

PRODUCTIVIDAD Y BIOMASA DEL FITOPLANCTON POR CLASES DE TAMAÑO, EN LA PARTE CENTRAL DEL GOLFO DE CALIFORNIA DURANTE PRIMAVERA, 1985

PHYTOPLANKTON PRODUCTIVITY AND BIOMASS BY SIZE CLASSES, IN THE CENTRAL GULF OF CALIFORNIA DURING SPRING 1985

José Rubén Lara-Lara¹
Roberto Millán-Núñez^{1,2}
José Luis Lara-Osorio¹
Carmen Bazán-Guzmán¹

¹ División de Oceanología
Centro de Investigación Científica y
de Educación Superior de Ensenada
Apartado postal 2732
Ensenada Baja California, México

² Facultad de Ciencias Marinas
Universidad Autónoma de Baja California
Apartado postal 453
Ensenada, Baja California, México.

Recibido en junio de 1992; aceptado en enero de 1993

RESUMEN

Del 31 de marzo al 9 de abril de 1985 se realizó un crucero oceanográfico a bordo del B/O *El Puma* en la parte central del Golfo de California. Se efectuaron 19 lances hidrográficos a 0, 25, 50, 75 y 100 m en cuatro transectos, para estimar la biomasa fitoplanctónica (concentración de clorofila *a*) por fracciones de tamaño (nanofitoplancton y microfitoplancton). En cinco estaciones se realizaron experimentos para estimar la productividad primaria del fitoplancton por fracciones de tamaño utilizando el método del ¹⁴C. El patrón de distribución de los datos obtenidos indica que durante el periodo de muestreo se desarrollaba un frente térmico, con características similares a las observadas en estudios efectuados en esta misma región. La contribución del nanofitoplancton fue dominante en la mayoría de las estaciones, aunque los máximos de clorofila *a* y productividad primaria se presentaron cerca de la costa, donde dominó el microfitoplancton. Los valores más altos de las razones de asimilación (P/B) correspondieron a las estaciones donde el nanofitoplancton presentó los porcentajes más altos, lo cual indica que durante este periodo, el nanofitoplancton tuvo mayor eficiencia de producción. Los valores de productividad primaria y razones de asimilación fueron menores a los de marzo de 1983 y 1984, cuando el golfo estaba bajo la influencia del evento de El Niño, pero similares a los de épocas normales.

ABSTRACT

An oceanographic cruise was performed in the central region of the Gulf of California from March 31 to April 9, 1985. Nineteen hydrographic casts to 0, 25, 50, 75 and 100 m were made in four transects to estimate the size-fractionated biomass of the phytoplankton (chlorophyll *a*). Five size-fractionated ¹⁴C assimilation experiments were also done. A thermal front was recorded during the cruise period, with similar characteristics to those previously reported for this area. The contribution of nannoplankton to the biomass was higher at most stations, although

maximum values of chlorophyll *a* and primary productivity were found near the coast, where the abundance of microphytoplankton was higher. The higher values of the assimilation ratios corresponded to the stations with the higher nanoplankton percentage, indicating higher efficiency in their production rates. The assimilation ratios and primary productivity rates were lower than those reported in March of 1983 and 1984, when Gulf waters were under the influence of the El Niño event, but of the same order of magnitude as during normal years.

INTRODUCCION

La productividad y biomasa del fitoplancton marino son las variables ecológicas más importantes para determinar la fertilidad en el océano. En general, el fitoplancton se puede dividir por su tamaño en dos grandes clases, con base en la retención de células en una malla fina (20 μm). Las células retenidas son llamadas comúnmente *microfitoplancton*, y las que pasan por esta malla *nanofitoplancton* (Dussart, 1965; Malone, 1971a, b).

La mayoría de los estudios sobre productividad primaria y biomasa por clases de tamaño han demostrado que el nanofitoplancton frecuentemente es responsable del 80 al 90% de la productividad observada en aguas templadas (Durbin *et al.*, 1975; Brockel, 1981; Cole *et al.*, 1986) y tropicales (Malone, 1971a; Braun *et al.*, 1985; Chávez, 1989; Hopcroft y Roff, 1990). Asimismo, se ha informado que generalmente la productividad del nanofitoplancton es mayor con respecto al microfitoplancton en ambientes estables (oceánicos) (Malone, 1971a; Malone, 1980; Bienfang y Takahashi, 1983) y que el microfitoplancton domina bajo condiciones inestables, que presenten procesos de mezcla y/o eventos de surgencias (Malone, 1971b; Durbin *et al.*, 1975; Malone y Chervin 1979; Malone, 1980). Con respecto a la contribución a la biomasa por tamaños, en general se ha establecido que la fracción de las células pequeñas aumenta a medida que la clorofila total decrece (Chisholm, 1992). Esto indica que, generalmente, cualquier incremento en el contenido de la clorofila total es debido a las células grandes (microfitoplancton), dentro de las cuales las diatomeas pueden ser dominantes (Odate y Maita, 1988; Chávez, 1989).

En el Golfo de California, los primeros trabajos que incluyeron fraccionamiento de poblaciones fitoplanctónicas por clases de tamaño fueron realizados por Zeitzschel (1970) y Berman (1975). Estos autores señalaron que el mayor aporte era debido al grupo del nanofitoplancton, sin embargo, no se cuantificó la contribución de cada grupo.

INTRODUCTION

Productivity and biomass of marine phytoplankton are the most important ecological variables to determine fertility in the ocean. In general, phytoplankton can be divided into two large groups, depending on size, based on the retention of cells by a fine mesh (20 μm). The cells retained on this mesh are commonly called *microphytoplankton* and those that pass through it, *nannophytoplankton* (Dussart, 1965; Malone, 1971a, b).

Most studies on primary productivity and biomass by size classes have demonstrated that nannophytoplankton are often responsible for 80 to 90% of the observed productivity in temperate (Durbin *et al.*, 1975; Brockel, 1981; Cole *et al.*, 1986) and tropical waters (Malone, 1971a; Braun *et al.*, 1985; Chávez, 1989; Hopcroft and Roff, 1990). It has also been reported that nannophytoplankton productivity is usually higher than that of microphytoplankton in stable environments (oceanic) (Malone, 1971a; Malone, 1980; Bienfang and Takahashi, 1983) and that microphytoplankton predominate in unstable conditions, during which mixing processes and/or upwelling events occur (Malone, 1971b; Durbin *et al.*, 1975; Malone and Chervin, 1979; Malone, 1980). Regarding the contribution to biomass by sizes, it has been generally established that the fraction of small cells increases as total chlorophyll decreases (Chisholm, 1992). This indicates that, in general, any increase in the content of total chlorophyll is due to large cells (microphytoplankton), among which the diatoms may predominate (Odate and Maita, 1988; Chávez, 1989).

In the Gulf of California, the first studies that included fractionation of phytoplankton populations by size classes were those of Zeitzschel (1970) and Berman (1975). These authors indicated that the largest contribution was due to the nannophytoplankton group, but the contribution of each group was not determined. Gilmartin and Revelante (1978) reported that in the south-

Gilmartin y Revelante (1978) afirmaron que en la parte sur y central del golfo domina la fracción del nanofitoplancton, pero sus datos fueron generados de muestras preservadas. Lara-Lara *et al.*, (1984) y Millán-Núñez y Gaxiola-Castro (1989) informaron que durante la primavera de 1983, bajo el evento de El Niño 1982-1984, el nanofitoplancton presentó las mayores contribuciones a la biomasa y productividad del golfo. Valdez-Holguín y Lara-Lara (1987; Lara-Lara y Valdez-Holguín, 1988) compararon las tasas de productividad y biomasa durante las primaveras de 1983 y 1984. Su conclusión fue que, con excepción de algunas estaciones caracterizadas por alta inestabilidad de la columna de agua donde dominó el microfitoplancton, en la mayoría de las estaciones la máxima contribución a la biomasa y productividad fue debida a la fracción del nanofitoplancton. Sin embargo, los datos generados en primavera fueron bajo la ocurrencia del pasado evento de El Niño 1982-1984.

