

## Productividad primaria del fitoplancton en la zona eufótica del Sistema de la Corriente de California estimada mediante imágenes del CZCS

### Phytoplankton primary productivity in the euphotic zone of the California Current System estimated from CZCS imagery

OA Barocio-León, R Millán-Núñez\*, E Santamaría-del-Ángel, A González-Silvera

Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Km 103 Carretera Tijuana-Ensenada, Ensenada CP 22800, Baja California, México. \* E-mail: [rmillan@uabc.mx](mailto:rmillan@uabc.mx)

#### Resumen

Se estimó la productividad primaria (PP) del fitoplancton en la zona eufótica del Sistema de la Corriente de California utilizando la concentración de clorofila (Chl) obtenida de imágenes del CZCS (Coastal Zone Color Scanner). Se dividió el área en dos regiones, sur de California (SC) y Baja California (BC), cada una con una subregión costera y otra mar adentro, y en dos temporadas, la fría y la cálida. Los valores de Chl y PP fueron en general mayores y más variables en las subregiones costeras que mar adentro. La temporada fría mostró valores más altos de PP, excepto en la subregión de mar adentro de BC. El efecto de El Niño (ENSO) 1982–1983 fue más evidente en las subregiones costeras, propiciando valores más bajos de PP durante la temporada cálida de 1983 y la fría de 1984. En las subregiones costeras dominaron las aguas mesotróficas y eutróficas, mientras que en las subregiones de mar adentro la mayor contribución fue de aguas oligitróficas. En promedio, se estimó una PP total 23.78% debajo de los correspondientes datos *in situ* de CalCOFI, 51.82% en las subregiones costeras y 5.93% mar adentro, lo que concuerda con las diferencias esperadas entre datos *in situ* y los provenientes de modelos. El promedio diario de PP para la subregión costera y mar adentro de SC fue de 0.80 y 0.61 g C m<sup>-2</sup>, respectivamente, mientras que para la subregión costera y mar adentro de BC fue de 1.03 y 0.18 g C m<sup>-2</sup>, respectivamente. La PP total de la zona eufótica del área estudiada (de enero de 1979 a junio de 1986) fue de 2.39 Gt C. Se calculó una PP media anual de 0.32 Gt C para toda el área de estudio.

*Palabras clave:* productividad primaria, CZCS, clorofila *a*, Corriente de California.

#### Abstract

We estimated phytoplankton primary productivity (PP) in the euphotic zone of the California Current System using chlorophyll concentration (Chl) from CZCS imagery. The area was divided into two regions, Southern California (SC) and Baja California (BC), with inshore and offshore subregions, and into two seasons, cool and warm. The Chl and PP values were in general higher and more variable inshore than offshore. The cool season had higher PP values, except in the offshore subregion of BC. The effect of El Niño (ENSO) 1982–1983 was more evident inshore, leading to lower PP values during the warm season of 1983 and the cool season of 1984. Mesotrophic and eutrophic waters dominated in the inshore subregions, whereas the major contribution in the offshore subregions was from oligotrophic waters. The total PP estimated was on average 23.78% below the corresponding *in situ* CalCOFI PP data, 51.82% inshore and 5.93% offshore, which is within the expected agreement between *in situ* and modeling methods. The average daily PP for SC inshore and offshore was 0.80 and 0.61 g C m<sup>-2</sup>, respectively, and for BC inshore and offshore it was 1.03 and 0.18 g C m<sup>-2</sup>, respectively. The total PP in the euphotic zone of the study area (January 1979 to June 1986) was 2.39 Gt C. We calculated an annual average PP for the whole study area of 0.32 Gt C.

*Key words:* primary productivity, CZCS, chlorophyll *a*, California Current.

#### Introducción

Uno de los objetivos de la oceanografía actual es medir y entender los procesos que controlan las fluctuaciones en los flujos de carbono a nivel global. Por tanto, la estimación de la productividad primaria (PP) del fitoplancton es de gran importancia, ya que es el proceso que transforma carbono inorgánico en materia orgánica mediante la asimilación fotosintética del CO<sub>2</sub>, introduciendo carbono en la cadena trófica acuática. Ya se ha determinado el papel de la PP en el ciclo del carbono, observándose que 75% de la diferencia en la concentración de

#### Introduction

One of the goals of oceanography today is to measure and understand processes that control the fluctuations in carbon fluxes globally. Therefore, the estimation of phytoplankton primary productivity (PP) is of great significance, since it is the process that transforms inorganic carbon to organic matter by the photosynthetic uptake of CO<sub>2</sub>, introducing carbon to the aquatic trophic web. The role of PP in the carbon cycle has been estimated, and it has been observed that 75% of the difference in dissolved inorganic carbon concentration between the

carbono inorgánico disuelto entre la superficie y los océanos profundos se debe a la bomba biológica (Sarmiento y Bender 1994). Tales observaciones sugieren que la PP puede regular el creciente efecto invernadero causado por las emisiones antropogénicas de CO<sub>2</sub> a la atmósfera desde la revolución industrial, lo que ha fomentado el interés de los científicos por estimar la tasa a la cual el carbono inorgánico se transforma en biomasa fitoplanctónica y es introducido en la cadena trófica marina a nivel global.

La concentración de clorofila ([Chl]) ha sido utilizada como indicador de la biomasa fitoplanctónica y, por tanto, la cuantificación de su distribución resulta esencial para la determinación de la PP. Aunque han mejorado los métodos para realizar estimaciones de [Chl] *in situ*, las técnicas clásicas de muestreo desde embarcaciones no son adecuadas para obtener datos de áreas extensas y de largo plazo. En consecuencia, existe incertidumbre alrededor de las características de la variabilidad planctónica a gran escala determinada mediante muestreos *in situ* (Longhurst *et al.* 1995).

El uso de sensores remotos para la detección de pigmentos fitoplanctónicos ha resultado ser la mejor forma de obtener una visión sinóptica de regiones extensas (Longhurst *et al.* 1995). Las imágenes de los sensores remotos proporcionan datos de la concentración media de pigmentos fotosintéticos en la primera profundidad óptica (Kirk 1994), lo que permite estudiar grandes áreas del océano de forma simultánea. Mediante estas imágenes se han observado filamentos, meandros y manchas irregulares, indicando mayores concentraciones cerca de la costa que mar adentro, con concentraciones máximas en las zonas de surgencia (Platt y Sathyendranath 1988, Longhurst *et al.* 1995).

El radiómetro conocido como Coastal Zone Color Scanner (CZCS) fue el primer sensor del color del océano instalado a bordo de un satélite en órbita (Nimbus 7) y funcionó de noviembre de 1978 a junio de 1986. Las imágenes que generó fueron usadas para estimar la concentración de clorofila *a* más feofitina *a* en la capa superior del océano dentro de cuadrículas muy finas sobrepuestas sobre áreas muy grandes (Longhurst *et al.* 1995). Esta capa superior corresponde a la primera profundidad óptica y puede variar de centímetros a varias decenas de metros, dependiendo de la concentración de los constituyentes del agua (Kirk 1994).

El uso de sensores remotos para estimar la PP requiere establecer una conexión entre un indicador de biomasa (concentración de pigmentos) y una tasa de fijación de carbono. Tal conexión se realiza mediante modelos matemáticos con base en la relación entre la producción primaria y la luz (e.g., Platt *et al.* 1988, Morel 1991, Behrenfeld y Falkowski 1997). La capacidad del fitoplancton para utilizar la luz para transformar carbono inorgánico en materia orgánica se mide mediante la construcción de curvas de fotosíntesis-irradiancia (P-E). Se ha observado que los parámetros fotosintéticos que describen tales curvas varían en espacio y tiempo, y no pueden ser inferidas directamente de los datos tomados por sensores remotos. Como una forma de resolver este problema se sugirió la

surface and deep oceans is due to the biological pump (Sarmiento and Bender 1994). Such observations suggest that PP can modulate the increasing greenhouse effect caused by anthropogenic emissions of CO<sub>2</sub> to the atmosphere since the industrial revolution, therefore stirring the interest of scientists in estimating the rate at which inorganic carbon is transformed into phytoplanktonic biomass and introduced into the marine trophic web on a global scale.

Chlorophyll concentration ([Chl]) has been used as a predictor of phytoplanktonic biomass, so quantifying its distribution is essential for the determination of PP. Even though the methods for making *in situ* [Chl] estimates have improved, classical ship-based sampling methods are inadequate for gathering broad area and long-term data. As a result, there is uncertainty about the characteristics of plankton variability on a larger scale based on shipboard sampling (Longhurst *et al.* 1995).

Remote sensing of phytoplankton pigments has proved to be the best way to provide a synoptic view of large areas (Longhurst *et al.* 1995). Imagery from remote sensors provides data on the average photosynthetic pigment concentration in the first optical depth (Kirk 1994), allowing the study of broad areas of the ocean simultaneously. By means of these images, irregular patches, filaments, and meanders have been observed, revealing higher concentrations near the coast and lower concentrations offshore, with maximum concentrations at upwelling sites (Platt and Sathyendranath 1988, Longhurst *et al.* 1995).

The Coastal Zone Color Scanner (CZCS) radiometer was the first ocean color sensor on board an orbiting satellite (Nimbus 7) and operated from November 1978 to June 1986. The images generated were used to estimate chlorophyll *a* plus phaeophytin *a* concentration in the upper layer of the ocean within very fine grids overlying very large areas (Longhurst *et al.* 1995). This upper layer corresponds to the first optical depth and can vary from centimeters to several tens of meters, depending on the concentration of water constituents (Kirk 1994).

