

**VARIACION DE CLOROFILA, FITOPLANCTON Y NUTRIENTES
EN AGUA COSTERA DE BAJA CALIFORNIA,
ENRIQUECIDA CON EDTA**

**CHLOROPHYLL, PHYTOPLANKTON AND NUTRIENT
VARIATIONS IN BAJA CALIFORNIA COASTAL WATER
ENRICHED WITH EDTA**

Jesús Galarza Placencia
Gilberto Gaxiola Castro

Centro de Investigación Científica y
Educación Superior de Ensenada (CICESE)
Calle Ruiz y 17
Ensenada, Baja California, México

Galarza Placencia Jesús y Gaxiola Castro, G. Variación de clorofila, fitoplancton y nutrientes en agua costera de Baja California, enriquecida con EDTA. Chlorophyll, Phytoplankton and Nutrient Variations in Baja California Coastal Water Enriched with EDTA. Ciencias Marinas 13(3) 113-130, 1987.

RESUMEN

En el verano de 1983 se colectó agua de 50m de profundidad enfrente de Bahía San Quintín para estudiar el desarrollo del fitoplancton costero. Esta agua fue dividida en dos botellones de cristal forrados con malla neutra de plástico. A uno de estos se le añadió una concentración conocida de Na_2 -EDTA, utilizado como un quelante general. Durante diez días se tomaron alicuotas de ambos depósitos para el análisis de nutrientes (PO_4 , NO_3 , NO_2 y SiO_2), clorofila y feofitina \underline{a} , y abundancia de fitoplancton. La concentración de nutrientes en los dos recipientes disminuyó con el tiempo hasta obtener concentraciones diez veces menores al final del experimento. La concentración máxima de clorofila fue mucho más alta en el depósito con EDTA ($24\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ vs. $0.54\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ en el otro), y se encontró también una gran abundancia de fitoplancton. En el cultivo sin EDTA solamente fue posible identificar a *Nitzschia* sp. y *Chaetoceros* sp., por lo que se consideran especies que pueden desarrollarse en medios no muy favorables. En el cultivo con EDTA se presentó una pequeña sucesión fitoplanctónica, con nanoplancton y las diatomeas *Nitzschia closterium*, *Thalassiotrix nitzschoides* y *T. fraunfeldii* al inicio, para continuar con el dinoflagelado *Gymnodinium* sp. cuando la concentración de nutrientes había disminuido.

ABSTRACT

In summer 1983, water was collected from a depth of 50m in front of Bahía San Quintín to study the development of the coastal phytoplankton. This water was divided into two glass bottles with an interior layer of neutral plastic net. A known concentration of Na_2 -EDTA, used as a general chelate, was added to one of them. During ten days, aliquots from both deposits were taken for the analysis of nutrients (PO_4 , NO_3 , NO_2 and SiO_2), chlorophyll and feofitine \underline{a} and phytoplankton abundance. After a while, the nutrient concentrations diminished in both containers, and became ten times lower at the end of the experiment. The maximum concentration of chlorophyll was much higher in the container with EDTA; we could only identify *Nitzschia* sp. and *Chaetoceros* sp., and therefore consider that these species are able to develop in not quite

favorable media. In the culture with EDTA a small phytoplanktonic succession occurred, with nanoplankton and the diatoms *Nitzschia closterium*, *Thalassiotrix nitzschoides* and *T. fraunfeldii* at the beginning and with the dinoflagellates *Gymnodinium* sp. when the nutrient concentrations had decreased.

INTRODUCCION

El enriquecimiento de material orgánico e inorgánico de las aguas costeras superficiales debido a procesos de afloramiento es un fenómeno común en algunas regiones. Barber y Ryther (1969) y Barber *et al.* (1971) han señalado que el agua recién aflorada necesita pasar por un período de acondicionamiento (o "envejecimiento" según Provasoli *et al.*, 1957) para alcanzar su óptimo en productividad primaria, y que el principal aporte de estas aguas son nutrientes inorgánicos. Este período de acondicionamiento parece estar determinado por la producción de quelantes orgánicos por los organismos planctónicos (Barber y Ryther, 1969; Barber, 1973). Se ha dado por hecho que el principal aporte hacia la superficie de las aguas de surgencias costeras son nutrientes inorgánicos (Barber y Ryther, 1969; Barber *et al.* 1971; Boje y Tomczak, 1978). Es posible que el agua de surgencias costeras suministre, además de substancias nutritivas, material fitoplanctónico nuevo en forma de esporas de diatomeas y de cistos de dinoflagelados. Este nuevo material al ser llevado hacia la superficie a irradiancias óptimas tenderá a desarrollarse completamente, ya que va acompañado de altas concentraciones de nutrientes. El tiempo que tarde este fitoplancton en desarrollarse será una parte importante del tiempo de acondicionamiento expresado por Barber y Ryther (1969) y Barber *et al.* (1971).

El presente trabajo describe los resultados de un experimento que se llevó a cabo en Bahía San Quintín con agua aflorada artificialmente, con objeto de obtener datos acerca de la potencialidad productiva de las aguas costeras frente a esa bahía.

MATERIALES Y METODOS

A partir del 20 de junio de 1983 se midió diariamente la temperatura superficial fuera de la boca de Bahía San Quintín, Baja California (30° 20'N, 116° 00'W), con el propósito de detectar un evento de surgencia

INTRODUCTION

The enrichment of organic and inorganic material of the superficial coastal waters due to upwelling processes is a common phenomenon in some regions. Barber and Ryther (1969) and Barber *et al.* (1971) have indicated that recently upwelled water has to pass through a conditioning (or aging) according to Provasoli *et al.*, 1957) period in order to reach its maximum primary productivity and that the main contribution of these waters are the inorganic nutrients. This conditioning period seems to be determined by the planktonic organisms (Barber and Ryther, 1969; Barber, 1973). It is well known that the main input to surface waters from the coastal upwellings are inorganic nutrients (Barber and Ryther, 1969; Barber *et al.*, 1971; Boje and Tomczak, 1978). It is possible that the coastal upwelling water brings, besides nutrients, new phytoplanktonic material in the form of spores of diatoms and of dinoflagellate cysts. When this new material is brought up to the surface with optimum irradiances, it will tend to develop completely, since it goes together with high nutrient concentrations. The time this phytoplankton will spend developing will be an important part of the conditioning period expressed by Barber and Ryther (1969) and Barber *et al.* (1971).

The present paper describes the results of an experiment conducted in Bahía San Quintín with artificially upwelled water, in order to obtain data about the productive potential of the coastal waters in front of this bay.

MATERIALS AND METHODS

From June 20, 1983 the surface water of the Bahía San Quintín mouth, Baja California (30° 20', 116° 00'W) was measured daily in order to detect a coastal upwelling event and to collect recently upwelled water. According to Lara-Lara *et al.* (1980) and Alvarez-Borrego and Alvarez-Borrego (1982), it

costera y coleccionar agua recién aflorada. De acuerdo con Lara-Lara *et al.* (1980) y Alvarez-Borrego y Alvarez-Borrego (1982) era necesario medir temperaturas de aproximadamente 12°C, para inferir que esa agua provenía de una surgencia. Al no detectarse esa temperatura, el 28 de junio se extrajo agua de 50m de profundidad frente a Bahía San Quintín. Según Walsh *et al.* (1974) el agua característica de afloramiento para las costas de Baja California proviene de 40 a 60m de profundidad. Por consiguiente, se pretendía muestrear una agua que podría aflorar bajo condiciones favorables. Para coleccionarla se usaron botellas Van Dorn. La temperatura se midió con un termómetro de cubeta, inmediatamente después de la extracción del agua. La muestra se depositó en dos garrafones de vidrio de 18l de capacidad, forrados con malla de plástico neutra que permitía pasar 18% de la irradiación total ($\sim 30 \text{ W.m}^{-2}$, promedio en mediodía durante el experimento). Antes de llenar los depósitos se hizo pasar el agua por una malla de $200 \mu\text{m}$, para evitar que el zooplancton penetrara en ellos. A uno de estos depósitos se le agregó 1.9ml de EDTA- Na_2 (tetra acetato de etilendiamina disódico), para obtener una concentración total de 10^{-5} M . Esta solución se usó como un quelante general de los metales presentes en la muestra. Para evitar fluctuaciones bruscas de temperatura, los dos botellones se sumergieron hasta el cuello en el agua superficial dentro de Bahía San Quintín. La temperatura del agua superficial en el lugar de incubación se midió diariamente durante el mediodía con un termómetro de cubeta.

