

**RELACION FOTOSINTESIS-IRRADIANCIA DE FRACCIONES
DE TAMAÑO DEL FITOPLANCTON DE VERANO DE UNA LAGUNA
COSTERA DEL NOROESTE DE BAJA CALIFORNIA**

**PHOTOSYNTHESIS-IRRADIANCE RELATIONSHIP OF SUMMER
PHYTOPLANKTON SIZE FRACTION OF A NORTHWESTERN
BAJA CALIFORNIA COASTAL LAGOON**

Ivonne Abrajan Villaseñor¹
Saúl Alvarez Borrego

División de Oceanología
Centro de Investigación Científica y de
Educación Superior de Ensenada
Espinoza 843
Ensenada, Baja California, México

¹Domicilio Actual: CIQRO
Centro de Investigación de Quintana Roo
Cancún, Q. Roo, México

Abrajan-Villaseñor Ivonne y Alvarez-Borrego, S.-Relación fotosíntesis-irradiancia de fracciones de tamaños del fitoplancton de verano de una laguna costera del noroeste de Baja California. Photosynthesis-Irradiance Relationship of Summer Phytoplankton Size Fractions of a Northwestern Baja California Coastal Lagoon. *Ciencias Marinas*; 13(3): 49-62 1987.

RESUMEN

Del 18 al 27 de septiembre de 1985, generamos curvas fotosíntesis-irradiancia (P-I) del fitoplancton total y dos fracciones de tamaño (<8µm y >8µm), diaria y alternadamente, para dos localizaciones en el Estero de Punta Banda, la boca y el extremo interno. En general, hubo grandes variaciones de día a día de las variables ambientales y de la relación P-I. Las concentraciones de nutrientes no fueron limitantes para la fotosíntesis; el máximo valor de NO₃ fue 13µm. Bajas T°C's y altos nutrientes indican que, durante nuestro período de muestreo, había en la laguna aguas de surgencia de la zona oceánica adyacente; estas aguas recién surgidas fueron transportadas al Estero por corrientes costeras y de marea. La abundancia de nanoplancton fue mayor que la de microplancton en ambas localizaciones. En la boca, ~75% de la productividad total correspondió a la fracción <8µm. La fraccionación por tamaños se hizo sólo una vez para las muestras del extremo interno, porque el alto contenido de materia en suspensión colmataba los filtros; y en esa ocasión se presentó una alta abundancia de diatomeas bentónicas penadas, removidas del fondo por turbulencia, y que causó una productividad del microplancton más alta que la del nanoplancton. La mayoría de las muestras tuvo fotoinhibición a altas irradiancias. La irradiancia óptima tuvo grandes variaciones, con un rango de 20-80 W.m⁻². La productividad primaria simulada *in situ*, de mediodía, fluctuó entre la correspondiente a la irradiancia óptima y el 40% de ella. Variables como la fotosíntesis máxima, en el óptimo de luz, y la abundancia del fitoplancton, no mostraron una correlación con las variables ambientales; su variación se debió principalmente a la distribución en forma de manchas, a la advección por corrientes de marea y a la turbulencia.

ABSTRACT

During September 18-27, 1985, we generated photosynthesis-irradiance (P-I) curves for total phytoplankton and two size fractions ($<8\mu\text{m}$ and $>8\mu\text{m}$), daily and alternately for two locations of Estero de Punta Banda, the mouth and the internal extreme. In general, there were large day-to-day variations of environmental variables and the P-I relationship. Nutrient concentrations were not limiting to photosynthesis; maximum NO_3 value was $13\mu\text{m}$. Low T°C 's and high nutrients indicate that, during our sampling period, there were recently upwelled waters in the lagoon; these upwelled waters were brought from the adjacent oceanic area by coastal and tidal currents. Nannoplankton abundance was greater than that of netplankton for both locations. At the mouth, $\sim 75\%$ of total productivity corresponded to the $<8\mu\text{m}$ fraction. Size fractionation was only done once for samples from the internal extreme, because high content of suspended matter clogged the filters; in that occasion a large abundance of benthic pennate diatoms, removed from the bottom by turbulence, caused a netplankton productivity larger than that of nannoplankton. Most samples showed photoinhibition at high irradiances. Optimum irradiance had large variations, in the range $20\text{-}80\text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$. Simulated *in situ* primary productivity at noon fluctuated between the one at optimum irradiance and 40% of it. Variables such as maximum photosynthesis at optimum irradiance, and phytoplankton abundance, did not show a correlation with environmental variables; their variation was mainly due to a patchy distribution, advection by tidal currents and turbulence.

INTRODUCCION

Las fracciones de tamaño del fitoplancton han recibido mucha atención debido a la influencia potencial del tamaño de las células sobre la respuesta de las poblaciones de fitoplancton a su medio ambiente, y la influencia del tamaño de las partículas en la dinámica de la cadena alimenticia y las pesquerías (Malone, 1980; y otros citados por él). De acuerdo con Malone (1980), el estudio de las fracciones de tamaño del fitoplancton se basa en tres hipótesis: 1) La razón área/volumen (A/V) característica de las células afecta la respuesta de crecimiento del fitoplancton con relación al medio ambiente; 2) el tamaño de las células o colonias afecta el tiempo de residencia del fitoplancton en la zona eufótica y su proximidad a las aportaciones de nutrientes a la zona eufótica; 3) el entender las variaciones de la biomasa de las fracciones de tamaño del fitoplancton, que dependen del tiempo y del espacio, provee una base teórica conveniente y sólida para evaluar el significado ecológico y evolutivo de características estructurales (v.g.: movilidad, forma celular y volumen del protoplasma).

Antes de este trabajo, no se habían realizado estudios de la productividad primaria de fracciones de tamaño del fitoplancton

INTRODUCTION

Phytoplankton size fractions have received much attention because of the potential influence of cell size on the response of phytoplankton populations to their environment, and the influence of particle size on food-chain dynamics and fisheries (Malone, 1980; and others cited therein). According to Malone (1980), the study of phytoplankton size fractions is based on three hypotheses: 1) The surface area/volume (A/V) characteristic of cells influences the growth response of phytoplankton to their environment; 2) Cell-or colony size influences the residence time of phytoplankton in the euphotic zone and their proximity to nutrient inputs to the euphotic zone; and 3) and understanding of time-and space-dependent variations in the biomass of phytoplankton size fractions provides a convenient and theoretically sound framework for evaluating the ecological and evolutionary significance of structural characteristics other than size (e.g. motility, cell shape and plasma volume).

