

Efecto de las ondas internas en el fitoplancton del Golfo de California

Internal waves effect on the Gulf of California phytoplankton

Gilberto Gaxiola-Castro^{1*}Saúl Álvarez-Borrego¹Sila Nájera-Martínez¹Alberto R. Zirino²¹División de Oceanología-CICESE

Km 107 carr. Tijuana-Ensenada

Ensenada, Baja California, México

*E-mail: ggaxiola@cicese.mx

²Naval Ocean System Center

San Diego, California, USA

*Recibido en febrero de 2002; aceptado en junio de 2002***Resumen**

Con el propósito de estudiar el efecto de las ondas internas en la producción primaria y la biomasa del fitoplancton, se realizó un experimento en la región de las grandes islas del Golfo de California al final del otoño. Durante 48 horas se monitoreó un punto al este de Isla Ángel de la Guarda, y se tomaron muestras de agua para medir pH, oxígeno disuelto, nutrientes inorgánicos (NO₃ y PO₄) y clorofila *a*. Se generaron curvas fotosíntesis-irradiancia para muestras de fitoplancton colectadas de profundidades correspondientes a los niveles de luz de 50% y 1% de la irradiancia superficial (E_0). Las ondas internas cambiaron la estructura de la columna de agua significativamente. A profundidades > 20 m las concentraciones de nutrientes aumentaron hasta el doble, con incrementos de hasta > 1.0 µM de PO₄ y > 7.0 µM de NO₃. La clorofila *a* aumentó hasta > 40% entre la superficie y el máximo profundo de clorofila. El número de asimilación, P^*_m , para la profundidad de 50% E_0 disminuyó a cerca de 20% de su valor inicial, sin un cambio aparente de este parámetro para el fitoplancton colectado de la profundidad de 1% E_0 . Los datos obtenidos apoyan la hipótesis de que P^*_m disminuyó debido a la advección vertical en el área, por transporte del fitoplancton de aguas profundas hacia la superficie, fotoaclimatado a irradiancias más bajas. Se discute sobre la importancia de tomar estos fenómenos en consideración al calcular la producción primaria para estas áreas tan dinámicas, usando datos de sensores remotos y modelos clorofila-luz.

Palabras clave: Fitoplancton, parámetros fotosintéticos, clorofila, ondas internas, Golfo de California.

Abstract

During the late-fall, an experiment was performed in the midriff island region of the Gulf of California to study the internal wave effect on primary production and phytoplankton biomass temporal variability. A spot east of the Ángel de la Guarda Island was monitored during 48 hours, and water samples were taken for measuring pH, dissolved oxygen, inorganic nutrients (NO₃ and PO₄) and chlorophyll *a*. Photosynthesis-irradiance curves were generated for phytoplankton collected from depths corresponding to 50% and 1% light levels. With spring tides, internal waves altered significantly the water column structure, with a change in the stratification field. Nutrient concentrations at depths > 20 m increased by as much as two-fold, with addition of > 1.0 µM for PO₄ and > 7.0 µM for NO₃. Chlorophyll *a* increased by more than 40%, between the surface and the deep chlorophyll maximum, during the same period. The assimilation number, P^*_m , for the 50% E_0 depth decreased to near 20% of its initial value, without an apparent change in this parameter for the phytoplankton collected from the 1% E_0 level. Our data support the hypothesis that P^*_m decreased as a result of vertical advection in the area, transporting photoacclimated phytoplankton from deeper waters toward the surface. The importance of taking these phenomena into consideration when calculating primary production for such dynamic areas using remote sensing data and chlorophyll-light models is discussed.

Key words: Phytoplankton, photosynthetic parameters, chlorophyll, internal waves, Gulf of California.

Introducción

El Golfo de California es un área del Pacífico oriental de muy alta producción primaria (Zeitzschel, 1969; Gaxiola-

Introduction

The Gulf of California is a very high primary production area of the eastern Pacific Ocean (Zeitzschel, 1969; Gaxiola-

Castro y Álvarez-Borrego, 1986; Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991; Gaxiola-Castro *et al.*, 1995), con forzamiento físico periódico que transporta nutrientes inorgánicos a la zona eufótica (Bray, 1988; Lavin *et al.*, 1995), promoviendo el crecimiento del fitoplancton y la producción biológica del ecosistema pelágico. La variación estacional de la biomasa y la producción del fitoplancton está fuertemente relacionada con el esfuerzo del viento en el centro y norte del Golfo de California, principalmente durante invierno y primavera (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). Más aún, hay una contribución periódica de alta frecuencia a la fertilización del Golfo en la zona de las grandes islas debido a la intensa mezcla por mareas (islas Ángel de la Guarda y Tiburón, fig. 1) (Delgadillo-Hinojosa *et al.*, 1997). Como una de las consecuencias de esta fuerte mezcla, se han medido altas presiones parciales superficiales de CO₂, pCO₂, (Hidalgo-González *et al.*, 1997), y una disminución de la temperatura superficial del agua (Simpson *et al.*, 1994). Esta mezcla intensa crea una situación similar a una surgencia periódica *cuasi*-continua, alrededor de las islas. Por ello, en esta área la producción primaria es alta y sustenta altas abundancias de aves y mamíferos marinos. La presencia de las grandes islas aumenta las corrientes de marea estrechándolas, reduciendo la sección transversal en los canales, y propagando trenes de ondas internas que se originan sobre los umbrales entre las islas, como entre San Lorenzo y San Esteban (Fu y Holt, 1984) (fig. 1). En el Golfo de California las ondas internas son más evidentes con mareas vivas en verano, cuando la columna de agua está más estratificada, pero se presentan todo el año.

En otras regiones, como la Bahía de Biscaya, las ondas internas tienen una alta velocidad de decaimiento causando una mezcla vigorosa (New, 1988). Brickman y Loder (1993) calcularon que la disipación de este tipo de ondas sobre el *Georges Bank* suministra nitratos a una velocidad de 0.42 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ hacia las capas subsuperficiales. Cullen *et al.* (1983) reportaron cambios en la distribución de nutrientes y temperatura ocasionados por la advección vertical causada por el paso de ondas internas en la bahía que se forma al sur de California (*Southern California Bight*). Estos autores concluyeron que las concentraciones de nutrientes pueden ser consideradas como trazadores pasivos en escalas cortas de tiempo (un día o menos), covariando con la estructura de la columna de agua. El mecanismo por medio del cual ocurre el transporte vertical de nutrientes sin una mezcla total de la columna de agua hasta ahora no es totalmente comprendido. Kahru (1983) calculó pulsos de nutrientes causados por ondas internas que generan heterogeneidades en la distribución horizontal de mesoescala del fitoplancton, como un resultado de flujos sin una mezcla efectiva de la columna de agua. De acuerdo con Sandstrom y Elliot (1984) las ondas internas (solitones) se disipan donde la mezcla asociada con las ondas es suficientemente fuerte para transportar nutrientes a la zona eufótica.

Desde hace mucho tiempo se ha reportado que, cuando el fitoplancton se aclimata a irradiancias bajas, P_m^* disminuye, y

Castro and Álvarez-Borrego, 1986; Álvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991; Gaxiola-Castro *et al.*, 1995), with periodic physical forcing which transports inorganic nutrients to the euphotic zone (Bray, 1988; Lavin *et al.*, 1995), enhancing the phytoplankton growth and biological production of the pelagic ecosystem.

The seasonal variability of the phytoplankton biomass and productivity are strongly related with the wind stress in the central and northern Gulf of California, mainly during winter and spring (Álvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991). Moreover, there is a high-frequency periodic contribution to fertilization of the gulf due to strong tidal mixing in the midriff islands area (Ángel de la Guarda and Tiburon islands, fig. 1) (Delgadillo-Hinojosa *et al.*, 1997). As a consequence of this strong mixing, high partial pressures of surface CO₂, pCO₂ (Hidalgo-González *et al.*, 1997) and a decreased water temperature (Simpson *et al.*, 1994) have been measured. This intense mixing creates a situation similar to periodic upwelling around the islands. Thus, primary productivity is high, and this area supports large numbers of sea birds and marine mammals. The presence of the large islands enhances the tidal flow by squeezing it, reducing the channel cross-section, and propagating packets of internal waves originated over the sills between the islands like the one between San Lorenzo and San Esteban islands (Fu and Holt, 1984) (fig. 1). Internal waves in the Gulf of California are more visible with spring tides during summer, when the water column is more stratified, but they are present all year round.

For other oceanic regions like the Bay of Biscay internal waves have a rapid decay rate causing vigorous mixing (New, 1988). Brickman and Loder (1993) calculated that the dissipation of these features supplies 0.42 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ of nitrate into the upper layers on Georges Bank. For the area of the Southern California Bight, Cullen *et al.* (1983) reported a distribution change in nitrates and temperature related to vertical advection, as a result of the internal wave passage through the area. These authors concluded that nutrient concentration could be considered as a passive tracer on short time scales (one day, or less), covarying with the vertical structure of the water column. So far the mechanism by which the vertical transport of nutrients occurs without a total mixing in the water column is not well understood. Kahru (1983) calculated nutrient pulses caused by internal waves which generate heterogeneities on the mesoscale horizontal phytoplankton distribution, as a result of fluxes without an effective mixing of the water column. According to Sandstrom and Elliot (1984), there is a dissipation of internal waves (solitons) where the amount of mixing associated with the waves is strong enough to transport nutrients towards the euphotic zone.