A partir del día del muestreo y durante diez días se tomaron alícuotas de agua de los dos botellones para el análisis de clorofila *a*, feofitina *a*, nutrientes (NO_2 , NO_3 , PO_4 y SiO_2) y abundancia del fitoplancton por grupos taxonómicos principales (diatomeas, dinoflagelados y nanoplancton). Para la muestra de clorofila y feofitina se usaron filtros GF/C y se analizaron con un fluorómetro TURNER 111, siguiendo la metodología descrita por Holm Hansen *et al.* (1965) y Elder (1979). Los nutrientes se midieron con un autoanalizador Scientific Instruments y solamente los fosfatos se analizaron además con un espectrofotómetro Spectronic 210UV,

was necessary to detect a temperature of approximately 12°C to infer that this water was coming from an upwelling. As this temperature was not detected, on June 28 water was extracted from a depth of 50m in front of Bahía San Quintín. According to Walsh *et al.* (1974) the characteristic upwelling water on the Baja California coasts comes from a depth of 40 to 60m. So the water we wanted to sample could upwell under favorable conditions. Van Dorn bottles were used to collect the water. The temperature was measured with a thermometer, right after being extracted. The sample was put into two 18l glass bottles, with an interior neutral plastic net which allowed 18% of the total irradiance ($\sim 30 \text{ w.m}^{-2}$, average at noon during the experiment). Before filling up the bottles, the water was passed through a 200μ net, to prevent the zooplankton from penetrating. Then, 1.9ml of EDTA- Na_2 (ethylenediaminetetraacetate sodium salt) was added to one of these containers in order to obtain a total concentration of 10^{-5} M . This solution was used as a general chelate of the metals present in the samples. To avoid sudden fluctuations of temperature, both bottles were immersed to the neck into surface water in Bahía San Quintín. The surface water temperature in the incubation place was measured daily at noon with a bucket thermometer.

From the sampling and during ten days, aliquots of water were taken from both bottles for the analysis of chlorophyll *a*, phaeophytin *a*, nutrients (NO_2 , NO_3 , PO_4 and SiO_2) and phytoplankton abundance by main taxonomic groups (diatoms, dinoflagellates and nanoplankton). As far as the chlorophyll and phaeophytin sample is concerned, GF/C filters and a TURNER 111 fluorometer were used for its analysis, according to the methodology described by Holm Hansen *et al.* (1965) and Elder (1979). The nutrients were measured with a Scientific Instruments autoanalyzer and only the phosphates were also analyzed using a Spectronic 210V spectrophotometer, using in both cases the methodology described by Strickland and Parsons (1972). According to the basic method of Utermöhl (1958), phytoplankton were counted and the groups smaller than $20 \mu\text{m}$ (nanoplankton) were separated from those which were larger than $20 \mu\text{m}$

siguiendo en ambos casos la metodología descrita por Strickland y Parsons (1972). El fitoplancton se contó siguiendo el método básico de Utermöhl (1958), separando los grupos menores de $20\mu\text{m}$ (nanoplancton) de los mayores de $20\mu\text{m}$ (microplancton). El conteo e identificación se hizo con un microscopio invertido Carl Zeiss, con objetivos de 40 y 16x.

RESULTADOS

La temperatura de la muestra colectada fue de 12.0°C , con una salinidad de $33.68^{\circ}/\text{oo}$. El promedio de la temperatura de incubación durante el experimento fue de 19.3°C , con una variación de 1.5°C .

Agua incubada sin EDTA

En general la concentración de los nutrientes (NO_2 , NO_3 , PO_4 y SiO_2) disminuyó al transcurrir el tiempo del experimento. Esto fue más notorio para NO_3 que para NO_2 (Fig. 1a) y lo mismo sucedió en el caso de PO_4 y SiO_2 (Fig. 1b). Al sexto día del experimento las concentraciones de todos los nutrientes sufrieron una disminución abrupta, para aumentar posteriormente el séptimo día. Las concentraciones mayores de NO_3 ($14.5\mu\text{M}$) y de PO_4 ($1.2\mu\text{M}$) se midieron al inicio del experimento, y disminuyeron hasta cerca de $1.2\mu\text{M}$ de NO_3 y de $0.12\mu\text{M}$ de PO_4 al final del mismo, con un consumo de 90% de su concentración en diez días. La concentración mayor de SiO_2 ($23\mu\text{M}$) se midió al quinto día y la de NO_2 ($0.30\mu\text{M}$) durante el tercer día, y se encontraron las menores concentraciones de ambos al final del experimento, con $6.5\mu\text{M}$ de SiO_2 y casi indetectables de NO_2 .

La clorofila *a* tuvo un valor inicial de $0.27\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$, con un máximo de $0.54\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ al cuarto día del experimento (Fig. 2a). El comportamiento de la clorofila durante el experimento fue muy irregular con tendencia a disminuir a partir del cuarto día y con un aumento durante el sexto y noveno día. La feofitina presentó una secuencia diferente a la de la clorofila, con concentraciones bajas al inicio, y un incremento a partir del séptimo día (Fig. 2a), el cual quizá fue resultado de la degradación de clorofila por la mortalidad de

(microplankton). The counting and identification were done with a Carl Zeiss inverted microscope, provided with 40 and 16x objectives.

RESULTS

The temperature of the samples was 12.0°C , with a salinity of $33.68^{\circ}/\text{oo}$. The average of the incubation temperature during the experiment was 19.3°C , with a variation of 1.5°C .

Water incubated without EDTA

In general the nutrient concentrations (NO_2 , NO_3 , PO_4 and SiO_2) decreased as the experiment went on. This tendency was more pronounced for NO_3 than for NO_2 (Fig. 1a) and the same thing happened for PO_4 and SiO_2 (Fig. 1b). On the sixth day of the experiment, the concentrations of all the nutrients decreased suddenly and increased on the seventh day. Higher concentrations of NO_3 ($14.5\mu\text{M}$) and of PO_4 ($1.2\mu\text{M}$) were measured at the beginning of the experiment showing a decrease down to $1.2\mu\text{M}$ of NO_3 and to $0.12\mu\text{M}$ of PO_4 at the end, and a consumption of 90% of its concentration in ten days. The highest concentration of SiO_2 ($23\mu\text{M}$) was measured on the fifth day and that of NO_2 ($0.30\mu\text{M}$) during the third day. The lowest concentrations of both were found at the end of the experiment with $6.5\mu\text{M}$ of SiO_2 and nearly no NO_2 .

The initial value of chlorophyll *a* was of $0.27\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ with a maximum of $0.54\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ the fourth day of the experiment (Fig. 2a). The behavior of the chlorophyll during the experiment was very irregular with a tendency to decrease from the fourth day and increase on the sixth and ninth day. The phaeophytin presented a different sequence from that of the chlorophyll, with low concentrations at the beginning and an increase from the seventh day on (Fig. 2a). This may be the result of the degradation of the chlorophyll due to the mortality of some phytoplankton cells, although this could not be confirmed by the method of microscopic analysis used for the phytoplankton.

