fuertemente regidas por los efectos ocasionados por las corrientes de marea.

Palabras clave: productividad primaria, fitoplancton, clorofila, delta del Río Colorado.

ABSTRACT

The construction of major dams in the Colorado River has produced a drastic effect on the amount of fresh water entering the Colorado River Delta. After 1935 there was a dramatic decrease in fresh-water

input, causing ecological impacts and a decrease of organisms in the natural habitat. We carried out six spatial samplings during a period of no fresh-water inflow to the delta, in June, August and November 1989, and February, April and June 1990; during each sampling, a 24-hour time series was conducted at one station and seawater samples were taken every two hours. Also, in May 1991 we carried out an eight-day time series, taking samples of seawater at 08:00, 12:00 and 16:00 hours. The objective was to estimate phytoplankton abundance, chlorophyll concentration and primary productivity during a period of no fresh-water input. In the spatial distribution, the chlorophyll *a* concentrations and phytoplankton abundance were higher on the Baja California side than on the Sonora side, with concentrations of 2.6–18.2 mg m⁻³ and 1.8–12.7 mg m⁻³ and of 274 and 166 cells mL⁻¹, respectively. In the time series, the dinoflagellates were more abundant than the diatoms. The primary production showed a tendency to decrease from August 1989 to June 1990, with values of 15.0 to 0.5 mgC m⁻³ h⁻¹. The primary productivity values in the time series presented a tendency to increase during the tide transition, reaching values of 76 mgC m⁻³ h⁻¹. The variations of chlorophyll concentration, phytoplankton abundance and primary productivity were strongly influenced by the effects caused by the tidal currents.

Key words: primary productivity, phytoplankton, chlorophyll, Colorado River Delta.

INTRODUCCIÓN

La construcción de grandes presas en el Río Colorado ha producido un dramático efecto en la descarga de agua dulce hacia el delta. Se ha informado que grandes cantidades de agua dulce llegaban al Golfo de California antes de 1935; posterior a esta fecha se tuvo una dramática disminución de aporte que causó impactos ecológicos en los organismos en el hábitat natural, produciendo una disminución de organismos (Snyder-Conn y Brusca, 1977). Posterior a 1935, los años en que se ha liberado una gran cantidad de agua dulce hacia el delta han sido en 1980, de 1983 a 1987 y en 1993 (Álvarez-Borrego, 1999).

Sin embargo, a pesar de los largos períodos de ausencia de agua dulce, el delta del Río Colorado es un área de reproducción y cría de especies económicamente importantes, como el camarón y la corvina boca amarilla, lo que hace que esta región tenga una alta actividad pesquera. Además, es el hábitat de especies consideradas en peligro de extinción, como la totoaba (*Totoaba macdonaldi*) y la vaquita (*Phocoena sinus*) (Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1994; Rojas-Bracho, 1998).

La evaluación de la capacidad de carga de la cadena alimenticia de un ecosistema puede ser mediante la estimación de la variación de los

INTRODUCTION

The construction of large dams along the Colorado River has produced a drastic effect on the amount of fresh water entering the delta. Prior to 1935, large amounts of fresh water used to reach the Gulf of California; after this date, the amount of water decreased considerably, causing ecological impacts and a decrease of organisms in the natural habitat (Snyder-Conn and Brusca, 1977). After 1935, the years with considerable fresh-water inflow have been 1980, 1983–1987 and 1993 (Álvarez-Borrego, 1999).

However, despite the long periods with no fresh-water input, the Colorado River Delta is a breeding area for economically important species, such as the shrimp and orange-mouth corvina, and consequently an area where there is plenty of fishing activity. It is also the habitat for species in danger of extinction, such as the totoaba (*Totoaba macdonaldi*) and the vaquita (*Phocoena sinus*) (Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1994; Rojas-Bracho, 1998).

The load capacity of an ecosystem's food chain can be evaluated by estimating the variation of the descriptors in its autotrophic base, such as phytoplankton abundance, chlorophyll concentration and primary productivity.

descriptores en su base autotrófica, como son la abundancia fitoplanctónica, concentración de clorofila y la productividad primaria.

En la mayoría de los cuerpos costeros, la concentración de nutrientes no es limitante para la productividad primaria. La alta energía cinética turbulenta (TKE) que presentan mantiene en suspensión sedimentos, dando como resultado una fertilización de la capa superficial y una alta turbidez, ocasionando una menor penetración de la luz.

El delta del Río Colorado es un ejemplo de este tipo de cuerpos costeros. Hernández-Ayón *et al.* (1993) lo caracterizaron como un medio con una concentración de nutrientes alta, mientras que Santamaría-del-Ángel *et al.* (1996) lo describieron como un sistema costero muy turbio, con lecturas del disco de Secchi (Z_{Secchi}) en la parte interna de 0.15 m y en la parte externa de 1.5 m.

La productividad primaria puede estar limitada por la poca penetración de luz en la columna de agua. Sin embargo, se ha reportado que la actividad fotosintética del fitoplankton está asociada con variaciones de mezcla vertical, dando como resultado la adaptación del fitoplankton a la luz y sombra por ciclos endógenos mediante cambios en la clorofila *a* por célula (Beardall y Morris, 1976; Legendre *et al.* 1985; Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1996).

Sin embargo, poco se conoce sobre la distribución de la clorofila, abundancia de fitoplankton y productividad primaria en esta zona, por lo que el objetivo de este trabajo es estimar éstos en el área del delta del Río Colorado durante un período sin aportación de agua dulce.

ÁREA DE ESTUDIO

El delta de Río Colorado se encuentra localizado entre 31°41' y 31°53'N y 114°03' y 115°03'W, en la parte superior del Golfo de California, entre los estados de Sonora y Baja California, México (fig. 1). La amplitud de mareas es de hasta 9 m durante mareas vivas (Mathews, 1969), lo que causa una alta turbidez por la

In most coastal bodies, the concentration of nutrients does not limit primary productivity. They have high turbulent kinetic energy (TKE) that maintains sediments in suspension, resulting in a fertilization of the surface layer and high turbidity, with less light penetration.

The Colorado River Delta is an example of these coastal bodies. Hernández-Ayón *et al.* (1993) characterized it as an environment with high nutrient concentration, while Santamaría-del-Ángel *et al.* (1996) described it as a very turbid coastal system, with Secchi disk readings (Z_{Secchi}) in the inner part of 0.15 m and in the outer part of 1.5 m.

Primary productivity can be limited by the little penetration of light in the water column. However, phytoplanktonic photosynthetic activity is associated with variations of vertical mixing, resulting in the adaptation of phytoplankton to light and shade by endogenous cycles through changes in chlorophyll *a* per cell (Beardall and Morris, 1976; Legendre *et al.*, 1985; Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1996).

