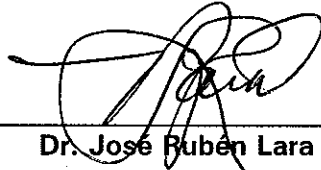


TESIS DEFENDIDA POR
Eduardo Millán Núñez
Y APROBADA POR EL SIGUIENTE COMITÉ



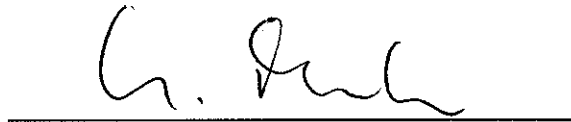
Dr. José Rubén Lara Lara

Director del Comité



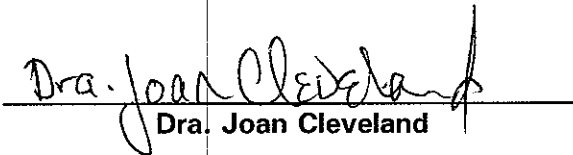
Dr. Saúl Alvarez Botrego

Miembro del Comité



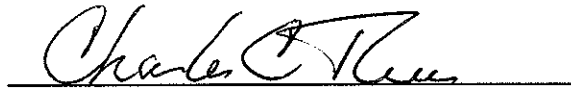
Dr. Helmut Maske Rubach

Miembro del Comité



Dra. Joan Cleveland

Miembro del Comité



Dr. Charles Trees

Miembro del Comité



Dra. Diana Tentori Santacruz

Miembro del Comité



Dr. Jaime Färber Lorda

Jefe del Departamento de Ecología



Dr. Federico Graef Ziem

Director de Estudios de Posgrado

9 de agosto de 1999

**CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA
Y DE EDUCACIÓN SUPERIOR DE ENSENADA**

**DIVISIÓN DE OCEANOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA**

**VARIABILIDAD DEL COEFICIENTE ESPECÍFICO DE ABSORCIÓN
DE LUZ POR FITOPLANCTON EN EL GOLFO DE CALIFORNIA**

TESIS

que para cubrir parcialmente los requisitos necesarios
para obtener el grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** presenta:

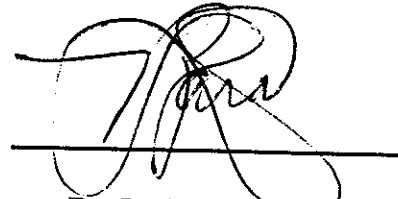
EDUARDO MILLÁN NÚÑEZ

Ensenada, Baja California, México. Agosto de 1999

RESUMEN de la Tesis de **EDUARDO MILLÁN NÚÑEZ**, presentada como requisito parcial, para la obtención del grado de **DOCTOR EN CIENCIAS en ECOLOGIA MARINA**. Ensenada, Baja California, México. Agosto de 1999.

**VARIABILIDAD DEL COEFICIENTE ESPECÍFICO DE ABSORCIÓN DE LUZ
POR FITOPLANCTON EN EL GOLFO DE CALIFORNIA**

Resumen aprobado por:



Dr. José Rubén Lara Lara
Director de Tesis

En los últimos años, los expertos de la óptica hidrológica han mostrado gran interés en el Golfo de California, ya que es un mar marginal que reúne las condiciones atmosféricas-oceanográficas para poder llevar a cabo comparaciones bio-ópticas *in situ* versus satélite. Tales comparaciones son muy importantes para lograr detectar a nivel de mesoscala la productividad primaria. Sin embargo, actualmente los parámetros que se usan en algoritmos para predecir la productividad son valores promedio a nivel mundial. Para evitar este tipo de sesgo en el Golfo, decidimos realizar tres cruceros oceanográficos para detectar la variabilidad espacio-temporal del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton (a^*_{ph}). En la primavera de 1993 se observaron valores de la mediana de $0.082 \text{ m}^2(\text{mg Clor}_a)^{-1}$ a 440 nm y de 0.033 a 674 nm, mientras que en otoño de 1994 el valor fue de $0.033 \text{ m}^2(\text{mg Clor}_a)^{-1}$ a 440 nm y de 0.015 a 674 nm, y durante el verano de 1995 el valor fue de $0.049 \text{ m}^2(\text{mg Clor}_a)^{-1}$ a 440 nm y de 0.014 a 674 nm. En general, las estaciones que se localizaron en el área de las Grandes Islas mostraron condiciones oceanográficas favorables para el desarrollo del fitoplancton, y por consiguiente valores bajos del a^*_{ph} . Con base a variables ambientales y bio-ópticas del fitoplancton, generamos un modelo empírico para predecir el a^*_{ph} 440 nm en dos zonas del Golfo de California; observándose para la zona 2 (parte Central y Norte) un $R^2 = 0.79$ al 95% de significancia, mientras que en la zona 3 (Grandes Islas) se observó un $R^2 = 0.84$. En este estudio, consideramos que la variabilidad del a^*_{ph} se debió principalmente a las variables del medio ambiente (PAR, T °C, PO_4) y bio-ópticas del fitoplancton (biovolumen cel^{-1} y $\text{Clor}_a/\text{biovolumen}$).

Palabras clave: Fitoplancton, HPLC-Absorción, Golfo de California.

ABSTRACT of the Thesis of **EDUARDO MILLAN NUNEZ**, presented as partial requirement to obtain the **DOCTOR IN SCIENCES** grade in **MARINE ECOLOGY**. Ensenada, Baja California, México. August 1999.

**VARIABILITY OF THE SPECIFIC ABSORPTION COEFFICIENT LIGHT
BY PHYTOPLANKTON IN THE GULF OF CALIFORNIA**

ABSTRACT

In the latest years, experts on optical hydrology have shown great interest in the Gulf of California, since it is a marginal sea with the atmospheric-oceanographic conditions necessary for doing in situ bio-optical comparisons versus satellite. Such comparisons are very important for detecting primary productivity at a mesoscale level. However, at present the parameters used in algorithms for predicting productivity are worldwide averages. For avoiding this type of slanting, we decided to carry out three oceanographic cruises for detecting the space-temporal variability of the specific absorption coefficient light by phytoplankton (a^*_{ph}). In the spring of the 1993 we observed median values of $0.082 \text{ m}^2(\text{mg Chl}a)^{-1}$ at 440 nm and 0.033 at 674 nm, while in autumn of 1994 the median value was of $0.033 \text{ m}^2(\text{mg Chl}a)^{-1}$ at 440 nm and 0.015 at 674 nm, and during the summer of 1995 the median value was of $0.049 \text{ m}^2(\text{mg Chl}a)^{-1}$ at 440 nm and 0.014 at 674 nm. In general, the stations located in the area of the Great Islands showed favourable oceanographic conditions of the development of the phytoplankton, and therefore low values of the a^*_{ph} . On the basis of environmental and bio-optical variables of the phytoplankton, we generated models empirics for predicting the a^*_{ph} 440 nm in two zones in the Gulf of California; observing for the zone 2 (part Central and North) an $R^2 = 0.79$ at 95% significance, while in the zone 3 (Great Islands) we observed an $R^2 = 0.84$. In this study we consider that the variability of the a^*_{ph} was due mainly to the environmental variables (PAR, T °C, PO₄) and the bio-optical of the phytoplankton (biovolume cell⁻¹ and Chl*a*/biovolume).

Keywords : Phytoplankton, HPLC-absorption, Gulf of California.

DEDICATORIA

*A mi esposa e hijas: quienes lograron con su cariño,
apoyo y paciencia, el poder obtener el grado:*

María de Jesús,

Alexandra,

Nitzschia Elsie,

María Fernanda,

Jeniffer.

A mis padres por su cariño y honestidad a la vida

AGRADECIMIENTOS

A mi director de tesis **Dr. José Rubén Lara Lara** por su asesoría y valiosa colaboración para la realización de la tesis.

A los **Doctores** miembros del comité de tesis por sus comentarios, sugerencias y correcciones al manuscrito: **Diana Tentori Santacruz, Joan S. Cleveland, Saúl Álvarez Borrego, Helmut Maske Rubach y Charles C. Trees.** Al **Dr. Norman B. Nelson** de *Bermuda Biological Station for Research, UK.* por lograr que las ideas toquen suelo.

A mis amigos de la Estación de Investigación Oceanográfica de Ensenada de la Secretaría de Marina, especialmente a aquellos que a pesar de todo han demostrado tener *ética profesional* en su trabajo.

A mis amigos y compañeros del Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, CICESE; así como a José María Domínguez y Francisco Javier Ponce por las figuras que aquí se presentan.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACyT por su apoyo económico, a pesar de los tiempos de crisis por la que atravieza el país.

CONTENIDO

	<u>Página</u>
I. INTRODUCCIÓN	
I.1 Antecedentes	1
I.2 Hipótesis	7
I.3 Objetivo	8
I.4 Área de estudio	8
II. MATERIALES Y MÉTODOS	
II.1 Toma de datos y análisis de variables	11
II.2 Análisis del coeficiente de absorción	13
II.3 Análisis de clorofilas y carotenoides	14
II.4 Análisis de la forma espectral de absorción ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph440\text{ nm}}$)	16
III. RESULTADOS	
III.1 Caracterización de las condiciones oceanográficas del Golfo de California	18
III.2 Variabilidad espacio-temporal del coeficiente de absorción del material total particulado (a_p), detritus (a_d), y fitoplancton (a_{ph})	34
III.3 Análisis de regresión lineal entre los principales componentes del material particulado a 440 nm	46
III.4 Variabilidad espacio-temporal del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton (a^*_{ph})	50
III.5 Biovolumen y tamaño promedio de la comunidad del fitoplancton	56

CONTENIDO....(Continuación)	<u>Página</u>
III.6 Análisis de la composición taxonómica del fitoplancton	61
III.7 Forma espectral de absorción $a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(440nm)$, promedio de la razón pigmentaria y composición taxonómica del fitoplancton	68
III.8 Variabilidad del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton (a^*_{ph}) con relación a clorofilas y carotenoides	76
III.9 Análisis estadístico: por épocas de muestreo	76
III.10 Análisis estadístico: por zonas de estudio	80
IV. DISCUSIONES	86
IV.1 Conclusiones	99
LITERATURA CITADA	100
APÉNDICES:	
1. Glosario general	109
2. Concentración promedio de las clorofilas y carotenoides durante los tres períodos de muestreo	114
3. Reimpreso "CalCOFI Rep., Vol. 39:159-168, 1998" Millán Núñez, E., J.R. Lara Lara, y J.S. Cleveland	121

LISTA DE FIGURAS

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
1	Divisiones biogeográficas del Golfo de California de acuerdo con Gilbert y Allen (1943) [letras y líneas sólidas] y Round (1967) [números y líneas punteadas].	6
2	Proyección tridimensional de la topografía submarina del Golfo de California (Alejandro Hinojosa) con relación a las estaciones de muestreo. Abril de 1993 (1-7), octubre de 1994 (8-12) y agosto de 1995 (13-17).	10
3	El factor <i>beta</i> (β) o esparcimiento de trayectoria de luz. Densidad óptica de células medidas en suspensión (OD_s) y sobre filtros (OD_f). a) espectrofotómetro HP diode array, b) Perkin Elmer Lambda 3b (datos proporcionados por Chuck C. Trees).	15
4	Comparación del HPLC y Fluorimetría en la determinación de la clorofila <i>a</i> ($mg\ m^{-3}$) en el Golfo de California. Los cuadros blancos representan los datos de abril de 1993, los cuadros negros a octubre de 1994, y los círculos negros a agosto de 1995.	17
5	Distribución vertical de las variables: fosfato, clorofila <i>a</i> , temperatura, profundidad de la zona eufótica (E_{uz}), y luz fotosintéticamente activa (PAR). Estación 1 (abril de 1993, octubre de 1994, agosto de 1995).	20
6	Distribución vertical de las variables: fosfato, clorofila <i>a</i> , temperatura, profundidad de la zona eufótica (E_{uz}), y luz fotosintéticamente activa (PAR). Estación 2 (abril de 1993, octubre de 1994, agosto de 1995).	21
7	Distribución vertical de las variables: fosfato, clorofila <i>a</i> , temperatura, profundidad de la zona eufótica (E_{uz}), y luz fotosintéticamente activa (PAR). Estación 3 (abril de 1993, octubre de 1994, agosto de 1995).	23