The use of remote sensors to estimate PP requires the establishment of a link between a biomass indicator (pigment concentration) and a rate of carbon fixation. Such a link is made by mathematical models based on the relationship between primary production and light (e.g., Platt *et al.* 1988, Morel 1991, Behrenfeld and Falkowski 1997). The ability of phytoplankton to use light to transform inorganic carbon to organic matter is measured by constructing photosynthesis-irradiance (P-E) curves. It has been observed that photosynthetic parameters that describe such curves are variable over space and time and cannot be directly inferred from the data collected from satellite sensors. The division of the ocean into biogeochemical provinces (Longhurst *et al.* 1995) was suggested as a way to solve this problem. Average values of photosynthetic parameters obtained from field data could be estimated in order to describe each biogeochemical province and used to estimate PP from satellite imagery (Platt *et al.*

división del océano en provincias biogeoquímicas (Longhurst *et al.* 1995). Se podrían estimar los promedios de los parámetros fotosintéticos obtenidos de datos de campo para describir cada provincia biogeoquímica y utilizarse para estimar el PP a partir de las imágenes de satélite (Platt *et al.* 1991, Longhurst *et al.* 1995), o se podrían modelar como función de los sensores remotos (Morel *et al.* 1996).

A pesar de que las imágenes de satélite proporcionan una muy buena caracterización espacial de la capa superficial del océano, la distribución vertical de [Chl] en la zona eufótica no es homogénea y en general presenta un máximo profundo de clorofila (MPC) (Cullen y Eppley 1981), que a veces se localiza por debajo de la primera profundidad óptica y, por tanto, es invisible para el sensor. Para estimar la PP sobre toda la zona eufótica se necesita conocer la distribución vertical de los pigmentos, ya que suponer un perfil de biomasa homogéneo puede producir errores graves en las estimaciones (Platt *et al.* 1988). A fin de evitar este error potencial, Platt *et al.* (1988) propusieron un modelo de curvas gaussianas que describe la distribución vertical de [Chl]. Se han desarrollado modelos empíricos para estimar los parámetros gaussianos que describen tal curva a partir de la clorofila superficial para el Sistema de la Corriente de California (SCC) (Millán-Núñez *et al.* 1997), apoyándose en la base de datos del programa California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations (CalCOFI). Estos modelos empíricos permiten determinar perfiles típicos de [Chl] para diferentes regiones biogeoquímicas y temporadas utilizando [Chl] de datos satelitales como datos de entrada.

Un modelo para estimar la producción primaria a partir de sensores remotos requiere considerar al menos los siguientes siete puntos (Platt *et al.* 1991): (1) la estimación de la luz disponible en la superficie del mar considerando las pérdidas en la interface aire/mar; (2) la estimación de la biomasa fitoplanctónica en la superficie del mar expresada como [Chl] usando sensores remotos; (3) la regionalización del área de estudio según las diferencias en los perfiles de [Chl] y la estacionalidad; (4) la estimación del perfil de biomasa desde la superficie hasta la base de la zona eufótica; (5) el establecimiento de los parámetros de fotosíntesis-luz,  $\alpha^B$  (pendiente inicial de la curva fotosíntesis-luz) y  $P_m^B$  (número de asimilación); (6) la estimación del coeficiente de atenuación de la luz ( $K_d$ ); y (7) la estimación de la PP en la columna de agua.

Longhurst *et al.* (1995) dividieron los océanos del mundo en 57 provincias biogeoquímicas y, mediante imágenes del CZCS, estimaron la PP global en 45–50 Gt C año<sup>-1</sup> con el modelo mencionado arriba. Dada la naturaleza de sus estimaciones, la escala espacial que definieron se basa en provincias bastante grandes, dos de las cuales incluyen el SCC. En un esquema local en el SCC, Millán-Núñez *et al.* (1997) dividieron las grandes provincias de Longhurst *et al.* (1995) en regiones y subregiones según las diferencias en los perfiles de [Chl].

El objetivo del presente trabajo consistió en estimar la variabilidad espacial y temporal de la PP en la zona eufótica

1991, Longhurst *et al.* 1995), or they could be modeled as a function of remote sensors (Morel *et al.* 1996).

Even though satellite imagery provides a very good spatial characterization of the surface layer of the ocean, the vertical distribution of [Chl] in the euphotic zone is not homogeneous, presenting in general, a deep chlorophyll maximum (DCM) (Cullen and Eppley 1981), which is sometimes located below the first optical depth and is therefore invisible to the sensor. The estimation of PP over the entire euphotic zone requires knowledge of the vertical distribution of pigments, because the consideration of a homogeneous biomass profile can produce severe errors in these estimates (Platt *et al.* 1988). In order to avoid this potential error, Platt *et al.* (1988) proposed a Gaussian curve model that describes the vertical distribution of [Chl]. Empirical models have been developed to estimate the Gaussian parameters that describe such a curve from surface chlorophyll for the California Current System (CCS) (Millán-Núñez *et al.* 1997), taking advantage of the California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations (CalCOFI) database. These empirical models provide the opportunity to determine typical [Chl] profiles for different biogeochemical regions and seasons using as input [Chl] from satellite data.

One model proposed to estimate primary production from remote sensors requires the consideration of at least the following seven points (Platt *et al.* 1991): (1) estimation of the available light at the sea surface, considering losses at the air-sea interface; (2) estimation of phytoplankton biomass at the sea surface, expressed as [Chl] using remote sensors; (3) regionalization of the study area, according to differences in [Chl] profiles and seasonality; (4) estimation of the biomass profile from the surface to the base of the euphotic zone; (5) setting up of the photosynthesis-light parameters,  $\alpha^B$  (initial slope of the photosynthesis-light curve) and  $P_m^B$  (assimilation number); (6) estimation of the light attenuation coefficient ( $K_d$ ); and (7) estimation of PP in the water column.

Longhurst *et al.* (1995) divided the world's oceans into 57 biogeochemical provinces and, using CZCS imagery, they estimated global PP to be 45–50 Gt C yr<sup>-1</sup> using the above approach. Due to the nature of their estimates, the space scale they defined is based on quite large provinces, two of them including the CCS. In a local approach along the CCS, Millán-Núñez *et al.* (1997) divided the large provinces of Longhurst *et al.* (1995) into regions and subregions according to differences in [Chl] profiles.

The objective of the present work is to estimate the space and time variability of PP in the euphotic zone of the CCS using pigment concentrations from CZCS imagery.

## Study area

The study area includes the CCS off southern California and Baja California, from the coast to 122°00' W. The northern limit is between Point Conception (USA) and 34°30' N and the southern limit is between Point Eugenia (Mexico) and 20°45' N (fig. 1).

del SCC utilizando las concentraciones de pigmentos obtenidas de imágenes del CZCS.

### Área de estudio

El área de estudio incluye el SCC del sur de California y Baja California, desde la costa hasta 122°00' W. El límite norte se encuentra entre Punta Concepción (EUA) y 34°30' N, y el límite sur entre Punta Eugenia (México) y 20°45' N (fig. 1).

En el SCC se han realizado muestreos oceanográficos periódicos (1951 hasta la fecha) desde que se inició el programa CalCOFI en 1949, los cuales han generado las series de tiempo oceanográficas más completas y extensas del mundo. Lynn y Simpson (1987) analizaron esta base de datos y definieron tres dominios: el oceánico, el costero, y una zona de transición intermedia centrada de 200 a 300 km mar adentro, paralela a la costa y coincidiendo con el núcleo del SCC.

La Cuenca del Sur de California, desde Punta Concepción hasta aproximadamente la frontera entre Estados Unidos y México, es una región costera relativamente productiva, delimitada al norte y este por la línea de costa de Norteamérica y al oeste por la Corriente de California. Es una región con una topografía de fondo compleja, con islas y bancos a partir del talud continental hacia la costa y con un patrón de circulación ligeramente relacionado con el flujo principal de la Corriente de California (Smith *et al.* 1988). El Frente Ensenada, una región frontal que separa las aguas eutróficas (norte) y oligotróficas (sur), es una estructura persistente a lo largo del año (Santamaría-del-Ángel *et al.* 2002), y puede considerarse el límite sur de la Cuenca del Sur de California. Este frente es detectable durante la mayor parte del año, pero es fuerte desde finales de marzo hasta principios de junio y muestra un desplazamiento latitudinal de alrededor de 150 km a lo largo de todo el año (Haury *et al.* 1993, Santamaría-del-Ángel *et al.* 2002).

La costa de Baja California, desde la frontera entre México y Estados Unidos hasta Punta Eugenia, está más expuesta y es influenciada por el SCC. Las condiciones eutróficas generalmente se limitan a una franja costera asociada con los eventos de surgencia, especialmente durante los primeros meses del año (invierno y primavera) en la parte sur, y durante fines de primavera y verano en la parte norte (Millán-Núñez y Lara-Lara 1995).

### Material y métodos

Se estimó la PP del fitoplancton mediante la ecuación de Platt *et al.* (1988):

$$P_{(z)} = \frac{B_{(z)} \alpha^B E_{(z)}}{\sqrt{1 + \left[ \frac{\alpha^B E_{(z)}}{P_m^B} \right]^2}} \quad (1)$$

donde  $P_{(z)}$  es la tasa de PP a una profundidad  $Z$  ( $\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ),  $B_{(z)}$  es  $[\text{Chl}]$  a una profundidad  $Z$  ( $\text{mg Chl m}^{-3}$ ),  $\alpha^B$  es la

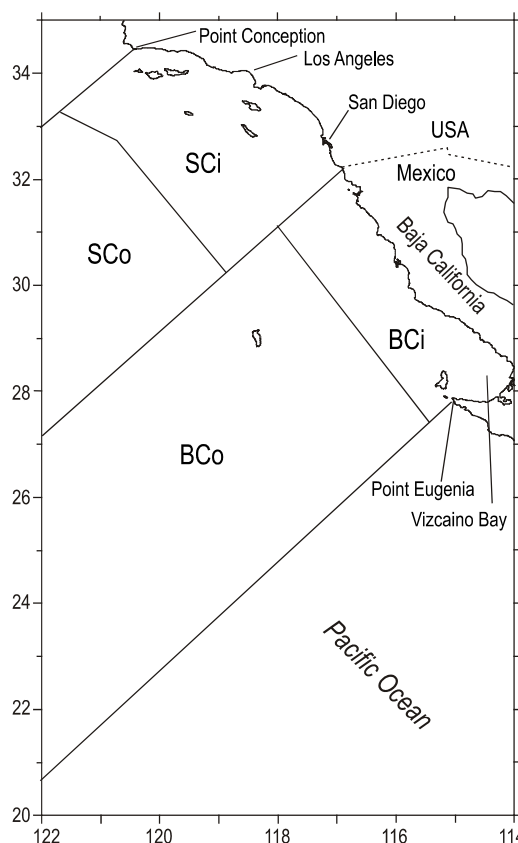


Figura 1. Área de estudio: sur de California (SC) y Baja California (BC), con las subregiones costeras (i) y mar adentro (o).

