

EFFECTO DE LA TURBIDEZ EN LA PRODUCTIVIDAD PRIMARIA EN DOS ESTACIONES EN EL ÁREA DEL DELTA DEL RÍO COLORADO

EFFECT OF TURBIDITY ON PRIMARY PRODUCTIVITY AT TWO STATIONS IN THE AREA OF THE COLORADO RIVER DELTA

Eduardo Santamaría-del Ángel*

Roberto Millán-Núñez**

Gabriela De la Peña-Nettel

Facultad de Ciencias Marinas
Universidad Autónoma de Baja California
Apartado postal 453
Ensenada, Baja California, México
* E-mail: santam@bahia.ens.uabc.mx
** E-mail: rmillan@bahia.ens.uabc.mx

Recibido en octubre de 1995; aceptado en septiembre de 1996

RESUMEN

La mayoría de las lagunas costeras que presentan grandes intervalos de marea y alta energía cinética turbulenta tienen alta turbidez, por lo que la luz es un factor limitante para la productividad primaria. El delta del Río Colorado presenta altos valores de turbidez, por lo que se pretende estimar el efecto de ésta en la productividad primaria. Se recolectó agua de dos localidades dentro del delta del Río Colorado (una turbia y otra menos turbia). Se realizaron experimentos diarios de productividad mediante la técnica del ^{14}C , durante mareas vivas y muertas, del 15 al 22 de mayo de 1991. Se usaron incubadores de luz artificial con lámparas de luz blanca fría constante a una irradiancia de $66.33 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y con lámparas de luz blanca de xenón estroboscópica a una irradiancia de $66.17 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. En general, se encontró que las muestras de la estación turbia presentaron mayor concentración de clorofila *a* y una mayor concentración de clorofila por célula. De igual manera, en las incubaciones con luz estroboscópica, se encontraron mayores razones de asimilación y razones de asimilación por célula en las muestras de la estación turbia que en las muestras de la estación menos turbia, mientras que para las muestras de la estación menos turbia, fueron más altas con luz continua.

Palabras clave: productividad primaria, coeficiente de atenuación, alta turbidez, lagunas costeras.

ABSTRACT

Most coastal lagoons that present high tide intervals and high turbulent kinetic energy have high turbidity and, therefore, light is a limiting factor for primary productivity. The Colorado River Delta has been reported with high turbidity values. Our purpose is to estimate the effect of turbidity on primary productivity. We took water samples from two locations within the Colorado River Delta (one turbid and another less turbid). We carried out daily experiments on primary productivity with the ^{14}C technique during spring and neap tides, from 15 to 22 May, 1991. We used artificial light incubators with lamps of cool white constant light with $66.33 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ of irradiance and another with a stroboscopic lamp with white xenon light with $66.17 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ of irradiance. In general, in the samples from the high turbid location we found a higher concentration of chlorophyll *a* and a higher concentration of chlorophyll *a* per cell. In the incubations with the stroboscopic lamp, the samples from the

turbid station showed higher assimilation rates and assimilation rates per cell than the samples from the clear station. Meanwhile, for the samples from the clear station, the assimilation rates and assimilation rates per cell were higher in the incubations with constant light.

Key words: primary productivity, attenuation coefficient, high turbidity, coastal lagoons.

INTRODUCCIÓN

La productividad primaria (PP) depende principalmente de la concentración de nutrientes y la cantidad y calidad de luz disponible. En la mayoría de los cuerpos costeros, la concentración de nutrientes no es limitante para la PP, debido a que existe en ellos más de una fuente de nutrientes.

La mayoría de los cuerpos costeros tienen una alta energía cinética turbulenta (TKE), la cual mantiene en suspensión sedimentos terri-genos, dando como resultado una alta turbidez y, por lo tanto, una menor penetración de la luz en la columna de agua, que limita la PP. Yáñez-Arancibia (1986) y Bourillón-Moreno *et al.* (1988) mencionan que las lagunas costeras son de las áreas más productivas del ecosistema marino, contando con tramas tróficas de alta diversidad y alta biomasa de productores secundarios.

Un ejemplo de este tipo de cuerpos costeros es el delta del Río Colorado (fig. 1), que se localiza en la porción más al norte del Golfo de California, entre los estados de Sonora y Baja California. Hernández-Ayón *et al.* (1993) caracterizaron al delta como un medio con una concentración alta de nutrientes. Barocio-León (1991) reportó valores de $15 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ en la parte interna del delta, donde las lecturas de Z_{Secchi} son menores de 20 cm. Cupul-Magaña (1994) describió que la gran cantidad de nutrientes presentes en el delta dependen principalmente del acoplamiento entre los procesos de resuspensión del sedimento del fondo, la mezcla del agua intersticial con la columna de agua, el aporte de nutrientes por la marisma, los ciclos de mareas, los procesos de erosión del delta y los procesos de remineralización. Así mismo, este autor señala que es tan fuerte la dinámica del delta, que constituye una fuente de exportación de sedimentos y nutrientes al área contigua.