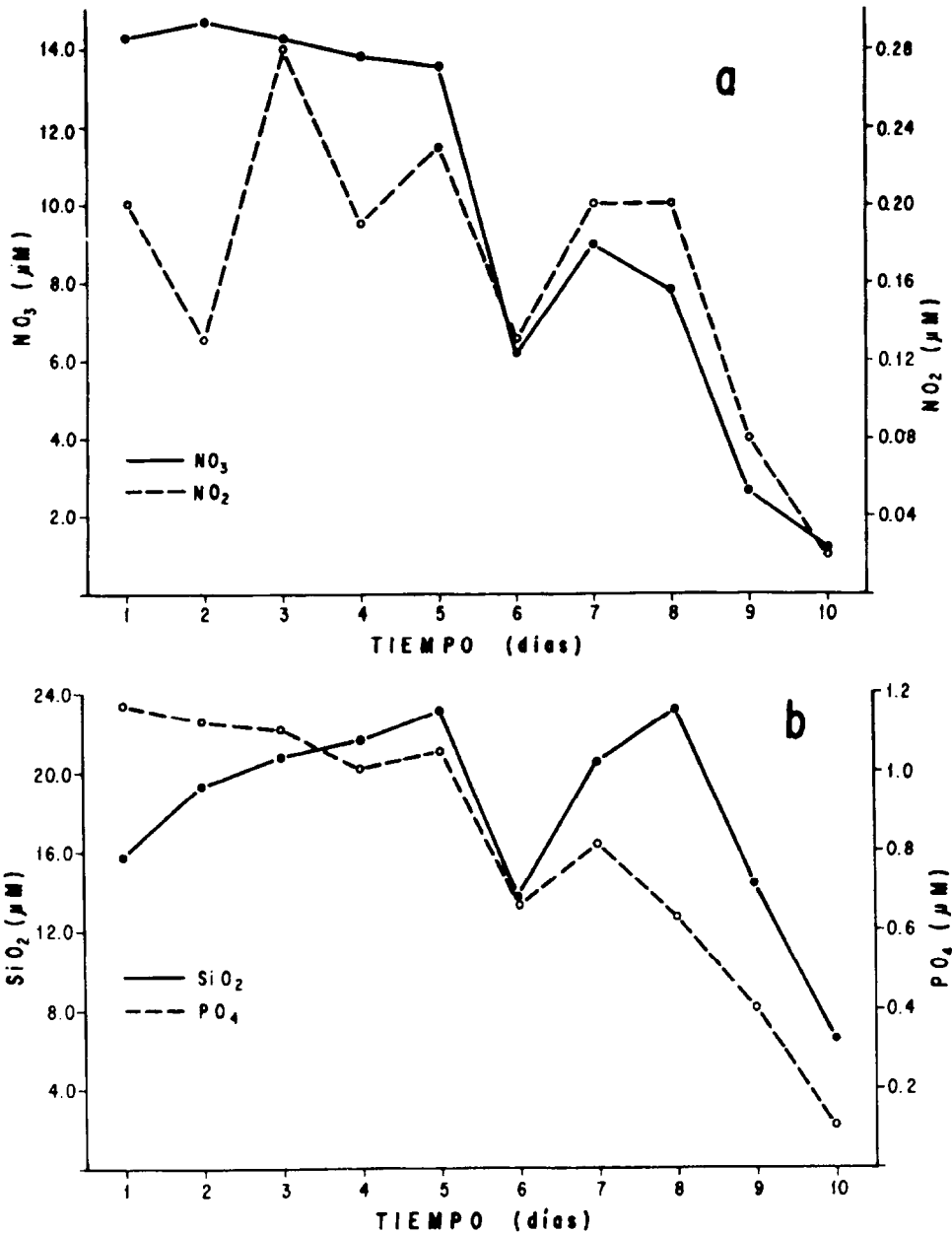


Figura 1. Cambios en la concentración de: (a) nitratos (NO₃) y nitritos (NO₂); (b) fosfatos (PO₄) y silicatos (SiO₂), en el cultivo sin EDTA.

Figure 1. Changes in the concentration of (a) nitrate (NO₃) and nitrite (NO₂); (b) phosphates (PO₄) and silicate SiO₂, in the culture without EDTA.

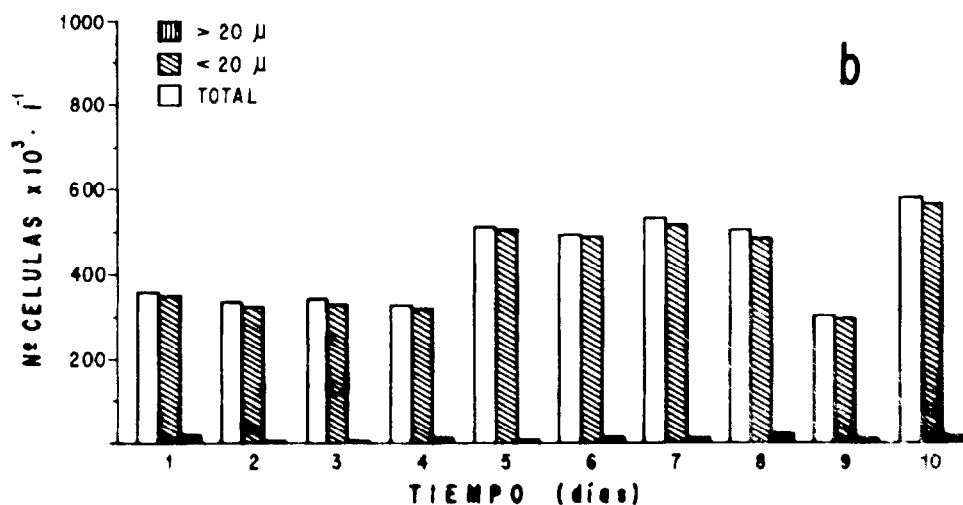
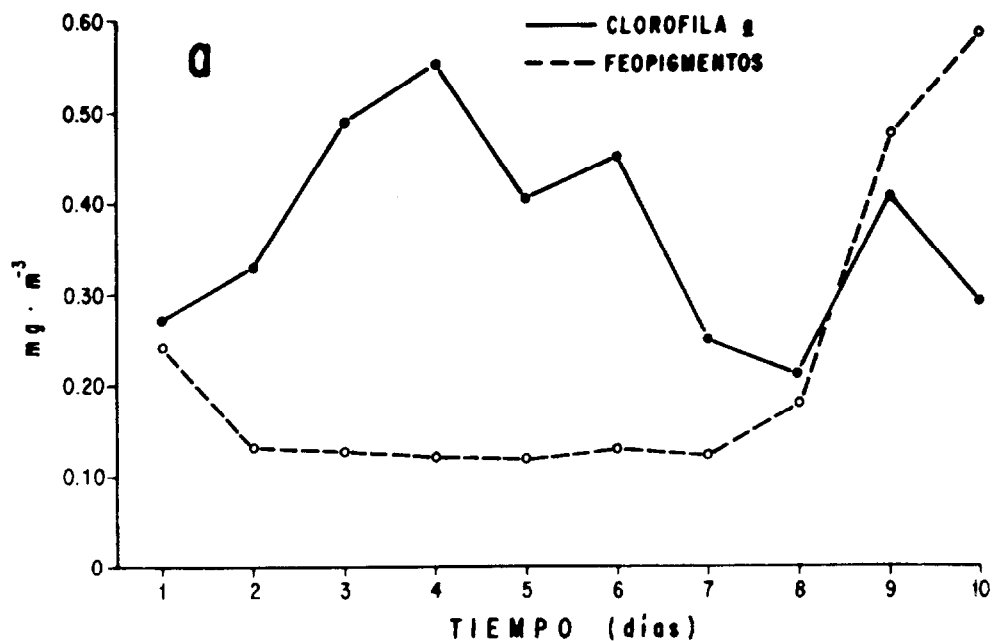


Figura 2. Variación en: (a) concentración de clorofila y feofitina *a*; (b) abundancia de fitoplancton, en el cultivo sin EDTA.

Figure 2. Variation in (a) chlorophyll and pheophytin *a* concentration; (b) phytoplankton abundance in the culture without EDTA.

algunas células de fitoplancton, aunque esto no pudo ser confirmado por el método de análisis microscópico usado para el fitoplancton.

El fitoplancton fue muy escaso en los primeros días del experimento pero aumentó a partir del cuarto día (Fig. 2b). Probablemente había más células pequeñas ($<5\mu\text{m}$) presentes en los primeros días, pero no pudieron observarse por el método de identificación y de cuantificación utilizado en este trabajo. Durante todo el experimento dominó totalmente el nanoplancton ($<20\mu\text{m}$), compuesto principalmente por diatomeas pequeñas (*Nitzschia* sp. y *Chaetoceros* sp.). Las abundancias máximas fueron de aproximadamente 500 000 células por litro, y se mantuvieron casi constantes a partir del quinto día.

Agua incubada con EDTA

Fue muy notorio un incremento en las concentraciones de NO_2 y NO_3 entre el primero y cuarto día (Fig. 3a). Este aumento podría deberse a la oxidación de formas reducidas de nitrógeno (NH_4), y/o a una rápida mineralización de la materia orgánica por bacterias. La concentración máxima de NO_3 fue de $15.6\mu\text{M}$ al tercer día y disminuyó a $1.5\mu\text{M}$ al octavo día. La concentración de NO_2 aumentó de $0.20\mu\text{M}$ al inicio del experimento, a $0.37\mu\text{M}$ al cuarto día para disminuir abruptamente hasta $0.06\mu\text{M}$ al octavo día (Fig. 3a), con valores casi indetectables hasta el décimo día. La concentración de nitratos no fue nunca menor de $1.0\mu\text{M}$ durante los últimos días del experimento. Los fosfatos y silicatos mostraron una tendencia similar a la de NO_3 y NO_2 , excepto que el incremento fue menor durante los tres primeros días (fig. 3b). La mayor concentración de SiO_2 fue de $21.1\mu\text{M}$ al quinto día y la de PO_4 de $1.1\mu\text{M}$ durante los tres primeros días. Las concentraciones finales fueron de $0.1\mu\text{M}$ de PO_4 y de $1.7\mu\text{M}$ de SiO_2 .