Figure 1. Study area: Southern California (SC) and Baja California (BC), with inshore (i) and offshore (o) subregions.

The CCS is a region where periodic oceanographic surveys (1951–present) have been carried out since the CalCOFI program was established in 1949, which have yielded the most complete and extensive oceanographic time series in the world. By analyzing this database, Lynn and Simpson (1987) defined three domains: oceanic, coastal, and an intervening transition zone, centered 200–300 km offshore, parallel to the coast, and coincident with the core of the CCS.

The Southern California Bight, from Point Conception to approximately the US-Mexico borderline, is a relatively productive coastal region bounded on the north and east by the North American coastline and on the west by the California Current. It is an area of complex bottom topography, with islands and banks shoreward of the continental shelf break and with a circulation pattern loosely coupled with the main flow of the California Current (Smith *et al.* 1988). The Ensenada Front, a frontal region separating eutrophic (north) and oligotrophic waters (south), is a persistent structure throughout the year (Santamaría-del-Ángel *et al.* 2002), and can be considered as the southern limit of the Southern California Bight. This front is detectable most of the year, but is strongly developed from late March to early June, and shows a latitudinal displacement of about 150 km throughout the year (Haury *et al.* 1993, Santamaría-del-Ángel *et al.* 2002).

pendiente inicial de la curva P-E ( $\text{mg C (mg Chl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$  ( $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) $^{-1}$ ),  $E_{(z)}$  es la irradiancia a una profundidad  $Z$  ( $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) y  $P_m^B$  es el número de asimilación ( $\text{mg C (mg Chl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ).

La concentración de clorofila en la superficie ( $[\text{Chl}]_s$ ) se obtuvo de imágenes del color de mar del CZCS disponibles de enero de 1979 a junio de 1986. Se procesaron estas imágenes usando la corrección atmosférica y los algoritmos bioópticos de Gordon *et al.* (1983, 1988). Se crearon composiciones mensuales con una resolución espacial de 4 km.

A fin de calcular la PP para toda la zona eufótica a partir de los datos del CZCS, obtenidos sólo de la primera profundidad óptica, se generaron perfiles de  $[\text{Chl}]$  a partir de  $[\text{Chl}]_s$  usando los parámetros gaussianos obtenidos con las ecuaciones de Millán-Núñez *et al.* (1997).

Se utilizaron diferentes parámetros de P-E de las subregiones costeras y mar adentro para cada temporada, de acuerdo con los valores publicados por Aguirre-Hernández *et al.* (2004) para el área de estudio; sin embargo, sus valores corresponden sólo al nivel de 50% de  $E_o$ . Debido a la falta de valores superficiales de  $P_m^B$  y  $\alpha^B$ , se emplearon los promedios máximos para 50% de  $E_o$  como valores superficiales, decreciendo linealmente hasta este nivel (tabla 1). Los valores se mantuvieron constantes desde la profundidad de 50% de  $E_o$  hasta la base de la zona eufótica.

El área de estudio abarcó dos regiones, el sur de California (SC) y Baja California (BC), y éstas a su vez se dividieron en dos subregiones, la costera (SCi, BCi) y mar adentro (SCo, BCo) (fig. 1). Además, se clasificaron los datos de cada región y subregión por temporada fría y cálida, como explican Millán-Núñez *et al.* (1997). La temporada fría en SC es de enero a mayo y en BC, de enero a junio. La temporada cálida comprendió los demás meses. Según estas divisiones, y utilizando composiciones mensuales del CZCS, se obtuvieron dos juegos

**Tabla 1.** Parámetros de fotosíntesis-irradiancia aplicados al modelo para cada subregión y temporada usando datos de Aguirre-Hernández *et al.* (2004):  $P_m^B$  en ( $\text{mg C (mg Chl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) y  $\alpha^B$  en ( $\text{mg C (mg Chl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$  ( $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) $^{-1}$ ).

**Table 1.** Photosynthesis-irradiance parameters applied to the model for each subregion and season using data from Aguirre-Hernández *et al.* (2004):  $P_m^B$  in ( $\text{mg C (mg Chl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) and  $\alpha^B$  in ( $\text{mg C (mg Chl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$  ( $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) $^{-1}$ ).

Season	Subregion	Depth	$P_m^B$	$\alpha^B$
Cool	Inshore	Surface	11.26	0.020
		50% $E_o$	7.21	0.015
	Offshore	Surface	7.95	0.011
		50% $E_o$	4.71	0.008
Warm	Inshore	Surface	4.89	0.010
		50% $E_o$	2.98	0.008
	Offshore	Surface	5.05	0.009
		50% $E_o$	3.36	0.007

The Baja California coast, from the US-Mexico border to Point Eugenia, is a more exposed coastline with influence from the CCS. Eutrophic conditions are generally confined to a coastal strip associated with upwelling events, mainly during the first months of the year (winter and spring) in the southern part, and during late spring and summer in the northern part (Millán-Núñez and Lara-Lara 1995).

## Material and methods

Phytoplankton PP was estimated using the equation of Platt *et al.* (1988):

$$P_{(z)} = \frac{B_{(z)} \alpha^B E_{(z)}}{\sqrt{1 + \left[ \frac{\alpha^B E_{(z)}}{P_m^B} \right]^2}} \quad (1)$$

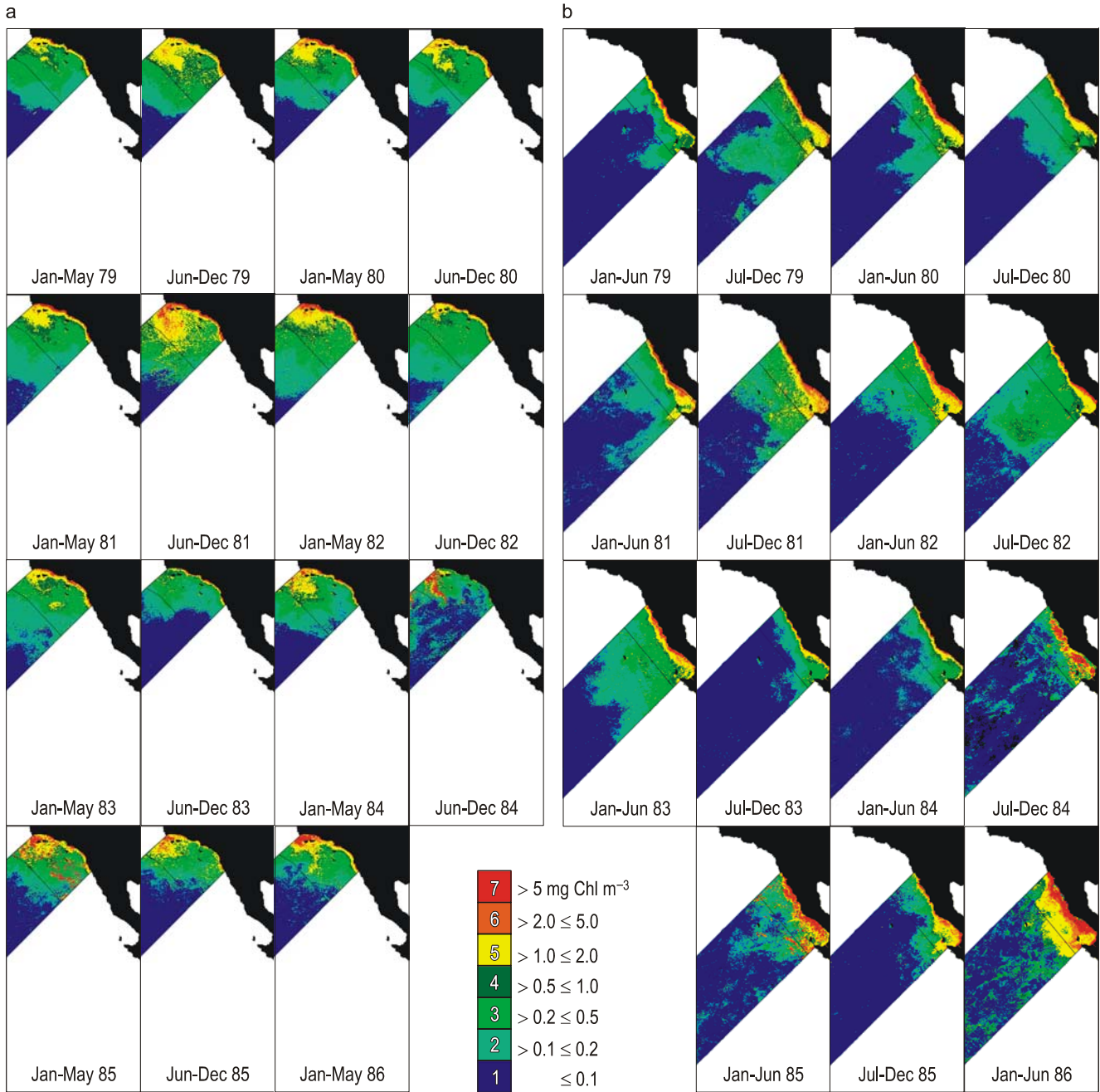
where  $P_{(z)}$  is the rate of PP at depth  $Z$  ( $\text{mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ),  $B_{(z)}$  is  $[\text{Chl}]$  at depth  $Z$  ( $\text{mg Chl m}^{-3}$ ),  $\alpha^B$  is the initial slope of the P-E curve ( $\text{mg C (mg Chl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$  ( $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) $^{-1}$ ),  $E_{(z)}$  is the irradiance at depth  $Z$  ( $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) and  $P_m^B$  is the assimilation number ( $\text{mg C (mg Chl)}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ).