LISTA DE FIGURAS....(Continuación)

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
8	Distribución vertical de las variables:fosfato, clorofila <i>a</i> , temperatura, profundidad de la zona eufótica (E_{uz}), y luz fotosintéticamente activa (PAR). Estación 4 (abril de 1993, octubre de 1994, agosto de 1995).	25
9	Distribución vertical de las variables:fosfato, clorofila <i>a</i> , temperatura, profundidad de la zona eufótica (E_{uz}), y luz fotosintéticamente activa (PAR). Estación 5 (abril de 1993, octubre de 1994, agosto de 1995).	26
10	Distribución vertical de las variables:fosfato, clorofila <i>a</i> , temperatura, profundidad de la zona eufótica (E_{uz}), y luz fotosintéticamente activa (PAR). Estación 6 y 7 (abril de 1993).	27
11	Imagen de temperatura superficial derivada del satélite NOAA-11 con un AVHRR-HRPT. a) 4 de abril y b) 11 de abril de 1993. Los diferentes tonos de azul corresponden a aguas relativamente frías y los tonos amarillo-verde a aguas cálidas.	29
12	Imagen de temperatura superficial derivada del satélite NOAA-11 con un AVHRR-HRPT para el 17 de octubre de 1994. Los diferentes tonos de amarillo-verde corresponden a aguas relativamente frías y los tonos azul corresponden a aguas cálidas.	30
13	Imagen de temperatura superficial derivada del satélite NOAA-14 con un AVHRR-HRPT para el 23 de agosto de 1995. Los tonos de azul-claro corresponden a aguas relativamente templadas, y el tono azul-oscuro corresponde a aguas cálidas.	32
14	Diagrama T-S para las estaciones hidrográficas del Golfo de California durante los tres períodos de muestreos: a) abril de 1993, b) octubre de 1994, c) agosto de 1995. Las líneas curvas representan la densidad del agua. Los números encerrados en círculos son las estaciones cuyas localizaciones se muestran en el mapa.	33

LISTA DE FIGURAS....(Continuación)

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
15	Variabilidad espectral del coeficiente de absorción total particulado (a_p, m^{-1}) dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números a la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante 1993.	35
15	(Continuación). Variabilidad espectral del coeficiente de absorción total particulado (a_p, m^{-1}) dentro de la zona eufótica. f) estación 6, g) estación 7. Los números a la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante abril de 1993.	36
16	Variabilidad espectral del coeficiente de absorción total particulado (a_p, m^{-1}) dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante octubre de 1994.	37
17	Variabilidad espectral del coeficiente de absorción total particulado (a_p, m^{-1}) dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante agosto de 1995.	39
18	Variabilidad espectral del coeficiente de absorción del detritus (a_d, m^{-1}) dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números a la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante abril de 1993.	40
18	(Continuación). Variabilidad espectral del coeficiente de absorción del detritus (a_d, m^{-1}) dentro de la zona eufótica. f) estación 6, g) estación 7. Los números a la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante abril de 1993.	41

LISTA DE FIGURAS....(Continuación)

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
19	Variabilidad espectral del coeficiente de absorción del detritus (a_d, m^{-1}) dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestra la posición secuencial de las curvas durante octubre de 1994.	42
20	Variabilidad espectral del coeficiente de absorción del detritus (a_d, m^{-1}) dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante agosto de 1995.	43
21	Variabilidad espectral del coeficiente de absorción del fitoplancton (a_{ph}, m^{-1}) dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante abril de 1993.	44
21	(Continuación). Variabilidad espectral del coeficiente de absorción del fitoplancton (a_{ph}, m^{-1}) dentro de la zona eufótica. f) estación 6, g) estación 7. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante abril de 1993.	45
22	Variabilidad espectral del coeficiente de absorción del fitoplancton (a_{ph}, m^{-1}) dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante octubre de 1994.	47
23	Variabilidad espectral del coeficiente de absorción del fitoplancton (a_{ph}, m^{-1}) dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante agosto de 1995.	48

LISTA DE FIGURAS....(Continuación)

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
24	Regresión lineal entre los principales componentes del coeficiente de absorción total particulado (a_p , m^{-1} , a 440 nm) durante los tres periodos de muestreo. a) coeficiente de absorción del detritus vs. coeficiente de absorción del material particulado, b) coeficiente de absorción del fitoplancton vs. coeficiente de absorción del material particulado. La r^2 representa el coeficiente de determinación.	49
25	Variabilidad espectral del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton a^*_{ph} , $m^2(mg\ Clorofila)^{-1}$ dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante abril de 1993.	51
25	(Continuación). Variabilidad espectral del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton a^*_{ph} , $m^2(mg\ Clorofila)^{-1}$ dentro de la zona eufótica. f) estación 6, g) estación 7. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante abril de 1993.	52
26	Variabilidad espectral del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton a^*_{ph} , $m^2(mg\ Clorofila)^{-1}$ dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante octubre de 1994.	53
27	Variabilidad espectral del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton a^*_{ph} , $m^2(mg\ Clorofila)^{-1}$ dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante agosto de 1995.	54

LISTA DE FIGURAS....(Continuación)

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
28	Regresión lineal entre el tamaño promedio de la comunidad del fitoplancton $\ln(\text{biovolumen cel}^{-1})$ en función de la razón $\ln(\text{clorofila } a/\text{biovolumen})$ durante los tres períodos de muestreo. a) abril de 1993, b) octubre de 1994, c) agosto de 1995. La r^2 representa el coeficiente de determinación.	58
29	Correlación ordenada de Kendall del coeficiente específico de absorción (a^*_{ph}) con relación al tamaño promedio de la comunidad del fitoplancton durante los tres períodos de muestreo. a) $\ln(\text{biovolumen cel}^{-1})$ vs. $a^*_{ph440 \text{ nm}}$, b) $\ln(\text{clorofila } a/\text{biovolumen})$ vs. $a^*_{ph440 \text{ nm}}$, c) $\ln(\text{clorofila } a/\text{biovolumen})$ vs. $a^*_{ph674 \text{ nm}}$. La línea representa la tendencia entre las dos variables.	59
29	(Continuación). a) Regresión lineal entre el tamaño promedio de la comunidad del fitoplancton $\ln(\text{biovolumen cel}^{-1})$ en función de la razón $\ln(\text{clorofila } a/\text{biovolumen})$. La r^2 representa el coeficiente de determinación. b) Correlación ordenada de Kendall del coeficiente específico de absorción ($a^*_{ph 440 \text{ nm}}$) con relación al tamaño total del fitoplancton, la línea representa la tendencia entre las dos variables. Los círculos negros representan la comunidad total del fitoplancton (pico-nano y microplancton) y los círculos blancos a la comunidad del nano-microplancton durante abril de 1993.	62
30	Relación logarítmica entre el tamaño (células en μm) y la abundancia de células (células l^{-1}) de la comunidad del fitoplancton durante los tres períodos de muestreo. a) abril de 1993, b) octubre de 1994, c) agosto de 1995. Los símbolos representan las estaciones de muestreo.	63
31	Forma espectral del coeficiente de absorción del fitoplancton ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph440 \text{ nm}}$) con relación a los principales pigmentos fotosintéticos. a) estación 1-100% de abril de 1993, b) estación 1-10% de octubre de 1994, c) estación 5-100% de abril de 1993, d) estación 7-100% de abril de 1993. El espectrofotómetro Hewlett Packard mostró errores a la longitud de onda de 570-586 nm y a 656 nm.	68

LISTA DE FIGURAS....(Continuación)

<u>Figura</u>		<u>Página</u>
32	Correlación ordenada de Kendall del coeficiente específico de absorción del fitoplancton (a^*_{ph}) con relación a la concentración de clorofila a durante durante abril de 1993 (cuadro claro) y octubre de 1994 (cuadro oscuro). a) a^*_{ph} 440 nm, b) a^*_{ph} 674 nm. La línea punteada nos representa la tendencia entre las dos variables. La línea sólida nos representa el promedio de la tendencia entre las dos variables.	75
33	Correlación ordenada de Kendall del coeficiente específico de absorción del fitoplancton (a^*_{ph} 440 nm) con relación a la razón de zeaxantina/clorofila a . a) abril de 1993, b) octubre de 1994. La línea representa la tendencia entre las dos variables.	76
34	Variabilidad del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton (a^*_{ph}) durante los tres períodos de muestreo. a) a^*_{ph} 440 nm, b) a^*_{ph} 674 nm.	77
35	Variabilidad del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton (a^*_{ph}) por zonas de estudio en el Golfo de California. a) a^*_{ph} 440 nm, b) a^*_{ph} 674 nm.	79
36	Divisiones biogeográficas del Golfo de California de acuerdo a la variabilidad del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton (a^*_{ph} 440 nm) durante los tres períodos de muestreo.	81
37	Variabilidad temporal promedio del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton durante los tres períodos de muestreo. Los cuadros corresponden al a^*_{ph} 440 nm y los círculos al a^*_{ph} 674 nm. Los triángulos representan la razón entre la banda azul (440 nm) y la roja (674 nm).	85

LISTA DE TABLAS

<u>Tabla</u>	<u>Página</u>
I	62
Comparación del volumen celular por litro (biovolumen cel^{-1}) del fitoplancton por grupos de tamaños. A) picoplancton ($0.7\text{-}2\ \mu\text{m}$), B) nanoplancton ($2\text{-}5\ \mu\text{m}$) y C) nano-micropalcton ($>5\ \mu\text{m}$) durante abril de 1993. Los datos del nanoplancton fueron analizados por citometría de flujo y proporcionados por David Phinney durante la campaña oceanográfica MOCE2 al Golfo de California.	
Ib	64
Comparación del biovolumen total del fitoplancton por tamaños. A) Picoplancton ($0.7\text{-}2\ \mu\text{m}$), B) nanoplancton ($2\text{-}5\ \mu\text{m}$), C) nano-micropalcton ($>5\ \mu\text{m}$), D) abundancia de células por litro, E) $\ln(\text{Biovolumen}\ \text{cel}^{-1})$ y F) $\ln(\text{clorofila } a/\text{biovolumen})$ durante abril de 1993. Se presenta en (%) la biomasa correspondiente a la composición del fitoplancton total por tamaños. Los datos del picoplancton se obtuvieron a partir de constantes dadas por Moore <i>et al.</i> (1995). El nanoplancton fue analizado por citometría de flujo y proporcionado por David Phinney durante la campaña oceanográfica MOCE2 al Golfo de California.	
II	71
Principales grupos taxonómicos del microfitoplancton y parte del nanoplancton que contribuyeron a la forma espectral de absorción de luz en el Golfo de California. En este estudio no se tomaron en cuenta los organismos menores del 1% del biovolumen total de la muestra.	
III	84
Análisis de regresión múltiple por zonas de estudio del a^*_{ph} ($440\ \text{nm}$) como variable dependiente (VD) de las razones biovolumen cel^{-1}, $\text{clor}a/\text{biovolumen}$, y PAR, $T\ ^\circ\text{C}$, PO_4. Coeficiente múltiple de determinación (R^2) al 95% de significancia, razón de varianza de la regresión múltiple (f), y niveles de significancia (p) durante las dos regiones biogeográficas del Golfo de California. a) zona (2), b) zona (3).	
IV	85
Modelos empíricos para dos zonas biogeográficas del Golfo de California para predecir el a^*_{ph} ($440\ \text{nm}$). a) zona 2, b) zona 3.	