INTRODUCTION

Primary productivity (PP) depends mainly on the concentration of nutrients and the quantity and quality of available light. In most coastal bodies, the concentration of nutrients does not limit PP, since there is more than one source of nutrients.

Most coastal bodies have high turbulent kinetic energy (TKE) that keeps terrigenous sediments suspended, resulting in high turbidity and, hence, less penetration of light in the water column, which limits PP. Yáñez-Arancibia (1986) and Bourillón-Moreno *et al.* (1988) state that coastal lagoons are among the most productive areas of the marine ecosystem, with trophic areas of high diversity and biomass of secondary producers.

An example of this type of coastal body is the Colorado River Delta (fig. 1), located in the northernmost region of the Gulf of California, between the states of Sonora and Baja California. Hernández-Ayón *et al.* (1993) characterize the delta as an environment with high nutrient concentration. Barocio-León (1991) reported values of $15 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ inside the delta, where Z_{Secchi} readings are less than 20 cm. Cupul-Magaña (1994) stated that the great amount of nutrients present in the delta depends mainly on the relationship between the resuspension processes of bottom sediment, the mixing of interstitial water with the water column, the contribution of nutrients from the marsh, tide cycles, erosion processes of the delta and remineralization processes. This author also states that the dynamics of the delta is so strong that it exports sediments and nutrients to the adjacent area.

The phytoplankton cells found in highly turbid environments with strong mixing processes sink and emerge in very short periods of time, quickly passing through shade-light-shade. In the present study, we propose that the

Las células fitoplanctónicas que se encuentran en medios de alta turbidez con fuertes procesos de mezcla, se hunden y emergen en períodos muy cortos de tiempo, pasando de sombra-luz-sombra con mucha rapidez. En el presente trabajo se plantea como hipótesis que el fitoplankton que está expuesto en períodos cortos de tiempo a la superficie y, por tanto, a condiciones de luz variables, responde con una mayor eficiencia en la captación y procesado de energía mediante el incremento de clorofila *a* por célula. El objetivo de este trabajo es el de probar que el fitoplankton del delta del Río Colorado es capaz de presentar razones fotosintéticas altas en condiciones de alta turbidez, con exposiciones intermitentes de luz en períodos cortos de tiempo que con luz continua.

MATERIALES Y MÉTODOS

En el delta del Río Colorado se establecieron dos estaciones con condiciones diferentes de turbidez: la estación A, turbia, que se localizó cerca de la Isla Gore, y la estación B, que se localizó frente al poblado de El Golfo de Santa Clara, con características de menor turbidez (fig. 1).

Simultáneamente en ambas estaciones a las 8:00 a.m. del 15 al 22 de mayo de 1991, se tomaron muestras de agua de mar por debajo de la superficie (~20 cm), y se midió la profundidad del disco de Secchi (Z_{Secchi}). Las muestras de agua fueron submuestreadas para determinar la abundancia total del fitoplankton y la concentración de clorofila *a*. El número total de células fue determinado mediante la técnica de Utermöhl (Hasle, 1978), con algunas modificaciones en los volúmenes de sedimentación (Santamaría-del Ángel, 1989), y se utilizó lugol neutro con base de acetato de sodio (Descolas-Gros, 1978). Para la estimación de la clorofila *a*, se apagó a la metodología descrita por Strickland y Parsons (1972) y se calculó su concentración, usando las ecuaciones espectrofotométricas de Millán-Núñez y Álvarez-Borrego (1978).

Las estimaciones de la PP se realizaron por medio de incubaciones en botellas BOD de 125 ml, inoculadas con 3 μCi de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ en

phytoplankton exposed to the surface during short periods of time and, thus, to variable light conditions, more effectively capture and process energy by increasing the chlorophyll *a* per cell. The objective of this study was to determine whether the phytoplankton of the Colorado River Delta, under conditions of high turbidity, are capable of presenting higher rates of photosynthesis with intermittent exposures to light during short periods of time than with constant light.

MATERIALS AND METHODS

Two stations with different conditions of turbidity were established in the Colorado River Delta: station A, a turbid site located close to Gore Island, and Station B, located off the town of El Golfo de Santa Clara, with less turbid characteristics (fig. 1).

Simultaneous samplings of subsurface (~20 cm) seawater were conducted at both stations at 8:00 a.m. from 15 to 22 May 1991, and the depth of the Secchi disc (Z_{Secchi}) was measured. The water samples were subsampled to determine the total abundance of phytoplankton and the concentration of chlorophyll *a*. The total number of cells was determined using the technique of Utermöhl (Hasle, 1978) with some modifications in the amounts of sedimentation (Santamaría-del Ángel, 1989), and using sodium acetate based neutral lugol (Descolas-Gros, 1978). The methodology of Strickland and Parsons (1972) was followed to estimate chlorophyll *a*, and its concentration was calculated using the spectrophotometric equations of Millán-Núñez and Álvarez-Borrego (1978).