There has been no previous study of the primary productivity of phytoplankton size fractions of mexican coastal waters, and its relation with environmental variables. Total phytoplankton primary productivity time series have been generated for San Quintín Bay

de aguas costeras mexicanas y su relación con variables del medio ambiente. Se han generado series de tiempo de productividad del fitoplancton total para Bahía San Quintín y el Estero de Punta Banda, dos lagunas costeras del noroeste de Baja California (Lara Lara, *et al.*, 1980; Millán Nuñez *et al.*, 1981 y Millán Nuñez *et al.*, 1982). Silva Cota y Alvarez Borrego (env. para publ.) generaron series de tiempo de la relación fotosíntesis-irradiancia (P-I) del fitoplancton total de la Bahía de San Quintín. El propósito del presente trabajo fue el generar series de tiempo de diez días de la relación P-I de fracciones de tamaño del fitoplancton ($>8\mu\text{m}$ y $<8\mu\text{m}$) de dos localizaciones en el Estero de Punta Banda, la boca y el extremo interno; y la contribución de estas fracciones de tamaño a la productividad primaria.

AREA DE ESTUDIO

El Estero de Punta Banda es una laguna costera localizada entre $31^{\circ}41' - 31^{\circ}47'N$, y $116^{\circ}36' - 116^{\circ}40'W$, cerca de Ensenada. La laguna está en el extremo sureste de la Bahía de Todos Santos, su boca está $\sim 13\text{km}$ del océano abierto, el área de surgencias frente a Punta Banda. La laguna tiene forma de L, con un brazo corto de $\sim 3\text{km}$ y un brazo largo de $\sim 7.5\text{km}$. Tiene una sola entrada permanente en el extremo del brazo largo. Tiene una área de $\sim 3.6\text{km}^2$ en marea baja y $\sim 11.6\text{km}^2$ en marea alta. El ancho promedio de la laguna es $\sim 345\text{m}$ en marea baja y $\sim 1100\text{m}$ en marea alta (Pritchard *et al.*, 1978). Hay dos arroyos que aportan agua dulce a la laguna únicamente durante los días lluviosos; sin embargo, en general existen gradientes de salinidad con los valores aumentando de la boca al extremo interno, debido al exceso de evaporación en la laguna. Las mareas vivas tienen $>2\text{m}$ de amplitud; la mezcla por corrientes de mareas es fuerte. Alvarez Borrego y Alvarez Borrego (1982) indicaron que las aguas de surgencias de la zona frente a Punta Banda son transportadas algunas veces por corrientes costeras al área frente a la boca del estero de Punta Banda, y luego son transportadas a su interior por corrientes de marea.

and Estero de Punta Banda, two coastal lagoons of northwestern Baja California (Lara-Lara *et al.*, 1980; Millán-Núñez *et al.*, 1981; and Millán-Núñez *et al.*, 1982). Silva-Cota and Alvarez-Borrego (subm. for publ.) generated photosynthesis-irradiance (P-I) relationship time series of total phytoplankton of San Quintín Bay. The purpose of the present work was to generate ten-day time series of the P-I relationship of phytoplankton size fractions ($>8\mu\text{m}$ and $<8\mu\text{m}$) from the locations in Estero de Punta Banda, the mouth and the internal extreme; and the contribution of these size fractions to primary productivity.

STUDY AREA

Estero de Punta Banda is a coastal lagoon located between $31^{\circ}41' - 31^{\circ}47'N$, and $116^{\circ}36' - 116^{\circ}40'W$, near Ensenada. The lagoon is at the southeastern extreme of Todos Santos Bay, its mouth is at $\sim 13\text{km}$ from the open ocean, the upwelling area off Punta Banda. The lagoon is L shaped, with a short arm of $\sim 3\text{km}$, and a long arm of $\sim 7.5\text{km}$. It has a single entrance at the extreme of the long arm. It has an area of $\sim 3.6\text{km}^2$ at low tide and 11.6km^2 at high tide. The average width of the lagoon is $\sim 345\text{m}$ at low tide and $\sim 1100\text{m}$ at high tide (Pritchard *et al.*, 1978). There are two streams that input fresh water to the lagoon only during rainy days; however, in general, there are salinity gradients with values increasing from the mouth to the internal extreme, due to excess evaporation in the lagoon. Spring tides have $>2\text{m}$ amplitude; tidal mixing strong. Alvarez-Borrego and Alvarez-Borrego (1982) indicated that upwelled water, from off Punta Banda, is sometimes transported by coastal currents to the area off the mouth of Estero de Punta Banda, and then it is transported to its interior by tidal currents. With one year time series (May 1979 - May 1980), these latter authors registered highest temperatures in the lagoon during September, with still high solar radiation and relatively weak upwelling processes in the adjacent oceanic area. Millán-Núñez *et al.* (1981) generated time series in September, 1979, and reported surface phytoplankton productivity in the range $2-60\text{ mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$, for the mouth and the L vertex and dominant diatoms abundances for both locations.

Con series de tiempo de un año para mayo de 1979 a mayo de 1980, estos últimos autores registraron las más altas temperaturas del Estero durante septiembre, cuando todavía había alta radiación solar y los procesos de surgencias eran relativamente débiles en el área oceánica adyacente. Millán Núñez *et al.* (1981) generaron series de tiempo en septiembre de 1979 y reportaron productividades del fitoplancton superficial en el intervalo de 2 a $60\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$, para la boca y para el vértice de la L; y abundancia dominante de diatomeas para ambas localizaciones.

METODOS

Del 18 al 27 de septiembre de 1985 generamos series de tiempo de variables ambientales y abundancia de fitoplancton para dos localizaciones en el Estero de Punta Banda, la boca y el vértice de la L ($31^{\circ}46.3'N$, $116^{\circ}37.3'O$; y $31^{\circ}42.8'N$, $116^{\circ}38.6'O$). También realizamos experimentos diarios para generar curvas P-I de fracciones de tamaño del fitoplancton. Cada localización fue muestreada alternadamente, una vez cada tercer día, y únicamente se muestreó agua superficial. El muestreo se hizo ~08:30. La temperatura ($T^{\circ}C$) se midió con un termómetro de cubeta. Se tomaron lecturas del disco de Secchi. Se utilizó una botella Van-Dorn para coleccionar muestras de oxígeno (O_2), tomando tres réplicas cada vez. Estas muestras se fijaron a bordo. Con una cubeta se muestreó agua superficial para los experimentos de incubación con ^{14}C , el análisis de salinidad (S°/oo), nutrientes y abundancia de fitoplancton. Esta agua se vació a un recipiente de plástico de 20 l, filtrada a través de una red de malla de $200\mu\text{m}$ para eliminar el macrozooplancton. El recipiente se cubrió con una pieza de tela opaca y húmeda y se transportó al laboratorio en Ensenada (~16km).

Las muestras de nutrientes (NO_3+NO_2 , PO_4 y S_iO_2) se analizaron con un espectrómetro Bauch & Lomb 210 UV; la S°/oo se midió con un salinómetro Beckman; y la abundancia del fitoplancton se determinó mediante la técnica Utermöhl (1958). El O_2 se analizó mediante la técnica microWinkler, y el % de saturación de O_2 (% sat O_2) se calculó usando el nomograma de Gilbert *et al.* (1967) para la solubilidad de O_2 .

