

## Effect of the oxygen minimum zone on the second chlorophyll maximum in the Eastern Tropical Pacific off Mexico

## Efecto de la zona del mínimo de oxígeno en el segundo máximo de clorofila en el Pacífico Oriental Tropical Mexicano

J Cepeda-Morales<sup>1\*</sup>, E Beier<sup>2</sup>, G Gaxiola-Castro<sup>1</sup>, MF Lavín<sup>1</sup>, VM Godínez<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), Km 107 carretera Tijuana-Ensenada, Zona Playitas, Ensenada CP 22860, Baja California, México. \*E-mail: jcepeda@cicese.mx

<sup>2</sup> Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), Unidad La Paz, Miraflores No. 334 e/Mulegé y La Paz, La Paz CP 23050, Baja California Sur, México.

<sup>3</sup> Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Km 103 carretera Tijuana-Ensenada, Ensenada CP 22860, Baja California, México.

### Abstract

Field data collected during June 2005 were used to determine the relationship between the second fluorescence maximum (FMax), the top of the oxygen minimum zone (OMZ), and physical processes (coastal currents, eddies, and upwelling) in the northern region of the Eastern Tropical Pacific off Mexico (ETPM). A recurrent second FMax was observed in the ETPM, which was formed only when the upper limit of the OMZ ( $9.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) overlapped with the 1% downwelling blue irradiance depth ( $E_{d490}$ ). The presence of the second FMax increased the total integrated water column chlorophyll from 20% to 40%. The second FMax was absent from areas where oxygenated California Current Water (CCW) deepened the upper limit of the OMZ below 1%  $E_{d490}$ . The poleward Mexican Coastal Current carried less oxygenated Subtropical Subsurface Water into the area, and enabled the formation of the second FMax. The variability of the second FMax driven by mesoscale physical processes was related to coastal upwelling and cyclonic eddies only in areas not influenced by CCW.

*Key words:* chlorophyll fluorescence, oxygen minimum zone, Eastern Tropical North Pacific, Mexican Coastal Current, eddies, euphotic zone

### Resumen

A partir de datos de campo obtenidos durante junio de 2005 se investigó la relación entre el segundo máximo de fluorescencia (FMax), el límite superior de la zona del mínimo de oxígeno (ZMO) y algunos procesos físicos (corrientes costeras, remolinos y surgencia) presentes en la región norte del Pacífico Oriental Tropical Mexicano (POTM). Se presentó un segundo FMax en el POTM, el cual se formó sólo cuando el límite superior de la ZMO ( $9.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) se superpuso con la profundidad del 1% de la banda azul de la irradiancia descendente ( $E_{d490}$ ). La presencia del segundo máximo incrementó de 20% a 40% el valor total de la clorofila integrada en la columna de agua. El segundo FMax estuvo ausente en áreas donde agua con mayor oxígeno disuelta transportada por la Corriente de California hizo más profundo el límite superior de la ZMO por debajo del 1% de la  $E_{d490}$ . La Corriente Costera Mexicana transportó Agua Subsuperficial Subtropical con menor concentración de oxígeno, haciendo posible la formación del segundo FMax en su zona de influencia. La variabilidad del segundo FMax debida a procesos físicos de mesoescala estuvo relacionada con la incidencia de surgencias costeras y con remolinos ciclónicos fuera de la influencia del agua de la Corriente de California.

*Palabras clave:* fluorescencia de clorofila, zona del mínimo de oxígeno, Pacífico nororiental tropical, Corriente Costera Mexicana, remolinos, zona eufótica.

### Introduction

The confluence of at least two hydrographic conditions occurs in the northern transitional region of the Eastern Tropical Pacific off Mexico (ETPM), originated by water from the California Current (Kessler 2006) and from tropical regions (Fiedler and Talley 2006, Kessler 2006, Lavín *et al.* 2006). Because of this confluence, autotrophic communities can be found under very different ecological conditions. In addition,

### Introducción

La región de transición norte del Pacífico Oriental Tropical Mexicano (POTM) es donde concurren al menos dos condiciones hidrográficas, originadas por agua de la Corriente de California (Kessler 2006) y agua de origen tropical (Lavín *et al.* 2006). Como resultado de esta confluencia, la comunidad autotrófica experimenta condiciones ecológicas muy diferentes. Además, dentro de los primeros 150 m de profundidad del

two important features have been observed in the upper 150 m of the ETPM: the presence of a second chlorophyll fluorescence maximum and the upper limit of the oxygen minimum zone (OMZ). The variability of these features and its relationship with dynamic features remain poorly understood.

Though the role of the nutricline-pycnocline in the formation of the subsurface chlorophyll maximum has been studied extensively (Venrick *et al.* 1973, Letelier *et al.* 2004, Huisman *et al.* 2006), the development of a second chlorophyll maximum in low-oxygen ( $\leq 20.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) regions like the ETPM is less well known. Goericke *et al.* (2000) have shown that in some areas of the Arabian Sea and the ETPM, the vertical distribution of chlorophyll fluorescence (FChl) presents two maxima. The first fluorescence maximum (FMax) was associated with the nutricline-pycnocline, while the second FMax was observed near the bottom of the euphotic zone and below (but close to) the top of the OMZ.

The secondary FMax, in both the ETPM and Arabian Sea, is caused by a population dominated by the autotrophic cyanobacterium *Prochlorococcus*. At the depth where the secondary FMax occurs, this cyanobacterium is a low-light-adapted ecotype (Johnson *et al.* 1999, Goericke *et al.* 2000). Its widespread distribution in all oceans makes it one of the most important groups of the autotrophic communities (Partensky *et al.* 1999, Bouman *et al.* 2006, Johnson *et al.* 2006), and it is also the numerically dominant phytoplankton in tropical and subtropical oceans (Partensky *et al.* 1999). It has been estimated that it can account for an important fraction of the oceanic new primary production ( $\sim 50\%$ ; Johnson *et al.* 2006). In the ETPM, Almazán-Becerril and García-Mendoza (2008) showed that off Cabo Corrientes the contribution of *Prochlorococcus* to total chlorophyll at  $\sim 80$  m depth was  $\sim 90\%$ , at depths close to the upper limit of the OMZ. Its vertical distribution is recorded throughout the euphotic zone and it can be found as deep as 200 m (Partensky *et al.* 1999, Johnson *et al.* 2006). In addition to its adaptation to low irradiance levels ( $< 100 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; Moore and Chisholm 1999, Moore *et al.* 2002, Johnson *et al.* 2006), *Prochlorococcus* has been able to adapt to  $\text{NO}_3^-$  and  $\text{NO}_2^-$  uptake (Moore *et al.* 2002, Casey *et al.* 2007).

The OMZ is a layer that has an important influence on the distribution of both pelagic and benthic organisms (Morrison *et al.* 1999, Codispoti *et al.* 2001, Escribano *et al.* 2004, Helly and Levin 2004, Karstensen *et al.* 2008); however, there is no unique dissolved-oxygen threshold value that defines the upper limit of the OMZ. The values used range from as low as  $4.5 \mu\text{mol kg}^{-1}$  ( $\sim 0.1 \text{ ml L}^{-1}$ ), where denitrification occurs, to  $45.0$  or even  $90.0 \mu\text{mol kg}^{-1}$  ( $\sim 1.0$  and  $2.0 \text{ ml L}^{-1}$ , respectively), where certain marine animals are stressed (Kamykowski and Zentara 1990, Helly and Levin 2004, Karstensen *et al.* 2008). Recent studies on productive eastern boundary areas have shown that the upper limit of the OMZ presents a shoaling trend (Keeling and Garcia 2002, Bograd *et al.* 2008). Another important feature of the OMZ regions is that as the denitrification process occurs, it enhances the formation of greenhouse

POTM se han observado dos importantes características: la presencia de un segundo máximo de fluorescencia debida a la clorofila (FChl), y la profundidad somera del límite superior de la zona del mínimo de oxígeno (ZMO). Hasta ahora no se ha comprendido bien la variabilidad espacio-temporal de estas características y su relación con aspectos dinámicos.

Se ha estudiado ampliamente la función de la posición de la nutriclina-picnoclina en la formación del máximo subsuperficial de clorofila (Venrick *et al.* 1973, Letelier *et al.* 2004, Huisman *et al.* 2006). Sin embargo, son menos conocidos los procesos de formación de un segundo máximo de clorofila en regiones como el POTM, con bajo contenido de oxígeno disuelto ( $\leq 20.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ). Goericke *et al.* (2000) mostraron la presencia de dos máximos en la distribución vertical de FChl en el Mar de Arabia y en el POTM. El primer máximo de fluorescencia (FMax) estuvo asociado con la posición en la columna de agua de la nutriclina-picnoclina, mientras que el segundo FMax se observó cerca de la base de la zona eufótica y por debajo (pero cerca) del límite superior de la ZMO.

El segundo FMax es causado por una población dominada por la cianobacteria autotrófica *Prochlorococcus*, como un ecotipo acondicionado a baja irradiancia (Johnson *et al.* 1999, Goericke *et al.* 2000). La amplia distribución de *Prochlorococcus* en todos los océanos lo hace uno de los grupos más importantes en las comunidades autotróficas (Partensky *et al.* 1999, Bouman *et al.* 2006, Johnson *et al.* 2006), además de ser el organismo dominante en los océanos tropicales y subtropicales (Partensky *et al.* 1999). Estos organismos pueden contribuir con una fracción importante de la producción primaria nueva de los océanos ( $\sim 50\%$ ; Johnson *et al.* 2006). En el POTM, Almazán-Becerril y García-Mendoza (2008) mostraron que frente a Cabo Corrientes la contribución de *Prochlorococcus* a la clorofila total fue  $\sim 90\%$  a una profundidad ( $\sim 80$  m) cercana al límite superior de la ZMO. La distribución vertical de *Prochlorococcus* comprende toda la zona eufótica, y puede ser encontrado hasta 200 m de profundidad (Partensky *et al.* 1999, Johnson *et al.* 2006). Además de su adaptación a baja irradiancia ( $< 100 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; Moore y Chisholm 1999, Moore *et al.* 2002, Johnson *et al.* 2006) *Prochlorococcus* incorpora indistintamente  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NO}_2^-$  (Moore *et al.* 2002, Casey *et al.* 2007).

La ZMO es una franja del océano con gran influencia en la distribución de organismos pelágicos y bentónicos (Morrison *et al.* 1999, Codispoti *et al.* 2001, Escribano *et al.* 2004, Helly y Levin 2004, Karstensen *et al.* 2008); sin embargo, no hay un valor único de oxígeno disuelto empleado como referencia para definir sus límites. Para ello se han utilizado valores tan bajos como  $4.5 \mu\text{mol kg}^{-1}$  ( $\sim 0.1 \text{ ml L}^{-1}$ ) en zonas donde ocurre desnitrificación, hasta  $45.0 \mu\text{mol kg}^{-1}$  e incluso  $90.0 \mu\text{mol kg}^{-1}$  ( $\sim 1.0$  y  $2.0 \text{ ml L}^{-1}$  respectivamente) donde algunos animales marinos resultan estresados (Kamykowski y Zentara 1990, Helly y Levin 2004, Karstensen *et al.* 2008). Se ha demostrado que en áreas productivas de los márgenes orientales de los océanos el límite superior de las ZMO tiende a acercarse a la superficie (Keeling y García 2002, Bograd *et al.* 2008). Otra

gases like nitrous oxide (Ward *et al.* 2008). Because of its high degree of hypoxia (Helly and Levin 2004, Karstensen *et al.* 2008), the OMZ in the ETPM is considered to be one of the most intense of the World's oceans (Kamykowski and Zentara 1990, Karstensen *et al.* 2008), where the top of the OMZ can be as shallow as 40 m (Cline and Richards 1972, Fernández-Álamo and Färber-Lorda 2006).