However, as little is known about the distribution of chlorophyll, phytoplankton abundance and primary productivity in this area, this study aims to estimate them in the Colorado River Delta during a period with no fresh-water input.

STUDY AREA

The Colorado River Delta (31°41'–31°53'N, 114°03'–115°03'W) is located in the Upper Gulf of California, between the states of Sonora and Baja California, Mexico (fig. 1). The tide amplitude is 9 m during spring tides (Mathews, 1969), which causes high turbidity due to sediment resuspension in the water column. The climate is arid, with a period of scant rainfall and low humidity. The average rate of evaporation estimated for the northernmost part of the Gulf of California is 0.9 m yr⁻¹ (Lavín and Organista, 1988) and the mean annual rainfall is only 68 mm yr⁻¹ (Miranda-Reyes *et al.*, 1990).

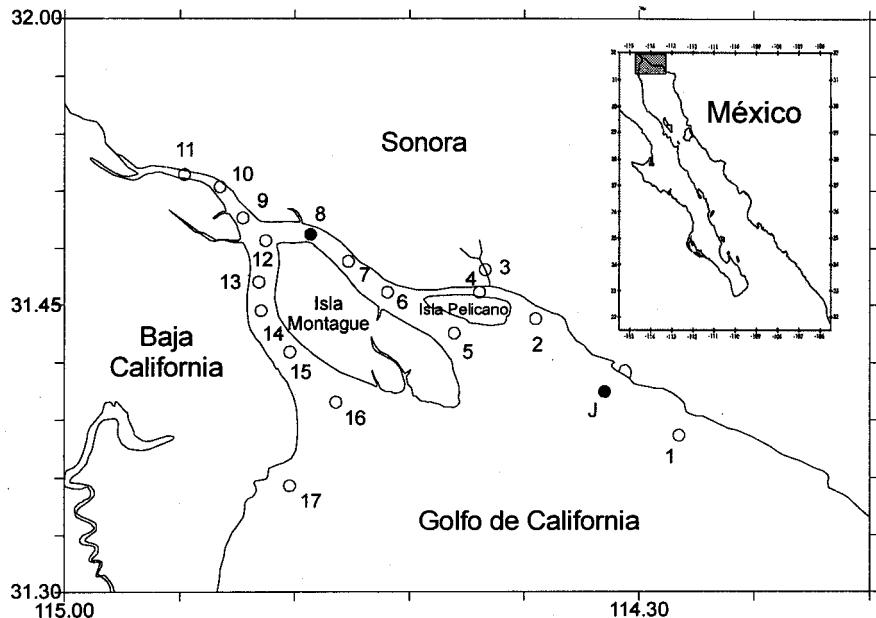


Figura 1. Localización del área de estudio. Se indican las estaciones espaciales (O) y las estaciones para las series de tiempo (I).

Figure 1. Location of the study area, indicating the spatial stations (O) and the stations for the time series (I).

resuspensión de sedimentos en la columna de agua. El clima es árido, con un escaso periodo de lluvias y baja humedad; la tasa de evaporación promedio estimada para la parte más al norte del Golfo de California es de 0.9 m año^{-1} (Lavín y Organista, 1988), mientras que la precipitación promedio anual es de sólo 68 mm año^{-1} (Miranda-Reyes *et al.*, 1990).

MATERIALES Y MÉTODOS

Se recolectó agua de mar en 17 estaciones distribuidas en la zona del delta, durante junio, agosto y noviembre de 1989, y febrero, abril y junio de 1990 (fig. 1). En cada estación se tomaron muestras de agua de mar mediante una botella Van Dorn. Para el muestreo se utilizaron dos lanchas; una de ellas cubrió ocho estaciones del lado de Sonora y la otra el resto de las estaciones

MATERIALS AND METHODS

Seawater was collected at 17 stations in the delta, in June, August and November 1989 and in February, April and June 1990 (fig. 1). Seawater samples were taken at each station with Van Dorn bottles. Two boats were used during the sampling: one covered eight stations on the side of Sonora and the other the rest of the stations on the Baja California side. A 24-hour time series was generated at station 8 (fig. 1) and samples were taken every two hours. To estimate chlorophyll, 250 mL of seawater were passed through filters of 0.45- μm mesh and 47-mm diameter. The filters were frozen until their analysis in the laboratory. Chlorophyll *a* was quantified following the method described by Lorenzen (1967), measuring the absorbances of the extracts in 90% acetone in a Milton Roy Spectronic UV 1201

del lado de Baja California. Además, se generó una serie de tiempo de 24 horas en la estación 8 (fig. 1), tomando muestras cada dos horas. Para estimar la clorofila, se filtraron 250 mL de agua de mar a través de filtros de 0.45 μm de luz de poro y 47 mm de diámetro. Los filtros fueron congelados hasta su análisis en el laboratorio. La clorofila *a* fue cuantificada mediante el método descrito por Lorenzen (1967), midiendo las absorbancias de los extractos en acetona al 90% en un espectrofotómetro Milton Roy Spectronic UV 1201. Para el cálculo de la clorofila, se utilizaron las ecuaciones de Millán-Núñez y Álvarez-Borrego (1978).

Para estimar la abundancia del fitoplancton, se tomó agua de mar en botellas Nalgene de polipropileno de alta densidad oscuras de 250 mL y se les agregó 2.5 mL de Lugol con acetato de sodio, de acuerdo con Descolas-Gros (1978). El fitoplancton fue contado e identificado a nivel género mediante un microscopio invertido Zeiss IM, siguiendo los criterios de conteo expuestos por Santamaría-del-Ángel y Millán-Núñez (1991). Se sedimentaron 5 mL que fueron contados a 200 \times en la totalidad de campos para cuantificar el microfitoplancton dominante; además, se sedimentaron 25 mL, en los cuales el microfitoplancton que no había aparecido en el primer conteo fue cuantificado a 100 \times en la totalidad de la cubeta.

Se realizaron experimentos de productividad primaria, utilizando el método de ^{14}C . Se utilizaron dos botellas claras y una oscura con 1 μCi de bicarbonato de sodio radioactivo cada una. La incubación se realizó *in situ* (en una canastilla suspendida por dos flotadores) por 1.5 horas. Al término de la incubación, el agua de cada botella se filtró a través de filtros de membrana de 0.45 μm de luz y 25 mm de diámetro, los cuales fueron expuestos a vapores de HCl concentrado por 15 segundos, para liberar el carbono inorgánico marcado no incorporado. Los filtros se depositaron en viales de centelleo que contenían 15 mL de Betaphase y se analizaron en un contador de centelleo líquido LS 5000 TD. El cálculo

spectrophotometer. Millán-Núñez and Álvarez-Borrego's (1978) equations were used to calculate chlorophyll.