METHOD

During September 18-27, 1985, we generated environmental variables and phytoplankton abundance time series, for two locations in Estero de Punta Banda, the mouth and the L vertex ($31^{\circ}46.3'N$, $116^{\circ}37.3'W$; and $31^{\circ}42.8'N$, $116^{\circ}38.6'W$). We also performed daily experiments to generate P-I curves of phytoplankton size fractions. We sampled alternated, once every other day from each location, only surface water. Sampling was done at ~08:30. Temperature ($T^{\circ}C$) was measured with a bucket thermometer. Secchi disk readings were taken. A Van-Dorn bottle was used for oxygen (O_2) samples (three replicate samples were taken each time), which were fixed on board. Water was sampled with a bucket for ^{14}C incubation experiments, and analysis of salinity (S°/oo), nutrients and phytoplankton abundance. This water was pured into a 20 l plastic container, filtered through a $200\mu\text{m}$ pore net to eliminate macrozooplankton. The container was covered with a wet and opaque piece of cloth and transported to the laboratory in Ensenada (~16km).

Nutrient (NO_3+NO_2 , PO_4 and S_iO_2) samples were analyzed with a Bauch & Lomb 210 UV spectrophotometer; S°/oo was measured with a Beckman salinometer, and phytoplankton abundance was determined by the Utermöhl (1958) technique. O_2 was analyzed by the microWinkler technique, and O_2 percent saturation ($O_2\%$ sat) was calculated using Gilbert *et al.*'s (1967) nomogram for O_2 solubility.

For each day's ^{14}C incubation experiment, seventy two 125ml clear glass bottles were filled with water; each bottle was inoculated with one μCi of ^{14}C basically following the method of Steemann-Nielsen (1952). Samples were incubated in sunlight, at each of eight irradiances: 96, 64, 45, 17.5, 7, 4.3, 2.3 and 1.8% of incident irradiance. Nine replicate samples were incubated at each of the irradiances. The incubator consisted of acrylic tubes with black plastic screens to provide different irradiances. Incubation irradiances were measured inside empty bottles and tubes. Incident irradiance was measured every 15 minutes, with a photometer, Kahlsico

Para el experimento de incubación de ^{14}C de cada día, se llenaron setenta y dos botellas claras de vidrio de 125ml con agua de la muestra; cada botella se inoculó con un μCi de ^{14}C básicamente de acuerdo con el método de Steemann Nielsen (1952). Las muestras se incubaron con luz solar, en cada una de las siguientes ocho irradiancias: 96, 64, 45, 17.5, 7, 4.3, 2.3, y 1.8% de la irradiancia incidente. Se incubaron nueve réplicas en cada una de las irradiancias. El incubador consistió de tubos de acrílico con redes de plástico negro para simular las diferentes irradiancias. Las irradiancias de incubación se midieron dentro de las botellas vacías y los tubos. La irradiancia incidente se midió cada 15 minutos, con un fotómetro Kahlsico 268WA310, filtrada para obtener solamente la radiación fotosintéticamente activa. La irradiancia se expresó en watts por metro cuadrado ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$). Las incubaciones se hicieron a medio día para obtener la máxima irradiancia incidente. El tiempo de incubación de cada muestra se midió con precisión de un minuto. La fraccionación por tamaños del fitoplancton se hizo después de la incubación para evitar dañar a las células. Después de ~ 2.5 hr de incubación, cinco de las nueve réplicas de cada irradiancia se filtraron a través de una torre con dos filtros: el superior era un filtro nucleopore de $8\ \mu\text{m}$ de tamaño de poro; y el inferior era un filtro millipore con $0.45\ \mu\text{m}$ de tamaño poro. Nuestra intención original era separar las dos fracciones con filtros de $20\ \mu\text{m}$ de tamaño de poro, pero sólo pudimos obtener los filtros de $8\ \mu\text{m}$ tamaño poro. Las otras cuatro réplicas se filtraron únicamente a través de los filtros de $0.45\ \mu\text{m}$ de tamaño de poro. Las muestras del extremo interno de la laguna colmataron el filtro superior, por ello sólo se filtraron a través de los filtros de $0.45\ \mu\text{m}$ de tamaño poro, con excepción de las muestras del 19 de septiembre; es decir, el alto contenido de materia en suspensión nos impidió el fraccionar por tamaño las muestras que se tomaron el 21, 23, 25 y 27 de septiembre. El conteo de radiación β se hizo con un contador de centelleo líquido Beckman LS-100C de la Institución Scripps de Oceanografía, La Jolla, California. Los cálculos de carbón asimilado se hicieron de acuerdo con Strickland y Parsons (1972). Los valores de productividad

268WA310, filtered to give only the photosynthetic active radiation. Irradiance is given in watts per square meter ($\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$). Incubations were done at noon to obtain maximum incident irradiance. Incubation time for each sample was measured with a one minute precision. Size fractionation of the phytoplankton was done after incubation to avoid cell damage. After ~ 2.5 h incubation, five of the nine replicate samples from each irradiance were filtered through a tower with two filters: the higher one was a nucleopore filter with $8\ \mu\text{m}$ pore size and the lower one was a millipore with $0.45\ \mu\text{m}$ pore size. Our original intention was to separate the two fractions with $20\ \mu$ pore size filters, but we could only obtain the $8\ \mu\text{m}$ pore size filters. The other four replicates were filtered only through $0.45\ \mu$ m pore size filters. Samples from the internal extreme of the lagoon clogged the upper filter; thus, with exception of that from September 19th, the others were filtered only through the $0.45\ \mu\text{m}$ pore size filters; high content of suspended matter forced us not to size fractionate samples taken the 21st, 23rd, 25th and 27th. β counting was done with a Beckman LS-100C counter at Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, California. Calculations of assimilated carbon were done following Strickland and Parsons (1972). Simulated *in situ* primary productivity values are those corresponding to the incubation tube with highest irradiance.

In order to have a better idea of the T°C variability and to infer the physical phenomena that caused it, we installed *in situ* analogue recording thermographs at the mouth of the lagoon. These thermographs generated continuous time series for June 11 through August 4, and September 4 through October 24. We lost a thermograph, and the data for August 4 through September 4.