Entre el quinto y sexto día se detectaron los mayores cambios en la concentración de nutrientes con un consumo de $5.4\mu\text{M}$ de NO_3 , 0.13 de NO_2 , 5.7 de SiO_2 y $0.3\mu\text{M}$ de PO_4 , lo que equivale a una disminución del 35% de la concentración máxima de NO_2 y NO_3 y de aproximadamente el 27% del máxi-

The phytoplankton were very scarce in the first days of the experiment but they increased from the fourth day (Fig. 2b). There were probably more small cells ($<5\mu\text{m}$) present in the first days, but they could not be observed through the identification and quantification method used in this paper. Throughout the experiment, the nanoplankton ($<20\mu\text{m}$), mainly composed of small diatoms (*Nitzschia* sp. and *Chaetoceros* sp.), totally prevailed. The maximum abundances were approximately 500 000 cells per litre, remaining nearly constant from the fifth day on.

Water incubated with EDTA.

The increase in the concentrations of NO_2 and NO_3 between the first and the fourth day (Fig. 3a) was very obvious. This increase might be due to the oxidation of the reduced forms of nitrogen (NH_4), and/or to a fast mineralization of the organic material by bacteria. The maximum concentration of NO_3 was of $15.6\mu\text{M}$ on the third day which diminished to $1.5\mu\text{M}$ on the eighth day. The NO_2 concentration increased to $0.20\mu\text{M}$ at the beginning of the experiment, to $0.37\mu\text{M}$ on the fourth day and suddenly diminished to $0.06\mu\text{M}$ on the eighth day (Fig. 3a), with nearly undetectable values until the tenth day. The nitrate concentration was never lower than $1.0\mu\text{M}$ during the last days of the experiment. The phosphates and the silicate presented a tendency similar to that of NO_3 and NO_2 , except that the increase was slower during the first three days (Fig. 3b). The highest concentration of SiO_2 was of $21.1\mu\text{M}$ on the fifth day and that of PO_4 of $1.1\mu\text{M}$ during the first three days. The final concentrations were $0.1\mu\text{M}$ of PO_4 and $1.7\mu\text{M}$ of SiO_2 .

Between the fifth and the sixth day, the greatest changes in the nutrient concentrations were detected, with a consumption of $5.4\mu\text{M}$ of NO_3 , 0.13 of NO_2 , 5.7 of SiO_2 and $0.3\mu\text{M}$ of PO_4 , which represents a decrease of 35% of the maximum concentration of NO_2 and NO_3 and of approximately 27% of the maximum of PO_4 and SiO_2 . Only PO_4 and NO_3 diminished in a similar way from the sixth to the seventh day, to $0.3\mu\text{M}$ of PO_4 and $4.8\mu\text{M}$ of NO_3 .

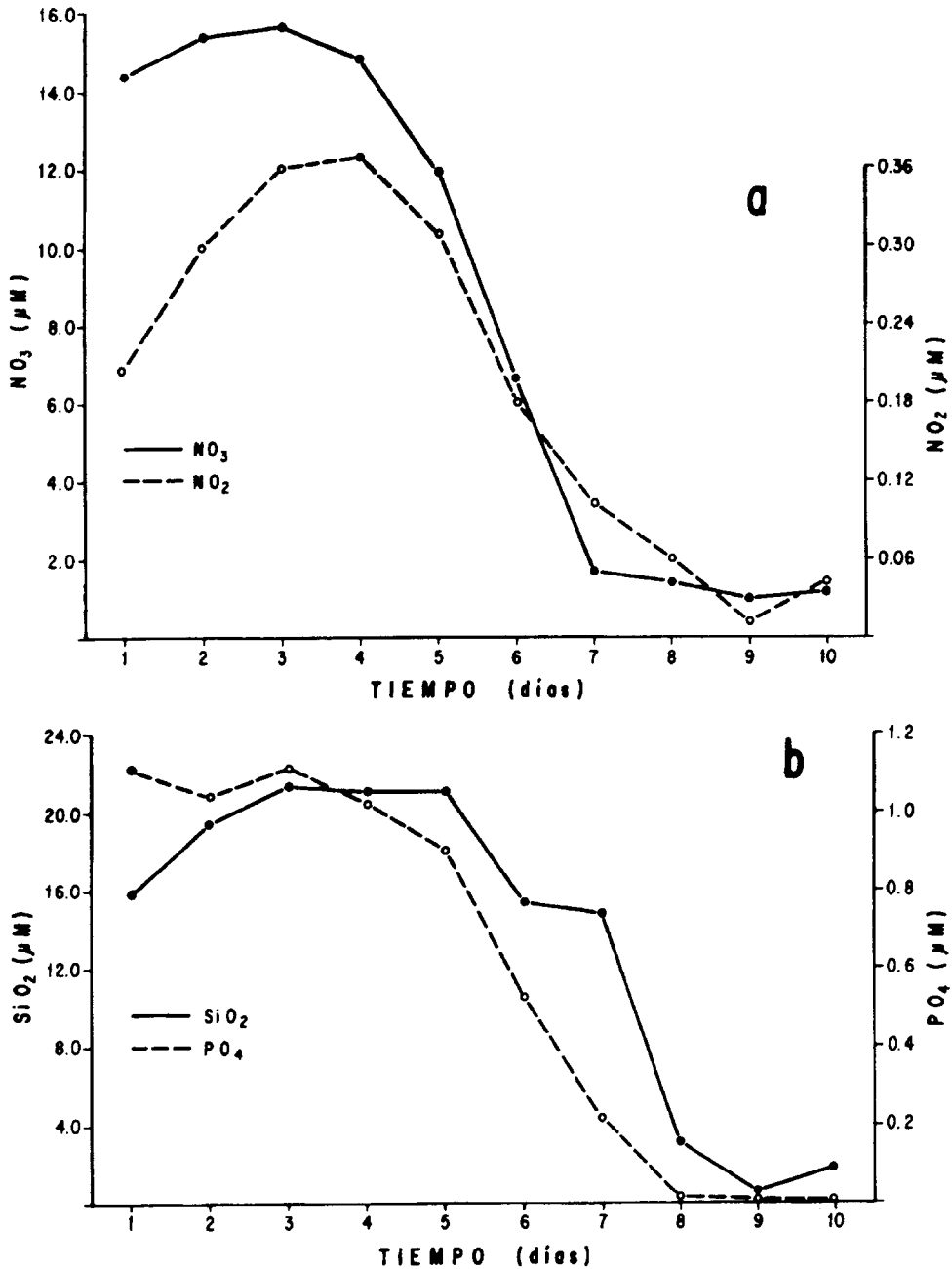


Figura 3. Cambios en la concentración de (a) nitratos (NO₃) y nitritos (NO₂); (b) fosfatos (PO₄) y silicatos (SiO₂), en el cultivo con EDTA.

Figure 3. Changes in the concentration of (a) nitrate (NO₃) and nitrite (NO₂); (b) phosphates (PO₄) and silicate (SiO₂), in the culture with EDTA.

mo de PO_4 y SiO_2 . Solamente PO_4 y NO_3 continuaron disminuyendo en forma similar del sexto al séptimo día con $0.3\mu\text{M}$ de PO_4 y $4.8\mu\text{M}$ de NO_3 .

La concentración de clorofila *a* fue muy baja al inicio del experimento ($<0.2\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$), pero aumentó a partir del segundo día, hasta alcanzar el máximo de $24.5\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ al séptimo día (Fig. 4a). El mayor incremento en clorofila fue de $15\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ entre el sexto y séptimo día; aunque del quinto al sexto día hubo un aumento importante en la concentración de clorofila de $6\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$. Parece haber un desfase de un día entre la mayor tasa de consumo de nutrientes (quinto al sexto día) y la máxima producción de clorofila (sexto al séptimo día). A partir del séptimo día decreció la clorofila y se presentó un incremento gradual en la concentración de feofitina *a* (Fig. 4a). Sin embargo, la concentración de feofitina no llegó a ser mayor que la de clorofila durante el desarrollo del experimento.