To estimate phytoplankton abundance, seawater was collected in dark, high-density polypropylene Nalgene bottles of 250 mL, to which 2.5 mL of Lugol with sodium acetate were added according to Descolas-Gros (1978). Phytoplankton was counted and identified to genus on an inverted Zeiss IM microscope, following the counting criteria presented by Santamaría-del-Ángel and Millán-Núñez (1991); 5 mL were settled and counted (200 \times) to quantify the dominant microphytoplankton. In addition, 25 mL were settled and the microphytoplankton that had not appeared in the first count was quantified (100 \times).

Primary productivity experiments were conducted using the ^{14}C method. Two clear bottles and one dark bottle were used, each with 1 μCi of radioactive sodium bicarbonate. Incubation was done *in situ* (in a basket suspended by two buoys) for 1.5 hours. After incubation, the water from each bottle was passed through 0.45- μm membrane filters of 25-mm diameter. The filters were exposed to concentrated HCl vapours for 15 seconds to liberate the inorganic carbon not incorporated. They were then placed in scintillation vials containing 15 mL Betaphase and analyzed in a LS 5000 TD liquid scintillation counter. Primary productivity was calculated according to Strickland and Parsons (1985).

To determine the day-to-day variation of chlorophyll, phytoplankton abundance and primary productivity, a time series was done at station J (fig. 1) from 15 to 22 May 1991, beginning during spring tide and ending during neap tide. Sampling was conducted aboard a shrimp boat provided by the Venustiano Carranza Cooperative. Seawater samples were taken every four hours, at 08:00, 12:00 and 16:00 hours. The primary productivity experiments were the same as those done at station 8, only that incubation was simulated *in situ* using an incubator with cool white artificial light.

de la productividad primaria se realizó siguiendo lo descrito por Strickland y Parsons (1985).

Para conocer la variación día a día de la clorofila, abundancia de fitoplancton y productividad primaria, se realizó una serie de tiempo en la estación J (fig. 1) del 15 al 22 de mayo de 1991, iniciando en marea viva y terminando en marea muerta. Se utilizó un barco camaroneo como plataforma de muestreo, facilitado por la Cooperativa Venustiano Carranza. Las muestras de agua de mar se tomaron cada cuatro horas, a las 08:00, 12:00 y 16:00 horas. Los experimentos de productividad primaria fueron iguales al realizado en la estación 8, sólo que la incubación se llevó a cabo simulado *in situ* mediante un incubador con luz artificial blanca fría.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La clorofila para las estaciones de Sonora fue generalmente mayor en agosto de 1989 (de 2.6 a 18.2 mg m⁻³) y junio de 1990 (de 1.8 a 12.7 mg m⁻³), con promedios de 7.6 y 6.5 mg m⁻³, respectivamente (fig. 2a). El mismo patrón se encontró para la costa de Baja California, con un promedio en agosto de 1989 de 6.3 mg m⁻³ (de 2.2 a 9.8 mg m⁻³) y en junio de 1990 de 7.3 mg m⁻³ (de 3.6 a 10.9 mg m⁻³) (fig. 2b).

En junio de 1989 se observaron valores homogéneos de clorofila tanto en la costa de Sonora como de Baja California, pero con concentraciones relativamente bajas (no detectables hasta 2.2 mg m⁻³). Para noviembre de 1989 se cuenta tan solo con una muestra en la variación espacial, correspondiente a la estación 7 (4.2 mg m⁻³), por lo que no es posible definir un comportamiento para este mes. En febrero y abril de 1990 se encontraron valores desde concentraciones no detectables hasta 8.2 mg m⁻³, pero en general, las concentraciones fueron relativamente bajas, menores que 2.5 mg m⁻³.

Durante agosto de 1989 y junio de 1990, la clorofila se incrementó de sur a norte, debido al incremento de clorofila por célula como respuesta a la adaptación a aguas turbias que experimenta a

RESULTS AND DISCUSSION

Chlorophyll at the Sonora stations was generally higher in August 1989 (2.6 to 18.2 mg m⁻³) and June 1990 (1.8 to 12.7 mg m⁻³), with averages of 7.6 and 6.5 mg m⁻³, respectively (fig. 2a). The same pattern was found for the Baja California stations, with an average in August 1989 of 6.3 mg m⁻³ (2.2 to 9.8 mg m⁻³) and in June 1990 of 7.3 mg m⁻³ (3.6 to 10.9 mg m⁻³) (fig. 2b).

In June 1989, homogeneous values of chlorophyll were found on both the Sonora and Baja California coasts, but with relatively low concentrations (undetectable to 2.2 mg m⁻³). In November 1989, only one sample was obtained for spatial variation at station 7 (4.2 mg m⁻³), so it was not possible to establish a pattern for this month. In February and April 1990, concentrations ranged from undetectable values to 8.2 mg m⁻³, but in general, the concentrations were relatively low, less than 2.5 mg m⁻³.

During August 1989 and June 1990, chlorophyll increased from south to north, due to the increase in chlorophyll per cell in response to the adaptation to turbid waters in the delta. The residual circulation in the delta is rotatory in a cyclonic direction, with greater inflow of oceanic waters through the channel on the Sonora side and greater outflow through the Baja California channel (Hernández-Ayón *et al.*, 1993; Carriquiry and Sánchez, 1999).

In view of the large amount of sediment in the sedimentation chambers, samples were diluted to 0.5 mL to quantify nanoplankton; however, as the calculation of nanoplankton abundance based on these volumes may cause problems, only large groups of microphytoplankton are reported.