Chlorophyll concentration at the surface ( $[\text{Chl}]_s$ ) was obtained from CZCS ocean color imagery available from January 1979 to June 1986. These images were processed using the atmospheric correction and bio-optical algorithms of Gordon *et al.* (1983, 1988). Monthly composites were created with 4 km of spatial resolution.

To calculate PP for the entire euphotic zone from CZCS data, which come just from the first optical depth, we generated  $[\text{Chl}]$  profiles from  $[\text{Chl}]_s$  using the Gaussian parameters obtained with the equations of Millán-Núñez *et al.* (1997).

We used different P-E parameters for each season of inshore and offshore subregions, according to the values reported by Aguirre-Hernández *et al.* (2004) for the study area; however, their values correspond only to the 50%  $E_o$  level. Due to the lack of reported values of  $P_m^B$  and  $\alpha^B$  at the surface, we used the maximum average values reported for 50%  $E_o$  as the surface values, decreasing linearly up to the 50%  $E_o$  level (table 1). We kept the values constant from the depth of 50%  $E_o$  to the base of the euphotic zone.

The study area comprised two regions, Southern California (SC) and Baja California (BC), which were divided into two subregions, inshore (SCi, BCi) and offshore (SCo, BCo) (fig. 1). In addition, we classified data for each region and subregion by season, cool and warm, as explained in Millán-Núñez *et al.* (1997). In SC, the cool season is from January to May and in BC, from January to June. The remaining months of the year were considered the warm season. According to these divisions, and using CZCS monthly composites, two sets of seasonal composites were obtained, one for SC (fig. 2a) and the other for BC (fig. 2b).



**Figura 2.** Composiciones estacionales de la concentración de clorofila superficial ( $[Chl]_s$ ) para las regiones del sur de California (a) y Baja California (b). La escala de la gama de colores corresponde a las siete categorías de  $[Chl]_s$  descritas por Millán-Núñez *et al.* (1997). Cada imagen muestra datos sólo en la subregión correspondiente para enfocar la atención del lector. El negro corresponde a la tierra y las nubes

**Figure 2.** Seasonal composites of chlorophyll concentration at the surface ( $[Chl]_s$ ) for the southern California region (a) and Baja California region (b). Color scale palette according to the seven  $[Chl]_s$  categories described by Millán-Núñez *et al.* (1997). Each image shows data only in its corresponding subregion to focus the reader's attention. Land and clouds in black.

de composiciones estacionales, uno para SC (fig. 2a) y otro para BC (fig. 2b).

Las concentraciones de pigmentos se clasificaron en siete categorías (Millán-Núñez *et al.* 1997), correspondiendo a siete diferentes intervalos de  $[Chl]_s$  (fig. 2). Se calculó la  $[Chl]_s$  media para cada categoría en cada composición estacional para cada subregión. Subsecuentemente se determinó el perfil

Pigment concentrations were classified in seven categories (Millán-Núñez *et al.* 1997), corresponding to seven different  $[Chl]_s$  ranges (fig. 2). Average  $[Chl]_s$  was calculated for each category in each seasonal composite for each subregion. Then, we determined the average vertical profile of pigment concentration for each  $[Chl]_s$  category using the equations proposed by Millán-Núñez *et al.* (1997).

**Tabla 2.** Coordenadas, área, duración del día medio y valores de  $E_0$  empleados en el modelo, para la temporada fría (CS) y la temporada cálida (WS), para las subregiones costera del sur de California (SCi), mar adentro del sur de California (SCo), costera de Baja California (BCi) y mar adentro de Baja California (BCo).

**Table 2.** Coordinates, area, average daylength and  $E_0$  values used as input for the model, for the cool season (CS) and warm season (WS), for the Southern California inshore (SCi), Southern California offshore (SCo), Baja California inshore (BCi) and Baja California offshore (BCo) subregions.

	SCo		SCi		BCo		BCi	
	CS	WS	CS	WS	CS	WS	CS	WS
Latitude	31°		33°		28°		30°	
Longitude	121°		119°		119°		116°	
Area (km <sup>2</sup> )	174,816		159,104		549,504		120,688	
Average daylength (h)	11.88	12.14	11.87	12.15	12.22	11.85	12.20	11.86
$E_0$ ( $\mu\text{mol q m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	991.07	995.72	962.32	969.63	1059.98	1003.95	1036.66	977.55

vertical medio para cada categoría de  $[\text{Chl}]_s$  empleando las ecuaciones propuestas por Millán-Núñez *et al.* (1997).

La irradiancia total incidente diaria ( $W \text{ m}^{-2}$ ) y la duración del día fueron calculadas con la paquetería desarrollada por Platt y Sathyendranath (1995). Se calcularon la irradiancia media incidente en la superficie del mar ( $E_0$ ,  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y la duración media de la luz del día (horas) para cada composición y subregión (SCi y SCo, o BCi y BCo), escogiendo un punto cerca del centro de cada subregión como representativo para estos cálculos (tabla 2).

A fin de establecer la profundidad de la zona eufótica para cada categoría de  $[\text{Chl}]_s$ , se empleó la relación entre el coeficiente de atenuación ( $K_d$ ) y  $[\text{Chl}]_s$ , que explica 89% de la variabilidad de  $K_d$ :

$$K_d = e^{-1.882}([\text{Chl}]_s)^{0.33243} \epsilon \quad (2)$$

donde  $\epsilon$  corresponde a los componentes que no son clorofila que contribuyen a  $K_d$  y que no fueron considerados. Esta ecuación fue establecida tras analizar la base de datos del programa CalCOFI (1979–1992) en la profundidad del disco de Secchi ( $Z_{SD}$ ) (Millán-Núñez 1996).

Se calculó una  $K_d$  típica para cada categoría de  $[\text{Chl}]_s$  (ecuación 2) usando la  $[\text{Chl}]_s$  media estacional de las imágenes compuestas del CZCS (fig. 2). La base de la zona eufótica se estableció en 1% y 0.1% de la irradiancia justo debajo de la superficie ( $E_0$ ).

Para cada composición estacional se calcularon la PP integrada ( $\text{mg C m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ) y el área ( $\text{km}^2$ ) cubierta por cada categoría de  $[\text{Chl}]_s$  para cada subregión (SCo, SCi, BCo y BCi), a fin de estimar la PP total anual ( $\text{mg C m}^{-2} \text{año}^{-1}$ ) y estacional ( $\text{mg C m}^{-2} \text{temporada}^{-1}$ ) de cada subregión.

## Resultados y discusión

La tendencia general de las imágenes del CZCS mostró valores de  $[\text{Chl}]_s$  mayores en las subregiones costeras que en

Total daily incident irradiance ( $W \text{ m}^{-2}$ ) and daylength were calculated using a software package developed by Platt and Sathyendranath (1995). We calculated the average incident irradiance at the sea surface ( $E_0$ ,  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) and the average daylength (hours) for each composite and subregion (SCi and SCo or BCi and BCo), choosing a point near the center of each subregion as representative for these calculations (table 2).

To establish the depth of the euphotic zone for each  $[\text{Chl}]_s$  category, we used the relationship between the attenuation coefficient ( $K_d$ ) and  $[\text{Chl}]_s$ , which explained 89% of the variability of  $K_d$ :

$$K_d = e^{-1.882}([\text{Chl}]_s)^{0.33243} \epsilon \quad (2)$$

where  $\epsilon$  corresponds to the non-chlorophyll components contributing to  $K_d$  and that were neglected here. This equation was established after the analysis of the CalCOFI database (1979–1992) on Secchi disk depth ( $Z_{SD}$ ) (Millán-Núñez 1996).

A typical  $K_d$  for each category of  $[\text{Chl}]_s$  was calculated (equation 2) using the seasonal  $[\text{Chl}]_s$  average from the composites of CZCS imagery (fig. 2). The base of the euphotic zone was set to be at 1% and 0.1% of the irradiance just below the surface ( $E_0$ ).

For each seasonal composite, we calculated integrated PP ( $\text{mg C m}^{-2} \text{h}^{-1}$ ) and the area ( $\text{km}^2$ ) covered by each  $[\text{Chl}]_s$  category for each subregion (SCo, SCi, BCo and BCi), in order to estimate the total annual ( $\text{mg C m}^{-2} \text{yr}^{-1}$ ) and seasonal ( $\text{mg C m}^{-2} \text{season}^{-1}$ ) PP of each subregion.

## Results and discussion

The general trend in CZCS images was higher  $[\text{Chl}]_s$  values inshore than offshore (fig. 2). The range of average  $[\text{Chl}]_s$  for inshore subregions (SCi and BCi) was 0.42–3.06  $\text{mg m}^{-3}$  and for offshore subregions (SCo and BCo), 0.08–0.42  $\text{mg m}^{-3}$ . Minimum average of  $[\text{Chl}]_s$  for all subregions occurred during

las subregiones mar adentro (fig. 2). El intervalo de los promedios de  $[Chl]_s$  para las subregiones costeras (SCi y BCi) fue de 0.42 a 3.06  $mg\ m^{-3}$  y para las de mar adentro (SCo y BCo) fue de 0.08 a 0.42  $mg\ m^{-3}$ . El promedio mínimo de  $[Chl]_s$  para todas las subregiones se presentó durante la temporada cálida de 1983, mientras que los máximos se presentaron en 1981 y 1986 para las subregiones de SC y BC, respectivamente. La disminución de  $[Chl]_s$  durante 1983 es consecuencia de la influencia de uno de los eventos ENSO más fuertes del siglo (Trenberth y Stepaniak 2001), el cual se pudo observar inclusive durante la temporada cálida de 1984.