For the Arabian Sea, where another OMZ is known for its shallow position and high degree of hypoxia, Johnson *et al.* (1999) hypothesized that under these conditions, physical mechanisms could be important in regulating the second FMax populations. The shallowness of the top of the OMZ would make it more susceptible to mesoscale phenomena (Morrison *et al.* 1999, Escribano *et al.* 2004, Monteiro *et al.* 2008).

In this study we analyzed the spatial variability and the relationship between two important features of the transition zone of the ETPM: the second FMax and the upper limit of the OMZ. We also determined the role of some physical processes (coastal currents, upwelling, and eddies) in establishing the spatial variability of these two variables.

## Material and methods

The study area is located at the northern limit of the ETPM (~16°N to ~23°N) off Cabo Corrientes (fig. 1). Data were collected in June 2005 from the R/V *Francisco de Ulloa*. Profiles of potential temperature ( $\Theta$ , °C) and salinity were drawn from data collected with a factory-calibrated SeaBird CTD model

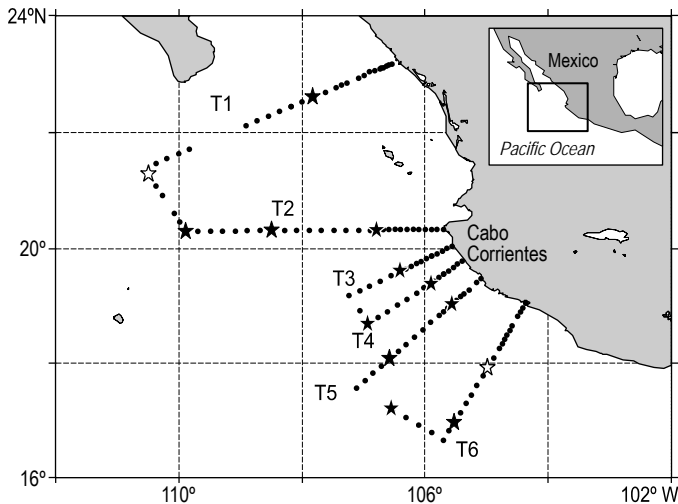


Figure 1. Hydrographic transects normal to the coast (T1 to T6) off Cabo Corrientes in June 2005. Black dots show the hydrostations. Noon stations where PRR600/610 data were obtained are marked with stars. The two white stars indicate the stations referred to in figure 3.

Figura 1. Transectos hidrográficos normales a la costa (T1 a T6) cerca de Cabo Corrientes en junio del 2005. Los círculos negros muestran las estaciones hidrográficas. Estaciones de medio día donde fueron obtenidos datos de PRR600/610 están marcadas con estrellas. Las estaciones marcadas con estrellas blancas son utilizadas en la figura 3.

característica importante de las regiones de ZMO es el aumento en la formación de gases invernadero como el óxido nitroso, lo cual ocurre durante el proceso de desnitrificación (Ward *et al.* 2008). Debido a su alto grado de hipoxia (Helly y Levin 2004, Karstensen *et al.* 2008), la ZMO del POTM es considerada una de las más intensas de los océanos del mundo (Kamykowski y Zentara 1990, Karstensen *et al.* 2008), y cuyo límite superior puede ser tan somero como 40 m de profundidad (Cline y Richards 1972, Fernández-Álamo y Färber-Lorda 2006).

En el caso del Mar de Arabia, donde existe otra OZM reconocida por somera y su alto grado de hipoxia, Johnson *et al.* (1999) sugirieron que, en tales condiciones, los mecanismos físicos podrían ser importantes para regular las poblaciones presentes en el segundo FMax. La poca profundidad del límite superior de la ZMO podría hacerla más susceptible a la influencia de procesos de mesoescala (Morrison *et al.* 1999, Escribano *et al.* 2004, Monteiro *et al.* 2008).

En este trabajo se investigó la variabilidad espacial de dos de las características de la zona de transición norte del POTM: el segundo FMax y el límite superior de la ZMO, y su interrelación. También se investigó el efecto de algunos procesos físicos (corrientes costeras, remolinos y surgencias) sobre la variabilidad espacial de estas dos características.

## Materiales y métodos

El área de estudio está ubicada en el límite norte del Pacífico Oriental Tropical Mexicano (POTM; ~16°N a ~23°N), en las inmediaciones de Cabo Corrientes (fig. 1). Los datos fueron obtenidos en junio de 2005 a bordo del B/O *Francisco de Ulloa*. Los perfiles de temperatura potencial ( $\Theta$ , °C) y salinidad fueron calculados a partir de datos tomados con un CTD SeaBird modelo 911-plus calibrado de acuerdo con las especificaciones del fabricante, el cual fue bajado a una profundidad máxima de 1000 m. Se utilizaron los datos de  $\Theta$  (temperatura que una parcela de agua podría adquirir si adiabáticamente fuese llevada a la superficie) y salinidad para calcular la anomalía de densidad potencial ( $\gamma_{\Theta}$ , kg m<sup>-3</sup>) de acuerdo con la UNESCO (1991), la anomalía geopotencial y las corrientes geostróficas (ambas relativas a 1000 m). El CTD fue equipado con sensores para oxígeno disuelto (OD, modelo SB43, precisión: 4.50  $\mu\text{mol L}^{-1}$ , resolución: 0.45  $\mu\text{mol L}^{-1}$ ) y para fluorescencia de la clorofila-*a* (FChl, en unidades relativas o ur), la cual fue utilizada como un estimado de la clorofila total (clorofila-*a* + divinilclorofila-*a*) del fitoplancton. En la base de la zona eufótica y basados en la literatura se supone que la señal de FChl es principalmente divinilclorofila-*a*. El sensor de OD fue calibrado acorde a las recomendaciones del fabricante (Godínez-Sandoval *et al.* 2005), con muestras de agua recolectadas a profundidades discretas y analizadas con el método micro-Winkler (Anderson 1971) (datos no mostrados). Ambas mediciones fueron comparadas y se aplicaron correcciones a los datos de oxígeno disuelto obtenidos por el sensor acoplado al CTD. Basados en Kamykowski y Zentara (1990), el límite

911-plus, lowered to a maximum depth of 1000 m. We used  $\Theta$  (temperature that a parcel of water would acquire if adiabatically brought to the surface) and salinity data to calculate the potential density anomaly ( $\gamma_{\Theta}$ ,  $\text{kg m}^{-3}$ ) according to UNESCO (1991), the geopotential anomaly, and geostrophic currents (both relative to 1000 m depth). The CTD was also equipped with sensors for dissolved oxygen (DO; model SB43, precision:  $4.50 \mu\text{mol L}^{-1}$ , resolution:  $0.45 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) and for *in vivo* chlorophyll fluorescence (FChl, in relative units [ru]), which is used as proxy for phytoplankton total chlorophyll (chlorophyll *a* + divinyl-chlorophyll *a*). At the bottom of the euphotic zone and based on the literature we assume that FChl is mainly divinyl-chlorophyll *a*. The DO sensor was calibrated according to the manufacturer's recommendations (Godínez-Sandoval *et al.* 2005), using water samples collected at standard depths, and whose DO was measured by the micro-Winkler method (Anderson 1971) (data not shown). These measurements were compared and corrections were applied to all the DO sensor data. Following Kamykowski and Zentara (1990), we defined the upper limit of the OMZ by the  $\text{DO} = 9.0 \mu\text{mol L}^{-1}$  isoline, and its depth will be referred to as  $Z_{\text{OMZ}}$ .

At 13 of the 156 CTD stations (stars in fig. 1), noon profiles (0–80 m depth) of downwelling irradiance in the 490-nm band ( $E_{\text{d490}}(z)$ , where  $z$  is depth) and irradiance within the range of 400 to 700 nm ( $E_{\text{dPAR}}(z)$ ) were obtained with a PRR-600/610 underwater/surface light sensor (Biospherical Instruments Inc.). As *Prochlorococcus* has a characteristic absorption spectrum with a maximum in the range of 430 to 490 nm (Moore *et al.* 1995, Moore and Chisholm 1999), we defined the euphotic zone depth ( $Z_{\text{eu}}$ ) as the depth where 1%  $E_{\text{d490}}(0)$  was found. The average attenuation coefficient for downward irradiance ( $K_{\text{d490}}$ ) was derived from the vertical profile of  $E_{\text{d490}}(z)$  measured just below the surface, and at the deepest value of  $E_{\text{d490}}(z)$  collected in each cast (Mueller 2003). Also,  $Z_{\text{eu}}$  based on PAR ( $Z_{\text{euPAR}}$ ) was calculated using a mean value of the coefficient of attenuation ( $K_{\text{dPAR}}$ ) and  $E_{\text{dPAR}}(z)$ .

## Results

The pycnocline was defined by the band located between the  $24.0$  and  $25.0 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnals, where the most abrupt change in DO also occurred, from  $178.0$  to  $45.0 \mu\text{mol L}^{-1}$  (oxycline) (fig. 2). The first FMax was located in the pycnocline in all sections at a mean depth of  $\sim 50$  m, with a spatial variability that was always near and above the DO isogram of  $45.0 \mu\text{mol L}^{-1}$  (bottom of the oxycline). In the inshore 30 km of transects T2 to T6, the first FMax rose toward the surface, together with the  $45.0 \mu\text{mol L}^{-1}$  DO isograms and the  $\gamma_{\Theta} = 24.0$  and  $25.0 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnals (except at T6), and increased to  $\sim 1.0$  ru (fig. 2). Further offshore, the first FMax intensified in zones where the pycnocline shoaled (T1 and T4, fig. 2), and it weakened where the pycnocline deepened (T2, T5, and T6, fig. 2).

The second FMax was defined as the patches below the pycnocline where  $\text{FChl} \geq 0.2$  ru, and it was very evident along

superior de la ZMO se definió por la isolinéa de  $\text{OD} = 9.0 \mu\text{mol L}^{-1}$  y a su profundidad se le nombró  $Z_{\text{OMZ}}$ .

En 13 de las 156 estaciones (estrellas en la fig. 1) al mediodía local se determinaron perfiles (0 a 80 m) de irradiancia espectral descendente en la banda de 490 nm ( $E_{\text{d490}}(z)$ , donde  $z$  es la profundidad) e irradiancia en el intervalo de 400 a 700 nm ( $E_{\text{dPAR}}(z)$ ) con un irradiómetro PRR-600/610 con sensores sumergible/superficial (Biospherical Instruments Inc.). Debido a que *Prochlorococcus* tiene un espectro de absorción característico con un máximo en el intervalo de 430 a 490 nm (Moore *et al.* 1995, Moore y Chisholm 1999), la profundidad de la zona eufótica ( $Z_{\text{eu}}$ ) se definió como la correspondiente al 1% de  $E_{\text{d490}}(0)$ . El coeficiente de atenuación medio a 490 nm ( $K_{\text{d490}}$ ) se derivó de los perfiles verticales de  $E_{\text{d490}}(z)$  medidos justo por debajo de la superficie y hasta el valor más profundo de  $E_{\text{d490}}(z)$  (Mueller 2003). La profundidad de la zona eufótica basada en PAR ( $Z_{\text{euPAR}}$ ) se calculó a partir del promedio del coeficiente de atenuación de luz difusa ( $K_{\text{dPAR}}$ ) y de  $E_{\text{dPAR}}(z)$ .

## Resultados

La picnoclina estuvo definida por la franja entre las isopícnas de  $24.0$  y  $25.0 \text{ kg m}^{-3}$ , donde además se presentó el cambio más abrupto en el OD de  $178.0$  a  $45.0 \mu\text{mol L}^{-1}$  (la oxiclina) (fig. 2). El primer FMax estuvo situado en la picnoclina a una profundidad de  $\sim 50$  m, con una variabilidad espacial que siempre estuvo cercana, pero por arriba de la isolinéa de OD de  $45.0 \mu\text{mol L}^{-1}$  (la base de la oxiclina). En los 30 km cercanos a la costa de los transectos T2 a T6 el primer FMax se aproximó a la superficie, junto con la isolinéa de OD de  $45.0 \mu\text{mol L}^{-1}$  y las isopícnas de  $\gamma_{\Theta} = 24.0$  y  $25.0 \text{ kg m}^{-3}$  (excepto en T6), y se incrementó a  $\sim 1.0$  ur (fig. 2). En la parte más alejada de la costa, el primer FMax se intensificó en zonas con picnoclina somera (T1 y T4, fig. 2) y se debilitó donde la picnoclina era profunda (T2, T5 y T6, fig. 2).

