

CARACTERIZACIÓN ESTACIONAL Y ESPACIAL DE LOS PARÁMETROS FOTOSINTÉTICOS DEL FITOPLANCTON DEL GOLFO DE CALIFORNIA

SEASONAL AND SPATIAL CHARACTERIZATION OF THE GULF OF CALIFORNIA PHYTOPLANKTON PHOTOSYNTHETIC PARAMETERS

J. Eduardo Valdez-Holguín¹

Saúl Álvarez-Borrego^{2,3}

Charles C. Trees⁴

¹ Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad de Sonora,
Rosales y Niños Héroes
Hermosillo, Sonora, México

² Departamento de Ecología
Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada
Apartado postal 2732
Ensenada, CP 22800, Baja California, México

³ Instituto de Investigaciones Oceanológicas
Universidad Autónoma de Baja California,
Apartado postal 453
Ensenada, CP 22800, Baja California, México

⁴ Center for Hydro-Optics and Remote Sensing
San Diego State University
6505 Alvarado Road, Suite 206
San Diego, California, USA

Recibido en enero de 1999; aceptado en agosto de 1999

RESUMEN

Se analizaron datos de la relación fotosíntesis/irradiancia y de absorción del fitoplancton del Golfo de California, así como datos publicados, con el objetivo de proponer valores promedio de los parámetros fisiológicos para estimar productividad primaria en escalas grandes de tiempo y espacio. Por el momento no es posible predecir variaciones de los parámetros fotosintéticos en las escalas espaciales y temporales finas. Se recomiendan los siguientes promedios para todo el Golfo de California y para condiciones de “invierno” ($T^{\circ}\text{C}$ superficial $<22^{\circ}\text{C}$): un $P^*_{\text{max}} = 9.6 \pm 2.4 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ (número de asimilación) superficial, con una variación lineal entre éste y 3.7 ± 0.3 en la mitad de la zona eufótica (ze), y luego un valor constante para aguas más profundas; un solo valor de $\alpha^*_{\text{inc}} = 0.029 \pm 0.004 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ($\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)⁻¹ (pendiente inicial de incubador); y $\phi_{\text{max}} = 0.06 \pm 0.01 \text{ molC (mol cuanta)}^{-1}$ (eficiencia cuántica de la fotosíntesis). Para condiciones de “verano” se recomiendan: un $P^*_{\text{max}} = 3.7 \pm 0.3$ superficial, con una variación lineal entre éste y 1.5 ± 0.2 en la mitad de la ze, y otra variación lineal entre

la última y 0.4 ± 0.1 en el fondo de la ze; una $\alpha_{inc}^* = 0.013 \pm 0.001$ superficial, con una variación lineal entre ésta y 0.001 en el fondo de la ze; y un solo valor $\phi_{max} = 0.014 \pm 0.002$. Se presenta un procedimiento para corregir α_{inc}^* por la distribución espectral de la luz *in situ* y obtener $\alpha_{in situ}^*$.

Palabras clave: fitoplancton, parámetros fotosintéticos, Golfo de California.

ABSTRACT

Photosynthesis-irradiance and phytoplankton absorption data from waters of the central Gulf of California, as well as data in the literature, were analyzed in order to propose working averages of the physiological parameters of phytoplankton to estimate primary productivity at large time and space scales. Since there is substantial variability within data sets, we conclude that it is not possible at this time to predict fine time- and space-scale variation in photosynthetic parameters. We recommend the following working averages for the whole Gulf of California and for "winter" conditions (surface T°C <22°C): a surface $P_{max}^* = 9.6 \pm 2.4$ mgC mgChl⁻¹ h⁻¹ (assimilation number), with a linear variation between this and 3.7 ± 0.3 at the middle of the euphotic zone (ez), and then a constant value for deeper waters; a single value of $\alpha_{inc}^* = 0.029 \pm 0.004$ mgC mgChl⁻¹ h⁻¹ ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$)⁻¹ (incubator's initial slope); and $\phi_{max} = 0.06 \pm 0.01$ molC (mol quanta)⁻¹ (quantum yield of photosynthesis). For "summer" conditions we recommend: a surface $P_{max}^* = 3.7 \pm 0.3$, with a linear variation between this and 1.5 ± 0.2 at the middle of the ez, and another linear variation between the latter and 0.4 ± 0.1 at the bottom of the ez; a surface $\alpha_{inc}^* = 0.013 \pm 0.001$, with a linear variation between this and 0.001 at the bottom of the ez; and a single value $\phi_{max} = 0.014 \pm 0.002$. A procedure is given to correct α_{inc}^* for the *in situ* spectral distribution of light to obtain $\alpha_{in situ}^*$.

Key words: phytoplankton, photosynthetic parameters, Gulf of California.

INTRODUCCIÓN

La fijación fotosintética del carbono inorgánico a material orgánico es realizada casi totalmente por fitoplancton en el océano, pero la cantidad de carbono fijado es incierta (Behrenfeld *et al.*, 1998). Se han desarrollado algoritmos empíricos y semianalíticos para estimar la productividad primaria a partir de datos de satélite de concentración de pigmentos fotosintéticos (v.g., Balch *et al.*, 1989; Platt *et al.*, 1995; Sathyendranath *et al.*, 1995). Los parámetros que se usan en estos algoritmos pertenecen a tres categorías: ambientales (v.g., localidad geográfica, condiciones atmosféricas, el perfil de irradiancia), ecológicos (v.g., el perfil de clorofila) y fisiológicos (Morel, 1991). Algunos ejemplos de estos últimos son los parámetros de la curva fotosíntesis-irradiancia (P-E), el coeficiente específico de absorción del fitoplancton (normalizado

INTRODUCTION

Photosynthetic fixation of inorganic carbon into organic material in the world ocean is driven almost entirely by phytoplankton, but the actual amount of carbon fixed is uncertain (Behrenfeld *et al.*, 1998). Empirical and semianalytical algorithms to estimate primary productivity from satellite-derived photosynthetic pigments have been compared (e.g., Balch *et al.*, 1989; Platt *et al.*, 1995; Sathyendranath *et al.*, 1995). The parameters used in these algorithms belong to three categories: environmental (e.g., geographic location, atmospheric conditions, irradiance profile), ecological (e.g., chlorophyll profile), and physiological (Morel, 1991). Examples of the latter are the photosynthesis-irradiance (P-E) curve parameters, the specific absorption coefficient of phytoplankton (normalized per unit chlorophyll *a* concentration: $a_{ph(\lambda)}^* = a_{ph(\lambda)}/\text{Chl}$),

por unidad de concentración de clorofila a : $a^*_{ph(\lambda)} = a_{ph(\lambda)}/Chl$, y la eficiencia cuántica de la fotosíntesis ($\phi_{(z)}$), donde λ es la longitud de onda de la luz y z es la profundidad.

Una vez definidos los parámetros ecológicos y fisiológicos, la evolución de la productividad como respuesta a los cambios ambientales se deduce sin ambigüedades debido a que los procesos físicos involucrados se modelan con exactitud (Morel, 1991). Sin embargo, existen pocos datos sobre los parámetros fisiológicos del fitoplancton de aguas oceánicas mexicanas.

El Golfo de California es un mar marginal muy dinámico del Océano Pacífico, con alta productividad primaria principalmente durante invierno y primavera (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). El objetivo de este trabajo fue generar datos de los parámetros fisiológicos del fitoplancton del área central del Golfo de California y compararlos con los pocos datos publicados. El propósito fue obtener promedios de estos parámetros representativos de estaciones del año y de regiones del golfo o preferentemente de todo el golfo. La intención es el apoyar el uso de modelos bioópticos aplicados a datos de satélite para estimar la productividad en escalas espaciales y temporales relativamente grandes, no para estimar la productividad primaria local e instantánea.

ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de California central es muy dinámico debido a las corrientes de marea, el esfuerzo del viento, surgencias y alto calentamiento solar. Se han reportado cambios marcados estacionales de temperatura, salinidad, corrientes y nivel del mar (Robles y Marinone, 1987; Ripa y Marinone, 1989). Sin embargo, la información sobre la variabilidad espacial y temporal de procesos químicos y biológicos es escasa. Las surgencias ocurren frente a la costa oriental con vientos del noroeste (condiciones de “invierno”), de diciembre a mayo, y frente a la costa de Baja California con vientos del sureste (condiciones de “verano”), de julio a octubre, con junio y noviembre como

and the photosynthetic quantum yield ($\phi_{(z)}$), where λ is the light wavelength and z is depth.

Given a set of ecological and physiological parameters, the evolution of productivity in response to environmental changes is unambiguously derived, since the physics involved is rather accurately modeled (Morel, 1991). However, few data exist on the physiological parameters of phytoplankton for ocean waters off Mexico.

The Gulf of California is a very dynamic marginal sea of the Pacific Ocean, with high primary productivity mainly during winter and spring (Álvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991). The objective of this work was to generate data on the physiological parameters of the central Gulf of California phytoplankton and to compare them with published data. The purpose is to obtain working averages of these parameters for seasons and for regions within the gulf or preferably for the whole gulf. The intention is to support the use of bio-optical models applied to satellite data to estimate primary production for relatively large spatial and temporal scales, not to estimate the instantaneous local primary productivity.

STUDY AREA

The central Gulf of California is very dynamic because of tidal currents, wind stress, upwelling and high solar heating. Marked seasonal changes of temperature, salinity, currents and sea level have been reported (Robles and Marinone, 1987; Ripa and Marinone, 1989). However, information about the spatial and temporal variability of chemical and biological processes is scarce. Upwelling occurs off the eastern coast with northwesterly winds (“winter” conditions), from December through May, and off the Baja California coast with southeasterly winds (“summer” conditions), from July through October, with June and November as transition periods (Álvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991). With northwesterly winds, upwelling is strong

periodos de transición (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). Con vientos del noroeste las surgencias son fuertes y tienen un efecto muy marcado en las comunidades fitoplanctónicas (con valores de Chl hasta $>10 \text{ mg m}^{-3}$) y, debido a la circulación en forma de remolinos, aumenta la biomasa fitoplanctónica a través del golfo Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1994). Sin embargo, debido a una termoclina profunda y una estratificación fuerte durante verano, las surgencias con vientos del sureste tienen un efecto muy débil en la biomasa fitoplanctónica, causando que Chl aumente sólo a valores alrededor de 0.2 mg m^{-3} (Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1998).

Las velocidades de disipación más altas de la energía de marea se dan en el alto golfo (hasta $>0.5 \text{ W m}^{-2}$) y en la región de las grandes islas (Tiburón y Ángel de la Guarda) (hasta $>0.3 \text{ W m}^{-2}$) (Argote *et al.*, 1995). La mezcla por mareas entre las islas San Lorenzo y San Esteban produce una agitación vigorosa de la columna de agua hasta $>500 \text{ m}$ de profundidad (Simpson *et al.*, 1994). Álvarez-Borrego y Gaxiola-Castro (1988) reportaron una relación entre un índice de estratificación de la columna eufótica y los parámetros de la curva P-E del fitoplancton del golfo. Con muy alta estratificación o mezcla, estos parámetros son bajos, y con estratificación intermedia, son altos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizaron muestreos y experimentos en cuatro cruceros: noviembre de 1994 (9411), marzo de 1995 (9503), agosto de 1995 (9508) y noviembre de 1995 (9511). Los primeros tres se realizaron a bordo del B/O *Francisco de Ulloa* del CICESE y el último a bordo del B/O *El Puma* de la UNAM. Con el propósito de caracterizar las áreas oceánica y costera de la cuenca de Guaymas y el área turbulenta del umbral entre San Lorenzo y San Esteban, se muestreó en nueve localidades fijas cubriendo toda la cuenca de Guaymas, en una serie de localidades cerca de la costa oriental de esta cuenca, y en el umbral entre San Lorenzo

and has a marked effect on phytoplankton communities (Chl values up to more than 10 mg m^{-3}), and due to eddy circulation it increases the phytoplankton biomass across the gulf (Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1994). However, because of a deep thermocline and strong stratification during summer, upwelling with southeasterly winds has a very weak effect on phytoplankton biomass, causing Chl to increase only to values around 0.2 mg m^{-3} (Santamaría-del-Ángel *et al.*, 1998).