En BC la temporada fría de 1986 mostró un área ampliada de aguas eutróficas (fig. 2). En particular durante junio de 1986, las concentraciones de pigmentos mayores que 1  $mg\ m^{-3}$  cubrieron una zona más grande de las subregiones costeras. Este valor concuerda con lo observado por González-Morales y Gaxiola-Castro (1991), quienes realizaron experimentos sobre PP en junio y julio de 1986 justo afuera de la Bahía de Todos Santos (Ensenada, México) y encontraron una  $[Chl]$  integrada muy alta ( $>110\ mg\ m^{-2}$ ) durante los últimos días de junio. Estos autores atribuyeron estos valores altos a eventos sucesivos de surgencia moderada a intensiva, los cuales fueron evidentes en sus datos de temperatura y nutrientes, y observaron que la máxima  $[Chl]$  integrada se presentó durante el periodo de relajación de la surgencia. Aunque ellos encontraron la MPC a la profundidad de 50% de  $E_0$ , nuestra imagen compuesta del CZCS para la temporada fría de 1986 muestra florecimientos masivos de fitoplancton ( $[Chl]_s > 2\ mg\ m^{-3}$ ) en la capa superficial para toda la costa de BC (fig. 2).

Los perfiles de  $[Chl]$  ajustados con el model gaussiano fueron significativamente diferentes cuando se ajustaron las integraciones a 1% ó 0.1% de  $E_0$  (prueba de bondad de ajuste,  $\alpha = 0.05$  y g.l. = 390); sin embargo, cuando se compararon sus valores integrados de PP correspondientes no se observó ninguna diferencia significativa (prueba de bondad de ajuste,  $\alpha = 0.05$  y g.l. = 390), por lo que sólo se presentarán los resultados para la integración de 1%. Varios autores (Venrick *et al.* 1973, Millán-Núñez *et al.* 1997) han encontrado casos aislados donde el fitoplancton entre 1% y 0.1% de  $E_0$  contribuye hasta 10% a la PP integrada, pero al trabajar con promedios de áreas extensas del océano, como en nuestro caso, los extremos de estos casos aislados son modulados por los valores predominantes.

Los valores diarios estimados de PP para toda el área de estudio fueron entre 0.16 y 2.63  $g\ C\ m^{-2}$ . En BC los valores fueron mayores en la subregión costera que en mar abierto en ambas temporadas. En SC se presentó un patrón similar en la temporada fría, pero en la temporada cálida se observó lo contrario (fig. 3). Este patrón durante la temporada cálida puede explicarse por: (a) una mayor  $[Chl]_s$  en la subregión de mar abierto en SC que en BC (fig. 2), (b) un MPC más somero en SC que en BC (Millán-Núñez *et al.* 1997), y (c) la diferencia estacional entre los parámetros de P-E aplicados.

En cada subregión, los promedios de PP fueron mayores durante la temporada fría que durante la cálida, excepto en mar

the warm season of 1983, while the maximum occurred during 1981 for SC's subregions and during 1986 for BC's subregions. The decrease of  $[Chl]_s$  during 1983 is a result of the influence of one of the strongest ENSO events of the century (Trenberth and Stepaniak 2001), that could be seen even during the warm season of 1984.

In BC the cool season of 1986 showed an extended area of eutrophic waters (fig. 2). Particularly during June 1986, pigment concentrations higher than 1  $mg\ m^{-3}$  covered a larger area of inshore subregions. This finding agrees with that of González-Morales and Gaxiola-Castro (1991), who conducted PP experiments during June and July 1986 just outside Todos Santos Bay (Ensenada, Mexico) and reported very high integrated  $[Chl]$  ( $>110\ mg\ m^{-2}$ ) during the last days of June 1986. They attributed these high values to successive moderate to intense upwelling events, which were evident in their temperature and nutrient data, and observed that the maximum integrated  $[Chl]$  occurred during the upwelling relaxation period. Even though they found the DCM at the 50%  $E_0$  depth, our CZCS composite for the cool season of 1986 shows massive phytoplankton blooms ( $[Chl]_s > 2\ mg\ m^{-3}$ ) in the surface layer for the entire BC coast (fig. 2).

The  $[Chl]$  profiles fitted by the Gaussian model were significantly different when the integrations were set to 1% or 0.1% of  $E_0$  (goodness of fit test,  $\alpha = 0.05$  and  $df = 390$ ), but when comparing their corresponding integrated values of PP there were no significant differences (goodness of fit test,  $\alpha = 0.05$  and  $df = 390$ ), so we will only present the results for the 1% integration. Several authors (Venrick *et al.* 1973, Millán-Núñez *et al.* 1997) have found isolated cases where phytoplankton between 1% and 0.1% of  $E_0$  depths contribute as much as 10% to integrated PP, but when working with averages of extensive areas of the ocean, as in our case, the extremes of these isolated cases are modulated by the predominant ones.

Estimated daily PP values for the entire study area were between 0.16 and 2.63  $g\ C\ m^{-2}$ . Higher values occurred inshore than offshore in both seasons at BC. In SC, a similar pattern was observed in the cool season, but the opposite occurred in the warm season (fig. 3). This pattern in the warm season can be explained by: (a) higher offshore  $[Chl]_s$  in SC than in BC (fig. 2), (b) shallower DCM in SC than in BC (Millán-Núñez *et al.* 1997), and (c) the seasonal difference between the P-E parameters applied.

In each subregion, average PP values were higher during the cool season than during the warm season, except in BC offshore (fig. 3). The highest values were observed inshore at BC. This pattern of high PP during the cool season coincides with higher  $[Chl]$  concentrations and the occurrence of upwelling events along the coastal zone during the first months of the year and during late spring (Millán-Núñez *et al.* 1996), a persistent condition that has also been reported by Kahru and Mitchell (2001).



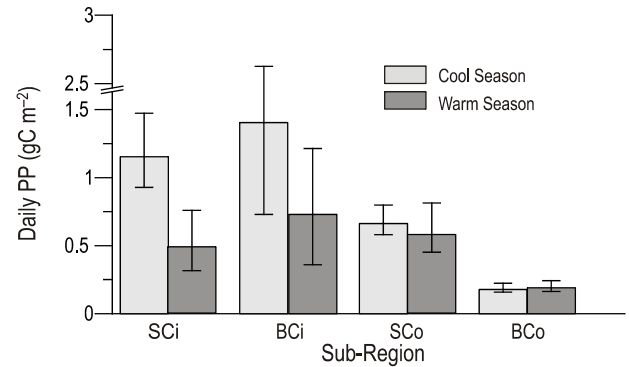
abierto en BC (fig. 3). Los valores más altos se presentaron en la subregión costera de BC. Este patrón de una PP alta en la temporada fría coincide con mayores  $[Chl]_s$  y las surgencias costeras durante los primeros meses del año y a finales de la primavera (Millán-Núñez *et al.* 1996), una condición persistente también registrada por Kahru y Mitchell (2001).

En BC los valores diarios de PP fueron considerablemente más bajos mar adentro que en la subregión costera, con diferencias pequeñas entre la temporada fría y la cálida y un intervalo restringido de 0.16 a 0.24  $g C m^{-2}$  (fig. 3). En SC también se observó poca diferencia entre ambas temporadas, pero los valores diarios de PP fueron mayores (0.45–0.81  $g C m^{-2}$ ). Este patrón se debe principalmente a los parámetros de P-E usados (tabla 1), que fueron mayores en la temporada fría que en la cálida pero con menor diferencia entre sí que en las subregiones costeras.

Otro factor a considerar en las subregiones mar adentro es la presencia y frecuencia de remolinos de mesoescala u otras estructuras que presentan una  $[Chl]_s$  alta. Estudios anteriores (Simpson y Koblinsky 1986, Haury *et al.* 1986, Peláez *et al.* 1986, Jerónimo y Gómez-Valdés 2005) encontraron remolinos de mesoescala recurrentes frente a Punta Concepción y a Punta Eugenia, y observaron agua de la Corriente Subsuperficial de California en sus núcleos (Peláez *et al.* 1986, Simpson y Lynn 1990). Estos remolinos de mesoescala muy probablemente se relacionan con la estacionalidad de esta corriente subsuperficial y fertilizan, hasta cierto punto, las subregiones mar adentro debido a la advección vertical asociada con ellos (Simpson y Lynn 1990). En las imágenes diarias (no presentadas) se encontró una mayor frecuencia de estos remolinos de mesoescala o filamentos en las subregiones mar adentro durante las temporadas cálidas. Se observó que se forman dentro de las subregiones costeras o cerca del límite entre ambos dominios y que luego viajan mar adentro, moviendo aguas con una  $[Chl]_s$  alta en esa dirección. Esto contribuye a una mayor  $[Chl]$  media integrada durante la temporada cálida que durante la fría en la subregión de mar adentro, especialmente en BC.

En la figura 4 se muestra la PP diaria ( $g C m^{-2}$ ), de cada año y temporada, para las subregiones costeras (a) y mar adentro (b). En las subregiones costeras, la PP en SC y BC fue mayor durante la temporada fría que durante la cálida, con excepción de 1984 en BC, probablemente debido al ENSO. Para la subregión mar adentro se encontró el mismo patrón en SC, con excepción de 1981, mientras que en BC ésta presentó menor variación entre temporadas y una PP media considerablemente menor que la de SC sin ningún patrón estacional claro. Como ya se mencionó anteriormente, esta diferencia puede estar relacionada con la diferencia en  $[Chl]_s$ , la profundidad de la MPC y la variabilidad estacional de los parámetros de P-E.