It has long been known that when phytoplankton is photoacclimated to low irradiance P_m^* decreases, and vice-versa (Falkowski and Owens, 1980; Falkowski, 1981; Falkowski and Wirick, 1981). This is due to cell chlorophyll content variation, and different turnover time of the photosynthetic units (Prezelin, 1981). When the water column is stratified, phytoplankton samples collected at different depths are

viceversa (Falkowski y Owens, 1980; Falkowski, 1981; Falkowski y Wirick, 1981). Esto se debe a la variación de clorofila en las células y del tiempo de procesamiento de las unidades fotosintéticas (Prezelin, 1981). Cuando la columna eufótica está estratificada, el fitoplancton colectado de varias profundidades está aclimatado a regímenes de irradiancia diferentes, y tiene diferentes características fisiológicas (v.g.: P_m^*). Éste no es el caso cuando hay transporte vertical de las células (Lewis *et al.*, 1984). Si el transporte vertical es de una escala de tiempo menor que el período de fotoaclimatación del fitoplancton, se esperaría que la distribución vertical de P_m^* sea uniforme (Falkowski, 1981). Con los cambios de régimen de irradiancia, el contenido de pigmentos de las células y P_m^* tienen diferentes escalas de aclimatación. La escala de tiempo de aclimatación para los pigmentos es ~1 hora (Cullen y Renger, 1979; Vincent, 1979; Vincent, 1980), mientras que para P_m^* ésta puede ser días (Marra, 1980; Prezelin y Matlick, 1980).

En este trabajo se presentan algunas evidencias del efecto de las ondas internas en la biomasa y productividad del fitoplancton. Estas ondas internas son generadas por fenómenos asociados a las mareas en la región de las grandes islas. La hipótesis es que las ondas internas afectan la distribución vertical de los nutrientes y el fitoplancton. El agua y el fitoplancton transportados hacia arriba pueden manifestarse inmediatamente como nutrientes y biomasa fitoplanctónica más elevados en la superficie, cuando el agua se mueve desde el fondo de la zona eufótica. Desafortunadamente, las oportunidades para documentar este tipo de fenómenos son muy escasas por la necesidad de generar series de tiempo en una localidad y por el alto costo de tiempo de barco.

Métodos y materiales

Durante el crucero de 1985 del USNS “De Steiguer” al Golfo de California se tuvo la oportunidad de muestrear una estación hidrográfica al este de la Isla Ángel de la Guarda (fig. 1) durante 48 horas, del 29 al 31 de octubre, con mareas vivas. Se realizaron perfiles con CTD cada hora el primer día, comenzando a las 12:00 horas, y luego cada 15 minutos. Se colectó agua para análisis de oxígeno disuelto, pH, nutrientes inorgánicos (PO_4 y NO_3) y clorofila *a*, aproximadamente cada 4 horas, utilizando botellas Niskin de 1.7–l. El oxígeno disuelto se analizó por la técnica microWinkler (Anderson, 1971). El pH se determinó utilizando un potenciómetro Orion 801, con un microelectrodo Corning encerrado en un sistema de vidrio para evitar el intercambio gaseoso con el aire (Zirino, 1975). El CO_2 inorgánico total (TCO_2) se calculó a partir del pH y suponiendo una alcalinidad específica superficial constante (Zirino *et al.*, 1997). Para los nutrientes se utilizó un Autoanalyzer Scientific Instruments de acuerdo al método de Atlas *et al.* (1971). Los pigmentos fotosintéticos se extrajeron con acetona al 90%, dejando las muestras 24 horas en un refrigerador. La clorofila *a* se midió a bordo con un fluorímetro Turner 111,

acclimated to different irradiance regimes and have different physiological characteristics (e.g., P_m^*). This is not the case when there is vertical transport of cells (Lewis *et al.*, 1984). If vertical transport occurs on smaller time scales than the phytoplankton photoacclimation period, then a uniform vertical distribution of P_m^* would be expected (Falkowski, 1983). Cell pigment content and P_m^* values have different acclimation time scales to changes in the irradiance regime. The time scale acclimation for pigments is ~1 hour (Cullen and Renger, 1979; Vincent 1979; Vincent 1980), and for P_m^* this could be of days (Marra, 1980; Prezelin and Matlick, 1980).

In this work, we show some evidences of the effects of internal waves on the phytoplankton biomass and productivity. These internal waves are induced by tides near the large islands of the central gulf. The hypothesis is that these physical transients affect the vertical distribution of nutrients and phytoplankton cells. Water and phytoplankton transported upwards could be immediately manifested as higher nutrient concentrations and phytoplankton biomass in surface waters, when water is moved from the bottom of the euphotic zone. Unfortunately, there are very few opportunities to document this type of phenomena because of the need to generate time series at a single location and because of the ship-time cost.

Materials and methods

During the 1985 USNS “De Steiguer” cruise in the Gulf of California, we had the opportunity to sample on a station east of Ángel de la Guarda Island (fig. 1) for 48 hours, from October 29th through October 31st during spring tides. CTD profiles were obtained every hour during the first day (starting at 12:00 h), and every 15 minutes thereafter. Samples of water for dissolved oxygen, pH, inorganic nutrients (PO_4 and NO_3), and chlorophyll *a* analyses were collected approximately every 4 hours using 1.7–l Niskin bottles. The dissolved oxygen was analyzed by the microWinkler technique, following Anderson (1971). The pH was determined using an Orion 801 potentiometer, with a Corning microelectrode enclosed in a glass-case system, avoiding air exchange with the sample, following Zirino (1975). Total inorganic CO_2 (TCO_2) was calculated from pH and assuming a constant surface specific alkalinity, according to Zirino *et al.* (1997). For nutrient concentrations an Autoanalyzer Scientific Instruments was used, following Atlas *et al.* (1971). Photosynthetic pigments were extracted with 90% acetone, leaving the samples during 24 h in a refrigerator. Chlorophyll *a* was measured aboard the ship with a Turner 111 fluorometer, following the method of Yentsch and Menzel (1963), modified by Holm-Hansen *et al.* (1965).

Water samples from two depths (corresponding to light levels of 50% and 1% of the light incident at the sea surface, E_0 , measured with a PAR irradiator) were collected once a day at the same location, in order to incubate ^{14}C for generating photosynthesis-irradiance curves (*P-E* curves). The 50% E_0 and

mediante el método de Yentsch y Menzel (1963), modificado por Holm- Hansen *et al.* (1965).

Se colectaron muestras de agua de dos profundidades (correspondientes a los niveles donde la luz es 50% y 1% de la incidente en la superficie, E_0 , medida con un irradiómetro para PAR) una vez al día de la misma localidad, para realizar incubaciones con ^{14}C y generar curvas fotosíntesis-irradiancia ($P-E$). Las profundidades de 50% E_0 y 1% E_0 se determinaron con un medidor de luz. Las muestras de ambas profundidades se tomaron en la mañana (~10:00 a 11:00 horas, comenzando el 29 de octubre), se inocularon con $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ y se incubaron en botellas de vidrio, en la cubierta, durante dos horas, utilizando la luz solar natural con filtros neutros para crear un gradiente de luz. Se realizaron en total tres experimentos $P-E$. Después de la incubación las muestras se filtraron a través de filtros de membrana de poro de 0.45 μm , y se pusieron en recipientes de vidrio de 20 ml con 10 ml de coctel de centelleo Aquasol. La radioactividad se midió con contador de centelleo Beckmann LS-100. Los cálculos de carbono asimilado se hicieron de acuerdo a Parsons *et al.* (1984). Además de los muestreos antes mencionados, se tomaron muestras de las mismas profundidades (50% E_0 y 1% E_0) para análisis de clorofila *a* y abundancia de fitoplancton. Las muestras de clorofila se filtraron a través de filtros de membrana de 0.45 μm y se analizaron como se describió anteriormente. Las muestras de fitoplancton se preservaron con Lugol y los conteos se hicieron con microscopio invertido Carl Zeiss utilizando el método de Uthermöl (1958).

Se utilizaron las predicciones de marea de Bahía de los Ángeles, localizada en la península de Baja California al oeste de la Isla Ángel de la Guarda.

Resultados

El muestreo se realizó con mareas vivas, con una amplitud máxima de marea de 120 cm, registrada en el Golfo central (fig. 2a). De acuerdo con Fu y Holt (1984), la fuente mayor de ondas internas en el Golfo de California se localiza cerca del umbral entre las islas San Lorenzo y San Esteban, a la orilla de una depresión profunda (~800 m). Este área está a 76 km al sur de nuestra localidad de muestreo. Fu y Holt (1984) reportaron un tren de ondas internas con una velocidad promedio de 1.2 m s^{-1} hacia el norte. Con estos datos se puede calcular un desfase de 18 horas entre la generación de la onda interna en el umbral y su manifestación en nuestra localidad de muestreo.