Por tal motivo, el objetivo de esta investigación fue caracterizar la distribución de biomasa y productividad primaria del fitoplancton por clases de tamaño, durante la primavera siguiente al evento de El Niño, para comprender la variabilidad interanual de la productividad fitoplanctónica del Golfo.

AREA DE ESTUDIO

El Golfo de California está situado entre la Península de Baja California al oeste y las costas de Sonora y Sinaloa al este. Su longitud aproximada es 1 400 km, con 150 km de ancho promedio y cerca de 210 000 km² de superficie (Roden, 1958).

El golfo es una gran cuenca de evaporación, en comunicación abierta con el Océano Pacífico en su región sur (Roden y Groves, 1959; Roden, 1964). Se caracteriza por presentar amplios intervalos anuales de temperatura y salinidades altas (Sverdrup, 1941; Roden y Groves, 1959; Alvarez Borrego y Schwartzlose, 1979). El Golfo de California está separado en dos grandes áreas por las Islas Ángel de la Guarda y Tiburón, y el área al norte es la más somera. Las masas de agua de la parte norte son de origen local, formadas por enfriamiento y evaporación excesiva en invierno, mientras que las masas de agua de la porción sur son aproximadamente las mismas del océano adyacente, modificadas por la evaporación exce-

ern and central Gulf, the nanophytoplankton fraction predominated, despite the fact that their data were obtained from preserved samples. Lara-Lara *et al.* (1984) and Millán-Núñez and Gaxiola-Castro (1989) indicated that in spring 1983, during the 1982-1984 El Niño event, the largest contributions to biomass and productivity were by nanophytoplankton. Valdez-Holguín and Lara-Lara (1987) and Lara-Lara and Valdez-Holguín (1988) compared the rates of productivity and biomass during the spring of 1983 and 1984. They concluded that, except at some stations characterized by high instability in the water column where microphytoplankton predominated, at most stations the maximum contribution to biomass and productivity was by the nanophytoplankton fraction. However, the spring data were obtained during the 1982-1984 El Niño event.

The objective of this study was to characterize the distribution of phytoplankton primary productivity and biomass by size classes during the spring following the El Niño event, in order to determine the interannual variability of phytoplankton productivity in the Gulf.

STUDY AREA

The Gulf of California is located between the peninsula of Baja California, on the west, and the coasts of Sonora and Sinaloa, on the east. It is about 1,400 km long, with an average width of 150 km and an area of approximately 210,000 km² (Roden, 1958).

The Gulf is a large evaporation basin which, at its southern end, is in open communication with the Pacific Ocean (Roden and Groves, 1959; Roden, 1964). It is characterized by wide annual ranges of temperature and high salinities (Sverdrup, 1941; Roden and Groves, 1959; Alvarez-Borrego and Schwartzlose, 1979). Angel de la Guarda and Tiburón islands separate the Gulf of California into two large areas, the northern one being shallower. Water masses in the northern region are of local origin, formed by cooling and excessive evaporation in winter, whereas water masses in the southern part are approximately the same as those of the adjacent ocean, modified by excessive evaporation (Sverdrup, 1941). Surface water masses in the southern Gulf are of three types: cold California Current water of low salinity; warm,

siva del lugar (Sverdrup, 1941). Las masas superficiales de agua en la parte sur del Golfo son de tres tipos: agua fría de baja salinidad de la Corriente de California, agua del Golfo de California templada y muy salina, y agua cálida de salinidad intermedia del Pacífico Tropical del este (Roden y Groves, 1959; Stevenson, 1970).

La circulación general del agua se debe principalmente al efecto del viento que en invierno y primavera conduce el agua superficial hacia la parte sur, causando surgencias en áreas de la costa este. En verano y otoño los vientos del sureste provocan surgencias en áreas de la costa de Baja California, que ocasionan un incremento en la concentración de nutrientes utilizados para el desarrollo del fitoplancton (Roden, 1958; Roden y Groves, 1959; Gilmartin y Revelante, 1978; Bray, 1988).

MATERIALES Y METODOS

Del 31 de marzo al 9 de abril de 1985 se realizó un crucero oceanográfico a bordo del B/O *El Puma* en la parte central del Golfo de California. Se efectuaron 19 lances hidrográficos en cuatro transectos (Fig. 1). Se tomaron muestras de agua de mar con botellas Niskin a cinco profundidades (0, 25, 50, 75 y 100 m). La temperatura del agua fue medida con un CTD (Neil Brown Mark II). Para el análisis de la concentración de clorofila *a*, la muestra de agua de cada profundidad se pasó a través de una malla Nitex de 20 μm de poro, con el fin de obtener la fracción correspondiente al nanofitoplancton. El agua se filtró (150 ml) por duplicado para ambas muestras (total y menor de 20 μm), utilizando filtros de fibra de vidrio (*whatman* GF/C) de 25 mm de diámetro, y agregando 1 ml de una solución saturada de carbonato de magnesio para evitar la degradación de los pigmentos (Richard y Thompson, 1952). Los filtros fueron colocados en papel aluminio para evitar la penetración de la luz, y se congelaron hasta su análisis en laboratorio. Se determinó la concentración de clorofila *a* mediante el método fluorométrico descrito por Parsons *et al.* (1984), con modificaciones de Edler (1979), utilizando un fluorómetro Turner modelo 111, calibrado con clorofila *a* pura y libre de feopigmentos, y la técnica fluorométrica descrita por Yentsch y Menzel (1963).

En cinco de las estaciones muestreadas (Fig. 1), se realizaron experimentos de asimi-

highly saline Gulf of California water, and warm Eastern Tropical Pacific water of intermediate salinity (Roden and Groves, 1959; Stevenson, 1970).

The general circulation of the water is mainly due to the effect of the wind, which in winter and spring transports surface water towards the southern part, causing upwelling along the eastern coast. In summer and autumn, southeasterly winds cause upwelling along the coast of Baja California and, as a result, there is an increase in the concentration of nutrients which are used for the development of the phytoplankton (Roden, 1958; Roden and Groves, 1959; Gilmartin and Revelante, 1978; Bray, 1988).

MATERIALS AND METHODS

An oceanographic cruise was conducted in the central Gulf of California aboard the R/V *El Puma* from 31 March to 9 April, 1985. Four transects were established and 19 hydrographic casts were made (Fig. 1). Seawater samples were taken with Niskin bottles at five depths (0, 25, 50, 75 and 100 m). Water temperature was measured with a CTD (Neil Brown Mark II). For the analysis of chlorophyll *a* concentration, the sample of water from each depth was passed through a 20- μm Nitex mesh to obtain the nannophytoplankton fraction. The water was filtered (150 ml) in duplicate for both samples (total and smaller than 20 μm) using 25 mm-diameter fibreglass filters (*Whatman* GF/C), and 1 ml of a saturated solution of magnesium carbonate was added to prevent degradation of the pigments (Richards and Thompson, 1952). The filters were placed in aluminium foil to prevent the penetration of light and frozen until their analysis in the laboratory. Chlorophyll *a* concentration was determined by the fluorometric method described by Parsons *et al.* (1984), with modifications from Edler (1979), using a Turner model 111 fluorometer, calibrated with pure and pheopigment-free chlorophyll *a*, with the fluorometric technique described by Yentsch and Menzel (1963).