There were no clear differences in the spatial variation of phytoplankton abundance between the November 1989 sampling (cold season) and the June 1990 sampling (hot season) for both sides of the delta. However, based on Wilcoxon's non-parametric test for two independent samples, the abundance of phytoplankton was found to be greater in the channel on the Baja California side

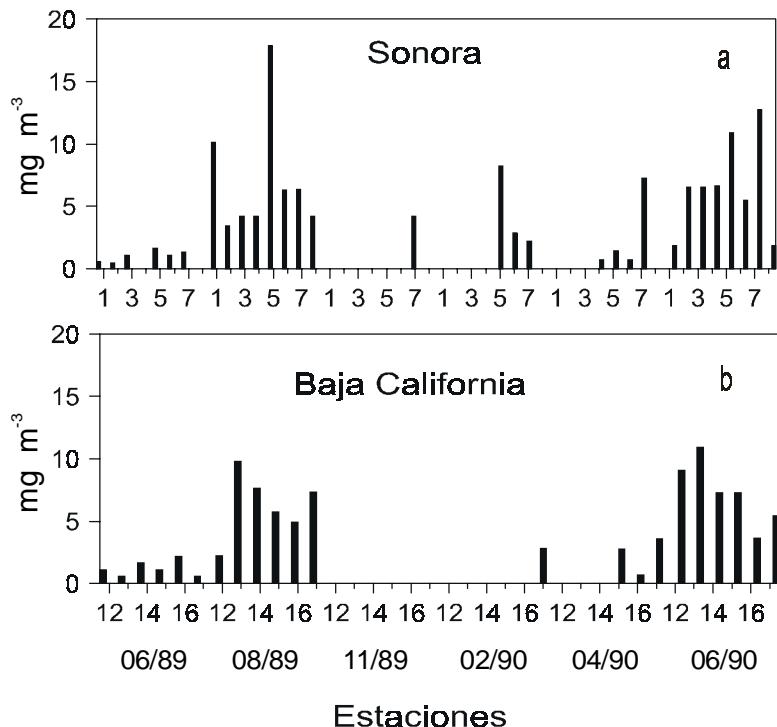


Figura 2. Concentración de clorofila *a* (mg m^{-3}) para las estaciones espaciales durante los diferentes muestreos. (a) Sonora y (b) Baja California.

Figure 2. Chlorophyll *a* concentration (mg m^{-3}) for the spatial stations during the different samplings. (a) Sonora and (b) Baja California.

lo largo del delta. La circulación residual es rotatoria en el sentido ciclónico en el delta, dándose la mayor importación de aguas oceánicas al sistema por el canal del lado de Sonora y la mayor exportación de las aguas del delta por el canal de Baja California (Hernández-Ayón *et al.*, 1993; Carriquiry y Sánchez, 1999).

Debido a la gran cantidad de sedimento presente en las cámaras de sedimentación, la dilución de las muestras para cuantificar al nanoplacton fue hasta 0.5 mL; sin embargo, el cálculo de las abundancias del nanoplacton con base en esos volúmenes podría causar problemas de estimación, por lo que solamente se reportan grandes grupos microfitoplanctónicos.

than on the Sonora side, with average abundances of 274,000 and 166,000 cells L^{-1} , respectively (fig. 3). This could be due to the circulation of the water in the delta that exits on the Baja California side (Carriquiry *et al.*, 1992; Cupul-Magaña, 1994; Agufñiga-García, 1999; Carriquiry and Sánchez, 1999); thus, the phytoplankton from a same patch remain for a longer period of time and, as they reproduce, are consequently more abundant. Also, there may be an effect of mechanical concentration caused by the deceleration of the tidal current due to the topography (plateaus). Similar effects have been reported in other coastal bodies of the Gulf of California (Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1992).

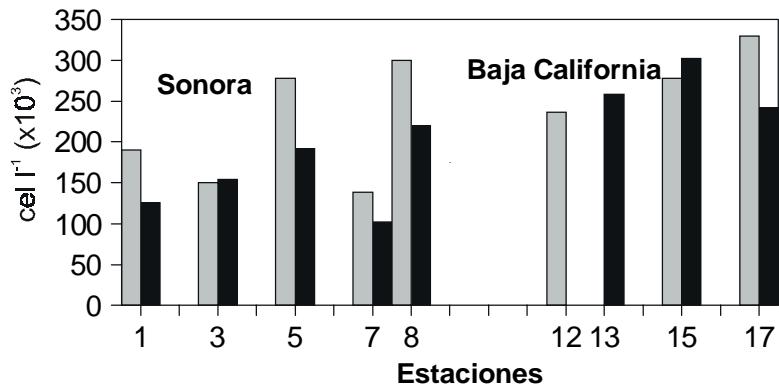


Figura 3. Abundancia de fitoplancton en las estaciones espaciales. La barra clara representa el muestreo de noviembre de 1989 y la barra oscura el muestreo de junio de 1990.

Figure 3. Phytoplankton abundance at the spatial stations. The grey bar represents the November 1989 sampling and the black bar the June 1990 sampling.

La variación espacial de la abundancia del fitoplancton no mostró una diferencia clara entre el muestreo de noviembre de 1989 (estación fría) y el muestreo de junio de 1990 (estación cálida) para ambos lados del delta. Sin embargo, en general, en el canal de la costa de Baja California, mediante una prueba no paramétrica de Wilcoxon para dos muestras independientes, se encontró que la abundancia del fitoplancton fue mayor que en el lado de Sonora, con abundancias promedios de 274,000 y 166,000 cel L⁻¹, respectivamente (fig. 3). Lo anterior puede deberse a la circulación del agua del delta que sale por el lado de Baja California (Carriquiry *et al.*, 1992; Cupul-Magaña, 1994; Aguíniga-García, 1999; Carriquiry y Sánchez, 1999), ocasionando que el fitoplancton de una misma parcela de agua tenga mayor tiempo de estancia y por lo tanto mayor abundancia debido a la reproducción. Aunado a lo anterior, puede existir un efecto de concentración mecánica ocasionado por la desaceleración de la corriente de marea debido a la topografía (planicies). Se han reportado efectos similares en otros cuerpos costeros en el Golfo de California (Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1992).

En general, las diatomeas fueron más abundantes que los dinoflagelados en ambos muestreos. Para el lado de Sonora, en la época fría, la

In general, diatoms were more abundant than dinoflagellates in both samplings. For the Sonora side, during the cold season, the abundance of centric diatoms was 31%, that of pennate diatoms 26% and of dinoflagellates, 43%; in the hot season, the abundance of centric diatoms, pennate diatoms and dinoflagellates was 40%, 25% and 35%, respectively. For the Baja California side, in the cold season, the abundance of centric and pennate diatoms was 34% and 26%, respectively, and that of dinoflagellates, 40%; in the hot season, it was 47% for the centric diatoms, 21% for the pennate diatoms and 32% for the dinoflagellates. The most abundant genera of pennate diatoms were *Thalassiosira* and *Nitzschia*; of centric diatoms, *Coscinodiscus* and *Thalassionema*; and of dinoflagellates, *Gymnodinium* and *Prorocentrum*.