La variabilidad temporal de la distribución vertical de temperatura fue más evidente en la termoclina, entre 30 y 140 m de profundidad, pero se presentó en los 300 m superiores de la columna de agua (fig. 2b). El 30 de octubre se detectó un rápido hundimiento de las isotermas, con las profundidades más altas entre las 13:00 y 14:00 horas. Los cambios de la estructura de la columna de agua también fueron evidentes en el campo de sigma- t (fig. 2c), el cual tiene una fuerte relación con el campo de temperatura en las aguas del Golfo de California. Después de pasar los datos de temperatura por un

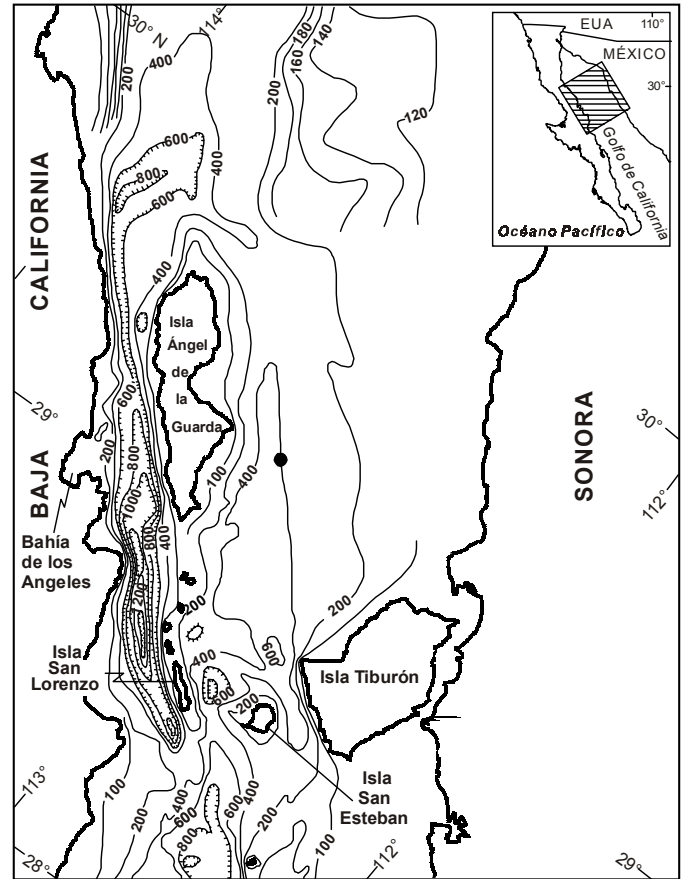


Figura 1. Área de estudio y localización del punto de muestreo al sureste de Isla Ángel de la Guarda, Golfo de California. Batimetría en metros.

Figure 1. Study area and location of the sampling point, southeast of Ángel de la Guarda Island, Gulf of California. Bathymetry is in meters.

1% E_0 depth levels were determined with a light meter. Samples from both depths to generate $P-E$ curves were taken in the morning (~10:00 to 11:00 h, starting on October 29th), inoculated with $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ and incubated in glass bottles on the deck for 2 h using sun light and neutral filters to generate a light gradient. A total of three $P-E$ experiments were done. After the incubation, samples were filtered through 0.45- μm pore membrane filters, and put in 20-ml scintillation vials with 10 ml of Aquasol scintillation fluor. Radioactivity was measured with a Beckmann LS-100 scintillation counter. The final assimilated carbon calculations were done following Parsons *et al.* (1984). In addition to the samples mentioned above, samples were taken for chlorophyll *a* analyses and phytoplankton counts from the same depths (50% E_0 and 1% E_0) as well as those for $P-E$ experiments. The samples for chlorophyll *a* were filtered through 0.45- μm pore membrane filters, and analyzed as described above. Phytoplankton samples were preserved with Lugol's solution, and counted with an inverted Carl Zeiss microscope by the Uthermöl (1958) method.

Tidal predictions from Bahía de Los Ángeles were used, located in the Baja California peninsula, west of the Ángel de la Guarda Island.

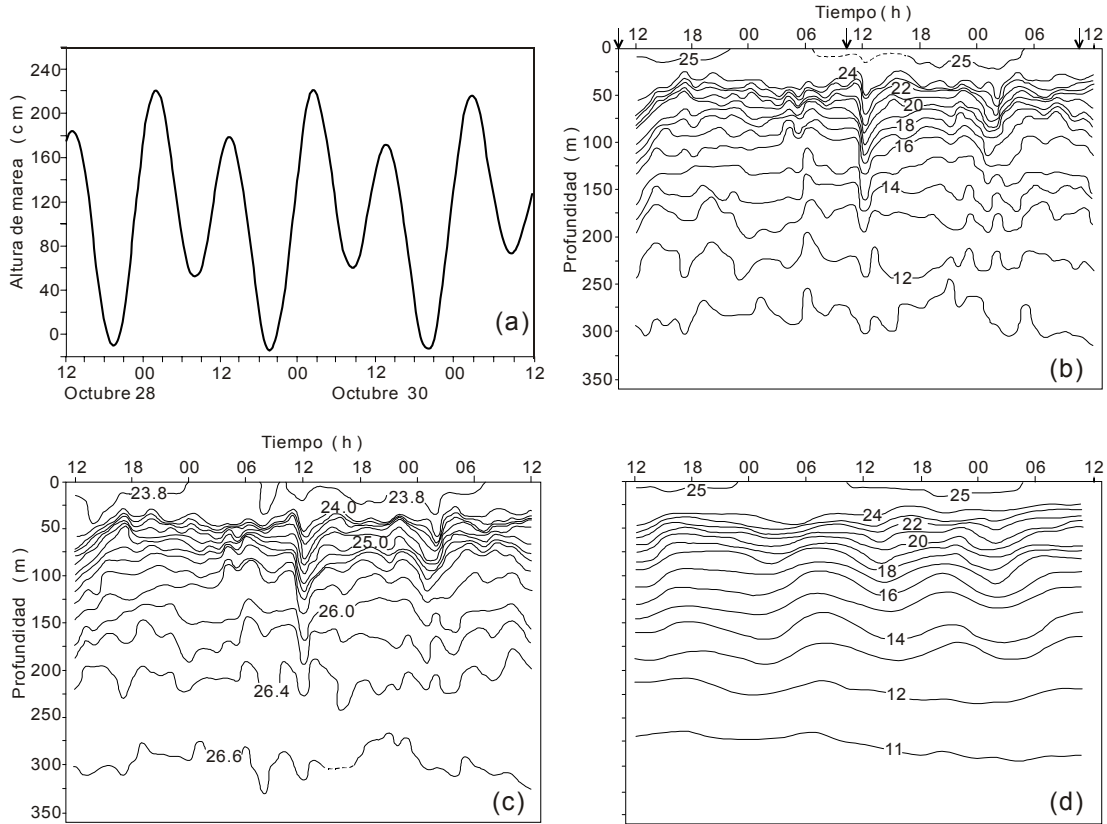


Figura 2. (a) Variación del nivel del mar en el norte del Golfo de California, de las 12:00 h del 28 a las 12:00 h del 31 de octubre de 1985. El mareograma es de Bahía de los Ángeles, al oeste de Isla Ángel de la Guarda; (b) Variación temporal de la distribución vertical de temperatura. Las isotermas se dibujaron con todos los datos del CTD; (c) Variación temporal de la distribución vertical de sigma-t; (d) Variación temporal de la distribución vertical de temperatura con datos filtrados para quitar los periodos < 4 horas. Las fluctuaciones sinusoidales entre 50 m y 250 m son evidentes.

Figure 2. (a) Sea level variability in the northern Gulf of California, from 12:00 h October 28th to 12:00 h October 31st. Tidal data are from Bahía de los Ángeles, west of Ángel de la Guarda Island; (b) Temporal variation of the vertical temperature distribution. Isotherms were drawn with all CTD data; (c) Temporal variation of the sigma-t vertical distribution; (d) Temporal variation of the vertical distribution of 4-h filtered temperature data. The sinusoidal fluctuations between 50-m and 250-m depths are evident.

filtro de cuatro horas se muestra una señal fuerte con el período de la marea, desde la superficie hasta aproximadamente 250 m (fig. 2d). Desafortunadamente, con nuestro muestreo no fue posible registrar todas las señales de alta frecuencia pero, por lo menos, se pudieron distinguir dos eventos claros, uno a las 13:00 horas del 30 de octubre y otro a las 03:00 horas un día después.

Las muestras para las variables químicas y biológicas se tomaron de hidrolances discretos usando botellas Niskin, por lo tanto, el intervalo de muestreo fue mayor (4 horas) que para la temperatura y salinidad. Sin embargo, también se aprecian algunas señales periódicas en nuestro conjunto de datos, tal como se observó en la variabilidad temporal de la distribución vertical de oxígeno disuelto, pH, TCO₂, y clorofila *a*, con el paso de las ondas internas por la localidad de muestreo (figs. 3a, b, c, d). La señal fue más clara en el período de ~24 horas. El agua se desplazó hacia arriba a partir del mediodía del 29 hasta la mañana del 30, causando relativamente bajos valores

Results

Sampling was carried out during spring tides, when maximum tidal amplitude of 120 cm was recorded in the central gulf (fig. 2a). According to Fu and Holt (1984), the major source of internal waves in the Gulf of California is located near the sill between San Lorenzo and San Esteban islands, at the edge of a deep depression (~800 m). This area is about 76 km south of our sampling location. Fu and Holt (1984) reported an internal wave train with an average speed of 1.2 m s⁻¹ northward. From this data we calculated an 18-hour lag between the internal wave generation at the sill and its manifestation at our sampling location.