Kahru y Mitchell (2000) observaron que durante el evento ENSO de 1997, las condiciones mesotróficas incrementaron mar adentro en BC de alrededor de 100 a 700 km probablemente debido a los florecimientos de cianobacterias fijadoras de nitrógeno. A fin de comparar ambos periodos de ENSO, se agruparon las categorías de  $[Chl]_s$  según Kahru y Mitchell



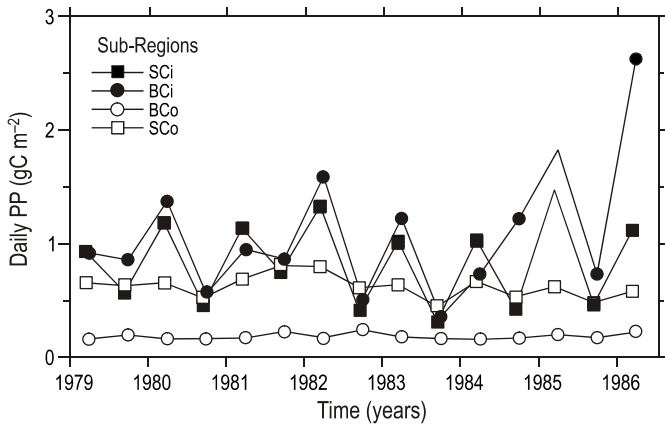
**Figura 3.** Productividad primaria (PP) media diaria para las temporadas frías y cálidas para las subregiones costeras del sur de California (SCi) y Baja California (BCi) y las subregiones mar adentro del sur de California (SCo) y Baja California (BCo), estimada a partir de composiciones estacionales de imágenes del CZCS de 1979 a 1986. Las barras de error indican el promedio e intervalo de la PP.

**Figure 3.** Average daily primary productivity (PP) for cool and warm seasons for the Southern California inshore (SCi), Baja California inshore (BCi), Southern California offshore (SCo) and Baja California offshore (BCo) subregions, estimated from CZCS seasonal composites from 1979 to 1986. Error bars indicate average and PP range.

In BC, offshore, daily PP values were considerably lower than inshore, with small differences between the cool and warm seasons, and a restricted range of 0.16–0.24  $g C m^{-2}$  (fig. 3). In SC, there was also little difference between the cool and warm seasons, but the daily PP values were higher (0.45–0.81  $g C m^{-2}$ ). This pattern is mainly due to the P-E parameters applied (table 1), which were higher in the cool season than in the warm season, but with less difference between them than in inshore subregions.

Another factor to consider in offshore subregions is the presence and frequency of mesoscale eddies or other structures that bear high  $[Chl]_s$ . Previous studies (Simpson and Koblinsky 1986, Haury *et al.* 1986, Peláez *et al.* 1986, Jerónimo and Gómez-Valdés 2005) have reported recurrent mesoscale eddies off Point Conception and Point Eugenia, and found California Undercurrent (CU) water in their cores (Peláez *et al.* 1986, Simpson and Lynn 1990). These mesoscale eddies are very likely to be coupled with the seasonality of the CU, fertilizing, to a certain extent, offshore subregions due to the vertical advection associated with them (Simpson and Lynn 1990). In daily images (not shown), we found a higher frequency of these mesoscale eddies or filaments in offshore subregions during the warm seasons. We observed that they are actually formed within inshore subregions or near the boundary between inshore and offshore subregion and afterwards they travel in an offshore direction, moving high  $[Chl]_s$  waters offshore. This contributes to a higher average integrated  $[Chl]$  during the warm season than during the cool season in the offshore domain, mainly in BC.

Figure 4 shows daily PP ( $g C m^{-2}$ ) for each year and season and for the inshore (a) and offshore (b) subregions. Inshore, PP in SC and BC was higher during the cool season than during the warm season, except for 1984 in BC, probably associated



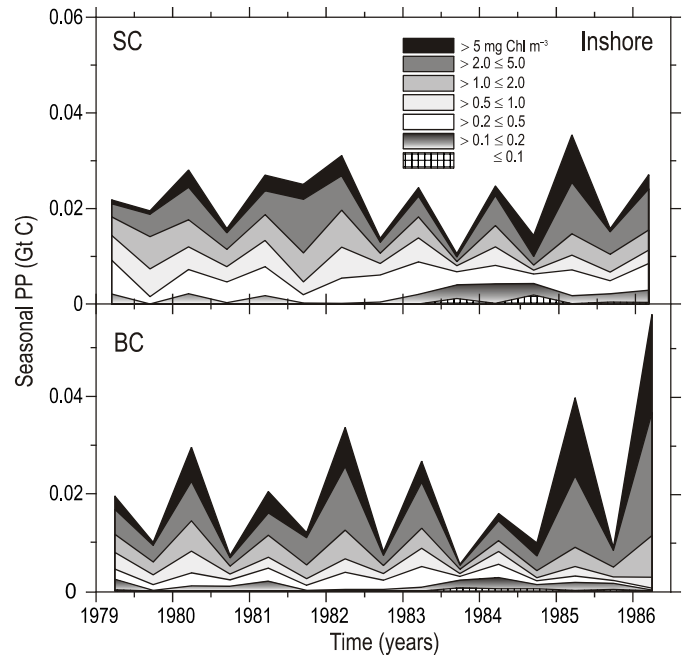
**Figura 4.** Serie de tiempo de la productividad primaria (PP) media diaria para las subregiones costeras del sur de California y Baja California (SCi, BCI) y subregiones mar adentro de ambas regiones (SCo, BCo), estimada mediante composiciones estacionales de imágenes del CZCS. Se graficó el promedio de las temporadas frías y cálidas de cada año.

**Figure 4.** Average daily primary productivity (PP) time series for Southern California and Baja California inshore (SCi, BCI) and offshore (SCo, BCo) subregions, estimated from CZCS seasonal composites. Average of cool and warm seasons plotted for each year.

(2000) en aguas oligotróficas ( $[Chl]_s = 0.2 \text{ mg m}^{-3}$ ), mesotróficas ( $0.2 < [Chl]_s = 1.0 \text{ mg m}^{-3}$ ) y eutróficas ( $[Chl]_s > 1.0 \text{ mg m}^{-3}$ ). Se calculó la contribución anual de cada categoría de  $[Chl]_s$  a la PP para las subregiones costeras (fig. 5) y mar adentro (fig. 6). Nuestros resultados concuerdan con esta observación, presentándose un incremento de las condiciones mesotróficas en mar abierto durante la temporada cálida de 1981 en SC, mientras que en BC este incremento de las condiciones mesotróficas ocurrió durante la temporada cálida de 1982 (fig. 6). El efecto del ENSO se observó claramente en SC durante 1983, mientras que en BC éste podría observarse hasta en 1984 (fig. 6), enfatizando las diferencias entre estas dos subregiones.

En las subregiones costeras, las aguas mesotróficas y eutróficas dominaron durante todo el periodo, excepto desde la temporada cálida de 1983 hasta la temporada fría de 1984 (fig. 5), cuando se registró una reducción de las surgencias (Kahru y Mitchell 2000, Santamaría-del-Ángel *et al.* 2002) y se incrementó la contribución relativa de las aguas oligotróficas a la PP cerca de la costa (fig. 5) debido a la falta de aguas de surgencia frías y ricas en nutrientes.

Aparentemente las variaciones interanuales para las subregiones costeras están relacionadas con los factores físicos y climatológicos que afectan las surgencias, mientras que las variaciones interanuales mar adentro son mínimas, asociadas con la circulación oceánica principal y las condiciones climatológicas y de circulación favorables para estructuras de  $[Chl]$  que se alejan del continente, presentando un patrón estacional. Es importante tomar en cuenta, sin embargo, el hecho de que el algoritmo utilizado para estimar  $[Chl]_s$  es susceptible a sesgos. Kahru y Mitchell (2000) encontraron que las imágenes del CZCS tienden a sobreestimar para concentraciones altas y a subestimar para concentraciones bajas, en comparación con los



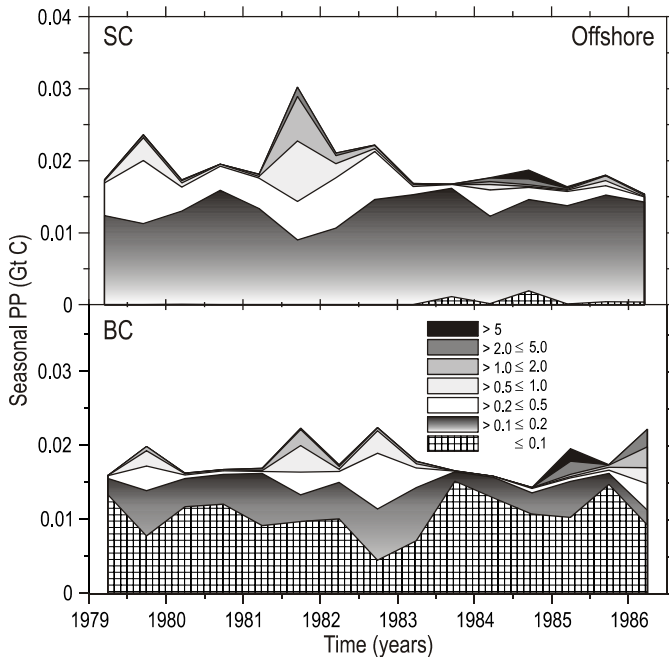
**Figura 5.** Serie de tiempo de la contribución de cada categoría de  $[Chl]_s$  a la productividad primaria (PP) estacional para las subregiones costeras del sur de California (SC) y Baja California (BC) durante las temporadas frías y cálidas, estimada a partir de composiciones estacionales de imágenes del CZCS.

**Figure 5.** Time series of the contribution of each  $[Chl]_s$  category to seasonal primary productivity (PP) for inshore subregions of Southern California (SC) and Baja California (BC) during cool and warm seasons, as estimated from CZCS seasonal composites.

with ENSO. Offshore, the same pattern was found in SC, with the exception of 1981; the BC subregion presented less variation between seasons and considerably lower average PP than SC with no clear seasonal pattern. As mentioned before, this difference can be associated with the difference in  $[Chl]_s$ , the depth of the DCM and seasonal variability of the P-E parameters.

Kahru and Mitchell (2000) observed that during the 1997 ENSO, mesotrophic conditions increased offshore BC from about 100 to 700 km probably associated with blooms of nitrogen-fixing cyanobacteria. In order to compare both ENSO periods, we grouped  $[Chl]_s$  categories as Kahru and Mitchell (2000) in oligotrophic ( $[Chl]_s = 0.2 \text{ mg m}^{-3}$ ), mesotrophic ( $0.2 < [Chl]_s = 1.0 \text{ mg m}^{-3}$ ), and eutrophic waters ( $[Chl]_s > 1.0 \text{ mg m}^{-3}$ ). We calculated the yearly contribution of each  $[Chl]_s$  category to PP for the inshore (fig. 5) and offshore subregions (fig. 6). Our results agree with this observation, which is an increase of mesotrophic conditions offshore during the warm season of 1981 in SC, whereas in BC this increase of mesotrophic conditions occurred during the warm season of 1982 (fig. 6). The ENSO effect in SC was clearly observed in 1983, while in BC its effect could be seen even during 1984 (fig. 6), emphasizing the differences between these subregions.

