

Primary productivity in the eastern tropical Pacific off Cabo Corrientes, Mexico

Productividad primaria en el Pacífico oriental tropical adyacente a Cabo Corrientes, México

DC López-Sandoval, JR Lara-Lara*, MF Lavín, S Álvarez-Borrego, G Gaxiola-Castro

División de Oceanología, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), Km 107 Carretera Tijuana-Ensenada, Ensenada, CP 22860, Baja California, México. * E-mail: rlara@cicese.mx

Abstract

The *in situ* primary productivity (PP) and phytoplankton biomass (chlorophyll *a* concentration, Chl*a*) of the Cabo Corrientes region, in the eastern tropical Pacific off Mexico, were studied using data from three oceanographic cruises (May and November 2002, and June 2003). The coastal region (<60 km) was found to be affected by coastal upwelling, causing phytoplankton biomass and production rates in this region to be up to two times higher than at the offshore stations. The highest surface Chl*a* values were registered in May 2002 ($>2 \text{ mg m}^{-3}$), when the mean PP was $361 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. The highest PP values were recorded in June 2003, with a mean value of $447 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, and the lowest in November 2002, with a mean value of $200 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Satellite ocean color images, supported by our field data, suggest that the area off Cabo Corrientes can be characterized by three periods: (1) a relatively intense upwelling period, with high Chl*a* and PP (spring); (2) an upwelling relaxation period, when the highest PP values of the year were recorded (late spring-early summer); and (3) a summer-fall period, with strong stratification and lowest Chl*a* and PP values. The high PP registered for the region off Cabo Corrientes during the spring season leads us to conclude that this is an area of high fertility, similar to other rich regions in the Pacific Ocean off Mexico.

Key words: Cabo Corrientes, eastern tropical Pacific, phytoplankton biomass, primary productivity, upwelling.

Resumen

Se estudió la productividad primaria (PP) *in situ* y la biomasa del fitoplancton (concentración de clorofila *a*, Cla) en la región de Cabo Corrientes, en el Pacífico oriental tropical frente a México, durante tres cruceros oceanográficos (mayo y noviembre de 2002 y junio de 2003). La región costera (<60 km) estuvo afectada por surgencias costeras, ocasionando que las tasas de producción y la biomasa del fitoplancton fueran hasta dos veces mayores que en las estaciones oceánicas. Los valores máximos de Cla superficial se registraron en mayo de 2002 ($>2 \text{ mg m}^{-3}$), con un promedio de PP de $361 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Los valores más altos de PP se registraron en junio de 2003, con un promedio de $447 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, mientras que los valores más bajos se registraron en noviembre de 2002, con un promedio de $200 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Imágenes satelitales del color del océano, apoyadas por datos de campo, sugieren que el área frente a Cabo Corrientes puede caracterizarse por tres periodos: (1) un periodo de surgencia relativamente intensa, el cual presentó valores altos de Cla y altas tasas de PP (primavera); (2) un periodo de relajamiento de la surgencia, con los mayores valores de PP durante el estudio (finales de primavera-inicios de verano); y (3) el periodo de verano-otoño, con fuerte estratificación de la columna de agua y los menores valores de Cla y PP. Las altas tasas de PP registradas en primavera para la región frente a Cabo Corrientes nos permitieron concluir que ésta es un área de gran fertilidad, similar a otras regiones ricas del Océano Pacífico frente a México.

Palabras clave: biomasa del fitoplancton, Cabo Corrientes, Pacífico oriental tropical, productividad primaria, surgencias.

Introduction

Traditionally, the eastern tropical Pacific Ocean (ETP) off Mexico has been described as an area of low phytoplankton productivity as characterized by its clear waters, attributed to low chlorophyll *a* concentrations (Stevenson 1970). However, satellite ocean colour imagery shows that at certain times of the year (mainly spring) the region off Cabo Corrientes (fig. 1) develops relatively high pigment concentrations (García-Reyes 2005, Pennington *et al.* 2006). Although this feature is apparent in many images (e.g., fig. 12 of Pennington *et al.* 2006), it has never been commented on, nor investigated by direct observations.

Introducción

Tradicionalmente, el Océano Pacífico oriental tropical frente a México ha sido descrito como un área de baja productividad del fitoplancton, caracterizada por aguas claras atribuidas a las bajas concentraciones de clorofila *a* (Stevenson 1970). Sin embargo, imágenes satelitales de color del océano muestran que en ciertas temporadas del año (principalmente primavera) la región frente a Cabo Corrientes (fig. 1) desarrolla concentraciones relativamente altas de pigmentos (García-Reyes 2005, Pennington *et al.* 2006). Aunque este carácter es aparente en muchas imágenes (e.g., fig. 12 de Pennington *et al.* 2006), no ha sido investigada por observaciones directas.

The region off Cabo Corrientes (Mexico) is located in the transitional area between temperate and warm waters of the ETP, and it therefore presents thermal and haline fronts. The presence of mesoscale structures such as eddies and meanders has also been reported (Torres-Orozco *et al.* 2005, Lavín *et al.* 2006, Zamudio *et al.* 2007). Upwelling conditions in this region may result from equatorward alongshore winds during winter and spring (Roden 1972, García-Reyes 2005, Torres-Orozco *et al.* 2005), or because of the interaction between coastal currents and the physiography, mainly Cabo Corrientes, as has been indicated by Fiedler (1984) for the upwelling region off Point Conception. Upwelling must have an important effect on the nutrient supply to the euphotic zone and hence on chlorophyll concentrations and primary productivity. The region is considered one of the most productive areas for pelagic fisheries, in particular for yellowfin tuna (Stevenson 1970, Torres-Orozco *et al.* 2005).

Primary productivity data for the area off Cabo Corrientes are very scarce and provide only single point estimates for some sites (mainly offshore), with values of $0.45 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (one station occupied in November 1968, Zeitzschel 1969), 0.41 and $1.40 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (two stations occupied in January 1981, Gaxiola-Castro and Álvarez-Borrego 1986), and 0.17 and $0.42 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (two stations occupied in January 1999, Lara-Lara and Bazán-Guzmán 2005). These data cover the whole spectrum from oligotrophic to eutrophic waters. Therefore, there is a need for a better understanding of the spatial and temporal variability of phytoplankton biomass and productivity in the Cabo Corrientes region. The objective of this paper is to help fulfill this need, by reporting new and more extensive chlorophyll and primary productivity data for this region, and by interpreting these data in terms of physical forcing.

Materials and methods

Study area

The study region, off Cabo Corrientes, is located between 18° and 22° N , and from $104^\circ 10'$ to $107^\circ 25' \text{ W}$ (fig. 1). Along the coast, the weather is mild, with a dry winter and spring. The annual average air temperature is 25.6°C . The rainy season lasts from June through September. Annual average rainfall is 878 mm. Winds are from the northwest for most of the year (García-Reyes 2005), with maximum speeds during winter and spring; it is during these seasons when upwelling events seem to occur (García-Reyes 2005, Zamudio *et al.* 2007). The geostrophic circulation off Cabo Corrientes is characterized by a poleward coastal current during late spring and summer (Lavín *et al.* 2006), with surface speeds of 0.15 – 0.3 m s^{-1} , though numerical models indicate that the arrival of coastally trapped waves could increase these speeds to $\sim 0.8 \text{ m s}^{-1}$ (Zamudio *et al.* 2007). The circulation in autumn and winter has not been described from direct observations, but historical ship drift data (Wyrski 1965) suggest that it is weak and equatorward.

La región frente a Cabo Corrientes corresponde al área de transición entre aguas templadas y cálidas del Océano Pacífico oriental tropical frente a México, y por lo tanto presenta frentes térmicos y halinos. También se ha reportado la presencia de estructuras de mesoescala tales como remolinos y meandros (Torres-Orozco *et al.* 2005, Lavín *et al.* 2006, Zamudio *et al.* 2007). Las condiciones de surgencia en esta región pueden resultar de los vientos costeros hacia el ecuador durante invierno y primavera (Roden 1972, García-Reyes 2005, Torres-Orozco *et al.* 2005), o debido a la interacción entre las corrientes costeras y la fisiografía, principalmente Cabo Corrientes, como ha sido indicado por Fiedler (1984) para la región de surgencias frente a Point Conception. Las surgencias deben tener un efecto importante en el suministro de nutrientes hacia la zona eufótica y por lo tanto en las concentraciones de clorofila y las tasas de productividad primaria. Esta región es considerada una de las más productivas para las pesquerías pelágicas, en particular para el atún aleta amarilla (Stevenson 1970, Torres-Orozco *et al.* 2005).

Los datos de productividad primaria para el área frente a Cabo Corrientes son muy escasos y proveen únicamente estimaciones puntuales para algunas localidades (oceánicas) con valores de productividad primaria de $0.45 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (una estación ocupada en noviembre de 1968, Zeitzschel 1969), 0.41 y $1.40 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (dos estaciones ocupadas en enero de 1981, Gaxiola-Castro y Álvarez-Borrego 1986), y 0.17 y $0.42 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (dos estaciones ocupadas en enero de 1999, Lara-Lara y Bazán-Guzmán 2005). Estos datos cubren todo el espectro de aguas oligotróficas a eutróficas. Por lo tanto, existe la necesidad de conocer mejor la variabilidad espacio-temporal de la biomasa del fitoplancton y su productividad en la región de Cabo Corrientes. El objetivo de este trabajo es reportar nuevos datos más extensos de clorofila y productividad primaria para esta región, e interpretarlos en términos del forzamiento físico.