The temporal variability of the vertical distribution of temperature was most evident on the thermocline, between the 30-m and the 140-m depths, but was also present throughout the upper 300 m of the water column (fig. 2b). A rapid deepening of the isotherms was detected on October 30th, with

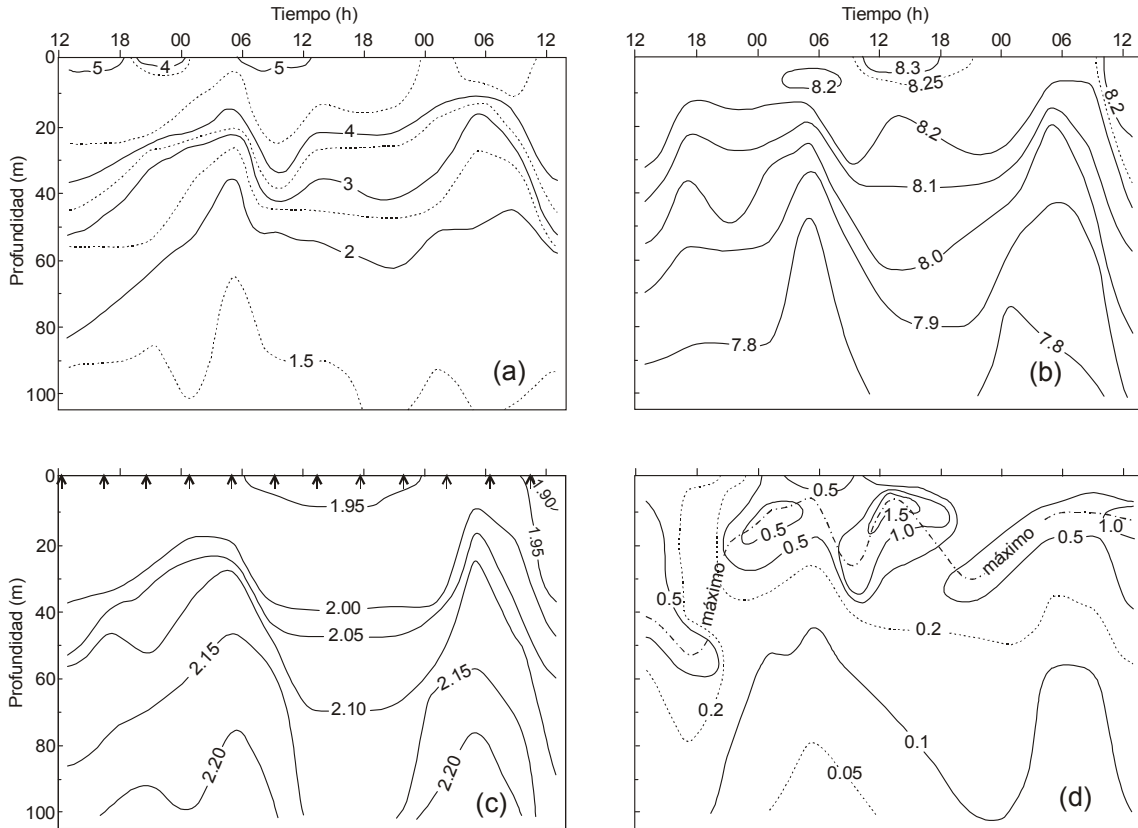


Figura 3. Variación temporal de la distribución vertical de: **(a)** Oxígeno disuelto (ml L^{-1}); **(b)** pH; **(c)** TCO_2 (mmoles kg^{-1}); **(d)** Clorofila *a* (mg m^{-3}). La línea punteada en **(d)** indica la profundidad del máximo profundo de clorofila (MPC).

Figure 3. Temporal variation of the vertical distribution of: **(a)** Dissolved oxygen (ml L^{-1}); **(b)** pH; **(c)** TCO_2 (mmoles kg^{-1}); **(d)** Chlorophyll *a* (mg m^{-3}). The dotted line in **(d)** indicates the deep chlorophyll maximum (DCM).

subsuperficiales de oxígeno disuelto y pH, alto TCO_2 y concentraciones relativamente altas de clorofila *a* entre las 00:00 y las 06:00 horas del día 30. Luego, el agua se hundió para volverse a elevar aproximadamente a partir de las 00:00 horas del día 31 y hundirse de nuevo a partir de las 08:00 horas del mismo día 31. El efecto de procesos físicos de corta duración en los datos químicos y biológicos no fue muy claro. A pesar de ello, se detectó una señal importante en la distribución vertical de clorofila *a*, con valores más altos en las aguas superficiales y subsuperficiales los días 30 y 31 que el día 29 (fig. 3d).

Los perfiles de temperatura para un poco antes de mediodía de los tres días (29, 30 y 31) muestran que, mientras el agua superficial prácticamente no cambió del primero al tercer día, el agua subsuperficial (> 30 m) tuvo temperaturas hasta 4°C más bajas el segundo y el tercer día, con respecto al primero (fig. 4a). Las concentraciones de nutrientes (PO_4 y NO_3) fueron casi constantes para los ~ 20 m superiores en los tres días de muestreo. Sin embargo, por debajo de esta profundidad los valores aumentaron el segundo día y luego disminuyeron ligeramente el último día de muestreo (fig. 4b, c). Los incrementos de nutrientes, a partir del segundo día, están relacionados con

highest depths between 13:00 and 14:00 h. Vertical changes in the water column structure were also evident in the sigma- t field (fig. 2c), which has a strong relation with temperature in the Gulf of California waters. A strong signal with the tidal period is shown after applying a four-hour filter to the temperature data, from the surface to approximately a 250-m depth (fig. 2d). Unfortunately, with our sampling record it was not possible to register all the high-frequency signals, but at least we can distinguish two major events, one at 13:00 h on October 30th, and the other at 03:00 h the day after.

Samples for chemical and biological variables were taken using discrete Niskin bottles casts, therefore the sampling interval (4 hours) was greater than that for temperature and salinity. However, some periodic signals were also present in our data set, as observed on the temporal variability of dissolved oxygen, pH, TCO_2 and chlorophyll-*a* vertical distributions, when internal waves passed through our sampling location (fig. 3a, b, c, d). The signal was more significant on the ~ 24 -h period. The water was displaced upward starting at noon October 29th, causing relatively low subsurface dissolved oxygen and pH values, high TCO_2 , and relatively high subsurface chlorophyll-*a* concentrations between 00:00 and

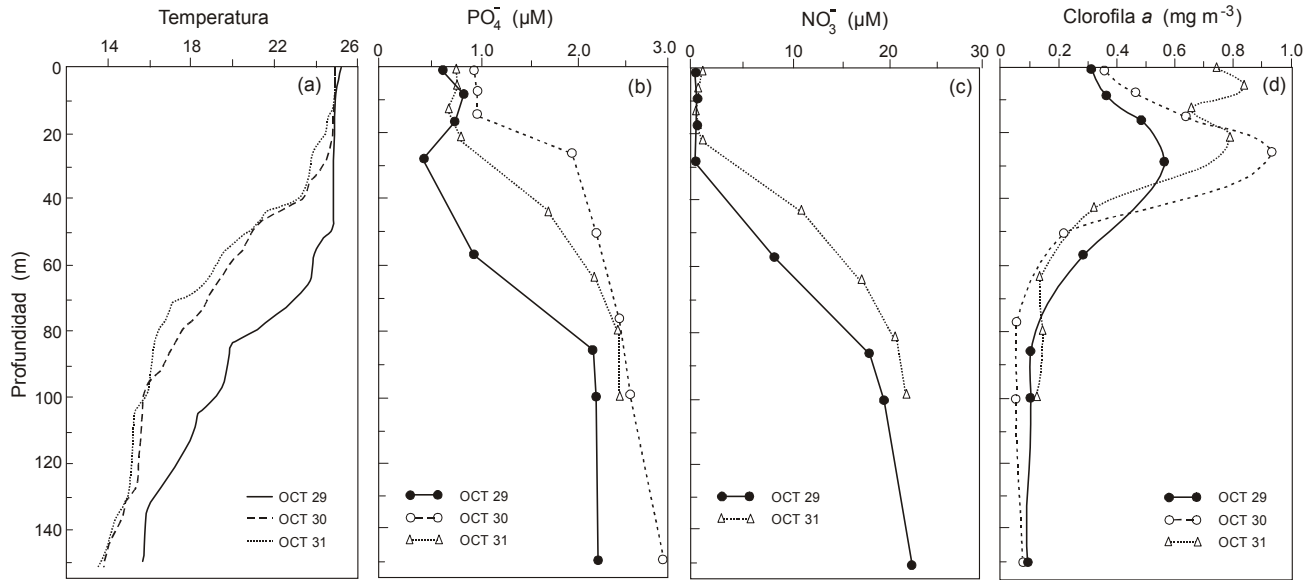


Figura 4. Perfiles con los datos de los hidrolances tomados antes de mediodía (11:00 h) los días 29, 30 y 31 de octubre de 1985: (a) Temperatura ($^{\circ}\text{C}$); (b) Fosfato (PO_4); (c) Nitrato (NO_3) únicamente para el 29 y el 31; (d) Clorofila *a* (mg m^{-3}).