La abundancia del fitoplancton fue muy baja durante los primeros cuatro días, pero aumentó al séptimo día a $1\,700\,000$ células por litro (Fig. 4b). El mayor incremento del fitoplancton ocurrió del quinto al séptimo día (con $700\,000$ células $\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$), y disminuyó gradualmente hasta el noveno, con un pequeño incremento el último día. Este incremento del fitoplancton entre el quinto y séptimo día está muy relacionado con el incremento de clorofila *a* y con el consumo de nutrientes en los mismos días. Durante los tres primeros días muestreados solamente se pudieron reconocer formas aglutinadas y células muy pequeñas ($<3\mu\text{m}$) que no fue posible identificar por el método utilizado. A partir del cuarto y quinto día se encontraron formas alargadas ($5\text{-}8\mu\text{m}$ de diámetro) y se identificaron grupos de diatomeas como *Nitzschia* sp. Desde el sexto día fue posible identificar a otras diatomeas como *Nitzschia closterium*, *Thalassiotrix nitzschoides* y *Thalassiotrix fraunfeldii* y se reconocieron algunas formas de pequeños dinoflagelados sin teca. En el muestreo del séptimo día se identificó al dinoflagelado *Gymnodium* sp. como el género más abundante; con *Nitzschia closterium* y *Thalassiotrix nitzschoides* también abundantes. Esta proporción de los tres géneros continuó a

The chlorophyll *a* concentration was very low at the beginning of the experiment ($<0.2\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$), but went up from the second day and reached the maximum of $24.5\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ on the seventh day (Fig. 4a). The greatest increase in chlorophyll was of $15\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ between the sixth and the seventh day, although a considerable increase occurred in the chlorophyll concentration (of $6\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) from the fifth to the sixth day. There seems to be a difference of one day between the highest nutrients consumption rate (fifth to sixth day) and the highest production of chlorophyll (sixth to seventh day). The chlorophyll decreased from the sixth day and a gradual increase in the phaeophytin *a* concentration never exceeded the chlorophyll one throughout the experiment.

The phytoplankton abundance was very low during the first four days, but it reached $1\,700\,000$ cells per liter on the seventh day (Fig. 4b). The greatest increase of phytoplankton occurred from the fifth to the seventh day (with $700,000$ cells $\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$), diminished gradually until the ninth day and slightly increased on the last day. This increase in phytoplankton between the fifth and the seventh day is closely related to the increase of chlorophyll *a* and with the consumption of nutrients on the same days. During the first three days of sampling, only agglutinated forms, and very small cells ($<3\mu\text{m}$) which could not be identified by the method used, were recognized. From the fourth and the fifth day elongated forms were found ($5\text{-}8\mu\text{m}$ in diameter) and groups of diatoms such as *Nitzschia* sp. From the sixth day, it was possible to identify other diatoms such as *Nitzschia closterium*, *Thalassiotrix nitzschoides* and *Thalassiotrix fraunfeldii* and some forms of small dinoflagellates without thecae were recognized. In the seventh day of sampling, the dinoflagellate *Gymnodium* sp. was identified as the most abundant genus, with *Nitzschia closterium* and *Thalassiotrix nitzschoides* also abundant. This proportion of the three genera remained constant from the seventh day to the end of the experiment. In all the counted samples, the cells smaller than $20\mu\text{m}$ (nanoplankton) prevailed, except those

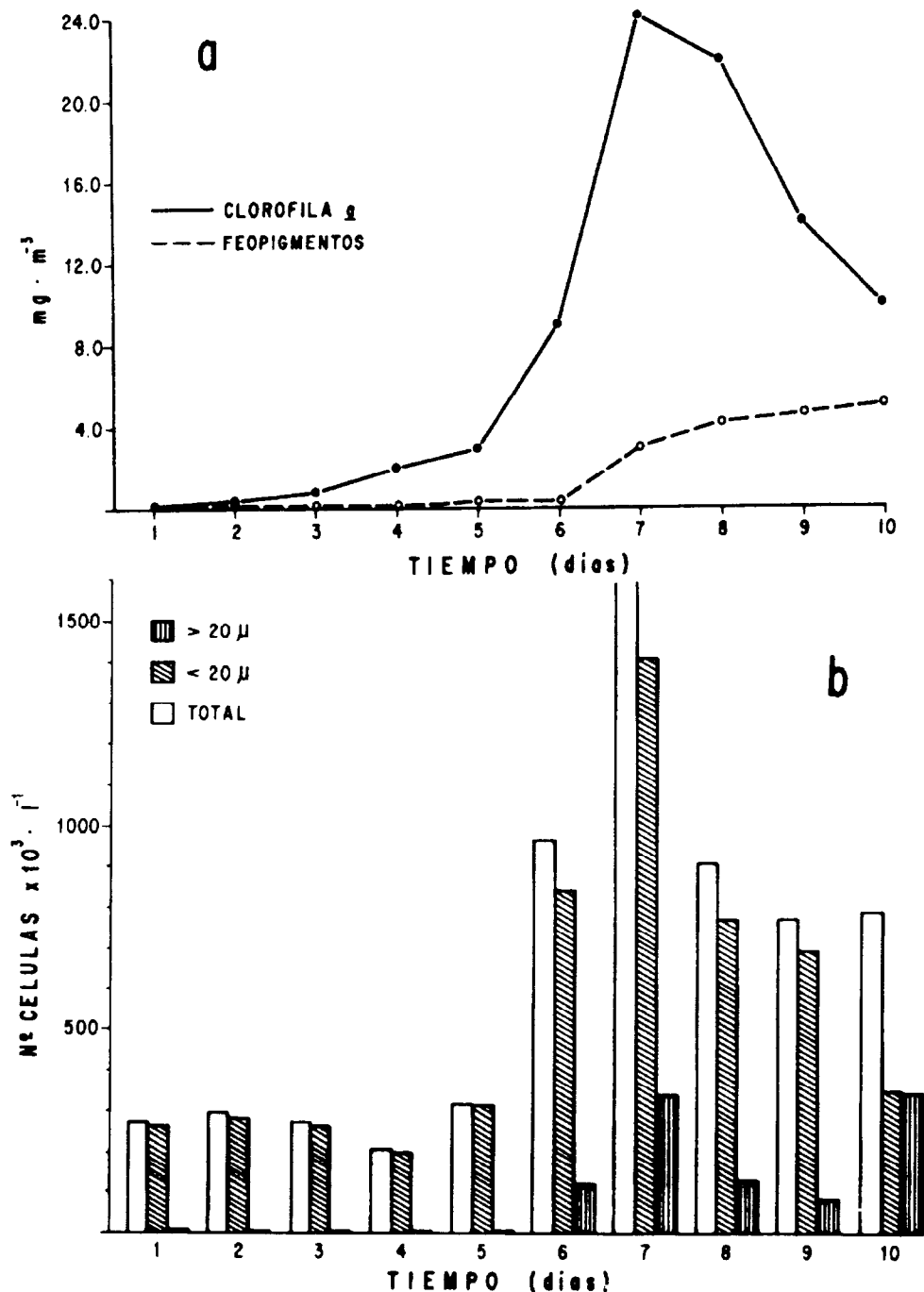


Figura 4. Variación en: (a) concentración de clorofila y feofitina a; (b) abundancia del fitoplancton, en el cultivo con EDTA.

Figure 4. Variation in (a) chlorophyll and phaeophytin a concentration; (b) phytoplankton abundance in the culture with EDTA.

partir del séptimo día hasta el final del experimento. En todas las muestras contadas predominaron las células menores de $20\mu\text{m}$ (nanoplankton), excepto en las del décimo día, donde las abundancias del nanoplankton y microplankton fueron aproximadamente iguales, sin tomar en cuenta las no detectadas por el método ($3\mu\text{m}$).

DISCUSION

El crecimiento del fitoplancton y la concentración de clorofila fueron muy diferentes en los experimentos sin EDTA y con EDTA. El máximo de clorofila en el cultivo con EDTA fue 45 veces mayor que el máximo sin EDTA, con una diferencia de $1\ 200\ 000$ células $\cdot\text{l}^{-1}$ entre ambos experimentos. Al parecer el principal efecto del EDTA es el hacer disponible la utilización de los metales necesarios para el crecimiento del fitoplancton, principalmente hierro, cobre y zinc (Lewin y Chen, 1971; Barber, 1973; Lewin y Chen, 1973; Anderson *et al.*, 1978). Un efecto secundario pero no menos importante del EDTA es la estabilización de la fracción soluble del hierro (ión ferroso) al evitar que pase a forma particulada, lo que dificultaría la incorporación por el fitoplancton (Lewin y Chen, 1971; Lewin y Chen, 1973).