El segundo FMax se definió como la zona por debajo de la picnoclina donde  $\text{FChl} \geq 0.2$  ur y fue evidente en los transectos T3 a T6 (fig. 2), en franjas desde 80 m a 120 m de profundidad (en el transecto T6 desde 80 a 140 m). En contraste, el segundo FMax fue débil y casi ausente en el transecto T1, ubicado al norte del área de estudio, y en el transecto T2 estuvo presente cerca de la costa, desde 70 m a 140 m de profundidad (fig. 2). La presencia del segundo FMax incrementó entre 20% y 40 % la FChl integrada en la columna de agua (0 a 200 m), y siempre fue observado por debajo del límite superior de la ZMO (isolinéa =  $9.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ), con la isopícnica de  $\gamma_{\Theta} = 26.0 \text{ kg m}^{-3}$  asociada al máximo relativo de FChl (fig. 2).

La profundidad de la zona eufótica ( $Z_{\text{eu}}$ ) fue  $\sim 120$  m en ambas estaciones marcadas con estrellas blancas en la figura 1. En la estación más sureña el primer FMax estuvo ubicado a  $\sim 50$  m justo por debajo de la termoclina ( $22$  a  $26$  °C) y coincidió con la oxiclina y con el mínimo somero de salinidad ( $34.4$ ) (fig. 3a). La estructura hidrográfica tuvo una fuerte influencia

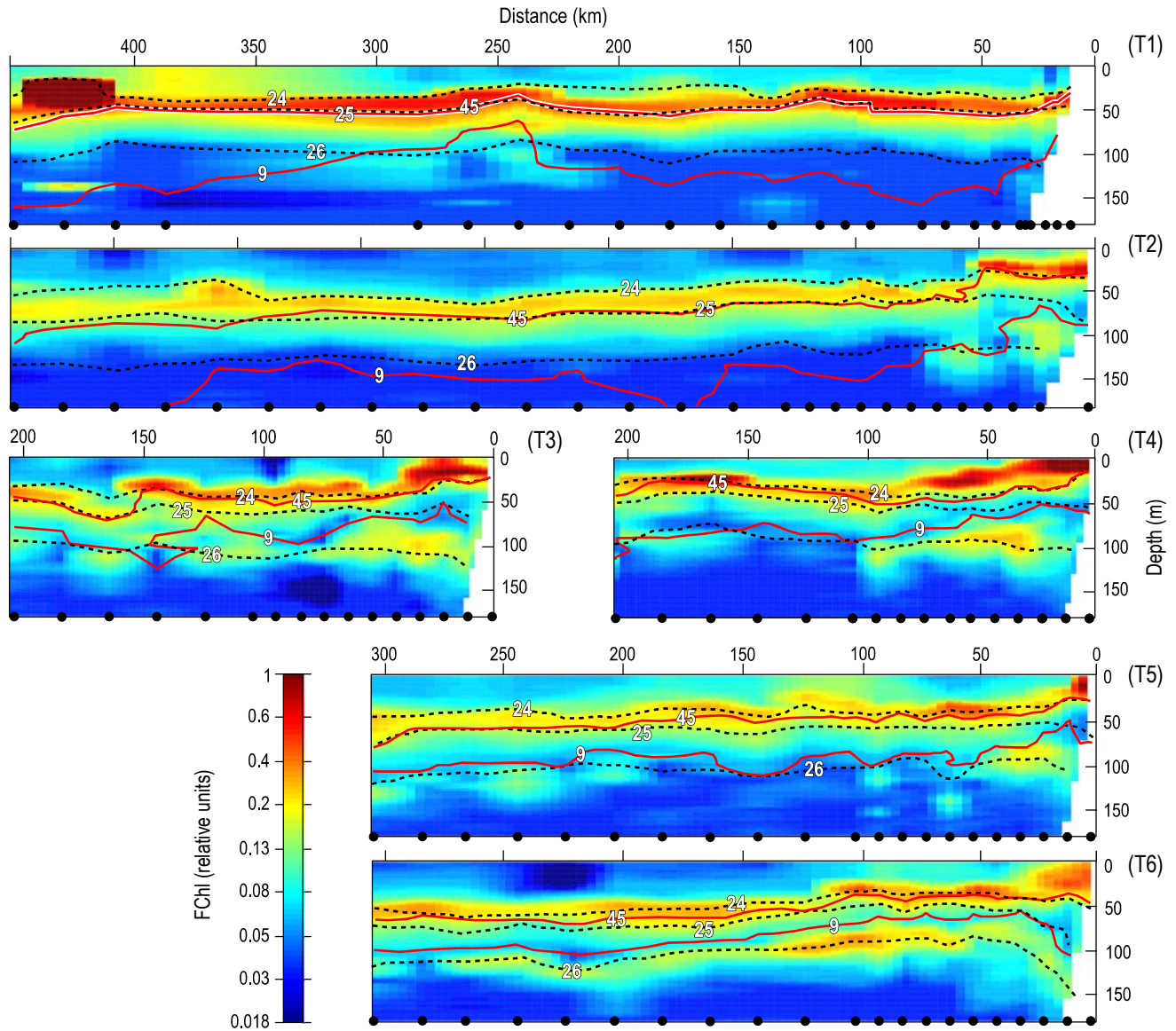


Figure 2. Spatial distribution of chlorophyll fluorescence (FChl) along hydrographic transects T1 to T6. Background colors are for FChl. Potential density anomaly ( $\gamma_{\theta}$ ) contours of 24.0, 25.0, and 26.0  $\text{kg m}^{-3}$  are shown with black dashed lines and black numbers. Red contours are for dissolved oxygen (45.0 and 9.0  $\mu\text{mol L}^{-1}$ ). Black dots at the bottom show the hydrostations. The numbers at the top indicate the distance from the coast in kilometers.

Figura 2. Distribución espacial de fluorescencia de la clorofila (FChl) en los transectos hidrográficos T1 a T6. El color de fondo es para FChl. Los contornos de 24.0, 25.0 y 26.0  $\text{kg m}^{-3}$  de la anomalía de densidad potencial ( $\gamma_{\theta}$ ) son presentados con líneas negras discontinuas y números negros. En rojo los contornos de oxígeno disuelto (45.0 y 9.0  $\mu\text{mol L}^{-1}$ ). Los puntos negros del eje inferior de las abscisas indican las posiciones de las estaciones. La distancia de la costa en el eje superior está en kilómetros.

transects T3 through T6 (fig. 2), in bands from 80 to 120 m depth (from 80 to 140 m on T6). In contrast, it was weak or absent along T1, the most northerly transect (fig. 2). Along transect T2 the second FMax was present only near the coast, from 70 to 140 m depth (fig. 2). The presence of the second FMax increased the integrated water column FChl (0–200 m depth) between 20% and 40%. The second FMax was always found just below the upper limit of the OMZ (9.0  $\mu\text{mol L}^{-1}$  isoline), and with the  $\gamma_{\theta} = 26.0 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnal running through the FChl peak (fig. 2).

en la distribución de FChl, mayormente en la región superior de la zona eufótica con alta irradiancia. En esta estación la  $Z_{eu}$  fue más profunda que el límite superior de la ZMO ( $Z_{OMZ} \sim 90 \text{ m}$ ), donde el segundo FMax fue observado a  $\sim 110 \text{ m}$ , cercano a la base de la zona eufótica. En  $Z_{OMZ}$  la salinidad fue de 34.7 y la temperatura de 14°C. En contraste, la estación más alejada de la costa en el transecto del norte presentó sólo el primer FMax a  $\sim 70 \text{ m}$  de profundidad (fig. 3b), relacionado con el inicio de la oxiclina (178.0  $\mu\text{mol L}^{-1}$ ), por debajo de la termoclina y del mínimo somero de salinidad (33.5). El límite superior de

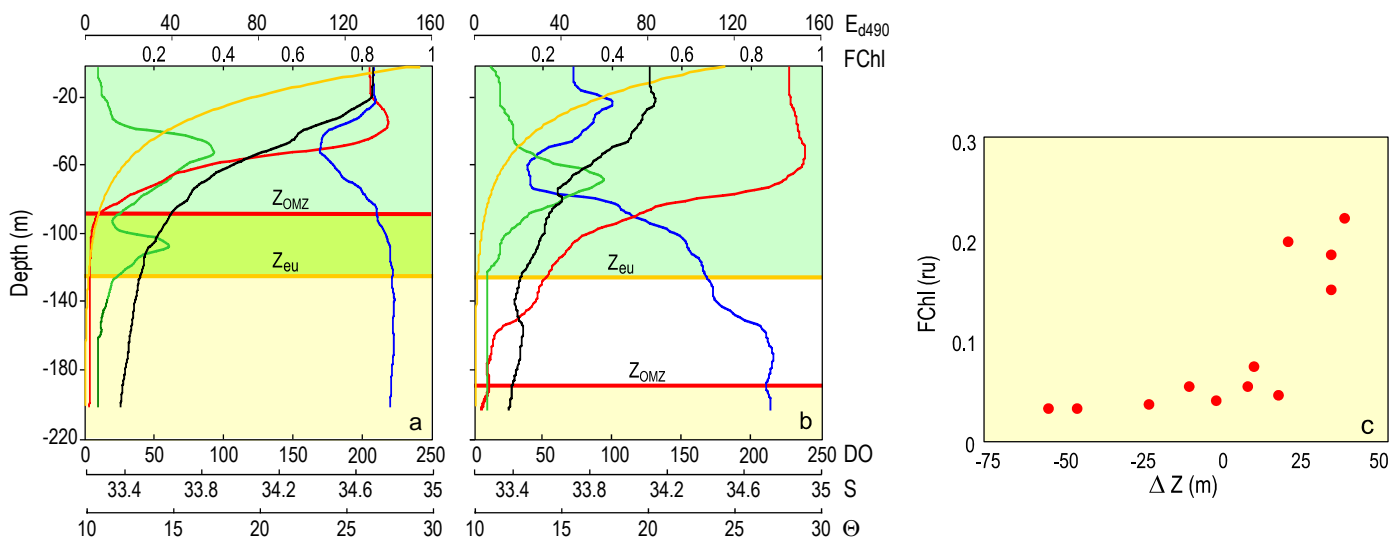


Figure 3. Vertical profiles for (a) station 12 on transect T6 and (b) station 27 on transect T1 (stations marked with white stars in fig. 1): Chlorophyll fluorescence (FChl) in green (ru = relative units), salinity in blue, temperature in black ( $\Theta$ ,  $^{\circ}\text{C}$ ), dissolved oxygen in red ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ ), and downwelling irradiance at 490 nm in yellow ( $E_{d490}$ ,  $\mu\text{W cm}^{-2} \text{nm}^{-1}$ ). The yellow horizontal line shows the depth of the euphotic zone ( $Z_{eu}$ ), which is 1%  $E_{d490}(0)$ . The red horizontal line indicates the depth of the top of the oxygen minimum zone ( $Z_{OMZ}$ ), where dissolved oxygen is  $9.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ . (c) Relationship between  $\Delta Z$  ( $Z_{eu} - Z_{OMZ}$ ) and FChl (relative units) at the  $\gamma_{\Theta} = 26.0 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnal surface.