LISTA DE TABLAS....(Continuación)

<u>Tabla</u>		<u>Página</u>
V	Comparación de valores del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton a^*_{ph} (440 nm y 674 nm) para diferentes partes del mundo. En este estudio, utilizamos como promedio a la mediana (MD).	97

VARIABILIDAD DEL COEFICIENTE ESPECÍFICO DE ABSORCIÓN DE LUZ POR FITOPLANCTON EN EL GOLFO DE CALIFORNIA

I INTRODUCCIÓN

I.1 Antecedentes

La absorción de luz en el océano por material particulado, incluyendo el fitoplancton es de una gran importancia, ya que son las partículas las que esparcen o absorben la luz en el mar, provocando de esta manera el color del océano. La variabilidad de partículas nos da, como consecuencia del conocimiento de la atenuación de luz, información sobre la producción primaria y la biomasa pigmentaria del fitoplancton. Asimismo, algunos autores han demostrado cambios en las características ópticas de las masas de agua, asociándolas a procesos bioquímicos celulares inherentes a la energía utilizable para la fotosíntesis (Yentsch, 1960; Morel y Prieur, 1977; Mitchell y Kiefer, 1988; y Bricaud *et al.*, 1995).

La absorción de luz por partículas en agua de mar, ha sido previamente descrita (Maske y Haardt, 1987; Yentsch y Phinney, 1989; Nelson *et al.*, 1993; y Cleveland, 1995), concluyendo la mayoría de los autores que existe una relación no lineal entre el coeficiente de absorción de luz por fitoplancton y la concentración de clorofila. A esta relación, se le asocia la propiedad óptica del fitoplancton, tamaño y forma de las partículas, así como, la concentración de pigmentos (Morel y Bricaud, 1981; Spinrad y Brown, 1986; y Bricaud *et*

al., 1995). Los diferentes autores han argumentado que el tamaño de las células y los diferentes pigmentos fotosintéticos del fitoplancton son los que provocan la variabilidad del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton (a^*_{ph}). El coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton se define como: el coeficiente de absorción por unidad de concentración de una sustancia específica, que puede estar presente en un medio en estado disuelto ó particulado.

A la variabilidad del coeficiente específico de absorción de luz que resulta de la influencia combinada de los pigmentos y del tamaño de las células, se le denomina *efecto de paquete* (Kirk, 1994; Bidigare *et al.*, 1990; y Hoepffner y Sathyendranath, 1992). La teoría describe al *efecto de paquete* como la variación del a^*_{ph} para partículas biogénicas pigmentadas, como una función del parámetro combinando el tamaño y el coeficiente de absorción del material celular (Morel y Bricaud, 1981).

Algunos modelos mecanísticos se han implementado para predecir la productividad primaria vía satélite, en función de la capacidad de absorción *in vivo* de las células (Kiefer y Mitchell, 1983; Platt y Sathyendranath, 1988) (ecuación 1).

$$P_{(z)} = \Phi_{(z)} a^*_{ph(z)} B_{(z)} E_{0(z)} \quad (1),$$

donde $P_{(z)}$ es productividad primaria a la profundidad z ($\text{mgC m}^{-3} \text{ h}^{-1}$), $\Phi_{(z)}$ es la eficiencia cuántica fotosintética del fitoplancton, (el número de moles de carbono fotosintetizado con relación al número de moles de fotones absorbidos), $a^*_{\text{ph}(z)}$ es el coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton, $B_{(z)}$ es la biomasa del fitoplancton, y $E_{0(z)}$ es la irradiancia escalar. En estos algoritmos los valores del a^*_{ph} son considerados como constantes; sin embargo, estudios recientes han registrado variaciones de sitio a sitio, como de profundidad. Estos cambios significativos en el a^*_{ph} son ocasionados principalmente por los cambios taxonómicos del fitoplancton, así como el tamaño celular y la composición pigmentaria (Mitchell y Kiefer, 1988; Yentsch y Phinney, 1989; y Babin *et al.*, 1993).

El satélite NIMBUS-7 portador del *Coastal Zone Color Scanner* (CZCS) introdujo el sensor remoto del color del océano como una poderosa y nueva herramienta para observar las propiedades bio-ópticas del océano. A principios de 1980s, los datos del CZCS fueron aprovechados por un creciente número de científicos que estudiaron el fitoplancton marino, la productividad primaria, y las propiedades ópticas del océano. Desafortunadamente, un sucesor del sistema del color del océano no fue desarrollado antes de que cesara la operación del CZCS a mediados de 1986. A la fecha, por lo tanto los investigadores en estas áreas están limitados a realizar estudios retrospectivos de la base de datos histórica del CZCS. A mediados de 1997 y por un período de cinco años, el lanzamiento del nuevo satélite *Sea-viewing Wide Field-of-view Sensor* (SeaWiFS) se le

considera como una nueva generación de sensores que traerá una renovada y mejorada observación del color del océano para la comunidad de investigadores del océano.

Para la calibración de los datos de radiancia del (CZCS) se utilizaron datos ópticos *in situ* y de concentración de clorofila *a* de 70 lugares de muestreo que incluyeron localidades en el Atlántico adyacente a Estados Unidos, en el Golfo de México y en aguas adyacentes a Baja California (35.71%), incluyendo el Golfo de California (21.42%) (Gordon *et al.* 1983). De estas observaciones resultó fundamentalmente un algoritmo *universal* que se ha aplicado para las aguas oceánicas del mundo. Por lo anterior, se puede considerar al Golfo de California como una región de interés dentro de la comunidad científica internacional. Además, el Golfo puede ser considerado un laboratorio natural por sus condiciones océano-atmosféricas, ya que reúne condiciones necesarias para experimentos de calibración; así como para estudios sobre validación de modelos (Lavin Peregrina y Organista, 1988). Esto se debe, a que en un área relativamente pequeña contamos con una gran cantidad de condiciones bióticas y abióticas que conforman a su vez ecosistemas bien definidos (Santamaría del Ángel, 1994). Por ejemplo, podemos mencionar los fuertes gradientes de concentración de nutrientes que se encuentran en la zona eufótica que derivan en una alta biomasa fitoplanctónica y consecuentemente en una alta productividad orgánica primaria (Álvarez Borrego y Lara Lara, 1991).

La regionalización del Golfo de California, con fines explicativos y bases científicas, ha sido la inquietud de varios investigadores, resultando la división del Golfo con base a cuatro criterios. El primer criterio es por la distribución de especies fitoplanctónicas (fig. 1) y fue propuesta por Gilbert y Allen (1943), con cuatro regiones: la región A *oceánica sureña*, la B *central*, la C *intermedia* y la D *norteña*. Esta clasificación se fundamenta en los datos de distribución de los taxa fitoplanctónicos, con los estudios que existían hasta 1943; consideramos que actualmente ésta clasificación deberá ser modificada, debido a las recientes investigaciones del fitoplancton. La segunda clasificación, con base en las diatomeas en sedimentos (Round, 1967) y divide el Golfo en cuatro regiones: la región 1 cuenta con una productividad orgánica primaria usualmente baja y corresponde a la boca del Golfo; la región 2 y 3, donde la diversidad de las especies del fitoplancton decrece en comparación con la zona 1; y la región 4, donde la productividad primaria es intermedia a la región 2 y 3 (fig. 1). El segundo criterio se fundamenta en la estructura vertical termohalina (Roden y Emilson, 1979). El tercer criterio se fundamenta en la topografía-batimetría (Merrifield y Winant, 1989; Álvarez Borrego, 1983). Y el cuarto criterio se fundamenta en la hidrología (Álvarez Borrego, 1983; Álvarez Borrego y Lara Lara, 1991).

Todas las anteriores clasificaciones coinciden en que la región de las Grandes Islas (Ángel de la Guarda y Tiburón) es la frontera entre la parte norte y la sur, y su principal comunicación es por el Canal de Ballenas que se localiza entre la isla Ángel de la Guarda y

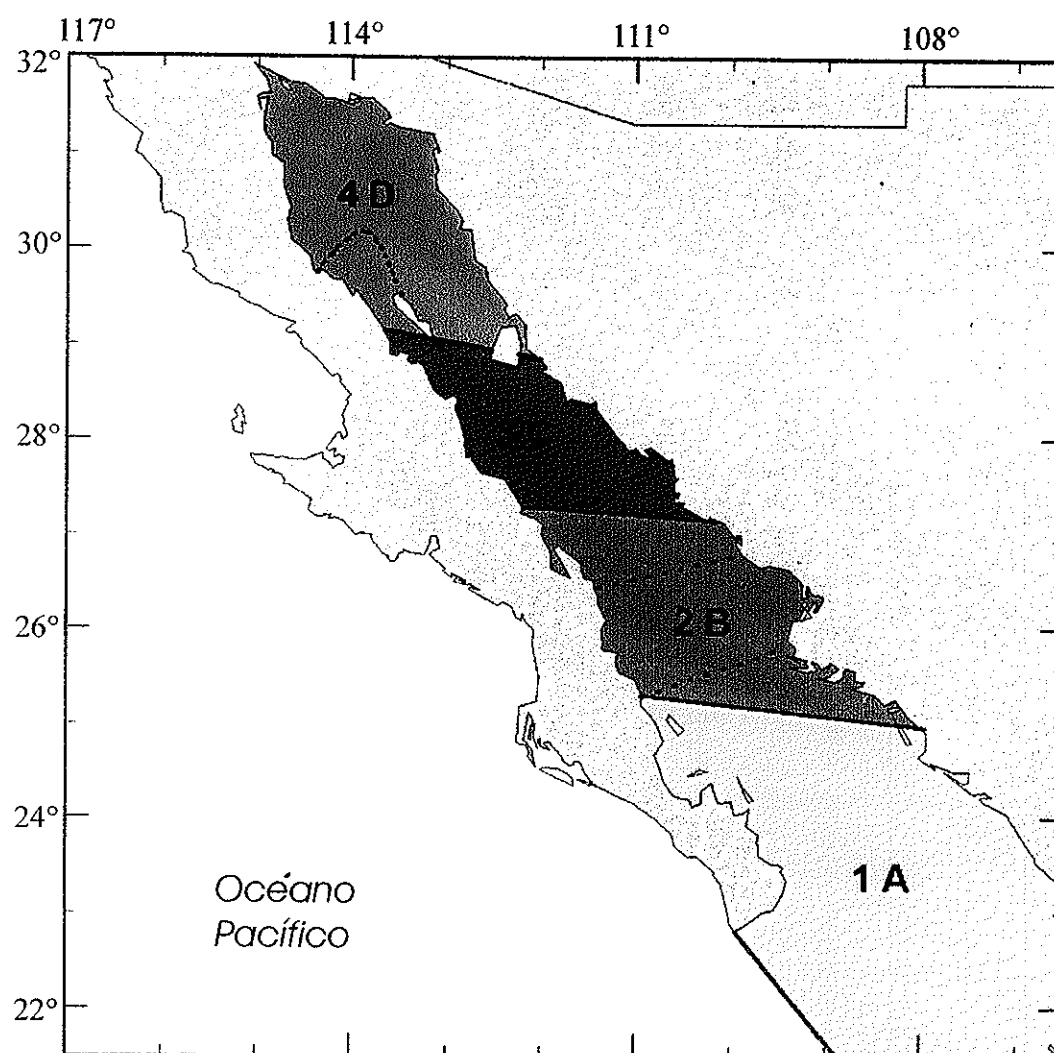


Figura 1. Divisiones biogeográficas del Golfo de California de acuerdo con Gilbert y Allen (1943) [letras y líneas sólidas] y Round (1967) [números y líneas punteadas].

la costa de Baja California. Las últimas tres clasificaciones se han llevado a cabo con muestreos discretos, y no abarcan la totalidad del Golfo en un solo crucero. Los datos de biomasa del fitoplancton derivados de las imágenes del CZCS presentados por Santamaría del Ángel *et al.* (1994), nos dan idea, en escala global y sinóptica de la variación que existe entre las grandes regiones biogeográficas en que puede dividirse el Golfo de California.