The PP was estimated from incubations in 125-ml BOD bottles, inoculated with 3 μCi of $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$, in incubators with two types of artificial light sources, both with a visible light spectrum. The first type of light came from lamps with constant cool white light and an incubation irradiance of 66.33 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$; the second type of lamp consisted of cool xenon light emitted from a strobe with a frequency of 600 flashes min^{-1} and an incubation irradiance of 66.17 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Incubation time was 1.5 h and the bottles were maintained under constant

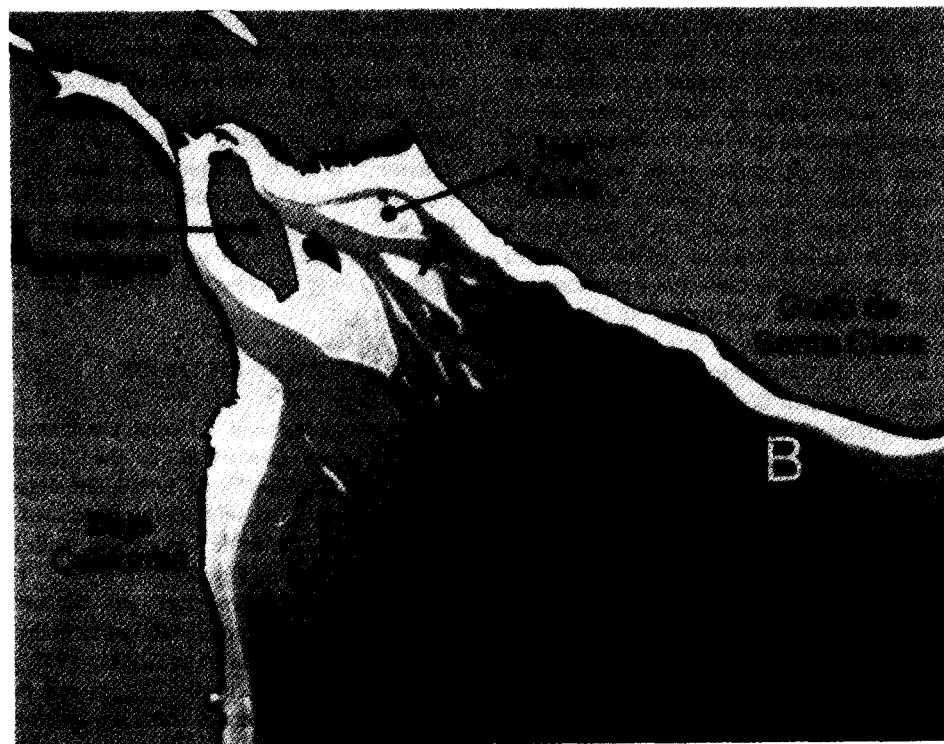


Figura 1. Localización del área de estudio, donde A muestra la ubicación de la estación más turbia, cerca de la Isla Gore, y B la de la estación menos turbia, frente al poblado de El Golfo de Santa Clara.

Figure 1. Location of the study area; A indicates the location of the most turbid station, close to Gore Island, and B the least turbid station, off the town of El Golfo de Santa Clara.

incubadores con dos tipos de fuentes de luz artificial, ambas con espectro de luz visible. El primer tipo de luz fue dado por lámparas de luz blanca fría constante, con una irradiancia para incubación de $66.33 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; el segundo tipo de lámpara fue de luz fría de xenón emitida en forma estroboscópica, con una frecuencia de 600 destellos min^{-1} y una irradiancia para incubación de $66.17 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. El tiempo de incubación fue de 1.5 h y las botellas se mantuvieron con agitación constante para evitar sedimentación. Posterior a la incubación, se filtró el contenido de las botellas con filtros de membrana, con un poro de 0.45 μm y 25 mm de diámetro, que posteriormente fueron expuestos a vapores de HCl concentrado, para eliminar el ^{14}C no asimilado. Los filtros se colocaron en

agitación to avoid sedimentation. After incubation, the content of the bottles was passed through 0.45- μm pore membrane filters of 25 mm diameter, which were later exposed to vapors of concentrated HCl to eliminate the unassimilated ^{14}C . The filters were placed in scintillation vials containing 15 ml of the scintillation cocktail Ecolume and were counted with a Beckman LS 5000 TD scintillation counter. PP was calculated following the manual of Parsons *et al.* (1985).

The vertical attenuation coefficient (K_d) was only calculated for station B, using a submersible irradiance meter, model 200A of the Kahl Scientific Instrument Co. (table 1).

To determine statistically significant differences between the different parameters of

Tabla 1. Datos de las condiciones durante los experimentos. El K_d sólo para la estación B.
Table 1. Data of experimental conditions. K_d is only for station B.