Figura 3. (a) Perfiles verticales de la estación 12 correspondiente al transecto T6 (ver fig.1): FChl en verde (ru= unidades relativas), salinidad en azul, temperatura potencial en negro ( $\Theta$ ,  $^{\circ}\text{C}$ ), oxígeno disuelto en rojo ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ ), y la irradiancia descendente a 490 nm en amarillo ( $E_{d490}$ ,  $\mu\text{W cm}^{-2} \text{nm}^{-1}$ ). (b) Idem para la estación 27 correspondiente al transecto T1 (ver fig.1). La línea horizontal amarilla muestra la profundidad de la zona eufótica ( $Z_{eu}$ ), la cual es el 1% de  $E_{d490}$ . La línea horizontal roja indica la profundidad del límite superior de la ZMO ( $Z_{OMZ}$ ), donde  $\text{OD} = 9.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ . (c) Relación entre  $\Delta Z$  ( $Z_{eu} - Z_{OMZ}$ ) y FChl medida en la isopícula  $\gamma_{\Theta} = 26.0 \text{ kg m}^{-3}$ .

The  $Z_{eu}$  was  $\sim 120 \text{ m}$  at the two stations marked with white stars in figure 1. At the more southern station the first FMax was located at  $50 \text{ m}$ , and coincided with the oxycline just below the thermocline ( $22\text{--}26^{\circ}\text{C}$ ) and with the shallow salinity minimum ( $34.4$ ) (fig. 3a). The vertical hydrographic structure in the euphotic zone showed a strong influence on the vertical distribution of FChl in the high-light part of the euphotic zone. In this location,  $Z_{eu}$  was deeper than the upper limit of the OMZ, and here the second FMax was found close to  $110 \text{ m}$ , deep in the low-light part near the bottom of the euphotic zone. At  $Z_{OMZ}$  salinity was  $34.7$  and temperature was  $14^{\circ}\text{C}$ . In contrast, the structure of the most offshore station along the northern transect (fig. 3b) contained only the first FMax (at  $\sim 70 \text{ m}$  depth) in the thermocline, coinciding with the upper part of the oxycline ( $178.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) and with the shallow salinity minimum ( $33.5$ ). There was no overlap of the upper limit of the OMZ ( $Z_{OMZ} \approx 200 \text{ m}$ ) and the euphotic zone ( $Z_{eu} \approx 20 \text{ m}$ ), nor the presence of a second and deeper FMax. The salinity at  $Z_{OMZ}$  was also  $34.7$  but the temperature was lower ( $12^{\circ}\text{C}$ ) than at the southern station.

If  $\Delta Z = Z_{eu} - Z_{OMZ}$ , for a given station  $\Delta Z > 0$  means that the upper limit of the OMZ is shallower than  $Z_{eu}$ . Our data show that when  $\Delta Z$  is positive, higher values of FChl are observed for  $\gamma_{\Theta} = 26.0 \text{ kg m}^{-3}$ , whereas when it is negative or close to zero, lower values of FChl are observed for this isopycnal (fig. 3c).

la ZMO ( $Z_{OMZ} \sim 200 \text{ m}$ ) y la zona eufótica ( $Z_{eu} \sim 120 \text{ m}$ ) no se superpusieron, por lo que no se observó un segundo FMax. La salinidad en  $Z_{OMZ}$  también fue de  $34.7$  pero la temperatura fue menor ( $12^{\circ}\text{C}$ ) que en la estación del sur.

A partir de la definición de  $\Delta Z = Z_{eu} - Z_{OMZ}$ , para una estación dada, si  $\Delta Z > 0$ , significa que el límite superior de la ZMO es más somero que  $Z_{eu}$ . Cuando  $\Delta Z$  fue positivo se observaron altos valores de FChl en la isopícula  $\gamma_{\Theta} = 26.0 \text{ kg m}^{-3}$ ; mientras que cuando  $\Delta Z$  fue negativo o cercano a cero, se observaron valores bajos de FChl sobre esta misma isopícula (fig. 3c).

El segundo FMax presentó una amplia variabilidad espacial asociada con la posición de la ZMO (fig. 2) y procesos físicos. La circulación observada fue compleja, con remolinos ciclónicos y anticiclónicos. La circulación geostrofica a  $100 \text{ m}$  fue similar a la observada en la superficie, excepto que el centro del remolino ciclónico se registró en T4 en la superficie y en T5 a  $100 \text{ m}$  (fig. 4a, c). El primer FMax presentó altos valores relativos en el centro del remolino ciclónico (fig. 4b), mientras que la distribución espacial del segundo FMax estuvo limitada principalmente a la parte sur de la región de estudio ( $< 20^{\circ}\text{N}$ ). Este segundo FMax presentó la tendencia a tener valores máximos más al sur (transecto T6) y cercanos a la costa (transectos T3 y T4), disminuyendo hacia la región oceánica. En el medio de los transectos T4 y T5 se observó un mínimo relativo de FChl ( $< 0.1 \text{ ru}$ ) donde no se encontró un segundo FMax y relacionado con el centro del remolino ciclónico (fig. 4c, d).

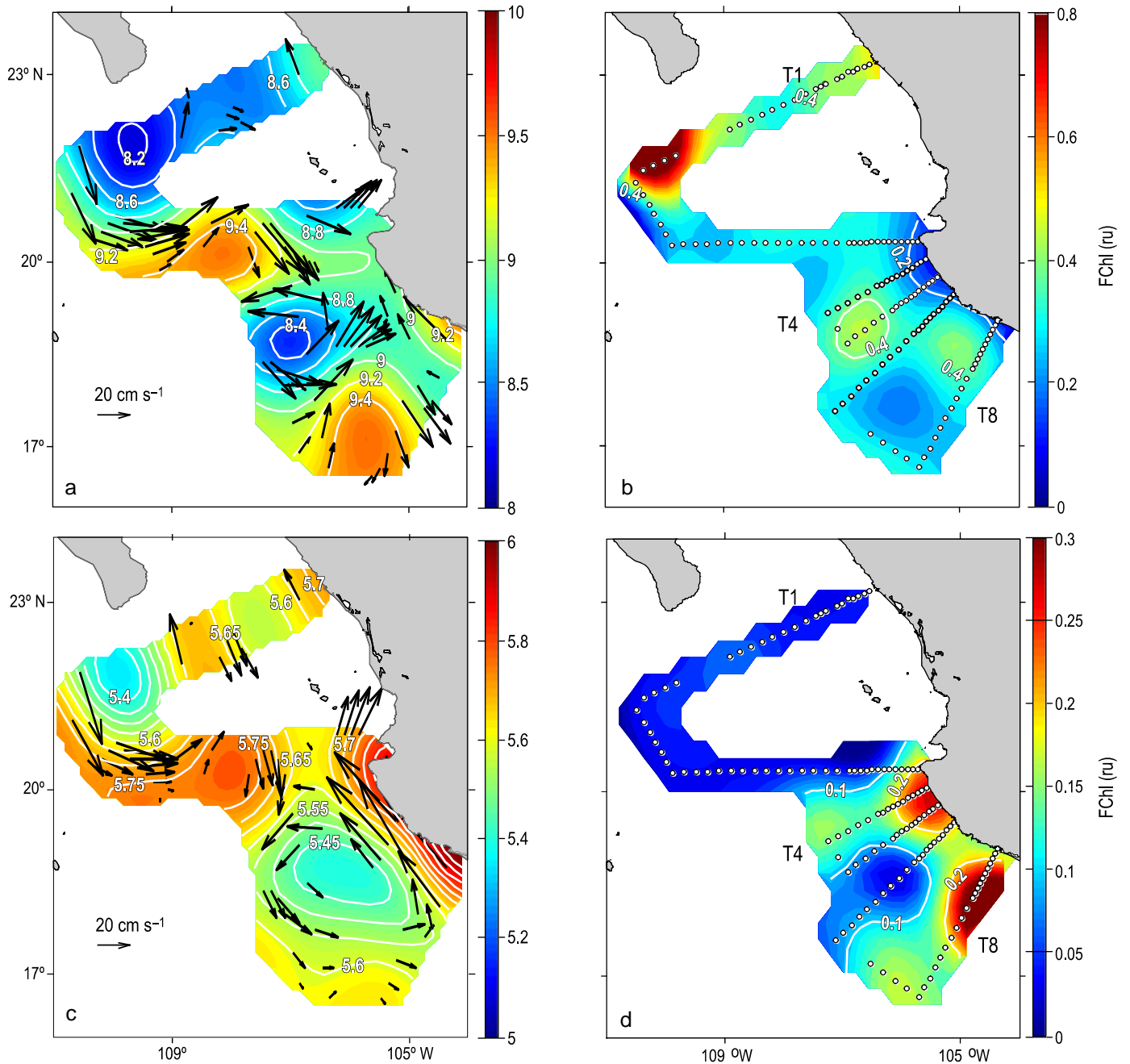


Figure 4. Spatial distribution of dynamic and biogeochemical properties for June 2005. (a) Geopotential anomaly at the surface ( $\text{m}^2 \text{s}^{-2}$ ) and geostrophic velocities ( $\text{cm s}^{-1}$ ) relative to 1000 m depth. (b) Chlorophyll fluorescence (FChl) averaged between the 24.0 and 25.0  $\text{kg m}^{-3}$  isopycnals as a biomass proxy. (c) Geopotential anomaly at 100 m depth ( $\text{m}^2 \text{s}^{-2}$ ) and geostrophic velocities ( $\text{cm s}^{-1}$ ) relative to 1000 m depth. (d) FChl (ru = relative units) at the  $\gamma_{\theta} = 26.0 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnal surface. (e) Horizontal distribution of dissolved oxygen concentration ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ ) at the  $\gamma_{\theta} = 26.0 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnal surface. (f) Salinity at the  $\gamma_{\theta} = 26.0 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnal surface.

Figura 4. Distribución espacial de propiedades dinámicas y biogeoquímicas de junio de 2005. (a) Anomalia geopotencial superficial ( $\text{m}^2 \text{s}^{-2}$ ) y velocidades geostroficadas ( $\text{cm s}^{-1}$ ) relativas a 1000 m de profundidad. (b) Promedio de fluorescencia de clorofila (FChl, unidades relativas) entre las isopícnas 24.0 a 25.0  $\text{kg m}^{-3}$ . (c) Anomalia geopotencial a 100 m de profundidad ( $\text{m}^2 \text{s}^{-2}$ ) relativas a 1000 m de profundidad. (d) FChl medida sobre la isopícnica  $\gamma_{\theta} = 26.0 \text{ kg m}^{-3}$ . (e) Distribución horizontal de OD ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ ) en la isopícnica  $\gamma_{\theta} = 26.0 \text{ kg m}^{-3}$ . (f) Salinidad en la isopícnica  $\gamma_{\theta} = 26.0 \text{ kg m}^{-3}$ .