Materiales y métodos

Área de estudio

El área de estudio, frente a Cabos Corrientes, está localizada entre 18° y 22° N , y de $104^\circ 10'$ a los $107^\circ 25' \text{ O}$ (fig. 1). En la región costera el clima es moderado, con inviernos y primaveras secos. El promedio anual de la temperatura del aire es 25.6°C . La temporada de lluvia ocurre de junio a septiembre. El promedio anual de precipitación es de 878 mm. Los vientos son del noroeste la mayor parte del año (García-Reyes 2005), con velocidades máximas durante invierno y primavera. Es en estas estaciones cuando ocurren los eventos de surgencias (García-Reyes 2005, Zamudio *et al.* 2007). La circulación geostrofica frente a Cabo Corrientes se caracteriza por una corriente costera hacia los polos a fines de primavera y verano (Lavín *et al.* 2006), con velocidades superficiales de 0.15 a 0.3 m s^{-1} , pero los modelos numéricos indican que el arribo de ondas atrapadas en la costa puede incrementar estas velocidades hasta $\sim 0.8 \text{ m s}^{-1}$ (Zamudio *et al.* 2007). No se ha

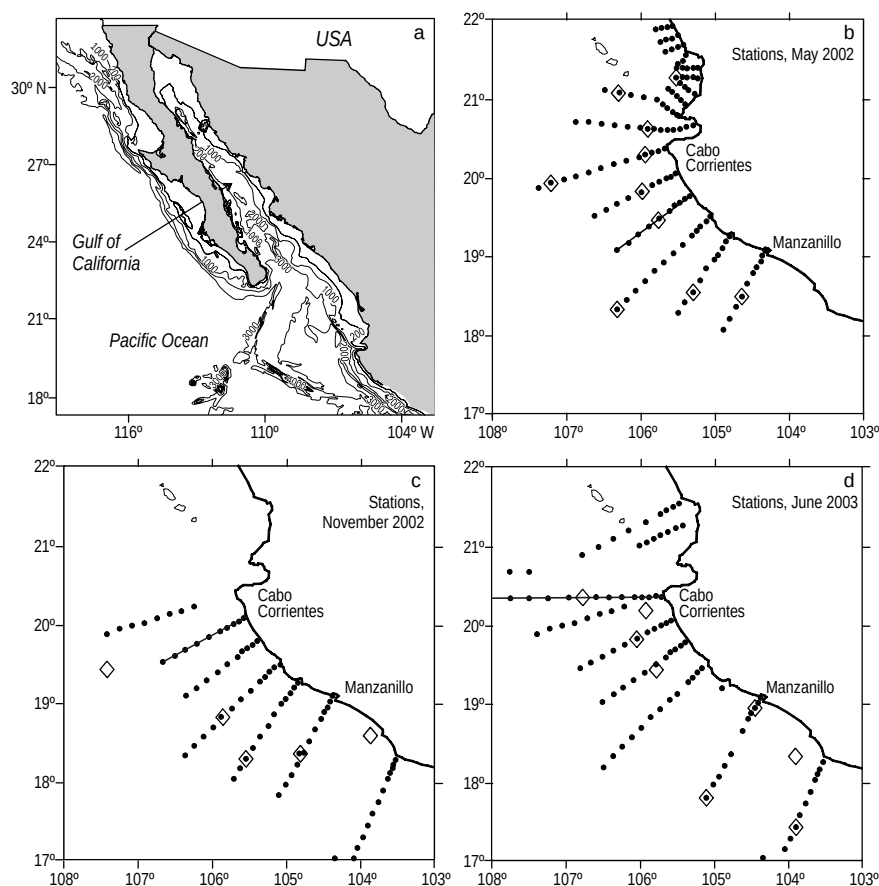


Figure 1. (a) Mexican eastern tropical Pacific, showing the area of study off Cabo Corrientes. Surveys were conducted in (b) May 2002, (c) November 2002, and (d) June 2003: dots mark CTD stations and diamonds the primary productivity stations.

Figura 1. (a) Pacífico oriental tropical frente a México. Área de estudio frente a Cabo Corrientes. Los crucesos se realizaron en (b) mayo y (c) noviembre de 2002, y (d) junio de 2003: los puntos indican las estaciones de CTD; los diamantes las estaciones de productividad primaria.

Experimental procedure

Three oceanographic cruises were carried out in May 2002 (PCM0205), November 2002 (PCM0211), and June 2003 (PCM0306) (fig. 1). A total of 141 stations were sampled during cruise PCM0205, 85 during PCM0211, and 120 during PCM0306. CTD profiles and bottle casts to measure the concentration of chlorophyll *a* (Chl*a*) were done at each station using a SeaBird CTD and a General Oceanics rosette with 5-L Niskin bottles. To minimize contamination, the Niskin bottles were fitted with General Oceanic silicone tubing and O-rings. *In situ* primary productivity (PP) incubations with $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ were performed near local noon each day, following the technique described by Steemann Nielsen (1952). Secchi depths were measured and an average coefficient of diffused light attenuation was calculated following Holmes (1970). Depths of the 100%, 50%, 30%, 20%, 10%, and 1% light levels were calculated by Lambert-Beer law. Water samples were collected from these irradiance depths, and screened through a 150- μm net to exclude macrozooplankton and inoculated with $\sim 5 \mu\text{Ci}$ $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ in 250-mL polycarbonate bottles. To estimate the rates of *in situ* PP, duplicate light bottles from each depth were

describió la circulación durante otoño e invierno por observaciones directas, pero datos históricos de deriva de barcos (Wyrski 1965) sugieren que es débil y hacia el ecuador.

Trabajo de campo y laboratorio

Se realizaron tres crucesos oceanográficos en mayo y noviembre de 2002, (PCM0205 y PCM0211, respectivamente) y en junio de 2003 (PCM0306) (fig. 1). Se muestrearon 141 estaciones durante el crucero PCM0205, 85 durante el PCM0211 y 120 durante el PCM0306. En cada estación se realizaron perfiles de CTD (SeaBird) e hidrocalas mediante una roseta General Oceanics con botellas Niskin de 5 L para medir la concentración de clorofila *a* (Cl*a*). Para minimizar la contaminación, las botellas Niskin fueron acondicionadas con mangueras de silicón (General Oceanics). Las incubaciones de productividad primaria (PP) *in situ* con $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ fueron realizadas diariamente cerca del medio día durante todos los crucesos, siguiendo la técnica descrita por Steemann Nielsen (1952). Se determinaron las profundidades de disco Secchi y se calculó el coeficiente medio de atenuación vertical de luz difusa siguiendo el método de Holmes (1970). Se calcularon las

placed into a transparent acrylic tube, together with one dark bottle for each depth, and deployed to their original sampling depth for approximately 2 h near local noon. After incubation, samples were filtered onto 0.45- μm -pore Millipore HA filters. To purge $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ that was not fixed by photosynthesis, filters were placed in 20-mL scintillation vials with 0.5 mL of 10% HCl for 3 h. Scintillation cocktail (10 mL Ecolite) was added to each vial, and the radioactivity was determined using a Beckman LS-6500 scintillation counter. The PP values were calculated from these radioactivity counts according to Parsons *et al.* (1984), subtracting the carbon uptake of the dark bottles.

For Chla analysis, 1 L of seawater from each of the six light depths was filtered onto Whatman GF/F filter. Filters were placed immediately in liquid nitrogen for post-cruise analysis. In the laboratory, pigments were extracted with 90% acetone for 24 h in a dark refrigerator ($\sim 4^\circ\text{C}$) following the procedure described by Venrick and Hayward (1984). Pigment concentration (Chla) was analyzed by the fluorometric method (Yentsch and Menzel 1963, Holm Hansen *et al.* 1965), using a Turner Designs 10-AU-05 fluorometer, calibrated with pure Chla (Sigma).

To establish the seasonal behaviour of surface Chla in the two years of *in situ* sampling, and to determine the role of the wind in producing that signal, the monthly average Chla derived from SeaWiFS imagery (Chla_{sat} , $3 \times 3 \text{ km}^2$ pixels) and the monthly mean upwelling index ($\text{m}^{-3} \text{ s}^{-1}/100 \text{ m}$) for our whole study area during 2002–2003 were obtained (<http://daac.gsfc.nasa.gov/oceancolor/> and <http://pfeg.noaa.gov/products/>).

Results

The physical environment

Mean sea surface temperature (SST) was 27.1°C for the May 2002 cruise, 28.4°C for the November 2002 cruise, and 27.4°C for the June 2003 cruise. The SST distribution for May 2002 (fig. 2) showed that to the north of Cabo Corrientes the temperature was very homogeneous; however, to the south of Cabo Corrientes there was a coastal band of cool SST, suggesting upwelling. This suggestion was confirmed by the vertical distribution of potential temperature (fig. 3a), which shows the isotherms rising toward the coast and a mixed surface layer thinning in the same direction for the line of stations that cross the cool SST area. On the other hand, SST distribution for November 2002 (fig. 2b) showed evidence of coastal downwelling. During the November 2002 cruise (fig. 2b) there was a southeast-northwest SST gradient with temperatures increasing to the southeast. During the June 2003 cruise, SST was quite patchy but with the lowest values at the most inshore locations (fig. 2c), indicating the presence of very weak upwelling. The 24°C and 26°C isotherms showed an uplifting close to the coast (fig. 3c). The thermocline near the coast (fig. 3) was deeper in November 2002 ($\sim 80 \text{ m}$) than in June 2003 (50 m).

profundidades correspondientes a los niveles de luz de 100%, 50%, 30%, 20%, 10% y 1% de la irradiancia incidente en superficie siguiendo la ley de Lambert-Beer. Se recolectaron muestras de agua de estas profundidades y fueron pasadas a través de una malla de $150 \mu\text{m}$ para excluir el macrozooplankton, e inoculadas con $\sim 5 \mu\text{Ci NaH}^{14}\text{CO}_3$ en botellas de policarbonato de 250 mL. Para estimar las tasas de PP *in situ* se colocaron botellas claras por duplicado, junto con una botella oscura, en cada profundidad original de muestreo, en un tubo de acrílico transparente, por aproximadamente 2 h cerca del medio día local. Después de la incubación las muestras fueron filtradas a través de filtros Millipore HA de $0.45 \mu\text{m}$ de poro. Para excluir el $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ no fijado por la fotosíntesis, los filtros fueron colocados en frascos de centelleo de 20 mL con 0.5 mL de HCl al 10% por 3 h. A cada frasco se agregó coctel de centelleo (10 mL Ecolite) y la radioactividad fue determinada mediante un contador de centelleo líquido Beckman LS-6500. Los valores de PP fueron calculados de los conteos de radioactividad de acuerdo con Parsons *et al.* (1984), substrayendo el carbono asimilado en las botellas oscuras.

Para los análisis de Cla se filtró 1 L de agua de mar de cada una de las seis profundidades de muestreo a través de filtros Whatman GF/F. Los filtros se colocaron inmediatamente en nitrógeno líquido para su análisis posterior. En el laboratorio los pigmentos se extrajeron con acetona al 90% durante 24 h en la oscuridad en un refrigerador ($\sim 4^\circ\text{C}$) siguiendo el procedimiento de Venrick y Hayward (1984). La concentración de los pigmentos se analizó por el método fluorimétrico (Yentsch y Menzel 1963, Holm Hansen *et al.* 1965), con un fluorímetro Turner Designs 10-AU-05 calibrado con Cla pura (Sigma).