Tidal energy dissipation is strongest in the upper gulf (up to $>0.5 \text{ W m}^{-2}$) and in the area of the midriff islands (Tiburón and Ángel de la Guarda) ($>0.3 \text{ W m}^{-2}$) (Argote *et al.*, 1995). Tidal mixing between San Lorenzo and San Esteban islands produces a vigorous stirring of the water column down to $>500 \text{ m}$ depth (Simpson *et al.*, 1994). Álvarez-Borrego and Gaxiola-Castro (1988) reported a relation between an index of stratification and the P-E curve parameters of the gulf's phytoplankton. With very high stratification or mixing, these parameters are low, and with intermediate stratification, they are high.

MATERIALS AND METHODS

Sampling and experimentation were done during four cruises: November 1994 (9411), March 1995 (9503), August 1995 (9508) and November 1995 (9511). The first three were conducted on board CICESE's R/V *Francisco de Ulloa*, and the last one on board UNAM's R/V *El Puma*. With the purpose of characterizing the offshore and inshore areas of the Guaymas basin and the turbulent area of the San Lorenzo-San Esteban sill, sampling was done at nine fixed locations throughout the Guaymas basin, also in a series of locations near the eastern coast of this basin, and at the sill between San Lorenzo and San Esteban islands (fig. 1). On the first three cruises, coastal sampling was done every six hours with the ship following a drifting buoy. On the last cruise, coastal sampling was done on a twelve-station grid consisting of three transects perpendicular to the coast. Time series were

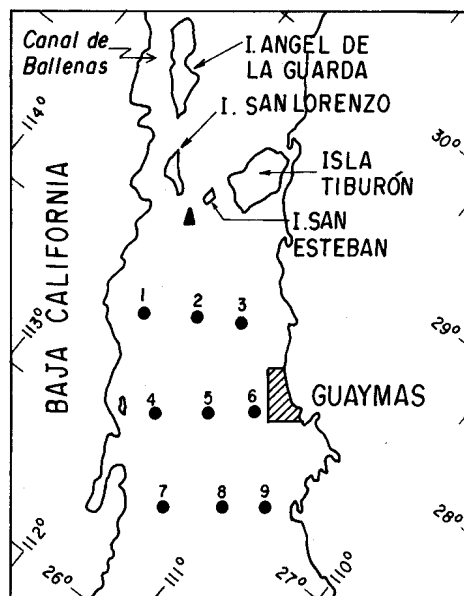


Figura 1. Localidades de muestreo. El triángulo es la estación de muestreo en el umbral. La zona achurada es el área costera de muestreo.

Figure 1. Sampling sites. The triangle is the sill sampling site. The shaded zone is the coastal sampling area.

y San Esteban (fig. 1). En los primeros tres cruceros, el muestreo costero se hizo cada seis horas con el barco siguiendo una boya a la deriva. En el último crucero, el muestreo se hizo en una rejilla de doce estaciones ordenadas en tres transectos perpendiculares a la costa. En el umbral se generaron series de tiempo con muestreo cada 12 horas. Los experimentos de P-E se hicieron generalmente a mediodía, por lo que los datos de P-E no se generaron para todas las localidades. Además, se realizaron experimentos en el umbral para comparar los parámetros de P-E asociados con las condiciones de turbulencia de mareas vivas y muertas. Así mismo, se hicieron experimentos para evaluar el efecto de ciclos diurnos en los parámetros de P-E, a las 09:00, 12:00 y 15:00 horas en la cuenca de Guaymas, en el crucero 9411, y a mediodía y a medianoche, en los otros cruceros.

generated at a single location on the sill, with sampling every 12 hours. Experiments to generate P-E curves were generally done at noon. Thus, P-E data were not generated for all localities. In addition, experiments were carried out in the sill area to compare the P-E parameters associated with the turbulent conditions of spring and neap tides. Also, to evaluate the effect of diel cycles on the P-E parameters, experiments were run at 09:00, 12:00 and 15:00 hours at Guaymas basin during the 9411 cruise, and at noon and midnight during the other cruises.

Measurements were done to characterize the vertical profiles of temperature and salinity (CTD, Seabird Inc.), and the photosynthetically available scalar irradiance (PAR) (PNF-300, Biospherical Inst.). Samples were collected from five depths (surface, 1.0, 2.3, and 4.6 optical depths, and from 100 m) using Niskin bottles attached to the CTD's

Se hicieron mediciones para caracterizar los perfiles verticales de temperatura y salinidad (CTD, Seabird Inc.), y la irradiancia escalar fotosintéticamente activa (PAR) (PNF-300, Biospherical Inst.). Se recolectaron muestras de cinco profundidades (superficie, 1.0, 2.3, y 4.6 profundidades ópticas, y 100 m) con botellas Niskin en la roseta del CTD. Una profundidad óptica es igual al recíproco del coeficiente de atenuación de luz, y si definimos la zona eufótica como la capa superficial donde la irradiancia descendente escalar se atenúa hasta 1% de su valor inmediatamente por debajo de la superficie (1% E_0) (Kirk, 1994), 2.3 profundidades ópticas son la mitad de la zona eufótica (que corresponde a 10% E_0) y 4.6 son el fondo de la misma. Se analizaron muestras para Chl, el coeficiente de absorción de partículas ($a_{p(\lambda)}$), y concentración de nutrientes (PO_4). Cerca de mediodía se hicieron experimentos de incubación con ^{14}C para generar curvas P-E para muestras de superficie y mitad de la zona eufótica.

De cada muestra se filtró por lo menos 1 L de agua para el análisis de Chl y otro para $a_{p(\lambda)}$. Se utilizaron filtros de fibra de vidrio para ambos. La extracción de Chl se hizo de acuerdo con Venrick y Hayward (1984). La fluorescencia de Chl se midió de acuerdo con Holm-Hansen *et al.* (1965), con un fluorímetro Turner Designs calibrado con clorofila pura. La absorción de partículas se midió con un espectrofotómetro Hewlett-Packard con esfera integradora (Labsphere Co.) (muestras del crucero 9411) y con un Perkin-Elmer Lambda 6 (muestras de los otros cruceros). Se obtuvo una segunda lectura, después de hacer una extracción de pigmentos con metanol caliente de acuerdo con Kishino *et al.* (1985), para determinar la absorción por detritus ($a_{d(\lambda)}$) y por diferencia se obtuvo la del fitoplancton: $a_{ph(\lambda)} = a_{p(\lambda)} - a_{d(\lambda)}$. Las absorbancias se corrigieron por el efecto de amplificación de longitud de trayectoria (factor β) usando algoritmos empíricos derivados de cultivos de laboratorio: $OD_s = 0.3038(OD_f) + 0.4086(OD_f^2)$ para el crucero 9411, y $OD_s = 0.309(OD_f) + 0.5472(OD_f^2)$ para los otros cruceros. OD_s es la

rosette. One optical depth is equal to the reciprocal of the light attenuation coefficient, and defining the euphotic zone as the layer within which downwelling scalar irradiance falls to 1% of the subsurface value (1% E_0) (Kirk, 1994), 2.3 optical depths are the middle of the euphotic zone (corresponding to 10% E_0), and 4.6 are its bottom. Analyses were performed for Chl, absorption coefficient of particles ($a_{p(\lambda)}$) and nutrient concentration (PO_4). Around noon, ^{14}C incubation experiments were run to generate P-E curves for samples from the surface and the middle of the euphotic zone.

At least 1 L of water sample was filtered for Chl analysis and another for $a_{p(\lambda)}$. GF/F glass-fiber filters were used for both. Chl extraction was done following Venrick and Hayward (1984). Chl fluorescence was measured following Holm-Hansen *et al.* (1965), with a Turner Designs fluorimeter calibrated with pure chlorophyll *a*. Particle absorption was measured with a Hewlett-Packard spectrophotometer equipped with integrating sphere (Labsphere Co.) (samples from the 9411 cruise) and with a Perkin-Elmer Lambda 6 (samples from the other cruises). A second reading was obtained, after extraction of pigments with hot methanol following Kishino *et al.* (1985), to determine detrital absorption ($a_{d(\lambda)}$) and the difference is phytoplankton pigment absorption: $a_{ph(\lambda)} = a_{p(\lambda)} - a_{d(\lambda)}$. Raw absorbances (optical densities, OD) were corrected for the path-length amplification effect (β factor) by using algorithms empirically derived from laboratory cultures: $OD_s = 0.3038(OD_f) + 0.4086(OD_f^2)$, for the 9411 cruise; and $OD_s = 0.309(OD_f) + 0.5472(OD_f^2)$, for the other cruises. OD_s is the optical density of cells in suspension and OD_f is the optical density of cells on a filter. Spectrophotometric PO_4 analyses were done following Strickland and Parsons (1972).

To generate the P-E curves, 840 mL from each water sample were passed through a 333- μ m mesh to remove large herbivores, then ^{14}C was added to a final concentration of 0.5 μ Ci mL $^{-1}$. A 20-mL aliquot was pipetted into each of the 36

absorbancia de las células en suspensión y OD_f es la absorbancia de las células en el filtro. Se hicieron análisis espectrofotométricos de PO_4 de acuerdo con Strickland y Parsons (1972).

Para generar las curvas P-E, se pasaron 840 mL de cada muestra de agua a través de una malla de 333 μm de luz para remover los hervíboros grandes; luego se les agregó ^{14}C hasta una concentración final de 0.5 $\mu\text{Ci mL}^{-1}$. Se pipetearon alícuotas de 20 mL a cada uno de los 36 viales de centelleo, y se incubaron por dos horas bajo un gradiente de luz en un incubador similar al diseñado por Talbot *et al.* (1985). La temperatura se mantuvo dentro de 3°C de la temperatura *in situ*. Se pipetearon tres alícuotas adicionales para incubación oscura y tres más para el control de tiempo cero; estas últimas se filtraron y acidificaron inmediatamente. Después de la incubación, se agregó formol al 2% a cada muestra. Antes del conteo de la radioactividad, las muestras se acidificaron (1–2 mL de HCl al 10%) y después de 30 minutos cada muestra se filtró a través de filtros Gelman de membrana de 0.45 μm y, una vez en el vial, se les agregó Universol. La radioactividad se determinó con un contador Beckman LS5000 del Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la UABC, en Ensenada. El carbono asimilado se estimó de acuerdo con Strickland y Parsons (1972).