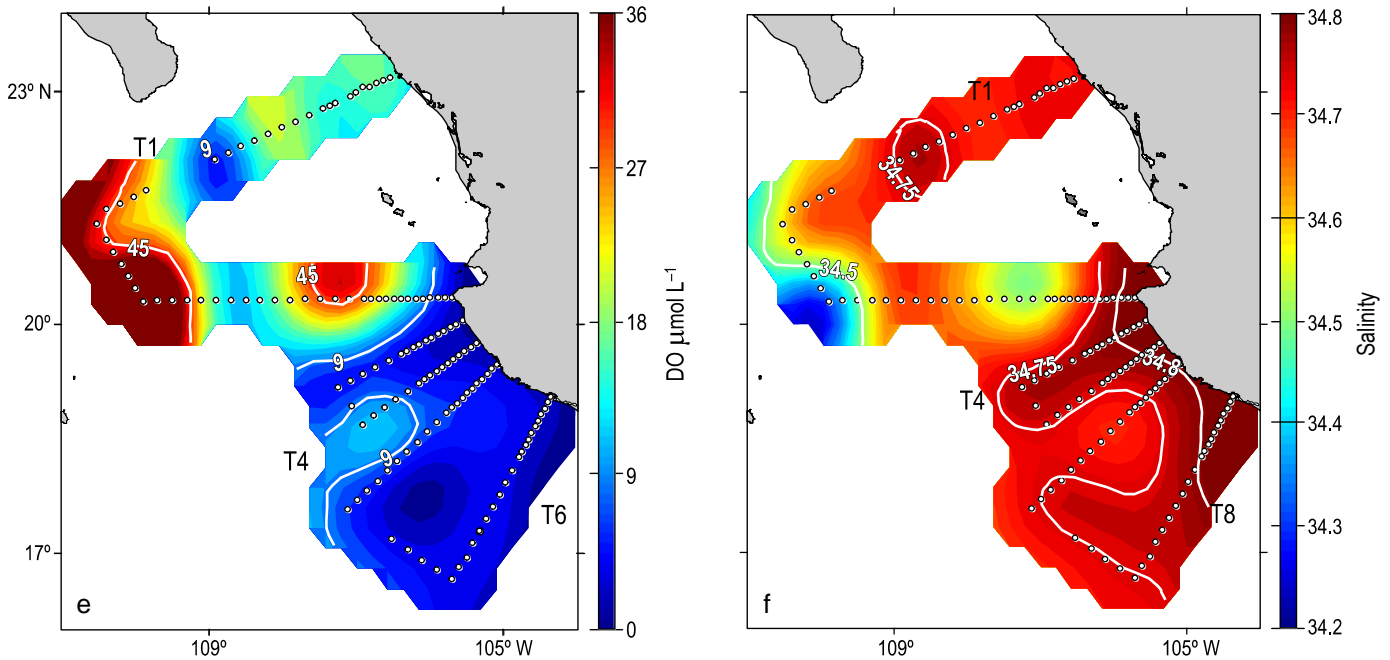


Figure 4. (Cont.) Spatial distribution of dynamic and biogeochemical properties for June 2005. (e) Horizontal distribution of dissolved oxygen concentration ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ ) at the  $\gamma_{\theta} = 26.0 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnal surface. (f) Salinity at the  $\gamma_{\theta} = 26.0 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnal surface.

Figura 4. (Cont.) Distribución espacial de propiedades dinámicas y biogeoquímicas de junio de 2005. (e) Distribución horizontal de oxígeno disuelto ( $\mu\text{mol L}^{-1}$ ) en la isopícnica  $\gamma_{\theta} = 26.0 \text{ kg m}^{-3}$ . (f) Salinidad en la isopícnica  $\gamma_{\theta} = 26.0 \text{ kg m}^{-3}$ .

The second FMax showed extensive spatial variability associated with the position of the OMZ (fig. 2) and with physical processes. The circulation was quite complex, with cyclonic and anticyclonic eddies. The geostrophic circulation at both the surface and 100 m indicated a cyclonic eddy to the south of Cabo Corrientes (fig. 4a, c). The circulation at 100 m was similar to that at the surface, except that the center of the cyclonic eddy was recorded at the surface along T4 and at 100 m along T5. The first FMax showed high values at the center of the cyclonic eddy (fig. 4b). The spatial distribution of the second FMax was mainly limited to the southern part of the region ( $<20^{\circ} \text{ N}$ ). Maximum values were recorded for the most southern transect (T6) and close to the coast (T3 and T4), decreasing offshore. A deep relative minimum of FChl ( $<0.1 \text{ ru}$ ) was observed in the middle of transects T4 and T5, where the second FMax was absent and associated with the center of the cyclonic eddy (fig. 4c, d).

The presence of the second FMax was associated with changes in the DO and salinity profiles (fig. 3); this association was observed throughout the study area. The main trend observed in the spatial distribution of DO showed highest values ( $>45.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) in the northwestern part of the study area (fig. 4e) and low DO concentrations ( $<9.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) along the southern transects (T3 to T6). High DO was observed in the offshore part of T1 and T2. A hotspot of high DO ( $>22.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) was also found in the middle of T2. The spatial variability of salinity (fig. 4f) showed an inverse trend relative to the spatial variability of DO (fig. 4e). In the

La presencia del segundo FMax estuvo asociada con cambios de los perfiles de OD y salinidad (fig. 3), característica que se observó en toda la región de estudio. La distribución espacial del OD mostró valores altos ( $>45.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) al noroeste del área de muestreo (fig. 4e) y concentraciones bajas de OD ( $<9.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) en los transectos del sur T3 a T6. El OD fue alto en la parte oceánica de T1 y T2. Además, se detectó un núcleo con alto OD ( $>22.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) en el centro de T2. La variabilidad espacial de salinidad (fig. 4f) presentó una tendencia inversa respecto al OD (fig. 4e). En la región noroeste, a la mitad y final del transecto T2 se observaron valores relativamente bajos de salinidad (34.5) en relación a altas concentraciones de OD ( $>45.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ). La mayor salinidad ( $>34.7$ ) se midió en los transectos del sur y cercanos a la costa, pero con un mínimo relativo ( $\sim 34.65$ ) en la parte central de T5.

Los cambios en la intensidad del segundo FMax cercanos a la costa presentaron características muy locales (fig. 4d), donde T6 presentó condiciones de verano sin la influencia de surgencias costeras. El segundo FMax en T6 estuvo entre 30 km y 180 km de la costa, sobre el domo formado por la isopícnica de  $26.0 \text{ kg m}^{-3}$ , siempre dentro de la ZMO y por arriba de  $Z_{\text{cu}}$  (fig. 5a). El promedio de  $Z_{\text{cu}}$  fue 110 m (tabla 1) y el límite superior de la ZMO se sobrepuso a  $Z_{\text{cu}}$ . En la región cercana a la costa ( $<100 \text{ km}$ ) se presentó un flujo hacia el polo con una velocidad de  $20 \text{ cm s}^{-1}$ ; entre 100 y 200 km costa afuera, se presentó un flujo hacia el ecuador con velocidades entre 10 y  $15 \text{ cm s}^{-1}$ . En los primeros 50 km cerca de la costa, donde se encontró el núcleo de la Corriente Costera Mexicana (CCM), la isopícnica



Table 1. Mean values and standard error of surface downwelling irradiance at 490 nm and PAR ( $E_{d490}(0)$  and  $E_{dPAR}(0)$ , respectively), their mean coefficients of attenuation ( $K_{d490}$  and  $K_{dPAR}$ ), and mean euphotic zone depth for the 490-nm band ( $Z_{eu}$ ) and PAR ( $Z_{euPAR}$ ).

Tabla 1. Promedios y error estándar de la irradiancia superficial descendente a 490 nm y de PAR ( $E_{d490}(0)$  y  $E_{dPAR}(0)$ , respectivamente), sus coeficientes de atenuación medios ( $K_{d490}$  y  $K_{dPAR}$ ) y la profundidad de la zona eufótica calculada con la banda de 490 nm ( $Z_{eu}$ ) y PAR ( $Z_{euPAR}$ ).

Number of casts	$E_{d490}(0)$ ( $\mu\text{W cm}^{-2} \text{ nm}^{-1}$ )	$K_{d490}$ ( $\text{m}^{-1}$ )	$Z_{eu}$ (m)	$E_{dPAR}(0)$ ( $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	$K_{dPAR}$ ( $\text{m}^{-1}$ )	$Z_{euPAR}$ (m)
13	138.6 $\pm$ 5.6	0.046 $\pm$ 0.005	110 $\pm$ 1.9	1600 $\pm$ 6.9	0.085 $\pm$ 0.006	56 $\pm$ 2.4

northwestern region, relatively low salinity (34.5) was observed associated with high DO concentration ( $>45.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ). The highest salinity ( $>34.7$ ) was recorded for the southern transects and close to the coast, but with a relative minimum ( $\sim 34.65$ ) in the central part of T5.

Regarding the strength of the second FMax close to the coast (fig. 4d), the hydrographic behavior of T6 represents the nonupwelling summer conditions in the region. The second FMax along T6 was between 30 and 180 km from the coast, on the doming  $26.0 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnal, and always inside the OMZ and above  $Z_{eu}$  (fig. 5a). The mean value of  $Z_{eu}$  was  $\sim 110$  m (table 1) and the upper limit of the OMZ overlapped  $Z_{eu}$ . In the inshore zone ( $<100$  km), there was a poleward flow with a velocity of up to  $20 \text{ cm s}^{-1}$ ; between 100 and 200 km offshore there was an equatorward flow with velocities of  $10\text{--}15 \text{ cm s}^{-1}$ . In the inner 50 km, where the core of the Mexican Coastal Current (MCC) was found, the  $26.0 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnal deepened sharply, and the second FMax disappeared.

The upwelling conditions are exemplified by transect T4 (fig. 5b). Although the MCC was present with a velocity of  $10 \text{ cm s}^{-1}$  driven by deeper isopycnals, the  $26.0 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnal was almost level. Geostrophic velocities suggest that at the surface, in the first 50 km, the MCC was weak and almost zero. The density field showed that in the inshore 50 km the  $\gamma_{\theta} = 24.0 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnal was lifted toward the surface, causing a weak southward coastal surface flow of  $10 \text{ cm s}^{-1}$  (fig. 5b).

## Discussion

At the largest spatial scale covered in this study, the second FMax was more frequent and stronger in the south than in the north, and stronger inshore than offshore (fig. 2). This large-scale variability clearly follows the characteristic deepening of the upper limit of the OMZ from south to north and from east to west, which is a feature of the mean distribution of the upper limit of the OMZ ( $\text{DO} = 9.0 \mu\text{mol L}^{-1}$  isoline) in the ETPM (Fernández-Álamo and Färber-Lorda 2006). Our data show that this pattern is related to the presence of California Current Water (CCW) in the most northerly and offshore part of the study area. This water mass is of subarctic origin (Fiedler and Talley 2006, Kessler 2006, Lavín *et al.* 2006), and was the freshest and most oxygenated water mass in the area. In addition to the overall trend, the second FMax was strongest in the  $50\text{--}100$  km close to the coast (T2 to T6, fig. 2), associated with the uplift of the upper limit of the OMZ in that coastal band.

de  $26.0 \text{ kg m}^{-3}$  se hizo más profunda y el segundo FMax se debilitó.

Las condiciones con surgencias costeras se ejemplifican con el transecto T4 (fig. 5b). Aunque la CCM estuvo presente con una velocidad de  $10 \text{ cm s}^{-1}$  modulada por las isopícnas más profundas, la isopícnica de  $26.0 \text{ kg m}^{-3}$  estuvo a un mismo nivel de profundidad. Las velocidades geostroficadas mostraron que en la superficie dentro de los primeros 50 km la CCM fue débil o casi nula. El campo de densidad demostró que la isopícnica de  $\gamma_{\theta} = 24.0 \text{ kg m}^{-3}$  fue somera y causó un flujo costero débil hacia el ecuador de  $10 \text{ cm s}^{-1}$  (fig. 5b).

## Discusión

En la mayor escala espacial cubierta por este estudio, el segundo FMax fue más frecuente e intenso en la región sur que en la norte, así como en la región costera con respecto a la oceánica (fig. 2). En esta escala de variabilidad se apreció el hundimiento característico del límite superior de la ZMO de sur a norte y de este a oeste, lo cual es una particularidad de la distribución media del límite superior de la ZMO (isolínea de  $\text{DO} = 9.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) en el POTM (Fernández-Álamo y Färber-Lorda 2006). Los datos mostraron que este patrón estuvo relacionado con la presencia de Agua de la Corriente de California (ACC) en la región norte. Esta masa de agua de origen subártico (Fiedler y Talley 2006, Kessler 2006, Lavín *et al.* 2006) fue la de menor salinidad y la más rica en OD en el área. Además de la respuesta en su tendencia general, el segundo FMax fue más intenso a entre 50 y 100 km de la costa (T2 a T6, fig. 2), asociado con el levantamiento en la banda costera del límite superior de la ZMO.