Actualmente, los sensores remotos nos permiten obtener un mayor procesado de información bio-óptica. Motivo, por el cual deberá incrementarse el conocimiento *in situ* de la variabilidad del a^*_{ph} para ser incorporado a modelos y algoritmos. Los resultados obtenidos en este estudio, podrán ser implementados para regionalizar el Golfo desde el punto de vista bio-óptico (a^*_{ph}), y a su vez poder utilizar los algoritmos del satélite SeaWiFS para determinar a nivel global ó mesoescala la productividad primaria en el Golfo de California.

1.2 Hipótesis

Si consideramos que el coeficiente de absorción de luz por fitoplancton varía principalmente en función de su tamaño y composición pigmentaria:

$$a_{ph}(\lambda) = f(\text{tamaño, composición pigmentaria}),$$

en tal caso, la variabilidad del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton (a^*_{ph}) dependerá de: a) variabilidad en el tamaño del fitoplancton, b) variación en la concentración de las clorofilas y carotenoides. En este trabajo y por primera ocasión, intentaremos interpretar juntos las variables de tamaño y pigmentos fotosintéticos, así como variables del medio ambiente (luz, temperatura y nutrientes).

I.3 Objetivo

a) Caracterizar la variabilidad espacio-temporal del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton $a^*_{ph}(\lambda)$ en la zona eufótica del Golfo de California en función de la variabilidad del tamaño celular, de la variabilidad de la diversidad pigmentaria y de variables del medio ambiente como: Temperatura ($^{\circ}\text{C}$), salinidad (ups), luz fotosintéticamente activa (PAR) $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, pigmentos fotosintéticos (mg m^{-3}) y nutrientes (μM).

I.4 Área de estudio

El Golfo de California es un angosto y largo mar interior de aproximadamente 1000 Km de longitud y entre 100 y 200 Km de ancho. Se encuentra localizado entre los 23° y 32° de latitud Norte y está orientado de Noroeste a Sureste. Limitado por la Península de Baja California en el Oeste, y por el Este con los estados de Sonora y Sinaloa (Roden, 1958). En

su parte Sur tiene comunicación abierta con el Océano Pacífico. El Golfo posee una topografía submarina extremadamente variable (fig. 2), la cual juega un papel importante en los procesos de circulación. El Alto Golfo en su mayoría es somero, la región mas profunda se encuentra alrededor de la Isla Ángel de la Guarda y se caracteriza por presentar fuertes corrientes de marea y eventos de surgencias (Álvarez Borrego, 1983). La parte Central y Bajo Golfo está formado por una serie de cuencas y trincheras (Shepard, 1950) cuyas profundidades aumentan progresivamente alrededor de 2000 m en el centro de la cuenca de Guaymas hasta profundidades de 3000 m en la boca del Golfo.

La circulación superficial de corrientes en el Golfo de California se asocia principalmente a la circulación atmosférica, la cual a su vez varía a través de ciclos anuales, debido a los fuertes cambios y posiciones de los sistemas de vientos ecuatoriales. En la parte norte del Golfo de California, el movimiento del agua se produce principalmente por corrientes de marea (Argote *et al.*, 1995). En esta región la amplitud de la corriente de marea es superior a 1.3 m s^{-1} y se midió en la costa somera adyacente al Delta del Río Colorado (Thompson *et al.*, 1969). En los canales de las Grandes Islas, las mediciones directas por barco y radioboyas han indicado la presencia de corrientes energéticas de 1 a 3 m s^{-1} (Roden, 1964; Álvarez Sánchez *et al.*, 1984). La pendiente escarpada del fondo y su compleja geometría en la línea de costa, parece ser reponsable de la generación de fuertes corrientes.

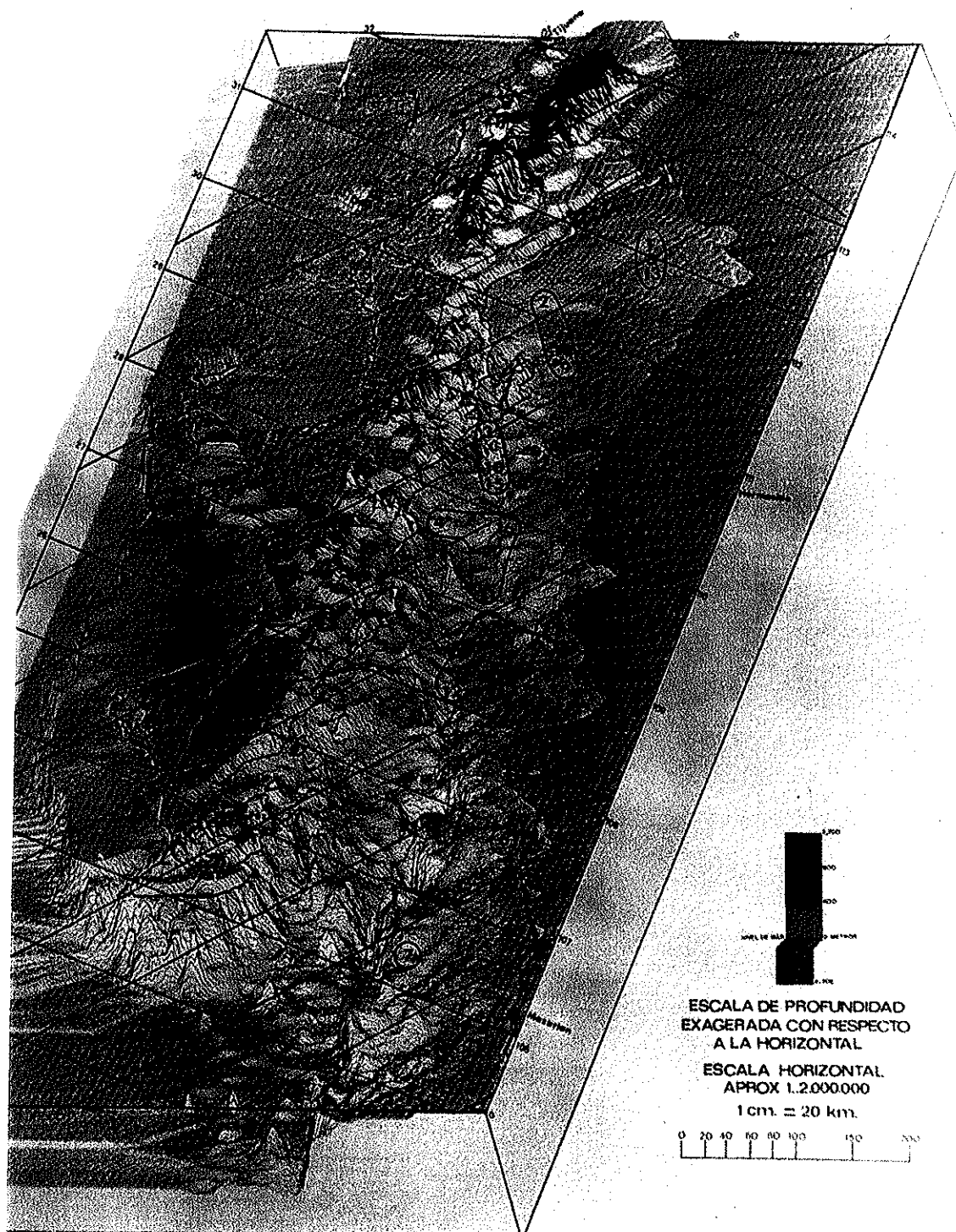


Figura 2. Proyección tridimensional de la topografía submarina del Golfo de California (Alejandro Hinojosa) con relación a las estaciones de muestreo. Abril de 1993 (1-7), octubre de 1994 (8-12), y agosto de 1995 (13-17).

La influencia del clima continental, casi desértico, sobre el Golfo hace que sea la única cuenca de evaporación en el Pacífico (Roden, 1958), siendo la evaporación un proceso importante en la generación de masas de agua (Sverdrup, 1941). Roden y Groves (1959) y Warsh *et al.* (1973) y Álvarez Borrego y Schwartzlose (1979) afirmaron que las masas de agua de origen Ecuatorial y de la Corriente California que entran al Golfo, son alteradas debido a la intensa radiación y evaporación incrementando su salinidad para posteriormente convertirse en una masa de agua con características propia del Golfo de California (Agua del Golfo de California). En la parte sur del Golfo, la corriente promedio superficial se ha relacionado más con la dirección del viento, con un flujo hacia adentro en primavera y verano, y un flujo hacia afuera en otoño e invierno (Rosas Cota, 1976; Ripa, 1997). La intensa fuerza del viento, la marea y la evaporación, aunadas a la variable topografía, generan procesos dinámicos dentro del Golfo que son de gran importancia para los procesos biológicos.

II. MATERIALES Y MÉTODOS

II.1 Toma de datos y análisis de variables

Se colectaron muestras de agua de mar en 17 estaciones a lo largo del Golfo de California, en tres cruceros oceanográficos: a) del 1-10 de abril de 1993 a bordo del B/O "El Puma", b) del 15-19 de octubre de 1994 a bordo del B/O "Humboldt H-03", y c) del 22-26 de agosto de 1995 a bordo del B/O "Fco. de Ulloa" (fig. 2), las muestras se tomaron a

diferentes niveles de profundidad correspondientes a: 100%, 32%, 10%, 3% y 1% de la irradiancia superficial (E_0). El agua de mar se tomó en botellas Niskin de 5 litros. Los porcentajes de penetración de luz se calcularon a partir del sensor escalar de luz PAR (*Photosynthetic Active Radiation*) que es parte del paquete del PNF-300 (*Profiling Natural Fluorometer*). La temperatura y salinidad se midieron *in situ* con un CTD Smart, marca EG & G Ocean Products. En algunas ocasiones se utilizó la imagen de temperatura superficial por satélite (NOAA-11 y 14, AVHRR-HRPT: *Advance Very High Resolution Radiometer-High Resolution Picture Transmitter*). La resolución espacial del dispositivo (un arreglo de detectores) es de 1 x 1 km y la imagen fue procesada para eliminar la interferencia causada por las nubes y el continente. Las temperaturas están diferenciadas por tonalidades de diferentes colores. Los fosfatos se analizaron por medio de un espectrofotómetro Bausch & Lomb Spectronic 1001 con la técnica descrita por Strickland y Parsons (1972). Los análisis cuantitativos y cualitativos del grupo taxonómico de las diatomeas, se llevaron a cabo con un microscopio invertido Carl Zeiss con objetivos de 16X y 40X (Lund *et al.*, 1958), y para calcular su volumen celular se utilizaron las formas estereométricas sugeridas por Strathmann (1967). Posteriormente, y en algunos casos, para obtener el tamaño promedio y uniformizado de las células utilizamos la fórmula de la esfera.