At five of the stations sampled (Fig. 1), ^{14}C assimilation experiments were carried out to estimate primary productivity, following Parsons *et al.* (1984). The stations were chosen according to the daily position of the vessel at noon, during the sampling of the transects. Five samples were taken at depths

lación de ^{14}C para estimar la productividad primaria de acuerdo con Parsons *et al.* (1984). Las estaciones se seleccionaron dependiendo de la posición diaria del barco al mediodía, durante el muestreo de los transectos. Se tomaron cinco muestras a profundidades correspondientes al 100, 50, 25, 10 y 1% de la irradiancia incidente en la superficie, siguiendo algunas recomendaciones de Fitzwater *et al.* (1982) para evitar contaminación en la toma de agua de mar. De cada profundidad muestreada se tomaron cuatro alícuotas de 125 ml, en botellas claras de vidrio. Se filtraron dos submuestras de agua con una malla Nitex de 20 μm de luz, para obtener la fracción correspondiente al nanofitoplancton; las otras dos submuestras representaron al fitoplancton

corresponding to 100, 50, 25, 10 and 1% of incident irradiance at the surface, following some recommendations by Fitzwater *et al.* (1982) to prevent contamination in the collection of seawater. From each depth sampled, four 125-ml aliquots were taken in clear glass bottles. Two subsamples of water were filtered through a 20- μm Nitex mesh to obtain the nanophytoplankton fraction. The other two subsamples represented the total phytoplankton for each level of irradiance sampled. One millilitre of $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ solution with an activity of 1 μCi was added to each flask. Sunlight incubation was done on board from approximately 11:00 to 13:00 hours. Acrylic tubes with neutral screens which simulated light irradiance at the different depths sam-

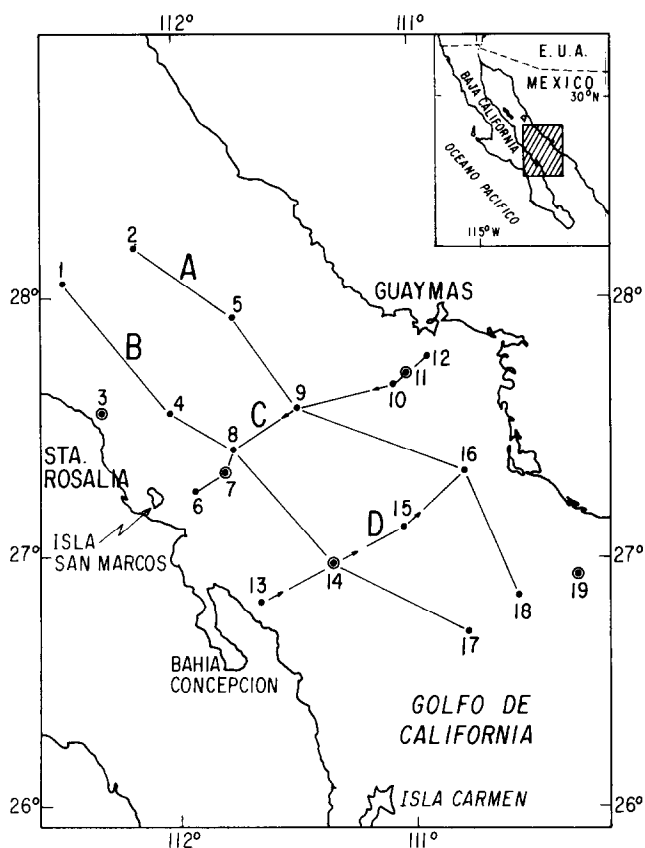


Figura 1. Localización de las estaciones muestreadas (•), y de los experimentos de productividad primaria (⊙).

Figure 1. Location of the sampling stations (•) and of the primary productivity experiments (⊙).

total para cada nivel de irradiancia muestreada. A cada frasco se le agregó 1 ml de solución de $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ con una actividad de 1 μCi . La incubación se realizó a bordo con luz solar, aproximadamente de las 11:00 a las 13:00 horas. Se utilizaron tubos de acrílico forrados con mallas neutras que simulaban la irradiancia de luz en las diferentes profundidades muestreadas, y se mantuvo un flujo continuo de agua de mar para evitar el calentamiento de las muestras. Una vez terminada la incubación, se procedió a filtrar las muestras con membrana Millipore de 0.45 μm de poro y 25 mm de diámetro (Parsons *et al.*, 1984). Los filtros se expusieron aproximadamente diez segundos a vapores de HCl concentrado para liberar el carbono inorgánico radiactivo no asimilado, posteriormente se colocaron en viales de centelleo y se les agregó 15 ml de solvente (Betha-Phase) para analizarlos por centelleo líquido.

La actividad de las radiaciones beta (cpm) se determinó con un contador Beckman LSC100. Posteriormente, se calculó la actividad en dpm, y los cálculos finales de carbono asimilado se realizaron con las ecuaciones descritas por Parsons *et al.* (1984).

RESULTADOS

La temperatura superficial del agua de mar aumentó gradualmente de norte a sur, de 17 a 21°C (Fig. 2a). La distribución espacial de clorofila *a* superficial presentó una ligera tendencia a aumentar hacia el sur (Fig. 2b), con concentraciones hasta de 5 mg m^{-3} en ambas costas, frente a Guaymas y frente a Santa Rosalía. La distribución espacial de la clorofila integrada total ($\text{mgCl}_a \text{ m}^{-2}$; Fig. 2c) se caracterizó por presentar las más bajas concentraciones en el centro del golfo (20 $\text{mgCl}_a \text{ m}^{-2}$). Las concentraciones más altas se ubicaron en las estaciones cercanas a la costa con máximas de hasta 115 $\text{mgCl}_a \text{ m}^{-2}$, por ejemplo, frente a Guaymas.

La biomasa del nanofitoplancton fue superior en la mayoría de las estaciones muestreadas, con un porcentaje arriba del 55% y hasta del 82%; el microfítoplancton sólo dominó en tres estaciones (3, 13 y 14) del lado de la península, con un porcentaje de clorofila total de 65 al 68% (Fig. 2d).

Los isogramas de temperatura en los transectos A y B (Fig. 1) presentaron claramente un afloramiento de agua fría en la parte

pleta que se usó, y un flujo continuo de agua de mar se mantuvo para prevenir el calentamiento de las muestras. Después de la incubación, las muestras se pasaron a través de filtros de membrana Millipore de 0.45 μm de poro y 25 mm de diámetro (Parsons *et al.*, 1984). Los filtros se expusieron a vapores de HCl concentrado por aproximadamente 10 segundos, para liberar el carbono inorgánico radiactivo no asimilado. Después se colocaron en viales de centelleo a los que se les agregó 15 ml de solvente (Betha-Phase) para analizarlos por centelleo líquido.

La actividad de las radiaciones beta (cpm) se determinó con un contador Beckman LSC100. Posteriormente, se calculó la actividad en dpm, y los cálculos finales de carbono asimilado se realizaron con las ecuaciones descritas por Parsons *et al.* (1984).

RESULTS

Surface seawater temperature increased gradually from north to south, from 17 to 21°C (Fig. 2a). The spatial distribution of surface chlorophyll *a* showed a slight tendency to increase towards the south (Fig. 2b), with concentrations of up to 5 mg m^{-3} on both coasts, off Guaymas and off Santa Rosalía. The spatial distribution of total integrated chlorophyll ($\text{mgChl}_a \text{ m}^{-2}$; Fig. 2c) presented the lowest concentrations in the central Gulf (20 $\text{mgChl}_a \text{ m}^{-2}$). The highest concentrations were found at the stations near the coast, with maxima of up to 115 $\text{mgChl}_a \text{ m}^{-2}$, for example, off Guaymas.

Nannophytoplankton biomass was greater at most stations sampled, with a percentage above 55% and up to 82%. Microphytoplankton only dominated at three stations (3, 13 and 14) on the side of the peninsula, with a total chlorophyll percentage of 65 to 68% (Fig. 2d).

The temperature isograms for transects A and B (Fig. 1) clearly showed an upwelling of cold water in the northern part (Figs. 3a, b). The central part of these transects presented more stratified conditions and greater stability in the water column, with lower chlorophyll *a* concentrations. At the ends, a rise of the isotherms towards stations 14 and 16 was observed, forming a small dome of subsurface cold water with warm waters at the surface, due to the influence of stations 17 and 18 at the southern end. For transects C and D, perpendicular to the Gulf, a more

