

Water column structure and phytoplankton biomass profiles in the Gulf of Mexico

Estructura de la columna de agua y perfiles de biomasa fitoplanctónica en el Golfo de México

RM Hidalgo-González, S Alvarez-Borrego*

División de Oceanología, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), Km 107 Carretera Tijuana-Ensenada, Ensenada, Baja California, México. * E-mail: alvarezb@cicese.mx

Abstract

Remote sensors provide information on the average photosynthetic pigment concentrations for the upper 22% of the euphotic zone. To model primary production in the water column from satellite-derived photosynthetic pigments, estimates of the vertical distribution of pigment concentration are required. A Gaussian distribution function was used to represent the pigment vertical profiles with four parameters. We used 352 chlorophyll concentration (Chl_2) profiles generated during oceanographic cruises to the Gulf of Mexico to estimate these parameters for seasons and regions within the gulf. Cluster analyses of data on surface temperature and chlorophyll, Chl_2 at the deep chlorophyll maximum (DCM), and the depth of the DCM (Z_m) were used to divide the Gulf of Mexico into three regions and the year into two seasons (cool and warm). Regression models were developed for each region and season to estimate Z_m as a function of the mixed layer depth or an index of stratification. We were not able to generate useful regression models to predict the other three Gaussian parameters. Thus, representative means of these parameters were calculated for each region and season. Assuming a homogeneous biomass profile resulted in underestimation of integrated primary production by as much as 43% relative to the values derived from the nonhomogeneous profiles.

Key words: chlorophyll, vertical profiles, Gulf of Mexico, remote sensing.

Resumen

Los sensores remotos proveen información sobre las concentraciones medias de pigmentos fotosintéticos del ~22% superior de la zona eufótica. Para modelar la producción primaria de la columna de agua a partir de datos de pigmentos fotosintéticos derivados de satélite es menester estimar la distribución vertical de la concentración de los pigmentos. Se utilizó una función de distribución Gaussiana para representar los perfiles verticales de pigmentos con cuatro parámetros. Se usaron 352 perfiles de concentración de clorofila (Chl_2) generados en cruceros oceanográficos para estimar estos parámetros para épocas del año y regiones en el Golfo de México. Se llevó a cabo un análisis de conglomerados con datos superficiales de temperatura y clorofila, Chl_2 en el máximo profundo de clorofila (DCM), y profundidad del DCM (Z_m) para dividir el Golfo de México en tres regiones y el año en dos épocas. A las épocas se les denominaron fría y caliente. Se desarrollaron modelos de regresión para cada región y época para estimar Z_m como una función de la profundidad de la capa de mezcla o un índice de estratificación. No fue posible generar modelos de regresión útiles para predecir los otros tres parámetros Gaussianos. Por lo tanto, se calcularon sus medias representativas para cada región y época del año. El suponer un perfil homogéneo de biomasa fitoplanctónica resultó en la subestimación de la producción primaria integrada hasta en un 43% con respecto a los valores calculados a partir de perfiles no homogéneos.

Palabras clave: clorofila, perfiles verticales, Golfo de México, sensores remotos

Introduction

Remote sensors provide information on the average photosynthetic pigment concentration for the first optical depth (upper 22% of the euphotic zone) (Kirk 1994). Empirical and semianalytical algorithms to estimate primary production from satellite-derived photosynthetic pigments have been compared (Platt and Sathyendranath 1993, Behrenfeld and Falkowski 1997). In these models, primary production at depth Z is expressed as a function of chlorophyll a concentration (Chl_2), as indicative of phytoplankton biomass because of the central role it plays in photosynthetic processes and because it is the biological variable that is most easily monitored from space

Introducción

Los sensores remotos proveen información sobre las concentraciones medias de pigmentos fotosintéticos para la primera profundidad óptica (el ~22% superior de la zona eufótica) (Kirk 1994). Se han comparado algoritmos empíricos y semianalíticos para estimar la producción primaria a partir de datos de pigmentos fotosintéticos derivados de satélite (Platt y Sathyendranath 1993, Behrenfeld y Falkowski 1997). En estos modelos la producción primaria se expresa en función de la concentración de clorofila a para cada profundidad Z (Chl_2), la cual representa la biomasa fitoplanctónica debido al papel central que ésta juega en los procesos fotosintéticos y porque

(Platt and Sathyendranath 1993). These primary production models apply to the entire euphotic zone, and ideally they should use the vertical profile of pigment biomass as input (Morel and Berthon 1989). Therefore, a gap exists between the limited satellite pigment information and what is needed when modeling.

The assumption of a mixed layer with a homogeneous pigment distribution could lead to inaccurate estimates of integrated primary production (PP_{int}) (Platt *et al.* 1991). The deep chlorophyll maximum (DCM) is a consistent feature in the ocean (Dandonneau 1979, Cullen and Eppley 1981). Since the first studies on the DCM, emphasis has been placed on understanding these features (Varela *et al.* 1992 and references therein). Generally, accounting for its presence increases estimates of PP_{int} , and since the DCM often appears below the mixed layer it would be likely that most of its production is new production (Sathyendranath *et al.* 1995). Lewis *et al.* (1983) and Platt *et al.* (1988) proposed Gaussian distribution functions to represent the vertical profile of Chl_z . A difficulty in estimating oceanic production from surface measurements arises from regional differences in the vertical distribution of Chl_z . The underlying assumption of a Gaussian distribution function is that for a given region of the ocean, in a given season, the typical shape of the chlorophyll profile is stable. It is therefore necessary to use Chl_z historical data to characterize the parameters of the Gaussian function for each oceanic province or region.

Millán-Núñez *et al.* (1997) used historical CalCOFI data to generate a set of regression models to calculate the Gaussian parameters from surface chlorophyll (Chl_s) values, for different regions within the California Current System and for different seasons. Hidalgo-González and Álvarez-Borrego (2001) used Chl_z historical data to fit a Gaussian distribution function to represent the pigment vertical profile for different seasons and regions within the Gulf of California. Millán-Núñez *et al.* (1997), and Hidalgo-González and Álvarez-Borrego (2001) concluded that assuming a homogeneous biomass profile results in underestimation of PP_{int} by as much as 30% in the California Current System and by as much as 60% in the Gulf of California, relative to the values derived from the nonhomogeneous profiles.

The purpose of this study was to empirically relate the Gaussian parameters to properties that may be remotely derived by satellite sensors, such as chlorophyll concentration (Chl_{sat}) and surface temperature (T_s), as well as to relate them to physical properties such as the mixed layer depth and an index of stratification, for regions of the Gulf of Mexico. The effect of considering nonhomogeneous Chl_z profiles versus the homogeneous profiles, with the same Chl_s , on the calculations of primary production was explored. The intention is not to predict Chl_z profiles to estimate the instantaneous local production, but to provide means of Chl_z profiles to estimate production for a whole season and an entire region within the gulf. According to Morel and Berthon (1989), it is unreasonable and probably superfluous to envisage the use of a light-production

es la variable biológica que se monitorea con mayor facilidad desde el espacio exterior (Platt y Sathyendranath 1993). Estos modelos de producción primaria se aplican a toda la zona eufótica e idealmente deben usar todo el perfil vertical de Chl_z (Morel y Berthon 1989). Por ende, existe una brecha entre la información limitada del satélite y lo que se requiere al modelar.

El suponer una capa de mezcla con una distribución vertical homogénea de Chl_z puede producir estimaciones inexactas de la producción primaria integrada (PP_{int}) (Platt *et al.* 1991). El máximo profundo de clorofila (DCM) es una característica presente en todo el océano (Dandonneau 1979, Cullen y Eppley 1981). Desde sus primeros estudios se ha puesto énfasis en entender a qué se debe el DCM (Varela *et al.* 1992 y las referencias ahí citadas). Generalmente, el tomar en cuenta la presencia del DCM aumenta las estimaciones de PP_{int} y debido a que aquel a menudo aparece por debajo de la capa de mezcla, es muy posible que la mayoría de la producción sea nueva (Sathyendranath *et al.* 1995). Lewis *et al.* (1983) y Platt *et al.* (1988) propusieron una función Gausiana para representar el perfil vertical de Chl_z . Un problema que se presenta al estimar la producción oceánica a partir de mediciones superficiales es que hay diferencias regionales en la forma de la distribución vertical de Chl_z . La suposición implicada en la distribución Gausiana es que para una región oceánica dada, en una época o estación del año, la forma típica del perfil vertical de Chl_z es estable. Por lo tanto es necesario usar datos históricos de Chl_z para caracterizar los parámetros de la función Gausiana para cada provincia o región oceánica.

Millán-Núñez *et al.* (1997) usaron datos históricos del programa CalCOFI para generar un conjunto de modelos de regresión para calcular los parámetros Gausianos a partir de valores superficiales de clorofila (Chl_s), para diferentes regiones del Sistema de la Corriente de California, y para diferentes épocas del año. Hidalgo-González y Álvarez-Borrego (2001) usaron datos históricos de Chl_z para ajustar una función Gausiana para representar el perfil medio de Chl_z para diferentes épocas del año y regiones del Golfo de California. Millán-Núñez *et al.* (1997) e Hidalgo-González y Álvarez-Borrego (2001) concluyeron que suponer un perfil homogéneo de Chl_z resulta en una subestimación de la PP_{int} hasta en un 30% en el Sistema de la Corriente de California, y hasta en un 60% en el Golfo de California, con respecto a los valores obtenidos a partir de perfiles no homogéneos.

El propósito de este trabajo fue relacionar empíricamente los parámetros Gausianos con propiedades que se pueden medir con sensores en satélites, tales como la concentración de clorofila (Chl_{sat}) y la temperatura superficial (T_s), así como también relacionar estos parámetros con propiedades físicas como la profundidad de la capa de mezcla y un índice de estratificación, para regiones del Golfo de México. Se exploró el efecto de considerar perfiles no homogéneos de Chl_z versus perfiles homogéneos, con la misma Chl_s , en los cálculos de producción primaria. La intención no es predecir perfiles de

model on a pixel-by-pixel basis when interpreting satellite imagery.

Material and methods

The Gulf of Mexico (18°–30° N, 81°–98° W) is a deep marginal sea. It is connected to the Caribbean Sea by the Yucatan Channel and to the North Atlantic Ocean by the Straits of Florida. The main forcing mechanism for the circulation of the Gulf of Mexico is the transport associated with the flux entering through the Yucatan Channel (80 cm s⁻¹). This flux feeds the main oceanographic feature of the gulf: the Loop Current (~44 cm s⁻¹) (Monreal-Gómez and Salas-De-León 1997). The Loop Current is part of the Gulf Stream System (Stommel 1966). After entering the gulf through the Yucatan Channel (sill depth ~2040 m) it turns anticyclonically and exits through the Straits of Florida (sill depth ~800 m). Upwelling along the edge of the Loop Current is a major source of nutrients to the euphotic zone. Increased near-surface chlorophyll along the edge of the Loop Current, detected using satellite imagery, attests to the significance of this process (Müller-Karger *et al.* 1991). Surface temperature data from 1946–1998 suggest that interannual variation is small throughout the gulf.

As the Loop Current penetrates northward into the Gulf of Mexico, its path becomes unstable and large rings are shed (Hurlburt and Thompson 1980). These rings are as much as 400 km or more in diameter, and they slowly propagate westward. There appears to be a clear relation between the vorticity fluxes due to the horizontal shear through the Yucatan Channel and the behavior of the Loop Current. The shedding of anticyclonic eddies by the Loop Current is preceded by periods of positive (cyclonic) vorticity influx from the Caribbean Sea into the Gulf of Mexico. This causes the Loop Current to retract and not, as would be expected, the influx and accumulation of negative (anticyclonic) vorticity that enhances its growth and extension into the Gulf of Mexico (Candela *et al.* 2002).