II.2 Análisis del coeficiente de absorción

Las muestras para absorción de luz por fitoplancton se colectaron con filtros Whatman GF/F, congelándose inmediatamente con nitrógeno líquido. Los filtros con material particulado, así como testigos, se saturaron con agua de mar filtrada y su absorción se midió en un espectrofotómetro, siguiendo la guía de laboratorio de Mitchell (1990) y Cleveland y Weidemann (1993). El barrido en longitud de onda se realizó entre 400 y 750 nm con un intervalo entre puntos consecutivos de 2 nm. Posteriormente se enjuagaron los filtros con metanol caliente siguiendo la técnica de Kishino *et al.* (1985). La absorción del fitoplancton se determinó por diferencias entre el material total particulado y el detritus o material no vivo (ecuación 2).

$$a_p(\lambda) = a_{ph}(\lambda) + a_d(\lambda) \quad (2),$$

donde $a_p(\lambda)$ es la absorción del material particulado a cierta longitud de onda, $a_{ph}(\lambda)$ la absorción del fitoplancton, y $a_d(\lambda)$ la absorción del detritus.

El coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton $m^2(mg \text{ Clor} \underline{a})^{-1}$, se obtuvo normalizando el coeficiente de absorción del fitoplancton entre la concentración de clorofila $\underline{a}$ ($mg \text{ m}^{-3}$) medida con un fluorímetro *Turner Designs* modelo 10-005 utilizando el protocolo estándar del JGOFS (*Joint Global Ocean Flux Study*). Los espectros de

absorción fueron corregidos por el factor *beta* (β) o esparcimiento de trayectoria de luz, utilizando los algoritmos desarrollados por Charles C. Trees (Comunicación personal) para dos espectrofotómetros (figs. 3a y 3b) de la Universidad Estatal de San Diego, California, CHORS (*Center for Hydro-Optics & Remote Sensing*). Para los cruceros de abril de 1993 y octubre de 1994 se utilizó un *Hewlett Packard* modelo 8452A *Diode Array Spectrophotometer Labsphere* (ecuación 3), y para agosto de 1995 se utilizó un Perkin Elmer *Lambda 3b* (ecuación 4). El factor *beta* (β) ajusta la densidad óptica de las muestras filtradas $OD_{fil}(\lambda)$ a densidad óptica para muestras en suspensión $OD_{sus}(\lambda)$.

$$OD_{sus} = 0.3038 OD_{fil} + 0.4086 (OD_{fil})^2 \quad (3)$$

$$OD_{sus} = 0.3090 OD_{fil} + 0.5473 (OD_{fil})^2 \quad (4)$$

II.3 Análisis de clorofilas y carotenoides

Las muestras para medir los pigmentos fotosintéticos y carotenoides se colectaron en filtros Whatman GF/F. Los filtros fueron inmediatamente congelados en nitrógeno líquido en espera de hacer las mediciones en el laboratorio. Las clorofilas y carotenoides fueron separados por la técnica del HPLC (*High-performance Liquid Chromatographic*) (Bidigare *et al.*, 1990; y Wright *et al.*, 1991). Se utilizó un Spectra-focus UV2000, Autosampler3000, y Pump4000, con una columna Radial-Pak C_{18} (*Spherisorb*, 25 micras, 25 cm) del laboratorio de CHORS en San Diego. Se inyectó un volumen de muestra con

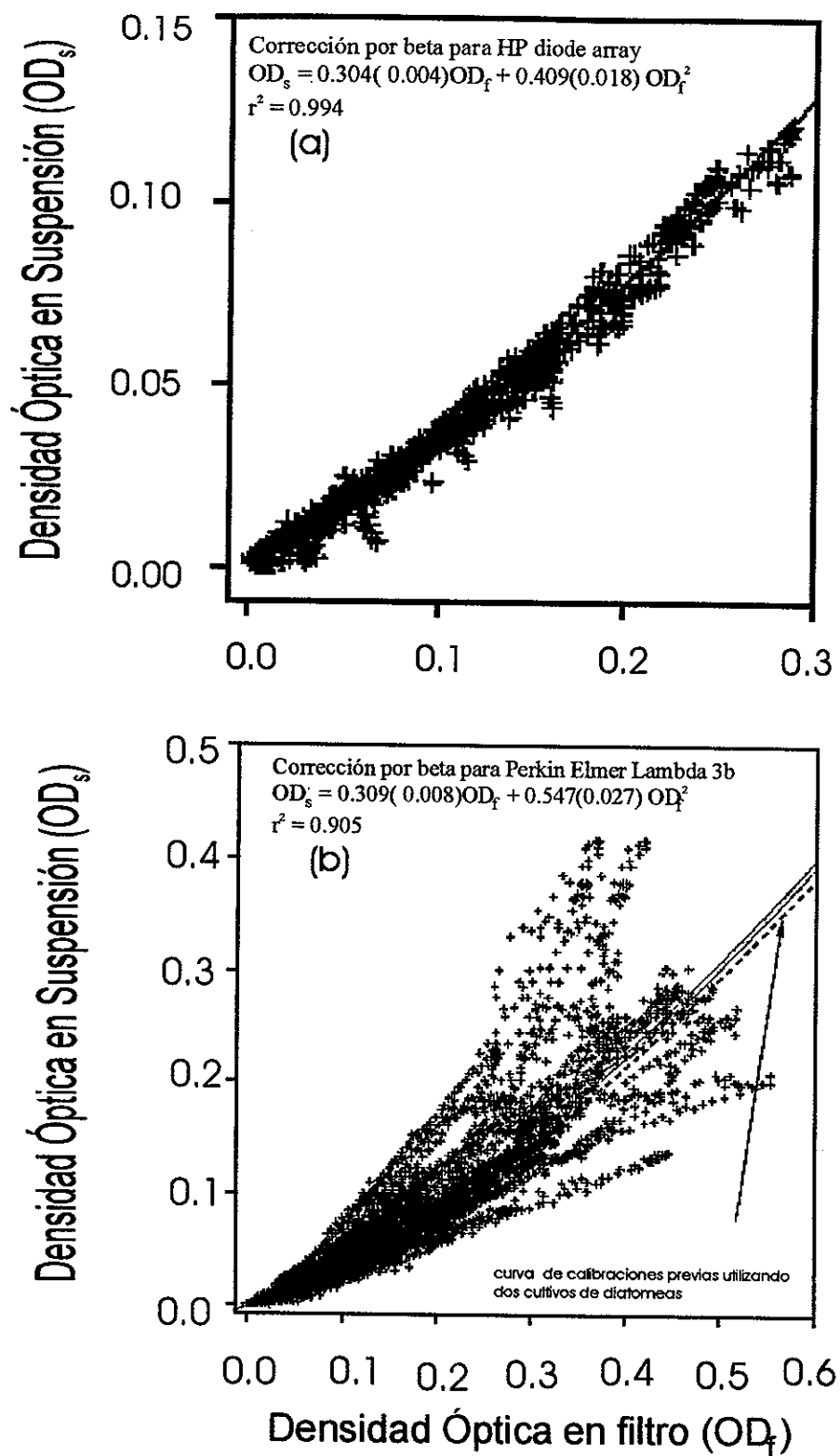


Figura 3. El factor (β) o esparcimiento de trayectoria de luz. Densidad óptica de células medidas en suspensión (OD_s) y sobre filtros (OD_f). a) espectrofotómetro HP diode array, b) Perkin Elmer Lambda 3b. Datos proporcionados por Chuck C.Trees.

1050 μ l a tasa de bombeo de 1 ml por minuto. Canthaxantina se usó como un estándar interno para corregir cambios de volumen durante el proceso de extracción. La comparación de métodos utilizando el mismo extracto en el análisis de la clorofila *a* entre la técnica del HPLC y Fluorimétrica se presenta en la figura 4. Los datos mostraron un coeficiente de determinación de $r^2 = 0.83$ entre los dos métodos.

II.4 Análisis de la forma espectral de absorción ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph440\text{ nm}}$)

La técnica denominada Alta Resolución por Cromatografía Líquida (HPLC) provee una buena separación y cuantificación de los pigmentos fotosintéticos para muestras mezcladas. Con la técnica del HPLC se podrá caracterizar al fitoplancton por grupos filogenéticos y los cambios en la composición de la comunidad (Mackey *et al.* 1996; Wright *et al.* 1996), asimismo, nos proveerá la información concerniente al estado fisiológico del fitoplancton y a la interacción trófica de la comunidad. Usando esta técnica, algunos investigadores han podido detectar el picoplancton de una comunidad del fitoplancton en un sistema estable, como lo son los océanos abiertos, basándose en análisis pigmentarios (Gieskes y Kraay, 1986; Bidigare *et al.*, 1990; Bartow *et al.*, 1993). Sin embargo, esta técnica raramente se ha utilizado para caracterizar la comunidad del fitoplancton en áreas con un medio ambiente variable; asimismo, son escasos los estudios en sistemas marinos que hayan comparado diagnósticos de la composición pigmentaria con

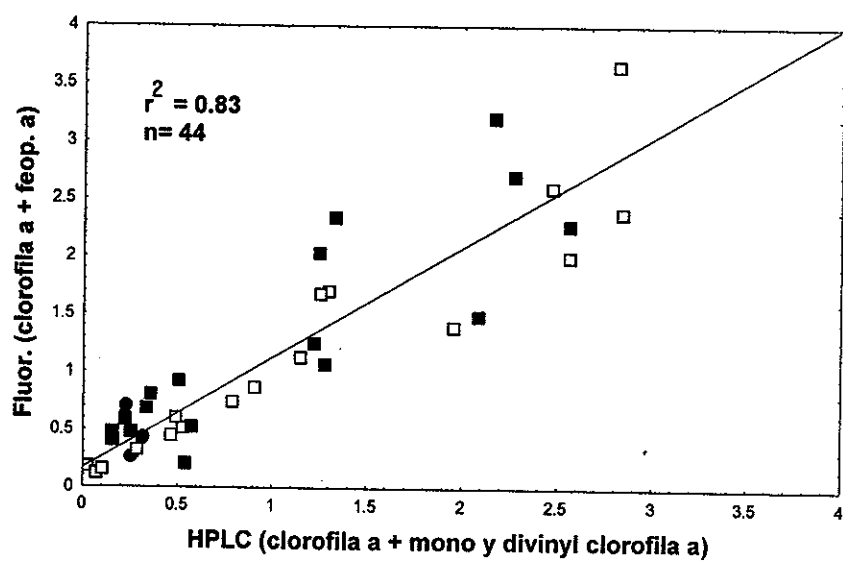


Figura 4. Comparación del HPLC vs. Fluorometría en la determinación de la clorofila *a* (mg m⁻³) en el Golfo de California. Los cuadros blancos representan los datos de abril de 1993, los cuadros negros a octubre de 1994, y los círculos negros a agosto de 1995.

conteos de células del fitoplancton. Por tal motivo, consideramos que la caracterización de la forma espectral de absorción ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph440\text{ nm}}$) del fitoplancton incrementará la información necesaria y comparativa de la metodología tradicional del conteo e identificación de células. En este estudio, relacionaremos la forma espectral de absorción de luz con los principales grupos taxonómicos del fitoplancton, incluyendo pigmentos fotosintéticos que caracterizan a células pequeñas como el picoplancton.