Figure 4. Vertical profiles from the hydrocasts taken before noon (at 11:00 h) on October 29, 30 and 31st: (a) Temperature ($^{\circ}\text{C}$); (b) Phosphate (PO_4); (c) Nitrate (NO_3) only for October 29 and 31st; (d) Chlorophyll *a* (mg m^{-3}).

la disminución de temperatura, oxígeno disuelto y pH, debido al transporte hacia arriba de aguas relativamente profundas (figs. 3 y 4). Del 29 al 30 de octubre las concentraciones de nutrientes aumentaron hasta por un factor de ~ 2 en el fondo de la zona eufótica (~ 50 m), con incrementos de hasta $> 1.0 \mu\text{M}$ de PO_4 y $> 7.0 \mu\text{M}$ de NO_3 .

La profundidad del máximo profundo de clorofila (MPC) cambió irregularmente de ~ 50 m, al principio del muestreo, a un mínimo de ~ 10 m, en el tercer día, mostrando una distribución en forma de manchas. El valor de este máximo aumentó entre 0.4 y ~ 1 mg m^{-3} durante el segundo día (figs. 3d y 4d). La clorofila integrada de los 50 m superiores aumentó hasta en 10 mg m^{-2} .

La profundidad de la zona eufótica disminuyó ~ 14 m del primero al tercer día de muestreo (tabla 1), lo cual estuvo asociado con el aumento en la absorción de luz por el fitoplancton y los componentes ópticos covariantes. La abundancia del nanofitoplancton ($< 10 \mu\text{m}$) del nivel correspondiente a $50\%E_0$ se incrementó durante los dos últimos días de muestreo, con una contribución del 90% al total de la abundancia del fitoplancton el 31 de octubre (tabla 1). La abundancia del microfitoplancton ($> 10 \mu\text{m}$) cambió irregularmente con el tiempo en ambas profundidades muestreadas, lo cual pudo haber sido causado por su distribución en forma de manchas. Las diatomeas fueron el grupo más abundante, con una contribución del 60% al 90% del total de las células contadas. Las especies más abundantes de diatomeas fueron *Thalassiothrix frauenfeldii*, *Thalassionema nitzschoides*, *Chaetoceros* spp, y *Coscinodiscus* spp.

La razón fotosintética máxima del fitoplancton en el óptimo de luz (número de asimilación, P_m^*) para las muestras

06:00 h of October 30th. Then the water started sinking by 6:00, and it was displaced upward again beginning at 00:00 October 31st, to sink again starting at 08:00 h on the 31st. The effect of short-lasting physical processes on the chemical and biological data was not very clear. Nevertheless, an important signal was evident in the vertical distribution of chlorophyll-*a*, with higher values in surface and subsurface waters (0–40 m) on October 30 and 31st, than those on October 29th (figs. 3d, 4d).

The vertical distributions of temperature just before noon, on the three sampling days (29, 30 and 31st), show that surface waters practically did not change from the first to the third day, while, at the same time, subsurface waters (> 30 m) had up to 4°C lower temperatures during the second and third days with respect to that of the first (fig. 4a). Nutrient concentrations (PO_4 and NO_3) were almost constant for the upper ~ 20 m during the three sampling days. But below this depth, values increased on the second day and then slightly decreased on the last sampling day (fig. 4b, c). The nutrient increments during the second day seem to be related with the decrease of temperature, dissolved oxygen and pH, as a result of deeper water transported upwards (figs. 3 and 4). From October 29th to October 30th, nutrient concentrations at the bottom of the euphotic zone (~ 50 m) had a two-fold increment, with increases up to $> 1.0 \mu\text{M}$ of PO_4 and $> 7.0 \mu\text{M}$ of NO_3 .

The depth of the deep chlorophyll maximum (DCM) changed irregularly from ~ 50 m, at the beginning of our sampling, to a minimum of ~ 10 m during the second and third days, showing a patchy distribution. The value of this maximum increased between 0.4 and ~ 1 mg m^{-3} during the second day (figs. 3d, 4d). Integrated chlorophyll for the upper 50 m increased by as much as 10 mg m^{-2} .

Tabla 1. Abundancia de fitoplancton por clases de tamaño y número de asimilación (P_m^*) para las dos profundidades muestreadas.
Table 1. Phytoplankton size-class abundance, and maximum photosynthetic rate parameter (P_m^*) for the two depths sampled.

Fecha	Nivel de muestreo	Profundidad (m)	Fitoplancton (células ml ⁻¹)		P_m^* (mgC mgChl α^{-1} h ⁻¹)
			< 10 μ m	> 10 μ m	
29 de octubre	50 % E_0	8	129	62	10.8
	1 % E_0	57	100	18	2.8
30 de octubre	50 % E_0	8	139	94	1.6
	1 % E_0	52	85	16	1.6
31 de octubre	50 % E_0	7	194	20	2.4
	1 % E_0	43	141	10	2.4

colectadas de la profundidad del 1% E_0 (fondo de la zona eufótica) no se modificó significativamente por las ondas internas durante nuestro período de muestreo. Los valores de P_m^* de este nivel de luz fueron aproximadamente constantes, entre 1.6 y 2.8 mgC mgChl α^{-1} h⁻¹ (tabla 1). Sin embargo, P_m^* de la profundidad del 50% E_0 (~5 m) disminuyó en el segundo y tercer día de muestreo a menos de un cuarto de su valor inicial, de 10.8 mgC mgChl α^{-1} h⁻¹ en el primer día a ~2.0 mgC mgChl α^{-1} h⁻¹ en los últimos dos días. No hubo diferencias significativas entre los valores de P_m^* de las dos profundidades en los dos últimos días de muestreo.

Discusión

El levantamiento y hundimiento de las isothermas que resultaron de la dinámica física de esta área del Golfo de California fue similar a las ondas modeladas por Hibiya (1986) para flujo moderado de marea sobre un umbral. El modelo de Hibiya (1986) predice dos elevaciones asimétricas de las isothermas, con el valle más corto que la cresta, tal como se muestra en los datos de temperatura y sigma-t (fig. 2b, c). Los datos muestran dos señales mezcladas, una de alta frecuencia (ondas internas) y la otra con una forma sinusoidal y con la frecuencia de la marea (marea interna).

Utilizando los datos de PO₄ del 29 y 30 de octubre (fig. 4b), se estimó un flujo vertical desde las aguas profundas hacia los primeros 100 m de ~0.8 μ moles m⁻² s⁻¹. Suponiendo que se aplique la razón de Redfield para NO₃:PO₄ (Álvarez-Borrego *et al.*, 1975), el flujo vertical de nitratos en esta parte del golfo fue un orden de magnitud mayor que el reportado por Brickman y Loder (1993) para el *Georges Bank*. Con la información de NO₃ (fig. 4c) y suponiendo que la distribución vertical de los días 30 y 31 fue igual, se estimó un flujo de nitratos de ~5.2 μ moles m⁻² s⁻¹ entre el 29 y 30 de octubre. Estas estimaciones de flujos son mínimas, ya que se ignoró el consumo por fotosíntesis y el efecto del transporte horizontal. Farmer y Smith (1980) reportaron que las ondas internas generadas sobre un umbral son fuertemente dependientes del flujo debido a la marea, el grado de estratificación de la columna de agua y

The euphotic zone depth decreased by ~14 m from the first to the third sampling day (table 1), apparently associated with an increase of light absorption by phytoplankton and covarying optical components. Nanophytoplankton (cells < 10 μ m) abundance from the 50% E_0 level increased during the last two sampling days, with a 90% contribution to the total phytoplankton abundance during October 31st (table 1). Microphytoplankton abundance (cells >10 μ m) changed irregularly with time at both sampled depths, which might have been caused by a patchy distribution. Diatoms were the most abundant phytoplankton group, with a contribution from 60 to 90% of the total counted cells. The most abundant diatom species were *Thalassiothrix frauenfeldii*, *Thalassionema nitzschooides*, *Chaetoceros* spp, and *Coscinodiscus* spp.

The maximum phytoplankton photosynthetic rate at optimum light (assimilation number, P_m^*) for samples collected from the 1% E_0 -depth (bottom of the euphotic zone) was not modified significantly by the internal waves during our sampling period. The values of P_m^* from this light level were approximately constant, between 1.6 and 2.8 mgC mgChl α^{-1} h⁻¹ (table 1). Nevertheless, P_m^* from the 50% E_0 -depth (~5 m) decreased to less than a quarter of their initial value, from 10.8 mgC mgChl α^{-1} h⁻¹ on the first day to ~2.0 mgC mgChl α^{-1} h⁻¹ during the last two days. We did not find a significant phytoplankton P_m^* difference between the two depths during the last two sampling days.