Se calcularon productividades por unidad de Chl (P^*) y se graficaron versus las irradiancias del incubador (curva P-E). La pendiente inicial de la curva P-E, α^* , se estimó con una regresión lineal de los datos de baja irradiancia. Para estimar el número de asimilación, P^*_{max} , se ajustaron los datos a la ecuación de Smith (1936): $P^* = (P^*_{\text{max}} \alpha^* E_0) / ((P^*_{\text{max}})^2 + (\alpha^* E_0)^2)^{1/2}$, usando un paquete comercial de programación. La eficiencia cuántica máxima de la fotosíntesis (ϕ_{max}) se calculó dividiendo α^* entre la media de $a^*_{\text{ph}(\lambda)}$ para la radiación fotosintéticamente activa ($a^*_{\text{ph}(\text{PARinc})}$), ponderada por el espectro de la luz del incubador ($\phi_{\text{max}} = \alpha^*_{\text{inc}} / a^*_{\text{ph}(\text{PARinc})}$) (Sosik, 1996). Las medias de los parámetros fisiológicos se compararon, al 95% de nivel de confianza, para

scintillation vials, and then incubated for two hours under a light gradient (incubator similar to Talbot *et al.*'s, 1985). Temperature was maintained within 3°C of *in situ* temperature. Three additional samples were taken for dark incubation and for a time-zero control; the latter were immediately acidified after filtration. After incubation, 2% formaldehyde was added and the samples acidified (1–2 mL of 10% HCl) for 30 minutes. They were then filtered (0.45 μm Gelman membrane filter) and Universol solution added. Radioactivity was determined with a Beckman LS5000 scintillation counter with carbon assimilation estimated according to Strickland and Parsons (1972).

Productivities per unit Chl were calculated (P^*) and plotted versus the incubator's irradiances (P-E curve). The initial slope of the P-E curve, α^* , was determined with a linear regression of the low irradiance points. To estimate the maximum P^* or assimilation number, P^*_{max} , the data were fitted to Smith's (1936) equation: $P^* = (P^*_{\text{max}} \alpha^* E_0) / ((P^*_{\text{max}})^2 + (\alpha^* E_0)^2)^{1/2}$, using commercially available software. Maximum photosynthetic quantum yield (ϕ_{max}) was calculated by dividing α^* by the mean of $a^*_{\text{ph}(\lambda)}$ for the photosynthetically active radiation ($a^*_{\text{ph}(\text{PARinc})}$), weighted by the incubator's light spectral distribution ($\phi_{\text{max}} = \alpha^*_{\text{inc}} / a^*_{\text{ph}(\text{PARinc})}$) (Sosik, 1996). Means of the physiological parameters were compared, at the 95% confidence level, to test the following hypotheses: there is no significant difference between depths in each sampled region; there is no significant seasonal difference in each region; there is no significant difference between regions (Guaymas basin offshore, Guaymas basin inshore and sill); at the sill, there is no significant difference between values with neap and spring tides; and at both, the Guaymas basin and sill, there is no significant diel cycle.

RESULTS

Although the number of locations sampled at each transect was very low (3), some clear

probar las siguientes hipótesis: en cada región muestreada no hay diferencia significativa entre profundidades; en cada región no hay diferencia estacional significativa; no hay diferencias significativas entre regiones (zona oceánica de la cuenca de Guaymas, zona costera de la misma y umbral); en el umbral no hay diferencias significativas en los valores con mareas muertas y vivas; y en ambos, la cuenca de Guaymas y el umbral, no hay un ciclo diario significativo.

RESULTADOS

El número de localidades muestradas en cada transecto fue muy bajo (3); sin embargo, se muestran patrones claros de temperatura. En la cuenca de Guaymas, en noviembre de 1994 la $T^{\circ}\text{C}$ fue relativamente alta, con valores superficiales hasta de 26°C y de 16°C a 20°C a 100 m (fig. 2a) (las figuras sólo muestran un transecto como ejemplo). En marzo de 1995 hubo evidencia clara de surgencia en la costa este, con las isothermas levantándose hacia el este en los tres transectos y con valores superficiales $<18^{\circ}\text{C}$ frente a la costa oriental y $<14^{\circ}\text{C}$ a 100 m (fig. 2b). En agosto de 1995 las temperaturas fueron las más altas, la termoclina fue muy fuerte y los valores superficiales fueron $>30^{\circ}\text{C}$ a través del golfo (fig. 2c). En noviembre de 1995 la temperatura fue relativamente baja, las isothermas se levantaron hacia el este mostrando que las surgencias ya estaban ocurriendo con vientos del noroeste, con valores superficiales tan bajos como 20.5°C y $<16^{\circ}\text{C}$ a 100 m (fig. 2d).

No se generaron datos para el umbral en el crucero 9411. En el crucero 9503, la $T^{\circ}\text{C}$ superficial del umbral fue 15.5°C , con una diferencia de sólo $1-1.5^{\circ}\text{C}$ entre la superficie y 100 m, con mareas vivas (fig. 3a). Con mareas muertas, la $T^{\circ}\text{C}$ superficial fue hasta 17°C y en general tuvo los mismos valores que con mareas vivas a 100 m (alrededor de 14.5°C) (fig. 3b). Los datos del crucero 9508 son sólo para mareas vivas y, a pesar de la fuerte mezcla por mareas, la temperatura superficial fue $>28^{\circ}\text{C}$, con una diferencia de 10°C entre la superficie y 100 m (fig. 3c). La $T^{\circ}\text{C}$ superficial

temperature patterns are shown. In the Guaymas basin, in November 1994 temperature was relatively high, with surface values up to 26°C and from 16°C to 20°C at 100 m (fig. 2a) (figures only show one transect as an example). In March 1995 there was clear evidence of upwelling on the eastern coast, with the isotherms rising eastward in the three transects, surface values $<18^{\circ}\text{C}$ off the eastern coast and $<14^{\circ}\text{C}$ at 100 m (fig. 2b). In August 1995, temperatures were the highest of our data set, the thermocline was strongest and surface values were greater than 30°C across the gulf (fig. 2c). In November 1995, temperature was relatively low, isotherms were rising eastward showing upwelling already occurring with northwesterly winds, with surface values as low as 20.5°C and $<16^{\circ}\text{C}$ at 100 m (fig. 2d).

Data were not generated for the sill area on the 9411 cruise. During the 9503 cruise, the sill area surface temperature was 15.5°C , with a difference of only $1-1.5^{\circ}\text{C}$ between the surface and 100 m, with spring tides (fig. 3a). With neap tides, surface temperature was up to 17°C and in general it had the same values as with spring tides at 100 m (around 14.5°C) (fig. 3b). Data from the 9508 cruise are only for spring tides and, in spite of strong tidal mixing, surface temperature was higher than 28°C , with a 10°C difference between the surface and 100 m (fig. 3c). Surface temperature in November 1995 was around 18.5°C for both spring and neap tides, and between 16°C and 14°C at 100 m (fig. 3d, neap tides not illustrated).

During all four cruises, the nutricline (PO4) was found within the euphotic zone, mostly starting at 2.3 optical depths. Surface PO4 values were higher than $0.5\ \mu\text{M}$ at Guaymas basin and higher than $0.7\ \mu\text{M}$ at the sill (not illustrated).

In the Guaymas basin, Chl was relatively low in November 1994, with a surface range of 0.5 to $1.0\ \text{mg m}^{-3}$ offshore, and sometimes with a subsurface maximum at localities offshore, but with values decreasing with depth inshore from a maximum of $1.2\ \text{mg m}^{-3}$ at the surface. In winter (cruise 9503), at offshore localities surface Chl values were $0.5-1.0\ \text{mg m}^{-3}$, with subsurface

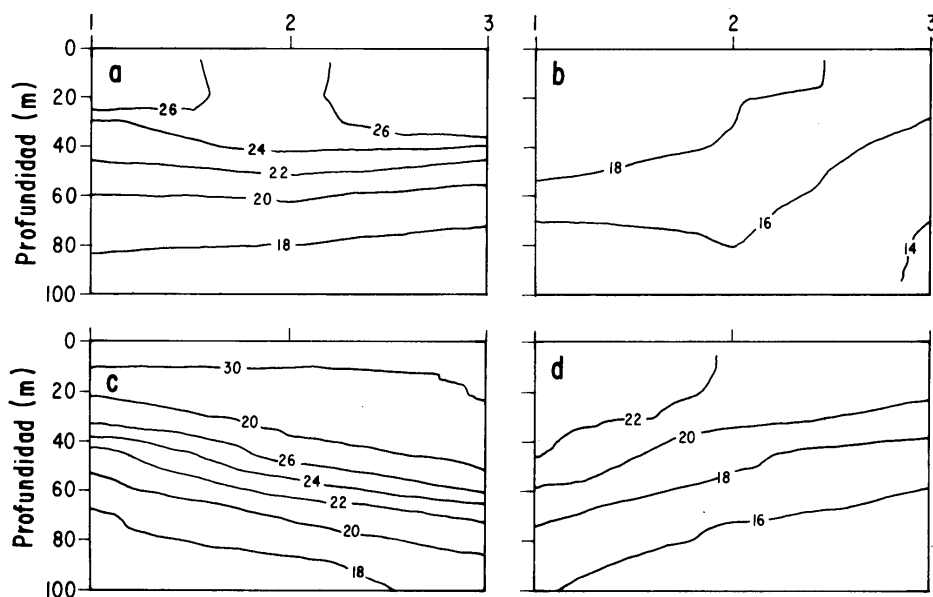


Figura 2. Ejemplos de distribución vertical de temperatura (°C). Los números en la parte superior corresponden a los de las estaciones hidrográficas. (a) Crucero 9411, noviembre de 1994; (b) crucero 9503, marzo de 1995; (c) crucero 9508, agosto de 1995; (d) crucero 9511, noviembre de 1995.

Figure 2. Examples of the vertical distribution of temperature (°C). Upper numbers correspond to those of the hydrographic stations. (a) Cruise 9411, November 1994; (b) cruise 9503, March 1995; (c) cruise 9508, August 1995; (d) cruise 9511, November 1995.

de noviembre de 1995 fue alrededor de 18.5°C tanto para mareas vivas como muertas, y estuvo entre 16°C y 14°C a 100 m (fig. 3d, no se ilustran para mareas muertas).

La nutriclina (PO₄) se encontró en la zona eufótica en los cuatro cruceros, generalmente empezando en 2.3 profundidades ópticas. Los valores superficiales de PO₄ fueron >0.5 μM en la cuenca de Guaymas y >0.7 μM en el umbral (no ilustrado).