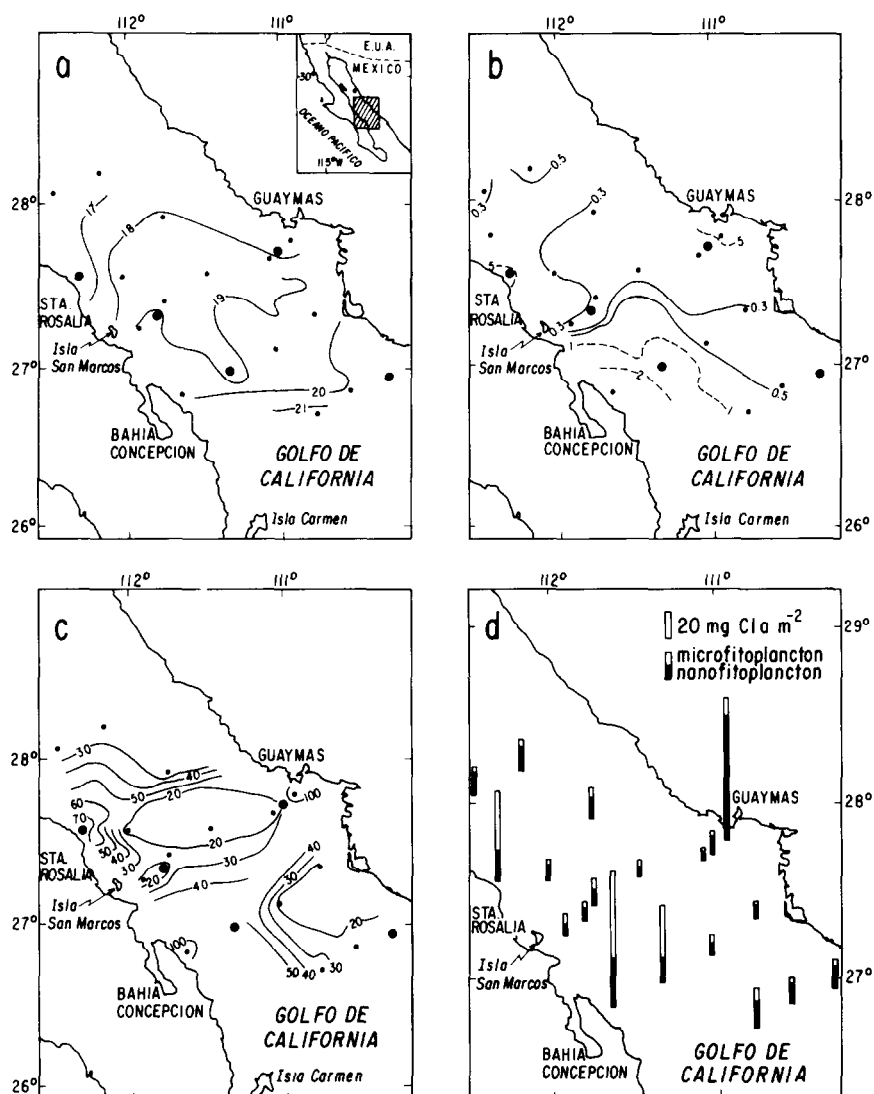


Figura 2. Distribución espacial de: a) temperatura superficial (°C), b) clorofila *a* superficial (mgChl *a* m⁻³), c) clorofila *a* total integrada en la columna de agua (mgChl *a* m⁻²) y d) clorofila *a* integrada (mgChl *a* m⁻²) por clases de tamaño.

Figure 2. Spatial distribution of: a) surface temperature (°C), b) surface chlorophyll *a* (mgChl *a* m⁻³), c) total integrated chlorophyll *a* in the water column (mgChl *a* m⁻²), and d) integrated chlorophyll *a* (mgChl *a* m⁻²) by size classes.

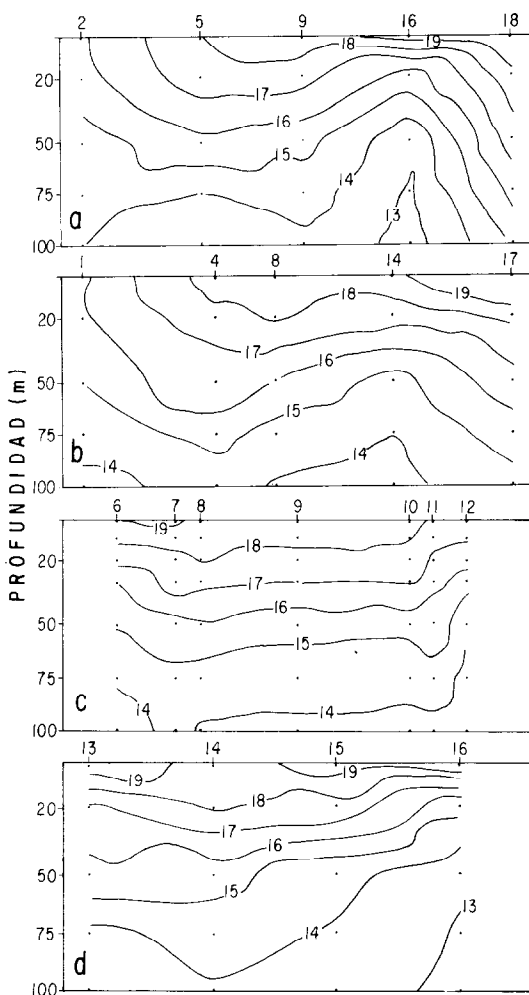


Figura 3. Isogramas de temperatura ($^{\circ}\text{C}$). a) Transecto A, b) transecto B, c) transecto C y d) transecto D.

Figure 3. Temperature isograms ($^{\circ}\text{C}$). a) Transect A, b) transect B, c) transect C and d) transect D.

norte (Figs. 3a, b). La parte central de estos transectos mostró condiciones más estratificadas y reflejó una mayor estabilidad de la columna de agua, con concentraciones de clorofila *a* más bajas. En los extremos, se observó un elevamiento de las isoterms hacia las estaciones 14 y 16, formando un pequeño domo de agua fría subsuperficial con aguas cálidas en la superficie, por influencia de las estaciones 17 y 18 del extremo sur. En los transectos C y D, perpendiculares al golfo, se

marked stratification was observed in the central part, but the isotherms also showed a rise towards the eastern coast (Figs. 3c, d), which also indicates upwelling of cold waters off the Guaymas basin.

The isolines of chlorophyll *a* concentration of 0.2 mg m^{-3} were shallower for transect A (25-60 m) than for transect B (50-80 m; Figs. 4a, b). However, in the surface layer, chlorophyll decreased from north to south, from 0.5 to 0.3 mg m^{-3} . In transect B, con-

observó una estratificación más marcada en el centro del golfo, sin embargo, las isotermas mostraron igualmente una elevación hacia la costa este (Figs. 3c, d), lo cual indica también afloramiento de aguas frías frente a la cuenca de Guaymas.

Las isolíneas de la concentración de clorofila *a* de 0.2 mg m^{-3} fueron más someras para el transecto A (25 a 60 m) que para el transecto B (50 a 80 m; Figs. 4a, b). Sin

centrations of up to 1.0 mg m^{-3} were recorded at station 14, in the central part of the transect. They decreased towards both sides, with 0.2 mg m^{-3} to the north and 0.6 mg m^{-3} to the south of the transect (Figs. 4a, b).

For transect C, maximum chlorophyll *a* concentrations were 0.4 mg m^{-3} at a depth between 30 and 50 m on the western side of the Gulf, and 2.0 mg m^{-3} at the surface on the eastern side (Fig. 4c). For transect D

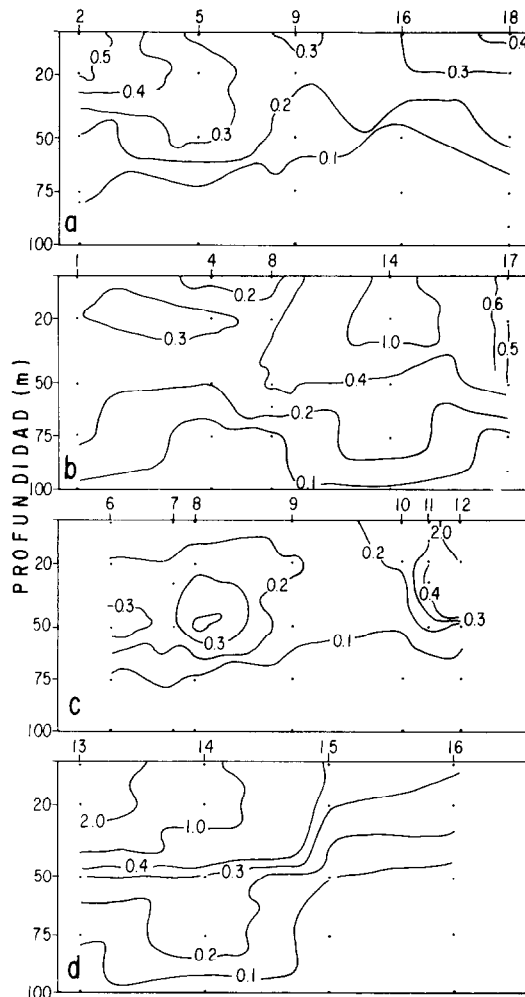


Figura 4. Isogramas de concentración de clorofila *a* (mg m^{-3}). a) Transecto A, b) transecto B, c) transecto C y d) transecto D.