Discussion

The rising and sinking of the isotherms resulting from the physical dynamics of this area of the gulf was similar to the waveforms modelled by Hibiya (1986) for a moderate tidal flow over a sill. Hibiya's (1986) model predicts two asymmetric elevations of the isotherms, with the trough shorter than the crest, such as displayed in our temperature and sigma-t data (fig. 2b, c). We observed two signals mixed together in the data, a high-frequency one (internal waves), and another one with a sinusoidal form of a tidal frequency (internal tide).

la geometría del umbral. En nuestra región de interés la mezcla vertical es intensa creando una situación similar a una surgencia *cuasi*-continua (Álvarez-Borrego, 2002).

El parámetro de Simpson *et al.* (1977), Φ , es un índice de estratificación que está dado por:

$$\Phi = (1/H) \sum_H^0 (\bar{\rho} - \rho) g z \Delta z;$$

donde Φ es la cantidad de energía requerida para mezclar la columna de agua; H es la profundidad de integración (100 m); z es la coordenada vertical; ρ es la densidad del agua; g es la aceleración de la gravedad, y $\bar{\rho} = (1/H) \sum_H^0 (\rho) \Delta z$.

Este parámetro se calculó para los tres días de muestreo, y se estimó un incremento máximo de ~12% del inicio al final del período de muestreo. Esto se ilustra muy bien en el cambio de la distribución vertical de temperatura ocurrido entre el 29 y el 31 de octubre (fig. 4a). Mientras que la temperatura superficial permaneció prácticamente invariable, el agua subsuperficial se enfrió. Los mayores cambios de las diferentes propiedades del agua ocurrieron en la termoclina, y los más pequeños en la superficie (con excepción de la clorofila). Simpson *et al.* (1994) reportaron una disminución de 4°C de temperatura en las aguas superficiales sobre el umbral del golfo central en verano de 1990, entre mareas post-muertas y post-vivas. Hidalgo-Gonzalez *et al.* (1997) describieron un incremento de pCO₂ en las aguas superficiales, para la misma localidad y período, debido a la mezcla con aguas profundas con alta concentración de CO₂. El efecto de mezcla intensa por fenómenos asociados a la marea no fue mostrado con claridad por nuestros datos de superficie, quizá porque esta mezcla tiene un efecto localizado sobre el umbral y nuestro punto de muestreo estuvo a ~76 km al norte del mismo.

El levantamiento de la nutriclina en el Golfo de California (fig. 4b, c) se relacionó estrechamente con el levantamiento de la termoclina. El fitoplancton que se localizaba en la termoclina estaba originalmente en irradiancias limitantes (~1% E_0) y con nutrientes adecuados para el crecimiento, y luego fue transportado verticalmente por advección y expuesto a irradiancias más altas cerca de la superficie, las cuales fueron suficientes para permitir un incremento de biomasa. En el golfo, las isotermas que se levantan transportan aguas ricas en nutrientes hacia niveles más iluminados (fig. 4a, b, c). Estos eventos pasajeros de enriquecimiento de nutrientes se han medido en aguas costeras (Cullen *et al.*, 1983; Sandstrom y Elliot, 1984), y en aguas oceánicas (Holligan *et al.*, 1985), como resultado de la mezcla asociada a la disipación de energía de las ondas internas. Nuestros datos no nos permiten ser concluyentes sobre la posibilidad de que los solitones hayan estado rompiendo durante el muestreo. El número de Richardson sería útil como índice de la inestabilidad de Kelvin-Helmholtz y nos permitiría inferir sobre la posibilidad de rompimiento de los solitones (Mann y Lazier, 1996), pero no se midió el gradiente vertical de velocidad. Sin embargo, el

Using our PO₄ data from October 29th and 30th (fig. 4b), we estimated a vertical flux from deep waters into the upper 100 m of ~0.8 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Assuming a Redfield's ratio for NO₃:PO₄ (Álvarez-Borrego *et al.*, 1975), the vertical flux of nitrate in this region of the gulf was one order of magnitude greater than that for Georges Bank, reported by Brickman and Loder (1993). Using our NO₃ data (fig. 4c), and assuming that the vertical distribution was the same for October 30 and 31st, we estimated a nitrate flux of ~5.2 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ between October 29 and 30th. These flux estimates are minimum since we ignored the consumption by photosynthesis and the effect of horizontal transport. Farmer and Smith (1980) reported that the internal waves generated over a sill are strongly dependent on the tidal flow, the stratification degree of the water column, and the sill geometry. In our study region, vertical mixing is intense, creating a situation similar to *cuasi*-constant upwelling (Álvarez-Borrego, 2002).

The Simpson *et al.* (1977) parameter, Φ , is a stratification index given by:

$$\Phi = (1/H) \sum_H^0 (\bar{\rho} - \rho) g z \Delta z;$$

where Φ is the amount of mechanical energy required to bring about vertical mixing; H is the integration depth (100 m); z is the vertical coordinate; ρ is the water density; g is the gravitational acceleration, and $\bar{\rho} = (1/H) \sum_H^0 (\rho) \Delta z$.

We used it to characterize stratification and calculated a maximum increment of about 12% in Φ throughout our sampling period. This is well illustrated by the change of the vertical distribution of temperature between October 29 and 31st (fig. 4a). While the surface temperature remained practically unchanged, subsurface water became cooler. The major changes in the different water properties occur at the thermocline, and the smallest ones did at the surface (with the exception of chlorophyll). For the summer 1990, Simpson *et al.* (1994) reported a 4°C temperature decrease in surface waters over the sill in the central gulf, between post-neap and post-spring tides. For the same point and period, Hidalgo-Gonzalez *et al.* (1997) described a pCO₂ increment in surface waters, due to mixing with deep, high-CO₂ waters. The influence of strong tidal mixing was not clearly shown in our sea surface data, perhaps because it has a more local effect over the sill and our sampling point was ~76 km north from it.

The rise of the nutricline in the Gulf of California (fig. 4b, c) was closely related with the rise of the thermocline. Phytoplankton located at the thermocline, originally at limiting irradiances (~1% E_0) and in presence of nutrients adequate for growth, were advected vertically and exposed to higher irradiance near the surface, which appeared to be enough to allow an increase of biomass. Rising isotherms in the gulf transport nutrient-rich waters towards more illuminated levels (fig. 4a, b, c). Transient nutrient enrichments have been measured for

incremento de nutrientes entre 20–100 m, del 29 al 30 de octubre, indica fuertemente la posibilidad del rompimiento de solitones.

Los efectos del enriquecimiento de nutrientes en la zona eufótica del Golfo de California por estos fenómenos físicos transitorios, aparentemente fueron en parte responsables de un incremento de $\sim 10 \text{ mg m}^{-2}$ de clorofila integrada, entre el primero y el tercer día de muestreo. El incremento de las concentraciones superficial y subsuperficial de clorofila *a* parece ser no sólo el resultado del transporte vertical de fitoplancton, como fue propuesto por Cullen *et al.* (1983) para la costa de California, sino también el efecto del crecimiento del fitoplancton por el aumento en las concentraciones de nutrientes de la zona eufótica. Nuestro esquema de muestreo no descalifica la posibilidad de un aumento local parcial de clorofila *a* en la columna de agua como resultado de transporte horizontal, ya que se ha calculado una excursión de marea de $\sim 4 \text{ km}$ para esta área del golfo (Argote *et al.*, 1995) y no caracterizamos la distribución horizontal en forma de manchas para esta escala. Una fracción importante de la variabilidad de la biomasa fitoplanctónica ocurrió en el máximo profundo de clorofila, que fue transportado hacia profundidades menores en el segundo y tercer días de muestreo con respecto a su posición durante el primer día (fig. 4d). El máximo profundo de clorofila es una característica persistente en el océano (Dandonneau, 1979; Cullen y Eppley, 1981), y ha sido descrito para el Golfo de California (Hidalgo-González y Álvarez-Borrego, 2001). Este máximo generalmente se encuentra por debajo de una profundidad óptica y no puede ser detectado por sensores remotos.

De acuerdo con Platt *et al.* (1988), se deben tomar en cuenta los cambios en los perfiles verticales de biomasa fitoplanctónica por debajo de la primera profundidad óptica cuando se usan datos de pigmentos fotosintéticos derivados de satélite, para estimar la producción primaria. Sin embargo nuestros datos son muy limitados. Se requiere una caracterización más detallada de la variación del perfil vertical de biomasa fitoplanctónica debida al paso de ondas internas.

Los números de asimilación de las comunidades fitoplanctónicas muestreadas de las profundidades correspondientes al $50\%E_0$ y $1\%E_0$ fueron diferentes para el 29 de octubre, primer día de muestreo (tabla 1). Había un cierto grado de fotoaclimatación del fitoplancton al gradiente vertical de irradiancia. El tiempo de fotoaclimatación para producir diferentes razones máximas de fotosíntesis (P_m^*) es desde 12 horas hasta de días (Marra, 1980; Prezelin y Matlick, 1980; Lewis *et al.*, 1984). Por lo tanto, después del levantamiento vertical significativo de la termoclina ($\sim 30 \text{ m}$), se esperaría una disminución de los valores de P_m^* para las aguas subsuperficiales (nivel de $50\%E_0$). De hecho, el P_m^* de ambas profundidades de muestreo fué menor para el segundo y tercer días, con una termoclina más somera, que sus valores para el primer día, y sin gradiente vertical (tabla 1).