The Gulf of Mexico ecosystem encompasses a broad spectrum of phytoplankton productivity from eutrophic coastal waters to oligotrophic deep ocean conditions (Lohrenz *et al.* 1999). Major chemical and physical processes affecting productivity include the influences of a major river system and the Loop Current with high variable penetration into the northern and eastern Gulf of Mexico (Wiseman Jr. and Sturges 1999). In general, new data support the findings of El-Sayed and Turner (1977) that the sum of pico- and nanophytoplankton make up more than three quarters of deep water cell counts and account for more than two thirds of the primary production (i.e., Signoret *et al.* 2006, Sánchez-Iturbe *et al.* 2006, Hernández Becerril *et al.* 2008). The Mississippi River is the largest river in North America, and some local high rates of primary production measured using the ¹⁴C method in the coastal northern region (sometimes up to 5 gC m⁻² d⁻¹) can be attributed to nutrient loading from the Mississippi and Atchafalaya rivers (Lohrenz *et al.* 1990).

For this study we used data generated during oceanographic cruises from 1980 through 2000. Chlorophyll

Chl_z para estimar la producción primaria local instantánea, sino proveer medias representativas de perfiles verticales de Chl_z para estimar la producción para una época completa del año y para toda una región del golfo. Morel y Berthon (1989) indicaron que no es razonable, y posiblemente sea hasta superfluo, visualizar el uso de modelos de producción fotel por fotel cuando se interpretan las imágenes de satélite.

Métodos y materiales

El Golfo de México es un mar marginal profundo localizado entre 18° y 30° N, y 81° y 98° W; está conectado con el Mar Caribe a través del Canal de Yucatán y con el Atlántico Norte a través del Estrecho de Florida. El mecanismo forzante principal de la circulación del Golfo de México es el transporte asociado al flujo que entra por el Canal de Yucatán (80 cm s⁻¹). Este flujo alimenta la característica oceanográfica principal del golfo: la Corriente de Lazo (~44 cm s⁻¹) (Monreal-Gómez and Salas-De-León 1997). Esta corriente es parte del Sistema de la Corriente del Golfo (Stommel 1966). Entra al golfo a través del Canal de Yucatán (la profundidad del umbral es ~2040 m) gira anticiclónicamente, y sale a través del Estrecho de Florida (profundidad del umbral ~800 m). La surgencia a lo largo de la orilla de la Corriente de Lazo es una fuente importante de nutrientes a la zona eufótica. El aumento de Chl_{sat} a lo largo de la orilla de la Corriente de Lazo, detectado en imágenes de satélite, atestigua la importancia de este proceso (Müller-Karger *et al.* 1991). Los datos de temperatura superficial de 1946 a 1998 sugieren que la variación interanual es pequeña en todo el golfo.

A medida que la Corriente de Lazo penetra hacia el norte en el golfo, su trayectoria se hace inestable y se desprenden anillos (Hurlburt and Thompson 1980). Estos anillos son hasta de 400 km o más de diámetro, y se propagan lentamente hacia el oeste. Parece existir una relación clara entre los flujos de vorticidad a través del Canal de Yucatán y el comportamiento de la Corriente de Lazo. El desprendimiento de anillos anticiclónicos de la Corriente de Lazo es precedida por periodos de aporte de vorticidad positiva (cyclónica) del Mar Caribe al Golfo de México, lo cual causa que la Corriente de Lazo se retraiga, y no se debe, como podría pensarse, al aporte y acumulación de vorticidad negativa (anticiclónica), los cuales incrementan el crecimiento de la Corriente de Lazo y su extensión en el golfo (Candela *et al.* 2002).

El ecosistema del Golfo de México tiene un amplio espectro de productividad fitoplanctónica, desde aguas costeras eutróficas hasta condiciones oligotróficas en las aguas oceánicas profundas (Lohrenz *et al.* 1999). Los procesos químicos y físicos principales que afectan la productividad incluyen la influencia de un sistema de ríos grandes y la Corriente de Lazo con penetración altamente variable en el norte y este del Golfo de México (Wiseman Jr. and Sturges 1999). En general, datos recientes apoyan lo reportado por El-Sayed and Turner (1977), en el sentido de que pico y nanofitoplancton

concentration was determined by the standard fluorometric method (Holm-Hansen *et al.* 1965) for most cruises; natural fluorescence was used to generate continuous Chl_z profiles during the 1997, 1999, and 2000 cruises (Barreiro-Güemes *et al.* 2003, Salas-De-León *et al.* 2004, Signoret *et al.* 2006). Profiles with more than one chlorophyll maximum or with less than four sampled depths were discarded (8%). The rest of the Chl_z profiles (352) were fitted to Platt *et al.*'s (1988) equation:

$$Chl_z = Chl_0 + [h/\sigma(2\pi)^{0.5}] \exp[-(Z - Z_m)^2/2\sigma^2] \quad (1)$$

where Chl_z is the chlorophyll concentration ($mg\ m^{-3}$) at depth Z (m), Chl_0 is the background pigment concentration, h is the total pigment ($mg\ m^{-2}$) above the baseline Chl_0 , σ controls the thickness of the DCM layer, and Z_m is the depth of the chlorophyll concentration maximum (Chl_m). Some examples of Chl_z profiles with the fitted Gaussian curves are shown in figure 1. It can be appreciated from this figure that an improvement of equation 1, such as adding a linear variation of Chl_z under the Gaussian curve as proposed by Matsumura and Shiomoto (1993), is not necessary in the case of the Gulf of Mexico Chl_z profiles.

The stratification parameter $\phi_s = (1/k) \sum_k^o (\rho - \bar{\rho})gz\Delta z$ was one of the physical variables used to characterize the DCM, where ϕ_s is the amount of mechanical energy required to bring about vertical mixing ($J\ m^{-3}$, it is zero for a well mixed layer and increases with stratification), z is the vertical coordinate (positive upwards), k is the depth of integration over the water column ($k = -100\ m$), ρ is the water density, $\bar{\rho}$ is the mean ρ for the interval 0 to $-100\ m$, g is the acceleration due to gravity, and $\Delta z = 1\ m$ (Simpson and Hunter 1974). The mixed layer depth (MLD, m) was calculated following Martínez-Sepúlveda (1994). The mixed layer was considered to be the portion of the water column where the temperature gradient was $\leq 0.07^\circ C\ m^{-1}$, and its bottom was defined as the point where the temperature difference relative to that of 10 m depth was $1^\circ C$.

We tabulated the four Gaussian parameters, T_s , Chl_s , Chl_m , ϕ_s , and MLD for a total of 352 hydrographic stations. Table 1 and figure 2a show the temporal and geographic distributions of these hydrographic stations. A cluster analysis of the T_s , Chl_s , Chl_m , and Z_m data grouped the stations into three different regions (fig. 2b): the Yucatan region (I) comprises the coastal zone south from the 200-m isobath and adjacent to the Yucatan Peninsula; the deep-water region (IIA and IIB) comprises the central Gulf of Mexico, with waters deeper than 200 m; and the northern region, called Mississippi region (III), comprises the coastal zone north from the 200-m isobath, from Texas to Florida. The Chl_z profiles in the narrow coastal zone with depths $<200\ m$ in the western gulf, adjacent to the Mexican states of Tamaulipas and Veracruz, behaved as those of the deep-water region; thus, for the purpose of characterizing the average shape of the phytoplankton biomass profile, this

contribuyen con más de tres cuartas partes de la abundancia de fitoplancton y más de dos tercios de la producción primaria del agua profunda (v.g., Signoret *et al.* 2006, Sánchez-Iturbe *et al.* 2006, Hernández Becerril *et al.* 2008). El Río Mississippi es el más grande de Norteamérica, y algunos de los valores más altos de producción primaria medidos con ^{14}C en la zona costera norte (hasta $5\ gC\ m^{-2}\ d^{-1}$) son atribuibles al aporte de nutrientes de los ríos Mississippi y Atchafalaya (Lohrenz *et al.* 1990).

Para el presente trabajo se utilizaron datos históricos generados en cruceros de 1980 a 2000. La concentración de clorofila *a* se determinó por el método fluorométrico (Holm-Hansen *et al.* 1965) en la mayoría de los cruceros. En los cruceros de 1997, 1999 y 2000 se utilizaron mediciones de fluorescencia natural para generar perfiles continuos de Chl_z (Barreiro-Güemes *et al.* 2003, Salas-De-León *et al.* 2004, Signoret *et al.* 2006). Los perfiles con más de un máximo de clorofila, y aquellos con menos de cuatro profundidades muestreadas, se

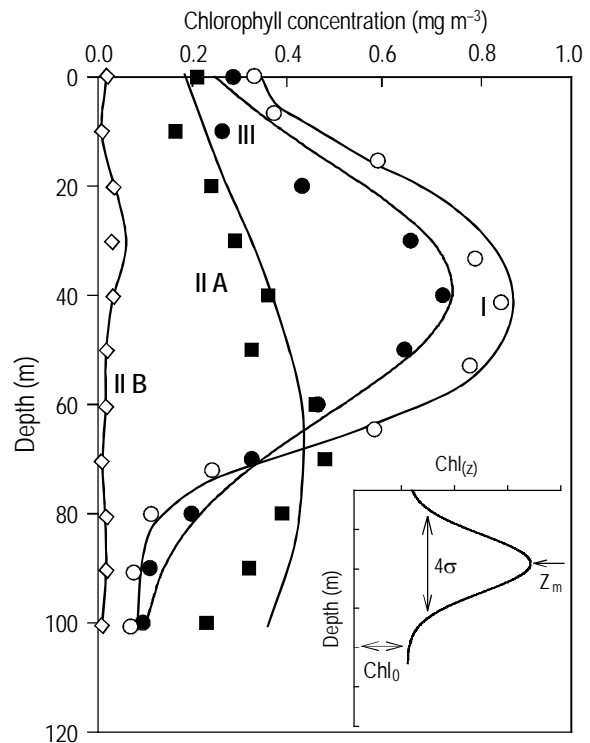


Figure 1. Examples of the chlorophyll concentration (Chl_z) profiles with the original data points (symbols) and the representative Gaussian curves for the Yucatan (I), deep-water (IIA and IIB), and Mississippi (III) regions. An idealized deep chlorophyll maximum represented by a Gaussian curve superimposed on a constant background is inserted, showing the parameters.

Figura 1. Ejemplos de perfiles de concentración de clorofila (Chl_z) con los datos originales (símbolos), y las curvas Gaussianas representativas de las regiones Yucatán (I), aguas profundas (IIA y IIB) y Mississippi (III). Se insertó la gráfica de un máximo profundo de clorofila representado por una curva Gaussiana sobrepuesta sobre un valor constante, mostrando los parámetros.

coastal area was included in the deep-water region. Profiles of Chl_z are very scarce in the eastern gulf. Nevertheless, based on oceanographic conditions, the Mississippi region was extrapolated to include the northeastern coastal zone to Florida. A cluster analysis with only Z_m yielded the same partition of the Gulf of Mexico into three regions. The chlorophyll profiles

descartaron (8%). La ecuación de Platt *et al.* (1988) se ajustó al resto de los perfiles de clorofila (352):

$$\text{Chl}_z = \text{Chl}_0 + [h/\sigma(2\pi)^{0.5}] \exp[-(Z - Z_m)^2/2\sigma^2] \quad (1)$$

donde Chl_z es la concentración de clorofila (mg m^{-3}) en la profundidad Z (m), Chl_0 es la concentración base por debajo de la curva, h es la integral bajo la curva (mg m^{-2}) por arriba de Chl_0 , σ controla el grosor de la capa del DCM, y Z_m es la profundidad del máximo de clorofila (Chl_m). La figura 1 muestra algunos ejemplos de perfiles de Chl_z con las curvas Gausianas ajustadas. En la figura 1 se puede apreciar que en el caso de los perfiles de Chl_z del Golfo de México no es necesario mejorar la ecuación 1 agregándole una variación lineal de Chl_z bajo la curva Gausiana como propusieron Matsumura y Shiomoto (1993).