Figure 4. Isograms of chlorophyll *a* concentration (mg m^{-3}). a) Transect A, b) transect B, c) transect C and d) transect D.

embargo, en la capa superficial, la clorofila decreció de norte a sur de 0.5 a 0.3 mg m^{-3} . En el transecto B se registraron concentraciones hasta de 1.0 mg m^{-3} en la estación 14, en la parte central del transecto, que decrecieron hacia ambos lados, con 0.2 mg m^{-3} al norte y 0.6 mg m^{-3} al sur del transecto (Figs. 4a, b).

La clorofila *a* en el transecto C presentó concentraciones máximas de 0.4 mg m^{-3} , a una profundidad entre 30 y 50 m en el lado oeste del golfo, y de 2.0 mg m^{-3} en la superficie del lado este (Fig. 4c). Para el transecto D (Fig. 4d), la concentración de clorofila *a* tuvo un máximo de 2.0 mg m^{-3} en el lado oeste y decreció a 0.3 mg m^{-3} en el lado este.

(Fig. 4d), chlorophyll *a* concentration had a maximum of 2.0 mg m^{-3} on the western side, decreasing to 0.3 mg m^{-3} on the eastern side.

At the stations where primary productivity experiments were carried out, the water column was stratified, with gradients of up to approximately 5°C (from 14 to 19°C) for 100 m depth (Fig. 5), except at station 3 where it was only 2°C (14 to 16°C). However, in the euphotic zone it only varied 1°C in the first 30 m.

The depth of the euphotic zone was very variable, from 27 to 92 m (Fig. 6). Maximum chlorophyll *a* concentrations were recorded at the coastal station (3) off the peninsula (Fig. 6), with subsurface values of 6.33 mg m^{-3} , whereas at station 7 the minimum concentra-

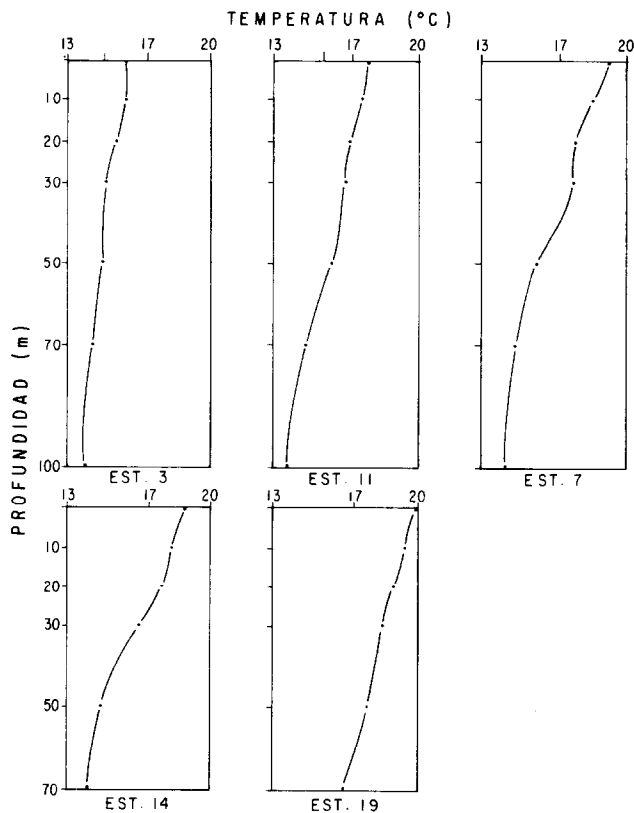


Figura 5. Distribuciones verticales de temperatura ($^{\circ}\text{C}$).

Figure 5. Vertical distribution of temperature ($^{\circ}\text{C}$).

En las estaciones donde se realizaron los experimentos de productividad primaria, la columna de agua estuvo estratificada, con gradientes hasta de aproximadamente 5 °C (de 14 a 19 °C) en 100 m de profundidad (Fig. 5), excepto para la estación 3 donde fue de solamente 2 °C (14 a 16°C); sin embargo, en la zona eufótica sólo presentó variación de 1 °C en los primeros 30 m.

La profundidad de la zona eufótica fue muy variable, desde 27 hasta 92 m (Fig. 6). Las máximas concentraciones de clorofila *a* se registraron en la estación costera (3) cerca de la península (Fig. 6), con valores subsuperficiales de 6.33 mg m⁻³, mientras que en la

tions were less than 0.25 mg m⁻³. The microphytoplankton contribution was only greater at stations 3 and 14, where the maximum values of chlorophyll *a* were recorded, three to four times higher than at the other stations. At three of the five stations, more than 70% of the chlorophyll *a* concentration was due to nanrophytoplankton (table 1).

The rates of primary productivity showed similar tendencies to those of chlorophyll *a*, with a double maximum of production, 5.3 mgC m⁻³ h⁻¹ at 5 m and 7.4 mgC m⁻³ h⁻¹ at 31 m, at station 3. The values were lower for the other stations, with a subsurface maximum of 3.0 mgC m⁻³ h⁻¹

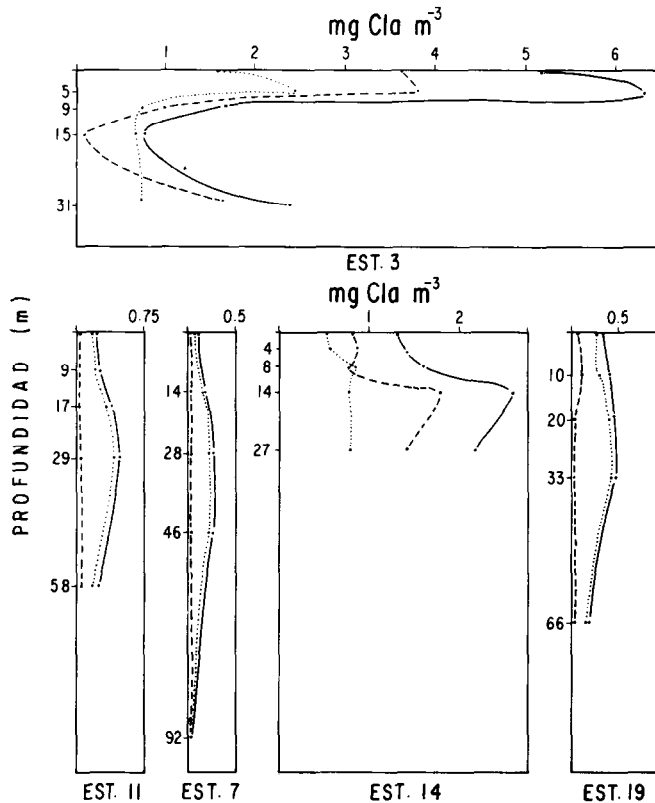


Figura 6. Distribuciones verticales de clorofila *a* (mgChla m⁻³) por clase de tamaño: total (—), microfitoplancton (---) y nanofitoplancton (···).

Figure 6. Vertical distribution of chlorophyll *a* (mgChla m⁻³) by size classes: total (—), microphytoplankton (---) and nanophytoplankton (···).

Tabla 1. Tasas de producción primaria ($\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$) total y por clases de tamaño.
Table 1. Rates of total primary productivity ($\text{mgC m}^{-2} \text{d}^{-1}$) and by size classes.

Estación	Producción primaria				
	Total	Nano	Micro	Nano (%)	Micro (%)
3	806.6	125.4	681.2	15.55	84.45
7	417.5	363.6	53.9	87.10	12.90
11	828.3	187.9	640.4	22.69	77.31
14	87.0	77.4	9.6	89.00	11.00
19	311.8	306.2	5.5	98.22	1.78

Tabla 2. Contenido de clorofila *a* (mgChla m^{-2}) total y por clases de tamaño, y razones (P/B) en $\text{mgC mgChla}^{-1} \text{h}^{-1}$.
Table 2. Total chlorophyll *a* content and by size classes (mgChla m^{-2}), and P/B ratios in $\text{mgC mgChla}^{-1} \text{h}^{-1}$.