Además, se encontró la presencia del segundo FMax en la región oceánica que acompaña al levantamiento del límite superior de la ZMO. La mayoría de los valores relativamente altos del segundo FMax ocurrieron sobre la isopícnica  $\gamma_{\theta} = 26.0 \text{ kg m}^{-3}$  (T3 y T4, fig. 2), lo cual sugiere que los procesos dinámicos podrían ser importantes para la distribución del segundo FMax debido a que éstos afectan el grado de superposición entre la zona eufótica y el límite superior de la ZMO, una condición necesaria para la presencia del segundo FMax (Goericke *et al.* 2000).

En este trabajo se presentaron dos aspectos importantes que afectaron la variabilidad del segundo FMax. La covariación del oxígeno disuelto en relación a su distribución espacial,

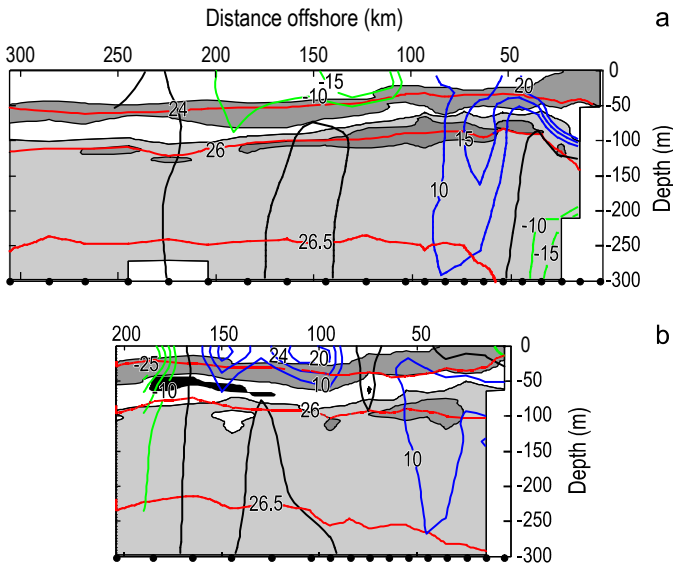


Figure 5. Vertical distribution of properties along transects (a) T6 and (b) T4. Isopycnals are in red. Geostrophic velocity: blue line northward, green line southward, and black line is zero. Green areas are FChl  $\geq 0.2$  relative units, representing the first and second FChl maxima. The light gray shaded area represents the oxygen minimum zone (dissolved oxygen  $\leq 9.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ). The black dots in the lower x axis indicate the location of the stations.

Figura 5. Distribución vertical de los transectos (a) T6 y (b) T4. Las isopícnas están en rojo. Se muestran las velocidades geostroficadas con dirección al norte (línea azul), hacia el sur (línea verde) y no movimiento (línea negra). Las áreas verdes son FChl  $\geq 0.2$  ur, representando al primer y segundo FMax. La zona del mínimo de oxígeno ( $\text{OD} \leq 9.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) está indicada con el área sombreada en gris. Los puntos negros en el eje inferior de la abscisas indican la posición de las estaciones.

Moreover, there were offshore patches of the second FMax that accompanied uplifts of the upper limit of the OMZ. As noted before, almost all of the second FMax peaks occurred along the  $\gamma_{\theta} = 26.0 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnal (T3 and T4, fig. 2), which suggests that dynamic processes must be important for the distribution of the second FMax because they affect the degree of overlap between the euphotic zone and the upper limit of the OMZ, an important condition for the presence of the second FMax (Goericke *et al.* 2000).

Our data clarify two important aspects in the variability of the second FMax: the covariation of oxygen in its spatial distribution, as suggested by Goericke *et al.* (2000), and the association between the second FMax and the  $26.0 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnal. These two aspects of the spatial variability of the second FMax indicate its relation to dynamic features at different scales in the ETPM. This point is based on the effect that changes in the depth of the isopycnals have on the phytoplankton finding favorable conditions for growth, affecting the availability of blue light and therefore the growth rate (Letelier *et al.* 2004). Since  $Z_{\text{eu}}$  was almost constant in the area (mean  $Z_{\text{eu}} \sim 110 \text{ m}$ , ranging from 80 to 130 m, table 1), the distribution of the second FMax was mostly determined by the distribution of the top of the OMZ. The deepening of the  $26.0 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnal

sugerida por Goericke *et al.* (2000), y la asociación entre el segundo FMax y la isopícnica de  $26.0 \text{ kg m}^{-3}$ . Esto hizo posible asociar la variabilidad espacial del segundo FMax y el límite superior de la ZMO con aspectos dinámicos en el POTM a diferentes escalas. Este punto se basó en el efecto de los cambios en la profundidad de las isopícnas sobre el fitoplancton, que encontraría condiciones favorables para el crecimiento sujeto a la disponibilidad de luz azul, y por lo tanto favoreciendo la tasa de crecimiento (Letelier *et al.* 2004). Debido a que  $Z_{\text{eu}}$  fue casi constante (promedio de  $Z_{\text{eu}} \sim 110 \text{ m}$ , en el intervalo de 80 a 130 m, tabla 1), la distribución del segundo FMax fue principalmente determinada por la posición del límite superior de la ZMO. El hundimiento de la isopícnica de  $26.0 \text{ kg m}^{-3}$  podría colocar al fitoplancton por debajo de la  $Z_{\text{eu}}$  provocando un cambio en la intensidad de la irradiancia que llevaría a la disminución de las tasas de crecimiento en las comunidades presentes en este nivel, de manera similar a lo observado en cultivos de *Prochlorococcus* (Moore y Chisholm 1999).

En este trabajo, el segundo FMax se observó siempre que el límite superior de la ZMO se sobrepuso a la  $Z_{\text{eu}}$ , una condición que se manifiesta frecuentemente en las regiones con ZMO someras. La definición de la  $Z_{\text{eu}}$  basada en  $E_{\text{d}490}(0)$  es más apropiada que la establecida con base en PAR ( $Z_{\text{euPAR}}$ ) debido a que el ecotipo de *Prochlorococcus* que se desarrolla a mayor profundidad está acondicionado a utilizar luz azul (Partensky *et al.* 1999, Moore *et al.* 1995), la cual estuvo disponible en la  $Z_{\text{eu}}$  (Johnson *et al.* 1999). Esto último se ha observado en cultivos en los que este organismo tiene mayores tasas de crecimiento con luz azul que con luz blanca (Moore *et al.* 1995). Dado que  $Z_{\text{euPAR}}$  es siempre más somera que  $Z_{\text{eu}}$  (tabla 1), se requiere tener cuidado en el criterio al definir este límite, ya que los cálculos podrían llevar a una sobre o subestimación de la irradiancia disponible en el segundo FMax. Dado que en el fondo de la zona eufótica los niveles de irradiancia son muy bajos, la diferencia en la definición de  $Z_{\text{eu}}$  se traduce en una proporción grande de la luz disponible (PAR o  $E_{\text{d}490}$ ), con considerables consecuencias para la interpretación de la respuesta biológica (por ejemplo, las tasas de crecimiento; Moore *et al.* 1995).

López-Sandoval *et al.* (2009b), basados en datos de clorofila del SeaWiFS, estimaron la productividad primaria (PP) en la región oceánica frente a Cabo Corrientes. Generaron perfiles verticales de clorofila ignorando la presencia del segundo FMax, con el argumento que éste es demasiado profundo para tener una contribución significativa a la PP. Sin embargo, los parámetros fotosintéticos de la comunidad autótrófica en el segundo FMax deben ser diferentes de los cercanos a la superficie debido a que las cianobacterias tienen tamaño pequeño y su efecto de paquete sobre la absorción de la luz debe ser mucho menor que el de células eucariontes. Para resolver este último punto, para realizar mejores estimaciones de la contribución de la comunidad del segundo FMax a la PP se requieren datos de curvas fotosíntesis-irradiancia.

Los principales procesos dinámicos observados en el POTM son las surgencias costeras (García-Reyes 2005, Torres-Orozco *et al.* 2005, López-Sandoval *et al.* 2009a), la Corriente

might put the phytoplankton beyond  $Z_{eu}$ . This change in the intensity of irradiance might lower the growth rates of the communities at this deep level, similar to that observed in *Prochlorococcus* cultures (Moore and Chisholm 1999).

The second FMax was present whenever the upper limit of the OMZ overlapped the  $Z_{eu}$ , a condition more frequently observed in shallow OMZs. The definition of  $Z_{eu}$  based on  $E_{d490}(0)$  is more appropriate than that based on PAR ( $Z_{euPAR}$ ) because it has been reported that the *Prochlorococcus* ecotype that grows in deep waters has adapted to using blue light (Partensky *et al.* 1999, Moore *et al.* 1995), which is available at  $Z_{eu}$  (Johnson *et al.* 1999). Cultures have shown that the use of blue light has an important influence on growth rates because this organism responds better to blue light than to white light (Moore *et al.* 1995). As  $Z_{euPAR}$  is always shallower than  $Z_{eu}$  (table 1), the former would indicate less or no light in the second FMax than is actually available for the relevant organisms. Since at these depths the PAR levels are very low, the difference in definition of  $Z_{eu}$  means a large proportion of available light (PAR or  $E_{d490}$ ), with considerable consequences for the interpretation of biological responses (e.g., growth rates; Moore *et al.* 1995).

López-Sandoval *et al.* (2009b) applied a model to SeaWiFS chlorophyll data to estimate primary productivity (PP) for the oceanic area off Cabo Corrientes. They generated the vertical profiles of chlorophyll ignoring the second FMax, based on the argument that it is too deep to yield a significant contribution to PP. Nevertheless, the photosynthetic parameters of the autotrophic communities of this second FMax may be different from those of the near surface layer because cyanobacteria are very small and their package effect on light absorption may be much smaller than that of eukaryotic cells. Data are needed on photosynthetic-irradiance relationships of the second FMax community to better estimate its contribution to PP.

The main dynamic processes observed in the ETM are coastal upwelling (García-Reyes 2005, Torres-Orozco *et al.* 2005, López-Sandoval *et al.* 2009a), the poleward MCC (Kessler 2006, Lavín *et al.* 2006), and the mesoscale eddies that abound in this area (Lavín *et al.* 2006, Zamudio *et al.* 2007). These are the processes that most likely affect the distribution of the second FMax in this area, as was shown by our data. Cyclonic eddies had a different effect on the two FChl maxima associated with their position in the euphotic zone. The most common effect occurred in areas where the uplifted pycnocline presented an enhanced first FMax (fig. 4a, b). In the northwestern part of the study area lacking a second FMax, there was a cyclonic influx of CCW (fig. 4a), and it had an intense first FMax (fig. 4b) similar to that observed for transect T4. This behavior has been explained based on the response of eukaryotic phytoplankton to nutrients and light controlled by vertical displacements of the isopycnals (McGillicuddy *et al.* 1999, 2007).

We found that the variability of the second FMax driven by the cyclonic eddy was different from that observed in the first FMax. Geostrophic circulation shows a cyclonic eddy centered

Costera Mexicana con dirección hacia el polo (Kessler 2006, Lavín *et al.* 2006), y los abundantes remolinos de mesoescala en el área (Lavín *et al.* 2006, Zamudio *et al.* 2007). Estos procesos son los que allí afectan la distribución del segundo FMax y que fueron observados en este trabajo. Los remolinos ciclónicos tuvieron diferentes efectos sobre los dos FMax, asociados a su posición en la zona eufótica. El efecto más común fue en áreas donde la pycnoclina se elevó y presentó un intenso primer FMax (fig. 4a y b). En el noroeste del área muestreada, donde no se presentó el segundo FMax, se observó la presencia de agua de la Corriente de California (fig. 4a), con un intenso primer FMax (fig. 4b) similar al observado en T4. Este comportamiento ha sido explicado como una respuesta del fitoplancton a los nutrientes y a la irradiancia afectados por el desplazamiento vertical de las isopícnas (McGillicuddy *et al.* 1999, McGillicuddy *et al.* 2007).