El parámetro de estratificación $\phi_s = (1/k) \sum_k^o (\rho - \bar{\rho}) g z \Delta z$ fue una de las variables físicas utilizadas para caracterizar el DCM, donde ϕ_s es la cantidad de energía mecánica requerida para llevar a cabo la mezcla vertical (J m^{-3} ; cero para una capa bien mezclada y aumenta con la estratificación), z es la coordenada vertical (positiva hacia arriba), k es la profundidad de integración en la columna de agua ($k = -100$ m), ρ es la densidad del agua, $\bar{\rho}$ es la ρ media para el intervalo 0 a -100 m, g es la aceleración de la gravedad, y $\Delta z = 1$ m (Simpson y Hunter 1974). La capa de mezcla (MLD, m) se calculó de acuerdo con Martínez-Sepúlveda (1994). Se consideró como la porción de la columna de agua de la superficie hasta la profundidad donde el gradiente vertical de temperatura se mantuvo $\leq 0.07^\circ\text{C m}^{-1}$ y su fondo se definió como el punto donde la diferencia de temperatura con respecto a la de 10 m fue 1°C .

Se tabularon los cuatro parámetros Gausianos, T_s , Chl_s , clorofila en el DCM (Chl_m), ϕ_s , y la profundidad de la capa de mezcla, para un total de 352 estaciones hidrográficas. La tabla 1 y la figura 2a muestran la distribución geográfica y temporal de estas estaciones hidrográficas. El análisis de conglomerados de T_s , Chl_s , Chl_m y Z_m agrupó las estaciones hidrográficas en tres regiones diferentes (fig. 2b). La región Yucatán (I) es la zona costera al sur de la isóbata de 200 m y adyacente a la Península de Yucatán; la región de aguas profundas (IIA y IIB) comprende la parte central del Golfo de México, con aguas con profundidades > 200 m; y la región norteña se denominó región Mississippi (III) y comprende la zona costera al norte de la isóbata de 200 m, de Texas a Florida. Los perfiles de Chl_z en la zona costera estrecha con profundidades < 200 m en el occidente del golfo, adyacente a Tamaulipas y Veracruz, se comportaron como los de la región de aguas profundas, por lo que, para el propósito de caracterizar la forma media del perfil de biomasa fitoplanctónica, esta área costera se incluyó en la región de aguas profundas. En la parte oriental del golfo los perfiles de Chl_z son muy escasos. Sin embargo, con base en las condiciones oceanográficas se extrapoló la región Mississippi para incluir la zona costera nororiental hasta Florida. El

Table 1. Number of chlorophyll profiles used per year, month, and season for each region of the Gulf of Mexico: Yucatan region (I), deep-water region (IIA and IIB), and Mississippi region (III).

Tabla 1. Número de perfiles de clorofila utilizados por año, mes y estación para cada una de las regiones del Golfo de México: Yucatán (I), aguas profundas (IIA y IIB), y Mississippi (III).

	I	IIA	IIB	III	Total
Year					
1980	–	17	5	–	22
1981	–	5	–	–	5
1982	–	6	–	–	6
1984	14	–	–	–	14
1985	49	–	84	–	133
1986	–	–	–	–	–
1987	–	32	3	–	35
1988	–	25	–	2	27
1989	–	10	–	3	13
1990	–	–	7	–	7
1991	–	–	4	7	11
1992	–	4	12	20	36
1994	–	–	10	–	10
1995	–	–	6	–	6
1997	–	–	3	–	3
1999	–	–	15	–	15
2000	6	3	–	–	9
Month					
January	–	–	–	–	–
February	–	–	–	–	–
March	49	17	–	6	72
April	6	11	–	–	17
May	–	–	1	3	4
June	–	–	19	7	26
July	14	–	14	–	28
August	–	–	9	–	9
September	–	–	10	–	10
October	–	14	96	14	124
November	–	50	–	2	52
December	–	10	–	–	10
Season					
Cool	69	102	–	32	203
Warm	–	–	149	–	149
Total	69	102	149	32	352

behaved essentially the same throughout the year for the Mississippi and Yucatan regions, but a cluster analysis of the Z_m data for the deep-water region revealed two periods, winter and spring corresponding to the cool period (IIA), and summer and autumn to the warm period (IIB). Means of variables and parameters for different regions and periods (presented in table 2) were compared to test for significant differences at the 95% confidence level. Regression analysis was applied to generate models of Z_m , h , Chl_o , and σ as functions of Chl_s , T_s , ϕ_s , and/or MLD, for each region and period. Correlation coefficients of these regressions were also tested at the 95% confidence level.

Primary productivity was calculated using Platt *et al.*'s (1991) model to compare the PP_{int} ($mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$) that results from the modeled Chl_z profiles versus those resulting from homogeneous Chl_z distributions. Platt *et al.*'s (1991) expression was used with the modification suggested by Giles-Guzmán and Álvarez-Borrego (2000) for case 1 waters ($Chl_z \leq 1.5\ mg\ m^{-3}$). This modification corrects the initial slope (α^*_{PAR}) of the photosynthesis-irradiance relationship (P-E curves) by the *in situ* spectral distribution of scalar irradiance (PAR_z). Instead of α^*_{PAR} in Platt *et al.*'s (1991) expression, we used $43.2\phi_{max}\bar{a}^*_{ph(z,Chl)}$ (Giles-Guzmán and Álvarez-Borrego 2000), where ϕ_{max} is the maximum photosynthetic quantum yield at low irradiance ($mol\ C\ (mol\ quanta)^{-1}$). The average specific absorption coefficient of phytoplankton is $\bar{a}^*_{ph(z,Chl)}$ ($m^2\ mgChl^{-1}$), weighted by the *in situ* spectral distribution of PAR_z and calculated following Giles-Guzmán and Álvarez-Borrego (2000). The factor 43.2 converts mol C to mgC, seconds to hours, and mol quanta to μmol quanta. Calculations were performed with mean photosynthetic parameters estimated from values proposed by Malone (1971) for Caribbean and Atlantic waters close to Cuba. We used constant surface scalar irradiance ($PAR_o = 1000\ mmol\ quanta\ m^{-2}\ s^{-1}$) so that differences of PP_{int} could be attributed only to changes in the chlorophyll profiles.

Results

The deep-water region had the lowest and highest mean T_s : 23.5°C for the cool period and 28.3°C for the warm period (table 2). There was no significant difference between the T_s means for the Mississippi and Yucatan regions. Also, there was no significant difference between the Chl_s means for regions I and III (0.28 and 0.23 $mg\ m^{-3}$, respectively), while those for region II were significantly lower (0.12 $mg\ m^{-3}$ for IIA and 0.08 $mg\ m^{-3}$ for IIB) (table 2). The Chl_s mean for the warm period of the deep-water region was lower than that for the cool period, although the significance was marginal. The mean values of chlorophyll concentration at the maximum (Chl_m) for both periods of the deep-water region were significantly lower than those for the other two regions. The highest mean Chl_m value was the one for the Yucatan region (0.93 $mg\ m^{-3}$) (table 2).

análisis de conglomerados aplicado sólo a Z_m produjo la misma división del golfo en tres regiones. La forma de los perfiles de clorofila se comportó esencialmente igual a lo largo del año para las regiones Mississippi y Yucatán, pero el resultado del análisis de conglomerados de Z_m para la región de aguas profundas sugiere la división del año en dos épocas, con invierno y primavera como época fría (IIA) y verano y otoño como época caliente (IIB). Las medias de las variables y parámetros para las tres regiones y, en su caso, las dos épocas (presentadas en la tabla 2) se compararon para probar si las diferencias fueron significativas a un nivel de confianza de 95%. Se aplicó análisis de regresión lineal simple para generar modelos de Z_m , h , Chl_o y σ como funciones de Chl_s , T_s , ϕ_s y/o la profundidad de la capa de mezcla, para cada región y época del año. Los coeficientes de correlación de estas regresiones también se probaron a un nivel de confianza de 95%.

La producción primaria se calculó usando el modelo de Platt *et al.* (1991) para comparar la PP_{int} ($mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$) que resulta de los perfiles Gaussianos de Chl_z versus la que resulta de distribuciones homogéneas de Chl_z . La expresión de Platt *et al.* (1991) se utilizó con la modificación sugerida por Giles-Guzmán y Álvarez-Borrego (2000) para aguas caso 1 ($Chl_z \leq 1.5\ mg\ m^{-3}$). Esta modificación corrige la pendiente inicial (α^*_{PAR}) de la relación fotosíntesis-irradiancia (curvas P-E) de acuerdo a la distribución espectral *in situ* de la irradiancia escalar (PAR_z). En lugar de α^*_{PAR} en la expresión de Platt *et al.* (1991) se utilizó $43.2\phi_{max}\bar{a}^*_{ph(z,Chl)}$ (Giles-Guzmán y Álvarez-Borrego 2000), donde ϕ_{max} es la eficiencia fotosintética cuántica máxima a baja irradiancia ($mol\ C\ (mol\ quanta)^{-1}$). La media del coeficiente específico de absorción del fitoplancton es $\bar{a}^*_{ph(z,Chl)}$ ($m^2\ mgChl^{-1}$), ponderada por la distribución espectral *in situ* de PAR_z y calculada de acuerdo con Giles-Guzmán y Álvarez-Borrego (2000). El factor 43.2 convierte moles de C a mgC, segundos a horas, y moles de quanta a $\mu moles$ de quanta. Los cálculos se realizaron con el promedio de los parámetros fotosintéticos reportados por Malone (1971) para aguas del Caribe y del Atlántico aledañas a Cuba. Se utilizó una irradiancia escalar superficial constante ($PAR_o = 1000\ \mu mol\ quanta\ m^{-2}\ s^{-1}$) de tal manera que las diferencias de PP_{int} se pudiesen atribuir sólo a cambios en los perfiles de Chl_z .