Una actividad importante del EDTA es sobre la disminución del efecto de toxicidad de los metales traza asociados con agua de surgencias costeras. Knauer y Martín (1973) midieron altas concentraciones de metales durante fuertes eventos de surgencia en las costas de California y relacionaron el decremento de los metales con máximos de productividad primaria. Desafortunadamente no fue posible determinar las concentraciones de los metales traza en el experimento. En el caso de que la muestra colectada hubiese tenido altas concentraciones de metales como las reportadas para otras zonas de surgencias costeras, el papel de EDTA sería evitar la toxicidad sobre el fitoplancton. Esto se lleva a cabo por la formación de compuestos complejos del metal, los cuales son estables y no tóxicos (Barber, 1973).

Las concentraciones de los nutrientes en ambos cultivos fueron muy similares al final del experimento por lo que se esperaba una

of the tenth day in which the nanoplankton and macroplankton abundances were approximately equal, without considering those undetected by the method ($3\mu\text{m}$).

DISCUSSION

The phytoplankton growth and the chlorophyll concentration were very different in the experiments with and without EDTA. The chlorophyll maximum in the culture with EDTA was 45 times higher than the maximum without EDTA, with a difference of $1\ 200\ 000$ cells $\cdot\text{l}^{-1}$ between both experiments. It appears that the main effect of EDTA is to make available for use the metals necessary for the phytoplankton to grow, mainly iron, copper and zinc (Lewin and Chen, 1971; Barber, 1973; Lewin and Chen, 1973; Anderson *et al.*, 1978). A secondary effect, but not less important, of the EDTA is to stabilize the soluble fraction of iron (iron ion) when it prevents it from passing to a particle form, which would make the incorporation by the phytoplankton more difficult (Lewin and Chen, 1971; Lewin and Chen, 1973).

An important function of the EDTA is the decrease of trace metal toxicity associated with coastal upwellings water. Knauer and Martin (1973) measured high metal concentrations during strong upwelling events on the coasts of California and related the metal decrease with maxima of primary productivity. Unfortunately, it was not possible to determine the trace metal concentrations in the experiment. Should the collected sample have had high metal concentrations, such as those reported for other coastal upwelling zones, the function of the EDTA would be to prevent the toxicity on the phytoplankton. This can be done through the formation of complex metal compounds which are stable and non toxic (Barber, 1973).

The nutrient concentrations in both cultures were very similar at the end of the experiment, which leads us to expect a chlorophyll and phytoplankton production also similar in both cultures. The difference between phytoplankton and chlorophyll, as far as the nutrient consumption is concerned, was probably due to very small phytoplankton dominance in the culture without EDTA. The

producción de clorofila y fitoplancton también semejante en ambos cultivos. La diferencia entre fitoplancton y clorofila con relación al consumo de nutrientes se debió posiblemente a la dominancia de fitoplancton muy pequeño en el cultivo sin EDTA. Esto puede afectar el conteo de las células por el método utilizado, ya que no es posible identificar formas menores a $2\text{-}3\mu\text{m}$ de diámetro. En cuanto a la baja concentración de clorofila en el cultivo sin EDTA, se debió quizá a que estas células pequeñas tenían muy poca concentración de clorofila por unidad de células o que eran tan pequeñas ($<1\mu\text{m}$) que pasaron a través del filtro GF/C utilizado en la determinación de pigmentos. Durante el muestreo se tuvo la influencia del evento El Niño en aguas de Baja California (Torres-Moye y Alvarez-Borrego, 1985). Un efecto importante de este fenómeno en aguas costeras de la corriente de California fue en el incremento del nanoplancton (Torres-Moye y Alvarez-Borrego, 1987) y ultranoplancton (Putt y Prézelin, 1985) en relación al microfitoplancton. Esto pudo ser el factor principal para que predominaran las células menores de $20\mu\text{m}$ y no se tuviese un alto desarrollo del microfitoplancton en el agua muestreada.

El fitoplancton dentro del cultivo sin EDTA tuvo un desarrollo menor que con EDTA. Las especies fueron cualitativamente diferentes, y las diatomeas dominaron en ambos casos, con *Nitzschia* sp. y *Chaetoceros* sp. sin EDTA y *Nitzschia closterium*, *Thalassiotrix nitzschoides* y *Thalassiotrix fraunfeldii* en el cultivo con EDTA. Aunque el crecimiento sin EDTA fue muy diferente, es evidente que de cualquier forma hubo un desarrollo del fitoplancton, aún sin el quelante. Al parecer el fitoplancton libera productos metabólicos cuya función es análoga a la del EDTA y se cree que este mismo compuesto se encuentra en el zooplancton (Barber y Ryther, 1969). Estos autores han señalado que algunas diatomeas como *Nitzschia* sp. y *Chaetoceros* sp. tienen la particularidad de desarrollarse en medios no favorables pero ricos en nutrientes, modificando el medio y haciéndolo apropiado para el crecimiento del fitoplancton. Esto puede hacer que estas especies sean las primeras que se desarrollen en agua costera recién aflorada e inicien una posible sucesión fitoplanctónica.

counting of the cells by the method used can be in error, since it is impossible to identify forms smaller than $2\text{-}3\mu\text{m}$ of diameter. On the other hand, the chlorophyll concentration in the culture without EDTA was low perhaps because those small cells had a very small chlorophyll concentration per cell unit or because they were so small ($<1\mu\text{m}$) that they passed through the GF/C filter used to determine the pigments. The sampling was influenced by the El Niño event in the Baja California waters (Torres-Moye and Alvarez-Borrego, 1985). An important effect of this phenomenon in coastal waters of the Current of California was the increase of nanoplankton (Torres-Moye and Alvarez-Borrego, 1987) and ultranoplankton (Putt and Prézelin, 1985). This might have been the main reason why the cells smaller than $20\mu\text{m}$ prevailed and why the high microphytoplankton development did not occur in the sampled water.

The phytoplankton in the culture without EDTA developed more poorly than with EDTA. The species were qualitatively different and the diatoms dominated in both cases: *Nitzschia* sp. and *Chaetoceros* sp. without EDTA and *Nitzschia closterium*, *Thalassiotrix nitzschoides* and *Thalassiotrix fraunfeldii* in the culture with EDTA. Although the growth without EDTA was very different, it is clear that there has been a development of the phytoplankton anyway, even without the chelate. It appears that the phytoplankton liberate metabolic products whose function is similar to that of the EDTA and it is believed that this very compound is found in the zooplankton (Barber and Ryther, 1969). These authors indicated that some diatoms such as *Nitzschia* sp. and *Chaetoceros* sp. have this ability of being able to develop in unfavorable media, but rich in nutrients, modifying the environment and adjusting it for the growth of the phytoplankton. This might indicate that these species are the first ones to develop in recently upwelled coastal water and start a possible phytoplanktonic succession. The dominance of the species in coastal upwelling waters will depend on their ability to use the medium but also on the latent forms (spores and cysts) present in the recently upwelled water. It is believed that the diatoms spores

La dominancia de las especies en aguas de surgencias costeras dependerá de su facultad para aprovechar el medio, pero también de las formas en reposo (esporas y cistos) presentes en el agua recién aflorada. Se cree que las esporas de diatomeas y los cistos de dinoflagelados son un mecanismo potencial de sobrevivencia y dispersión del fitoplancton (Hargraves y French, 1975; French y Hargraves, 1980; Balch *et al.*, 1983; Anderson *et al.*, 1985). *Chaetoceros* sp. es una de las especies que más se ha estudiado en relación con la producción y abundancia de esporas (Hargraves, 1979). Además se han hecho experimentos de crecimiento de *Chaetoceros* sp. y *Gymnodinium* sp. simulando condiciones de afloramiento (Dodson y Thomas, 1977), debido a reportes sobre la abundancia de estos géneros en áreas de surgencias costeras.

Al parecer se presentó una pequeña sucesión fitoplanctónica dentro del cultivo con EDTA. Al inicio sólo fue posible identificar formas aglutinadas y de tamaño muy pequeño; tal vez algunas de ellas fueron destruídas por el preservativo utilizado. Posteriormente a partir del cuarto y quinto día se identificaron algunas diatomeas (*Nitzschia* sp. y *Thalassiotrix* sp.) y a partir del sexto y séptimo día empezaron a aparecer dinoflagelados, cuando la concentración de nutrientes era muy baja ($0.2\mu\text{M PO}_4$; $1.7\mu\text{M NO}_3$; $0.1\mu\text{M NO}_2$ y $14.8\mu\text{M SiO}_2$). El dinoflagelado *Gymnodinium* sp. fue el dominante en los últimos días del experimento. Se ha indicado que este dinoflagelado es uno de los más abundantes en estudios de surgencias costeras en Baja California (Packard *et al.*, 1978; Estrada y Blasco, 1979). Debido a que no se pudo identificar al fitoplancton durante los tres primeros días del cultivo, solamente es posible inferir que había formas en reposo del fitoplancton (esporas y cistos), ya que éste se desarrolló en los recipientes y sólo al final del experimento fue identificable. Las formas en reposo presentes y las condiciones ambientales serán los factores más importantes para que una especie o grupo domine sobre otros, o para que exista sucesión fitoplanctónica en aguas costeras influenciadas por afloramientos.