RESULTS AND DISCUSSION

The T°C continuous time series show essentially diurnal, semidiurnal and few-days period variations (Fig. 1). The amplitude of variation was variable depending on the tides, the dynamics of the adjacent ocean and T°C

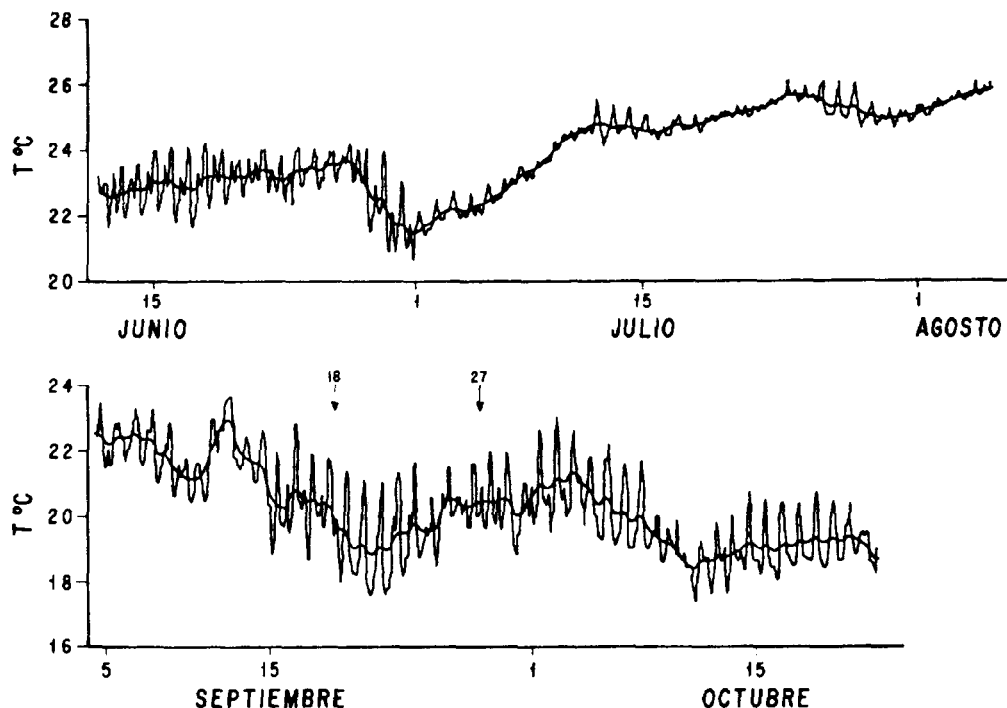


Figura 1. Termograma para la boca del Estero de Punta Banda.
Figure 1. Thermogram for the mouth of Estero de Punta Banda.

primaria simulada *in situ* fueron los que corresponden al tubo de incubación con la más alta irradiancia.

Para tener una mejor idea de la variación de T°C e inferir los fenómenos físicos que la causaron, instalamos termógrafos de registro contínuo analógico *in situ* en la boca de la laguna. Estos termógrafos generaron series de tiempo contínuas del 11 de junio al 4 de agosto y del 4 de septiembre al 24 de octubre. Perdimos un termógrafo con los datos del 4 de agosto al 4 de septiembre.

RESULTADOS Y DISCUSIONES

Las series de tiempo contínuas de T°C muestran esencialmente variaciones diurnas, semidiurnas y de períodos de unos pocos días (Fig. 1). La amplitud de variación fue varia-

horizontal gradients. Diurnal and semidiurnal variations were mainly due to tidal currents and the solar radiation cycle; their maximum amplitude was ~4°C. When sampling once a day, values depend on the tide at the sampling moment. The long period variations, which had an amplitude of 3-4°C, were mostly due to coastal currents and the transport of upwelled waters from off Punta Banda (Alvarez Borrego and Alvarez-Borrego, 1982). We detected three strong upwelling intensification events, and these upwelled waters entered Estero de Punta Banda, the last days of June-beginning of July, between the 15th and 22nd of September, and around October 10th. During the first half of our sampling period the thermograph registered cold T°C's, with lowest T°C for our whole record on September 22nd (17.6°C). Highest T°C was recorded on July 26th (26.0°C)

ble dependiendo de las mareas, la dinámica del océano adyacente y los gradientes horizontales de T°C. Las variaciones diurnas y semidiurnas se debieron principalmente a las corrientes de mareas y al ciclo de radiación solar; su máxima amplitud fue ~4°C. Cuando semuestra una vez al día los valores dependen de la marea en el momento de muestreo. Las variaciones de período largo, que tuvieron una amplitud de 3 a 4°C, se debieron principalmente a las corrientes costeras y al transporte de aguas de surgencia de la zona frente a Punta Banda (Alvarez Borrego y Alvarez Borrego, 1982). Detectamos tres eventos fuertes de intensificación de surgencias; estas aguas de surgencia entraron al Estero de Punta Banda los últimos días de junio y primeros de julio, entre el 15 y el 22 de septiembre y alrededor del 10 de octubre. Durante la primera mitad de nuestro período de muestreo el termógrafo registró T°C's bajas, siendo la más baja de nuestro registro la del 22 de septiembre (17.6°C). La más alta se registró el 26 de julio (26.0°C).

Nuestras series de tiempo generadas con el muestreo discreto muestran que tanto la T°C como la S⁰/oo fueron más altas en el vértice de la L que en la boca, durante nuestro período de muestreo (Fig. 2). La máxima T°C registrada para el vértice de la L el 23 de septiembre fue 23.1°C. Las condiciones meteorológicas fueron variables durante nuestro período de muestreo. Tuvimos lluvias ligeras durante los primeros tres días, que aunadas a lluvias en las montañas causó aporte de los arroyos hacia el Estero, que a su vez generó más alta turbidez en el mismo. Los siguientes seis días. Tuvimos cielos entre claros y seminublados, y el último día de muestreo tuvimos lluvia ligera. Las altas S⁰/oo's registradas el 19 y 21 posiblemente se debieron a que el agua de las lluvia lavó las marismas altas cubiertas con una capa de sal; y la relativamente baja S⁰/oo del 23, 25 y 27 fueron causadas por el aporte continuo de agua dulce.

Las lecturas del disco de Seechi variaron de 0.75 a 1.25m en el vértice de la L, con máximo el 21 y mínimo el 27; y variaron de 1.50 a 2.25m en la boca, con máximo el 26 y mínimo el 20.

Our discrete sampling time series show that both T°C and S⁰/oo were higher at the L vertex than at the mouth, during our sampling period (Fig. 2). Maximum registered T°C at the L vertex was 23.1°C, on September 23rd. Meteorological conditions were variable during our sampling period. We had little rains during the first three days. This, and summer rains up on the mountains, caused some fresh water input to the lagoon. This, in turn, generated higher turbidity in the lagoon. The following six days we had both clear and cloudy skies, and again a little rain the last sampling day. High S⁰/oo's registered the 19th and 21st were possibly due to rain water washing the salty upper tidal flats; and the relatively low S⁰/oo's for the 23rd, 25th and 27th were caused by the continuous fresh water input

Seechi disk readings varied from 0.75 to 1.25m at the L vertex with maximum on the 21st and minimum the 27th; and they varied from 1.50 to 2.25m at the mouth, with maximum the 26th and minimum the 20th.