Resultados

La región de aguas profundas tuvo la T_s media más baja y la más alta: 23.5°C para la época fría y 28.3°C para la caliente (tabla 2). No hubo diferencia significativa entre las medias de T_s de las regiones Mississippi y Yucatán. Tampoco hubo diferencias significativas entre las medias de Chl_s de las regiones Mississippi y Yucatán (0.28 y 0.23 $mg\ m^{-3}$, respectivamente), mientras que las de la región II fueron significativamente menores (0.12 $mg\ m^{-3}$ para IIA y 0.08 $mg\ m^{-3}$ para IIB) (tabla 2). La media de Chl_s para la época caliente de la región de

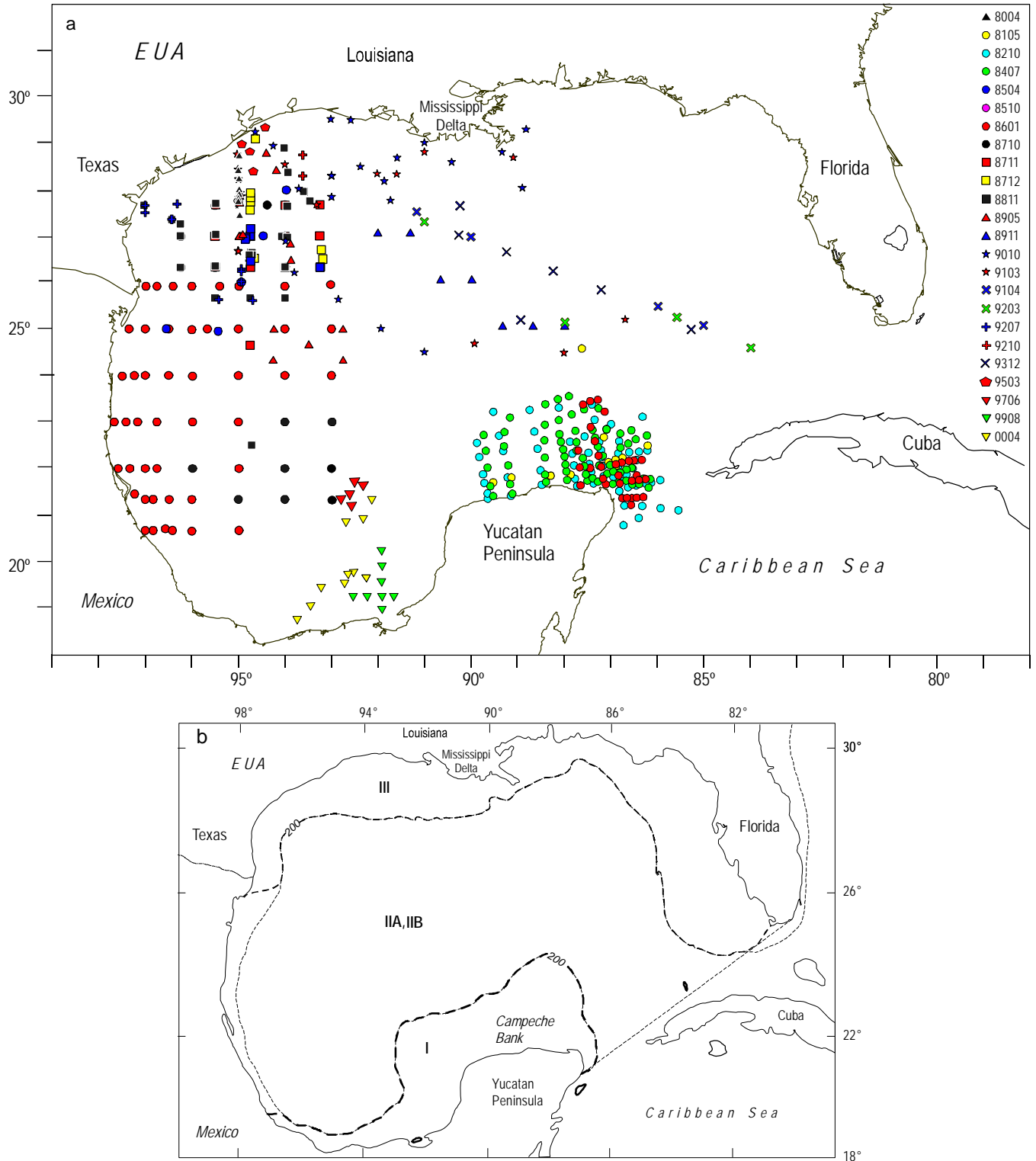


Figure 2. (a) Location of the hydrographic stations (some hydrographic stations overlap). The first two digits of the numbers on the right-hand side indicate the year and the other two indicate the month. (b) Regions of the Gulf of Mexico: I corresponds to the Yucatan region, IIA to the cool season of the deep-water region, IIB to the warm season of the deep-water region, and III to the Mississippi region. The number 200 indicates depth in meters. The line joining the Yucatan and Florida peninsulas is the southeastern limit of region II.

Figura 2. (a) Localización de las estaciones oceanográficas (algunas estaciones oceanográficas coinciden en el mapa). En los números de la derecha, los dos primeros dígitos son el año y los otros dos son el mes. (b) Regiones del Golfo de México: I es la región Yucatán, IIA es la época fría de la región de aguas profundas, IIB es la época caliente de la región de aguas profundas y III es la región Mississippi. El número 200 es la profundidad en metros. La línea que une las penínsulas de Yucatán y Florida es el límite suroriental de la región II.

Table 2. Means (\pm standard error), for each region and season, of surface temperature (T_s), surface chlorophyll (Chl_s), chlorophyll concentration at the deep chlorophyll maximum (Chl_m), the Gaussian parameters, the mixed layer depth (MLD), and the stratification index (ϕ_s): Yucatan region (I), deep-water region (IIA, cool season; IIB, warm season), and Mississippi region (III).

Tabla 2. Medias (\pm error estándar), para cada región y época del año, de temperatura (T_s) y clorofila (Chl_s) superficiales, concentración de clorofila en el máximo profundo (Chl_m), los parámetros Gaussianos, la profundidad de la capa de mezcla (MLD) y el índice de estratificación (ϕ_s).

Region	T_s	Chl_s	Chl_m	h	Chl_o	σ	Z_m	MLD	ϕ_s
I	25.8 (± 0.18)	0.28 (± 0.05)	0.93 (± 0.12)	46 (± 0.3)	0.12 (± 0.05)	23.5 (± 1.03)	39 (± 3.2)	67 (± 2.7)	43 (± 3.1)
IIA	23.5 (± 0.21)	0.12 (± 0.02)	0.34 (± 0.05)	42 (± 1.2)	0.04 (± 0.003)	40.2 (± 1.2)	74 (± 2.1)	38 (± 1.0)	84 (± 2.1)
IIB	28.3 (± 0.17)	0.08 (± 0.001)	0.32 (± 0.07)	28.5 (± 0.89)	0.04 (± 0.001)	41.2 (± 1.0)	79 (± 2.2)	34 (± 1.8)	119 (± 4.1)
III	25.7 (± 0.65)	0.23 (± 0.04)	0.6 (± 0.1)	38.5 (± 3.2)	0.05 (± 0.003)	25.1 (± 0.7)	36 (± 5.4)	107 (± 3.7)	47 (± 8.3)

The integral of Chl_z under the curve, h , was significantly higher for the Yucatan region (46 mg m^{-2}) than for the Mississippi region (38.5 mg m^{-2}) and the cool period of the deep-water region (42 mg m^{-2}). The lowest value corresponded to the warm period of the deep-water region (28.5 mg m^{-2}) (table 2). All regions and periods had essentially the same mean Chl_o value ($\sim 0.05 \text{ mg m}^{-3}$). The mean Chl_o for the Yucatan region was relatively high (0.12 mg m^{-3}) but its standard error was large (0.05 mg m^{-3}). The mean σ values for the Mississippi and Yucatan regions were not significantly different from each other, and they were lower than that for the deep-water region ($\sim 41 \text{ m}$, table 2). The mean depth of the DCM, Z_m , had values $>35 \text{ m}$, and of up to $\sim 79 \text{ m}$ for the deep-water region (table 2).

The mean MLD was highest for the Mississippi region (107 m) and lowest for the warm season of the deep-water region (34 m) (table 2). As expected, the mean ϕ_s values for the deep-water region, 84 J m^{-3} for the cool period and 119 J m^{-3} for the warm period, were significantly higher than those for the Yucatan and Mississippi regions ($\sim 45 \text{ J m}^{-3}$) (table 2).

Simple linear regression models for the Gaussian parameters as functions of Chl_s , T_s , MLD, or ϕ_s did not show significant correlation coefficients, with the exception of those for Z_m , which had a significant correlation only with MLD and ϕ_s (table 3, fig. 3). In some cases, graphs of the Gaussian parameters versus one of the independent variables suggested a linear relationship, while in others they showed an exponential relationship (not illustrated). Simple regression of \ln of the parameters versus \ln of the independent variables did not yield significant correlation coefficients in the case of Chl_o , h , and σ , and in the case of Z_m it did not provide better results than the linear models. The addition of a second independent variable to the models did not contribute significantly to improving the correlation coefficient (r). Thus, we propose using means of Chl_o , h , and σ for each region and season (table 2) to calculate the representative Chl_z profile.

aguas profundas fue significativamente menor que su valor correspondiente para la época fría, aunque la diferencia fue marginal. Las medias de la concentración de clorofila en el máximo profundo (Chl_m) fueron significativamente más bajas para ambos periodos de la región de aguas profundas que las de las otras dos regiones. La media más alta de Chl_m fue la de la región Yucatán (0.93 mg m^{-3}) (tabla 2).

La integral de Chl_z bajo la curva, h , fue significativamente más alta para la región Yucatán (46 mg m^{-2}) que para la región Mississippi (38.5 mg m^{-2}) y la época fría de la región de aguas profundas (42 mg m^{-2}). El valor más bajo fue el de la época caliente de la región de aguas profundas (28.5 mg m^{-2}) (tabla

Table 3. Regression equations of Z_m as a function of either the mixed layer depth (MLD) or the stratification index (ϕ_s), for each region and season: Yucatan region (I), deep-water region (IIA, cool season; IIB, warm season), and Mississippi region (III).

Tabla 3. Ecuaciones de regresión de Z_m en función, en su caso, de la profundidad de la capa de mezcla (MLD) o del parámetro de estratificación (ϕ_s), para cada región y época del año: Yucatan (I), aguas profundas (IIA, época fría; IIB, época caliente), y Mississippi (III)

Region		
I	$Z_m = 114.7 - 1.13 \text{ MLD}$	$r^2 = 0.88$
	$Z_m = -3.1 + 0.98 \phi_s$	$r^2 = 0.95$
IIA	$Z_m = 124.1 - 1.33 \text{ MLD}$	$r^2 = 0.73$
	$Z_m = -18.2 + 1.10 \phi_s$	$r^2 = 0.95$
IIB	$Z_m = 123.4 - 1.30 \text{ MLD}$	$r^2 = 0.72$
	$Z_m = -6.8 + 0.72 \phi_s$	$r^2 = 0.76$
III	$Z_m = 175.8 - 1.31 \text{ MLD}$	$r^2 = 0.83$
	$Z_m = -27.2 + 1.36 \phi_s$	$r^2 = 0.91$