Para establecer el comportamiento estacional de la Cla superficial durante los dos años de muestreo (2002–2003) y para investigar el papel de los vientos que producen tal comportamiento se obtuvieron los promedios mensuales de Cla derivados de las imágenes del SeaWiFS (Cla_{sat} , píxeles de $3 \times 3 \text{ km}^2$) y el índice medio mensual de surgencias ($\text{m}^{-3} \text{ s}^{-1}/100 \text{ m}$) para toda el área de estudio (<http://daac.gsfc.nasa.gov/oceancolor/> y <http://pfeg.noaa.gov/products/>).

Resultados

El ambiente físico

Durante el crucero de mayo de 2002, la temperatura superficial del mar (TSM) en promedio fue de 27.1°C . El promedio de TSM para el crucero de noviembre de 2002 fue 28.4°C , y para el crucero de junio de 2003 fue 27.4°C . La distribución de TSM para mayo de 2002 (fig. 2) mostró que al norte de Cabo Corrientes la temperatura fue muy homogénea; pero al sur de Cabo Corrientes hubo una banda costera de TSM más fría que sugiere la presencia de aguas de surgencia. Esto fue confirmado por la distribución vertical de la temperatura potencial (fig. 3a) la cual muestra una elevación de las isotermas hacia la costa y un adelgazamiento de la capa de mezcla superficial en la misma dirección para la línea de estaciones que cruza el área

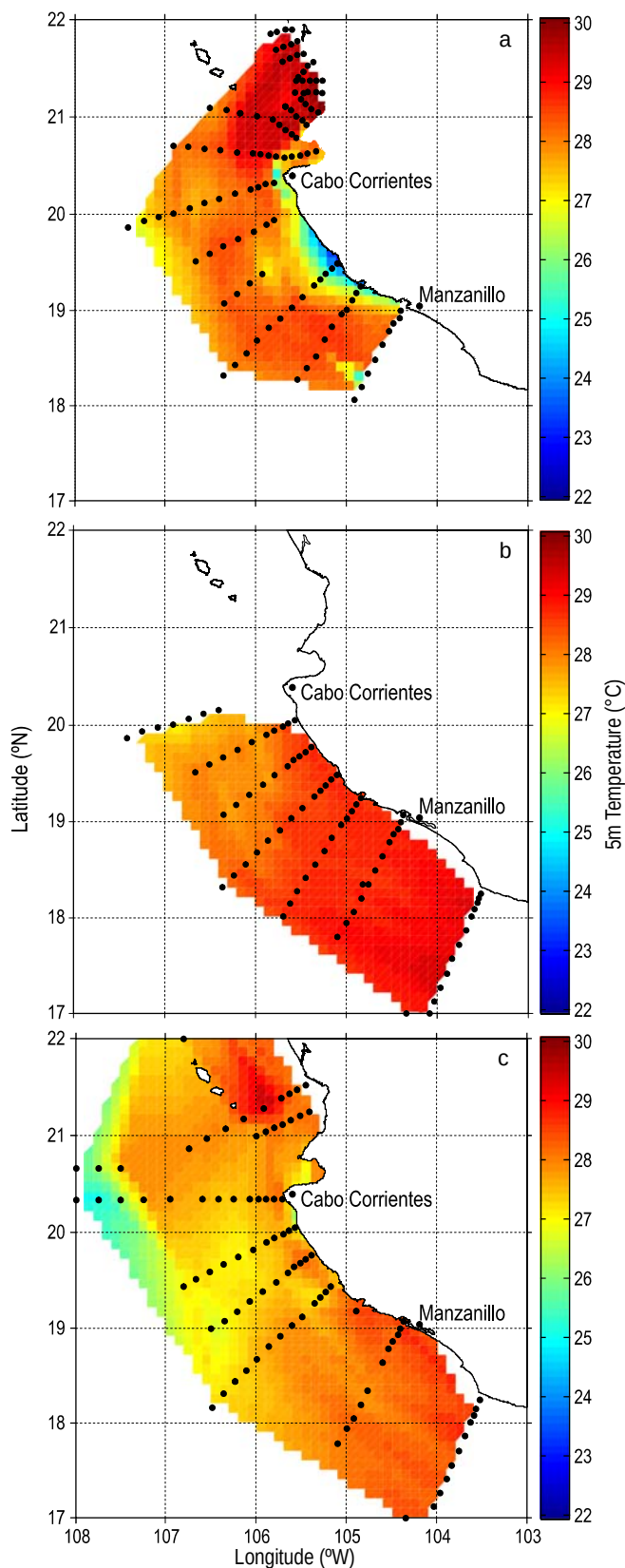


Figure 2. Distribution of temperature at 5 m depth (CTD profiles) off Cabo Corrientes during (a) May 2002, (b) November 2002, and (c) June 2003.
 Figura 2. Distribución de temperatura a 5 m de profundidad (perfiles de CTD), frente a Cabo Corrientes durante (a) mayo y (b) noviembre de 2002, y (c) junio de 2003.

de TSM fría. Por otro lado, las distribuciones de TSM para noviembre de 2002 (fig. 2b) muestran un hundimiento de las masas de agua. Durante el crucero de noviembre de 2002 (fig. 2b) hubo un gradiente de TSM de sureste a noroeste con temperaturas que se incrementan hacia el sureste. Durante el

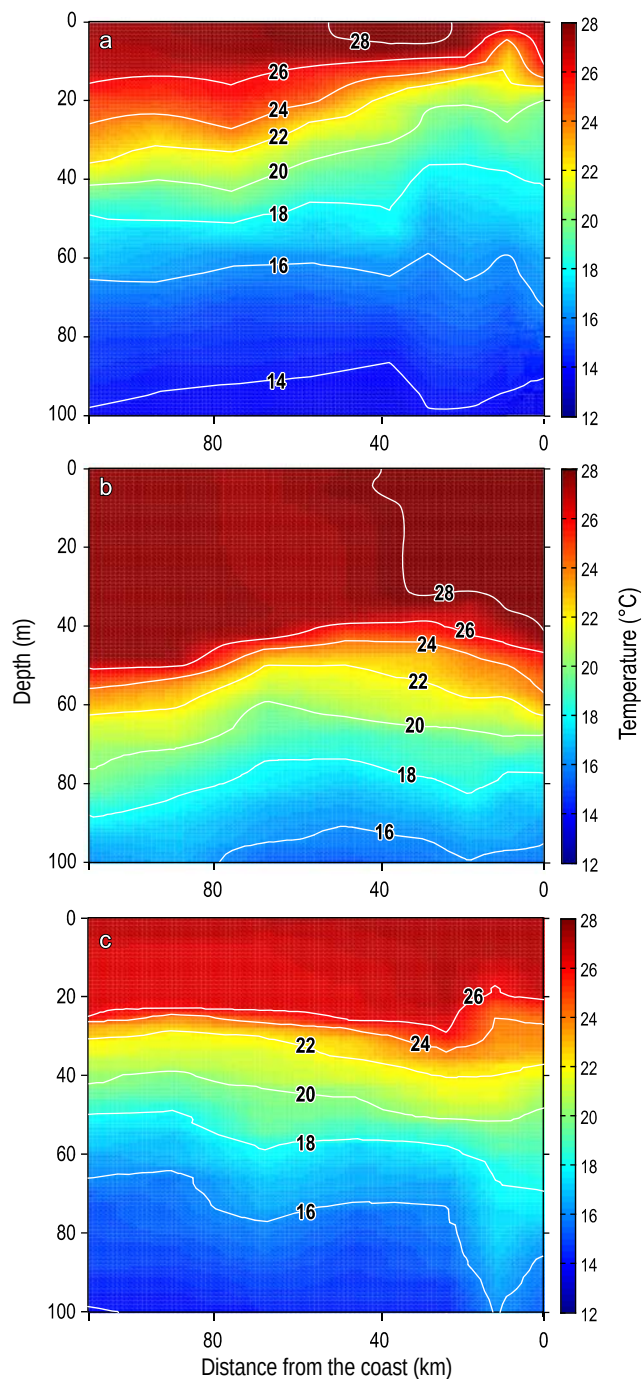


Figure 3. Vertical cross-section of potential temperature along the stations joined with a continuous line in figure 1: (a) May 2002, (b) November 2002, and (c) June 2003. Note that the color scale is different from that of figure 2.
 Figura 3. Sección vertical de la temperatura potencial a lo largo de las estaciones unidas por una línea continua en la figura 1: (a) mayo y (b) noviembre de 2002, y (c) junio de 2003. La escala de colores es diferente a la de la figura 2.

Chlorophyll and primary productivity

The vertical profiles of Chla and PP for the three cruises are shown in figure 4. During the May 2002 cruise, the mean euphotic zone Chla was $180 \text{ mgChla m}^{-2}$; however, there was a clear gradient with stations close to shore ($<60 \text{ km}$ from the coast) containing higher integrated Chla ($255 \text{ mgChla m}^{-2}$) than those offshore ($105 \text{ mgChla m}^{-2}$). During the November 2002 cruise, mean integrated Chla was $155 \text{ mgChla m}^{-2}$, with no clear onshore-offshore gradient. The lowest Chla values were found during the June 2003 cruise, with mean integrated Chla of 50 mgChla m^{-2} , and again with higher values onshore (72 mgChla m^{-2}) than offshore (30 mgChla m^{-2}).

The depth of the Chla maximum for the hydrographic stations close to shore ranged from 0 to 20 m during the May 2002 cruise, and from 10 to 20 m during the other two cruises. For stations offshore, this maximum had a depth of $\sim 50 \text{ m}$ during the three cruises. Maximum Chla values varied from 11.3 mg m^{-3} in May 2002 to 0.8 mg m^{-3} in November 2002 and June 2003 (fig. 4). The spatial distribution of *in situ* surface Chla for the May 2002 cruise (fig. 5a) showed the highest concentrations in the coastal region south of Cabo Corrientes, in correspondence with the lowest SST, with maximum subsurface values of up to 11 mg m^{-3} just off Cabo Corrientes. During this cruise surface Chla values $>2 \text{ mg m}^{-3}$ occupied the whole coastal region of the study area (fig. 5a). The surface Chla distributions for the November 2002 and June 2003 cruises (fig. 5b, c) were very homogeneous, with slightly higher values in the offshore region in November than in June.