En noviembre de 1994, Chl fue relativamente baja en la cuenca de Guaymas, con un intervalo superficial de 0.5 a 1.0 mg m⁻³ en la parte oceánica; algunas veces presentó un máximo subsuperficial en esa zona, mientras que los valores disminuyeron monótonicamente con la profundidad en la zona costera, con un máximo superficial de 1.2 mg m⁻³. En invierno (crucero

maxima of 3 and 4 mg m⁻³ off Sonora, at 2.3 optical depths, and subsurface maxima of only 1.0–1.5 mg m⁻³ off Baja California. However, at the drifting station inshore, Chl was only 1.0 or lower in the surface and near-surface waters, and it decreased with depth. In summer (cruise 9508), the Chl surface values were 0.2 mg m⁻³ or less and, in general, Chl increased to a deep maximum (1.0–1.5 mg m⁻³) near the bottom of the euphotic zone. During this cruise, Chl at the maximum had an exceptionally high value of 3.2 mg m⁻³ near the Baja California coast, in the middle of the euphotic zone. During cruise 9511, offshore surface Chl was as high as >1.1 mg m⁻³ near the eastern coast and <1.0 mg m⁻³ near the Baja California coast, with values in general decreasing with depth. On this cruise, inshore Chl values were in general from 1.0 to 1.5 mg m⁻³,

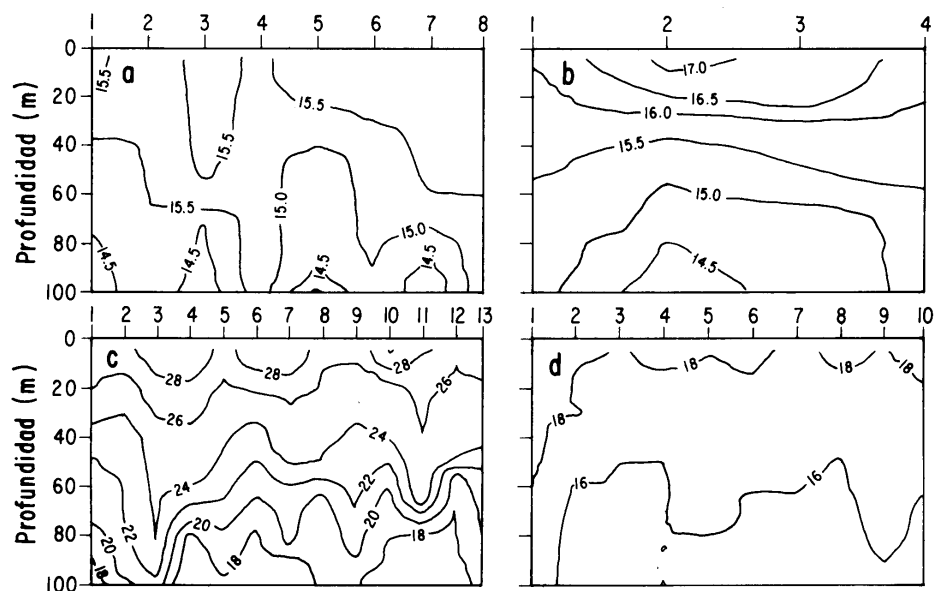


Figura 3. Series de tiempo de la distribución vertical de temperatura en la estación hidrográfica del umbral (localidad mostrada por el triángulo en la figura 1). Los números superiores simbolizan los muestreos cada 12 horas, por lo que la escala de tiempo es diferente para cada panel. (a) Crucero 9503, con mareas vivas; (b) crucero 9503, con mareas muertas; (c) crucero 9508, con mareas vivas; (d) crucero 9511, con mareas vivas.

Figure 3. Time series of the temperature vertical distribution for the sill hydrographic station (geographic position shown by the triangle in figure 1). Upper numbers symbolize sampling every 12 hours, so the time scale is different for each panel. (a) Cruise 9503, with spring tides; (b) cruise 9503, with neap tides; (c) cruise 9508, with spring tides; (d) cruise 9511, with spring tides.

9503), Chl mostró valores superficiales de 0.5 a 1.0 mg m^{-3} , máximos subsuperficiales de 3 y 4 mg m^{-3} frente a Sonora, a 2.3 profundidades ópticas; y máximos subsuperficiales de sólo 1.0–1.5 mg m^{-3} frente a Baja California. En cambio, en la estación costera de deriva, Chl fue sólo 1.0 ó menor en y cerca de la superficie, y disminuyó con la profundidad. En verano (crucero 9508) los valores superficiales de Chl fueron 0.2 mg m^{-3} ó menos y, en general, aumentaron a un máximo profundo de Chl (1.0–1.5 mg m^{-3}) cerca del fondo de la zona eufótica. En este crucero, Chl tuvo un valor excepcionalmente alto de 3.2 mg m^{-3} en el máximo, cerca de la costa de Baja California, en la mitad de la zona eufótica.

decreasing with depth to 0.5 mg m^{-3} at about 40 m (not illustrated).

At the sill, the vertical distribution of Chl was very patchy. In winter (9503), the time series for neap tides had higher surface values (up to 3 mg m^{-3}) than for spring tides (up to 1.5 mg m^{-3}). In general, Chl decreased with depth. In summer (9508) surface values were around 1.5 mg m^{-3} , and they increased with depth to 3.0–4.5 mg m^{-3} at the bottom of the euphotic zone, with an exceptionally high value of 6 mg m^{-3} at 2.3 optical depths. In November (9511) there was an exceptionally high surface value of 4 mg m^{-3} with spring tides, but more generally, surface Chl was 0.8–1.2 mg m^{-3} with both tidal conditions,

En el crucero 9511, los valores oceánicos superficiales de Chl fueron hasta $>1.1 \text{ mg m}^{-3}$ cerca de la costa este y $<1.0 \text{ mg m}^{-3}$ cerca de Baja California, con los valores en general disminuyendo con la profundidad. En este crucero, los valores costeros de Chl fueron de 1.0 a 1.5 mg m^{-3} , disminuyendo con la profundidad a 0.5 mg m^{-3} cerca de 40 m (no ilustrado).

En el umbral, la distribución vertical de Chl fue en forma de manchas. En invierno (9503), la serie de tiempo de mareas muertas tuvo valores superficiales más altos (hasta 3 mg m^{-3}) que para mareas vivas (hasta 1.5 mg m^{-3}). En general, Chl disminuyó con la profundidad. En verano (9508) los valores superficiales fueron alrededor de 1.5 mg m^{-3} y aumentaron con la profundidad a 3.0 – 4.5 mg m^{-3} en el fondo de la zona eufótica, con un valor excepcionalmente alto de 6 mg m^{-3} a 2.3 profundidades ópticas. En noviembre (9511) hubo un valor superficial excepcionalmente alto de 4 mg m^{-3} con mareas vivas, pero generalmente la Chl superficial fue de 0.8 a 1.2 mg m^{-3} con ambas condiciones de marea y la columna eufótica fue muy homogénea con valores en el intervalo de 0.5 a 1.5 mg m^{-3} (no ilustrado).

El coeficiente específico de absorción del fitoplancton en el pico rojo ($a^*_{(676)}$) varió entre 0.010 y $0.025 \text{ m}^2 \text{ mgChl}^{-1}$, en el crucero 9411, con la mayoría de los valores en el intervalo de 0.020 a $0.025 \text{ m}^2 \text{ mgChl}^{-1}$. Sin embargo, hubo valores costeros excepcionalmente altos, de hasta 0.032 en la cuenca de Guaymas. En el crucero 9503 se midió un valor máximo de $0.020 \text{ m}^2 \text{ mgChl}^{-1}$ en muestras costeras, mientras que los valores oceánicos estuvieron a menudo en el intervalo de 0.010 a 0.015 . En el verano de 1995, la mayoría de los valores de la cuenca de Guaymas cayeron en el intervalo de 0.010 a 0.020 . En el crucero 9511, el intervalo de $a^*_{(676)}$ para la cuenca de Guaymas fue similar al del 9503, con la excepción de algunos valores altos en el centro y en la parte occidental (hasta $0.025 \text{ m}^2 \text{ mgChl}^{-1}$). En el umbral, en invierno y en otoño (9503 y 9511), los valores fueron

and the euphotic column was very homogeneous with values ranging from 0.5 to 1.5 mg m^{-3} (not illustrated).

The chlorophyll-specific absorption coefficient of phytoplankton in the red peak ($a^*_{(676)}$) varied between 0.010 and $0.025 \text{ m}^2 \text{ mgChl}^{-1}$ in the Guaymas basin offshore area during the 9411 cruise, with most of the values in the range of 0.020 to $0.025 \text{ m}^2 \text{ mgChl}^{-1}$. However, inshore there were exceptionally high values, up to 0.032 . During the 9503 cruise, a maximum $a^*_{(676)}$ value of $0.020 \text{ m}^2 \text{ mgChl}^{-1}$ was measured for the Guaymas basin inshore samples, and values for the offshore region were often in the range of 0.010 – 0.015 . In summer of 1995, most values for the Guaymas basin ranged from 0.010 to 0.020 . During the 9511 cruise, the $a^*_{(676)}$ range for the Guaymas basin was similar to that for 9503, with the exception of some high values in the center and western part (up to $0.025 \text{ m}^2 \text{ mgChl}^{-1}$). At the sill, during winter and fall (9503 and 9511), $a^*_{(676)}$ values were clearly lower than those of the Guaymas basin (0.004 – $0.012 \text{ m}^2 \text{ mgChl}^{-1}$). In this region, the maximum summer value was 0.028 , although most values in general fluctuated between 0.008 and $0.012 \text{ m}^2 \text{ mgChl}^{-1}$ (not illustrated).

The P-E experiments of the 9508 cruise produced anomalously high values for α^* and P^*_{max} . The range for α^* was 0.034 – $0.184 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ($\mu\text{M quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) $^{-1}$ for the Guaymas basin and 0.028 – 0.069 for the sill. Most of the ϕ_{max} values corresponding to these α^* are greater than the theoretical value of $0.125 \text{ molC (mol quanta)}^{-1}$ (9508 range: 0.062 – 0.308). The mean P^*_{max} value was $12.1 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$, with a standard error ($s_g = s/n^{0.5}$) of 2. This is a very high mean P^*_{max} for a surface $T^\circ\text{C} > 30^\circ\text{C}$. Therefore, the 9508 P-E data were not included when testing hypotheses about differences between means for different depths, regions and seasons.

After a series of *t* tests, at the 95% confidence level, for significant differences between the

Tabla 1. Medias de la pendiente inicial (α^*_{inc}) en mgC mgChl⁻¹ h⁻¹ ($\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$)⁻¹.

Table 1. Means of the initial slope (α^*_{inc}) in mgC mgChl⁻¹ h⁻¹ ($\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$)⁻¹.

Crucero	Profundidad	Media	n	Error estándar
9411	100% E ₀	0.013	7	0.001
Cuenca y zona costera	10% E ₀	0.006	6	0.001
9503 y 9511	Ambas	0.029	18	0.004
Cuenca y zona costera				
9503 y 9511	Ambas	0.023	17	0.002
Umbral				

claramente más bajos que los de la cuenca de Guaymas (de 0.004 a 0.012 m² mgChl⁻¹); el valor máximo de verano fue 0.028, aunque en general fluctuaron entre 0.008 y 0.012 m² mgChl⁻¹ (no ilustrado).

Los experimentos de P-E del crucero 9508 produjeron valores altos anómalos de α^* y P^*_{max} . El intervalo de α^* fue de 0.034 a 0.184 mgC mgChl⁻¹ h⁻¹ ($\mu\text{M cuanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$)⁻¹ para la cuenca de Guaymas y de 0.028 a 0.069 para el umbral. La mayoría de los valores de ϕ_{max} que corresponden a estas α^* son mayores que el valor teórico de 0.125 molC (mol cuanta)⁻¹ (intervalo de 9508: 0.062–0.308). La media de P^*_{max} fue 12.1 mgC mgChl⁻¹ h⁻¹, con un error estándar ($s_e = s/n^{0.5}$) de 2. Esta media de P^*_{max} es muy alta para una T°C superficial >30°C. Por lo tanto, los datos de P-E del crucero 9508 no se incluyeron en las pruebas de hipótesis sobre diferencias de medias entre profundidades, regiones y estaciones del año.