Durante la colecta de la muestra se presentó un evento de "El Niño", el cual afectó

and the dinoflagellates cysts are a potential mechanism of survival and dispersion of phytoplankton (Hargraves and French, 1975; French and Hargraves, 1980; Balch *et al.*, 1983; Anderson *et al.*, 1985). *Chaetoceros* sp. is one of the most studied species as to the spore production and abundance (Hargraves, 1979). Besides, experiments on *Chaetoceros* sp. and *Gymnodinium* sp. growth have been carried out, simulating upwelling conditions (Dodson and Thomas, 1977), because of the reports on the abundance of these genera in coastal upwelling areas.

A small phytoplanktonic succession apparently occurred in the culture with EDTA. At the beginning, it was possible to identify only agglutinated and small forms; perhaps some of them were destroyed by the preservative we used. Later, from the fourth and fifth day, some diatoms (*Nitzschia* sp. and *Thalassiotrix* sp.) were identified and from the sixth and seventh day dinoflagellates began to appear, when the nutrient concentrations was very low ($0.2\mu\text{M PO}_4$; $1.7\mu\text{M NO}_3$; $0.1\mu\text{M NO}_2$ and $14.8\mu\text{M SiO}_2$). The dinoflagellate *Gymnodinium* sp. was dominant in the last days of the experiment. It was observed that this dinoflagellate is one of the most abundant in studies of coastal upwellings in Baja California (Packard *et al.*, 1978; Estrada and Blasco, 1979). Because the phytoplankton could not be identified during the first three days, it is only possible to infer that there were latent forms of phytoplankton (spores and cysts), since this one developed in the containers and could be identified only at the end of the experiment. The latent forms and the environmental conditions will be the most important factors for a species or a group to dominate others, or for a phytoplanktonic succession to occur in coastal waters influenced by the upwelling.

During the sampling, an "El Niño" event took place and affected the northwest coast of Baja California (Torres-Moye and Alvarez-Borrego, 1985). That is why the initial concentrations of the nutrients sampled at a depth of 50m were not as high as those reported by Lara-Lara *et al.* (1980) and Millán-Núñez *et al.* (1982) on the surface of a

la costa noroccidental de Baja California (Torres-Moye y Alvarez-Borrego, 1985). Por ello las concentraciones iniciales de los nutrientes muestreados a 50m de profundidad no fueron tan altas como las reportadas por Lara-Lara *et al.* (1980) y Millán-Núñez *et al.* (1982) en la superficie de la boca de Bahía San Quintín durante un evento de surgencia. Las concentraciones iniciales de los nutrientes fueron más altas que las medidas en la superficie fuera de Bahía San Quintín, durante un evento de surgencia con condiciones de "El Niño", por Torres-Moye y Alvarez-Borrego (1985). Parece que se presenta un hundimiento de la nutriclina asociada con "El Niño" y aflora agua de la misma profundidad que en condiciones normales o quizá aflora agua de menor profundidad con baja concentración de nutrientes.

Un problema en la interpretación de los resultados generados por experimentos en depósitos cerrados es el efecto que pueden tener las bacterias, principalmente en las paredes de los recipientes. Morris *et al.* (1985), en un experimento similar al de este trabajo, encontraron un pequeño incremento de bacterias entre el tercero y cuarto día de cultivo, con un crecimiento mucho mayor dos días después de finalizar el florecimiento del fitoplancton. En ambos casos este aumento de bacterias no tuvo un efecto directo sobre la concentración de nutrientes (NO_3 , NH_4 , PO_4 , SiO_2). Estos autores observaron también muy poca colonización de bacterias en la superficie de los depósitos utilizados en su experimento.

No es recomendable extrapolar directamente los resultados del experimento al medio natural; sin embargo, es posible destacar algunas implicaciones ecológicas derivadas de los cultivos encerrados. Bajo condiciones apropiadas de irradiancia, temperatura, nutrientes y quelante orgánicos se esperaba una máxima producción de clorofila y fitoplancton aproximadamente entre seis a siete días después de aflorar el agua. Morris *et al.* (1983) y Morris *et al.* (1985) reportaron en un experimento similar al presentado aquí un florecimiento de diatomeas seis a siete días después de iniciado su cultivo. Lara-Lara *et al.* (1980) y Millán-Núñez *et al.* (1982) encontraron para la superficie de la boca de Bahía San Quintín,

mouth of Bahía San Quintín during an upwelling event. The initial concentrations of the nutrients were higher than those measured on the surface of Bahía San Quintín during an upwelling event with "El Niño" conditions by Torres-Moye and Alvarez-Borrego (1985). It seems that there is a sinking of the nutricline associated with "El Niño" upwelled water from the same depth as under normal conditions, or perhaps water upwelled from a lesser depth with low nutrient concentrations.

A problem in the interpretation of the results produced by the experiments in closed containers is the effect the bacteria may have, mainly on the walls of the containers. Morris *et al.* (1985), in an experiment similar to the present one, found a small increase of bacteria between the third and the fourth day of the culture, with a much greater increase two days after the phytoplankton. In both cases this increase of bacteria did not have a direct effect on the nutrient concentrations (NO_3 , NH_4 , PO_4 , SiO_2). These authors also observed very little bacteria colonization on the surface of the containers used in the experiment.

It is not wise to extrapolate the results of the experiment directly to the natural medium; however, it is possible to indicate some ecological implications derived from the closed cultures. Under adequate conditions of irradiance, temperature, nutrients and organic chelates, a maximum of phytoplankton and chlorophyll production would be expected between six to seven days after the water upwelled. Morris *et al.* (1980) and Morris *et al.* (1985) reported in an experiment similar to the one presented here a diatom bloom six to seven days after the culture started. Lara-Lara *et al.* (1980) and Millán-Núñez *et al.* (1982) found, for the surface of the Bahía San Quintín mouth, that the maxima of chlorophyll and primary productivity occurred seven to eight days after an upwelling event had been recorded.

If you consider that the average vertical speed of the upwelled water is of 10m.d^{-1} ($\sim 10^2\text{cm.s}^{-1}$), a characteristic of the coastal upwellings in Baja California (Walsh *et al.*, 1974; Walsh *et al.*, 1977), and that the water comes from a depth of 40 to 60m, then the

que los máximos de clorofila y productividad primaria ocurrieron siete y ocho días después de registrado un evento de surgencia.

Si se parte de una velocidad vertical promedio del agua de afloramiento de $10\text{m}\cdot\text{d}^{-1}$ ($\sim 10^{-2}\text{cm}\cdot\text{seg}^{-1}$) como característica de las surgencias costeras en Baja California (Walsh *et al.*, 1974; Walsh *et al.*, 1977) y que el agua proviene de 40 a 60m de profundidad (Walsh *et al.*, 1974; García Córdoba, 1983), entonces el máximo de clorofila y fitoplancton y el mínimo de la concentración de nutrientes se encontrará en la superficie entre diez a trece días después de que se presente un viento favorable para el afloramiento. Este tiempo parece ser suficiente para que se desarrollen las formas en reposo del fitoplancton y/o para que el agua se acondicione de acuerdo con lo propuesto por Barber y Ryther (1969). Lo anterior sería cierto sólo bajo las condiciones arriba propuestas y sin considerar otros procesos que afectan al fitoplancton, como la dispersión por procesos físicos, hundimiento y pastoreo por zooplancton.

Al inicio de un evento de surgencia frente a la costa de Bahía San Quintín se esperarían una baja concentración de clorofila y altas concentraciones de nutrientes, tal y como ha sido reportado en algunos trabajos (Lara-Lara *et al.*, 1980; Millán-Núñez *et al.*, 1982; Torres-Moye y Alvarez-Borrego, 1985). Bajo condiciones iniciales dominaría el nanoplancton ($<5\mu$) para dar paso a las diatomeas y después a los dinoflagelados. Esto ha sido reportado por Lara-Lara *et al.* (1980) para la boca de Bahía San Quintín, durante la secuencia de intensificación y relajamiento de un evento de surgencia. Sólo bajo condiciones muy particulares se podría encontrar un máximo de clorofila como el medido en este experimento ($24\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$). Valdez Holguín (comunicación personal) midió concentraciones de clorofila subsuperficial de $25\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ durante un estudio de surgencias costeras 30km al norte de nuestro punto de muestreo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Guillermo Torres-Moye, Juan Sidón y Leonardo Torres por su ayuda durante el muestreo y experimentación en el

maximum of chlorophyll and phytoplankton and the minimum of the nutrient concentrations will be found on the surface between ten to thirteen days after a favorable wind upwelling occurs. This period of time seems to be sufficient for the latent forms of phytoplankton to develop and/or for the water to get conditioned according to what Barber and Ryther (1969) proposed. This would be true only under the above mentioned conditions and without considering other processes which affect the phytoplankton, such as the spreading out of physical processes, sinking and grazing by zooplankton.