As expected, maximum PP values were often found at subsurface depths (fig. 4, right panels). The vertical distribution of PP for the May 2002 cruise (fig. 4b) showed maximum rates at 15–30 m. During this cruise, the stations close to shore (fig. 4b) showed two PP patterns: those to the north of Cabo Corrientes had maximum rates of $3\text{--}4 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$, while those to the south of Cabo Corrientes had maximum rates at about the same depth, but with lower values of $0.5\text{--}1.4 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$. The vertical distributions of PP for November 2002 and June 2003 (fig. 4d, f) showed a different spatial variability than the one for May 2002. Maximum PP rates ($0.5\text{--}1 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) in November (fig. 4d) were often reached at $\sim 40 \text{ m}$ and occasionally at the surface, whereas in June ($0.5\text{--}3.5 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) they were observed mostly from the sea surface to about 20 m depth (fig. 4f). The vertical distribution of PP for the June 2003 cruise was quite irregular at three locations, with minima and maxima between 10 and 50 m depth; this was also shown by the vertical distribution of the assimilation ratios (figs. 4f, 6c).

The integrated PP values for May 2002 ranged from 106 to $637 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, with a mean value of $361 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. The highest integrated PP values for this cruise were observed in the northern part of the study area, at a coastal station off Puerto Vallarta ($637 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) and just off Cabo Corrientes ($611 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). Like the Chla values, the onshore stations averaged $465 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, while the offshore locations averaged $295 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. The integrated PP values were

crucero de junio de 2003 la TSM se distribuyó en parches con los valores más bajos en las estaciones más costeras (fig. 2c), mostrando la presencia de eventos de surgencia débiles. Las isotermas de 24 y 26°C mostraron una elevación cerca de la costa (fig. 3c). En la costa la termoclina (fig. 3) fue más profunda durante noviembre de 2002 ($\sim 80 \text{ m}$) que durante junio de 2003 (50 m).

Clorofila y productividad primaria

Los perfiles verticales de Cla y PP para los tres cruceros se muestran en la figura 4. Durante el crucero de mayo de 2002, el promedio de Cla integrada para la zona eufótica fue de 180 mgCla m^{-2} . Sin embargo, hubo un gradiente claro con concentraciones medias integradas más altas de Cla (255 mgCla m^{-2}) en las estaciones cercanas a la costa ($<60 \text{ km}$ de la costa) que en las estaciones oceánicas (105 mgCla m^{-2}). Durante el crucero de noviembre de 2002, el promedio integrado de Cla fue 155 mgCla m^{-2} sin ningún gradiente de la costa hacia aguas oceánicas. Las concentraciones más bajas de Cla fueron registradas durante junio de 2003, con un promedio integrado de 50 mgCla m^{-2} , también con mayores valores hacia la costa (72 mgCla m^{-2}) que hacia aguas oceánicas (30 mgCla m^{-2}).

La profundidad del máximo de Cla para las estaciones cerca de la costa tuvo un rango de 0 a 20 m durante el crucero de mayo de 2002, y un rango de 10 a 20 m durante los otros dos cruceros. Para estaciones oceánicas, este máximo estuvo a una profundidad de aproximadamente $\sim 50 \text{ m}$ durante los tres cruceros. Los valores máximos de Cla variaron de 11.3 mg m^{-3} en el crucero de mayo de 2002 a 0.8 mg m^{-3} en noviembre de 2002 y junio de 2003 (fig. 4). La distribución espacial de Cla superficial *in situ* para el crucero de mayo de 2002 (fig. 5a) mostró las más altas concentraciones en la región costera al sur de Cabo Corrientes, correspondiendo con la más baja TSM, con valores máximos subsuperficiales de hasta 11 mg m^{-3} frente a Cabo Corrientes. Durante este crucero los valores superficiales de Cla $>2 \text{ mg m}^{-3}$ ocuparon toda la región costera del área de estudio (fig. 5a). Las distribuciones superficiales de Cla para los cruceros de noviembre de 2002 y junio de 2003 (fig. 5b, c) fueron muy homogéneas, con valores poco mayores en la región oceánica para el crucero de noviembre de 2002 en comparación con el crucero de junio de 2003.

Como se esperaba, los valores máximos de PP a menudo se encontraron a profundidades subsuperficiales (fig. 4). La distribución vertical de la PP para el crucero de mayo de 2002 (fig. 4b) mostró las máximas tasas a 15–30 m. Durante este crucero, las estaciones cercanas a la costa (fig. 4b) mostraron dos patrones de productividad primaria: estaciones en la región al norte de Cabo Corrientes con tasas máximas de 3 a $4 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$, y estaciones al sur de Cabo Corrientes con tasas máximas a la misma profundidad, pero con valores más bajos de PP de 0.5 a $1.4 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$. Las distribuciones verticales de la PP para los cruceros de noviembre de 2002 y junio de 2003 (fig. 4d, f) mostraron una variabilidad espacial diferente que para el

lower for November 2002, with a mean value of $200 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. These values indicated an onshore-offshore gradient for this cruise, varying from $308 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ close to shore to $118 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ offshore. In June 2003 the mean integrated PP was $447 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, and the mean PP varied from $512 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ close to shore to $253 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ offshore. The highest integrated PP ($800 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) for this cruise was recorded in the southernmost portion of the coastal region, and the second highest ($554 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) just off Cabo Corrientes.

The highest assimilation ratios (PP/Chl*a*, fig. 6), up to $10 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$, were estimated for subsurface waters (5–15 m) during the June 2003 cruise (fig. 6c). During the May 2002 cruise (fig. 6a), the maximum values ranged from 0.4 to $1.5 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$, and they were mostly for subsurface waters (~8 m). The lowest assimilation ratios, 0.2– $1.0 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ were estimated for the November 2002 cruise (fig. 6b), and they were mostly for surface waters.

crucero de mayo de 2002. Las tasas máximas de PP (0.5 a $1 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) para noviembre (fig. 4d) fueron a menudo registradas a ~40 m y ocasionalmente en la superficie, mientras que para junio de 2003 (0.5 a $3.5 \text{ mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) fueron observados principalmente de la superficie hasta los 20 m de profundidad (fig. 4f). La distribución vertical de PP para el crucero de junio de 2003 fue bastante irregular en tres estaciones, con mínimos y máximos entre 10 y 50 m de profundidad, patrón que fue también mostrado por las razones de asimilación (figs. 4f, 6c).

Los valores integrados de PP para mayo de 2002 variaron de 106 a $637 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, con una media de $361 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Los valores integrados más altos de PP para este crucero se registraron en la parte norte del área de estudio en una estación costera frente a Puerto Vallarta ($637 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y otra frente a Cabo Corrientes ($611 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). De manera similar que los valores de Chl*a*, las estaciones costeras promediaron 465

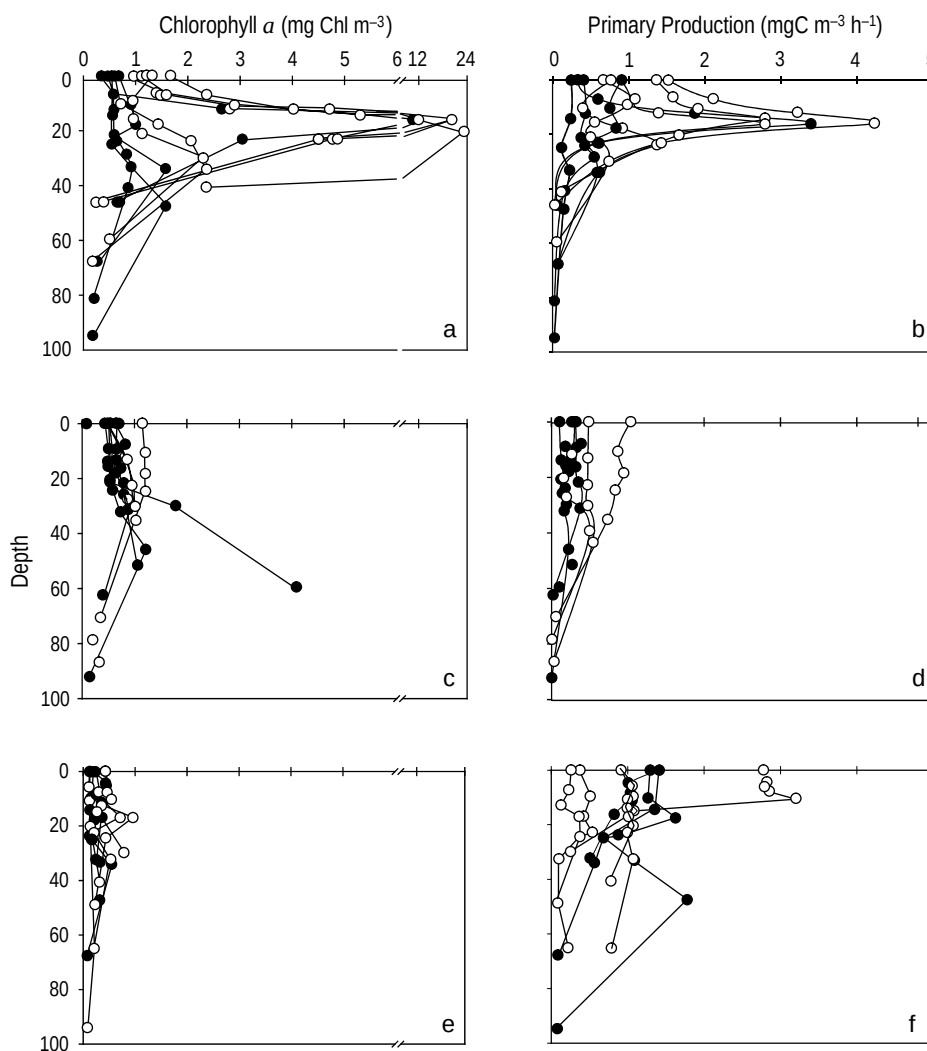


Figure 4. Vertical distribution of chlorophyll *a* (left panels) and primary production (right panels) for incubation hydrostations during (a, b) May 2002, (c, d) November 2002, and (e, f) June 2003. White symbols indicate coastal locations (<60 km) and black symbols offshore stations.