Chlorophyll *a* varied considerably throughout the day at station 8, from undetectable concentrations to an exceptional case of 64.0 mg m⁻³ (fig. 4). In August 1989, the maximum value of 18.9 mg m⁻³ was recorded during low tide and the average was 6.2 mg m⁻³ (fig. 4a). In June 1990, the maximum was 9.1 mg m⁻³ (fig. 4e) and the minimum values occurred during high tide. In the cold season, maximum values were found during high tide, of 12.6 and 64.0 mg m⁻³ for November

abundancia de las diatomeas céntricas fue de 31%, de las diatomeas penadas de 26% y de los dinoflagelados de 43%; en la época cálida, el porcentaje de diatomeas céntricas y penadas fue de 40% y 25%, respectivamente, y de dinoflagelados, 35%. Para el lado de Baja California, en la época fría, la abundancia de las diatomeas céntricas fue de 34% y de las penadas de 26%, mientras que para los dinoflagelados fue de 40%; en la época cálida, el porcentaje de las diatomeas céntricas fue de 47%, de las penadas de 21% y de los dinoflagelados de 32%. Los géneros más abundantes de las diatomeas penadas fueron *Thalassiosira* y *Nitzschia*; de las diatomeas céntricas, *Coscinodiscus* y *Thalassionema*; y de los dinoflagelados *Gymnodinium* y *Prorocentrum*.

La variación de la clorofila *a* a lo largo del día en la estación 8 fue muy amplia, desde concentraciones no detectables hasta un caso excepcional de 64.0 mg m^{-3} (fig. 4). En agosto de 1989 se presentó el valor máximo de 18.9 mg m^{-3} en reflujo, con un promedio de 6.2 mg m^{-3} (fig. 4a). En junio de 1990 el máximo fue de 9.1 mg m^{-3} (fig. 4e) y los mínimos se presentaron en flujo. En la época fría, se encontraron los valores máximos en flujo, de 12.6 y 64.0 mg m^{-3} para noviembre y febrero, respectivamente (fig. 4b, c); sin embargo, en febrero las concentraciones posteriores al máximo no fueron mayores que 1.8 mg m^{-3} . Desafortunadamente, durante este muestreo se obtuvieron pocos datos de la variación diurna debido a las fuertes corrientes de marea que impidieron la toma continua de datos durante la noche (fig. 4c). En abril de 1990 se registró la clorofila promedio más baja (2.1 mg m^{-3}), con máximos en reflujo (5.4 mg m^{-3}); sin embargo, repetidamente la concentración de clorofila no fue detectada, sobre todo durante el flujo (fig. 4d). Esta alta variación de la clorofila con la marea se debe a la distribución no homogénea, es decir, en forma de parches, de la abundancia del fitoplancton. Durante las variaciones diurnas, la clorofila presentó gran variabilidad, con máximos en reflujo. Esto puede ser debido a que el fitoplancton proviene de la parte menos turbia, al entrar durante

and February, respectively (fig. 4b, c); however, in February, the concentrations following the maximum recorded were not greater than 1.8 mg m^{-3} . Unfortunately, few data regarding daily variation were obtained during this sampling due to the strong tidal currents that impeded the continuous taking of data during the night (fig. 4c). The lowest chlorophyll concentration of 2.1 mg m^{-3} was recorded in April 1990, and the maximum in this sampling was 5.4 mg m^{-3} at low tide; however, chlorophyll concentration was repeatedly not detected, especially during flow conditions (fig. 4d). This high variation of chlorophyll with the tide is due to the patchy distribution of the phytoplankton. During the diurnal variations, chlorophyll presented great variability, with maximum values during low tide, possibly because when phytoplankton from the less turbid area enters the area of high turbidity it increases the content of chlorophyll per cell as a physiological response to the adaptation to low irradiances (Beardall and Morris, 1976); thus, in the samples collected at low tide, the phytoplankton has more chlorophyll per cell. Therefore, during flow conditions, delta waters import phytoplankton with low chlorophyll per cell from adjacent areas, whereas during ebb conditions, phytoplankton with high chlorophyll per cell is exported to neighbouring areas.

Phytoplankton abundance during the diurnal variation of November 1989 presented less fluctuation than in June 1990 (fig. 5). As to its composition, there was a relative abundance dominated by dinoflagellates, which was more notable in June (fig. 5b). The dominance of dinoflagellates is also evident in November, although the centric diatoms presented high relative abundances mainly during low tide (fig. 5a). The total abundance of diatoms was less than that of dinoflagellates in half of the November 1989 samples, whereas the abundance of dinoflagellates was greater than that of diatoms in all of the June 1990 samples. Thus, a well-defined distribution pattern was not observed for phytoplankton in the time series, due to its patchy distribution.

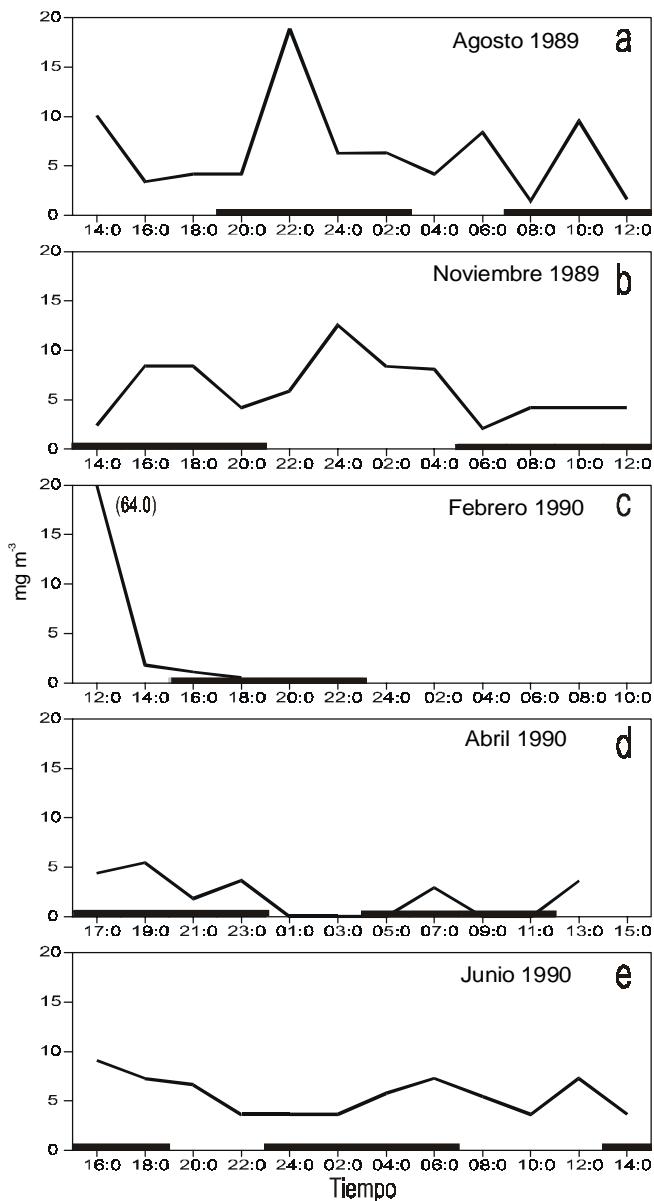


Figura 4. Concentración de clorofila *a* en las series de tiempo en la estación 8 para cada muestreo: (a) agosto de 1989, (b) noviembre de 1989, (c) febrero de 1990, (d) abril de 1990 y (e) junio de 1990. La barra horizontal indica el reflujo de marea.