III. RESULTADOS

III.1 Caracterización de las condiciones oceanográficas del Golfo de California

Las temperaturas medidas dentro de la zona eufótica (E_{uz}), en la estación 1, en el norte del Golfo de California fueron: en abril de 1993, 17.16-19.29 °C; en octubre de 1994 de 26.67-26.68 °C; mientras que en agosto de 1995 oscilaron entre 28.43-30.42 °C. También se observó que la profundidad del 1% de la luz que incide sobre la superficie varió a través del tiempo, siendo de 32, 33 y 44 m para abril de 1993, octubre de 1994 y agosto de 1995, respectivamente; mientras que la irradiancia superficial (E_0) fue de 2000, 1045 y 920 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. La distribución vertical de la temperatura mostró una disminución con relación a la profundidad, y una termoclina por debajo del 1% de luz. Las concentraciones de clorofila a y de fosfato variaron de 0.52 a 1.13 mg m^{-3} y de 0.85 a 1.04 μM para abril de 1993, mientras que para octubre de 1994 los valores fluctuaron de (0.92 a

1.16 mg m⁻³ y de 0.85 a 1.04 µM) y para agosto de 1995 de (0.19 a 0.49 mg m⁻³ y 0.42 a 1.02 µM). Observándose para abril de 1993 y octubre de 1994 la concentración máxima de las dos variables al 1% de E₀, no así para agosto de 1995 en la que se observó la concentración máxima de la clorofila *a* al 3% de E₀ (figs. 5a, 5b y 5c).

La estación 2 se localizó al norte de la Isla Ángel de la Guarda, su banda de temperatura para abril de 1993 fue de 16.06-17.36 °C, en octubre de 1994 de 24.21-25.62 °C y de 21.88-30.33 °C para agosto de 1995. Se observó que la profundidad del 1% de luz se localizó a 44, 25 y 42 m para abril de 1993, octubre de 1994 y agosto de 1995 respectivamente; mientras que la irradiancia superficial fue de 1400, 1511 y 535 µE m⁻² s⁻¹. La distribución vertical de temperatura mostró una termoclina por arriba del 1% de luz (~30 m para abril de 1993) (~34 m para octubre de 1994) y (~18 m para agosto de 1995). La concentración de clorofila *a* varió en un intervalo de 0.45-0.58 mg m⁻³ para abril de 1993, de 0.59-2.70 mg m⁻³ para octubre de 1994 y de 0.12-2.0 mg m⁻³ para agosto de 1995; obteniéndose en abril de 1993 y agosto de 1995 la concentración máxima de clorofila en la termoclina, excepto en octubre de 1994 dónde se observó el máximo de clorofila por arriba de la termoclina. La concentración de fosfatos para abril de 1993 fue de ~1.24 µM y se observó constante dentro de la zona eufótica; mientras que en octubre de 1994 y agosto de 1995 se observó el valor máximo muy cerca del 1% de E₀ (figs. 6a, 6b y 6c).

Al sur de las Grandes Islas, se localizó la estación 3 con una distribución vertical uniforme de temperatura dentro de la zona eufótica de ~16.23 °C para abril de 1993, de ~26.0 °C para octubre de 1994 y de 29.61 °C para agosto de 1995; observándose la profundidad del 1% de luz a 30 m en abril de 1993, 25 m en octubre de 1994 y 15 m en

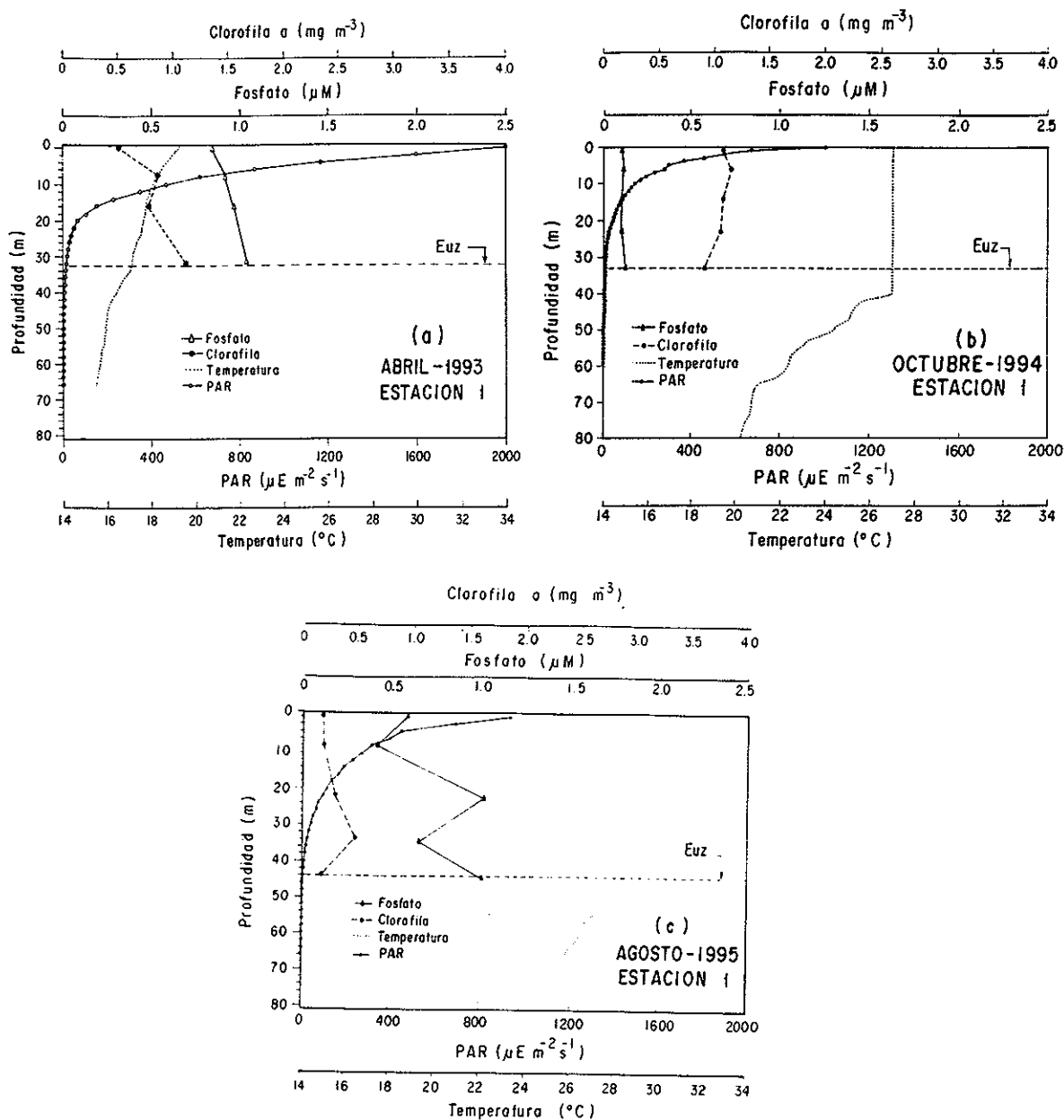


Figura 5. Distribución vertical de las variables: fosfato, clorofila a , temperatura, profundidad de la zona eufótica (E_{uz}), y luz fotosintéticamente activa (PAR). Estación 1 (abril de 1993, octubre de 1994, agosto de 1995).

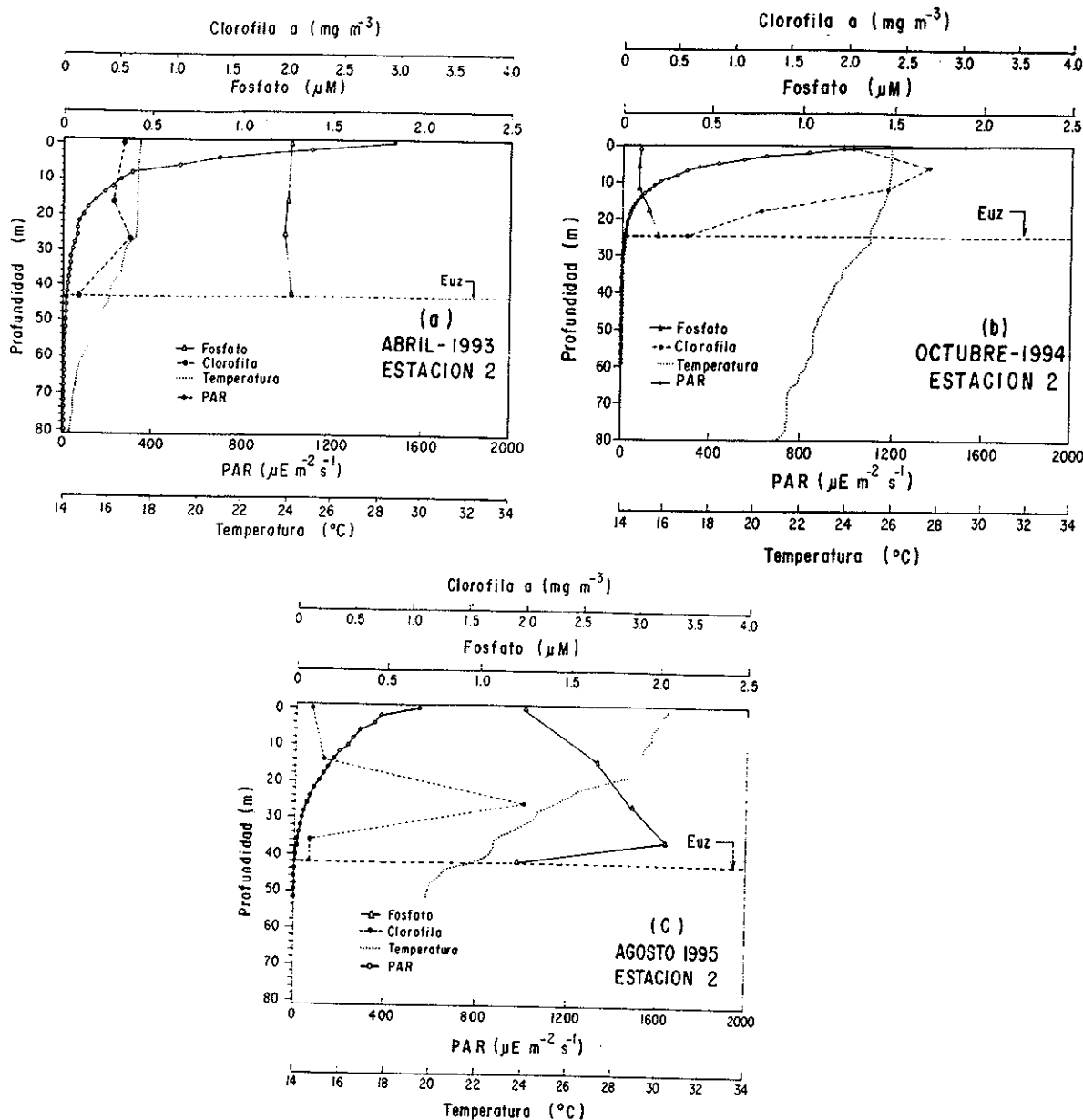


Figura 6. Distribución vertical de las variables: fosfato, clorofila *a*, temperatura, profundidad de la zona eufótica (E_{uz}), y luz fotosintéticamente activa (PAR). Estación 2 (abril de 1993, octubre de 1994, agosto de 1995).

agosto de 1995. Asimismo, se observó una irradiancia superficial de 1300, 1055 y 1725 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para abril de 1993, octubre de 1994 y agosto de 1995, respectivamente. La distribución vertical de la temperatura en abril de 1993 y octubre de 1994 nos indica que la termoclina se encuentra por debajo de la zona eufótica ~34 m y 38 m, respectivamente; excepto en agosto de 1995 cuando se observó que la termoclina estuvo localizada por arriba del 1% de E_0 a una profundidad de 24 m. La concentración de clorofila a varió dentro de un intervalo de 1.39-2.90 mg m^{-3} para 1993, de 0.57-3.20 mg m^{-3} para 1994 y de 0.10-0.45 mg m^{-3} para 1995, oscilando los máximos de profundidad entre 10, 5 y 24 m para abril de 1993, octubre de 1994 y agosto de 1995, respectivamente. La concentración de fosfatos varió en un intervalo de 1.49-1.77 μM para abril de 1993, de 0.14-0.25 μM para octubre de 1994 y de 0.53-1.22 μM para agosto de 1995; coincidiendo durante los tres muestreos valores altos de fosfato al 1% de E_0 . (figs. 7a, 7b y 7c).