Figura 4. Distribución vertical de clorofila *a* (panel izquierdo) y productividad primaria (panel derecho) para las estaciones de incubación durante (a, b) mayo y (c, d) noviembre de 2002, y (e, f) junio de 2003. Los símbolos claros indican estaciones costeras (< 60 km) y los símbolos oscuros estaciones oceánicas.

Discussion

Thermocline and mixed layer depths are very important for phytoplankton, which depend on irradiance and on the supply of nutrients to perform their two most important physiological functions: photosynthesis and growth. In regions like the ETP where the thermocline is very shallow, the euphotic zone can be nutrient-enriched with a relatively low wind, increasing phytoplankton productivity (Estrada and Blasco 1985). Pennington *et al.* (2006) indicate that in the ETP the depth of the thermocline (nutricline) is controlled by three interrelated processes: a basin-scale east/west thermocline tilt, a basin-scale thermocline shoaling at the gyre margins, and local wind-driven upwelling. In our case, the first two processes are not very relevant because the whole study region is relatively close to the coast. Nevertheless, our results for Cabo Corrientes strongly suggest that local upwelling causes periods of enhanced Chla and PP in the inshore area, relative to the off-shore area. In general, both PP and Chla were two-fold higher at the coastal stations than in the oceanic region. The highest mean PP rates were registered for the coastal region during the spring cruises in May 2002 and June 2003 (465 and 512 mgC m⁻² d⁻¹, respectively), and we argue that this was due to coastal upwelling. It is very likely that the spatial patterns of PP at Cabo Corrientes are, in general, a response to the supply of nutrients from below the thermocline. Unfortunately, nutrient data are not available for the region. A comparison of figures 2 and 5 reveals that the high surface Chla area extends much more than the low temperature area. This may be due to the fact that it takes a few days (~4) for the phytoplankton community to grow after the water is upwelled into the euphotic zone (Lara-Lara *et al.* 1980). As phytoplankton consumes the nutrients and its biomass increases, advection moves the surface water and solar radiation increases its temperature.

Upwelling in this region has previously been reported to occur from March through June, in response to the predominant northwesterly winds (Roden 1972, García-Reyes 2005, Torres-Orozco *et al.* 2005); however, the upwelling index (fig. 7b, c) indicates that it began in January, was relatively intense from March to May, relaxed in June, and was absent from July through December. The May 2002 satellite Chla composite shows strong upwelling to the south of Cabo Corrientes, with high Chla values near the coast (fig. 7a). The May 2002 satellite composite does not match well with the surface Chla measured (fig. 5a). This is due to the different time scale, since the measured data are instantaneous values, while the composite is an average for the whole month. The empty area south of 19° N suggests that there may have been a limited number of good pixels for May 2002, and this could explain the apparent mismatch between the *in situ* surface Chla and the satellite estimate. The satellite derived Chla time series shows that the maximum phytoplankton bloom (fig. 7b, c) occurred in March and April (Chla >0.8 mgChla m⁻³), decreased in May and early June, and disappeared by late June. These time series show a large scattering of data, indicating low correlation between the upwelling index and Chla.

mgC m⁻² d⁻¹, mientras que las estaciones más oceánicas promediaron 295 mgC m⁻² d⁻¹. Los valores integrados de PP fueron más bajos para noviembre de 2002, con un promedio de 200 mgC m⁻² d⁻¹. En el caso de los valores integrados de PP, hubo un gradiente de la costa hacia aguas oceánicas para este crucero, variando de 308 mgC m⁻² d⁻¹ cerca de la costa hasta 118 mgC m⁻² d⁻¹ en las estaciones oceánicas. En junio de 2003 el promedio integrado de PP fue 447 mgC m⁻² d⁻¹. Durante este crucero el promedio de PP varió de 512 mgC m⁻² d⁻¹ cerca de la costa a 253 mgC m⁻² d⁻¹ en estaciones oceánicas. La tasa máxima de PP integrada (800 mgC m⁻² d⁻¹) para este crucero se registró en la región más sureña de la zona costera, y el segundo más alto (554 mgC m⁻² d⁻¹) se registró frente a Cabo Corrientes.

Las razones de asimilación más altas (PP/Cla, fig. 6), de hasta 10 mgC mgCla⁻¹ h⁻¹, se estimaron para las aguas subsuperficiales (5–15 m) durante el crucero de junio de 2003 (fig. 6c); para el crucero de mayo de 2002 (fig. 6a) los valores máximos variaron de 0.4 a 1.5 mgC mgCla⁻¹ h⁻¹, y fueron principalmente para aguas subsuperficiales (~8 m). La razones de asimilación más bajas se estimaron para el crucero de noviembre 2002 (fig. 6b), con un rango de 0.2 a 1.0 mgC mgCla⁻¹ h⁻¹, y fueron principalmente para aguas superficiales.

Discusión

Las profundidades de la termoclina y la capa de mezcla son muy importantes para el fitoplancton, el cual depende de la irradiancia y de la disponibilidad de nutrientes para realizar dos de sus funciones fisiológicas más importantes: fotosíntesis y crecimiento. En regiones como el Pacífico oriental tropical, donde la termoclina es muy superficial, la zona eufótica puede ser enriquecida en nutrientes con vientos de relativa baja intensidad incrementando la productividad del fitoplancton (Estrada y Blasco 1985). Pennington *et al.* (2006) indicaron que en el Pacífico oriental tropical la profundidad de la termoclina (nutriclina) está controlada por tres procesos interrelacionados: una inclinación de la termoclina este/oeste a escala de la cuenca del Pacífico, una reducción de la profundidad de la termoclina a escala de cuenca en los márgenes del giro, y por surgencias ocasionadas por vientos locales. En nuestro caso los dos primeros procesos no son de mayor relevancia debido a que toda nuestra área de estudio está relativamente cerca de la costa. No obstante, los resultados mostrados anteriormente para Cabo Corrientes sugieren fuertemente que las surgencias locales causan periodos de incrementos en la Cla y la PP en el área costera con relación al área oceánica. En general ambas, PP y Cla, fueron dos veces mayores en las estaciones costeras que en la región oceánica. Los promedios más altos de PP fueron registrados para la región costera durante los cruceros de primavera (mayo de 2002 y junio de 2003; 465 y 512 mgC m⁻² d⁻¹, respectivamente), y esto fue debido a las surgencias costeras. Es muy probable que los patrones de distribución espacial de PP en la región de Cabo Corrientes sean, en general, una respuesta al suministro de nutrientes desde abajo de la

A low covariation between the upwelling index and surface Chla (fig. 7) has been reported for other coastal areas (e.g., Lara-Lara *et al.* 1980). Barton (1985) reported a low cross-correlation between the SST and wind velocity series off

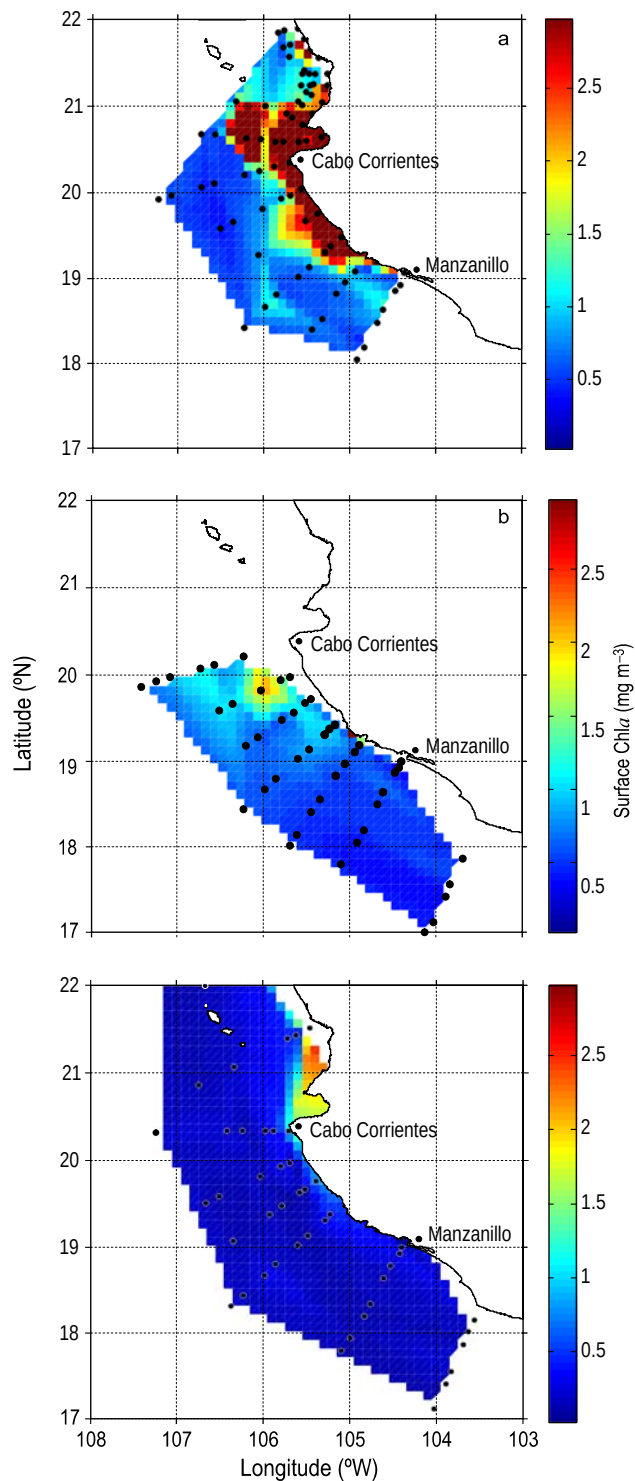


Figure 5. *In situ* surface chlorophyll a during (a) May 2002, (b) November 2002, and (c) June 2003.