Aplicando una serie de pruebas *t*, al 95% de nivel de confianza, para diferencias significativas entre las medias de los parámetros de P-E para diferentes profundidades, regiones y cruceros (9411, 9503 y 9511), se obtuvieron las siguientes conclusiones. La media de α^* para el crucero 9411 fue significativamente menor que la de los otros dos cruceros, y en el 9411 la media para las

means of the P-E parameters for different depths, regions and cruises (9411, 9503 and 9511), the following conclusions were obtained. The mean α^* for cruise 9411 was significantly lower than those for the other two cruises and, during this cruise, the mean for surface waters was significantly higher than that for the middle of the euphotic zone (table 1). During cruises 9503 and 9511 there was a small significant difference between the sill region and Guaymas basin, without differences between depths. With two exceptions, the mean P^*_{max} for the three cruises (9411, 9503 and 9511; all regions and both depths) was 3.65 mgC mgChl⁻¹ h⁻¹, with $n = 38$ and $s_e = 0.32$. The two exceptions were the 10% E₀ depth waters of cruise 9411, that had a mean of 1.5, $n = 7$ and $s_e = 0.24$; and the Guaymas basin offshore and inshore surface waters of cruise 9503 that had a mean of 9.6, $n = 7$ and $s_e = 2.4$. There were two distinct values for the mean ϕ_{max} : a relatively low value for the 9411 cruise (Guaymas basin offshore and inshore, both depths), equal to 0.014 mol C (mol cuanta)⁻¹, with $n = 14$ and $s_e = 0.002$; and a relatively high value for the 9503 and 9511 cruises (including the sill region, Guaymas basin offshore and inshore, both depths) equal to 0.062, with $n = 32$ and $s_e = 0.011$.

At the sill there were no significant differences between means of the physiological

aguas superficiales (100% E_0) fue significativamente mayor que la de la mitad de la zona eufótica (10% E_0) (tabla 1). En los cruceros 9503 y 9511 hubo una diferencia significativa pequeña entre el umbral y la cuenca de Guaymas, sin diferencias entre profundidades. Con dos excepciones, la media de P^*_{max} para los tres cruceros (9411, 9503 y 9511; todas las regiones y ambas profundidades) fue 3.65 mgC mgChl⁻¹ h⁻¹, con $n = 38$ y $s_e = 0.32$. Las dos excepciones fueron las aguas de la mitad de la zona eufótica del crucero 9411, con una media de 1.5, $n = 7$ y $s_e = 0.24$; y las aguas superficiales oceánicas y costeras de la cuenca de Guaymas en el crucero 9503 que tuvieron una media de 9.6, $n = 7$ y $s_e = 2.4$. Hubo dos valores significativamente diferentes de la media de ϕ_{max} : un valor relativamente bajo del crucero 9411 (cuenca de Guaymas, costera y oceánica, ambas profundidades), igual a 0.014 mol C (mol cuanta)⁻¹, con $n = 14$ y $s_e = 0.002$; y un valor relativamente alto de los cruceros 9503 y 9511 (incluyendo el umbral, la cuenca de Guaymas oceánica y costera, ambas profundidades) igual a 0.062, con $n = 32$ y $s_e = 0.011$.

En el umbral no hubo diferencias significativas entre las medias de los parámetros fisiológicos con mareas vivas y muertas, en ambas profundidades. En la mayoría de los casos se generaron pocos datos de P-E debido a la limitación de tiempo (en dos casos extremos sólo se realizó un experimento de P-E) y, con pocos grados de libertad, no fue posible rechazar la hipótesis nula. Los parámetros α^* y P^*_{max} de las muestras de las 09:00, 12:00 y 15:00 horas no tuvieron diferencias significativas. Sin embargo, las muestras de medianoche consistentemente mostraron parámetros de P-E más bajos que los del día, tan bajos como 15% de los de mediodía.

DISCUSIÓN

Las distribuciones espaciales de temperatura muestran que hubo diferentes condiciones hidrográficas durante los cuatro cruceros (figs. 2, 3).

parameters with spring and neap tides, at both depths. In most cases, few P-E data were generated due to time constraints (in two extreme cases only one P-E experiment was performed) and, with few degrees of freedom, we were not able to reject the null hypothesis. The parameters α^* and P^*_{max} of samples taken at 09:00, 12:00 and 15:00 hours had no significant differences. Nevertheless, samples taken at midnight consistently showed P-E curve parameters lower than those for daytime, as low as 15% of the noon values.

DISCUSSION

It is clear from the temperature distributions that there were different hydrographic conditions during the four cruises (figs. 2, 3). As mentioned before, November is a month of transition and, due to interannual changes, sometimes the Gulf of California has “summer” conditions during this month and sometimes it is the opposite. During November 1994 and November 1995 there were clear hydrographic differences. During the 9411 cruise there were “summer” conditions, with relatively high surface temperature throughout the central gulf and a strong thermocline, while during the 9511 cruise there were already “winter” conditions, with lower surface T°C near the eastern coast (up to 6°C lower than during the 9411 cruise) than off Baja California, and the isotherms were rising towards the eastern coast. Thus, we had two “summer” cruises (9411 and 9508) and two “winter” cruises (9503 and 9511). Álvarez-Borrego and Gaxiola-Castro (1988) showed that stratification and mixing of the euphotic zone with “summer” and “winter” conditions has a significant impact on the physiological parameters of phytoplankton.

As a response to hydrographic conditions, surface and near surface Chl values of the Guaymas basin were lowest in August 1995, associated with the strongest thermocline. Chl values off the eastern coast were slightly higher in November 1995 than in November 1994. Possibly, during the 9511 cruise water had been

Como se mencionó anteriormente, noviembre es un mes de transición y, debido a cambios interanuales, a veces el Golfo de California tiene condiciones de “verano” durante este mes y a veces es lo opuesto. En noviembre de 1994 y noviembre de 1995 hubo diferencias hidrográficas claras. En el crucero 9411 hubo condiciones de “verano”, con temperaturas superficiales relativamente altas a través de todo el golfo central y una termoclina fuerte, mientras que durante el crucero 9511 ya había condiciones de “invierno”, con menores T°C superficiales cerca de la costa oriental (hasta 6°C más baja que durante el crucero 9411) que frente a Baja California, y las isothermas se estaban levantando hacia la costa oriental. Por lo tanto, se tuvieron dos cruceros de “verano” (9411 y 9508) y dos de “invierno” (9503 y 9511). Álvarez-Borrego y Gaxiola-Castro (1988) mostraron que la estratificación y la mezcla de la zona eufótica con condiciones de “verano” e “invierno” tienen un impacto significativo en los parámetros fisiológicos del fitoplancton.

Como una respuesta a las condiciones hidrográficas, los valores superficiales y someros de Chl en la cuenca de Guaymas en agosto de 1995, asociados con la termoclina más fuerte, fueron los más bajos. Frente a la costa oriental los valores de Chl fueron ligeramente mayores en noviembre de 1995 que en noviembre de 1994. Posiblemente, durante el crucero 9511 el agua de surgencia era “nueva” y el fitoplancton no había tenido oportunidad de florecer. Los valores más altos de Chl, asociados con la surgencia más fuerte, se observaron en marzo de 1995. Para estimar la productividad primaria en la escala regional, la variabilidad de la biomasa fitoplanctónica puede ser resuelta por datos de satélite.

Platt y Sathyendranath (1988) propusieron dividir el océano en provincias biogeográficas, dentro de las cuales los parámetros de P-E y la estructura biológica sean conocidos y prácticamente homogéneos para una cierta estación del año. Lo mejor es que estas provincias sean lo más grande posible.

Para un mejor conocimiento de cómo evoluciona la fotosíntesis oceánica con el tiempo, es

recently upwelled and phytoplankton had not had a chance to flourish yet. Highest Chl values, associated with strongest upwelling, were observed in March 1995. To estimate primary productivity at regional scales, the variability of phytoplankton biomass may be taken into account by satellite data.

Platt and Sathyendranath (1988) proposed dividing the ocean into biogeographic provinces, within which the P-E parameters and the biological structure would be known and practically homogeneous for a certain season. The division of the ocean into biogeographic provinces as large as possible is to be preferred.

To have a good understanding of how oceanic photosynthesis evolves with time, long-term time series of climate and biologically relevant variables are needed. However, such records are extremely rare because of the costs and logistics involved. P-E parameters for short time series have been generated for coastal waters such as those of Bedford Bay, Canada (Cote and Platt, 1983) and off the northwestern coast of Baja California (Valdez-Holguín *et al.*, 1998; and others cited therein). According to Cote and Platt (1983), the response of phytoplankton cells to changing environmental conditions is fairly rapid, being close to the order of a generation time. These time series show great variability and covariation of α^* and P^*_{max} , and they clearly indicate that there is no capacity to predict the P-E parameters from day to day. This places considerable doubt on our ability to predict instantaneous primary production rates using satellite estimates of Chl and irradiance. Nevertheless, it is possible to estimate mean values of the P-E parameters to calculate primary productivity for large time and space scales to which the data apply (Sathyendranath *et al.*, 1995).

Millán-Núñez *et al.* (1997) developed algorithms to predict Chl profiles from surface values in the California Current system. Also, R.M. Hidalgo-González and S. Álvarez-Borrego (in preparation) are developing similar algorithms to predict Chl profiles for the Gulf of California. Their algorithms are not capable of predicting the

menester contar con series de tiempo largas de variables climáticas y biológicas relevantes. Pero tales registros son extremadamente raros debido a los costos y la logística involucrados. Se han generado series de tiempo cortas de parámetros de P-E para aguas costeras tales como las de Bedford Bay, Canadá (Cote y Platt, 1983), y las del noroeste de Baja California (Valdez-Holguín *et al.*, 1998; y otros citados por ellos). De acuerdo con Cote y Platt (1983), la respuesta del fitoplancton a las condiciones cambiantes del medio ambiente es rápida, cercana al tiempo de una generación. Estas series de tiempo muestran una gran variabilidad y una covariación de α^* y P^*_{max} , e indican claramente que no tenemos capacidad de predicción de los parámetros de P-E en la escala del día tras día. Esto imposibilita el estimar la productividad primaria instantánea usando datos de Chl de satélite e irradiancia. Sin embargo, es posible estimar valores medios de los parámetros de P-E para calcular la productividad primaria para escalas grandes de tiempo y espacio (Sathyendranath *et al.*, 1995).

Millán-Núñez *et al.* (1997) desarrollaron algoritmos para predecir los perfiles verticales de Chl a partir de datos superficiales en el sistema de la Corriente de California. R.M. Hidalgo-González y S. Álvarez-Borrego (en preparación) están desarrollando algoritmos similares para predecir perfiles de Chl para el Golfo de California. Sus algoritmos no proveen la capacidad de predecir perfiles de Chl para un día y una localidad geográfica en particular, sino que son apropiados para las escalas regional y estacional. De una manera similar, es posible determinar promedios aceptables de los parámetros fotosintéticos para regiones del golfo.

Gaxiola-Castro *et al.* (1999) mostraron que no hay diferencias significativas de los parámetros de P-E de aguas en y fuera de filamentos y chorros fríos en el Golfo de California central. Además, la hipótesis de estos autores de que los números de asimilación aumentan de aguas más frías a más calientes (v.g., del umbral a la cuenca de Guaymas) no fue apoyada por sus datos. Ellos indicaron que el régimen de irradiancia del

instantaneous Chl profiles for a particular geographic location but are appropriate at the regional and seasonal space and time scales. In a similar manner, it is possible to find acceptable averages of the photosynthetic parameters for regions within the gulf.

Gaxiola-Castro *et al.* (1999) showed that there are no significant differences of P-E parameters for waters within and outside cool filaments and jets in the central Gulf of California. Also, these latter authors indicated that their hypothesis that assimilation number values increase from cooler to warmer waters (i.e., from the sill area to the Guaymas basin) was not supported by their data. They concluded that the phytoplankton irradiance regime may be the most important factor controlling these parameters. But $T^{\circ}C$ may not be discarded as a controlling factor because they had few degrees of freedom, and with data from a single cruise (November 1985) their $T^{\circ}C$ range was relatively small. The irradiance regime depends on the degree of turbulence or stratification which affects the vertical excursion of the phytoplankton cells.