No se encontraron aumentos de los valores de P_m^* relacionados con el enriquecimiento de nutrientes en la zona eufótica. Gaxiola-Castro y Álvarez-Borrego (1991) y Cullen *et al.*

coastal waters (Cullen *et al.*, 1983; Sandstrom and Elliot, 1984), and for oceanic waters (Holligan *et al.*, 1985), as a result of the mixing associated with energy dissipation of the internal waves.

Our data do not allow for a conclusion on whether or not the solitons were breaking during our sampling period. The Richardson's number would be a useful index of the Kelvin-Helmholtz instability which, on turn, would allow to infer on the possibility of breaking solitons (Mann and Lazier, 1996), but we did not measure the vertical gradient of velocity. Nevertheless, the increase of nutrient concentrations in the 20–100 m layer, between October 29 and 30th, strongly indicates the possibility of breaking solitons.

Nutrient enrichment effects in the euphotic zone of the Gulf of California waters during these physical transients were apparently partially responsible for an increase of $\sim 10 \text{ mg m}^{-2}$ on the integrated chlorophyll, between the first and the third sampling days. The surface and subsurface chlorophyll *a* concentration increment appears to be not only the result of vertically transported phytoplankton, as proposed by Cullen *et al.* (1983) for the California coast, but also the effect of the phytoplankton growth by increased nutrient concentrations in the euphotic zone. Our sampling scheme cannot rule out the possibility of a local chlorophyll *a* increase in the water column, partially as a result of horizontal transport, because a $\sim 4 \text{ km}$ tidal excursion for this area of the gulf has been calculated (Argote *et al.*, 1995) and we did not characterize horizontal patchiness at this scale. An important fraction of this phytoplankton biomass variability occurred within the deep chlorophyll maximum, which was advected to shallower depths during the second and third sampling days with respect to its position on the first day (fig. 4d). The deep chlorophyll maximum is a consistent feature in the ocean (Dandonneau, 1979; Cullen and Eppley, 1981), and it has been characterized for the Gulf of California (Hidalgo-González and Álvarez-Borrego, 2001). This maximum is deeper than one optical depth, and cannot be detected by remote sensing.

Following Platt *et al.* (1988), proper consideration has to be given for changes in the phytoplankton biomass vertical profiles below the first optical depth. When using satellite-derived photosynthetic pigments to estimate primary production for a region affected by these or other similar physical processes, it is necessary to consider this kind of changes. However, our data are very limited. A more detailed characterization of the variability of the vertical profiles of phytoplankton biomass due to the passing of internal waves is needed.

The assimilation number of the phytoplankton assemblages sampled from the $50\%E_0$ and $1\%E_0$ depths were different on October 29th, the first sampling day (table 1). There was certain degree of phytoplankton photoacclimation to the vertical gradient of irradiancia. The phytoplankton photoacclimation time to yield different maximum photosynthetic rates (P_m^*) is from 12 hours to days (Marra, 1980; Prezelin and Matlick, 1980; Lewis

(1992) reportaron resultados similares para áreas oceánicas diferentes, y concluyeron que P_m^* cambia principalmente debido a cambios del régimen de irradiancia del fitoplancton. En nuestro estudio la escala temporal de la advección y mezcla verticales generadas por los fenómenos asociados a las mareas parece ser más pequeña que el período de fotoaclimatación del fitoplancton, lo cual resultó en valores de P_m^* similares para toda la zona eufótica en el segundo y tercer días de muestreo. Sin embargo, para probar esta hipótesis de una manera robusta se requieren más datos. Además, sería importante estudiar otros procesos biológicos y físicos, tales como el pastoreo por el zooplankton, el hundimiento del fitoplancton y el transporte horizontal, para entender más apropiadamente la relación entre la dinámica de las mareas y el fitoplancton de esta área.

El estimar la producción primaria, suponiendo constancia del perfil de clorofila y los parámetros fotosintéticos, puede producir errores significativos en áreas con fenómenos físicos fuertes y periódicos, como las ondas internas. Por ejemplo, si se estima la producción primaria superficial usando el algoritmo de Platt y Sathyendranath (1993), los valores resultantes para los tres días de muestreo son: 3.2 mgC m⁻³ h⁻¹ para el primer día, 0.6 mgC m⁻³ h⁻¹ para el segundo, y 1.8 mgC m⁻³ h⁻¹ para el tercero. En cambio, si en los tres casos se utilizan sólo los valores de P_m^* y el valor de clorofila del primer día, se hace una sobrestimación de producción para los dos últimos días. Por lo tanto, el ignorar la variación de período corto de P_m^* en áreas influenciadas por procesos de mareas fuertes puede conducir a errores serios. Una alternativa para estimar la producción primaria para estas áreas sería el utilizar estimadores promedio de los parámetros fotosintéticos del fitoplancton para áreas y períodos grandes, como los implementados por Platt *et al.* (1988), y Platt y Sathyendranath (1993), los cuales tienen menor variación que los valores de P_m^* individuales, locales e instantáneos.

Agradecimientos

Le agradecemos al capitán y la tripulación del USNS “*De Steiguer*” y a E. Millán-Nuñez, E. Millán-de-Álvarez, y C. Martínez por su entusiasta colaboración durante el crucero y con el análisis de laboratorio. Agradecemos a los Drs. K.H. Mann y T. Platt por sus comentarios que ayudaron a mejorar significativamente el manuscrito. Agradecemos el apoyo del CONACYT a través de los proyectos 0614P-T, G35326-T y J002/750/00C-834/00. J.M. Domínguez y F. Ponce hicieron las figuras. Se agradecen los comentarios y sugerencias de dos revisores anónimos.

Referencias

- Álvarez-Borrego, S., Guthrie, D., Culbertson, C.H. and Park, P.K. (1975). Test of Redfield's model for oxygen-nutrients relationships using regression analysis. *Limnology and Oceanography*, 20: 795–805.
- Álvarez-Borrego, S. (2002). Physical Oceanography. In: Case, T.J., Cody, M.L., Ezcurra, E. (Eds.), *Island biogeography in the Sea of*

et al., 1984). Therefore, after a significant vertical displacement of the thermocline (about a 30-m rising) a decrease in the P_m^* values for subsurface waters (50% E_0 level) is to be expected. In fact, in the second and third sampling days, with a shallower thermocline, P_m^* from both sampling depths were lower than its values obtained for the first day, and did not show any vertical gradient (table 1).

We did not find an increase of P_m^* values in relation to the nutrient enrichment of the euphotic zone. Gaxiola-Castro and Álvarez-Borrego (1991) and Cullen *et al.* (1992) reported similar results for different oceanic areas, and concluded that P_m^* reacts mainly to changes in the irradiance regime of phytoplankton cells.

In our case, the time scale of the vertical advection and the mixing generated by tidal processes seems to be smaller than the period for phytoplankton photoacclimation, which resulted in similar P_m^* values for the whole euphotic zone in the second and third sampling days. However, more data are necessary for a robust test of this hypothesis. Also, it will be important to study other biological and physical processes, such as zooplankton grazing, phytoplankton sinking and horizontal transport, to understand more appropriately the role of tidal dynamics on the phytoplankton of this area.

Estimates of primary production, assuming constancy in the chlorophyll profile and the photosynthetic parameters, could have significant errors in areas with periodical and strong physical phenomena, such as internal waves. For example, if we estimate surface primary production using the algorithm by Platt and Sathyendranath (1993) with our data, the resulting values for the three days are: 3.2 mgC m⁻³ h⁻¹ for the first day, 0.6 mgC m⁻³ h⁻¹ for the second, and 1.8 mgC m⁻³ h⁻¹ for the third. Now, if we choose the P_m^* values, and the chlorophyll and irradiance profiles, for the first day, we end up with an overestimation in productivity for the last two days. Thus ignoring short time variability of P_m^* in areas influenced by strong tidal processes may lead to serious errors. An alternative for estimating primary production for these areas could be using average estimators of the phytoplankton photosynthetic parameters for large areas and periods, such as those implemented by Platt *et al.* (1988), and Platt and Sathyendranath (1993), which have less variability than the individual local and instantaneous P_m^* values.