Figura 5. Clorofila *a in situ* durante (a) mayo y (b) noviembre de 2002, y (c) junio de 2003.

termoclina. Desafortunadamente no hay datos disponibles de nutrientes para la región. Comparando las figuras 2 y 5 se puede notar que el área de alta Cla superficial se extiende mucho más que el área de temperatura baja. Esto se puede deber a que, generalmente, la comunidad de fitoplancton toma algunos días (~4) en crecer después de que el agua surge a la zona eufótica (Lara-Lara *et al.* 1980). A medida que el fitoplancton consume los nutrientes y su biomasa se incrementa la

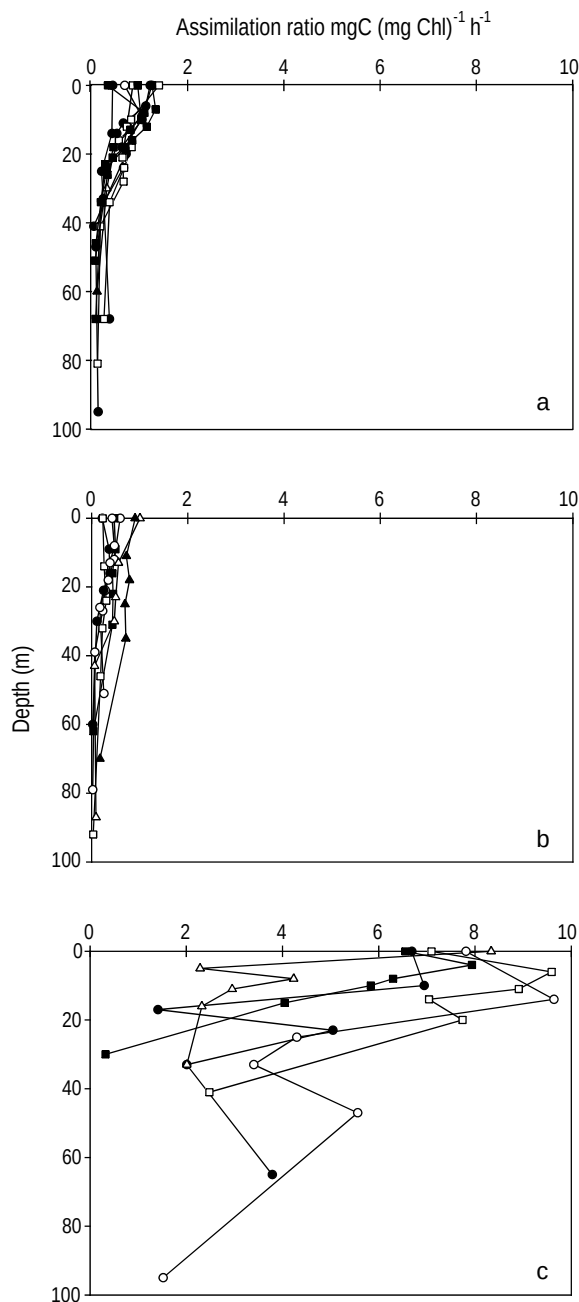


Figure 6. Vertical distribution of the assimilation ratio during (a) May 2002, (b) November 2002, and (c) June 2003. White symbols indicate coastal locations (<60 km) and black symbols offshore stations.

Figura 6. Distribución vertical de la razón de asimilación durante (a) mayo y (b) noviembre de 2002, y (c) junio de 2003. Los símbolos claros indican estaciones costeras (< 60 km) y los símbolos oscuros estaciones oceánicas.

northern Baja California. Álvarez-Borrego (2004) hypothesized that variability of coastal currents could explain part of the upwelling variation and its impact on biological variables, such as Chla, off the Mexican Pacific coast.

The seasonality of Chla_{sat} is supported by our Chla field data. As shown above, in the case of the May 2002 cruise, low-SST and high-Chla waters occurred at the coastal stations (figs. 2a, 5a). The vertical distribution of isotherms for this cruise (fig. 3a) also showed uplifting of the thermocline toward the coast. During May and June, the enrichment of the coastal zone seems to be the result of nutrient inputs from below the euphotic zone as a result of upwelling. On the other hand, the lowest Chla ($<0.2 \text{ mgChla m}^{-3}$), PP ($<200 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$), and assimilation ratios were registered in late autumn (November 2002 cruise). This was probably due to the absence of upwelling winds, coupled with a deeper mixed layer and the strong thermocline. Water column stratification acts as a barrier to nutrient inputs from below the mixed layer (Mann and Lazier 1991).

The spring PP and Chla values for our study area were of similar magnitude as those reported for other productive regions on the Mexican Pacific coast. For example, Zeitzschel (1969) reported PP values of $300\text{--}800 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ for “winter” conditions (northwesterly winds) in the Gulf of California. Owen and Zeitzschel (1970) reported an average annual cycle of $130\text{--}320 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ for the ETP, with maximum PP in spring and a secondary peak in summer. Gaxiola-Castro and Álvarez-Borrego (1986) reported productivity rates for the entrance to the Gulf of California and for January, ranging from 190 to $1400 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Also, the spring PP rates are comparable to those reported for other regions such as the Gulf of Tehuantepec (Robles-Jarero and Lara-Lara 1993, Fiedler 1994, Lara-Lara and Bazán-Guzmán 2005, Fiedler and Talley 2006, López-Calderón *et al.* 2006, Pennington *et al.* 2006), and the California Current System (Aguirre-Hernández *et al.* 2004, Martínez-Gaxiola *et al.* 2007). According to satellite ocean colour imagery, the upwelling season in the Gulf of California lasts from November of one year to June of the following year (Santamaría-del-Ángel *et al.* 1994), and in the Gulf of Tehuantepec it lasts from October through April (Lluch-Cota *et al.* 1997), compared to January through June in our study area.

At the end of the upwelling season, during the June 2003 cruise, the SST and surface Chla distributions showed weak upwelling. Nevertheless, for this cruise, the PP and phytoplankton assimilation ratios of the coastal stations were the highest of our data set. It is interesting to note the differences in the values of the assimilation ratios when the May 2002 and June 2003 values are compared. In May we registered low assimilation ratios (up to $1.5 \text{ mgC mgChla}^{-1} \text{ h}^{-1}$). This may indicate that the phytoplankton cells were exposed to a large irradiance gradient during relatively intense upwelling, and were conditioned to a low irradiance average. This in turn may have caused increments in the Chla concentration per cell that resulted in low assimilation ratios, as has been reported

advección mueve el agua superficial y la temperatura de ésta se ve incrementada por la radiación solar.

La ocurrencia de surgencias en esta región ha sido previamente reportada para marzo-junio, en respuesta a los vientos predominantes del noroeste (Rodén 1972, García-Reyes 2005, Torres-Orozco *et al.* 2005), pero el índice de surgencias (fig. 7b, c) indica que éstas iniciaron en enero, fueron relativamente intensas de marzo a mayo, se relajaron en junio, con un periodo sin surgencias de julio a diciembre. La Cla satelital de mayo de 2002 mostró una surgencia intensa al sur de Cabo Corrientes, con valores altos de Cla cerca de la costa (fig. 7a). Esta Cla satelital de mayo de 2002 no fue similar a los valores de Cla superficial medidos (fig. 5a). Esto se debe a que las escalas temporales fueron diferentes: los datos medidos son valores instantáneos, mientras que la composición satelital es un promedio mensual. El área vacía al sur de 19° N en la imagen de satélite sugiere que posiblemente hubo un número limitado de píxeles útiles para mayo de 2002, debido a la nubosidad, y esto puede explicar la diferencia entre la Cla superficial *in situ* y la estimación satelital. La serie de tiempo de Cla satelital muestra que el florecimiento máximo de fitoplancton (fig. 7b, c) ocurrió en marzo-abril con valores de Cla $>0.8 \text{ mgCla m}^{-3}$, decreció durante mayo y principios de junio, y desapareció a finales de junio. Estas series de tiempo mostraron una gran dispersión de los datos, lo que indica una correlación baja entre el índice de surgencia y la Cla.

La covariación baja entre el índice de surgencia y la Cla superficial (fig. 7) ha sido reportada para otras áreas costeras (e.g., Lara-Lara *et al.* 1980). Barton (1985) reportó una baja correlación cruzada entre las series de temperatura superficial del mar y velocidad del viento frente a Baja California. Álvarez-Borrego (2004) hipotetizó que la variabilidad de las corrientes costeras podría explicar parte de la variación de la surgencia y su impacto en variables biológicas, tales como la Cla, frente a las costas del Pacífico mexicano.

La estacionalidad de la Cla satelital es apoyada por nuestros datos de Cla de campo. Como se muestra arriba, en el caso del crucero de mayo de 2002 hubo valores bajos de TSM y valores altos de Cla en las aguas de estaciones costeras (figs. 2a, 5a), y la distribución vertical de las isothermas para ese mismo crucero (fig. 3a) también mostraron una elevación de la termoclina hacia la costa. Durante mayo y junio el enriquecimiento de la zona costera parece ser el resultado del suministro de nutrientes desde por debajo de la zona eufótica como resultado de la surgencia. Por otro lado, durante finales de otoño (crucero de noviembre de 2002) se registraron los valores más bajos de Cla ($<0.2 \text{ mgCla m}^{-3}$), PP ($<200 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y razones de asimilación. Posiblemente esto se debió a la ausencia de vientos que causen surgencia, aunada a una capa de mezcla profunda y una termoclina fuerte. La estratificación de la columna de agua actúa como una barrera a los flujos de nutrientes desde abajo de la capa de mezcla (Mann y Lazier 1991).