Some of the 9508 cruise ϕ_{max} data are unrealistically high (up to $0.3 \text{ mol C (mol quanta)}^{-1}$). According to Kirk (1994), the quantum yield can never be greater than 0.125, and for growing cells, even under ideal conditions it is unlikely to exceed about 0.1. Also, Behrenfeld and Falkowski (1997) proposed a non-linear relationship between photosynthesis at optimum light (P^*_{opt}) and $T^{\circ}C$, with maximum values at intermediate $T^{\circ}C$ and an abrupt decrease with $T^{\circ}C > 22^{\circ}C$. They proposed $P^*_{opt} < 4 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ for $T^{\circ}C > 28^{\circ}C$. Compared to Behrenfeld and Falkowski's (1997) values, the 9508 P^*_{max} mean of $12.1 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$, for surface waters with $T^{\circ}C$ higher than $30^{\circ}C$, is too high. On the other hand, Behrenfeld and Falkowski (1997) built their model with very scattered observational data, so that it explains a small fraction of the P^*_{opt} variance. Furthermore, when different laboratories generate P-E curves, the reported P-E parameters differ significantly, even when the

fitoplancton podría ser el factor más importante que controla estos parámetros. Pero la T°C no puede ser descartada como un factor importante porque ellos tuvieron pocos grados de libertad y, con datos de un solo crucero (noviembre de 1985), su intervalo de T°C fue relativamente pequeño. El régimen de irradiación depende del grado de turbulencia o estratificación que afecta los movimientos verticales de las células del fitoplancton.

Algunos de los datos de ϕ_{\max} del crucero 9508 son demasiado altos (hasta 0.3 mol C (mol cuanta)⁻¹). De acuerdo con Kirk (1994), la eficiencia cuántica de la fotosíntesis no puede ser mayor que 0.125, y para células en crecimiento, aun en condiciones ideales, no podría exceder 0.1. Además, Behrenfeld y Falkowski (1997) propusieron una relación no lineal entre la fotosíntesis al óptimo de luz (P^*_{opt}) y la T°C, con valores máximos a T°C intermedias y un descenso abrupto con T°C >22°C. Ellos propusieron valores de $P^*_{\text{opt}} < 4 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para T°C >28°C. Comparada con los valores de Behrenfeld y Falkowski (1997), la media de P^*_{\max} del crucero 9508 igual a 12.1 mgC mgChl⁻¹ h⁻¹, para aguas superficiales con T°C >30°C, es muy alta. Sin embargo, Behrenfeld y Falkowski (1997) construyeron su modelo con datos muy dispersos, de tal manera que se explicó una fracción pequeña de la variancia de P^*_{opt} . Más aún, cuando diferentes laboratorios generan curvas P-E reportan parámetros que difieren significativamente, aun cuando se usa la misma muestra de agua (Richardson, 1991). Por lo tanto, no se pueden desechar por completo los datos de P-E del crucero 9508, pero se deben usar con cautela.

En junio de 1982, Álvarez-Borrego y Gaxiola-Castro (1988) usaron una técnica diferente para generar curvas P-E y reportaron datos para una localidad en la parte occidental de la cuenca de Guaymas y dos localidades en la región de las grandes islas (al norte del umbral). Con condiciones de "verano", T°C superficial de 28.5°C, reportaron un valor superficial de $P^*_{\max} = 11.5 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$, para la localidad en la

same water sample is used (Richardson, 1991). We should expect our measurements to be consistent since we used the same methodology during all of our study. Thus, we cannot completely disregard our P-E 9508 data, but caution should be exercised when these values are used.

Using a different technique to generate P-E curves, Álvarez-Borrego and Gaxiola-Castro (1988) reported data for one June 1982 station in the western part of the Guaymas basin and two stations in the region of the midriff islands (north of the sill). With "summer" conditions, 28.5°C surface T°C, they reported a surface $P^*_{\max} = 11.5 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ for their Guaymas basin station; and for the region of the midriff islands they reported a surface mean = 12.2. These values are not significantly different from the 9508 mean, at the 95% confidence level. On the other hand, Gaxiola-Castro *et al.* (1999) reported very low summer P^*_{\max} values (mean = 0.72 mgC mgChl⁻¹ h⁻¹). It is necessary to generate more P-E Gulf of California "summer" data to solve these large discrepancies.

It has long been known that when phytoplankton are photoacclimated to a low irradiance regime, the photosynthetic parameters tend to be low (Falkowski and Owens, 1980). In general, where the 1% E₀ depth is within the mixed layer, its P^*_{\max} and α^* values are higher than when it is within the thermocline, due to a greater residence time at depth in the latter case (Álvarez-Borrego and Gaxiola-Castro, 1988).

According to Behrenfeld and Falkowski (1997), with high summer surface T°C, relatively low values of both P^*_{\max} and α^* are to be expected. At the same time, strong stratification should also cause lower P^*_{\max} and α^* values for subsurface waters than for surface waters. The mean α^* value for surface samples of cruise 9411 (with T°C >26°C) was significantly lower than those for the "winter" cruises (about half) (table 1) and, due to photoacclimation to lower irradiance, both P^*_{\max} and α^* values of the 10% E₀ depth were lower than surface values during the 9411 cruise (again about half).

cuenca de Guaymas, y para la región de las grandes islas, reportaron una media de 12.2. Estos valores no son significativamente diferentes de la media del crucero 9508, al 95% de nivel de confianza. Por otro lado, Gaxiola-Castro *et al.* (1999) reportaron valores de “verano” muy bajos de P^*_{\max} (media igual a $0.72 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Es menester generar más datos de P-E de “verano” del Golfo de California para resolver estas discrepancias grandes.

Desde hace mucho tiempo se ha reportado que cuando el fitoplancton se fotoaclimata a un régimen de irradiancia baja, los parámetros fotosintéticos tienden a ser bajos (Falkowski y Owens, 1980). En general, cuando la profundidad del 1% E_0 se halla en la capa de mezcla sus valores de P^*_{\max} y α^* son más altos que cuando se halla en la termoclina, debido a un tiempo de residencia más alto a profundidad en el último caso (Álvarez-Borrego y Gaxiola-Castro, 1988).

De acuerdo con Behrenfeld y Falkowski (1997), con $T^{\circ}\text{C}$ superficiales altas de “verano”, se esperarían valores relativamente bajos de P^*_{\max} y α^* . Al mismo tiempo, la fuerte estratificación debe también causar valores de P^*_{\max} y α^* más bajos para aguas subsuperficiales que para las superficiales. La media de α^* para muestras de superficie del crucero 9411 (con $T^{\circ}\text{C} > 26^{\circ}\text{C}$) fue significativamente más baja que la de los cruceros de “invierno” (cerca de la mitad) (tabla 1) y, debido a la fotoaclimatación a irradiancias más bajas, en el crucero 9411 los valores de P^*_{\max} y α^* de la profundidad del 10% E_0 fueron más bajos que los valores superficiales (de nuevo como la mitad).

La media de ϕ_{\max} para el crucero 9411 fue también más baja que la de los cruceros de “invierno” (alrededor de 25%). Esta diferencia se debe a la variabilidad de α^* y $a^*_{\text{ph}(\lambda)}$. Una α^* más baja y una $a^*_{\text{ph}(\text{PAR})}$ más alta para “verano” produce valores de ϕ_{\max} muy bajos. Los valores bajos de Chl con condiciones de “verano” están asociadas con una dominancia de células pequeñas (Yentsch y Phinney, 1989), lo cual causa un

The mean ϕ_{\max} value for cruise 9411 was also lower than the one for the “winter” cruises (about 25%). This difference is due to variability of α^* and $a^*_{\text{ph}(\lambda)}$. Lower α^* and higher $a^*_{\text{ph}(\text{PAR})}$ values for “summer” produces very low ϕ_{\max} values. Low Chl values with “summer” conditions are associated with a dominance of small cells (Yentsch and Phinney, 1989), which in turn causes a lower package effect and higher $a^*_{\text{ph}(\lambda)}$ values. There was no significant difference between the Guaymas basin and sill ϕ_{\max} values, because lower α^* values were associated with lower $a^*_{\text{ph}(\text{PAR})}$ values at the sill, with respect to those of the Guaymas basin, so that the ratio remained relatively constant spatially. The low $a^*_{\text{ph}(\text{PAR})}$ values for the sill region were caused by strong mixing. Intense tidal turbulence at the sill produces a dominance of large cells, mainly diatoms (Cortés-Lara *et al.*, 1998), and this produces a greater package effect.

During the two “winter” cruises, only P^*_{\max} was significantly sensitive to photoacclimation with depth. Both sampled depths, surface and middle of the euphotic zone, had the same α^* during these cruises (table 1). High $T^{\circ}\text{C}$, up to $>26^{\circ}\text{C}$, caused relatively low P^*_{\max} values ($3.65 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$) for surface samples of the 9411 cruise, in spite of a high irradiance regime. Highest P^*_{\max} values were associated with intermediate $T^{\circ}\text{C}$ ($16\text{--}18^{\circ}\text{C}$), high irradiance regime (“old” surface water with high Chl, possibly after few days of being upwelled), and moderate stratification in the Guaymas basin, offshore and inshore, during winter (9503) ($9.6 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$). On the other hand, recently upwelled water, with relatively low Chl, was possibly what caused a surface P^*_{\max} value as low as that for the middle of the euphotic depth for the 9511 cruise. Now that the satellite ocean color sensor SeaWiFS is flying, new data are needed to test the hypothesis of a relation between P-E parameters and the age of upwelled water in the gulf. Lara-Lara *et al.* (1980) performed ^{14}C incubations at noon in coastal waters off

efecto débil de paquete y valores más altos de $a^*_{ph(\lambda)}$. No hubo diferencia significativa de valores de ϕ_{max} entre la cuenca de Guaymas y el umbral, porque los valores más bajos de α^* se asociaron con valores más bajos de $a^*_{ph(PAR)}$ en el umbral, con respecto a los de la cuenca de Guaymas, de tal manera que la razón se mantuvo relativamente constante espacialmente. Los valores bajos de $a^*_{ph(PAR)}$ para el umbral fueron causados por la mezcla fuerte. En el umbral, la turbulencia intensa por mareas produce una dominancia de células grandes, principalmente diatomeas (Cortés-Lara *et al.*, 1998), que produce un efecto mayor de paquete.

En los dos cruceros de "invierno", sólo P^*_{max} fue significativamente sensible a la fotoaclimatación con diferentes profundidades. Ambas profundidades muestreadas tuvieron el mismo valor de α^* en estos cruceros (tabla 1). En el crucero 9411, las altas $T^{\circ}C$, hasta $>26^{\circ}C$, causaron valores relativamente bajos de P^*_{max} ($3.65 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$) para muestras de superficie, a pesar del régimen de alta irradiancia. Los valores más altos de P^*_{max} se asociaron con $T^{\circ}C$ intermedias ($16\text{--}18^{\circ}C$), un régimen de alta irradiancia (agua superficial "vieja" con alta Chl, posiblemente después de algunos días de haber surgido), y estratificación moderada en la cuenca de Guaymas, tanto en la parte oceánica como en la costera, en "invierno" (9503) ($9.6 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Mientras que con agua recientemente surgida, con Chl relativamente baja, se obtuvieron valores superficiales de P^*_{max} tan bajos como los de la mitad de la zona eufótica en el crucero 9511. Ahora que se tiene en órbita el sensor de color del océano SeaWIFS, se requiere generar datos nuevos para probar la hipótesis de una relación entre los parámetros de P-E y la edad del agua de surgencia en el golfo. Lara-Lara *et al.* (1980) realizaron incubaciones con ^{14}C a mediodía en aguas costeras del noroeste de Baja California y reportaron razones de asimilación y Chl relativamente bajas ($\sim 5 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$) y las más altas concentraciones de nutrientes en aguas recientemente surgidas, y las más altas Chl y razones de

northwestern Baja California. They reported relatively low Chl and assimilation ratios ($\sim 5 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$) and highest nutrient concentrations for recently upwelled water, and highest Chl and assimilation ratios (up to $>10 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$) for waters during the upwelling relaxation period, some five days after the most intense upwelling. Photoacclimation to a lower irradiance regime caused the 10% E_0 -depth Guaymas basin samples of cruises 9411 and 9503, and those from both depths of cruise 9511, to have relatively low P^*_{max} values.