In inshore subregions, mesotrophic and eutrophic waters dominated the whole period, except from the warm season of



**Figura 6.** Serie de tiempo de la contribución de cada categoría de  $[Chl]_s$  a la productividad primaria (PP) estacional para las subregiones mar adentro del sur de California (SC) y Baja California (BC) durante las temporadas frías y cálidas, estimada a partir de composiciones estacionales de imágenes del CZCS.

**Figure 6.** Time series of the contribution of each  $[Chl]_s$  category to seasonal primary productivity (PP) for offshore subregions of Southern California (SC) and Baja California (BC) during cool and warm seasons, as estimated from CZCS seasonal composites.

datos de SeaWiFS. Al comparar la PP estimada mediante imágenes del CZCS con los datos de CalCOFI tomados *in situ* y ordenados temporal y espacialmente de la misma forma que las imágenes, se encontró una subestimación en todos los casos, excepto para la subregión mar adentro de SC, donde las estimaciones de PP fueron mayores que las mediciones integradas de CalCOFI.

A fin de detectar las diferencias en el patrón de distribución de las subregiones costeras *vs.* mar adentro, se estimaron los valores anuales de PP para ambas subregiones (fig. 7). Como ya se indicó, los valores fueron mayores en las subregiones costeras que mar adentro. La subregión mar adentro presentó menor variabilidad y una PP más alta en 1981 (antes del ENSO) y más baja en 1984 (al final del ENSO) (fig. 7b). El Índice Multivariado ENSO (Wolter y Timlin 1998) evalúa la magnitud relativa de los eventos de El Niño y La Niña con base en seis variables del Pacífico tropical. Este índice se graficó junto con los resultados de la PP (fig. 7a) para el periodo de estudio y mostró evidencia del evento de 1983. El efecto del ENSO es evidente en ambas subregiones y aparece como un decremento en los valores de PP especialmente durante 1983 y 1984.

Para 1986 sólo se tienen datos para la temporada fría y, como tan sólo en ella se alcanzó el 85% de la PP para todo

1983 to the cool season of 1984 (fig. 5), when a reduction in upwelling was reported (Kahru and Mitchell 2000, Santamaría-del-Ángel *et al.* 2002), and relative contribution of oligotrophic waters to PP increased near the coast (fig. 5), due to the lack of cold nutrient-rich upwelled waters.

It seems that interannual variations for inshore subregions are related to physical and climatologic factors that affect upwelling events, while interannual offshore variations are minimum, coupled with major ocean circulation and favorable climatologic and circulation conditions for high  $[Chl]_s$  structures moving away from the continent, presenting a seasonal pattern. It is also important, however, to keep in mind the fact that the algorithm used for  $[Chl]_s$  tends to have some biases. Kahru and Mitchell (2000) found that there is a tendency of CZCS imagery to overestimate in high concentrations and underestimate in low concentrations, comparing with SeaWiFS data set. When comparing estimated PP from CZCS imagery with *in situ* CalCOFI data blocked temporally and spatially in the same way than images, we found underestimation in all cases, except in the SC offshore subregion, where PP estimates are higher than the CalCOFI integrated measurements.

In order to detect the differences in the distribution pattern of inshore *vs.* offshore subregions, we estimated annual PP values for both subregions (fig. 7). There were higher values inshore than offshore, as previously noted. Offshore showed less variability and presented the highest PP in 1981 (before ENSO) and the lowest in 1984 (ending ENSO) (fig. 7b). The Multivariate ENSO Index (MEI, Wolter and Timlin 1998) assesses the relative magnitude of El Niño and La Niña events based on six tropical Pacific variables. This index was plotted along with PP results (fig. 7a) for the period studied, giving evidence of the 1983 event. The effect of ENSO is evident on both subregions and appears as a decrease on PP values mainly during 1983 and 1984.

For 1986 data were only available for the cool season but, since for this season PP was almost 85% of the total 1985 PP (fig. 7b), we could infer that 1986 was the most productive year.

A rigorous comparison of the satellite-derived time series of PP with *in situ* measurements is difficult due to the very different time and space characteristics of each of them (Kahru and Mitchell 2002). However, in order to have some reference, we compared our estimates with those of CalCOFI PP experiments available for the period 1979–1986, which we previously classified according to the seven  $[Chl]_s$  categories, subregions and seasons as applied in the model. Our total PP estimated for the entire study area and the whole period was 23.78% below the CalCOFI data; inshore subregions were 51.82% below and offshore subregions were 5.93% below the CalCOFI PP data on average, which is within the expected agreement between *in situ* and modeling methods (Platt *et al.* 1988, Kahru and Mitchell 2002).

Another comparison was made with a global scale model (Longhurst *et al.* 1995), and our average daily estimate of  $0.80 \text{ g C m}^{-2}$  was 16% lower for inshore subregions and the estimate for offshore subregions of  $0.61 \text{ g C m}^{-2}$  was 20%

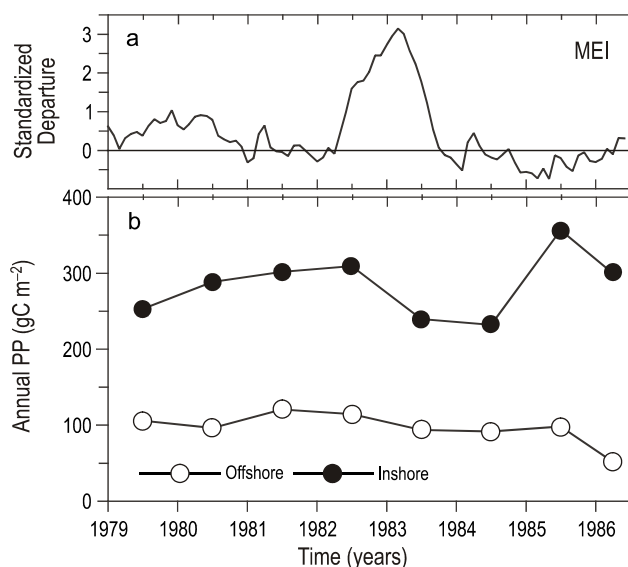
1985 (fig. 7b), se pudo inferir que 1986 fue el año más productivo.

Es difícil llevar a cabo una comparación rigurosa entre las series de tiempo de PP derivadas por satélite y las mediciones *in situ* debido a las muy diversas características temporales y espaciales de ambas (Kahru y Mitchell 2002); sin embargo, para contar con alguna referencia, comparamos nuestras estimaciones con las de experimentos de PP de CalCOFI disponibles para el periodo de 1979 a 1986, las cuales fueron anteriormente clasificadas de acuerdo con las siete categorías de [Chl]<sub>s</sub>, las subregiones y las temporadas utilizadas en nuestro modelo. El PP total que estimamos para toda el área de estudio y todo el periodo estuvo 23.78% por debajo de los datos de CalCOFI; las regiones costeras y mar adentro estuvieron en promedio 51.82% y 5.93%, respectivamente, por debajo de los datos de CalCOFI, diferencias que se encuentran dentro de las esperadas entre métodos de medición *in situ* y de modelación (Platt *et al.* 1988, Kahru y Mitchell 2002).

Se realizó otra comparación con un modelo a escala global (Longhurst *et al.* 1995) y nuestra estimación diaria media de 0.80 g C m<sup>-2</sup> para las subregiones costeras fue 16% menor y la de 0.61 g C m<sup>-2</sup> para las subregiones mar adentro resultó 20% mayor. En esta comparación se tiene que considerar que utilizamos divisiones espaciales más detalladas que las de Longhurst *et al.* (1995) y que el modelo se alimentó con parámetros locales (perfil de [Chl] y parámetros P-E).

Los parámetros fotosintéticos empleados en este estudio para el modelo fueron tomados de experimentos realizados en 50% de E<sub>0</sub> durante dos cruces (julio de 1998 y octubre de 1998) en la zona del programa IMECOCAL (Aguirre-Hernández *et al.* 2004); sin embargo, se sabe que estos parámetros ( $P_m^B$  y  $\alpha^B$ ) pueden presentar una gran variabilidad espacial y temporal (Banse y Postel 2003, Aguirre-Hernández *et al.* 2004), lo que hace difícil establecer un promedio para toda la columna de agua y para áreas muy grandes. Ciertamente una contribución substancial para lograr mejores estimaciones de la PP será el uso de parámetros medios de P-E más precisos para cada región y subregión y variarlos en la columna de agua, tal como fue hecho con los perfiles de clorofila (Millán-Núñez *et al.* 1996), siendo esto una de las bases de la determinación de provincias biogeoquímicas (Platt *et al.* 1991, Longhurst *et al.* 1995). De hecho, Banse y Postel (2003) observaron que, en la estimación de la PP mediante imágenes de satélite, el incorporar datos de campo al modelo en vez de valores promediados regional o estacionalmente, da lugar a una correlación mayor al comparar con datos *in situ*.

El uso de datos del CZCS puede ser materia de discusión en vista de que este sensor dejó de funcionar hace varios años. No obstante, Antoine *et al.* (2003) recientemente presentaron un resumen del reprocesado de estos datos usando algoritmos mejorados y enfatizaron la importancia del archivo del CZCS como referencia para el estado bioóptico del océano en la década de los ochenta, como fuente para la evaluación de las tendencias a largo plazo del color del océano.



**Figura 7.** Serie de tiempo del Índice Multivariado ENSO (a). Productividad primaria (PP) total integrada anual para las subregiones costeras (SCi + BCo) y mar adentro (SCo + BCo) estimada mediante imágenes del CZCS (b). Para 1986, sólo se graficó la contribución de la temporada fría.