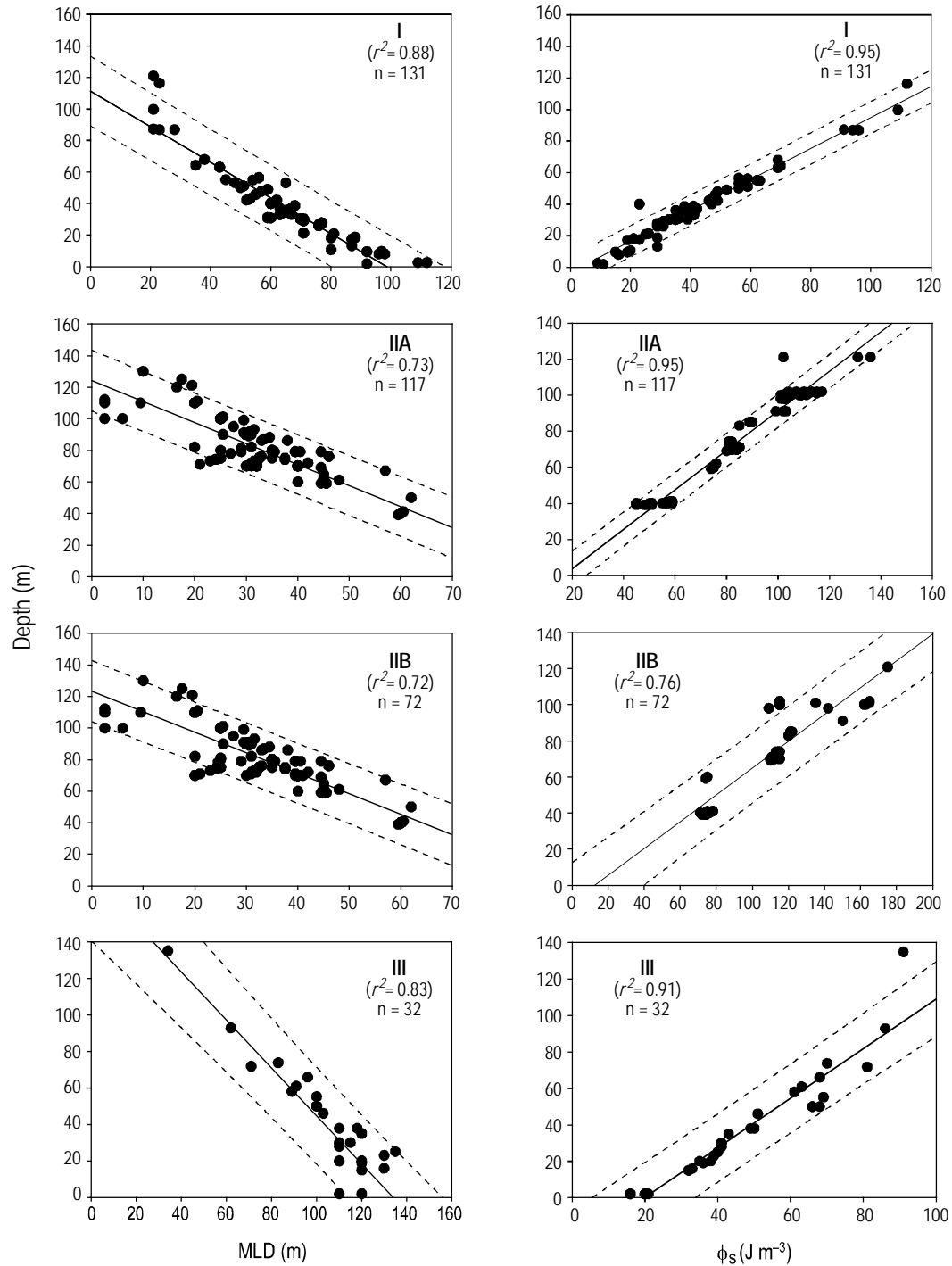


Figure 3. Regression lines for the depth of the chlorophyll concentration maximum (Z_m) as a function of the mixed layer depth (MLD) (left) and as a function of the stratification parameter (ϕ_s) (right): I corresponds to the Yucatan region, IIA to the cool season of the deep-water region, IIB to the warm season of the deep-water region, and III to the Mississippi region. Dashed lines are the 95% confidence envelopes. Many data points overlap. The equations are given in table 3.

Figura 3. Líneas de regresión de Z_m en función de la profundidad de la capa de mezcla (MLD) (izquierda), y en función del parámetro de estratificación (ϕ_s) (derecha): la región Yucatán es I, la época fría de la región de aguas profundas es IIA, la época caliente de la región de aguas profundas es IIB, y la región Mississippi es III. Las líneas punteadas son los intervalos al 95% de nivel de confianza. Muchos puntos traslapan. Las ecuaciones están en la tabla 3.

The depth of the DCM, Z_m , changes directly with ϕ_s and inversely with MLD, so that the highest ϕ_s values correspond to the highest Z_m values, and vice versa (the more stratified the water column the deeper the DCM) (fig. 3, table 3). For the purpose of predicting the Chl_z profiles, there are three alternatives for estimating Z_m . The first is to use the regression equations in table 3 to calculate Z_m as a function of either MLD or ϕ_s . Unfortunately this is not practical, because remotely sensed variables, such as T_s , do not readily provide estimates of MLD or ϕ_s . These parameters have a low correlation with T_s . The detailed description of the spatial and temporal variation of MLD and ϕ_s , and the development of algorithms to calculate them for the Gulf of Mexico from variables such as T_s are beyond the scope of this contribution. The second alternative is to use the mean of Z_m for each region and period, but this leaves no degrees of freedom for the use of satellite imagery. The third alternative is to use equation 1 and the mean value of the chlorophyll concentration from the satellite composite image (Chl_{sat}), for that particular region and season. As a first approximation we can take the mean of Chl_s , equal to the mean of Chl_{sat} . Thus:

$$\begin{aligned} Chl_s &= Chl_{sat} = Chl_o + [h/\sigma(2\pi)^{0.5}] \exp[-Z_m^2/2\sigma^2], \\ h/[\sigma(2\pi)^{0.5}(Chl_{sat} - Chl_o)] &= \exp[Z_m^2/2\sigma^2], \\ Z_m &= \sigma \{2 \ln[h/(\sigma(2\pi)^{0.5}(Chl_{sat} - Chl_o))]\}^{0.5} \end{aligned} \quad (2)$$

Mean Z_m values derived from equation 2 are practically the same as those derived directly from the chlorophyll profiles. A single Chl_s value produces different Chl_z profiles for the different regions and periods. As examples we calculated the profiles with Chl_s equal to 0.08 and 0.12 mg m⁻³ for the deep-water region, and equal to 0.20 and 0.30 mg m⁻³ for the Yucatan and Mississippi regions (fig. 4). In all cases, there was a clear change of profile shape depending on the region and season.

For the purpose of comparing the calculated PP_{int} for the Gaussian profiles with those for the homogeneous distributions, the procedure proposed by Giles-Guzmán and Álvarez-Borrego (2000) was used to estimate the coefficient of vertical attenuation of diffused light. As examples, integrated chlorophyll (Chl_{int} , mg m⁻²) and PP_{int} were calculated for the profiles in figure 4 and for the corresponding homogeneous distributions (these had a constant Chl_z equal to Chl_s). The Chl_{int} and PP_{int} from the Gaussian profiles were higher than those obtained from the homogeneous distributions (table 4). Assuming a homogeneous biomass profile resulted in underestimation of PP_{int} by as much as 43% and 12% relative to the values derived from the nonhomogeneous profiles, for the lowest and highest Chl_s examples, respectively. The PP_{int} difference between the homogeneous and nonhomogeneous biomass

2). Todas las regiones y épocas tuvieron esencialmente el mismo promedio de Chl_o (~0.05 mg m⁻³). La media de Chl_o de la región Yucatán fue relativamente alta (0.12 mg m⁻³) pero su error estándar fue grande (0.05 mg m⁻³). Los promedios de σ para la regiones Mississippi y Yucatán no fueron significativamente diferentes entre sí, y fueron más bajos que el de la región de aguas profundas (~41 m, tabla 2). La profundidad media del DCM, Z_m , tuvo valores >35 m, hasta de ~79 m para la región de aguas profundas (tabla 2).

La media mayor de MLD fue la de la región Mississippi (107 m) y la menor fue la de la época caliente de la región de aguas profundas (34 m) (tabla 2). Como era de esperarse, los valores de las medias de ϕ_s para la región de aguas profundas, 84 J m⁻³ para la época fría y 119 J m⁻³ para la época caliente, fueron significativamente mayores que los de las regiones Yucatán y Mississippi (~45 J m⁻³) (tabla 2).

Los modelos de regresión lineal simple de los parámetros Gaussianos en función de Chl_s , T_s , MLD, ó ϕ_s no mostraron coeficientes de correlación significativos, con excepción de los de Z_m . La profundidad del máximo de clorofila, Z_m , tuvo correlación significativa únicamente con MLD y con ϕ_s (tabla 3, fig. 3). En algunos casos, las gráficas de los parámetros Gaussianos *versus* una de las variables independientes sugirió una relación lineal, y en otros casos mostraron una relación exponencial (no se ilustra). La regresión del ln de los parámetros *versus* el ln de las variables independientes no resultó en coeficientes de correlación significativos en los casos de Chl_o , h , y σ ; y en el caso de Z_m no produjo resultados mejores que los modelos lineales. El agregarle una segunda variable independiente a los modelos no contribuyó significativamente a mejorar el coeficiente de correlación (r). Por lo tanto, para calcular perfiles representativos de Chl_z se propone el utilizar las medias de Chl_o , h , y σ , para cada región y época (tabla 2).

La profundidad del DCM, Z_m , cambia directamente con ϕ_s e inversamente con MLD, de tal manera que los mayores valores de ϕ_s corresponden a los mayores valores de Z_m , y viceversa (entre más estratificada la columna de agua más profundo el DCM) (fig. 3). Para el propósito de estimar perfiles de Chl_z , se tienen tres alternativas para calcular Z_m . Una es usar las ecuaciones de regresión de la tabla 3 para calcular Z_m en función de MLD ó ϕ_s . Desafortunadamente esto no es práctico, porque las variables que se miden con sensores remotos, como la T_s , no proveen estimaciones de MLD ó ϕ_s . Estos parámetros tienen baja correlación con T_s . Está fuera del alcance de esta contribución proporcionar una descripción detallada de la variación espacial y estacional de MLD y ϕ_s , así como desarrollar algoritmos para calcularlos para el Golfo de México a partir de variables como T_s . La segunda alternativa es usar la media de Z_m para cada región y época, pero esto no deja grados de libertad para usar imágenes de satélite. Por lo tanto, la tercera alternativa para estimar Z_m es usar la ecuación 1 y el promedio de la concentración de clorofila de la imagen compuesta de satélite (Chl_{sat}), para esa región y época de un año en particular. Como

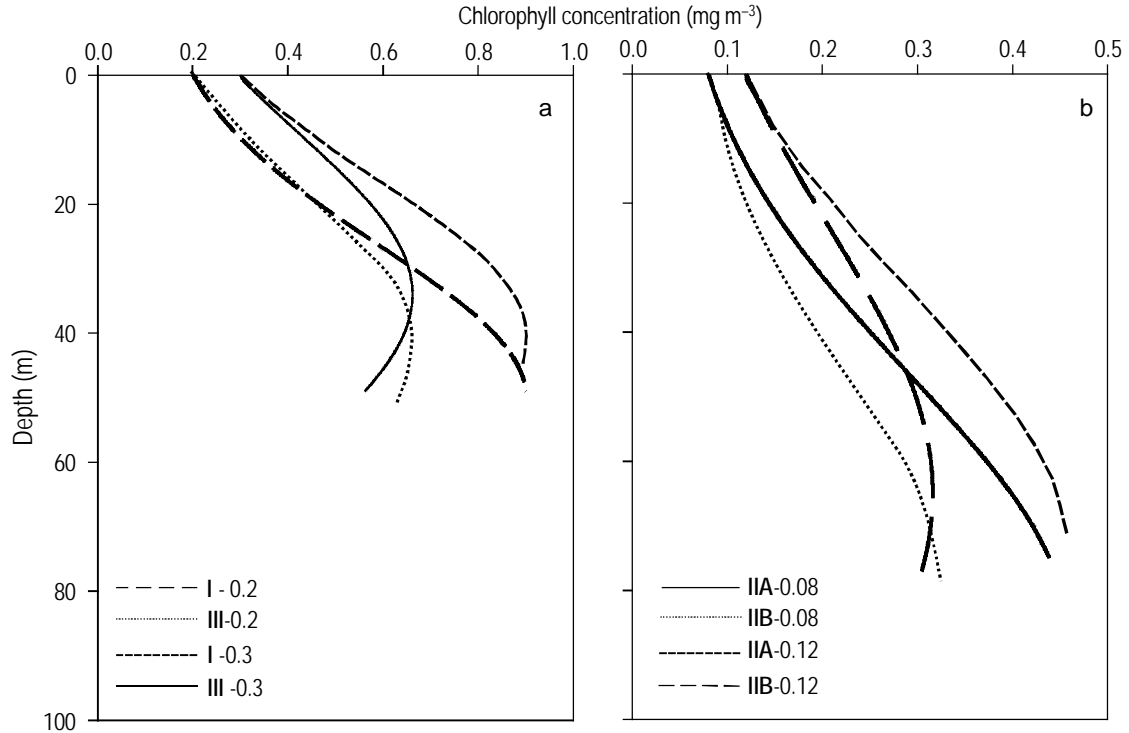


Figure 4. Examples of the chlorophyll concentration (Chl_z) profiles estimated using the same surface chlorophyll (Chl_s) value, for the different regions and seasons: Yucatan region (I), cool season of the deep-water region (IIA), warm season of the deep-water region (IIB), and Mississippi region (III). Note that in each case two different Chl_s values were used. The Chl_z profiles were drawn from the surface to the depth corresponding to 1% of incident irradiance on the sea surface (bottom of the euphotic zone).