Experimento	Fecha	Marea	$K_d \text{ m}^{-1}$
1	15 mayo 1991	vivas-reflujo	4.7267
2	16 mayo 1991	vivas-reflujo	6.7460
3	17 mayo 1991	vivas-reflujo	4.1588
4	18 mayo 1991	vivas-reflujo	5.3523
5	19 mayo 1991	muertas-reflujo	1.6176
6	20 mayo 1991	muertas-flujo	0.8540
7	21 mayo 1991	muertas-flujo	2.4734
8	22 mayo 1991	muertas-flujo	0.9143

viales de centelleo, con 15 ml de cóctel de centelleo Ecolume, y contados en un contador de centelleo Beckman LS 5000 TD. El cálculo de la PP se realizó siguiendo el manual de Parsons *et al.* (1985).

Se calculó el coeficiente de atenuación vertical (K_d) sólo para la estación B, mediante un irradiómetro sumergible, modelo 200A de la Kahl Scientific Instrument Co. (tabla 1).

Con el fin de determinar diferencias estadísticamente significativas entre los diferentes parámetros en cada localidad así como entre localidades, se utilizó el estadístico de Wilcoxon para dos muestras independientes a un $\alpha = 5\%$.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La región del delta del Río Colorado se considera un lugar extremadamente turbio, con valores de Z_{Secchi} entre 0.15 y 1.5 m (fig. 2a). Estos valores son menores a los reportados para otros sistemas costeros que son considerados turbios como, por ejemplo, el Estero de Punta Banda, Baja California, con Z_{Secchi} de 2.5 a 4.5 m (Álvarez-Borrego *et al.*, 1977; Muñoz-Anderson, 1989), y la Bahía de San Quintín, BC, con Z_{Secchi} de 3 m (Álvarez-Borrego *et al.*, 1977), así como comparados con el Canal de Bristol, donde Joint (1983) reportó Z_{Secchi} similares a los del delta (0.39 a 1.50 m), pero asociados con valores de sestón entre 40 a 80 mg l⁻¹, que son la mitad de los que reporta Cupul-Magaña (1994) para la estación B

each location as well as between locations, Wilcoxon's statistical method for two independent samples was used at $\alpha = 5\%$.

RESULTS AND DISCUSSION

The area of the Colorado River Delta is considered to be extremely turbid, with Z_{Secchi} values between 0.15 and 1.5 m (fig. 2a), which are less than those reported for other coastal systems also considered to be turbid, for example, Estero de Punta Banda, Baja California, with Z_{Secchi} values from 2.5 to 4.5 m (Álvarez-Borrego *et al.*, 1977; Muñoz-Anderson, 1989), and San Quintín Bay, BC, with Z_{Secchi} of 3 m (Álvarez-Borrego *et al.*, 1977), and compared to the Bristol Channel, where Joint (1983) reported Z_{Secchi} values similar to those of the delta (0.39 to 1.50 m), but associated with seston values between 40 and 80 mg l⁻¹, which are half those reported by Cupul-Magaña (1994) for station B (180 mg of total solids per liter). Although the distance between the edge of the island and station A is short, the amount of suspended particles is great, resulting in lower Z_{Secchi} values than at station B (statistically significant at $\alpha = 0.05$).

The high turbidity of the delta is explained by the overlapping of the tide cycles, diurnal-semidiurnal and spring-neap tides. Both cycles are related to the erosion-dilution-deposition of sediments, reflected by low Z_{Secchi} values and high K_d values during spring tides and vice versa during neap tides (table 1; fig. 2a, b).