Los valores de primavera de Cla y PP para nuestra área de estudio fueron de magnitud similar a los valores reportados

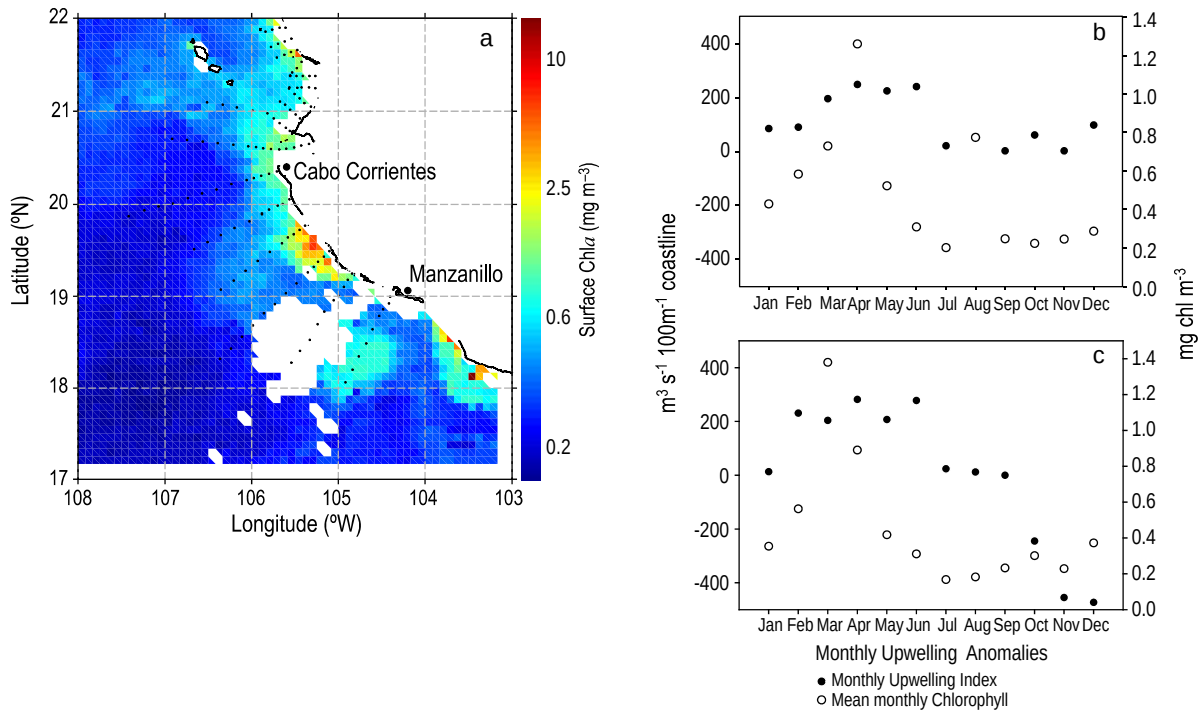


Figure 7. SeaWiFS satellite chlorophyll a composite for May 2002 (left panel), and monthly means of upwelling index and satellite chlorophyll a for the whole study area (right panels).

Figura 7. Imagen compuesta del SeaWiFS de clorofila a para mayo de 2002 (panel izquierdo), y promedios mensuales del índice de surgencias y clorofila satelital para toda el área de estudio (paneles derechos).

previously for other regions (Garret 1997, Toon *et al.* 2000). On the contrary, at the end of the upwelling period, the water column starts to stratify, the productivity per cell in surface and subsurface waters increases in response to the previous inputs of nutrients, and the cells adapt to higher average irradiance; thus, higher assimilation ratios are reached (Garret 1997, Mann and Lazier 1991, Garret and Marra 2002). The irregular vertical distribution of PP and assimilation ratios for some stations of the June 2003 cruise (figs. 4f, 6c) may be due to a patchy distribution of stratification, with turbulence and advection causing water parcels with phytoplankton communities conditioned to different irradiance regimes. Another factor for the difference between the May 2002 and June 2003 assimilation ratios could be the grazers (macro- and microzooplankton), which may have a very strong coupling with the phytoplankton. The role of the grazers is to limit the phytoplankton biomass, therefore reducing Chl a, even though production rates are maintained high (Smith *et al.* 1996, Basterretxea and Aristegui 2000), possibly due to nutrient recycling. This could be the case for the June 2003 cruise, when the maximum assimilation ratios were registered (up to $10 \text{ mgC mgChl a}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Letelier *et al.* (1996) reported phytoplankton assimilation ratios for station Aloha ($22^{\circ}45' \text{ N}$, $158^{\circ}00' \text{ W}$) and for the period 1988–1992, and found that they were consistently low during the first two years but increased during 1991–1992. These authors provided the following two non-exclusive hypothesis to explain the increase in assimilation ratio values

para otras regiones productivas en la costa del Pacífico mexicano. Por ejemplo, Zeitzschel (1969) reportó valores de PP para condiciones de invierno en el Golfo de California de 300 a $800 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$; Owen y Zeitzschel (1970) reportaron un ciclo anual medio para el Pacífico tropical oriental de 130 a $320 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, con valores máximos de PP en primavera y un pico secundario en verano; Gaxiola-Castro y Álvarez-Borrego (1986) reportaron tasas de productividad para la entrada del Golfo de California en enero, con un rango de 190 a $1400 \text{ mgC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. También las tasas de PP para primavera son comparables a las reportadas para otras regiones tales como el Golfo de Tehuantepec (Robles-Jarero y Lara-Lara 1993, Fiedler 1994, Lara-Lara y Bazán Guzmán 2005, Fiedler y Talley 2006, López-Calderón *et al.* 2006, Pennington *et al.* 2006), y el sistema de la Corriente de California (Aguirre-Hernández *et al.* 2004, Martínez-Gaxiola *et al.* 2007). Con base en imágenes satelitales del color del océano, la temporada de surgencias en el Golfo de California dura de noviembre a junio del siguiente año (Santamaría-del-Ángel *et al.* 1994), mientras que en el Golfo de Tehuantepec dura de octubre a abril (Lluch-Cota *et al.* 1997), en comparación con nuestra área de estudio donde esta ocurre de enero a junio.

Al final de la estación de surgencias, durante el crucero de junio de 2003, las distribuciones de TSM y la Cla superficial mostraron una surgencia débil. Sin embargo, para este crucero las tasas de PP y las razones de asimilación de fitoplancton en las estaciones costeras fueron las más altas del periodo de

in the absence of an enhancement of inorganic nutrient fluxes from below the euphotic zone: (1) high assimilation ratios are due to a reduction in the frequency of mixing events, and (2) the increase in assimilation ratios is caused by an ecosystem shift from nitrogen to phosphorus limitation due to the enhancement of nitrogen fixation. As nitrogen fixation is unlikely to be occurring in this coastal upwelling zone, since it is a process that usually occurs in oligotrophic waters of the open ocean (Karl *et al.* 1997), only the first hypothesis of Letelier *et al.* (1996) could be applied to our June 2003 data, but more data are needed to test it.

We have shown that the region off Cabo Corrientes exhibits significant seasonality (hydrography, phytoplankton biomass, and productivity rates). This agrees with Pennington *et al.* (2006), who stated that seasonal cycles are weak over much of the open-ocean ETP, but that several eutrophic coastal areas do exhibit substantial seasonality. Undoubtedly, this is a response to the physical and chemical environmental variability of the study area caused by upwelling that enhances the nutrient supply rates to maintain high levels of PP, above those of oligotrophic waters in tropical regions.

In summary, the region off Cabo Corrientes shows strong seasonal hydrographic changes, which are reflected in the phytoplankton biomass and PP rates. Based on *in situ* and satellite data, we identified three periods: first, the intense upwelling period (spring), which presented relatively high phytoplankton biomass and production rates; second, the upwelling relaxation period (late spring-early summer), when maximum PP values were recorded; and third, the summer-fall period, with a deep mixed layer capping a strong thermocline and with minimum Chl *a* and PP values. These environmental periods were more evident at the coastal stations (<60 km from the coast). In general, phytoplankton biomass and production rates at the coastal locations were up to two times higher than those of the off-shore stations. The high PP values observed for the coastal locations off Cabo Corrientes allow us to conclude that this is an area of high fertility during spring, similar to other rich regions in the cool Pacific Ocean off Mexico.

Acknowledgements

This study was supported by the Mexican Council for Science and Technology (CONACYT) through grants G34601-S, SEP-2003-C02-42941/A-1, and SEP-2004-C01-45813/A1, as well as through the regular CICESE budget and a scholarship to the first author. We acknowledge the efforts of G Alcalá, E Beier, J Farber, J Gómez, A Olivos, and R Sosa in forming the PROCOMEX research group, of which this paper is a product. We also acknowledge the assistance of V Godínez and J García in the hydrographic data processing, and E Aguirre-Hernández and ME de la Cruz-Orozco in the field and laboratory analyses.

References

Aguirre-Hernández E, Gaxiola-Castro G, Nájera-Martínez S, Baumgartner T, Kahru M, Mitchell GB. 2004. Phytoplankton

estudio. Es interesante notar las diferencias en los valores de las razones de asimilación cuando se comparan los datos de mayo de 2002 y junio de 2003. Durante mayo se registraron bajas razones de asimilación (hasta $1.5 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Esto puede indicar que las células del fitoplancton estuvieron expuestas a un gradiente amplio de irradiancia durante surgencias relativamente intensas, y estaban acondicionadas a promedios bajos de irradiancia. Esto pudo haber causado incrementos en la concentración de Chl *a* por célula que resultaron en bajas razones de asimilación, como ha sido reportado previamente para otras regiones (Garret 1997, Toon *et al.* 2000). Por el contrario, al final del periodo de surgencia la columna de agua empieza a estratificarse, la productividad por célula en aguas superficiales y subsuperficiales se incrementa como respuesta al suminsitro previo de nutrientes y las células se acondicionan a promedios altos de irradiancia, alcanzándose por lo tanto altas razones de asimilación (Garret 1997, Mann y Lazier 1991, Garret y Marra 2002). La distribución vertical irregular de PP y las razones de asimilación para algunas estaciones del crucero de junio de 2003 (figs. 4f, 6c) pueden deberse a una distribución en parches de la estratificación, causando que la turbulencia y la advección de parcelas de agua con las comunidades del fitoplancton se acondicionen a diferentes regímenes de irradiancia. Otro factor para explicar las diferencias entre las razones de asimilación entre mayo de 2002 y junio de 2003 puede ser el pastoreo (por macro y microzooplancton), el cual puede tener un fuerte acoplamiento con el fitoplancton. El papel de los pastoreadores es limitar la biomasa del fitoplancton, reduciendo por ende la Chl *a*, a pesar de que las tasas de fotosíntesis se mantengan altas, posiblemente debido a reciclamiento de nutrientes (Smith *et al.* 1996, Basterretxea y Aristegui 2000). Este podría ser el caso para el crucero de junio de 2003, cuando se registraron las máximas razones de asimilación (hasta $10 \text{ mgC mgChl}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Letelier *et al.* (1996) reportaron razones de asimilación para el fitoplancton de la estación Aloha ($22^{\circ}45' \text{ N}$, $158^{\circ}00' \text{ O}$) para el periodo 1988–1992, y encontraron que las razones de asimilación fueron consistentemente bajas durante los dos primeros años pero se incrementaron durante 1991–1992. Estos autores plantearon dos hipótesis no excluyentes para explicar el incremento de los valores de las razones de asimilación en ausencia de un incremento en los flujos de nutrientes inorgánicos desde abajo de la zona eufótica: (1) que las altas razones de asimilación se deben a una reducción en la frecuencia de eventos de mezcla, y (2) que el incremento de las razones de asimilación es causado por un cambio en el ecosistema, de ser limitado por nitrógeno a ser limitado por fósforo, debido a un incremento en la fijación de nitrógeno. Sin embargo, la fijación de nitrógeno es improbable en esta zona de surgencia costera, ya que es un proceso que generalmente ocurre en el océano abierto en aguas oligotróficas (Karl *et al.* 1997). Así, únicamente la primera hipótesis de Letelier *et al.* (1996) podría ser aplicada a nuestros datos de junio de 2003, pero se requieren más datos para probarla.