O₂ was, in general, higher at the mouth than at the L vertex. O₂% sat values indicate that O₂ was not mainly controlled by solubility, but it was controlled by oxygen consumption by organic matter bacterial degradation, mainly at the sediments, and strong turbulence by tidal currents (Fig. 2); and this indicates strong nutrient remineralization. NO₂ was lower than 0.3μm at both locations; NO₃ was higher at the mouth than at the interior; highest NO₃ value at the mouth was 13μm (Fig. 2). These high NO₃ values for the mouth corresponded with low T°C values, and support the idea that these were recently upwelled waters from the adjacent oceanic area. These high NO₃ values are not the result of nutrient remineralization in the lagoon, because NO₃ values for the interior were lower, and remineralization in the anoxic sediments produce ammonia. We also registered highest PO₄ and S_iO₂ values for the mouth the 24th; but, PO₄ was generally higher at the interior than at the mouth, possibly due to remineralization at the interior by bacterial organic matter degradation. PO₄ and S_iO₂ values for the mouth varied with a high correlation (Fig. 2). S_iO₂ for the interior

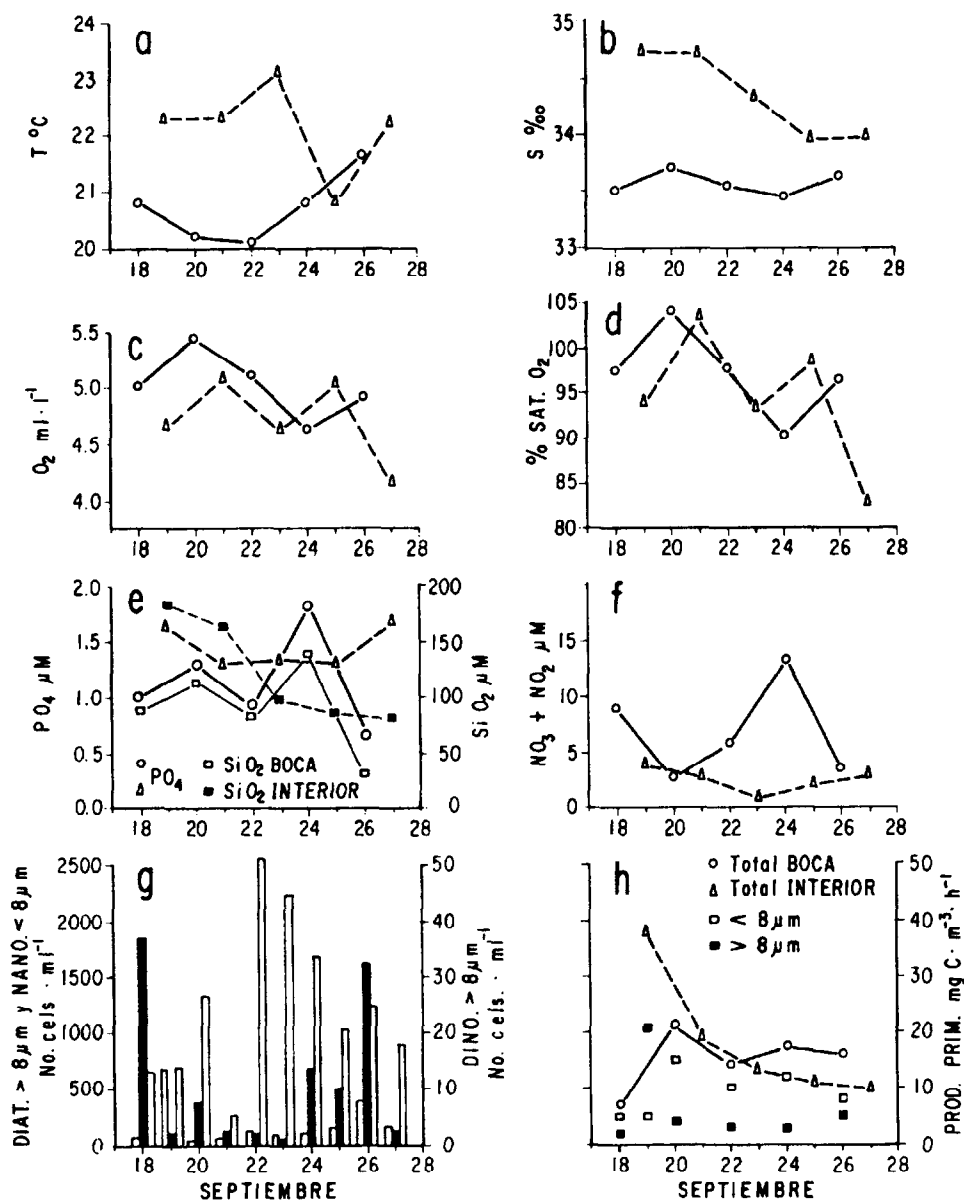


Figura 2. Variables físicas, químicas y biológicas. Los círculos corresponden a valores de la boca y los triángulos a los valores del extremo interno. Las barras negras corresponden a la abundancia de dinoflagelados, las barras claras a la izquierda, en cada caso, corresponden a la abundancia de diatomeas, y las de la derecha corresponden a la abundancia de nanoplancton.

Figure 2. Physical, chemical and biological properties. Circles correspond to values from the internal extreme. Closed bars correspond to abundance of dinoflagellates; the bar to the left corresponds to diatoms, and the one to the right to nanoplankton, in each case.

En general, O_2 fue más alto en la boca que en el vértice de la L. Los valores de % sat O_2 indican que O_2 no estaba principalmente controlados por la solubilidad, sino por el consumo de oxígeno por la degradación bacteriana de materia orgánica, principalmente en los sedimentos, y la fuerte turbulencia de las corrientes de mareas (Fig. 2); y esto indica una fuerte remineralización de nutrientes. Los valores de NO_2 fueron menores que $0.3\mu\text{m}$ en ambas localizaciones; los valores de NO_3 fueron más altos en la boca que en el interior siendo $13\mu\text{m}$ el valor más alto para la boca (Fig. 2). Estos altos valores de NO_3 de la boca correspondieron con bajos valores de $T^\circ\text{C}$, y apoyan la idea de que estas eran aguas recientemente surgidas en el área oceánica adyacente. Estos altos valores de NO_3 no son el resultado de remineralización de nutrientes en la laguna, porque los valores de NO_3 del interior fueron más bajos y la remineralización en los sedimentos anóxicos produce amoníaco. También registramos los más altos valores de PO_4 y S_iO_2 de la boca el 24; sin embargo, los valores de PO_4 del interior fueron en general más altos que los de la boca, posiblemente debido a la más fuerte remineralización en el interior por la degradación bacteriana de materia orgánica. Los valores de PO_4 y S_iO_2 de la boca presentaron una alta correlación entre sí (Fig. 2). Los valores de S_iO_2 del interior tuvieron una tendencia a disminuir con el tiempo, con un máximo de $184\mu\text{m}$ el 19, y con una alta correlación con S^0/oo . Estos valores de S_iO_2 pueden deberse al aporte de agua dulce. Green Ruíz *et al.* (1983) midieron S_iO_2 en las aguas de los arroyos que desembocan al Estero de Punta Banda y en pozos de irrigación en el valle de Maneadero, adyacente al Estero, y reportaron valores de $500-700\mu\text{m}$. Los valores de S_iO_2 que estos autores reportaron para el Estero de Punta Banda, sin aporte de agua dulce por arroyos, fueron menores de $12\mu\text{m}$. Millán Núñez *et al.* (1981) reportaron valores de S_iO_2 menores de $15\mu\text{m}$ para el verano de 1979, de nuevo sin aporte de agua dulce por arroyos. Nuestros valores son mucho más altos que los de ellos. Los valores máximos de S_iO_2 reportados para áreas de surgencias costeras del norte de Baja California son $\sim 30\mu\text{m}$. Otra posible fuente de los altos valores de S_iO_2 son los sedimentos de la laguna, pero PO_4 debería mostrar muy altos