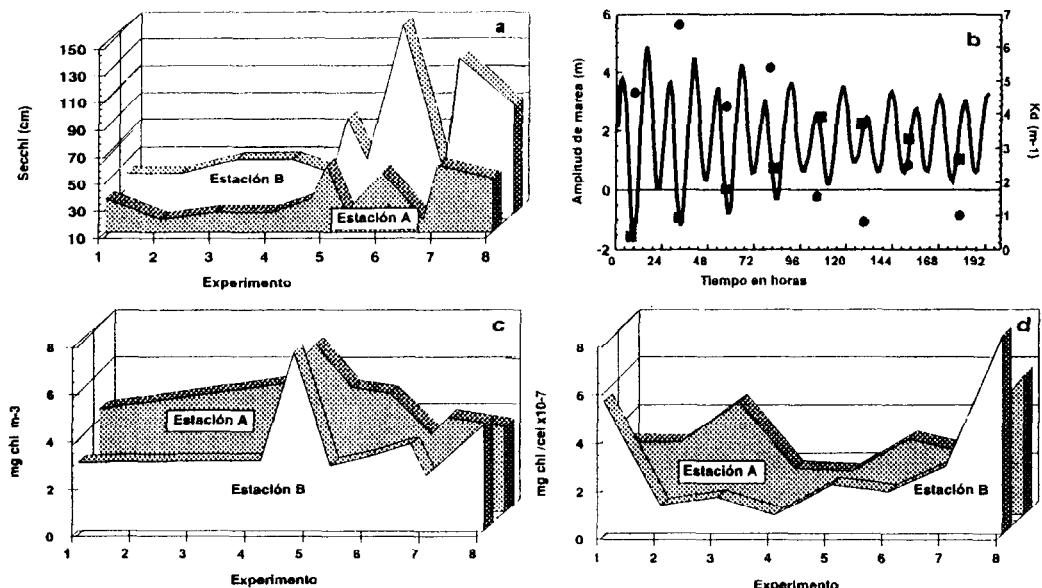


Figura 2. (a) Variación en cada experimento de la profundidad del disco de Secchi. (b) Series de tiempo de la amplitud de la marea, coeficiente de atenuación vertical de la luz difusa (K_d) (círculos) y la hora de la toma de muestra para los ocho experimentos (cuadros). Variación en cada experimento de: (c) concentración de clorofila a; (d) concentración de clorofila por célula.

Figure 2. (a) Variation in each experiment of Secchi disc depth. (b) Time series of tide amplitude, vertical attenuation coefficient of diffused light (K_d) (circles) and sampling time of the eight experiments (squares). Variation in each experiment of: (c) concentration of chlorophyll a; (d) concentration of chlorophyll per cell.

(180 mg de sólidos totales por litro). Dado que la distancia entre los bordes de la isla con la estación A es menor, la cantidad de partículas en suspensión es mayor, por lo que las Z_{Secchi} son menores que en la estación B (estadísticamente significativas al $\alpha = 0.05$).

La alta turbidez del delta es explicada por el acoplamiento de los ciclos de marea, diurno y semidiurno y de mareas vivas y muertas. Ambos ciclos están relacionados con la erosión-dilución-depositación de sedimentos que se reflejan con valores menores de Z_{Secchi} y altos valores de K_d durante las mareas vivas, y viceversa para las mareas muertas (tabla 1; fig. 2 a, b).

Cabe hacer notar que la campaña de muestreo cubrió al menos un ciclo de mareas vivas y

It should be noted that the sampling period covered at least one spring-neap tide cycle (fig. 2b), in which a direct relationship is observed between tide amplitude and mixing and K_d . Considering that there is a direct relationship between Z_{Secchi} and the depth of the euphotic zone ($Z_{1\%}$), it can also be noted that $Z_{1\%}$ was lower during spring tides (greater K_d) than during neap tides (lower K_d) in both locations. The euphotic zone at station A was 0.57 m minimum and 1.72 m maximum, whereas at station B, the minimum and maximum were between 2 and 4 m depth, respectively.

Station A had, in general, greater phytoplankton biomass (mgChl m^{-3}) and a greater concentration of chlorophyll per cell, and was statistically significant at $\alpha = 0.05$ (fig. 2c, d).

muertas (fig. 2b), en el cual se observa una relación directa entre la amplitud de la marea con la mezcla y los K_d . Considerando que hay una relación directa entre la Z_{Seechi} y la profundidad de la zona eufótica ($Z_{l\%}$), se puede denotar que en ambas localidades las $Z_{l\%}$ fueron menores en mareas vivas (con K_d mayores) que en mareas muertas (K_d menores). La zona eufótica para la estación A fue de 0.57 m como mínimo y de 1.72 m como máximo, mientras que para la estación B fue entre 2 y 4 m de profundidad como mínimo y máximo, respectivamente.

La estación A fue la que en general presentó mayor biomasa de fitoplancton (mgChl m^{-3}) y mayor concentración de clorofila por célula, siendo estadísticamente significativas al $\alpha = 0.05$ (fig. 2c, d). El incremento de la concentración de clorofila por célula es el resultado de la adaptación del fitoplancton a la poca luz, con el aumento del tamaño de la unidad fotosintética (Beardall y Morris, 1976; Perry *et al.*, 1981; Joint, 1983, 1984; Legendre *et al.*, 1985). Esta adaptación puede llegar en condiciones de menor luz hasta el doble de concentración pigmentaria reportada en irradiancias más altas (Neale y Melis, 1985).

Las muestras de agua de la estación A presentaron, en general, una mayor razón de asimilación ($\text{mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$) cuando fueron incubadas bajo luz estroboscópica que en luz continua, con diferencias estadísticamente significativas al $\alpha = 0.05$ (fig. 3a); el mismo comportamiento presentaron para la razón de asimilación por célula (fig. 3c). Por otro lado, las muestras de agua de la estación B presentaron, en general, el comportamiento inverso, estadísticamente significativo con un $\alpha = 0.05$ (fig. 3b, d). El patrón de los resultados de las razones de asimilación denota que el fitoplancton adaptado a bajas irradiancias (estación A) es capaz de presentar producciones altas bajo condiciones de luz estroboscópica, mientras que el fitoplancton adaptado a mayores irradiancias (estación B) presenta mayores producciones bajo luz continua. Priscu y Goldman (1983) mencionan que el fitoplancton puede tener adaptaciones en medios turbios al fotosintetizar inmediatamente al ser expuesto a la luz, independientemente de la temperatura y las especies. Además, en condición de luz baja, se presentan cambios en los

The increase in the concentration of chlorophyll per cell is a result of the ability of the phytoplankton to adapt to little light by increasing the size of the photosynthetic unit (Beardall and Morris, 1976; Perry *et al.*, 1981; Joint, 1983, 1984; Legendre *et al.*, 1985). This adaptation can occur during conditions of less light up to twice the pigmentary concentration reported for higher irradiances (Neale and Melis, 1985).