Estación	Cl <i>a</i>			Nano (%)	Micro (%)	P/B	
	Total	Nano	Micro			Total	Nano
3	73.40	23.60	49.80	32.15	67.85	1.53	0.72
7	16.85	12.90	3.95	76.55	23.45	4.20	3.47
11	20.10	14.90	5.20	74.10	25.90	6.67	2.11
14	60.40	19.60	40.80	32.45	67.55	0.47	0.82
19	2.80	18.60	5.20	78.15	21.85	2.27	2.38

estación 7 las mínimas concentraciones fueron menores de 0.25 mg m^{-3} . La contribución del microfitoplancton fue sólo mayor en las estaciones 3 y 14, donde se registraron los máximos de clorofila *a*, de tres a cuatro veces más que en las otras estaciones. En tres de las cinco estaciones, más del 70% de la concentración de clorofila *a* fue debida al nanofitoplancton (tabla 1).

Las tasas de productividad primaria mostraron tendencias similares a las de la clorofila *a*, con un doble máximo de producción de $5.3 \text{ mgC m}^{-3} \text{h}^{-1}$ a 5 m y de $7.4 \text{ mgC m}^{-3} \text{h}^{-1}$ a 31 m, en la estación 3. Para las otras estaciones los valores fueron menores, con un máximo subsuperficial de $3.0 \text{ mgC m}^{-3} \text{h}^{-1}$, a 58 m en la estación 11. En las demás estaciones los máximos fueron menores de $1 \text{ mgC m}^{-3} \text{h}^{-1}$ (Fig. 7).

Los valores de productividad integrada fueron similares en las estaciones de ambas

at 58 m, at station 11. At the rest of the stations the maximum values were lower than $1 \text{ mgC m}^{-3} \text{h}^{-1}$ (Fig. 7).

The values of integrated productivity were similar at the stations on both coasts, around $0.8 \text{ gC m}^{-2} \text{d}^{-1}$, with a slight increasing trend from south to north. The contribution to productivity by nanophytoplankton was greater than 87% at the stations to the south of the study area (table 1).

The maximum values of the assimilation ratios (P/B) corresponded to the stations with the highest percentage contribution by nanophytoplankton (70%; table 2).

DISCUSSION

In general, during the study period, nanophytoplankton were the main contributors to the rates of primary productivity and chlorophyll *a* concentration. The predomi-

costas, alrededor de $0.8 \text{ gCm}^{-2} \text{ d}^{-1}$, con una ligera tendencia a incrementarse de sur a norte. El nanofitoplancton presentó una contribución a la productividad mayor del 87% en las estaciones hacia el sur del área muestreada (tabla 1).

Los valores máximos de las razones de asimilación (P/B) correspondieron a las estaciones con más altos porcentajes de contribución del nanofitoplancton (70%; tabla 2).

DISCUSION

En general, durante el periodo de estudio, el nanofitoplancton fue el principal con-

nance of nanophytoplankton over microphytoplankton at the central stations was due to conditions of greater stability in the water column. On the other hand, the maximum values of chlorophyll *a* and primary productivity were found at the stations near the coast, where greater instability in the water column was recorded, as shown in the temperature isograms. Here, the microphytoplankton predominated, except at one station off Guaymas where a great abundance of grazing copepods has been reported (Jiménez-Pérez and Lara-Lara, 1988), that significantly reduce the microphytoplankton populations. The relation between the contri-

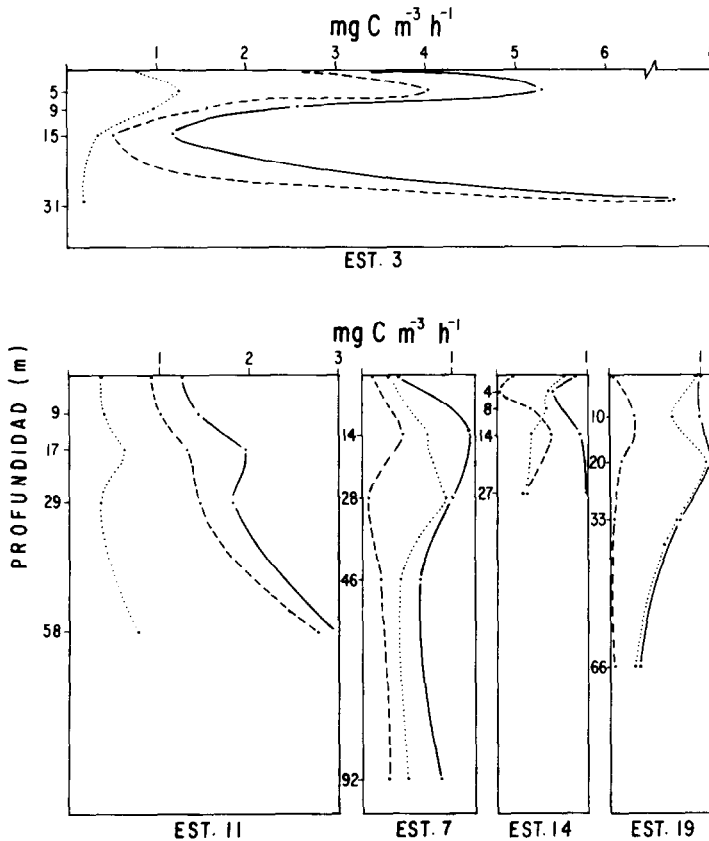


Figura 7. Distribuciones verticales de las tasas de productividad primaria ($\text{mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$), por clases de tamaño: total (—), microfitoplancton (--) y nanofitoplancton (···).

Figure 7. Vertical distribution of the rates of primary productivity ($\text{mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) by size classes: total (—), microphytoplankton (--) and nanophytoplankton (···).

tribuyente a las tasas de productividad primaria y concentración de clorofila *a*. El dominio del nanofitoplancton sobre el microfitoplancton en las estaciones centrales se debió a las condiciones de mayor estabilidad de la columna de agua. Mientras que los máximos de clorofila *a* y productividad primaria se localizaron en las estaciones cercanas a la costa, donde se registró mayor inestabilidad de la columna de agua, tal como se aprecia en los isogramas de temperatura. Aquí dominó el microfitoplancton, con excepción de una estación frente a Guaymas, donde en otras investigaciones se ha informado de gran abundancia de copépodos (Jiménez-Pérez y Lara-Lara, 1988), que reducen significativamente las poblaciones del microfitoplancton. La relación entre las contribuciones de nanofitoplancton y microfitoplancton a la clorofila total ha sido discutida anteriormente por otros autores. Por ejemplo, Chisholm (1992) ha establecido que la contribución fraccional de las células pequeñas aumenta a medida que la clorofila total decrece. Durante nuestro estudio, éste parece ser también el caso, con excepción de la estación frente a Guaymas. Asimismo, Chávez (1989) señaló que la amplia variabilidad de la clorofila frente a Perú se debió a la contribución de las células grandes (diatomeas). Valdez-Holguín y Lara-Lara (1987; Lara-Lara y Valdez-Holguín, 1988) han afirmado también, para las primaveras de 1983 y 1984, que la gran variabilidad de la concentración de clorofila total en varias estaciones del Golfo de California se debió principalmente al aumento de la fracción del microfitoplancton. Por tanto, podemos resumir que durante la primavera de 1985, también la principal variación de clorofila *a* total se debió a incrementos en las poblaciones del microfitoplancton.