had a tendency to decrease with time, with a maximum of $184\mu\text{m}$ on the 19th, and with a high correlation with S^0/oo . These high S_iO_2 values may be due to fresh water input. Green-Ruíz *et al.* (1983) measured S_iO_2 in the waters of the streams coming to Estero de Punta Banda, and irrigation wells in Maneadero valley, adjacent to Estero de Punta Banda, and they reported values in the range $500-700\mu\text{m}$. S_iO_2 values reported by these authors for the Estero de Punta Banda, without fresh water input by streams, were lower than $12\mu\text{m}$. Millán-Núñez *et al.* (1981) reported S_iO_2 values lower than $15\mu\text{m}$ for the summer of 1979, again without fresh water input by streams. Our values are much higher than theirs. maximum S_iO_2 values reported for coastal upwelling areas off northern Baja California are $\sim 30\mu\text{m}$. Another possible source of high S_iO_2 values are the lagoon's sediments, but PO_4 would show similiary very high values, $>3\mu\text{m}$, and it did not; also in that case, S_iO_2 would always be high, with or without fresh water inputs. According to Dugdale (1972), our nutrients concentrations were not limiting to phytoplankton growth.

Phytoplankton abundance presented large variations from day to day (Fig. 2). Organisms $<8\mu\text{m}$ were much more abundant than those $>8\mu\text{m}$, with highest abundance of $2600\text{ cells.ml}^{-1}$ for the 22nd. Our abundance data for nanoplankton are minimum estimates, because organisms $<2\mu\text{m}$ are not detected with the inverted microscope. Monads and microflagellates were the most abundant nanoplankton groups. Dinoflagellates were the least abundant netplankton group with a maximum of only 37 cell.ml^{-1} for the 18th. Diatoms had a maximum abundance of 670 cells.ml^{-1} for the 19th. The most abundant netplankton genus, for the mouth, were the diatoms *Nitzschia* and *Rhizosolenia*. Dinoflagellates were more abundant for the mouth than for the L vertex. At the L vertex, pennate diatoms $<30\mu\text{m}$ were the most abundant with values up to $>600\text{ cells.ml}^{-1}$. These are benthic diatoms that were removed from the bottom by turbulence, and caused a high primary productivity value for the 19th, and also higher proportion of assimilated carbon for the netplankton than for nanoplankton. this turbulence at the interior was

valores de una manera similar, $>3\mu\text{m}$, y no fue así; y también en ese caso, los valores de SiO_2 deberían ser siempre altos, con o sin aportes de agua dulce. De acuerdo con Dugdale (1972), nuestras concentraciones de nutrientes no fueron limitantes para el crecimiento de fitoplancton.

La abundancia de fitoplancton presentó grandes variaciones de día a día (Fig. 2). Los organismos $<8\mu\text{m}$ fueron mucho más abundantes que los $>8\mu\text{m}$. La más alta abundancia fue 2600 cels.ml^{-1} para el 22 de septiembre. Nuestros datos de abundancias de nanoplancton son estimaciones mínimas, porque los organismos $<2\mu\text{m}$ no se detectan con el microscopio invertido. Las monadas y los microflagelados fueron los grupos más abundantes del nanoplancton. Los dinoflagelados fueron el grupo menos abundante del microplancton, con un máximo de únicamente 37 cels.ml^{-1} para el 18. Las diatomeas tuvieron una abundancia máxima de 670 cels.ml^{-1} el 19. Los géneros más abundantes del microplancton de la boca fueron las diatomeas *Nitzschia* y *Rhizosolenia*. Los dinoflagelados fueron más abundantes en la boca que en el vértice de la L. En el vértice de la L las diatomeas penadas $<30\mu\text{m}$ fueron las más abundantes con valores hasta $>600\text{ cels.ml}^{-1}$. Estas son diatomeas bentónicas que fueron removidas del fondo por turbulencia y causaron un valor alto de productividad primaria para el 19, y también una proporción más alta de carbono asimilado del microplancton que del nanoplancton. Esta turbulencia del interior fue causada por los arroyos que fueron más fuertes en ese día. La variabilidad de la composición y la abundancia del fitoplancton no mostró una correlación con las propiedades del agua; fue causada por la distribución irregular en forma de manchas, por las corrientes de marea y la turbulencia asociada a ellas, y por la remoción de organismos bentónicos como las diatomeas penadas. Esta amplia variabilidad muestra que, para ser representativos, los muestreos de fitoplancton en lagunas costeras tiene que hacerse mediante la generación de series de tiempo apropiadas por ejemplo, el hacer un estudio para caracterizar cambios estacionales tomando únicamente una muestra por mes puede producir resultados totalmente erróneos.

caused by the streams being stronger on that day. Phytoplankton composition and abundance variability did not show a correlation with seawater properties; it was caused by the patchy distribution, tidal currents and associated turbulence, and removal of benthic organisms like pennate diatoms. This strong variability shows that, to be representative, phytoplankton sampling in coastal lagoons has to be done by generating proper time series; for example, doing a study to characterize the seasonal changes with only one sample per month could produce totally misleading results.

Total primary productivity had a range of 7 to $21\text{ mgC.m}^{-3}\text{h}^{-1}$ for the mouth, and 10 to 37 for the interior (Fig. 2). At the mouth, there was always a greater proportion of nanoplankton primary productivity than that of netplankton; nanoplankton primary productivity had a range of 5 to $15\text{ mgC.m}^{-3}\text{h}^{-1}$, and that of netplankton was 2 to 5. The only time we size fractionated the sample from the L vertex, there was a higher proportion of netplankton productivity than that for nanoplankton; and total primary productivity was the highest one we estimated for the lagoon. This was for the 19th, and it was due to abundant diatoms as it was expressed above.