The water samples from station A generally had a higher assimilation rate ($\text{mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$) when incubated under stroboscopic light than under constant light, with statistically significant differences at $\alpha = 0.05$ (fig. 3a). The same behavior was observed in the assimilation rate per cell (fig. 3c). Water samples from station B, on the other hand, generally presented an inverse behavior, statistically significant at $\alpha = 0.05$ (fig. 3b, d). The pattern of the results of the assimilation rates shows that the phytoplankton adapted to low irradiances (station A) is capable of presenting high production under conditions of stroboscopic light, whereas the phytoplankton adapted to greater irradiances (station B) presents greater production under constant light. Priscu and Goldman (1983) state that phytoplankton can adapt to turbid environments and photosynthesize immediately after being exposed to light, regardless of temperature or species. Furthermore, under low-light conditions, changes occur in the chloroplasts so as to capture more light, and this takes place during relatively short time scales, of minutes to hours (Ferris and Christian, 1991).

The above is explained by the fact that phytoplankton can present reduced rates of photosynthesis during periods of low irradiance, but it retains its ability to photosynthesize immediately after being exposed to more favorable light conditions (Priscu and Goldman, 1983). This is because the efficiency of the conversion of luminous energy decreases but specific activity and rate of light absorption increase with an increment in turbidity (Grobbelaar, 1984, in Grobbelaar, 1989), constituting a physiological adaptation of the phytoplankton to shade.

Even though in nature changes in light regimes can be directly related to the spatio-temporal scale in which local dominant advective processes operate, high rates of PP in

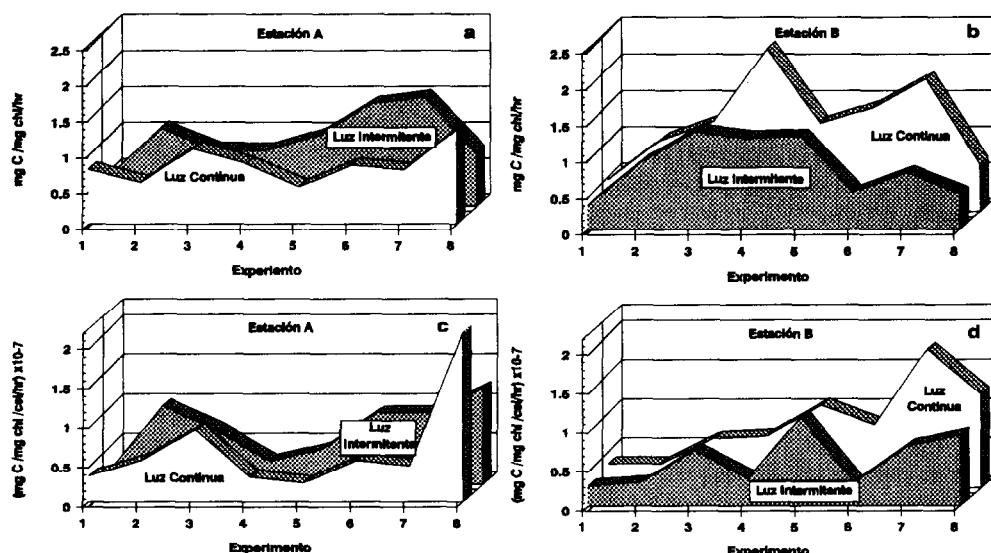


Figura 3. Variación en cada experimento de: (a) razones de asimilación obtenidas en incubaciones de luz continua y con luz estroboscópica, para la estación A; (b) razones de asimilación obtenidas en incubaciones de luz continua y con luz estroboscópica, para la estación B; (c) razones de asimilación por célula obtenidas en incubaciones de luz continua y con luz estroboscópica, para la estación A; (d) razones de asimilación por célula obtenidas en incubaciones de luz continua y con luz estroboscópica, para la estación B.

Figure 3. Variation in each experiment of: (a) assimilation rates obtained from incubations with constant light and stroboscopic light at station A; (b) assimilation rates obtained from incubations with constant light and stroboscopic light at station B; (c) assimilation rates per cell obtained from incubations with constant light and stroboscopic light at station A; (d) assimilation rates per cell obtained from incubations with constant light and stroboscopic light at station B.

cloroplastos para captar más luz, y esto se da en escalas de tiempo relativamente cortas de minutos a horas (Ferris y Christian, 1991).