Figure 4. Chlorophyll *a* concentration in the time series at station 8 for each sampling: (a) August 1989, (b) November 1989, (c) February 1990, (d) April 1990 and (e) June 1990. The horizontal bar indicates ebb tide.

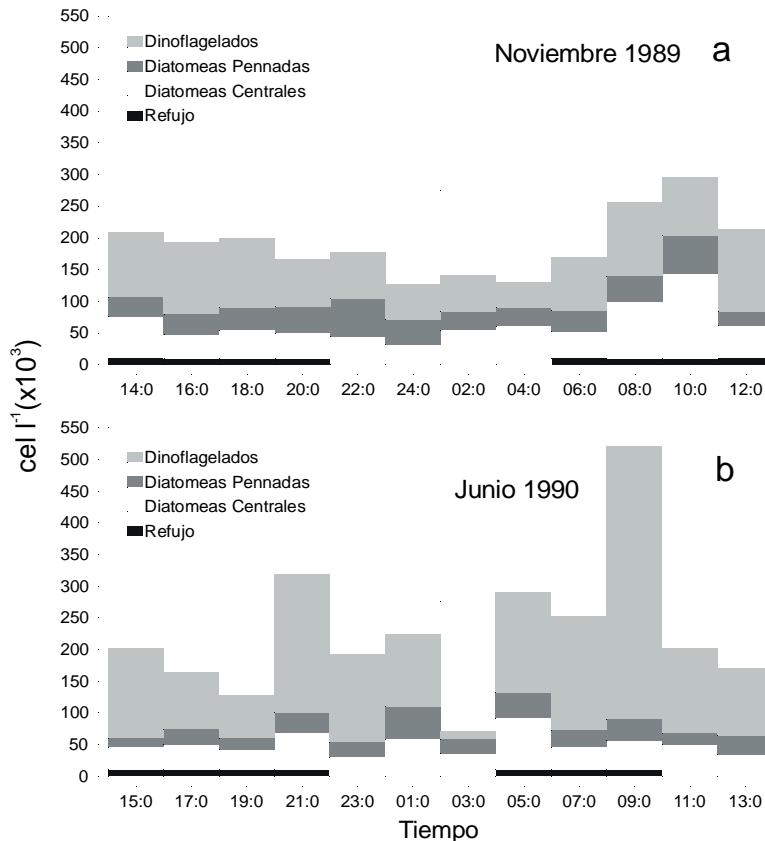


Figura 5. Abundancia de diatomeas céntricas, diatomeas penadas y dinoflagelados en las series de tiempo de la estación 8. (a) Noviembre de 1989 y (b) junio de 1990.

Figure 5. Abundance of centric diatoms, pennate diatoms and dinoflagellates in the time series at station 8. (a) November 1989 and (b) June 1990.

el flujo a la zona de alta turbidez incrementa el contenido de clorofila por célula, como una respuesta fisiológica a la adaptación a bajas irradiancias (Beardall y Morris, 1976), por lo que al recolectar la muestra durante el reflujo, el fitoplancton contiene mayor clorofila por célula. Por tanto, es de esperarse que las aguas del delta importen de aguas adyacentes fitoplancton con bajas concentraciones de clorofila por célula en flujo, mientras que en reflujo se exporta fitoplancton con altas concentraciones de clorofila por célula hacia las zonas aledañas.

At station J, chlorophyll concentration did not present a well-defined pattern; however, there is a slight tendency to increase during the spring to neap tide transition (fig. 6a, b). The maximum value, 7.5 mg m^{-3} , was recorded on the first day, at 08:00 hours, and it is clearly different from the other values, which ranged from 2 to 4.5 mg m^{-3} (fig. 6b). The daily behaviour with respect to the tide was notable, with high values at low tide and low values at high tide, indicating an influence of delta waters during low tide.

La abundancia del fitoplancton durante la variación diurna de noviembre de 1989 presentó una menor fluctuación que en junio de 1990 (fig. 5). En cuanto a su composición, hubo una abundancia relativa dominada por dinoflagelados, siendo más notorio en junio (fig. 5b). En noviembre, es evidente también la dominancia de dinoflagelados, aunque las diatomeas céntricas presentaron abundancias relativas elevadas principalmente durante el reflujo (fig. 5a). La abundancia total de diatomeas fue menor que el total de dinoflagelados en la mitad de las muestras para el mes de noviembre de 1989, mientras que para el muestreo de junio 1990, en el total de las muestras, la abundancia de dinoflagelados fue mayor que el total de las diatomeas. Por tanto, no se presentó un patrón definido de la distribución del fitoplancton durante las series de tiempo, debido a la distribución del fitoplancton en forma de parches.

En la estación J, la concentración de clorofila no presentó un patrón definido; sin embargo, hay una ligera tendencia a incrementarse durante la transición de marea viva a muerta (fig. 6a, b). El valor máximo, 7.5 mg m^{-3} , se presentó el primer día, a las 08:00 horas, y es claramente diferente al resto, que oscilaron entre 2 y 4.5 mg m^{-3} (fig. 6b). Fue notorio el comportamiento diario con relación a la marea, encontrándose valores altos durante el reflujo y mínimos durante el flujo, lo cual indica una influencia de las aguas del delta en reflujo.

La productividad primaria para la estación 8 (no ilustrada) presentó una tendencia a decrecer, de $14 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ en agosto de 1989 a $6.4 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ en febrero de 1990, $3.2 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ en abril de 1990 y $0.5 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ en junio de 1990. En junio de 1990, los valores de productividad primaria fueron más bajos; esto se debe posiblemente a que la toma de muestra para la incubación coincidió con una baja abundancia de fitoplankton, debido a la alta variación durante el ciclo diurno y a la distribución en forma de parches, que son transportados con rapidez por las corrientes de marea. Considerando lo anterior y

Primary productivity at station 8 (not illustrated) presented a decreasing trend, from $14 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ in August 1989 to $6.4 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ in February 1990, $3.2 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ in April 1990 and $0.5 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ in June 1990. The primary productivity values were lower in June 1990, possibly because of the low abundance of phytoplankton at the time the samples were taken for incubation, due to the high variation during the diurnal cycle and their distribution in patches that are quickly transported by the tidal currents. Considering the above and that the primary productivity values are based only on one incubation, the result obtained for some of the months may not be representative of the monthly and seasonal variation. Therefore, the experiments at station J were used to estimate the variability of primary productivity throughout the day and relative to the tidal conditions (fig. 6a, c).