The P-I relationship had a large variation from day to day (Fig. 3). In general, there was clear photoinhibition at high irradiances, with exception of samples from the 24th, 26th and 27th. Our P-I curves look very standard; they either have a clear maximum value at an intermediate irradiance or at the maximum irradiance, or an extended plateau from intermediate to high irradiances. However, the P-I curves for the 22nd had a very rare behavior, with two maximum photosynthesis. Size fractionated samples are very consistent with those for total photosynthesis in all cases; that is, the sum of primary productivities for both fractions is very close to the total, and they were separate replicates. Maximum photosynthesis at optimum irradiance, and optimum irradiance itself, also had large variations. Optimum irradiance varied in the range $20\text{--}80\text{ W.m}^{-2}$. Again, these variations do not show a clear correlation with

La productividad primaria total tuvo un intervalo de variación de 7 a 21 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ para la boca, y 10 a 37 para el interior (Fig. 2). En la boca siempre hubo una mayor proporción de la productividad primaria del nanoplancton con relación a la del microplancton; la productividad primaria del nanoplancton tuvo un intervalo de variación de 5 a 15 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ y la del microplancton fue de 2 a 5. La única vez que realizamos la fraccionación por tamaños de las muestras del vértice de la L hubo una más alta proporción de productividad del microplancton con relación a la del nanoplancton; y la productividad primaria total fue la más alta que estimamos para la laguna. Esto fue para el 19 de septiembre y se debió a las diatomeas bentónicas abundantes como ya lo expresamos anteriormente.

La relación P-I tuvo una gran variación de día a día (Fig. 3). En general, hubo una clara fotoinhibición a altas irradiancias, con excepción de las muestras del 24, 26 y 27. Nuestras curvas P-I se ven muy estandar; tienen claramente un máximo valor a una irradiancia intermedia o a la máxima irradiancia, o muestran una meseta extendida desde irradiancias intermedias hasta las altas. Sin embargo, las curvas P-I para el 22 tuvieron un comportamiento muy raro, con dos máximos de fotosíntesis. Las muestras fraccionadas por tamaño fueron muy consistentes con las de fotosíntesis total en todos los casos; es decir, la suma de la productividad primaria de ambas fracciones es muy cercana a la del total, a pesar de que fueron réplicas separadas. La fotosíntesis máxima en el óptimo de irradiancia, y el óptimo de irradiancia mismo, también presentaron variaciones grandes. La irradiancia óptima varió de 20 a 80 $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$. De nuevo, estas variaciones no muestran una correlación clara con propiedades del medio ambiente y posiblemente se deban principalmente a la distribución irregular del fitoplancton, la advección y la turbulencia. De las curvas P-I es claro que la irradiancia está limitando la fotosíntesis, ya sea porque hay en exceso o porque no es suficiente. Para el fitoplancton de superficie la irradiancia de medio día generalmente tiene efectos de fotoinhibición; a media mañana o a medio día debe haber períodos en que la irradiancia esta en niveles óptimos.

environmental properties, and possibly they are mostly the result of patchy phytoplankton distribution, and advection and turbulence. From the P-I curves it is clear that irradiance is limiting photosynthesis, either because there is not enough or it is in excess. For phytoplankton at the surface, irradiance at noon is usually at photoinhibition values; at midday and mid afternoon there should be periods when it is at optimum levels.

Obviously, the contribution of phytoplankton size fractions to total primary productivity depends on the relative abundance of nanno-and netplankton, and it is not clear yet why these relative abundances change in Estero de Punta Banda. We found, in general, greater abundance of nannoplankton, specially for the mouth, as Alvarez-Borrego and Nájera-de-Muñoz (1979) did for February 1977; but Millán-Núñez *et al.* (1981) found netplankton abundances much greater than those of nannoplankton for September 1979. Lara-Lara *et al.* (1980) and Millán Núñez *et al.* (1982) reported greater netplankton abundances than those of nannoplankton for the summers of 1977 and 1979, for San Quintín bay, a coastal lagoon ~200km south from Estero de punta Banda; and Silva-Cota and Alvarez-Borrego (subm. for publ.) reported greater nannoplankton abundances than those of netplankton for San Quintín, for the summer of 1984, and they explained this as an effect of the "El Niño" influence. A semi weekly record generated at Scripps' pier shows that chlorophyll *a* came down to relatively low values ($< 1\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) starting July 1983 because of "El Niño" influence, and it returned to typical high values ($> 2\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) in March 1985 (Hemingway, pers. com.). Possibly, there was still a remnant of the "El Niño" influence in September 1985 in Todos Santos bay and Estero de Punta Banda. Another "El Niño" effect is lower productivity values; our highest productivity value was only $21\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ for the mouth and Millán-Núñez *et al.* (1981) reported values as high as $60\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ for the mouth of the Estero, for September 1979.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Santos Silva-Cota for his enthusiastic and generous help with field and