Very strong turbulence, even with neap tides, resulted in a relatively low P^*_{max} mean value for both depths at the sill region ($3.65 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$) during the 9503 and 9511 "winter" cruises, in spite of intermediate $T^{\circ}C$ ($15.5\text{--}18^{\circ}C$) and high nutrient supply. Turbulence in the sill area may carry a fraction $>30\%$ of the phytoplankton biomass below the euphotic zone, as deep as $>200 \text{ m}$, during "summer" (Cortés-Lara *et al.*, 1998); with larger vertical excursions during "winter", phytoplankton acclimates to low irradiance producing low P^*_{max} values. Álvarez-Borrego and Gaxiola-Castro (1988) reported P^*_{max} values for three locations 15 to 50 km from the sill, in Ballenas Channel between Ángel de la Guarda and Baja California, for December 1981. Their surface mean was $10 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ and their 10% E_0 depth mean was 4.8. This surface mean is not significantly different from the one reported here for Guaymas basin, and the 10% E_0 mean is marginally higher than our Guaymas basin value. Álvarez-Borrego and Gaxiola-Castro (1988) did not find a significant difference between the values for the 10% and 1% E_0 depths during winter, but for summer conditions they reported values for the 1% E_0 depth often as low as 10% of the surface values, or even less.

The very small sill area is a natural laboratory to study the effect of strong turbulence on the phytoplankton physiology, but for the purpose of estimating primary productivity for the whole gulf we may disregard differences in their P-E parameter values with respect to those of adjacent areas.

asimilación (hasta $>10 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en aguas del periodo de relajamiento de surgencia, algunos cinco días después de la surgencia más intensa. La fotoaclimatación a un régimen de baja irradiancia causó que las muestras de la profundidad del 10% E_0 de la cuenca de Guaymas, de los cruceros 9411 y 9503, y las de ambas profundidades del crucero 9511, tuvieran valores relativamente bajos de P_{max}^* .

En el umbral, aun con mareas muertas, la fuerte turbulencia resultó en una media relativamente baja de P_{max}^* para ambas profundidades ($3.65 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$) en los cruceros de “invierno”, a pesar de las $T^\circ\text{C}$ intermedias ($15.5\text{--}18^\circ\text{C}$) y el flujo elevado de nutrientes. La turbulencia del umbral puede acarrear una fracción $>30\%$ de la biomasa fitoplanctónica por debajo de la zona eufótica, hasta $>200 \text{ m}$, en “verano” (Cortés-Lara *et al.*, 1998); con movimientos verticales mayores en “invierno” el fitoplancton se aclimata a niveles bajos de irradiancia y se producen valores relativamente bajos de P_{max}^* . Álvarez-Borrego y Gaxiola-Castro (1988) reportaron valores de P_{max}^* para tres localidades de 15 a 50 km del umbral, en el Canal de Ballenas entre Ángel de la Guarda y Baja California, para diciembre de 1981. Su media superficial fue $10 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ y su media de la profundidad del 10% E_0 fue 4.8. Esta media superficial no es significativamente diferente de la reportada aquí para la cuenca de Guaymas, y la media del 10% E_0 es marginalmente más alta que nuestro valor para la cuenca de Guaymas. Álvarez-Borrego y Gaxiola-Castro (1988) no encontraron una diferencia significativa entre los valores para las profundidades correspondientes al 10% y al 1% E_0 en “invierno”, pero para condiciones de “verano” reportaron valores para la profundidad del 1% E_0 a menudo tan bajos como 10% de los valores superficiales, o aún menos.

La pequeñísima área del umbral es un laboratorio natural para estudiar el efecto de la turbulencia en la fisiología del fitoplancton, pero para el propósito de estimar la productividad

Thus, based on our data and those in the literature, for the purpose of estimating primary productivity for large spatial and temporal scales (monthly or larger), we propose using our surface P_{max}^* mean value of $9.6 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ for our whole study area, for “winter” conditions (surface $T^\circ\text{C} < 22^\circ\text{C}$). Since we only ran P-E experiments with samples from two depths, a linear P_{max}^* variation is proposed between the surface value and $P_{\text{max}}^* = 3.7$ in the middle of the euphotic zone. Based on the values reported by Álvarez-Borrego and Gaxiola-Castro (1988), a constant P_{max}^* value is proposed for waters between 10% and 1% E_0 . Constant values of $0.029 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ($\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) $^{-1}$ for α^* and $0.06 \text{ molC (mol quanta)}^{-1}$ for ϕ_{max} are recommended for the whole water column and for “winter” conditions. Furthermore, Álvarez-Borrego and Gaxiola-Castro’s (1988) P-E data for the northern gulf and the similarities of the hydrographic behavior of the central and southern gulf during “winter” (Álvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991) indicate that these working averages can be extended for the whole Gulf of California. With the limited P-E data available it is not possible to solve the large “summer” discrepancies. Nevertheless, we suggest using the means of our 9411 cruise data for summer estimates of primary productivity because they agree better with the tendencies presented in the literature.

In models that use P-E parameters and scalar irradiance to estimate primary productivity, α^* has to be corrected for the shape of the *in situ* spectra of light (Sathyendranath and Platt, 1993). The shape of the photosynthetic action spectrum, $\alpha_{(\lambda)}^*$, may be assumed to be the same as that of $a_{\text{ph}(\lambda)}^*$, neglecting non-photosynthetic pigments (Kyewalyanga *et al.*, 1997). The values presented above correspond to the spectrum of the incubator’s lamp (plus the filters) (i.e., $\alpha_{\text{inc}}^* = 43.2 \phi_{\text{max}} \sum a_{\text{ph}(\lambda)}^* E_{(\lambda)\text{inc}} / \sum E_{(\lambda)\text{inc}}$, where 43.2 is a factor to convert $\mu\text{mol quanta}$ to mol quanta , hours to seconds, and mgC to mol C). The photosynthetic quantum efficiency does not

primaria de todo el golfo, se pueden ignorar las diferencias de sus parámetros de P-E con respecto de aquellos de áreas adyacentes. Por lo tanto, basados en nuestros datos y los reportados en la literatura, para el propósito de estimar la productividad primaria de escalas espaciales y temporales grandes (mensual o mayores), se recomienda usar nuestro valor medio superficial de P^*_{\max} de $9.6 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ para toda nuestra área de estudio, con condiciones de “invierno” ($T^{\circ}\text{C}$ superficial $<22^{\circ}\text{C}$). Debido a que sólo generamos curvas P-E con muestras de dos profundidades, se propone una variación lineal de P^*_{\max} entre el valor superficial y 3.7 en la mitad de la zona eufótica. Con base en los datos de Álvarez-Borrego y Gaxiola-Castro (1988), se propone un valor constante para aguas entre 10% y 1% E_0 . Se recomiendan valores constantes de $0.029 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ($\mu\text{mol cuanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) $^{-1}$ para α^* , y $0.06 \text{ molC (mol cuanta)}^{-1}$ para ϕ_{\max} , para toda la columna de agua con condiciones de “invierno”. Más aún, los datos de P-E de Álvarez-Borrego y Gaxiola-Castro (1988) para el norte del golfo, y las similitudes del comportamiento hidrográfico del sur y centro del golfo en “invierno” (Álvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991) indican que la aplicación de estos promedios se puede extender para todo el Golfo de California. Con los pocos datos de P-E disponibles no es posible resolver las discrepancias grandes de “verano”. Sin embargo, se sugiere utilizar las medias de los datos del crucero 9411 para las estimaciones de productividad primaria de verano porque están más de acuerdo con las tendencias de la literatura.

En los modelos que requieren los parámetros de P-E e irradiancia escalar para estimar la productividad primaria, α^* tiene que ser corregida por la forma de los espectros de luz *in situ* (Sathyendranath y Platt, 1993). Se puede suponer que la forma del espectro de acción fotosintética, $\alpha^*_{(\lambda)}$, es la misma que la de $\alpha^*_{\text{ph}(\lambda)}$, si despreciamos los pigmentos no fotosintéticos (Kyewalyanga *et al.*, 1997). Los valores de α^* presentados arriba corresponden al espectro de la

depend on λ . In order to simplify calculations, as a first approximation an average shape for $\alpha^*_{\text{ph}(\lambda)}$ may be used (Cleveland and Perry, 1994). Also, a normalized $\alpha^*_{\text{ph}(\lambda)}$ spectrum may be used ($\alpha^*_{\text{ph}(\lambda)\text{norm}} = \alpha^*_{\text{ph}(\lambda)}/\alpha^*_{\text{ph}(436)}$), so that in our case $(\sum \alpha^*_{\text{ph}(\lambda)\text{norm}} E_{(\lambda)\text{inc}})/\sum E_{(\lambda)\text{inc}} = 0.396$. From Cleveland (1995): $\alpha^*_{\text{ph}(436)} = 0.0320 - 0.00463 \text{ Chl}$. Thus:

$$\alpha^*_{(\text{in situ})} = 43.2 \phi_{\max} \alpha^*_{\text{ph}(\text{PAR}, z, \text{Chl})} = [\alpha^*_{\text{inc}} \alpha^*_{\text{ph}(\text{PAR}, z, \text{Chl})}] [(0.396)(0.0320 - 0.00463 \text{ Chl})]^{-1}$$

The average of the chlorophyll-specific phytoplankton absorption coefficient, weighted by the *in situ* spectral distribution of light ($\alpha^*_{\text{ph}(\text{PAR}, z, \text{Chl})}$) for case I waters ($\text{Chl} \leq 1.5 \text{ mg m}^{-3}$), can be calculated with A.D. Giles-Guzmán and S. Álvarez-Borrego's (submitted) expression:

$$\alpha^*_{\text{ph}(\text{PAR}, L, \text{Chl})} = 0.0152 - 0.0022 \text{ Chl} + (0.0137 - 0.0074 \text{ Chl}) [1 - \exp(-nL)]$$

where L is the mean light trajectory length ($L = z/0.72$, 0.72 is the average cosine of submarine diffused light), and $n = 0.068 + 0.303\text{Chl} - 1.366(\text{Chl})^2 + 2.554(\text{Chl})^3 - 2.066(\text{Chl})^4 + 0.602(\text{Chl})^5 - 0.0036L + 8(10^{-5})L^2 - 8(10^{-7})L^3 + 4(10^{-9})L^4 - 7(10^{-12})L^5$. These latter authors derived this expression partly from Cleveland's (1995) equation for $\alpha^*_{\text{ph}(436)}$ and Cleveland and Perry's (1994) average phytoplankton absorption spectrum shape. For the purpose of correcting α^* , the $\alpha^*_{\text{ph}(\text{PAR}, z, \text{Chl})}$ absolute value does not matter, as long as there is consistency. This is a procedure that corrects the initial slope not only by the spectral distribution of irradiance but also by the package effect (A.D. Giles-Guzmán and S. Álvarez-Borrego, submitted).