At station J, primary productivity presented a slight trend relative to the tide: during spring tide the values were high, between 50 and $55 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$, with the highest value at noon and the lowest in the afternoon; during the transition to neap tide, the values reached $76 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ at noon; during neap tide, average values ranging from 35 to $40 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ were recorded (fig. 6c). Primary productivity was higher at station J than at station 8, because there is less turbidity at the former during spring tide and, thus, greater penetration of light in the water column. Primary productivity at station J was higher than that reported for Puerto Don Juan to the south of Bahía de los Ángeles in the Gulf of California, in summer 1986 (Bustos-Serrano *et al.*, 1996); for Bahía de San Quintín on the Mexican Pacific coast (Millán-Núñez *et al.*, 1982); and for Georgia estuaries on the Atlantic coast of the United States (Turner *et al.*, 1979).

The chlorophyll and primary productivity values recorded for the Colorado River Delta indicate that it is an area with high autotrophic productive potential, able to maintain a large food chain when there is no fresh-water input. The phytoplankton structure and chlorophyll may be

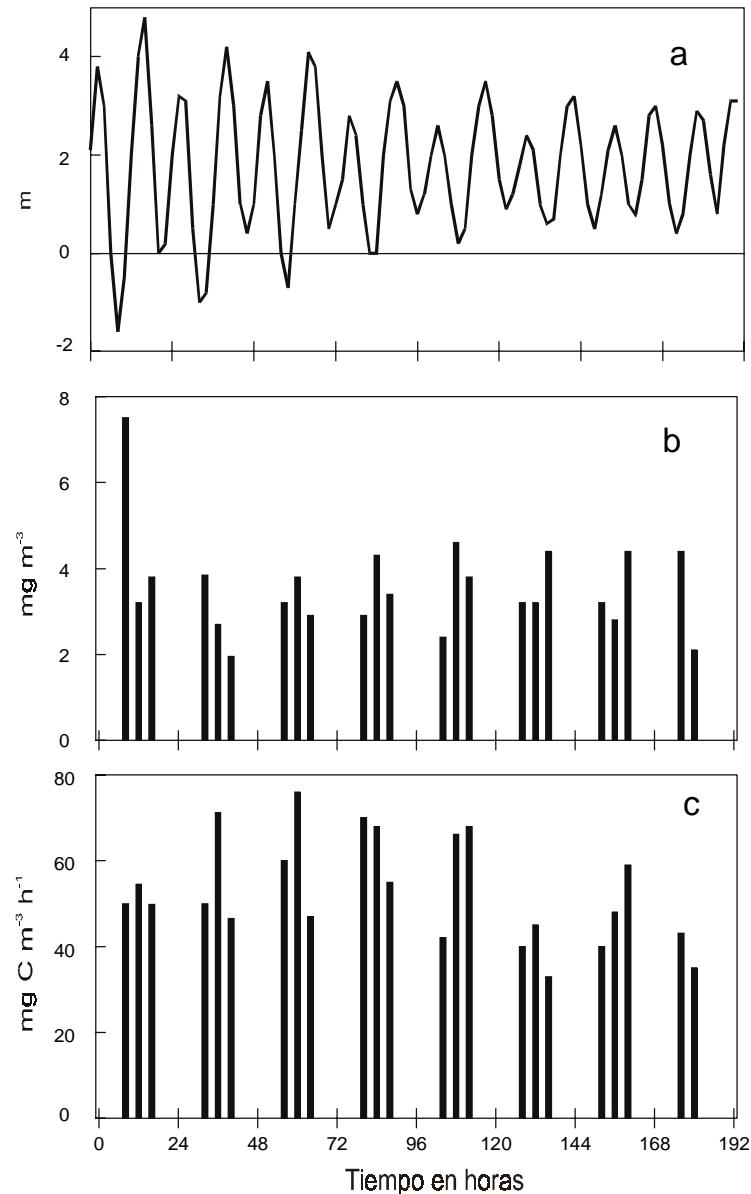


Figura 6. Series de tiempo en la estación J. (a) Amplitud de marea, (b) concentración de clorofila y (c) productividad primaria.

Figure 6. Time series at station J. (a) Tide amplitude, (b) chlorophyll concentration and (c) primary productivity.

que los valores de productividad primaria se basaron únicamente en una incubación, es factible que el resultado obtenido para algunos de los meses no sea representativo de la variación mensual y estacional. Por esto, los experimentos en la estación J se utilizaron para estimar la variabilidad de la productividad primaria a lo largo del día y con respecto a las condiciones de la marea (fig. 6a, c).

En la estación J, la productividad primaria presentó una ligera tendencia con la marea: durante la marea viva, los valores fueron altos, entre 50 y 55 mgC m⁻³ h⁻¹, con el valor máximo al mediodía y el mínimo en la tarde; durante la transición a marea muerta, los valores alcanzaron hasta 76 mgC m⁻³ h⁻¹ al mediodía; durante la marea muerta, los valores fueron menores, con promedios de 35 a 40 mgC m⁻³ h⁻¹ (fig. 6c). La productividad primaria fue mayor en la estación J que en la estación 8, debido a que en mareas vivas hay menos turbidez en la estación J, por consiguiente tiene una mayor penetración de la luz en la columna de agua. La productividad primaria en la estación J es mayor que lo reportado para Puerto Don Juan al sur de Bahía de los Ángeles en el Golfo de California, en el verano de 1986 (Bustos-Serrano *et al.*, 1996), y para Bahía de San Quintín en la costa del Pacífico mexicano (Millán-Núñez *et al.*, 1982), así como para estuarios de Georgia de la costa Atlántica de Estados Unidos (Turner *et al.*, 1979).

Tomando en cuenta los valores de la clorofila y productividad primaria del delta del Río Colorado, se puede considerar a esta área como un sistema con un alto potencial productivo autotrófico, capaz de soportar una gran cadena alimenticia durante las épocas sin descarga de agua dulce. La estructura fitoplanctónica y la clorofila pueden ser diferentes en la época de descarga de agua dulce, por lo que se recomienda llevar a cabo muestreos de este tipo durante los períodos de descarga de agua dulce.

different when there is fresh-water inflow, so similar samplings are recommended during periods of fresh-water input.