Lo anterior se puede explicar debido a que el fitoplancton puede presentar tasas reducidas de fotosíntesis durante períodos de bajas irradiancias de luz, pero mantiene su habilidad de fotosintetizar inmediatamente al ser expuesto a condiciones de luz más favorables (Priscu y Goldman, 1983). Esto es debido a que la eficiencia de conversión de energía luminosa decrece pero la actividad específica y el índice de la utilización de luz aumentan con un incremento de la turbidez (Grobbelaar, 1984, en Grobbelaar, 1989), lo cual constituye una

environments of high turbidity are not exclusive to the delta; they have been reported for other coastal bodies, such as the Great South Bay in New York (Lively *et al.*, 1983), which is a eutrophic region with a shallow photic zone (<2 m) and PP values up to $450 \text{ gC m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$.

In this type of region it is not possible for the phytoplankton to be photoinhibited, since the rapid mixing in the water column only allows the cells to experience high irradiances for short periods of time. In other words, lagoon phytoplankton are controlled by changes in light during a determined period of time (Bruno *et al.*, 1980). Off Canadian coasts, Marra (1978) reported higher PP values in

adaptación fisiológica del fitoplancton a la sombra.

Si bien es cierto que en la naturaleza los cambios de regímenes de luz pueden estar relacionados directamente con la escala espacio-temporal en la que operen los procesos advecivos locales dominantes, las altas tasas de PP en medios de alta turbidez no son exclusivas del delta; se han reportado en otros cuerpos costeros, como el estuario de Great South Bay en Nueva York (Lively *et al.*, 1983), el cual es una región eutrófica, con una zona fótica somera (<2 m) y una PP con valores hasta de $450 \text{ gC m}^{-2} \text{ año}^{-1}$.

En este tipo de regiones no es posible que el fitoplancton se fotoinhiba, debido a que por la rápida mezcla en la columna de agua, las células sólo experimentan altas irradiancias en períodos cortos de tiempo. En otras palabras, el fitoplancton lagunar está controlado por los cambios de luz en un periodo de tiempo determinado (Bruno *et al.*, 1980). Marra (1978), frente de las costas canadienses, reportó valores mayores de PP en incubaciones realizadas a profundidades móviles, donde las botellas de incubación subían y bajaban de 1 a 2 m, que en las muestras que se mantuvieron fijas.

Por todo lo anterior, la fuerte mezcla que se presenta en la región del delta reduce la zona eufótica y origina un movimiento vertical en la columna de agua compuesto por infinidad de pequeñas celdas convectivas, que van a transportar a las células del fitoplancton dentro y fuera de la zona eufótica de una manera constante en períodos de tiempo sumamente cortos, siendo estas variaciones de luz bastante intensas. Bajo estas condiciones, las células de fitoplancton están sometidas a una exposición de luz intermitente, por lo que el historial de flujo fotónico podría estar regido por períodos cortos de luz y sombra.

CONCLUSIONES

Las células fitoplancónicas del delta presentaron características diferentes dependiendo de la localidad de muestreo. Las concentraciones de clorofila para la estación turbia fueron mayores tanto por metro cúbico como por célula que para la estación clara, debido a la adaptación fisiológica del fitoplancón en

incubaciones conducted at mobile depths, with the incubation bottles moving up and down from 1 to 2 m, than in the samples that were not moved.

The strong mixing presented in the delta region reduces the euphotic zone and creates a vertical movement in the water column comprised of many small convective cells that continuously transport phytoplankton cells inside and outside the euphotic zone during extremely short periods of time and with rather intense variations in light. Under these conditions, the phytoplankton cells are exposed to intermittent light and, therefore, the photonic flow history may be regulated by short light-shade periods.

CONCLUSIONS

The phytoplankton cells of the delta present different characteristics depending on the sampling site. The concentrations of chlorophyll at the turbid station were greater per cubic meter and per cell than at the clear station, due to the physiological adaptation of the phytoplankton to increase the concentration of chlorophyll per cell when exposed to low irradiances.

The phytoplankton cells from the turbid station presented assimilation rate values up to three times greater with stroboscopic light than with constant light; however, the cells from the less turbid station presented assimilation rates up to three times greater with constant light than stroboscopic light.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are deeply indebted to the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) for financing this study through the project "Productividad fitoplancónica y bacteriana en la región del delta del Río Colorado" (No. D112-904320). The comments by the anonymous reviewers greatly improved this article.

English translation by Jennifer Davis.

incrementar la concentración de clorofila por célula cuando son expuestas a bajas irradiancias de luz.

Las células fitoplancónicas de la estación turbia presentaron valores de razones de

asimilación de hasta tres veces mayores con luz estroboscópica que con luz continua; sin embargo, las células de la estación menos turbia presentaron razones de asimilación hasta tres veces mayores con luz continua que con luz estroboscópica.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos profundamente 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). Los comentarios de los revisores anónimos ayudaron a mejorar substancialmente este escrito.