Figura 4. Ejemplos de perfiles de Chl_z estimados con los mismos valores de Chl_s , para diferentes regiones y épocas del año. Nótese que en cada caso se utilizaron dos valores diferentes de Chl_s . Los perfiles de Chl_z se extendieron de la superficie a la profundidad correspondiente al 1% de la irradiancia incidente en la superficie (fondo de la zona eufótica). La región Yucatán es I, la “época fría” de la región de aguas profundas es IIA, la “época caliente” de la región de aguas profundas es IIB, y la región Mississippi es III.

profiles was larger for the low Chl_s than for the high Chl_s examples (table 4).

The results shown in table 4 can be used to analyze whether Gaussian biomass profiles derived for different regions and seasons, and with the same Chl_s , produce different PP_{int} values. Integrated production presented basically the same values for the Yucatan and the Mississippi regions, with Chl_s equal to 0.20 and 0.30 mg m⁻³ (55.4 versus 55.9, and 60.8 versus 60.1 mgC m⁻² h⁻¹, respectively). With the same Chl_s , the Yucatan region had higher Chl_z values than the Mississippi region, and the difference increased with depth (fig. 4). This is due to a higher h value for region I than for region III (table 2); however, region III has a deeper euphotic zone than region I, so the integrations yield practically equal PP_{int} values. On the other hand, PP_{int} differences for the two seasons of the deep-water region were 7% and 5% (with higher PP_{int} values for the cool season), for Chl_s equal to 0.08 and 0.12 mg m⁻³, respectively, which are not significant either. When comparing the PP_{int} values, estimated with the same Chl_s , for regions I or III with those for region II, significant differences >12% were obtained (not illustrated).

una primera aproximación se puede tomar la media de Chl_s igual a la media de Chl_{sat} . Por lo tanto:

$$\begin{aligned} Chl_s &= Chl_{sat} = Chl_0 + [h/\sigma(2\pi)^{0.5}] \exp[-Z_m^2/2\sigma^2], \\ h/[\sigma(2\pi)^{0.5}(Chl_{sat} - Chl_0)] &= \exp[Z_m^2/2\sigma^2], \\ Z_m &= \sigma \{2 \ln[h/(\sigma(2\pi)^{0.5}(Chl_{sat} - Chl_0))]\}^{0.5} \end{aligned} \quad (2)$$

Los valores medios de Z_m derivados de la ecuación 2 son prácticamente iguales a los derivados directamente de los perfiles de clorofila. Un solo valor de Chl_s produce diferentes perfiles de Chl_z para las diferentes regiones y épocas. Como ejemplos se calcularon los perfiles con Chl_s iguales a 0.08 y 0.12 mg m⁻³ para la región de aguas profundas, e iguales a 0.20 y 0.30 mg m⁻³ para las regiones Yucatán y Mississippi (fig. 4). En todos los casos hubo un cambio claro de la forma del perfil dependiendo de la región y época.

Para el propósito de comparar la PP_{int} resultante de los perfiles Gausianos con las correspondientes a las distribuciones homogéneas, se usó el procedimiento propuesto por Giles-Guzmán y Álvarez-Borrego (2000) para estimar el coeficiente

Table 4. Examples of integrated chlorophyll (Chl_{int} , $mg\ m^{-2}$) and integrated primary production (PP_{int} , $mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$) from the Gaussian models and from homogeneous biomass distributions ($HChl_{int}$, HPP_{int}), for each region and season: Yucatan region (I), deep-water region (IIA, cool season; IIB, warm season), and Mississippi region (III). Note that two different surface chlorophyll (Chl_s) values were used for each case.

Tabla 4. Ejemplos de clorofila integrada (Chl_{int} , $mg\ m^{-2}$) y producción primaria (PP_{int} , $mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$) derivadas del modelo Gaussiano y de distribuciones homogéneas de biomasa ($HChl_{int}$, HPP_{int}) para cada región y época del año: Yucatan (I), aguas profundas (IIA, época fría; IIB, época caliente), y Mississippi (III). Nótese que se usaron dos valores diferentes de Chl_s para cada caso.

Regions	Chl_s	Chl_{int}	PP_{int}	$HChl_{int}$	HPP_{int}
I	0.20	27.9	55.4	16.8	43.5
III	0.20	26.4	55.9	16.8	43.5
I	0.30	29.9	60.8	21.3	53.2
III	0.30	27.4	60.1	21.3	53.2
IIA	0.08	19.6	39.8	8.6	22.6
IIB	0.08	17.6	37.3	8.6	22.6
IIA	0.12	21.5	45.6	11.8	31.0
IIB	0.12	19.2	43.3	11.8	31.0

Discussion

When the anticyclonic rings that are shed by the Loop Current collide with the western coast they form triads (cyclone-anticyclone-cyclone), parallel to the coast (Vidal *et al.* 1994). Between the northern cyclone and the anticyclone there is a current that transports water from the continental shelf seaward. These currents have been detected by satellite color imagery as plumes of relatively high Chl_{sat} that extend tens to hundreds of kilometers seaward of the continental shelf-slope break (Biggs and Müller-Karger 1994). The scarce available *in situ* Chl_z data did not allow for the detection of these phenomena. Thus, the Chl_s and Chl_m mean results presented here do not include them. The higher Chl_s and Chl_m means found for the Mississippi and Yucatan regions compared with those for the deep-water region are due to upwelling and, in the case of region III, the input of nutrients by rivers, mainly the Mississippi River. Along the Florida Escarpment (northeastern Gulf of Mexico) and Campeche Bank (adjacent to the Yucatan peninsula), frictional interaction between the current and the bottom appears to be important (Hsueh and O'Brien 1971); upwelling is produced and carries denser water close to the sea surface, reducing vertical stratification (Wiseman Jr. and Sturges 1999) and increasing the phytoplankton biomass. The Louisiana-Texas shelf has a cyclonic circulation, except during summer months when the flow is eastward (Zavala-Hidalgo *et al.* 2003). This cyclonic circulation brings nutrient-rich waters to the surface. According to these latter authors, circulation on the western Campeche Bank is down-coast, off the western

de atenuación vertical de luz difusa. Como ejemplos, la clorofila integrada (Chl_{int} , $mg\ m^{-2}$) y PP_{int} se calcularon para los perfiles de la figura 4 y para las distribuciones homogéneas correspondientes (éstas tuvieron una Chl_z constante igual a Chl_s). Los valores de Chl_{int} y PP_{int} de los perfiles Gaussianos fueron más altos que los obtenidos con las distribuciones homogéneas (tabla 4). El suponer un perfil de biomasa fitoplanctónica homogéneo resultó en una subestimación de PP_{int} hasta en 43% y 12% con respecto a lo calculado con los perfiles no homogéneos, para los ejemplos con la más baja y la más alta Chl_s , respectivamente. La diferencia de PP_{int} calculada con los perfiles de biomasa homogéneos y no homogéneos fue mayor para los ejemplos con las Chl_s bajas que para los de Chl_s altas (tabla 4).

Se pueden utilizar los resultados de la tabla 4 para analizar si los perfiles Gaussianos de biomasa, derivados para diferentes regiones y épocas, con el mismo valor de Chl_s , producen valores diferentes de PP_{int} . La PP_{int} presenta casi los mismos valores para las regiones Yucatán y Mississippi con Chl_s iguales a 0.20 y 0.30 $mg\ m^{-3}$ (55.4 *versus* 55.9, y 60.8 *versus* 60.1 $mgC\ m^{-2}\ h^{-1}$, respectivamente). Con la misma Chl_s la región Yucatán tiene valores mayores de Chl_z que los de la región Mississippi, con la diferencia aumentando con la profundidad (fig. 4). Esto se debe al valor más alto de h para la región I que para la región III (tabla 2). Sin embargo, la región III tiene una zona eufótica más profunda que la región I, de tal manera que la integración resulta en valores prácticamente iguales de PP_{int} . Por otra parte, con Chl_s iguales a 0.08 y 0.12 $mg\ m^{-3}$, las diferencias de PP_{int} entre las dos épocas de la región de aguas profundas fueron 7% y 5%, respectivamente (con los valores más altos de PP_{int} para la época fría), las cuales tampoco son significativas. Cuando se comparan valores de PP_{int} , estimados con la misma Chl_s , para las regiones I ó III con los de la región II, se obtienen diferencias significativas >12% (no se ilustra).

Discusión

Cuando los anillos anticiclónicos que se forman de la Corriente de Lazo chocan con la costa occidental forman triadas (ciclón-anticiclón-ciclón) paralelas a la costa (Vidal *et al.* 1994). Entre el ciclón al norte y el anticiclón se forma una corriente que transporta agua de la plataforma continental mar adentro. Estas corrientes han sido detectadas con imágenes de satélite de color como lengüetas de Chl_{sat} relativamente alta que se extienden de decenas a centenas de kilómetros del límite de la plataforma continental mar adentro (Biggs y Müller-Karger 1994). Los datos *in situ* disponibles de Chl_z son escasos y no permitieron detectar estos fenómenos. Por lo tanto, los resultados de las medias de Chl_s y Chl_m que se presentan aquí no los incluyen. Los valores de las medias de Chl_s y Chl_m de las regiones Mississippi y Yucatán, más altos que los de la región de aguas profundas, se deben a las surgencias y también, en el caso de la región III, al aporte de nutrientes de los ríos,

coast of the Yucatan Peninsula, throughout the year. When the coastal flows converge off southern Texas and off southern Veracruz there is an offshore flow that can be detected by satellite imagery as plumes of high Chl_{sat} . Divergence associated with the Loop Current may be a factor producing upwelling on Campeche Bank and off the southwestern tip of Florida, and it occurs throughout most of the year (Lohrenz *et al.* 1999).