La estación 4 se localizó en la zona de Guaymas, su intervalo de temperatura varió de 16.40 a 19.15 $^{\circ}\text{C}$ para abril de 1993, de 20.03-27.76 $^{\circ}\text{C}$ para octubre de 1994 y de 22.95-30.42 $^{\circ}\text{C}$ para agosto de 1995; estos valores de temperatura se observaron dentro de la zona eufótica, donde el 1% de E_0 se localizó a 50, 60 y 57 m de profundidad para abril de 1993, octubre de 1994 y agosto de 1995, respectivamente; asimismo, se observó que la irradiancia superficial fue de 1400, 1316 y 2138 $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. La distribución vertical de la termoclina se ubicó por arriba del 1% de E_0 durante los tres periodos de muestreo. La concentración de clorofila a mostró un intervalo de 0.10-0.48 mg m^{-3} para abril de 1993, de 0.18-0.63 mg m^{-3} para octubre de 1994 y de 0.11-0.88 mg m^{-3} para agosto de 1995, observándose el máximo de clorofila al 1%, 3% y 10% de luz para cada crucero, respectivamente. De igual manera, se observó para los tres cruceros que la concentración máxima de fosfatos se

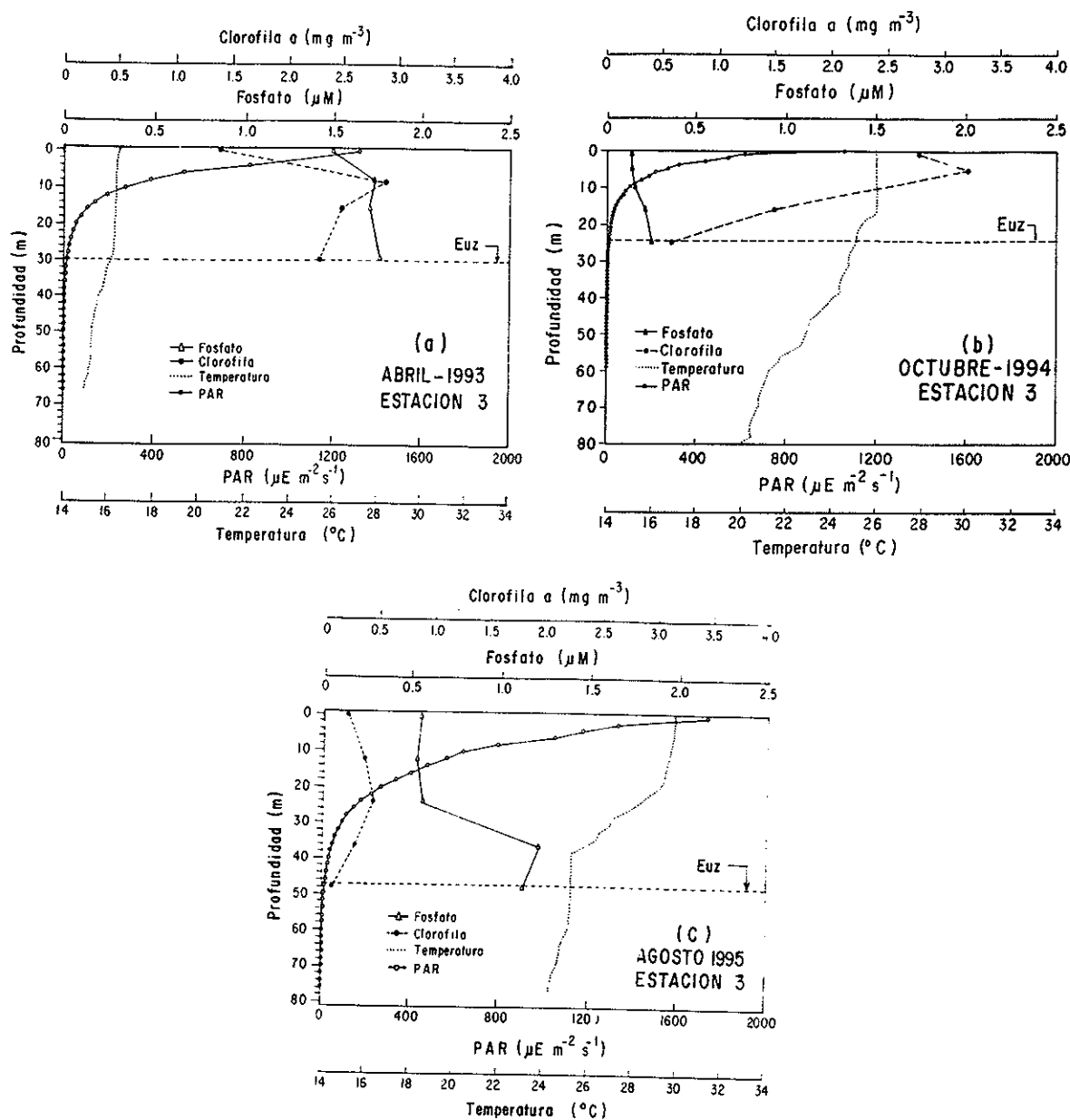


Figura 7. Distribución vertical de las variables: fosfato, clorofila *a*, temperatura, profundidad de la zona eufótica (E_{uz}), y luz fotosintéticamente activa (PAR). Estación 3 (abril de 1993, octubre de 1994, agosto de 1995).

localizó al 1% de E_0 , con intervalos de 0.95-1.78 μM para abril de 1993, de 0.05-0.23 μM para octubre de 1994 y de 0.60-1.67 μM para de agosto 1995 (figs. 8a, 8b y 8c).

La estación 5 se localizó frente a la costa de Topolobampo con un intervalo de temperatura dentro de la zona eufótica de 17.41-20.18 °C para abril de 1993, de 22.80-27.45 °C para octubre de 1994 y de 22.26-30.65 °C para agosto de 1995, observándose el 1% de luz a 26, 45 y 67 m para abril de 1993, octubre de 1994 y agosto de 1995; así como una irradiancia superficial de 1300, 731 y 1150 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente. La termoclina se observó por arriba del 1% de E_0 , a una profundidad de ~16 m para abril de 1993, de ~35 m en octubre de 1994 y de 25 m para agosto de 1995. Los intervalos de valores obtenidos para las concentraciones de clorofila a y fosfato fueron de 1.68-2.60 mg m^{-3} y 0.66-1.66 μM para 1993, de 0.41-0.80 mg m^{-3} y 0.04-0.21 μM para 1994 y de 0.05-0.42 mg m^{-3} y 0.55-1.97 μM para 1995; observándose la concentración máxima de las dos variables al 1% de E_0 (figs. 9a, 9b y 9c).

Frente a la costa de Sinaloa a la altura de La Paz, Baja California Sur se localizó la estación 6 (datos colectados solamente para abril de 1993) con un intervalo de temperatura dentro de la zona eufótica de 14.83-21.19 °C, observándose el 1% de luz a 40 m de profundidad y una irradiancia superficial de 500 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$. La distribución vertical de temperatura mostró una termoclina por arriba del 1% de luz (~14 m). Los valores medidos para la concentración de clorofila a estuvieron en el intervalo de 0.288-3.658 mg m^{-3} , coincidiendo el máximo de clorofila a con la termoclina que se localizó al 10% de luz. Los valores de fosfato mostraron un intervalo de 0.65-2.12 μM , observándose la máxima concentración al 1% de E_0 (fig. 10a).

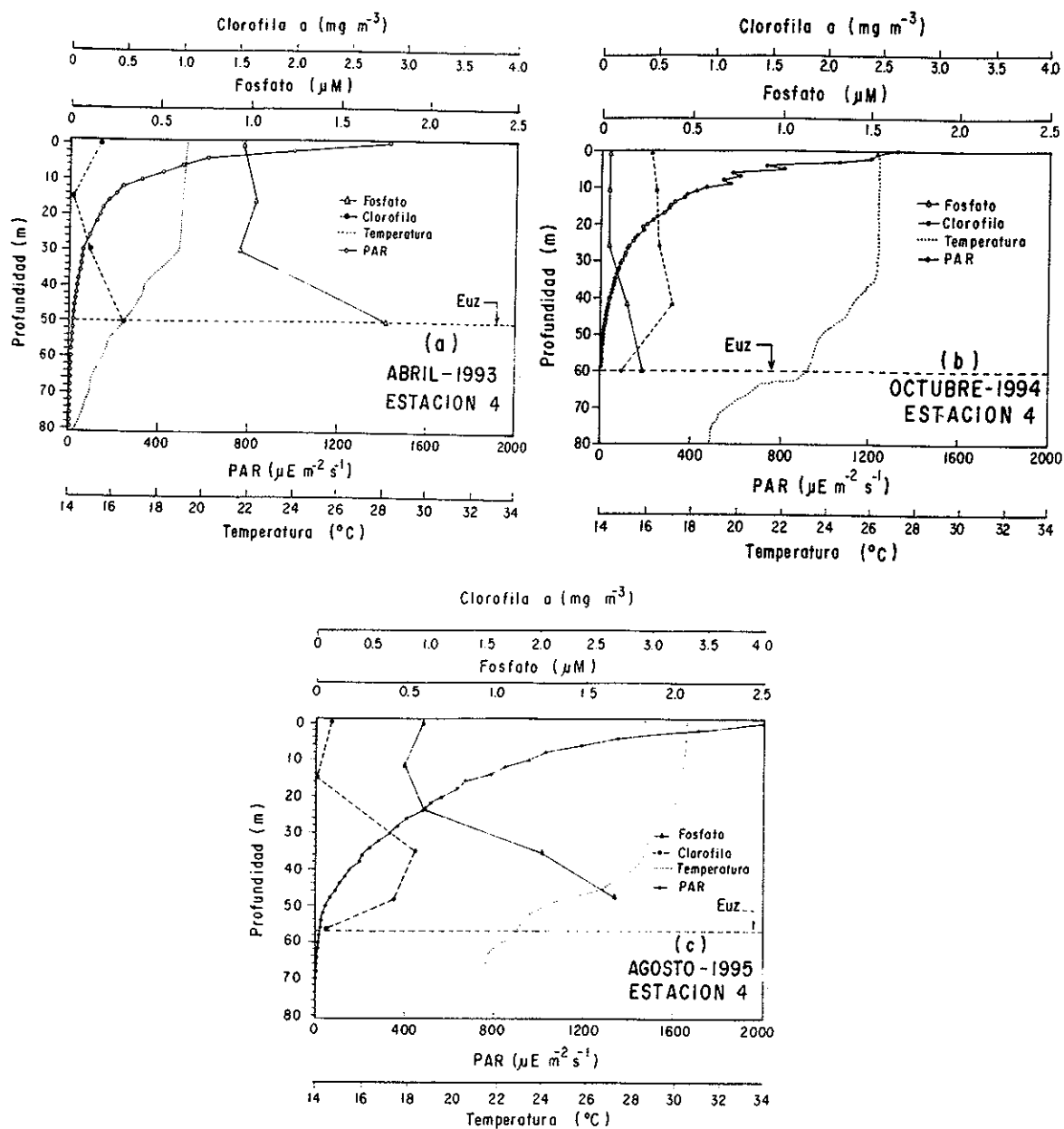


Figura 8. Distribución vertical de las variables: fosfato, clorofila *a*, temperatura, profundidad de la zona eufótica (E_{uz}), y luz fotosintéticamente activa (PAR). Estación 4 (abril de 1993, octubre de 1994, agosto de 1995).