REFERENCIAS

- Álvarez-Borrego, S., Lara-Lara, J.R. y Acosta-Ruiz, M.J. (1977). Parámetros relacionados con la producción orgánica primaria en dos antiestuarios de Baja California. *Ciencias Marinas*, 4(1): 12-22.
- Barocio-León, O.A. (1991). Productividad orgánica primaria en la región del delta del Río Colorado. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, BC, México, 52 pp.
- Beardall, J. and Morris, J. (1976). The concept of light intensity adaptation in marine phytoplankton experiments with *Phaeodactylum tricornutum*. *Mar. Biol.*, 3: 377-387.
- Bruno, F.S., Staker, R.D. and Sharma, G.M. (1980). Dynamics of phytoplankton productivity in Peconic Bay Estuary, Long Island. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 10: 247-263.
- Bourillón-Moreno, L., Cantú-Díaz, A., Eccardi-Ambrosi, F., Lira-Fernández, E., Ramírez-Ruiz, J., Velarde-González, E. y Zavalag-González, A. (1988). Islas del Golfo de California. Coedición Secretaría de Gobernación/UNAM, México, DF, pp. 59-75.
- Cupul-Magaña, A.L. (1994). Flujos de sedimentos en suspensión y de nutrientes en la cuenca estuarina del Río Colorado. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, BC, México, 116 pp.
- Descolas-Gros, C. (1978). Rôle de certaines espèces de diatomées dans la structure des communautés phytoplanctoniques. Tesis doctoral de 3er ciclo, Universidad de Paris VI, Francia, 85 pp.
- Ferris, M. and Christian, R. (1991). Aquatic primary production in relation to microalgal responses to changing light: a review. *Aquat. Sci.*, 53(2/3): 187-217.
- Grobbelaar, J.U. (1989). The contribution of phytoplankton productivity in turbid freshwaters to their trophic status. *Hydrobiologia*, 173(2): 127-133.
- Hasle, G.R. (1978). The inverted-microscope method. Chap. 5.2.1. In: A. Sournia (ed.), *Phytoplankton Manual*. UNESCO, Paris, pp. 88-96.
- Hernández-Ayón, J.M., Galindo-Bect, M.S., Flores-Báez, P. and Álvarez-Borrego, S. (1993). Nutrient concentrations are high in turbid waters of the Colorado River Delta. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 37: 1-10.
- Joint, I.R. (1983). Development of an ecosystem model of a turbid estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40(Suppl.1): 341-348.
- Joint, I.R. (1984). The microbial ecology of the Bristol Channel. *Mar. Pollut. Bull.*, 15(2): 62-66.
- 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.
- Lively, J.S., Kaufman, Z. and Carpenter, E.J. (1983). Phytoplankton ecology of a barrier island estuary: Great South Bay, New York. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 16(1): 51-68.
- Marra, J. (1978). Phytoplankton photosynthetic response to vertical movement in a mixed layer. *Mar. Biol.*, 46: 203-208.
- Millán-Núñez, R. y Álvarez-Borrego, S. (1978). Ecuaciones espectrofotométricas tricromáticas para la determinación de clorofilas a, b y c y sus feofitinas. *Ciencias Marinas*, 5(1): 47-55.
- Muñoz-Anderson, M.A. (1989). Variación anual de la producción fitoplancónica primaria en el Estero de Punta Banda, BC, México. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, BC, México, 116 pp.

- Neale, P.J. and Melis, A. (1985). Algae adaptation to changes in light intensity and quality: variation in the size and stoichiometry of photosystem complexes. *J. Phycol.*, 21 (Supplement to June 1985, Annual Meeting of the Phycological Society of America, University of Florida, Gainesville, August 13-15): 9.
- Parsons, T.R., Maita, Y. and Lalli, C.M. (1985). A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis. Pergamon Press, 174 pp.
- Perry, M.J., Talbot, M.C. and Alberte, R.S. (1981). Photoadaptation in marine phytoplankton: response of the photosynthetic unit. *Mar. Biol.*, 62(2-3): 91-101.
- Priscu, J.C. and Goldman, C.R. (1983). Seasonal dynamics of the deep-chlorophyll maximum in Castle Lake, California. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40: 208-214.
- Santamaría-del Ángel, E. (1989). El fitoplanton en lagunas costeras. Memorias de la mesa redonda "Análisis de la metodología para el estudio del plancton". 4a Reunión de la Sociedad Mexicana de Planctología. La Paz, BCS, México.
- Strickland, J.D.H. and Parsons, T.R. (1972). A Practical Handbook of Seawater Analysis. Fish. Res. Board Canada, Ottawa, 310 pp.
- Yáñez-Arancibia, A. (1986). Ecología de la zona costera. AGT Editor, SA, México, DF, 189 pp.