For the purpose of defining regions in order to apply primary production models to satellite color data, the larger the region the better. Sathyendranath *et al.* (1995) indicated that most boundaries between biogeochemical regions prove to have some significance for Z_m . That is the case for our Gulf of Mexico regions, as is shown in table 2. The depth of the DCM clearly defines three regions in the Gulf of Mexico: two coastal regions at the northern and southern extremes of the gulf, with similar and relatively low mean Z_m values (36 and 39 m for Mississippi and Yucatan, respectively), and the deep-water region, with much higher Z_m values (74 and 79 m). The depth of the DCM for the deep-water region (IIA and IIB) was much greater than the MLD, as reported by Barreiro-Güemes *et al.* (2003). Sathyendranath *et al.* (1995) reported a mean Z_m for the Atlantic region adjacent to the Gulf of Mexico equal to 84 m, which is not significantly different from the one for region IIB. Small Z_m values are indicative of high nutrient surface waters, and vice versa. Millán-Núñez *et al.* (1997) reported mean Z_m values lower than 20 m for the northern inshore subregion of the California Current System, and Hidalgo-González and Álvarez-Borrego (2001) reported mean Z_m values lower than 15 m for the cool season in the central and northern Gulf of California. The Gulf of Mexico mean Z_m values are similar to those of the California Current System oceanic subregions off Baja California (45–85 m) (Millán-Núñez *et al.* 1997), and to those of the entrance to the Gulf of California (28–37 m) (Hidalgo-González and Álvarez-Borrego 2001).

The mean h values for the Gulf of Mexico are similar to those reported by Millán-Núñez *et al.* (1997) for the offshore subregions of the California Current System, and they are also similar to those reported by Hidalgo-González and Álvarez-Borrego (2001) for the cool season in the Gulf of California entrance region. Values for the parameter h are higher than Chl_{int} for the euphotic zone because the h values include the whole area under the Gaussian curve.

With more than 3000 Chl_z profiles, Millán-Núñez *et al.* (1997) were not able to build predictive models for σ , for most regions within the California Current System, and in some cases they could not build models for Chl_0 . Sathyendranath *et al.* (1995) concluded that prediction of σ from Chl_s , or from other variables, is impracticable. Millán-Núñez *et al.* (1997) and Barocio-León *et al.* (2007) indicated that in those cases where the regressions were not significant, the means of the parameters for the corresponding region and period should be used. Due to the scarcity of data from the Gulf of Mexico it was not possible to find any significant correlation between the Gaussian parameters and surface properties that can be remotely derived by satellite sensors. Thus, we propose using

principalmente del Mississippi. A lo largo de Florida (al noreste del golfo) y en el Banco de Campeche la interacción por fricción entre la corriente y el fondo parece ser importante (Hsueh y O'Brien 1971), y se produce surgencia que acarrea agua más densa hasta cerca de la superficie reduciendo la estratificación (Wiseman Jr. y Sturges 1999) y aumentando la biomasa fitoplanctónica. La plataforma de Luisiana y Texas tiene una circulación ciclónica, excepto en verano cuando el flujo es hacia el este (Zavala-Hidalgo *et al.* 2003). Esta circulación ciclónica aporta aguas ricas en nutrientes a la superficie. De acuerdo con estos últimos autores, la circulación sobre la parte occidental del Banco de Campeche es hacia el sur, frente a la costa occidental de la Península de Yucatán, a lo largo de todo el año. Cuando el flujo costero converge frente al sur de Texas y frente al sur de Veracruz hay un flujo mar adentro que se puede detectar en imágenes de satélite como lengüetas de alta Chl_{sat} . La divergencia asociada con la Corriente de Lazo puede ser un factor que produzca surgencia en el Banco de Campeche (frente a la Península de Yucatán), y frente a la punta suroeste de Florida, y esta divergencia ocurre a lo largo de la mayor parte del año (Lohrenz *et al.* 1999).

Para el propósito de definir regiones para aplicar modelos de producción primaria a datos de satélite de color del océano, es mejor que estas regiones sean lo más grande posible. Sathyendranath *et al.* (1995) indicaron que la mayoría de las fronteras entre regiones biogeoquímicas tienen diferencias significativas de Z_m . Tal es el caso de las regiones del Golfo de México que se han definido aquí, como se muestra en la tabla 2. La profundidad del DCM define claramente tres regiones en el Golfo de México, dos regiones costeras en los extremos norte y sur, con valores medios de Z_m similares y relativamente bajos (Mississippi y Yucatán), y la región de aguas profundas con valores mayores de Z_m (74 y 79 m). La profundidad del DCM para la región de aguas profundas (IIA y IIB) fue mucho mayor que la profundidad de la capa de mezcla (MLD), como ha sido reportado por Barreiro-Güemes *et al.* (2003). Sathyendranath *et al.* (1995) reportaron una media de Z_m para la región del Atlántico adyacente al Golfo de México igual a 84 m, la cual no es significativamente diferente de la de la región IIB. Los valores pequeños de Z_m indican aguas superficiales ricas en nutrientes, y viceversa. Millán-Núñez *et al.* (1997) reportaron valores medios de $Z_m < 20$ m para la subregión del norte del Sistema de la Corriente de California, cercana a la costa, e Hidalgo-González y Álvarez-Borrego (2001) reportaron valores medios de $Z_m < 15$ m para la época fría de las partes central y norte del Golfo de California. Los valores medios de Z_m del Golfo de México son similares a los de las subregiones oceánicas del Sistema de la Corriente de California frente a Baja California (45 to 85 m) (Millán-Núñez *et al.* 1997) y a los de la entrada al Golfo de California (28 to 37 m) (Hidalgo-González and Álvarez-Borrego 2001).

Los promedios de h para el Golfo de México son similares a los reportados por Millán-Núñez *et al.* (1997) para las subregiones alejadas de la costa del Sistema de la Corriente de

the mean values of Chl_o , h , and σ , for each region and period (table 2), and estimating Z_m from equation 2 to calculate the representative Chl_z profile.

The equations in table 3 show a very clear relation between the physical structure of the water column and the Chl_z profiles in the Gulf of Mexico, as was similarly shown for the Gulf of California by Hidalgo-González and Álvarez-Borrego (2001); however, the parameters of these equations are significantly different from those of the Gulf of California equations.

The Chl_{int} and PP_{int} values from the Gaussian profiles were higher than those obtained from the homogeneous distributions (table 4). Sathyendranath *et al.* (1995) found that at the scale of individual provinces, the nonuniform production result was always equal to or higher than the uniform one. In our case, the PP_{int} difference between the homogeneous and nonhomogeneous biomass profiles was larger for the low Chl_s than for the high Chl_s examples (table 4). A similar result was reported by Millán-Núñez *et al.* (1997) for the California Current System and by Hidalgo-González and Álvarez-Borrego (2001) for the Gulf of California. On the other hand, the same Gaussian parameters may be used to estimate the average PP_{int} values for regions I and III with the nonhomogeneous biomass profiles, and to estimate PP_{int} for region II, a single set of Gaussian parameters may be used for both seasons. Nevertheless, with the same Chl_s , both Z_m and chlorophyll concentration at the DCM (Chl_m) show large changes between regions and seasons (fig. 4) and this may be important for fisheries studies. It has been suggested that in the California Current System, the DCM provides the necessary dinoflagellate abundance for the survival of first feeding pelagic fish larvae (Lasker 1975).

An important limitation of our study is that most of the data are discrete, based on water samples from bottles. Continuous flow *in vivo* fluorometry showed that phytoplankton could be concentrated in layers easily missed by conventional sampling schemes (Strickland 1968). Vertical movements of these layers have been observed (Gieskes *et al.* 1978). Unfortunately, there are only few available continuous Chl_z profiles and only from the deep-water region (Barreiro-Güemes *et al.* 2003, Salas-De-León *et al.* 2004, Signoret *et al.* 2006). The use of HPLC chlorophyll data currently provides better estimates than those of fluorometric analysis. Nevertheless, Trees *et al.* (2000) reported that there is a strong linear relationship between log accessory pigments and log Chl_z , and this largely explains the success in remotely sensed chlorophyll, even though phytoplankton populations can vary in their composition and suite of pigments.

In conclusion, the capability of associating nonhomogeneous Chl_z profiles to data from satellite color sensors allows us to improve the estimates of primary production. Assuming a homogeneous biomass profile for the Gulf of Mexico may result in significant underestimation of PP_{int} . In the Gulf of Mexico, as in the Gulf of California (Hidalgo-González and Álvarez-Borrego 2001), the vertical distribution of the phytoplankton biomass is strongly correlated with the structure

California, y también son similares a los reportados por Hidalgo-González y Álvarez-Borrego (2001) para la época fría de la región de la entrada al Golfo de California. Los valores del parámetro h son más altos que la Chl_{int} para la zona eufótica porque los valores de h incluyen toda el área bajo la curva Gaussiana.

Con más de 3000 perfiles de Chl_z Millán-Núñez *et al.* (1997) no pudieron construir modelos para estimar σ para la mayoría de las regiones del Sistema de la Corriente de California; y en algunos casos no pudieron construir modelos para Chl_o . Sathyendranath *et al.* (1995) concluyeron que es impráctico calcular σ a partir de Chl_s , o de otras variables. Millán-Núñez *et al.* (1997) y Barocio-León *et al.* (2007) indican que en los casos en que las regresiones no fuesen significativas, se deben utilizar las medias de los parámetros de las regiones y épocas correspondientes. Debido a lo escaso de los datos del Golfo de México no fue posible encontrar correlaciones significativas entre los parámetros Gaussianos y las propiedades superficiales que pueden ser derivadas de datos de sensores en satélites. Por lo tanto, se propone utilizar las medias de Chl_o , h , y σ , para cada región y época (tabla 2), para calcular perfiles representativos de Chl_z .

Las ecuaciones de la tabla 3 muestran una relación muy clara entre la estructura física de la columna de agua y los perfiles de Chl_z del Golfo de México, de una manera similar a como se mostró para el Golfo de California por Hidalgo-González y Álvarez-Borrego (2001). Sin embargo, los parámetros de las ecuaciones de la tabla 3 son significativamente diferentes a los de las ecuaciones del Golfo de California.

Los valores de Chl_{int} y PP_{int} de los perfiles Gaussianos fueron más altos que los obtenidos con las distribuciones homogéneas (tabla 4). Sathyendranath *et al.* (1995) encontraron que en la escala de provincias individuales, la producción con Chl_z no uniforme siempre resultó igual o mayor que la de la uniforme. En nuestro caso la diferencia de PP_{int} calculada con los perfiles de biomasa homogéneos y no homogéneos fue mayor para los ejemplos con las Chl_s bajas que para los de Chl_s altas (tabla 4). Millán-Núñez *et al.* (1997) e Hidalgo-González y Álvarez-Borrego (2001) reportaron resultados similares para el Sistema de la Corriente de California y para el Golfo de California, respectivamente. Por otro lado, para el propósito de estimar promedios de PP_{int} para las regiones I y III se pueden utilizar los mismos parámetros Gaussianos; y también para estimar PP_{int} para la región II se puede utilizar un solo conjunto de parámetros Gaussianos para las dos épocas. Sin embargo, con la misma Chl_s , Z_m y la concentración de clorofila en el DCM (Chl_m) muestran cambios grandes entre regiones y épocas (fig. 4) y esto puede ser importante para estudios de pesquerías. Se ha sugerido que el DCM provee la abundancia necesaria de dinoflagelados para la supervivencia de larvas de peces pelágicos que comienzan a alimentarse en el Sistema de la Corriente de California (Lasker 1975).

Una limitación importante de este estudio es que la mayoría de los datos son discretos, basados en muestras de botellas. La

of the water column. The division of the Gulf of Mexico into regions and seasons reveals significant differences in Z_m and chlorophyll concentration at the DCM, which may be of importance in fisheries studies. For the purpose of estimating PP_{int} , however, a single set of Gaussian parameters may be used for regions I and III, and another set for both seasons in region II.