**Figure 7.** Time series of the Multivariate ENSO Index (a). Total annual integrated primary productivity (PP) for inshore (SCi + BCo) and offshore (SCo + BCo) subregions estimated from CZCS imagery (b). For 1986, only the contribution of the cool season was plotted.

higher. In this comparison, we have to consider that we used more detailed spatial divisions than those of Longhurst *et al.* (1995) and local parameters to feed the model ([Chl] profile and P-E parameters).

The photosynthetic parameters applied herein to the model were taken from experiments made at 50% E<sub>0</sub> during two cruises (July 1998 and October 1998) in the IMECOCAL grid (Aguirre-Hernández *et al.* 2004). However, it is known that these parameters ( $P_m^B$  and  $\alpha^B$ ) could present a high variability in space and time (Banse and Postel 2003, Aguirre-Hernández *et al.* 2004), making it difficult to establish an average value for the whole water column and very large areas. Certainly, a substantial contribution to achieving better PP estimates will be the use of more accurate average P-E parameters for each region or subregion and varying them in the water column, as was done for chlorophyll profiles (Millán-Núñez *et al.* 1996), which is one of the bases of biogeochemical province classification (Platt *et al.* 1991, Longhurst *et al.* 1995). In fact, Banse and Postel (2003) observed that in the estimate of PP from satellite imagery, incorporating field data into the model instead of regionally or seasonally averaged values, led to higher correlation when comparing with *in situ* data.

The use of CZCS can be a matter of discussion considering that this sensor has not been active for many years. Nevertheless, Antoine *et al.* (2003) recently presented a summary of a reprocessing of CZCS data using improved algorithms and they stress the importance of the CZCS archive as a reference for the bio-optical state of the ocean in the 1980s as a source for the evaluation of long-term trends in ocean color.

En resumen, la PP media diaria en SC para las subregiones costeras y mar adentro fue de 0.80 y 0.61 g C m<sup>-2</sup>, respectivamente, para SC, y de 1.03 y 0.18 g C m<sup>-2</sup>, respectivamente, para BC. Los promedios diarios para todo el periodo de estudio fueron 0.29 g C m<sup>-2</sup> para las subregiones mar adentro y 0.90 g C m<sup>-2</sup> para las subregiones costeras. La producción total en la zona eufótica del área de estudio de enero de 1979 a junio de 1986 fue de 2.39 Gt C, lo que corresponde a una PP media anual de 0.32 Gt C.

## Agradecimientos

Se agradece el apoyo brindado por el CONACYT al primer autor durante sus estudios de maestría. Agradecemos a R Hernández-Walls sus sugerencias y ayuda durante el procesamiento de los datos. De manera especial se agradecen a los revisores sus comentarios y sugerencias que hicieron que mejorar sustancialmente este escrito.

Traducido al español por Christine Harris.

## References

- Aguirre-Hernández E, Gaxiola-Castro G, Nájera-Martínez S, Baumgartner T, Kahru M, Mitchell BG. 2004. Phytoplankton absorption, photosynthetic parameters, and primary production off Baja California: Summer and autumn 1998. *Deep-Sea Res. II* 51: 799–816.
- Antoine A, Morel A, Gentili B. 2003. In search of long-time trends in ocean color. *EOS* 84: 301–309.
- Banse K, Postel JR. 2003. On using pigment-normalized, light-saturated carbon uptake with satellite-derived pigment for estimating column photosynthesis. *Global Biogeochem. Cycles* 17: 1–11.
- Behrenfeld MJ, Falkowski PG. 1997. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. *Limnol. Oceanogr.* 42: 1–20.
- Cullen JJ, Eppley RW. 1981. Chlorophyll maximum layers of the Southern California Bight and possible mechanisms of their formation and maintenance. *Oceanol. Acta* 4: 23–32.
- González-Morales TA, Gaxiola-Castro G. 1991. Daily variation of physico-chemical characteristics, biomass and phytoplankton primary production in an upwelling coastal zone of Baja California. *Cienc. Mar.* 17(3): 21–37.
- Gordon HR, Clark DK, Brown JW, Brown OB, Evans RH, Broenkow WW. 1983. Phytoplankton pigment concentrations in the Middle Atlantic Bight: Comparison of ship determinations and CZCS estimates. *Appl. Opt.* 22: 20–36.
- Gordon HR, Brown OB, Evans RH, Brown JW, Smith RC, Baker KS, Clark DK. 1988. A semianalytic radiance model of ocean color. *J. Geophys. Res.* 93: 10909–10924.
- Haury LR, Simpson JJ, Peláez J, Koblinsky CJ, Wiesenbahn D. 1986. Biological consequences of a recurrent eddy off Point Conception, California. *J. Geophys. Res.* 91: 12937–12956.
- Haury LR, Venrick E, Fey CL, McGowan JA, Neil PP. 1993. The Ensenada front: July 1985. *Cal. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 34: 69–88.
- Jerónimo G, Gómez-Valdés J. 2005. Mean temperatura and salinity along an isopycnal surface in the upper ocean off Baja California. *Cienc. Mar.* 32: 663–671.
- Kahru M, Mitchell G. 2000. Influence of the 1997–1998 El Niño on the surface chlorophyll in the California Current. *Geophys. Res. Lett.* 27: 2937–2940.
- Kahru M, Mitchell G. 2001. Seasonal and nonseasonal variability of satellite-derived chlorophyll and colored dissolved organic matter concentrations in the California Current. *J. Geophys. Res.* 160: 2517–2529.
- Kahru M, Mitchell G. 2002. Influence of the El Niño-La Niña cycle on satellite-derived primary production in the California Current. *Geophys. Res. Lett.* 29: 1–4.
- Kirk JO. 1994. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 401 pp.
- Longhurst A, Sathyendranath S, Platt T, Caverhill C. 1995. An estimate of global primary production in the ocean from satellite radiometer data. *J. Plankton Res.* 17: 1245–1271.
- Lynn RJ, Simpson JJ. 1987. The California Current System: The seasonal variability of its physical characteristics. *J. Geophys. Res.* 92: 12947–12966.
- Millán-Núñez R. 1996. Caracterización de los parámetros que determinan el perfil vertical de clorofila *a* en la Corriente de California. Tesis doctoral, CICESE, Ensenada, Mexico, pp. 99.
- Millán-Núñez R, Lara-Lara JR. 1995. Productividad primaria del fitoplancton del Pacífico mexicano: Un diagnóstico. En: González-Farías F, de la Rosa-Vélez J. (eds.), *Temas de Oceanografía Biológica en México II*. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, México, pp. 31–60.
- Millán-Núñez R, Álvarez-Borrego S, Trees CC. 1996. Relationship between chlorophyll maximum and surface chlorophyll concentration in the California Current System. *Cal. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 37: 241–250.
- Millán-Núñez R, Álvarez-Borrego S, Trees CC. 1997. Modeling the vertical distribution of chlorophyll in the California Current System. *J. Geophys. Res.* 102: 8587–8595.
- Morel A. 1991. Light and marine photosynthesis: A spectral model with geochemical and climatological implications. *Prog. Oceanogr.* 26: 263–306.
- Morel A, Babin M, Dandonneau Y. 1996. Measured and modeled primary production in the northeast Atlantic (EUMELI JGOFS program): The impact of natural variations in photosynthetic parameters on model predictive skill. *Deep-Sea Res. I* 43: 1273–1304.

## Acknowledgements

We are grateful to CONACYT for the support provided to the first author during his MSc graduate studies. We also thank R Hernández-Walls for his advice and help in processing the data sets. We specially thank the reviewers for their comments and suggestions that resulted in significant improvement of this paper.

- Peláez J, Haury LR, Wiesenhahn D. 1986. Temperature-plant pigment-optical relations in a recurrent offshore mesoscale eddy near Point Conception, California. *J. Geophys. Res.* 91: 12919–12936.
- Platt T, Sathyendranath S. 1988. Oceanic primary production: Estimation by remote sensing at local and regional scales. *Science* 241: 1613–1620.
- Platt T, Sathyendranath S. 1995. Software for use in calculation of primary production in the oceanic water column. [Http://www.ioccg.org/software/Ocean\\_Production](http://www.ioccg.org/software/Ocean_Production).
- Platt T, Sathyendranath S, Caverhill CM, Lewis MR. 1988. Oceanic primary production and available light: Further algorithms for remote sensing. *Deep-Sea Res.* 35: 855–879.
- Platt T, Caverhill C, Sathyendranath S. 1991. Basin-scale estimates of oceanic primary production by remote sensing: The North Atlantic. *J. Geophys. Res.* 96: 15147–15159.
- Santamaría-del-Ángel E, Millán-Núñez R, González-Silvera A, Müller-Karger F. 2002. The color signature of the Ensenada Front and its seasonal and interannual variability. *Cal. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 43: 156–161.
- Sarmiento JL, Bender M. 1994. Carbon biogeochemistry and climate change. *Photosynthesis Res.* 39: 209–234.
- Simpson JJ, Koblinsky CJ. 1986. Temperature-plant pigment-optical relations in a recurrent offshore mesoscale eddy near Point Conception, California. *J. Geophys. Res.* 91: 12919–12936.
- Simpson JJ, Lynn RJ. 1990. A mesoscale eddy dipole in the offshore California Current. *J. Geophys. Res.* 95: 13009–13022.
- Smith R, Zhang X, Michaelson J. 1988. Variability of pigment biomass in the California Current system as determined by satellite imagery 1. Spatial variability. *J. Geophys. Res.* 93: 10863–10882.
- Trenberth KE, Stepaniak DP. 2001. Indices of El Niño evolution. *J. Climate* 14: 1697–1701.
- Venrick EL, McGowan JA, Mantyla AW. 1973. Deep maxima of photosynthetic chlorophyll in the Pacific Ocean. *Fish. Bull.* 71: 41–52.
- Wolter K, Timlin MS. 1998. Measuring the strength of ENSO events: How does 1998/1997 rank? *Weather* 53: 315–324.

*Recibido en mayo de 2006;  
aceptado en diciembre de 2006*