Acknowledgements

We thank the USNS *De Steiguer* Captain and crew. Also, we thank E. Millán-Nuñez, E. Millán-de-Álvarez, and C. Martínez for their enthusiastic collaboration during the cruise, and with laboratory analysis. Comments and suggestions from K.H. Mann and T. Platt helped to improve an early version of the manuscript. We acknowledge the support of the Mexican Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) through projects 0614P-T, G35326-T and J002/

- Cortez. Oxford University Press, New York.
- Álvarez-Borrego, S. and Lara-Lara, J.R. (1991). The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. In: Dauphin, J.P. and Simoneit, B.R. (Eds.), *The Gulf of California and peninsular province of the Californias*. Memoir 47, American Association of Petroleum Geologists, Tulsa, Oklahoma, pp. 555–567.
- Anderson, G.C. (1971). Oxygen Analysis. Marine Technician's Handbook, SIO-UC, Ref. No. 71–8. Sea Grant Publ. La Jolla, No. 9, 29 pp.
- Argote, M.L., Amador, A., Lavin, M.F. and Hunter, J.H. (1995). Tidal dissipation and stratification in the Gulf of California. *J. Geophys. Res.*, 100: 16103–16188.
- Atlas, E.L., Callaway, J.C., Tomlison, R.D., Gordon, L.I., Barstow, L. and Park, P.K. (1971). A Practical Manual for use of the Technicon AutoAnalyzer in seawater nutrient analysis. Oregon State Univ. Tech. Rep. 215, Ref. N0. 71–22, Corvallis, Oregon, 83 pp.
- Bray, N.A. (1988). Thermohaline circulation in the Gulf of California. *J. Geophys. Res.*, 93: 4993–5020.
- Brickman, D. and Loeder, J.W. (1993). Energetics of the internal tide on northern Georges Bank. *J. Phys. Oceanogr.*, 23: 409–424.
- Cullen, J.J. and Renger, E. (1979). Continuous measurements of the DCMU-induced fluorescence response of natural phytoplankton populations. *Mar. Biol.*, 53: 13–20.
- Cullen, J.J. and Eppley, R.W. (1981). Chlorophyll maximum layers of the Southern California Bight and possible mechanisms of their formation and maintenance. *Oceanologica Acta*, 4: 23–32.
- Cullen, J.J., Stewart, E., Renger, E., Eppley, R.W. and Winant, C.D. (1983). Vertical motion of the thermocline, nitracline and chlorophyll maximum layers in relation to currents on the Southern California Shelf. *J. Mar. Res.*, 41: 239–262.
- Cullen, J.J., Yang, X. and MacIntyre, H.L. (1992). Nutrient limitation and marine photosynthesis. In: Falkowski, P.G., and Woodhead, A.D. (Eds.), *Primary productivity and biogeochemical cycles*. Plenum Press, New York, pp. 69–88.
- Delgadillo-Hinojosa, F., Gaxiola-Castro, G., Segovia-Zavala, J.A., Muñoz-Barbosa, A. and Orozco-Borbon, M.V. (1997). The effect of vertical mixing on primary production in a bay of the Gulf of California. *Est. Coast. Shelf Sci.*, 45: 135–148.
- Dandonneu, Y. (1979). Concentrations en chlorophylle dans le Pacifique tropical sud-ouest: comparaison avec d'autres aires océaniques tropicales. *Oceanologica Acta*, 2: 133–142.
- Falkowski, P.G. (1981). Light-shade adaptation and assimilation numbers. *J. Plankton Res.*, 3: 203–216.
- Falkowski, P.G. and Owens, T.G. (1980). Light-shade adaptation strategies in marine phytoplankton. *Plant. Physiol.*, 66: 592–595.
- Falkowski, P.G. and Wirick, C.D. (1981). A simulation model of the effects of vertical mixing on primary productivity. *Mar. Biol.*, 65: 69–75.
- Farmer, D.M. and Smith, J.D. (1980). Tidal interaction of stratified flow with a sill in Knight Inlet. *Deep-Sea Res.*, 27: 239–254.
- Fu, L.L. and Holt, B. (1984). Internal waves in the Gulf of California: observations from a spaceborne radar. *J. Geophys. Res.*, 89: 2053–2060.
- Gaxiola-Castro, G. and Álvarez-Borrego, S. (1986). Primary productivity of the Mexican Pacific. *Ciencias Marinas*, 12: 26–33.
- Gaxiola-Castro, G., Garcia-Cordova, J., Valdez-Holguin, J.E. and Botello-Ruvalcaba, M. (1995). Spatial distribution of chlorophyll *a* and primary productivity in relation to winter physical structure 750/00C-834/00. J. M. Dominguez and F. Ponce did the artwork. We thank two anonymous reviewers for their positive criticisms.
- English translation by the authors.
-
- in the Gulf of California. *Cont. Shelf Res.*, 15: 1043–1059.
- Gaxiola-Castro, G. and Álvarez-Borrego, S. (1991). Relative assimilation numbers of phytoplankton across a seasonally recurring front in the California Current off Ensenada. *CalCOFI Rep.*, 32: 91–96.
- Hibiya, F. (1986). Generation mechanism of internal waves by tidal flow over a sill. *J. Geophys. Res.*, 91: 7697–7708.
- Hidalgo-González, R. and Álvarez-Borrego, S. (2001). Chlorophyll profiles and the water column structure in the Gulf of California. *Oceanologica Acta*, 24: 19–28.
- Hidalgo-González, R., Álvarez-Borrego, S. and Zirino, A. (1997). Mixing in the large islands region of the Gulf of California: pCO₂ effects. *Ciencias Marinas*, 23: 317–327.
- Holm-Hansen, O., Lorenzen, C.J., Holmes, R.W. and Strickland, J.D.H. (1965). Fluorometric determination of chlorophyll. *J. Couns. Perm. Explor. Mer*, 30: 3–15.
- Holligan, P.M., Pingree, R.D. and Mardell, G.T. (1985). Oceanic solitons, nutrient pulses and phytoplankton growth. *Nature*, 314: 348–350.
- Kahru, M. (1983). Phytoplankton patchiness generated by long internal waves: a model. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 10: 111–117.
- Lavin, M.F., Gaxiola-Castro, G., Robles, J.M. and Richter, K. (1995). Winter water masses and nutrients in the northern Gulf of California. *J. Geophys. Res.*, 100: 8587–8605.
- Lewis, M.R., Cullen, J.J. and Platt, T. (1984). Relationships between vertical mixing and photoadaptation of phytoplankton: similarity criteria. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 15: 141–149.
- Mann, K.H. and Lazier, J.R.N. (1996). *Dynamics of Marine Ecosystems. Biological-Physical Interactions in the Oceans*. Blackwell Science, Cambridge, 394 pp.
- Marra, J. (1980). The time course of light intensity adaptation in a marine diatom. *Mar. Biol. Lett.*, 1: 175–183.
- New, A.L. (1988). Internal tidal mixing in the Bay of Biscay. *Deep-Sea Res.*, 35: 691–697.
- Parsons, T.R., Maita, Y. and Lalli, C.M. (1984). *A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis*. Pergamon Press, New York, 173 pp.
- Platt, T., Sathyendranath, S., Caverhill, C.M. and Lewis, M.R. (1988). Ocean primary production and available light: further algorithms for remote sensing. *Deep-Sea Res.*, 35: 855–879.
- Platt, T. and Sathyendranath, S. (1993). Estimators of primary production for interpretation of remotely sensed data on ocean color. *J. Geophys. Res.*, 98: 14561–14576.
- Prezelin, B.B. (1981). Light reactions in photosynthesis. In: Platt, T. (Ed), *Physiological bases of phytoplankton ecology*. *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.*, 210: 1–43.
- Prezelin, B.B. and Matlick, H.A. (1980). Time-course of photoadaptation in photosynthesis-irradiance relationship of a dinoflagellate exhibiting photosynthetic periodicity. *Mar. Biol.*, 58: 85–96.
- Sandstrom, H. and Elliot, J.A. (1984). Internal tide and solitons on the Scotian Shelf: a nutrient pump at work. *J. Geophys. Res.*, 89:

- 6415–6426.
- Simpson, J.H., Hughes, D.G. and Morris, N.C.G. (1977). The relation of seasonal stratification to tidal mixing on the continental shelf. In: Angel, M. (Ed.), *A voyage to discovery*. Deep-Sea Res. Suppl., pp. 327–340.
- Simpson, J.H., Souza, A.J. and Lavin, M.F. (1994). Tidal mixing in the Gulf of California. In: Beven, K.J., Chatwin, P.C. and Millbank, J.H. (Eds.), *Physical mechanism of transport and dispersion in the environment*. John Wiley and Sons Ltd, London, pp. 169–182.
- Uthermöl, H. (1958). Zur Vervollkommung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitteilungen Internat. Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnol.*, 9: 1–38.
- Vincent, W.F. (1979). Mechanisms of rapid photosynthetic adaptation in natural phytoplankton communities. I. Redistribution of excitation energy between photosystems I and II. *J. Phycol.*, 15: 429–434.
- Vincent, W.F. (1980). Mechanisms of rapid photosynthetic adaptation in natural phytoplankton communities. II. Changes in photochemical capacity as measured by DCMU-induced chlorophyll fluorescence. *J. Phycol.*, 16: 568–577.
- Yentsch, C.S. and Menzel, D.W. (1963). A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.*, 10: 221–231.
- Zeitzschel, B. (1969). Primary productivity in the Gulf of California. *Mar. Biol.*, 3: 201–207.
- Zirino, A. (1975). Measurement of the apparent pH of seawater with a combination microelectrode. *Limnol. Oceanogr.*, 20: 654–657.
- Zirino, A., Hernández-Ayón, J.M., Fuhrman, R.A., Álvarez-Borrego, S., Gaxiola-Castro, G., Lara-Lara, J.R. and Bernstein, R.L. (1997). Estimate of surface pCO₂ in the Gulf of California from underway pH measurements and satellite imagery. *Ciencias Marinas*, 23: 1–22.