At the beginning of an upwelling event in front of the coast of Bahía San Quintín, one would expect a low chlorophyll concentration and high nutrient concentrations, as can be found in some reports (Lara-Lara *et al.*, 1980; Millán-Núñez *et al.*, 1982; Torres-Moye and Alvarez-Borrego, 1985). Under initial conditions, the nanoplankton ($<5\mu$) would dominate, then the diatoms, and after them the dinoflagellates. This has been reported by Lara-Lara *et al.* (1980) for the mouth of Bahía San Quintín during the intensification and relaxation sequence. Only under very particular conditions, one could find a maximum of chlorophyll like the one measured in this experiment ($24\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$). Valdez Holguín (personal communication) measured subsurface chlorophyll concentrations of $25\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$ during a study of coastal upwellings 30km north of our sampling point.

ACKNOWLEDGMENTS

We are thankful to Guillermo Torres-Moye, Juan Sidón and Leonardo Torres for their help during the sampling and experiment on the field as well as to Elsie Millán de Alvarez and Sila Nájera de Muñoz for their helpful collaboration in the analysis of nutrients and phytoplankton.

Katarzyna Michejda translated this paper into English.

campo y a Elsie Millán de Alvarez y Sila Nájera de Muñoz por la valiosa colaboración en los análisis de nutrientes y fitoplancton.

LITERATURA CITADA

Anderson, D.M., Lively, J.J., Reardon, E.M. and Price, C.A. (1985) Sinking Characteristics of Dinoflagellate Cysts. *Limnol. Oceanogr.* 30: 1000-1009.

Anderson, M.A., Morel, F.M.M. and Guillard, R.R.L. (1978) Growth Limitation of a Coastal Diatom by Low Zinc Ion Activity. *Nature* 276: 70-71.

Alvarez-Borrego, J. and Alvarez-Borrego, S. (1982) Temporal and Spatial Variability of Temperature in Two Coastal Lagoons. *CalCOFI, Rep.*, XXIII:188-197.

Balch, W.M., Reid, P.C. and Surrey-Gent, S.C. (1983) Spatial and Temporal Variability of Dinoflagellate Cyst Abundance in a Tidal Estuary. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40:244-261.

Barber, R.T. (1973) Organic Ligands and Phytoplankton Growth in Nutrient-Rich Seawater. In: Phillip C. Singer (ed.) *Trace Metals and Metal-Organic Interactions in Natural Waters*. Ann Arbor Science Publishers. pp 321-338.

Barber, R.T., Dugdale, R.C., MacIsaac J.J. and Smith, R.L. (1971) Variations in Phytoplankton Growth Associated with the Source and Conditioning of Upwelling Water. *Inv. Pesq.* 35: 171-193.

Barber, R.T. and Ryther, J.H. (1969) Organic Chelators: Factors Affecting Primary Production in the Cromwell Current Upwelling. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 3:191-199.

Boje, R. and Tomczak, M. (1978) Ecosystem Analysis and the Definition of Boundaries in Upwelling Regions. In: Boje, R. and Tomczak, M. (eds.) *Upwelling Ecosystems*. Springer-Verlag, New York. pp. 1-11.

Dodson, A.N. and Thomas, W.H. (1977) Marine Phytoplankton Growth and Survival Under Simulated Upwelling and Oligotrophic Conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 26:153-161.

Elder, L. (1979) *Recommendations for Marine Biological Studies in the Baltic Sea: Phytoplankton and Chlorophyll*. National Swedish Environ. Prot. Bd.

Estrada, M. and Blasco, D. (1979) Two Places of the Phytoplankton Community in the Baja California Upwelling. *Limnol. Oceanogr.* 24:1065-1080.

French, F.W. and Hargraves, P.E. (1980) Physiological Characteristics of Plankton Diatom Resting Spores. *Mar. Biol. Lett.* 1:185-195.

García-Córdoba, J. (1983) *Variaciones hidrográficas y eventos de surgencia frente a Punta Colonet, BC en julio de 1980*. Tesis profesional. UABC. 116pp.

Hargraves, P.E. (1979) Studies on marine plankton diatoms. IV. Morphology of *Chaetoceros* resting spores. *Beih. Nova Hedw.* 64:99-120.

Hargraves, P.E. and French, F. (1975) Observations on the survival of diatom resting spores. *Beih. Nova Hedw.* 53:229-238.

Holm-Hansen, O., Lorenzen, C.J., Holmes, R.W. and Strickland, J.D.H. (1965) Fluorometric Determination of Chlorophyll. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.* 30:3-15.

Knauer, G.A. and Martin, J.H. (1973) Seasonal Variations of Cadmium, Copper, Manganese, Lead, and Zinc in Water Phytoplankton in Monterey Bay, California. *Limnol. Oceanogr.* 18:597-604.

Lara-Lara, J.R., Alvarez-Borrego, S. and Small, L.F. (1980) Variability and Tidal Exchange of Ecological Properties in a Coastal Lagoon. *Est. Coast. Mar. Sci.* 11:613-637.

Lewin, J. and Chen, C.H. (1973) Changes in the Concentration of Soluble and Particulate Iron in Seawater Enclosed in Containers. *Limnol. Oceanogr.* 18:590-596.

Millán-Núñez, R., Alvarez-Borrego, S. and Nelson, D.M. (1982) Effects of Physical Phenomena on the Distribution of Nutrients and Phytoplankton Productivity in a Coastal Lagoon. *Est. Coast. Shelfr. Sci.* 15:317-335.

- Morris, R.J., McCarthey, M.J. and Robinson, G.A. (1983) Studies of a Spring Phytoplankton Bloom in an Enclosed Experimental Ecosystem. I. Biochemical Changes in Relation to the Nutrient Chemistry of Water. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 70:249-262.
- Morris, R.J., McCarthey, M.J., Joint, I.R. and Robinson, G.A. (1985) Further Studies of a Spring Phytoplankton Bloom in an Enclosed Experimental Ecosystem. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 86:151-170.
- Packard, T.T., Blasco, D. and Barber, R.T. (1978) *Mesodinium rubrum* in the Baja California Upwelling System. In: Boje, R. and Tomczak, M. (eds.) *Upwelling Ecosystems*. Springer-Verlag, New York. pp. 74-89.
- Provasoli, L., McLaughlin, J.J.A. and Droop, M.R. (1957) The Development of Artificial Media for Marine Algae. *Archiv für Mikrobiol.* Bd. 25:392-428.
- Putt, M. and Prézelin, B.B. (1985) Observations of Diel Patterns of Photosynthesis in Cyanobacteria and Nanoplankton in the Santa Barbara Channel during "El Niño". *J. Plankton Res.*, 7:779-790.
- Strickland, J.D.H. and Parsons, T.R. (1968) *A Practical Handbook of Seawater Analysis*. Bulletin 167. Fisheries Research Board Canada. 311 pp.
- Torres-Moye, G. y Alvarez-Borrego, S. (1985) Efectos de El Niño en los nutrientes y el fitoplancton de verano de 1983, en aguas costeras de Baja California occidental. *Ciencias Marinas* 11:107-113.
- Torres-Moye, G. and Alvarez-Borrego, S. (1987) The 1984 "El Niño" Effects on the Summer Phytoplankton of a Baja California upwelling zone. *J. Geophys. Res.* (en prensa).
- Utermöl, H. (1958) Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton methodik. *Mitt. Int. Verein. Theor. Angew. Limnol.* 9. 38 pp.
- Walsh, J.J., Kelley, J.C., Whitedge, T.E., MacIssac J.J. and Huntsman, S.A. (1974) Spin-up of the Baja California Upwelling Ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* 19:553-572.
- Walsh, J.J., Whitedge, T.E., Kelley, J.C., Hunstman, S.A. and Pillsbury, R.D. (1977) Further Transition States of the Baja California Upwelling Ecosystem. *Limnol. Oceanogr.* 22:264-280.