Se encontró que la variabilidad del segundo FMax debida a remolinos ciclónicos fue diferente a la observada en el primer FMax. La circulación geostrofica evidenció la presencia de un remolino ciclónico centrado en T4 (fig. 4a) intensificando el primer FMax (fig. 4b). Sorprendentemente, en la base de la zona eufótica el remolino ciclónico contenía un mínimo de FChl (fig. 4c, d); de hecho, el segundo FMax estuvo ausente del centro del remolino. Por lo tanto, se propone que esta característica estuvo relacionada con la relativamente alta concentración de oxígeno ( $> 9.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) en la isopícnas de  $26.0 \text{ kg m}^{-3}$  dentro del remolino, lo que es evidente en la figura 4e; mientras que la baja salinidad (fig. 4f) sugiere que fue originada en el agua de la Corriente de California cuya señal ha sido medida en la región (Lavín *et al.* 2006). Esto fue observado con mayor claridad en la distribución en medio del transecto T2: el segundo FMax no estuvo presente (fig. 4d) debido al alto OD ( $45.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ , fig. 4e), el cual estuvo asociado a la baja salinidad ( $34.5$ , fig. 4f). La variabilidad inversa entre OD y salinidad sugiere que características de mesoescala como los remolinos y meandros transportaron agua de la Corriente de California, lo que hizo más profundo el límite superior de la ZMO y motivó la variabilidad de mesoescala del segundo FMax. Estos procesos advectivos pueden controlar la cantidad de oxígeno disuelto (Escribano *et al.* 2004, Monteiro *et al.* 2008), como ocurrió sobre la isopícnas de  $26.0 \text{ kg m}^{-3}$ , y por lo tanto la distribución del segundo FMax.

En la parte sur del POTM el cambio en OD justo por debajo de la oxiclina fue muy evidente, disminuyendo de  $45.0$  a  $9.0 \mu\text{mol L}^{-1}$  en  $\sim 20 \text{ m}$  y siempre dentro de la zona eufótica. Una característica importante de las ZMO es la presencia de un máximo de nitritos en su límite superior (Codispoti *et al.* 2001). Esta característica podría tener una relación con la presencia del segundo FMax observado, debido a que *Prochlorococcus* que habita en el fondo de la zona eufótica ( $Z_{euPAR}$ ) puede incorporar principalmente nitrito para su crecimiento (Moore *et al.* 2002, Casey *et al.* 2007). Sin embargo, nuestros datos demuestran que el segundo FMax estuvo a mayor profundidad que  $Z_{euPAR}$ .

on T4 (fig. 4a) that enhanced the first FMax (fig. 4b). Surprisingly, at the base of the euphotic zone the cyclonic eddy contained a minimum in FChl (fig. 4c, d), and the second FMax was absent in the center of the eddy. We propose that this feature is related to the relatively high concentration of oxygen ( $>9.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ ) at the  $26.0 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnal in the eddy, which is apparent in figure 4e, while the associated low salinity (fig. 4f) suggests that it is originated in CCW, whose signal has been recorded in the region (Lavín *et al.* 2006). This is more clearly seen in the distributions at the center of T2: the second FMax was not present (fig. 4d) because of the high DO ( $45.0 \mu\text{mol L}^{-1}$ , fig. 4e) and associated low salinity ( $34.5$ , fig. 4f). The inverse variability of DO and salinity suggests that mesoscale features like eddies and meanders advected CCW, which deepened the upper limit of the OMZ and caused the mesoscale variability of the second FMax. This means that mesoscale advective processes control the amount of oxygen (Escribano *et al.* 2004, Monteiro *et al.* 2008) in the  $26.0 \text{ kg m}^{-3}$  isopycnal and, therefore, the distribution of the second FMax.

In the southern part of the ETPM, the change in DO just below the oxycline was very strong, decreasing from  $45.0$  to  $9.0 \mu\text{mol L}^{-1}$  over  $\sim 20$  m, always in the euphotic zone. An important feature of the OMZ is the presence of a nitrite maximum in its upper limit (Codispoti *et al.* 2001). This feature may have been related to the presence of the second FMax observed, because *Prochlorococcus* living under low irradiance conditions, can incorporate mainly nitrite for growth at the bottom of the euphotic zone ( $Z_{\text{euPAR}}$ ) (Moore *et al.* 2002, Casey *et al.* 2007). However, our data show that the second FMax is deeper than  $Z_{\text{euPAR}}$ .

The association between the second FMax and the OMZ is not a cause-effect relationship, because changes in the oxygen concentration *per se* do not have any effect on autotrophs. But, the drastic reduction of oxygen concentration at the upper limit of the OMZ is associated with maximum concentrations of  $\text{NH}_4^+$  and  $\text{NO}_2^-$  (ammonium and nitrite ions), as was described by Thomas (1966). These  $\text{NH}_4^+$  and  $\text{NO}_2^-$  maxima are due to denitrification processes. Therefore, if any change occurs at the depth of the upper limit of the OMZ, it would be reasonable to expect vertical changes in the maximum  $\text{NH}_4^+$  and  $\text{NO}_2^-$  concentrations, affecting the growth rates of the *Prochlorococcus* community under the euphotic zone and, therefore, their contribution to abundance and biomass. Nutrient data are needed to corroborate the association between FMax and the  $\text{NH}_4^+$  and  $\text{NO}_2^-$  maxima in our study area.

The spatial distribution of the first FMax showed maximum values at the coastal stations of transects T2 to T5 (fig. 4b), associated with the inshore lifting of the pycnocline (fig. 2). We argue that this is due to coastal upwelling, since Cabo Corrientes is an area with upwelling-favorable northwesterly winds during most of the year, with weakening starting in June and reaching a minimum in August (García-Reyes 2005). Satellite AQUA-MODIS images of sea surface temperature and ocean color (not shown) indicate that moderate upwelling

La asociación entre el segundo FMax y la ZMO no es una relación causa-efecto debido a que los cambios en la concentración de OD por sí mismos no tienen ningún efecto en organismos autótrofos. No obstante, la reducción drástica de la concentración de OD en el límite superior de la ZMO está asociada con los máximos en la concentración de  $\text{NH}_4^+$  y  $\text{NO}_2^-$  (iones amonio y nitrito), como ha sido descrito por Thomas (1966). Esos máximos en  $\text{NH}_4^+$  y  $\text{NO}_2^-$  son debidos al proceso de desnitrificación. Por lo tanto, si ocurre cualquier cambio en la profundidad del límite superior de la ZMO, sería de esperarse una variación en la concentración de  $\text{NH}_4^+$  y  $\text{NO}_2^-$  que afectaría las tasas de crecimiento de esta comunidad de *Prochlorococcus* presente en el fondo de la zona eufótica y, por lo tanto, su contribución a la abundancia y biomasa del fitoplancton. Se requieren datos de nutrientes para corroborar la asociación entre el segundo FMax y los máximos de  $\text{NH}_4^+$  y  $\text{NO}_2^-$  en el área de estudio.

La distribución espacial del primer FMax presentó valores altos en las estaciones costeras de los transectos T2 a T5 (fig. 4b), asociados con la inclinación de la piconclina hacia la superficie cerca de la costa (fig. 2). Esto podría ser debido a surgencia costeras, ya que Cabo Corrientes es un área con vientos del noroeste favorables a las surgencias casi todo el año, las cuales comienzan a debilitarse en junio y alcanzan su mínimo en agosto (García-Reyes 2005). Imágenes satelitales del sensor AQUA-MODIS de temperatura superficial del mar y color (no mostrado) indicaron que las surgencias moderadas tuvieron lugar al inicio del período de estudio, relacionadas con el valor positivo, aunque bajo, del índice de surgencia CUI ( $21^\circ\text{N}$ ,  $107^\circ\text{W}$ , del acrónimo en inglés de Coastal Upwelling Index), (<http://www.pfel.noaa.gov/products/PFEL/modeled/indices/upwelling.html>) y con datos de viento del QuikScat antes y durante el crucero (datos no mostrados). Las imágenes de satélite indicaron que el área afectada por surgencias estuvo limitada a las inmediaciones de Cabo Corrientes (García-Reyes 2005, Torres-Orozco *et al.* 2005, López-Sandoval *et al.* 2009a), lo cual podría explicar por qué en T6 no se presentaron evidencias de surgencias.

Mientras que en la parte oceánica de los transectos T3 a T6 el límite superior de la ZMO se observó cercano a la isopícnica de  $26.0 \text{ kg m}^{-3}$ , en los primeros 50–100 km estuvo por encima de ella (T3 a T6, fig. 2; fig. 5). Se propone que esto se debió a la advección de Agua Subsuperficial Subtropical de bajo OD y alta salinidad por la CCM, mostradas en las figuras 4e y 4f. Este efecto se vió favorecido por la presencia de una surgencia local, la cual llevó hacia la superficie la isopícnica  $\gamma_\theta = 24.0 \text{ kg m}^{-3}$  y causó un flujo superficial débil con dirección ecuatorial (fig. 5b) en los transectos T2 a T5 donde se formó un intenso segundo FMax. La isopícnica de  $26.0 \text{ kg m}^{-3}$  fue más somera en los primeros 50 km cercanos a la costa bajo condiciones de surgencia (fig. 5b). Lo anterior generó que el límite superior de la ZMO estuviera por arriba de esta isopícnica, ambos dentro de la zona eufótica, formando un intenso segundo FMax.

En resumen, con un detallado conjunto de datos obtenidos en junio de 2005 en la zona de transición norte del POTM, se

occurred at the beginning of our cruise, in agreement with a positive but weak Coastal Upwelling Index value (21°N, 107°W) (<http://www.pfel.noaa.gov/products/PFEL/modeled/indices/upwelling.html>) and with QuikScat winds before and during the cruise (not shown). Satellite imagery indicates that the area affected by upwelling is usually limited to the neighborhood of Cabo Corrientes (García-Reyes 2005, Torres-Orozco *et al.* 2005, López-Sandoval *et al.* 2009a), which could explain why T6 showed no evidence of upwelling.

In the offshore part of transects T3 to T6 the upper limit of the OMZ closely followed the 26.0 kg m<sup>-3</sup> isopycnal, but in the inner 50–100 km it was above it (T3 to T6, fig. 2; fig. 5). We propose that this feature is due to the advection of high-salinity, low-oxygen Subtropical Subsurface Water (StSsW) by the MCC (see fig. 4e, f). This effect is enhanced by the presence of a local upwelling condition, which lifted the  $\gamma_{\theta} = 24.0$  kg m<sup>-3</sup> isopycnal toward the surface and caused a weak southward coastal surface flow (fig. 5b) along transects T2 to T5 where a strong second FMax was formed. The 26.0 kg m<sup>-3</sup> isopycnal is shallower in the inner 50 km than it would be without upwelling conditions, and since in that coastal band the upper limit of the OMZ is above that isopycnal, and both are inside the euphotic zone, a strong second FMax is formed.

In summary, based on a detailed data set obtained in June 2005 in the northern transition boundary of the ETPM, we found that the formation of the second FMax (most probably a *Prochlorococcus* proliferation) was due to the shallowness of the upper limit of the OMZ (9.0  $\mu\text{mol L}^{-1}$ ) via its overlap with the euphotic zone (1%  $E_{d490(0)}$ ).

The observed spatial distribution of the second FMax was due to the variability of the upper limit of the OMZ, which in turn was due to mesoscale physical processes. At the largest scale covered by these data, the presence of oxygenated CCW in the most offshore sampled area considerably deepened (>180 m) the upper limit of the OMZ and precluded the formation of the second FMax.

Close to the coast, upwelling elevated (~50 m) the top of the OMZ, possibly raising the NH<sub>4</sub><sup>+</sup> and NO<sub>2</sub><sup>-</sup> maxima, and therefore enhancing the second FMax. The MCC was responsible for bringing into the coastal area water of high salinity and low oxygen (StSsW), which deepened the top of the OMZ and weakened the second FMax. However, when favorable upwelling conditions occurred, their coupled effect enhanced the second FMax close to the coast, as a result of the vertical advection of OMZ into the euphotic zone.