En forma general, los máximos de productividad fueron subsuperficiales a causa de la fotoinhibición en la superficie. En la estación 3 fue más notorio que ambos máximos se deben a un mayor porcentaje de microfitoplancton y que el hundimiento de estas células llega a la nitroclina e incrementa la biomasa a esta profundidad, siempre que la nitroclina esté en la zona eufótica, tal como ha sugerido Harris (1986). Los máximos de productividad y biomasa al 1 y 10% de irradiancia pueden deberse a las diferentes capacidades de producción de las fracciones del fitoplancton. Estas características parecen indicar la pre-

contribuciones by nannophytoplankton and microphytoplankton to total chlorophyll has been discussed in the literature. For example, Chisholm (1992) established that the fractional contribution by small cells increases as total chlorophyll decreases. This also seems to be the case in the present study, except at the station off Guaymas. Chávez (1989) indicated that large cells (diatoms) are responsible for the wide variation in chlorophyll off Peru. Valdez-Holguín and Lara-Lara (1987) and Lara-Lara and Valdez-Holguín (1988) also indicated, for the spring of 1983 and 1984, that the large variability of the total chlorophyll concentrations at several stations in the Gulf of California is mainly the result of an increase in the microphytoplankton fraction. Therefore, we can summarize that, during spring 1985, the variation in chlorophyll *a* was also mainly due to the increase in microphytoplankton populations.

In general, productivity maxima occurred at the subsurface because of photoinhibition at the surface. It was particularly clear at station 3 that both maxima were due to a larger percentage of microphytoplankton and that the sinking of these cells reaches the nitrocline, increasing the biomass at this depth, as long as the nitrocline is in the euphotic zone, as suggested by Harris (1986). Productivity and biomass maxima at 1 and 10% of irradiance may have been due to the different productive capacities of the phytoplankton fractions. These characteristics seem to indicate the occurrence of spores or non-vegetative stages of some phytoplanktonic species. French and Hargraves (1980) reported that, in darkness, diatom spores exhibit a high level of chlorophyll and low photosynthetic capacity. These stages occur in adverse environmental conditions. According to Garrison (1981), following the presence of spores it is common to have phytoplankton blooms.

The assimilation ratio (P/B) is an index of the efficiency of production of the phytoplankton. During this study, the P/B values ranged from 0.4 to 6.6, and the maxima corresponded to the stations with the highest percentage contribution to biomass by nannophytoplankton. This indicates that during this period the nannophytoplankton had greater efficiency of production. This characteristic is also well documented (Parsons and Takahashi, 1973; Malone, 1980; Balley-Watts and Kirika, 1981, among others).

sencia de esporas o estadios no vegetativos de algunas especies fitoplanctónicas. French y Hargraves (1980) observaron esporas de diatomeas que exhiben en la obscuridad un alto nivel de clorofila y una baja capacidad fotosintética. Estos estadios se presentan en condiciones ambientales adversas; según Garrison (1981), después de la presencia de esporas es común tener florecimientos de fitoplancton.

La razón de asimilación (P/B) es un índice de la eficiencia de producción del fitoplancton. Durante este estudio los valores de P/B variaron de 0.4 a 6.6, los máximos correspondieron a las estaciones que aportaron mayor porcentaje a la biomasa por el nanofitoplancton. Esto indica que durante este periodo el nanofitoplancton tuvo mayor eficiencia de producción. Esta característica también ha sido ampliamente documentada (Parson y Takahashi, 1973; Malone, 1980; Balley-Watts y Kirika, 1981, entre otros).

Los valores de P/B reportados anteriormente para esta región en el invierno de 1981 y verano de 1982 variaron de 0.84 a 7.3 mgC mgChl a^{-1} h $^{-1}$ (Gaxiola-Castro y Alvarez-Borrego, 1986). Valdez-Holguín y Lara-Lara (1987) registraron valores de 1.9 a 15.0 mgC mgChl a^{-1} h $^{-1}$, para el golfo central y sur, durante 1983-1984. Asimismo, las tasas integradas de productividad del fitoplancton del golfo central variaron de 0.087 a 0.828 mgC m $^{-2}$ d $^{-1}$, de marzo a abril de 1985. Estas tasas de producción son muy parecidas a las mencionadas anteriormente, para épocas normales, por otros autores (Millán-Núñez y Lara-Lara, en prensa). Por tanto, se puede concluir que, tanto las tasas de productividad primaria como las razones de asimilación alcanzaron sus valores normales en la primavera de 1985, después de haber sido incrementadas en las primaveras de 1983 y 1984 por el evento de El Niño.

Valdez-Holguín y Lara-Lara (1987; Lara-Lara y Valdez-Holguín, 1988) concluyeron que la variabilidad de las tasas de productividad del golfo central durante 1983 y 1984, se debió principalmente a variaciones en las razones de asimilación. Estos autores argumentaron que el enriquecimiento del golfo central fue consecuencia de un incremento del contenido de clorofila *a*, por reducciones en las tasas de alimentación. Durante este muestreo, las reducciones en las tasas de productividad

The P/B values previously reported for this region in winter 1981 and summer 1982 varied from 0.84 to 7.3 mgC mgChl a^{-1} h $^{-1}$ (Gaxiola-Castro and Alvarez-Borrego, 1986). Valdez-Holguín and Lara-Lara (1987) recorded values ranging from 1.9 to 15.0 mgC mgChl a^{-1} h $^{-1}$ for the central and southern Gulf during 1983-1984. Likewise, the integrated rates of phytoplankton productivity for the central Gulf varied from 0.087 to 0.828 gC m $^{-2}$ d $^{-1}$ from March to April, 1985. These rates of production are very similar to those previously mentioned, for normal times, by other authors (Millán-Núñez and Lara-Lara, in press). Therefore, it may be concluded that both the rates of primary productivity and the assimilation ratios attained their normal values in spring 1985, after having increased in the spring of 1983 and 1984 as a result of the El Niño event.

Valdez-Holguín and Lara-Lara (1987) and Lara-Lara and Valdez-Holguín (1988) concluded that the variability of the rates of productivity in the central Gulf during 1983-1984 was mainly due to variations in the assimilation ratios. These authors indicated that the enrichment of the central Gulf was due to an increase in chlorophyll *a* content, because of reduced grazing pressure. In this study, the reductions in the rates of productivity were due to decreases in both assimilation ratios and pigment content, relative to 1983-1984. This indicates that all the components of the pelagic planktonic ecosystem had recovered in spring 1985 from the effects of the 1982-1984 El Niño phenomenon.

The pattern of temperature and chlorophyll *a* distribution in the isograms indicates the occurrence of a thermal front during the study period. In general, the distributions of the variables in the transects were directly related. The isotherms presented conditions of stratification in the central part, followed by a rise of the isotherms towards the periphery of the eastern side. Chlorophyll *a* was lower in the central part of the study area and increased towards the eastern coast and slightly towards the north and south. Changes such as these in the thermal surface of the Gulf of California have been reported by Badan-Dangon *et al.* (1985) who, using satellite images, described the generation of these thermal fronts.

se debieron a disminuciones de ambas razones de asimilación y del contenido de pigmentos, con respecto a 1983-1984. Esto indica que todos los componentes del ecosistema planctónico pelágico ya se habían reestablecido en la primavera de 1985 de los efectos del fenómeno El Niño 1982-1984.

Los patrones de distribución de la temperatura y de clorofila *a* en los isogramas indican que durante el periodo de estudio se desarrollaba un frente térmico. En general, las distribuciones de las variables en los transectos a lo largo y a través del golfo se relacionaron directamente; las isotermas presentaron condiciones de estratificación en la parte central, seguidas de un elevamiento de las isotermas hacia la periferia del lado este. La clorofila *a* en el centro del área de estudio fue menor y aumentó hacia la costa este y ligeramente hacia el norte y sur. Este tipo de cambios en la superficie termal del Golfo de California han sido considerados con anterioridad por Badán-Dangón *et al.* (1985), quienes mediante imágenes de satélite describieron la generación de tales frentes térmicos.

Dichos procesos (frentes termoquímicos) regulan en gran parte la fertilidad del área, y por tanto, tienen una gran significación en la distribución espacial de los organismos planctónicos. En particular, en el golfo central estos eventos físicos deben de ser responsables de la variabilidad de las áreas de desove, alimentación y crecimiento de especies de peces pelágicos.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece al CONACYT la concesión de tiempo del barco *El Puma* y el apoyo financiero para la realización del proyecto PCECBNA 021265.