CONCLUSIONS

During the period with no fresh-water inflow to the Colorado River Delta, in general the concentration of chlorophyll and abundance of phytoplankton were greater during the summer. Primary productivity at station J was greater than at station 8, due to the difference in turbidity at both sites. The spatial and temporal distribution of phytoplankton and chlorophyll concentration are strongly influenced by the tidal current. The Colorado River Delta is a negative estuary with high phytoplankton primary productivity.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was financed by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), through project No. D112-904320, "Productividad fitoplanctónica y bacteriana en la región del delta del Río Colorado".

English translation by Christine Harris.

CONCLUSIONES

Durante el periodo sin descarga de agua dulce en el delta del Río Colorado, en general la concentración de clorofila y abundancia de fitoplancton fueron mayores durante la época de verano. La productividad primaria en la estación J fue mayor que en la estación 8, debido a la diferencia en turbidez entre ambos lugares. La distribución espacial y temporal del fitoplancton y la concentración de clorofila están fuertemente influenciadas por la corriente de marea. El delta del Río Colorado es un estuario negativo, con alta productividad primaria fitoplanctónica.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) el haber financiado este estudio, mediante el proyecto “Productividad fitoplanctónica y bacteriana en la región del delta del Río Colorado” (No. D112-904320).

REFERENCIAS

- Aguilera-García, S. (1999). Geoquímica de la cuenca estuarina del Río Colorado: $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y biomarcadores lipídicos en sedimentos superficiales. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, BC, México, 155 pp.
- Álvarez-Borrego, S. (1999). Upper Gulf of California and the Colorado River, Baja, Mexico. Contribution 33. In: U. Seeliger, L. Drude de Lacerda and B. Kjerfve (eds.), Coastal Marine Ecosystems of Latin America. Springer-Verlag (in press).
- Beardall, J. and Morris, J. (1976). The concept of light intensity adaptation in marine phytoplankton: some experiments with *Phaeodactylum tricornutum*. *Mar. Biol.*, 37: 377–387.
- Bustos-Serrano, H., Millán-Núñez, R. y Cajal-Medrano, R. (1996). Efecto de la marea en la productividad orgánica primaria en una laguna costera del Canal de Ballenas, Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 22(2): 215–233.
- Carriquiry, J.D. and Sánchez, A. (1999). Sedimentation in the Colorado River Delta and Upper Gulf of California after nearly a century of discharge loss. *Mar. Geol.*, 158: 125–145.
- Carriquiry, J.D., Cupul-Magaña, A.L. y Ortiz-Campos, E. (1992). Flujos de sedimentos y nutrientes en la desembocadura del Río Colorado durante mareas muertas. *Geos*, 12(5): 16–18.
- Cupul-Magaña, A.L. (1994). Flujos de sedimentos en suspensión y de nutrientes en la cuenca del Río Colorado. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, BC, México, 116 pp.
- Descolas-Gros, C. (1978). Role de certaines espèces de diatomées dans la structure des communautés phytoplanctoniques. Tesis doctoral de 3er ciclo, Universidad de París VI, Francia, 85 pp.
- Hernández-Ayón, J.M., Galindo-Bect, M.S., Flores-Báez, B.P. and Álvarez-Borrego, S. (1993). Nutrient concentrations are high in the turbid waters of the Colorado River Delta. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 37: 593–602.
- Lavín, M.F. and Organista, S. (1988). Surface heat flux in the northern Gulf of California. *J. Geophys. Res.*, 93: 14033–14038.
- Legendre, L., Demers, S., Therriault, J.C. and Boudreau, C.A. (1985). Tidal variations in photosynthesis of estuarine phytoplankton isolated in a tank. *Mar. Biol.*, 83: 301–309.
- Lorenzen, C.J. (1967). Determination of chlorophyll and phaeopigments: spectrophotometric equations. *Limnol. Oceanogr.*, 12: 343–346.
- Matthews, J.P. (1969). Tides in the Gulf of California. In: Environmental Impact of Brine Effluents on the Gulf of California. US Dept. Int. Research and Development Program, Rep. No. 387.
- Millán-Núñez, R. y Álvarez-Borrego, S. (1978). Ecuaciones espectrofotométricas para la determinación de clorofilas *a*, *b*, *c* y sus feofitinas. *Ciencias Marinas*, 5(1): 47–55.
- Millán-Núñez, R., Álvarez-Borrego, S. y Nelson, D.M. (1982). Effects of the physical phenomena on the distribution of nutrients and phytoplankton productivity in a coastal lagoon. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 15: 317–335.
- Miranda-Reyes, F., Reyes-Coca, S. y García-López, J. (1990). Climatología de la región noroeste de México. Parte I. Precipitación. Rep. Tec. EBA No. 3, CICESE, Ensenada, Baja California, México, 160 pp.
- Rojas-Bracho, L. (1998). Evaluación genética y riesgo de endogamia en una especie endémica críticamente amenazada del Golfo de California: la vaquita (*Phocoena sinus* Norris y McFarland, 1958). Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, BC, México, 113 pp.
- Santamaría-del-Ángel, E. y Millán-Núñez, R. (1991). Variación de la estructura fitoplancótica en Puerto Don Juan, Bahía de los Ángeles, Baja California. *Ciencias Marinas*, 17(2): 1–24.
- Santamaría-del-Ángel, E., Millán-Núñez, R. y Cajal-Medrano, R. (1992). Efecto de la energía cinética turbulenta sobre la distribución espacial de la clorofila *a* en una pequeña laguna costera. *Ciencias Marinas*, 18(4): 1–16.

- Santamaría-del-Ángel, E., Álvarez-Borrego, S. and Muller-Karger, F.E. (1994). Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.*, 99(C4): 7411–7421.
- Santamaría-del-Ángel, E., Millán-Núñez, R. y de la Peña-Nettel, G. (1996). Efecto de la turbidez en la productividad primaria en dos estaciones en el área del delta del Río Colorado. *Ciencias Marinas*, 22(4): 483–493.
- Snyder-Conn, E. and Brusca, R.C. (1977). Shrimp population dynamics and fishery impact in the northern Gulf of California. 1967–1968. *Ciencias Marinas*, 2(2): 54–67.
- Strickland, J.D.H. and Parsons, T.R. (1972). A Practical Handbook of Sea Water Analysis. 2nd ed. Bull. Fish. Res. Bd. Canada, 167: 310 pp.
- Turner, R.E., Woo, S.W., Jitts, H.R. (1979). Phytoplankton production in a turbid, temperate salt-marsh estuary. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 9: 603–613.