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the enthusiastic and efficient help of the crews and support personnel of the R/V *El Puma* and the R/V *Francisco de Ulloa*. J.M. Domínguez and F. Ponce drew the figures. We

luz de la lámpara del incubador (con los filtros) (v.g., $\alpha^*_{inc} = 43.2\phi_{max} \Sigma a^*_{ph(\lambda)} E_{(\lambda)inc} / \Sigma E_{(\lambda)inc}$, donde 43.2 es un factor para convertir μmol cuanta a mol cuanta, horas a segundos, y mgC a mol C); ϕ_{max} no depende de λ . Para simplificar los cálculos, como una primera aproximación a la realidad, se puede usar una forma promedio de $a^*_{ph(\lambda)}$ (Cleveland y Perry, 1994). También se puede usar un espectro normalizado de $a^*_{ph(\lambda)}$ ($a^*_{ph(\lambda)norm} = a^*_{ph(\lambda)} / a^*_{ph(436)}$), de tal manera que en nuestro caso ($\Sigma a^*_{ph(\lambda)norm} E_{(\lambda)inc} / \Sigma E_{(\lambda)inc} = 0.396$. De Cleveland (1995): $a^*_{ph(436)} = 0.0320 - 0.00463 \text{ Chl}$. Por tanto:

$$\alpha^*_{(in situ)} = 43.2\phi_{max} a^*_{ph(PAR, z, Chl)} = [\alpha^*_{inc} a^*_{ph(PAR, z, Chl)}] [(0.396)(0.0320 - 0.00463 \text{ Chl})]^{-1}$$

El promedio del coeficiente específico de absorción, ponderado por la distribución espectral de la luz *in situ* ($a^*_{ph(PAR, z, Chl)}$) para aguas caso I ($\text{Chl} \leq 1.5 \text{ mg m}^{-3}$), se puede calcular con la expresión de A.D. Giles-Guzmán y S. Álvarez-Borrego (sometido):

$$a^*_{ph(PAR, L, Chl)} = 0.0152 - 0.0022 \text{ Chl} + (0.0137 - 0.0074 \text{ Chl}) [1 - \exp(-nL)]$$

donde L es la longitud de la trayectoria media de la luz ($L = z/0.72$, 0.72 es el coseno promedio de la luz submarina) y $n = 0.068 + 0.303\text{Chl} - 1.366(\text{Chl})^2 + 2.554(\text{Chl})^3 - 2.066(\text{Chl})^4 + 0.602(\text{Chl})^5 - 0.0036L + 8(10^{-5})L^2 - 8(10^{-7})L^3 + 4(10^{-9})L^4 - 7(10^{-12})L^5$. Estos últimos autores dedujeron esta expresión parcialmente de la ecuación de Cleveland (1995) para $a^*_{ph(436)}$ y la forma promedio del espectro de absorción del fitoplancton de Cleveland y Perry (1994). El valor absoluto de $a^*_{ph(PAR, z, Chl)}$ no importa para el propósito de corregir α^* , siempre y cuando haya interconsistencia. Éste es un procedimiento que corrige la pendiente inicial no únicamente por la distribución espectral de la irradiancia sino también por el efecto de paquete (A.D. Giles-Guzmán y S. Álvarez-Borrego, sometido).

had support from CONACYT, through grant 28321N, and a Ph.D. scholarship to J.E. Valdez-Holguín.

English translation by the authors.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos el apoyo entusiasta y eficaz de las tripulaciones y personal de operación del B/O *El Puma* y el B/O *Francisco De Ulloa*. J.M. Domínguez y F. Ponce entintaron las gráficas. Para la realización de este trabajo se tuvo el apoyo del CONACYT, mediante el convenio 28321N, y una beca de doctorado de J.E. Valdez-Holguín.

REFERENCIAS

- Álvarez-Borrego, S. and Gaxiola-Castro, G. (1988). Photosynthetic parameters of northern Gulf of California phytoplankton. *Cont. Shelf Res.*, 8: 37–47.
- Álvarez-Borrego, S. and Lara-Lara, J.R. (1991). The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. In: J.P. Dauphin and B.R. Simoneit (eds.), *The Gulf of California and Peninsular Province of the Californias*. Mem. Am. Assoc. Petroleum Geologists, 47: 555–567.
- Argote, M.L., Amador, A., Lavín, M.F. and Hunter, J.R. (1995). Tidal dissipation and stratification in the Gulf of California. *J. Geophys. Res.*, 100: 16103–16118.
- Balch, W.M., Abbott, M.R. and Eppley, R.W. (1989). Remote sensing of primary production. I. A comparison of empirical and semianalytical algorithms. *Deep-Sea Res.*, Part A, 36: 281–295.
- Behrenfeld, M.J. and Falkowski, P.G. (1997). Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentrations. *Limnol. Oceanogr.*, 42: 1–20.
- Behrenfeld, M.J., Falkowski, P.G., Esaias, W.E., Balch, W., Campbell, J.W., Iverson, R.L., Kiefer, D.A., Morel, A. and Yoder, J.A. (1998). Toward a consensus productivity algorithm for SeaWiFS. In: S.B. Hooker and E.R. Firestone (eds.), *Satellite Primary Productivity Data and Algorithm Development: A Science Plan for Mission to Planet Earth*. SeaWiFS Tech. Rep. Ser., Vol. 42, NASA/TM-1998-104566, 36 pp.

- Cleveland, J.S. (1995). Regional models for phytoplankton absorption as a function of chlorophyll *a* concentration. *J. Geophys. Res.*, 100: 13333–13344.
- Cleveland, J.S. and Perry, M.J. (1994). A model for partitioning particulate absorption into phytoplanktonic and detrital components. *Deep-Sea Res.*, 41: 197–221.
- Cortés-Lara, M.C., Álvarez-Borrego, S. y Giles-Guzmán, A.D. (1998). Efecto de la mezcla vertical sobre la distribución de nutrientes y fitoplancton en dos regiones del Golfo de California, en verano. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 49 (en prensa).
- Cote, B. and Platt, T. (1983). Day to day variations in the spring-summer photosynthetic parameters of coastal marine phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 28: 320–344.
- Falkowski, P.G. and Owens, T.G. (1980). Light-shade adaptation: two strategies in marine phytoplankton. *Plant Physiol.*, 66: 592–595.
- Gaxiola-Castro, G., Álvarez-Borrego, S., Lavín, M.F., Zirino, A. and Nájera-Martínez, S. (1999). Spatial variability of the photosynthetic parameters and biomass of the Gulf of California phytoplankton. *J. Plankton Res.*, 21: 231–245.
- Holm-Hansen, O., Lorenzen, C., Holmes, R.W. and Strickland, J.D.H. (1965). Fluorometric determination of chlorophyll. *J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer.*, 30: 3–15.
- Kirk, J.T.O. (1994). *Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems*. 2nd ed. Cambridge Univ. Press, New York, 509 pp.
- Kishino, M., Okami, N., Takahashi, M. and Ichimura, S. (1985). Estimation of the spectral absorption coefficients of phytoplankton in the sea. *Bull. Mar. Sci.*, 37: 634–642.
- Kywalyanga, M., Platt, T. and Sathyendranath, S. (1997). Photosynthetic action spectrum: estimation from phytoplankton absorption spectrum. *Proc. SPIE* 2963: 290–295.
- Lara-Lara, J.R., Álvarez-Borrego, S. and Small, L.F. (1980). Variability and tidal exchange of ecological properties in a coastal lagoon. *Estuar. Coast. Mar. Sci.*, II: 613–637.
- Millán-Núñez, R., Álvarez-Borrego, S. and Trees, C.C. (1997). Modeling the vertical distribution of chlorophyll in the California Current System. *J. Geophys. Res.*, 102: 8587–8595.
- Morel, A. (1991). Light and marine photosynthesis: A model with geochemical and climatological implications. *Prog. Oceanogr.*, 26: 263–306.
- Platt, T. and Sathyendranath, S. (1988). Oceanic primary production: Estimation by remote sensing at local and regional scales. *Science*, 241: 1613–1620.
- Platt, T., Sathyendranath, S. and Longhurst, A. (1995). Remote sensing of primary production in the ocean: Promise and fulfillment. *Philos. Trans. R. Soc. London, Ser. A*, 348: 191–202.
- Richardson, K. (1991). Comparison of ¹⁴C primary production determinations made by different laboratories. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 72: 189–201.
- Ripa, P. and Marinone, S.G. (1989). Seasonal variability of temperature, salinity, velocity, vorticity and sea level in the central Gulf of California, as inferred from historical data. *Quaternary J. R. Meteorol. Soc.*, 115: 887–913.
- Robles, J.M. and Marinone, S.G. (1987). Seasonal and interannual thermohaline variability in the Guaymas Basin in the Gulf of California. *Cont. Shelf Res.*, 7: 715–733.
- Santamaría-del-Ángel, E., Álvarez-Borrego, S. and Muller-Karger, F.E. (1994). Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.*, 99: 7411–7421.
- Santamaría-del-Ángel, E., Álvarez-Borrego, S., Millán-Núñez, R. y Muller-Karger, F.E. (1998). Sobre el efecto de las surgencias de verano en la biomasa fitoplanctónica del Golfo de California. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* (en prensa).
- Sathyendranath, S. and Platt, T. (1993). Underwater light field and primary production: Application to remote sensing. In: V. Barale and P.M. Schlittenhardt (eds.), *Ocean Color: Theory and Applications in a Decade of CZCS experience*. ECSC, EEC, EAEC, Brussels, pp. 79–93.
- Sathyendranath, S., Longhurst, A., Caverhill, C.M. and Platt, T. (1995). Regionally and seasonally differentiated primary production in the North Atlantic. *Deep-Sea Res.*, 42: 1773–1802.
- Simpson, J.H., Souza, A.J. and Lavín, M.F. (1994). Tidal mixing in the Gulf of California. In: K.J. Beven, P.C. Chatwin and J.H. Millbank (eds.), *Mixing and Transport in the Environment*. John Wiley, London, pp. 169–182.
- Smith, E.L. (1936). Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide. *Proc. Nat. Acad. Sci. Washington*, 22: 504–511.
- Sosik, H.M. (1996). Bio-optical modeling of primary production: Consequences of variability in quantum yield and specific absorption. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 143(1–3): 225–238.

Valdez-Holguín *et al.*: Parámetros fotosintéticos del fitoplancton del Golfo de California

- Strickland, J.D.H. and Parsons, T.R. (1972). A Practical Handbook of Seawater Analysis. 2nd ed. Bull. Fish. Res. Bd. Canada, 167 pp.
- Talbot, M.C., Thoreson, D.S. and Perry, M.J. (1985). Photosynthesis vs light intensity measurements: A miniaturized incubator. Technical Rep. 406, Office of Naval Research, Reference M85-9, 13 pp.
- Valdez-Holguín, J.E., Álvarez-Borrego, S. and Trees, C.C. (1998). Photosynthetic parameters of phytoplankton in the California Current System. CalCOFI Rep., 39: 148–158.
- Venrick, E.L. and Hayward, T.L. (1984). Determining chlorophyll on the 1984 CalCOFI surveys. CalCOFI Rep., 25: 74–79.
- Yentsch, C.S. and Phinney, D.A. (1989). A bridge between ocean optics and microbial ecology. Limnol. Oceanogr., 34: 1694–1705.