REFERENCIAS

- Alvarez-Borrego, S. y Schwartzlose, R. (1979). Masas de agua del Golfo de California. *Ciencias Marinas*, 6(1, 2): 42-63.
- Badan-Dangon, A.F., Koblinsky, C.J. and Baumgartner, T. (1985). Spring and summer in the Gulf of California observations of surface thermal patterns. *Oceanologica Acta*, 8: 13-22.
- Balley-Watts, A.E. and Kirika, A. (1981). The assessment of size variation in Loch Leven phytoplankton, methodology and
- These processes (thermochemical fronts) largely regulate the fertility of the area and, therefore, are of great significance to the spatial distribution of planktonic organisms. In particular, in the central Gulf these physical events must be responsible for the variability of the spawning areas, food and growth of pelagic fishes.
- #### ACKNOWLEDGEMENTS
- CONACYT provided ship time on the R/V *El Puma* and financial support for this project, PCECBNA 021265.
- English translation by Christine Harris.
-
- some of its uses in the study of factors influencing size. *Plank. Res.*, 3(2): 261-282.
- Berman, T. (1975). Size fractionation of natural aquatic populations associated with autotrophic and heterotrophic carbon uptake. *Mar. Biol.*, 33: 215-220.
- Bienfang, P.K. and Takahashi, M. (1983). Ultraplankton growth rates in a subtropical ecosystem. *Mar. Biol.*, 76: 213.
- Braun, J.G., Orzais, I., Armas de, J.D. y Real, F. (1985). Productividad y biomasa del ultraplankton, nanoplankton y fitoplankton de red en aguas de las Islas Canarias. *Biol. Inst. Esp. Oceang.*, 2(1): 192-204.
- Bray, N.A. (1988). Thermohaline circulation in the Gulf of California. *J. Geophys. Res.*, 93(C5): 4993-5020.
- Brockel, K. von (1981). The importance of nanoplankton within the pelagic Antarctic ecosystem. *Kieler Meeresforsch., Sonder*, 5: 61-67.
- Cole, B.E., Cloern, J.E. and Alpine, A.E. (1986). Biomass and productivity of three phytoplankton size classes in San Francisco Bay. *Estuaries*, 9(2): 117-126.
- Chávez, F.P. (1989). Size distribution of phytoplankton in the central and eastern tropical Pacific. *Global Biogeochem. Cycles*, 3: 27.
- Chisholm, S.W. (1992). Phytoplankton size. In: P.G. Falkowski and A.D. Woodhead (eds.), **Primary productivity and biogeochemical cycles in the sea**. Plenum Press, New York, 550 pp.

- Durbin, E.G., Krawiec, R.W. and Smayda, T.J. (1975). Seasonal studies on the relative importance of different size fractions of phytoplankton in Narragansett Bay (USA). *Mar. Biol.*, 32: 271-287.
- Dussart, B.H. (1965). Les diferentes categorías de plancton. *Hidrobiología*, 26: 72-74.
- Edler, L. (ed., 1979). Recommendations for marine biological studies in the Baltic Sea. *The Baltic Marine Biologist*. Publication No. 5, 38 pp.
- Fitzwater, F.S., Knauer, G.A. and Martin, J.H. (1982). Metal contamination and its effect on primary production measurements. *Limnol. Oceanogr.*, 27(3): 544-551.
- French, F.W. and Hargraves, P.E. (1980). Physiological characteristics of plankton diatom resting spores. *Mar. Biol. Letters*, 1: 185-195.
- Garrison, D.L. (1981). Monterey Bay phytoplankton. II. Resting spores cycles in coastal diatoms populations. *J. Plankton Res.*, 3: 137-156.
- Gaxiola-Castro, G. and Alvarez-Borrego, S. (1986). Photosynthesis-irradiance relationship for winter phytoplankton in Pacific waters off Mexico. *Oceanologica Acta*, 9: 497-501.
- Gilmartin, M. and Revelante, N. (1978). The phytoplankton characteristics of the Barrier Island lagoons of the Gulf of California. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, 7(1): 29-47.
- Harris, P.G. (1986). **Phytoplankton ecology. Structure, function and fluctuation.** Chapman and Hall, London, New York. 384 pp.
- Hopcroft, R.R. and Roff, J.C. (1990). Phytoplankton size fractions in a tropical neritic ecosystem near Kingston, Jamaica. *Plankton Res.*, 12: 1069.
- Jiménez-Pérez, L.C. and Lara-Lara, J.R. (1988). Zooplankton biomass and copepod community structure in the Gulf of California during the 1982-1983 El Niño event. *CALCOFI Rep.*, 29: 122-128.
- Lara-Lara, J.R., Valdez-Holguín, J.E. and Jiménez-Pérez, L.C. (1984). Plankton studies in the Gulf of California during the 1982-1983 El Niño. *Tropical Ocean and Atmosphere Newsletter*, 28: 16-17.
- Lara-Lara, J.R. and Valdez-Holguín, J.E. (1988). Size fraction biomass and primary productivity in the Gulf of California during spring 1984. *Ciencias Marinas*, 14(1): 1-14.
- Malone, T.C. (1971a). The relative importance of nanoplankton and netplankton as primary producers in tropical oceanic and neritic phytoplankton communities. *Limnol. Oceanogr.*, 16: 633-639.
- Malone, T.C. (1971b). The relative importance of nanoplankton and netplankton as primary producers in the California Current systems. *Fish. Bull.*, 69: 799-820.
- Malone, T.C. (1980). Algal size. In: I. Morris (ed.), *The physiological ecology of phytoplankton.* Univ. California Press, Berkeley, pp. 433-463.
- Malone, T.C. and Chervin, M.B. (1979). The production and fate of phytoplankton size fraction in the plume of the Hudson River, New York Bight. *Limnol. Oceanogr.*, 24: 683-693.
- Millán-Núñez, E. and Gaxiola-Castro, G. (1989). Spatial variability of phytoplankton in the Gulf of California during the El Niño 1983. *Nova Hedwigia*, 49: 113-119.
- Millán-Núñez, R. y Lara-Lara, J.R. Productividad primaria del fitoplancton del Pacífico mexicano: Un diagnóstico. En: F. González Farías y J. de la Rosa Vélez (eds.). *Temas de oceanografía biológica en México.* Vol II, UABC (en prensa).
- Odate, T. and Maita, Y. (1988). Regional variation in the size composition of phytoplankton communities in the western North Pacific Ocean, spring 1985. *Biol. Oceanogr.*, 6: 65.
- Parsons, T.R., Maita, Y. and Lalli, C.M. (1984). **A manual of chemical and biological methods for seawater analysis.** Pergamon Press, 171 pp.
- Parsons, T.R. and Takahashi, M. (1973). Environmental control of phytoplankton cell size. *Limnol. Oceanogr.*, 18: 511-515.
- Richards, F.A. and Thompson, T.G. (1952). The estimation and characterization of plankton populations by pigments analyses. II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. *J. Mar. Res.*, 11: 156-172.

- Roden, G.I. (1958). Oceanographic and meteorological aspects of the Gulf of California. **Pacific Sci.**, 12: 21-45.
- Roden, G.I. (1964). Oceanographic aspects of the Gulf of California. In: T.J.H. Van Andel and G.G. Shor (eds.), **Marine geology of the Gulf of California: a symposium**. AAPG, Memoir, 3: 30-58.
- Roden, G.I. and Groves, G.W. (1959). Recent oceanographic in the Gulf of California. **J. Mar. Res.**, 18: 10-35.
- Stevenson, M.R. (1970). On the physical and biological oceanography near the entrance to the Gulf of California, October 1966-August 1967. **Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.**, 4: 389-504.
- Sverdrup, H.P. (1941). The Gulf of California: preliminary discussion of the cruise of the E.W. Scripps in February and March, 1939. **Sixth Pac. Sci. Cong., 1939. Proc.**, 3: 161-166.
- Valdez-Holguín, J.E. y Lara-Lara, J.R. (1987). *Producción primaria en el Golfo de California: efectos del evento de El Niño 1982-1983*. **Ciencias Marinas**, 13(2): 34-50.
- Yentsch, C.S. and Menzel, D.W. (1963). A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and pheophytin by fluorescence. **Deep Sea Res.**, 10: 221-231.
- Zeitzschel, B. (1969). Primary productivity in the Gulf of California. **Mar. Biol.**, 3: 201-207.