One of the mechanisms responsible for the mesoscale variability in the upper limit of the OMZ and the second FMax was the presence of cyclonic eddies. These eddies enhanced the first FMax in the whole ETPM region, with the presence of CCW as well as StSsW. A second FMax was observed only when these eddies were generated in the influence zone of StSsW. Therefore, the transitional character of the ETPM influences the mesoscale variability of the upper limit of the OMZ and of the second FMax.

encontró que la formación del segundo FMax (posiblemente causada por una proliferación de *Prochlorococcus*) fue debida a la posición somera del límite superior de la ZMO (9.0  $\mu\text{mol L}^{-1}$ ) mediante su sobreposición con la zona eufótica (1% de  $E_{d490(0)}$ ).

La distribución espacial del segundo FMax fue debida a la variabilidad del límite superior de la ZMO, la cual a su vez fue generada por procesos físicos de mesoescala. En la mayor escala cubierta por estos datos, la presencia de agua de la Corriente de California rica en oxígeno disuelto hizo más profundo (>180 m) el límite superior de la ZMO lo que evitó la formación del segundo FMax.

Cerca de la costa la surgencia elevó (~50 m) el límite superior de la ZMO, posiblemente elevó los máximos de NH<sub>4</sub><sup>+</sup> y NO<sub>2</sub><sup>-</sup>, y por lo tanto intensificó el segundo FMax. La CCM fue responsable de llevar agua de alta salinidad y baja concentración de oxígeno (Agua Subtropical Subsuperficial; AStSs) hacia la región costera del POTM, lo que hizo más profundo el límite superior de la ZMO y debilitó el segundo FMax. Sin embargo, cuando se presentaron condiciones de surgencias intensas, estas favorecieron el incremento del segundo FMax cercano a la costa, como resultado de la advección vertical de la ZMO hacia la zona eufótica.

Uno de los mecanismos de la variabilidad de mesoescala del límite superior de la ZMO y de FMax fue la presencia de remolinos ciclónicos. Estos remolinos intensificaron el primer FMax en toda la región del POTM, tanto con agua de la Corriente de California, como con AStSs. Sin embargo, el segundo FMax sólo se intensificó cuando estos remolinos estuvieron en la zona de influencia del AStSs. Por lo tanto, la variabilidad de mesoescala del límite superior de la ZMO y del segundo FMax fue influenciada por el carácter transicional del POTM.

## Agradecimientos

Este artículo es un producto del proyecto Dinámica, termodinámica y producción primaria de la Corriente Costera Mexicana, financiado por CONACYT (SEP-2003-C02-42941/A-1) y CICESE. JCM y VMG tuvieron una beca de doctorado de CONACYT. JCM fue apoyado por los proyectos CONACYT 28367 y SEP-2003-C02-42941/A-1. Queremos agradecer el apoyo técnico del capitán y la tripulación del B/O Francisco de Ulloa. Agradecemos a los revisores anónimos por sus observaciones y comentarios.

## Acknowledgments

This study was supported by CICESE and by the Mexican Council for Science and Technology (CONACYT, grant SEP-2003-C02-42941/A-1). JCM and VMG held CONACYT scholarships. We thank the skipper and crew of the R/V *Francisco de Ulloa* for their support, as well as the anonymous reviewers for their observations and comments.

## References

- Almazán-Becerril A, García-Mendoza E. 2008. Maximum efficiency of charge separation of photosystem II of the phytoplankton community in the Eastern Tropical North Pacific off Mexico: A nutrient stress diagnostic tool? *Cienc. Mar.* 34: 29–43.
- Anderson JC. 1971. Oxygen analysis. In: *Marine Technician Handbook*. Sea Grant Publication No. 9, SIO Ref. No. 71–8, Univ. of California, 29 pp.
- Bograd S, Castro C, Di Lorenzo D, Palacios D, Bailey H, Gilly W, Chavez F. 2008. Oxygen declines and the shoaling of the hypoxic boundary in the California Current. *Geophys. Res. Lett.* 35, L12607, doi:10.1029/2008GL034185.
- Bouman H, Ulloa O, Scanlan D, Zwirgmaier K, Li W, Platt T, Stuart V, Barlow R, Leth O, Clementson L, Lutz V, Fukasawa M, Watanabe S, Sathyendranath S. 2006. Oceanographic basis of the global surface distribution of *Prochlorococcus* ecotypes. *Science*, doi: 10.1126/science.1122692.
- Casey J, Lomas M, Mandecki J, Walker D. 2007. *Prochlorococcus* contributes to new production in the Sargasso Sea deep chlorophyll maximum. *Geophys. Res. Lett.* 34, L106604, doi: 10.1029/2006GL028725.
- Cline J, Richards F. 1972. Oxygen deficient conditions and nitrate reduction in the eastern tropical North Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.* 17: 885–900.
- Codispoti LA, Brandes JA, Christensen JP, Devol AH, Naqvi SWA, Paerl HW, Yoshinari T. 2001. The oceanic fixed nitrogen and nitrous oxide budgets: Moving targets as we enter the anthropocene? *Sci. Mar.* 65: 85–105.
- Escribano R, Daneri G, Fariás L, Gallardo VA, González HA, Gutiérrez D, Lange C, Morales CE, Pizarro O, Ulloa O, Brauni M. 2004. Biological and chemical consequences of the 1997–1998 El Niño in the Chilean coastal upwelling system: A synthesis. *Deep-Sea Res. II* 51: 2389–2411.
- Fernández-Álamo M, Färber-Lorda J. 2006. Zooplankton and the oceanography of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.* 69: 318–359.
- Fiedler P, Talley L. 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.
- Godínez-Sandoval VM, Lavín MF, Beier E, García-Córdova J, Cepeda-Morales J. 2005. Datos hidrográficos frente a Cabo Corrientes y en la región de entrada del Golfo de California durante junio del 2005: Campaña PROCOMEX-0506. In: *Informe Técnico. Serie Oceanografía Física, CICESE, Mexico*.
- Goericke R, Olson RJ, Shalapyonok A. 2000. A novel niche for *Prochlorococcus* sp. in low-light suboxic environments in the Arabian Sea and the Eastern Tropical North Pacific. *Deep-Sea Res. I* 47: 1183–1205.
- Helly JJ, Levin LA. 2004. Global distribution of naturally occurring marine hypoxia on continental margins. *Deep-Sea Res. I* 51: 1159–1168.
- Huisman J, Pham Thi N, Karl D, Sommeijer B. 2006. Reduced mixing generates oscillations and chaos in the oceanic deep chlorophyll maximum. *Nature* 439: 332–325, doi:10.1038/nature04245.
- Johnson Z, Landry M, Bidigare R, Brown S, Campbell L, Gunderson J, Marra J, Trees C. 1999. Energetics and growth kinetics of a deep *Prochlorococcus* spp. population in the Arabian Sea. *Deep-Sea Res. II* 46: 1719–1743.
- Johnson Z, Zinser E, Coe A, McNulty N, Woodward E, Chisholm S. 2006. Niche partitioning among *Prochlorococcus* ecotypes along ocean-scale environmental gradients. *Science* 311: 1737–1740.
- Kamykowski D, Zentara S. 1990. Hypoxia in the world ocean as recorded in the historical data set. *Deep-Sea Res.* 37: 1861–1874.
- Karstensen J, Stramma L, Visbeck M. 2008. Oxygen minimum zones in the eastern tropical Atlantic and Pacific Oceans. *Prog. Oceanogr.* 77: 331–350.
- Keeling R, Garcia H. 2002. The change in oceanic O<sub>2</sub> inventory associated with recent global warming. *PNAS* 99: 7848–7853.
- Kessler W. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: A review. *Prog. Oceanogr.* 69: 181–217.
- Lavín MF, Beier E, Gómez-Valdés J, Godínez VM, García J. 2006. On the summer poleward coastal current off SW Mexico. *Geophys. Res. Lett.* 33, L02601, doi: 02610.01029/02005glo24686.
- Letelier R, Karl D, Abbott M, Bidigare R. 2004. Light driven seasonal patterns of chlorophyll and nitrate in the lower euphotic zone of the North Pacific Subtropical Gyre. *Limnol. Oceanogr.* 49: 508–519.
- López-Sandoval DC, Lara-Lara JR, Álvarez-Borrego S. 2009a. Phytoplankton production by remote sensing in the region off Cabo Corrientes, Mexico. *Hidrobiológica* 19 (in press).
- López-Sandoval DC, Lara-Lara JR, Lavín MF, Álvarez-Borrego S, Gaxiola-Castro G. 2009b. Primary productivity observations in the eastern tropical Pacific off Cabo Corrientes, Mexico. *Cienc. Mar.* 35: 169–182.
- McGillicuddy D, Johnson R, Siegel D, Michaels A, Bates N, Knap A. 1999. Mesoscale variations of biogeochemical properties in the Sargasso Sea. *J. Geophys. Res.* 104: 13381–13394.
- McGillicuddy D, Anderson L, Bates N, Bibby T, Buesseler KO, Carlson G, Davis C, Ewart C, Falkowski PG, Goldthwait S, Hansell D, Jenkins W, Johnson R, Kosnyrev V, Ledwell J, Li Q, Siegel D, Steinberg D. 2007. Eddy/wind interactions stimulate extraordinary mid-ocean plankton blooms. *Science* 316: 1021–1026, doi 10.1126/science.1136256.
- Monteiro P, Van der Plas A, Mélice L, Florenchie P. 2008. Interannual hypoxia variability in a coastal upwelling system: Ocean-shelf exchange, climate and ecosystem-state implications. *Deep-Sea Res. I* 55: 435–450.
- Moore L, Chisholm S. 1999. Photophysiology of the marine cyanobacterium *Prochlorococcus*: Ecotypic differences among cultured isolates. *Limnol. Oceanogr.* 44: 628–638.
- Moore L, Goericke R, Chisholm S. 1995. Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus*: Influences of light and temperature on growth, pigments, fluorescence, and absorptive propriety. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 116: 259–275.
- Moore L, Post A, Rocap G, Chisholm S. 2002. Utilization of different nitrogen sources by the marine cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *Limnol. Oceanogr.* 47: 989–996.
- Morrison JM, Codispoti LA, Smith S, Wishner K, Flagg C, Gardner W, Gaurin S, Naqvi S, Manghnani V, Prosperie L, Gunderson J. 1999. The oxygen minimum zone in the Arabian Sea during 1995. *Deep-Sea Res. II* 46: 1903–1931.
- Mueller J. 2003. Radiometric measurements and data analysis protocols. In: Mueller JL, Fargion GS, McClain CR (eds.), *Ocean Optics Protocols for Satellite Ocean Color Sensor Validation*. NASA/TM-2003–21621/Rev-Vol III.
- Partensky F, Hess W, Vaultot D. 1999. *Prochlorococcus*, a marine photosynthetic prokaryote of global significance. *Microb. Mol. Biol. Rev.* 63(1): 106–127.
- Thomas W. 1966. On denitrification in the northeastern tropical Pacific Ocean. *Deep-Sea Res.* 13: 1109–1114.

- 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.
- UNESCO. 1991. Processing of oceanographic station data, JPOTS. UNESCO Technical Papers in Marine Science, Paris, 138 pp.
- Venrick EL, McGowan JA, Mantyla AW. 1973. Deep maxima of photosynthetic chlorophyll in the Pacific Ocean. *Fish. Bull.* 71: 41–52.
- Ward B, Tuit C, Jayacumar A, Rich J, Moffett J, Naqvi SWA. 2008. Organic carbon, and not copper, controls denitrification in oxygen minimum zones of the ocean. *Deep-Sea Res. I* 55: 1672–1683.
- Zamudio L, Hurlburt EH, Metzger EJ, 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.

*Recibido en junio de 2009;  
aceptado en octubre de 2009*