Acknowledgements

We thank JM Dominguez and F Ponce for their help with the electronic version of the figures, and two anonymous reviewers for their constructive comments. This work was partially supported by the Mexican Council of Science and Technology (CONACYT) as part of the project "Sinks and sources of carbon in the continental margins of the Mexican Pacific" (SEP 2004/45813).

References

- Barocio-León OA, Millán-Núñez R, Santamaria-del-Ángel E, González-Silvera A. (2007) Phytoplankton primary productivity in the euphotic zone of the California Current System estimated from CZCS imagery. *Cienc. Mar.* 33: 59–72.
- Barreiro-Güemes MT, Signoret-Poillon M, Bulit-Gámez C. 2003. Patrones de distribución de biomasa y producción primaria fitoplanctónica en el Golfo de México. In: Barreiro-Güemes MT, Meave-Del-Castillo ME, Signoret-Poillon M, Figueroa-Torres MG (eds.), *Planctología Mexicana*. Sociedad Mexicana de Planctología, México, pp. 125–142.
- Behrenfeld MJ, Falkowski PG. 1997. A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models. *Limnol. Oceanogr.* 42: 1479–1491.
- Biggs DC, Müller-Karger FE. 1994. Ship and satellite observations of chlorophyll stocks in interacting cyclone-anticyclone eddy pairs in the western Gulf of Mexico. *J. Geophys. Res.* 99: 7371–7384.
- Candela J, Sheinbaum J, Ochoa J, Badan A, Leben R. 2002. The potential vorticity flux through the Yucatan Channel and the Loop Current in the Gulf of Mexico. *Geophys. Res. Lett.* 29: 2059, doi:10.1029/2002GL015587.
- 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.
- Dandonneau Y. 1979. Concentrations en chlorophylle dans le Pacifique tropical sud-ouest: Comparaison avec d'autres aires océaniques tropicales. *Oceanol. Acta* 2: 133–142.
- El-Sayed SZ, Turner JT. 1977. Productivity of the Antarctic and tropical/subtropical regions: A comparative study. In: Dunbar MJ (ed.), *Polar Oceans*. Arctic Institute of North America, Proc. of Conf., McGill Univ. Press, pp. 463–503.
- Gieskes WWG, Kraay GW, Tjseen SB. 1978. Chlorophylls and their degradation products in the deep pigment maximum layer of the tropical North Atlantic. *Neth. J. Sea Res.* 12: 195–204.
- Giles-Guzmán AD, Álvarez-Borrego S. 2000. Vertical attenuation coefficient of photosynthetically active radiation as a function of chlorophyll concentration and depth in case 1 waters. *Appl. Opt.* 39: 1351–1358.
- Hernández-Becerril DU, Garcia-Resendiz JA, Salas-De-León DA, Monreal-Gómez MA, Signoret-Poillon M, Aldeco-Ramírez J. 2008. Nanoplankton fraction in the phytoplankton structure in the southern Gulf of Mexico (April 2000). *Cienc. Mar.* 34: 77–90.
- fluorometría *in vivo* de flujo continuo hizo posible la observación de que el fitoplancton se puede concentrar en capas que a menudo no se muestrean con esquemas tradicionales con botellas (Strickland 1968). Gieskes *et al.* (1978) reportaron movimientos verticales de estas capas. Desafortunadamente, hay sólo algunos pocos perfiles continuos de Chl_z disponibles y sólo para la región de aguas profundas (Barreiro-Güemes *et al.* 2003, Salas-De-León *et al.* 2004, Signoret *et al.* 2006). Actualmente, el uso de datos de Chl_z de HPLC produce estimaciones mejores que las obtenidas por fluorometría. Sin embargo, Trees *et al.* (2000) reportaron que hay una relación lineal fuerte entre el logaritmo de los pigmentos accesorios y el logaritmo de Chl_z , y esto en gran parte explica el éxito de los datos de Chl_{sat} obtenidos por sensores remotos, aun cuando las poblaciones de fitoplancton pueden variar en su composición y en sus contenidos de pigmentos.
- En conclusión, la capacidad de asociar perfiles no homogéneos de Chl_z a datos de sensores de color en satélites nos permite mejorar las estimaciones de producción primaria. El suponer un perfil homogéneo de biomasa para el Golfo de México puede resultar en una subestimación significativa de PP_{int} . En el Golfo de México, como en el Golfo de California (Hidalgo-González y Álvarez-Borrego 2001), la distribución vertical de la biomasa fitoplanctónica está fuertemente correlacionada con la estructura de la columna de agua. La división del Golfo de México en regiones y épocas resulta en diferencias significativas de Z_m y de concentración de clorofila en el DCM, lo cual puede ser de importancia para estudios de pesquerías. Sin embargo, para estimar la PP_{int} se requiere un solo conjunto de parámetros Gausianos para las regiones I y III, y otro para las dos épocas de la región II.

Agradecimientos

JM Domínguez y F Ponce realizaron la versión electrónica de las figuras. Este trabajo fue financiado parcialmente por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología como parte del proyecto "Fuentes y sumideros de carbono en las márgenes continentales del Pacífico Mexicano" (clave SEP 2004/45813).

- Hidalgo-González RM, Álvarez-Borrego S. 2001. Chlorophyll profiles and the water column structure in the Gulf of California. *Oceanol. Acta* 24: 19–28.
- Holm-Hansen O, Lorenzen CJ, Holmes RW, Strickland JDH. 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* 30: 3–15.
- Hsueh Y, O'Brien JJ. 1971. Steady coastal upwelling induced by an along-shore current. *J. Phys. Oceanogr.* 1: 180–186.
- Hurlburt HE, Thompson JD. 1980. A numerical study of Loop Current intrusions and eddy shedding. *J. Phys. Oceanogr.* 10: 1611–1651.
- Kirk JTO. 1994. *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. Cambridge Univ. Press, New York, 509 pp.
- Lasker R. 1975. Field criteria for the survival of anchovy larvae: The relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. *Fish. Bull.* 73: 847–855.

- Lewis MR, Cullen JJ, Platt T. 1983. Phytoplankton and thermal structure in the upper ocean: Consequences of nonuniformity in chlorophyll profile. *J. Geophys. Res.* 88: 2565–2570.
- Lohrenz SE, Dagg MJ, Whitledge TE. 1990. Enhanced primary production at the plume/oceanic interface of the Mississippi River. *Cont. Shelf Res.* 10: 639–664.
- Lohrenz SE, Wiesenburg DA, Arnone RA, Chen X. 1999. What controls primary production in the Gulf of Mexico? In: Kumpf H, Steidinger K, Sherman K (eds.), *The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem*. Blackwell Science, Malden, pp. 151–170.
- Malone TC. 1971. The relative importance of nanoplankton and netplankton as primary producers in tropical oceanic and neritic phytoplankton communities. *Limnol. Oceanogr.* 16: 633–639.
- Martínez-Sepúlveda M. 1994. Descripción de la profundidad de la capa mezclada superficial en el Golfo de California. Tesis de licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, México, 44 pp.
- Matsumura S, Shiimoto A. 1993. Vertical distribution of primary productivity function $\Phi(\Pi)$ for the estimation of primary productivity based on satellite remote sensing. *Bull. Nat. Res. Inst. Far Seas Fish.* 30: 227–270.
- 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.
- Monreal-Gómez MA, Salas-De-León DA. 1997. Circulación y estructura termohalina del Golfo de México. In: Lavín MF (ed.), *Contribuciones a la Oceanografía Física en México, Monografía 3*. Unión Geofísica Mexicana, Ensenada, pp. 183–199.
- Morel A, Berthon JF. 1989. Surface pigments, algal biomass profiles, and potential production of the euphotic layer: Relationships reinvestigated in view of remote-sensing applications. *Limnol. Oceanogr.* 34: 1545–1562.
- Müller-Karger FE, Walsh JJ, Evans RH, Meyers MB. 1991. On the seasonal phytoplankton concentration and sea surface temperature cycles of the Gulf of Mexico as determined by satellites. *J. Geophys. Res.* 96: 12645–12665.
- Platt T, Sathyendranath S. 1993. Estimators of primary production for interpretation of remotely sensed data on ocean color. *J. Geophys. Res.* 98: 14561–14576.
- Platt T, Sathyendranath S, Caverhill CM, Lewis MR. 1988. Ocean primary production and available light: Further algorithms for remote sensing. *Deep-Sea Res.* 35: 855–879.
- Platt T, Caverhill CM, Sathyendranath S. 1991. Basin-scale estimates of oceanic primary production by remote sensing: The North Atlantic. *J. Geophys. Res.* 96: 15147–15159.
- Salas-De-León DA, Monreal-Gómez MA, Signoret M, Aldeco J. 2004. Anticyclonic-cyclonic eddies and their impact on near-surface chlorophyll stocks and oxygen supersaturation over the Campeche Canyon, Gulf of Mexico. *J. Geophys. Res.* 109: C05012, doi: 10.1029/2002JC001614.
- Sánchez-Iturbe A, Flores-Coto C, Zavala-García F. 2006. Seasonal variation in growth and mortality of larval *Syacium gunteri* (Pisces: Paralichthyidae) in the southern Gulf of Mexico (1992 and 1993). *Cienc. Mar.* 32: 83–95.
- Sathyendranath S, Longhurst A, Caverhill CM, Platt T. 1995. Regionally and seasonally differentiated primary production in the North Atlantic. *Deep-Sea Res.* 42: 1773–1802.
- Signoret M, Javier A, Barreiro MT. 2006. Variabilidad de perfiles de clorofila *a* obtenidos por fluorescencia natural en el oeste y centro del Golfo de México en junio de 1999. *Hidrobiológica* 16: 221–232.
- Simpson JH, Hunter JR. 1974. Fronts in the Irish Sea. *Nature* 250: 404–406.
- Stommel H. 1966. *The Gulf Stream: A Physical and Dynamical Description*. Univ. California Press, Berkeley, 189 pp.
- Strickland JDH. 1968. A comparison of profiles of nutrient and chlorophyll concentrations taken from discrete depths and by continuous recording. *Limnol. Oceanogr.* 13: 388–391.
- Trees CC, Clark DK, Bidigare RR, Ondrusek ME, Mueller JL. 2000. Accessory pigments versus chlorophyll *a* concentrations within the euphotic zone: A ubiquitous relationship. *Limnol. Oceanogr.* 45: 1130–1143.
- Varela, RA, Cruzado A, Tintoré J, García-Landona E. 1992. Modeling the deep chlorophyll maximum: A coupled physical-biological approach. *J. Mar. Res.* 50: 441–463.
- Vidal VMV, Vidal FV, Hernández AF, Meza E, Pérez-Molero JM. 1994. Baroclinic flows, transports, and kinematic properties in a cyclonic-anticyclonic-cyclonic ring triad in the Gulf of Mexico. *J. Geophys. Res.* 99: 7571–7597.
- Wiseman Jr WJ, Sturges W. 1999. Physical oceanography of the Gulf of Mexico: Processes that regulate its biology. In: Kumpf H, Steidinger K, Sherman K (eds.), *The Gulf of Mexico Large Marine Ecosystem*. Blackwell Science, Malden, pp. 77–92.
- Zavala-Hidalgo J, Morey SL, O'Brien JJ. 2003. Seasonal circulation on the western shelf of the Gulf of Mexico using a high-resolution numerical model. *J. Geophys. Res.* 108: C12, 3389, doi: 10.1029/JC001879.

Recibido en enero de 2008;
aceptado en mayo de 2008.