Se ha mostrado que la región frente a Cabo Corrientes muestra una estacionalidad significativa en cuanto a

- absorption, photosynthetic parameters, and primary production off Baja California: Summer and autumn 1998. *Deep-Sea Res. II* 51: 799–816.
- Álvarez-Borrego S. 2004. Nutrient and phytoplankton dynamics in a coastal lagoon strongly affected by coastal upwelling. *Cienc. Mar.* 30: 1–19.
- Barton ED. 1985. Low-frequency variability of currents and temperatures on the Pacific continental shelf off northern Baja California, 1978 to 1979. *Cont. Shelf Res.* 4: 425–443.
- Basterretxea G, Arístegui J. 2000. Mesoscale variability in phytoplankton biomass distribution and photosynthetic parameters in the Canary-NW African coastal transition zone. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 197: 24–40.
- Estrada M, Blasco D. 1985. Phytoplankton assemblages in coastal upwelling areas. In: *Simposio Internacional sobre las Áreas de Afloramiento más Importantes del Oeste Africano (Cabo Blanco y Benguela)*. Instituto de Investigación Pesquera, Barcelona, pp. 379–402.
- Fiedler PC. 1984. Satellite observations off the 1982–1983 El Niño along the US Pacific coast. *Science* 224: 1251–1254.
- Fiedler PC. 1994. Seasonal and interannual variability of coastal zone color scanner phytoplankton pigments and winds in the eastern tropical Pacific. *J. Geophys. Res.* 99: 18371–18384.
- Fiedler PC, Talley LD. 2006. Hydrography of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.* 69: 143–180.
- García-Reyes M. 2005. Procesos físicos que controlan la variabilidad estacional de la temperatura superficial del mar y de la concentración de clorofila en la entrada al Golfo de California. Dissertation, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 78 pp.
- Garret AE. 1997. Physics to fish: Interactions between physics and biology on a variety of scales. *Oceanography* 10: 128–131.
- Garret AE, Marra J. 2002. Effects of upper ocean physical processes (turbulence advection and air-sea interaction) on oceanic primary production. In: Robinson AR, McCarty JJ, Rothschild BJ (eds.), *The Sea*. 12. John Wiley & Sons, New York, pp. 19–49.
- Gaxiola-Castro G, Álvarez-Borrego S. 1986. Primary productivity of the Mexican Pacific. *Cienc. Mar.* 12: 26–33.
- Holm Hansen OC, Lorensen CJ, Holmes RW, Strickland JDH. 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. *J. Cons. Int. Explor. Mer* 30: 3–15.
- Holmes WR. 1970. The Secchi disk in turbid coastal waters. *Limnol. Oceanogr.* 15: 688–694.
- Karl D, Letelier R, Tupas L, Dore J, Christian J, Hebel D. 1997. The role of nitrogen fixation in biogeochemical cycling in the subtropical North Pacific Ocean. *Nature* 388: 533–538.
- Lara-Lara JR, Bazán-Guzmán C. 2005. Distribution of chlorophyll and primary production by size classes along the Mexican Pacific coast. *Cienc. Mar.* 31: 11–21.
- Lara-Lara JR, Álvarez-Borrego S, Lawrence FS. 1980. Variability and tidal exchange of ecological properties in a coastal lagoon. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 11: 613–637.
- Lavín MF, Beier E, Gómez-Valdés J, Godínez VM, García J. 2006. On the summer poleward coastal current off SW México. *Geophys. Res. Lett.* 33, L02601, doi: 10.1029/2005gl024686.
- Letelier RM, Dore JE, Winn CD, Karl DM. 1996. Seasonal and interannual variations in photosynthetic carbon assimilation at station. *Deep-Sea Res. II* 43: 467–490.
- Lluch-Cota SE, Álvarez-Borrego S, Santamaría-del-Ángel E, Müller-Karger FE, Hernández-Vázquez S. 1997. The Gulf of Tehuantepec and adjacent areas: Spatial and temporal variation of satellite-derived photosynthetic pigments. *Cienc. Mar.* 23: 329–340.
- hidrografía, biomasa de fitoplancton y tasas de productividad. Esto concuerda con el comentario de Pennington *et al.* (2006) en el sentido de que los ciclos estacionales son débiles en la mayor parte del océano abierto del Pacífico oriental tropical, pero que varias áreas eutróficas costeras exhiben una estacionalidad substancial. Indudablemente, ésta es una respuesta a la variabilidad ambiental física y química del área de estudio causada por las surgencias que propician mayores tasas de suministro de nutrientes para mantener niveles altos de producción primaria, por arriba de las aguas oligotróficas de las regiones tropicales.
- Podemos resumir que la región de Cabo Corrientes muestra cambios hidrográficos estacionales fuertes que son reflejados en la biomasa del fitoplancton y en las tasas de PP. Por medio de datos *in situ* y satelitales identificamos tres periodos: uno de surgencia intensa (primavera), que presentó tasas de producción y biomasa de fitoplancton relativamente altas; otro, de relajamiento de la surgencia (finales de primavera-principios de verano), cuando se midieron las tasas máximas de PP; y un tercero, el periodo verano-otoño, con una capa de mezcla profunda y una termoclina fuerte con valores mínimos de *Cla* y PP. Estos periodos ambientales fueron más evidentes en las estaciones costeras (<60 km de la costa). En general, la biomasa fitoplanctónica y las tasas de producción de las estaciones costeras presentaron valores hasta dos veces mayores que los de las estaciones oceánicas. Los valores altos de PP observados para las estaciones costeras frente a Cabo Corrientes nos permiten concluir que ésta es un área de fertilidad alta durante primavera, similar a otras regiones ricas en el Océano Pacífico frente a México.

Agradecimientos

Este trabajo fue apoyado por el CONACYT (México) a través de los contratos G34601-S, SEP-2003-C02-42941/A-1 y SEP-2004-C01-45813/A1, y por medio de una beca a DCLP, y por el presupuesto regular del CICESE. También reconocemos los esfuerzos de G Alcalá, E Beier, J Farber, J Gómez, A Olivos y R Sosa en la formación del grupo de investigación PROCOMEX, del cual forma parte este trabajo. Agradecemos también el apoyo de V Godínez y J García por el procesamiento de datos hidrográficos, y a E Aguirre-Hernández y ME de la Cruz-Orozco por el apoyo de campo y análisis de laboratorio.

- López-Calderón J, Manzo-Monroy H, Santamaría-del-Ángel E, Castro R, González-Silvera A, Millán-Núñez R. 2006. Mesoscale variability of the Mexican Tropical Pacific using TOPEX and SeaWiFS data. *Cienc. Mar.* 32: 539–549.
- Mann KH, Lazier JRN. 1991. *Dynamics of Marine Ecosystems: Biological-physical Interactions in the Oceans*. Blackwell Scientific Publications, Boston.
- Martínez-Gaxiola MD, Sosa-Ávalos R, Gaxiola-Castro G. 2007. Producción de carbono orgánico en los mares mexicanos (1998–2005). In: Hernández de la Torre B, Gaxiola-Castro G

- (eds.), *Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México*. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT y Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, pp. 251–266.
- Owen RW, Zeitzschel B. 1970. Phytoplankton production. Seasonal change in the oceanic eastern tropical Pacific. *Mar. Biol.* 7: 32–36.
- Parsons TR, Yoshiaki M, Lalli-Carol M. 1984. *A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis*. Pergamon Press Oxford.
- Pennington TJ, Mahoney KL, Kuwahara VS, Kolber DD, Calienes R, Chávez FP. 2006. Primary production in the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.* 69: 285–317.
- Robles-Jarero EG, Lara-Lara JR. 1993. Phytoplankton biomass and primary productivity by size classes in the Gulf of Tehuantepec, México. *J. Plankton Res.* 15: 1341–1359.
- Roden G. 1972. Thermohaline structure and baroclinic flow across the Gulf of California entrance and in the Revillagigedo Islands region. *J. Phys. Oceanogr.* 2: 177–183.
- Santamaría-del-Ángel E, Álvarez-Borrego S, Müller-Karger FE. 1994. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.* 99(C4): 7411–7421.
- Smith CL, Richards KJ, Fasham MJR. 1996. The impact of mesoscale eddies on plankton dynamics in the upper ocean. *Deep-Sea Res.* I 43: 1807–1832.
- Steemann Nielsen E. 1952. The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea. *J. Cons. Int. Explor. Mer* 8: 117–140.
- Stevenson MR. 1970. On the physical and biological oceanography near the entrance to the Gulf of California, October 1966–August 1967. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.* 4: 389–504.
- Toon RK, Lohrenz SE, Rathbun CE, Wood AM, Arnone RA, Jones BH, Kindle JC, Weidemann AD. 2000. Photosynthesis-irradiance and community structure associated with coastal filaments and adjacent waters in the northern Arabian Sea. *Deep-Sea Res.* II 47: 1249–1277.
- Torres-Orozco E, Trasviña A, Muhlia-Melo A, Ortega-García S. 2005. Mesoscale dynamics and yellowfin tuna catches in the Mexican Pacific. *Cienc. Mar.* 31: 671–683.
- Venrick EL, Hayward TL. 1984. Determining chlorophyll on the 1984 CalCOFI surveys. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* XXV: 74–80.
- Wyrtki K. 1965. Surface currents of the eastern equatorial Pacific Ocean. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.* IX: 269–304.
- Yentsch CS, Menzel DI. 1963. A method for the determination of phytoplankton, chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.* I 10: 221–231.
- Zamudio L, Hurlburt HE, Metzger JE, Tilburg CE. 2007. Tropical wave-induced oceanic eddies at Cabo Corrientes and the María Islands, Mexico. *J. Geophys. Res.* 112(C05048), doi: 10.1029/2006jc004018.
- Zeitzschel B. 1969. Primary productivity in the Gulf of California. *Mar. Biol.* 3: 201–207.

*Recibido en enero de 2009;
aceptado en mayo de 2009.*