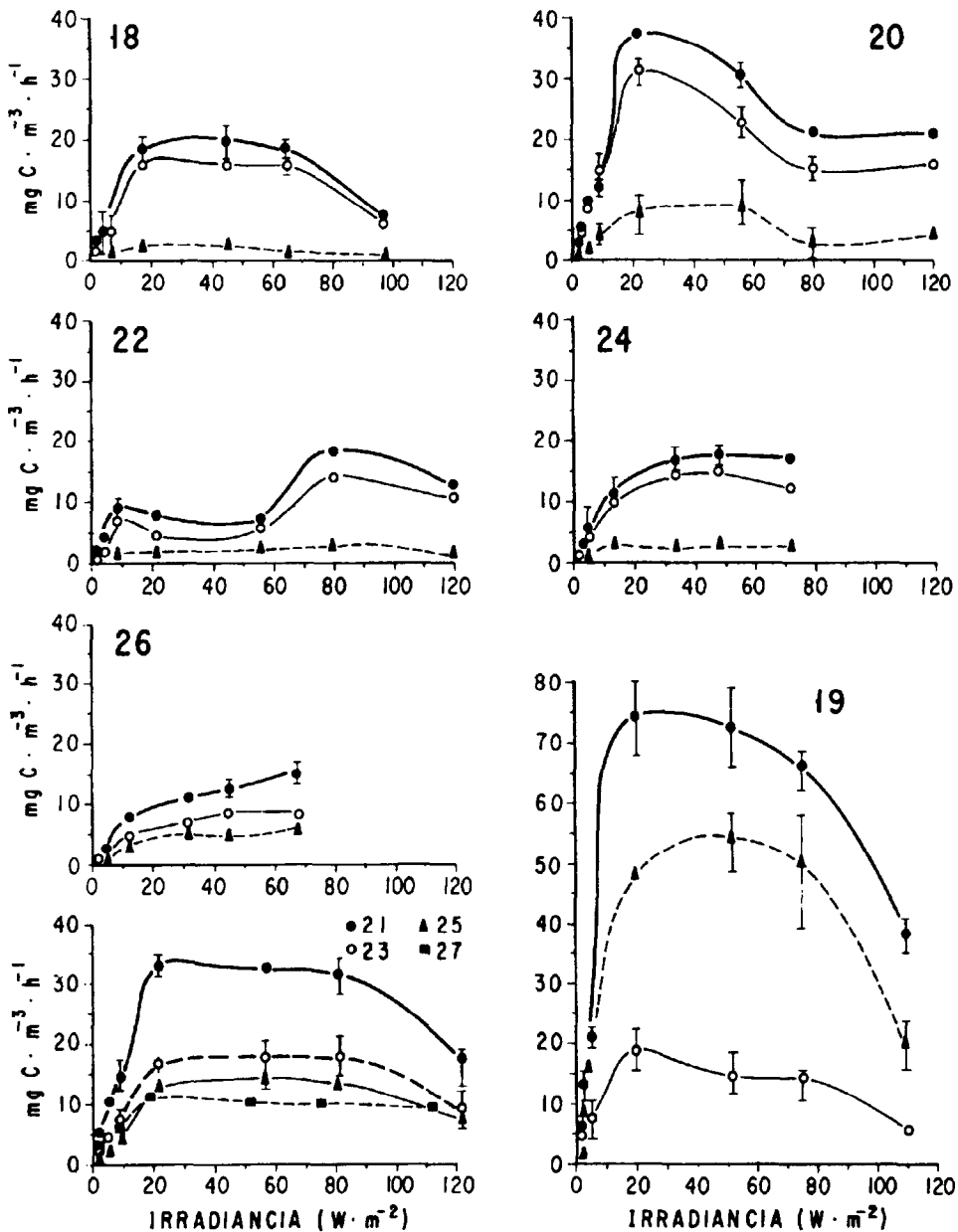


Figura 3. Curvas P-I. Los números son la fecha de muestreo. Círculos negros corresponden a fotosíntesis total, círculos claros a la fracción de nanoplankton y triángulos negros a la fracción de microplankton. Las barras muestran el intervalo de variación de las réplicas, cuando no hay barras este intervalo fue menor que el tamaño del símbolo.

Figure 3. P-I curves. Numbers are sampling dates. Closed circles correspond to photosynthesis of total phytoplankton, open circles correspond to nanoplankton and closed triangles correspond to netplankton. Bars show the variation range of replicates; when they are not show it means that variation was smaller than symbol size.

Obviamente la contribución de las fracciones de tamaño del fitoplancton a la productividad primaria total depende de la abundancia relativa del nano y el microplancton, y no es claro todavía por qué estas abundancias relativas cambian en el Estero de Punta Banda. En general, nosotros encontramos mayores abundancias de nanoplancton, principalmente en la boca, como también lo reportaron Alvarez-Borrego y Nájera de Muñoz (1979) para febrero de 1977; pero Millán Núñez *et al.* (1981) reportaron abundancias de microplancton mucho mayores que las de nanoplancton para septiembre de 1979. Lara Lara *et al.* (1980) y Millán Núñez *et al.* (1982) reportaron abundancias mayores de microplancton que las de nanoplancton para los veranos de 1977 y 1979, para Bahía San Quintín, una laguna costera ~200km al sur del Estero de Punta Banda; y Silva Cota y Alvarez Borrego (env. para publ.) reportaron mayores abundancias de nanoplancton que las de microplancton para San Quintín, para el verano de 1984, y ellos atribuyeron ésto al efecto de la influencia de "El Niño". Una serie de tiempo con dos muestreos semanales en el muelle de Scripps muestra que la concentración de clorofila *a* empezó a tener valores relativamente bajos ($<1\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) en junio de 1983, debido a la influencia de "El Niño", y hasta marzo de 1985 retornó a valores típicamente altos ($>2\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) (Hemingway, comunicación personal). Posiblemente había todavía un remanente de la influencia de "El Niño" en septiembre de 1985 en la Bahía de Todos Santos y el Estero de Punta Banda. Otro efecto de "El Niño" es producir valores bajos de productividad primaria; nuestro más alto valor de productividad primaria fue tan sólo $21\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ para la boca y Millán Núñez *et al.* (1981) reportaron valores tan altos como $60\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{h}^{-1}$ para la boca del Estero, para septiembre de 1979.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Santos Silva Cota por su ayuda entusiasta y generosa en el trabajo de campo y laboratorio. También agradecemos a Elsie E. Millán de Alvarez y Sila Nájera de Muñoz por su laboriosa ayuda en los análisis de laboratorio, y a George Hemingway por los

laboratory work. We also thank Elsie E. Millán-De-Alvarez and Sila Nájera-De-Muñoz for their laborious help with laboratory analysis. And we thank George Hemingway for the arrangements to run the β counting at the MLRG laboratory of SIO-UCSD.

The author translated this paper into English.

arreglos para realizar los conteos de radiación en el laboratorio del grupo MLR de SIO-UCSD.

LITERATURA CITADA

Alvarez-Borrego, J. and Alvarez Borrego S. (1982) Temporal and spatial variability of temperature in two coastal lagoons. *CalCOFI Reports XXIII*: 188-197.

Alvarez Borrego, S. y Nájera de Muñoz S. (1979) Series de tiempo de fitoplancton en dos lagunas costeras de Baja California. *Ciencias Marinas*. 6(1-2): 75-88.

Dugdale, R.C. (1972) Chemical oceanography and primary productivity in upwellings regions. *Geoforum* 11: 47-61.

Gilbert, E., Pweley, E., and Park, P.K. (1967) Carpenter's oxygen solubility tables and nomograph for seawater as a function of temperature and salinity. Data report 29. Oregon State University, College of Oceanography, Corvallis, Oregon. 139pp.

Green Rufz, M.J. Caschetto, S. y Alvarez Borrego, S. (1983) Sílice disuelto en la columna de agua y en las aguas intersticiales de una laguna costera. *Ciencias Marinas*. Vol. 9(2): 51-74.

Lara-Lara, J.R., Alvarez Borrego, S. and Small, L.F. (1980) Variability and tidal exchange of ecological properties in a coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 11: 613-637.

Malone, T.C. (1980) Algal size. In: *The physiological ecology of phytoplankton*. I. Morris (Ed.). University of California Press, Berkeley and Los Angeles. 433-464.

Millán Núñez, E., Ortíz Cortez, F.J. y Alvarez Borrego, S. (1981) Variabilidad temporal y espacial de nutrientes y fitoplancton en una laguna costera, a finales de verano. *Ciencias Marinas*. Vol. 7(1): 103-128.

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. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 15: 317-335.

Pritchard, D.W., De la Paz Vela, R., Cabrera Muro, H.R. Farrera Sanz, S. y Morales, E. (1978) Hidrografía física del Estero de Punta Banda. Parte I: Análisis de datos. *Ciencias Marinas*. vol. 5(2): 1-23.

Silva-Cota, S. and Alvarez Borrego, S. (subm. for publ.) The "El Niño".effect on the phytoplankton of a northwestern Baja California coastal lagoon. *estuarine, Coastal and Shelf Science*.

Steemann-Nielsen, E. (1952) The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *Journal du Conseil, Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*. 18:117-140.

Strickland, J.D. and Parsons, T.R. (1972) A practical handbook of seawater analysis. *Bulletin Fisheries Research Board of Canada*. 167pp.

Utermöl, H. (1958) Zur vervollkommung der quantitativen phytoplankton methodik. *Mitteilungen der International en Vereinigung fur Theoretische und Angewandte Limnologie*. 9: 1-38.