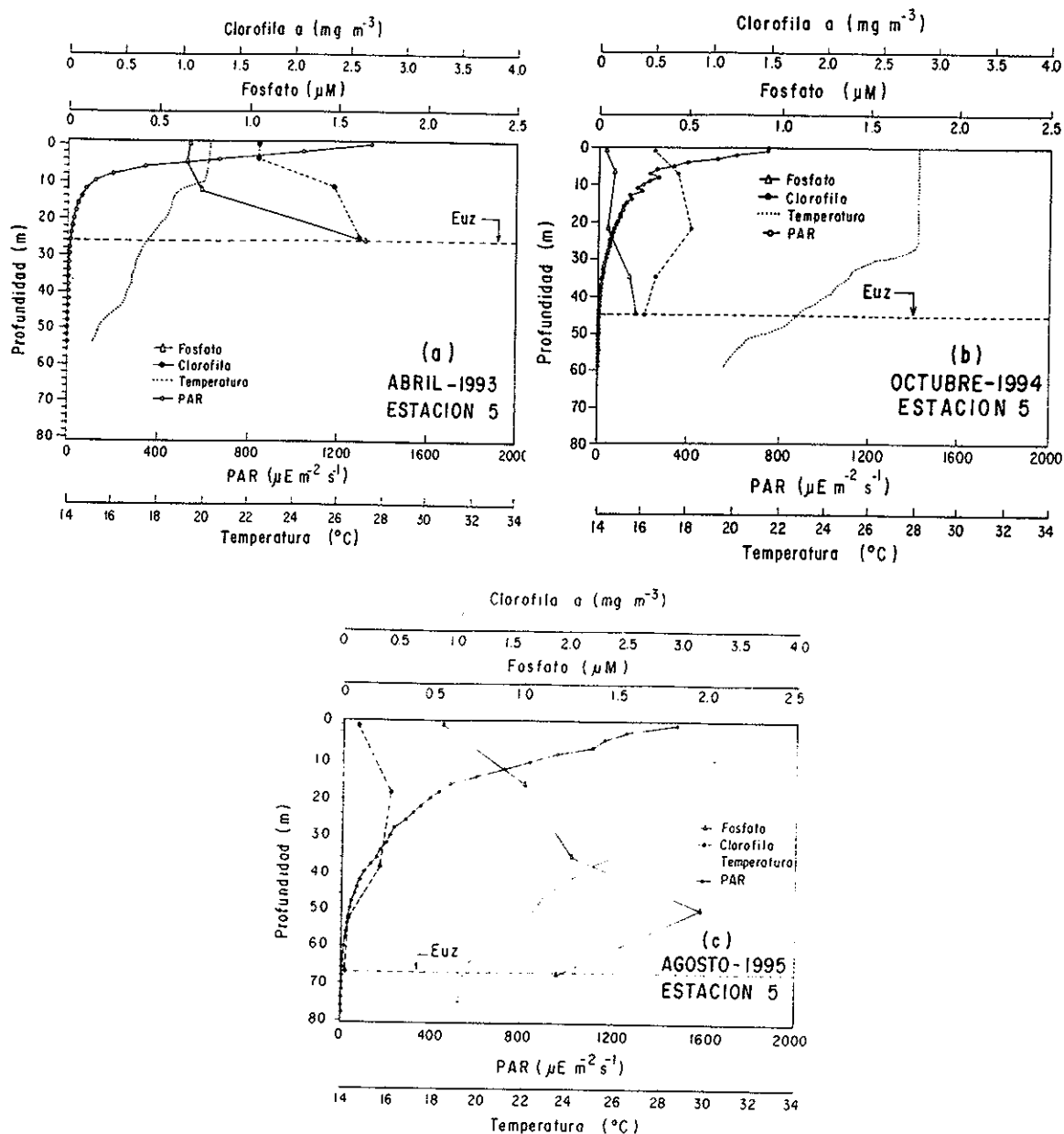


Figura 9. Distribución vertical de las variables: fosfato, clorofila *a*, temperatura, profundidad de la zona eufótica (E_{uz}), y luz fotosintéticamente activa (PAR). Estación 5 (abril de 1993, octubre de 1994, agosto de 1995).

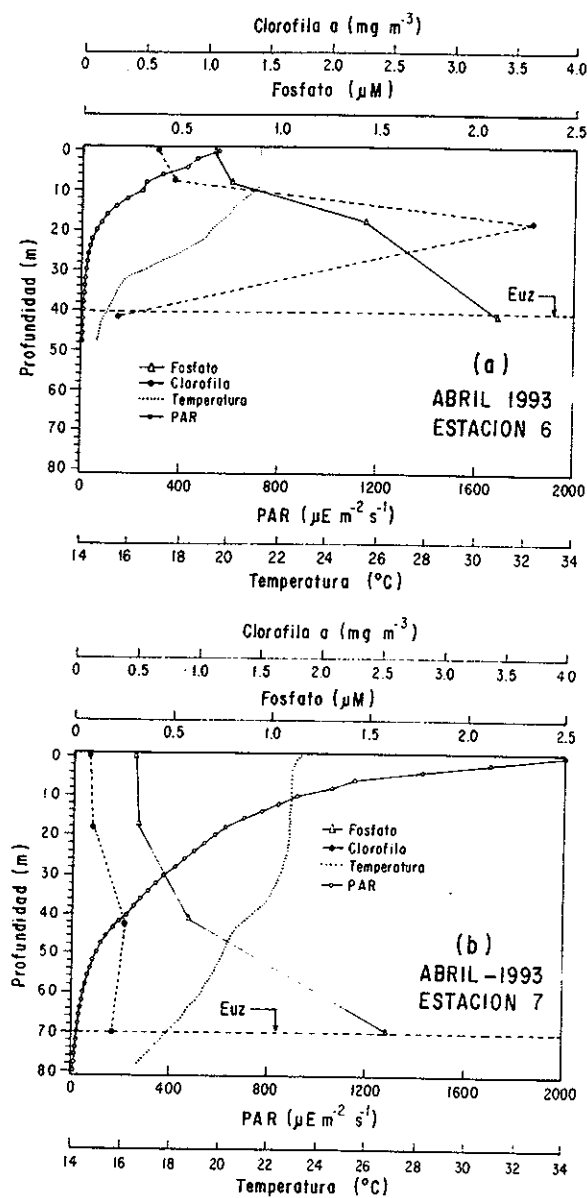


Figura 10. Distribución vertical de las variables: fosfato, clorofila *a*, temperatura, profundidad de la zona eufótica (E_{uz}), y luz fotosintéticamente activa (PAR). Estación 6 y 7 (abril de 1993).

La estación 7 (datos colectados solamente para abril de 1993) se localizó en la boca del Golfo, la temperatura en esta zona estuvo en el intervalo de 17.93-23.29 °C, ubicándose la termoclina dentro de la zona eufótica a una profundidad de 48 m; la irradiancia superficial fue de $2000 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Los valores obtenidos para la concentración de clorofila *a* fueron de 0.12 a 0.42 mg m^{-3} , observándose la concentración máxima para el 10% de luz. Los valores medidos para la concentración de fosfatos estuvieron en el intervalo de 0.31-1.61 μM , observándose la concentración máxima al 1% de E_0 (fig. 10b).

La imagen satelital de la temperatura superficial del Golfo de California (4 y 11 de abril de 1993, figs. 11a y 11b) nos permitió observar la distribución espacial de aguas entre 17-22 °C; además se observaron en la región de las Grandes Islas temperaturas menores de 16 °C. En la figura 11a podemos ver que las bajas temperaturas superficiales (~16 °C) están asociadas a las Grandes Islas; posiblemente sean ocasionadas por el efecto de mezcla por marea. Asimismo, podemos observar un desplazamiento superficial de aguas más cálidas hacia el norte (fig. 11b), provocando al sur de las Grandes Islas un frente con el agua fría proveniente de los canales de Ballenas y Salsipuedes.

La imagen de temperatura superficial por satélite del 17 de octubre de 1994 mostró dos áreas bien definidas: en la parte central norte (de Santa Rosalía a San Felipe) se detectó agua entre 23 y 26 °C, mientras que en la parte central del Golfo de California (Guaymas-Topolobampo) se detectó agua entre 27 y 29 °C; asimismo, se detectó en la zona de las Grandes Islas agua de ~22 °C con un desplazamiento costero aparente hacia el sur por la costa de Baja California (fig. 12).

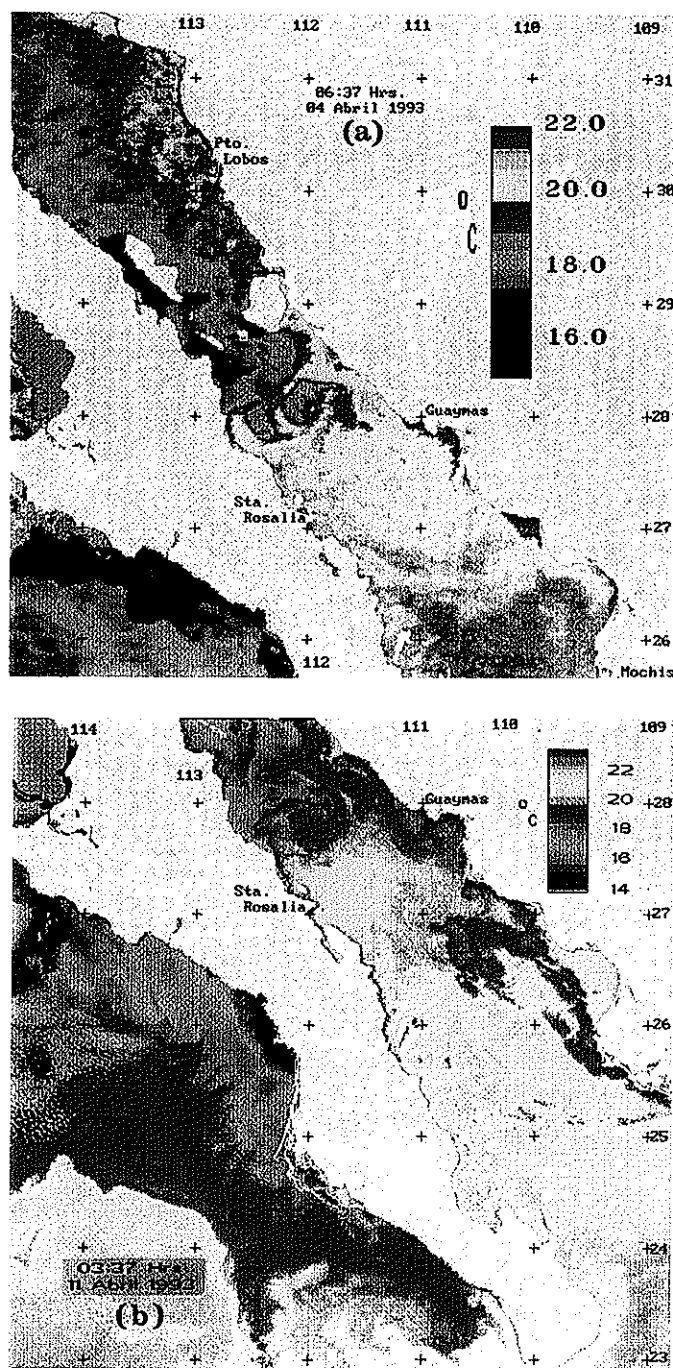


Figura 11. Imagen de temperatura superficial derivada del satélite NOAA-11 con un AVHRR-HRPT. a) 4 de abril y b) 11 de abril de 1993. Los diferentes tonos de azul corresponden a aguas relativamente frías y los tonos amarillo-verde a aguas cálidas.

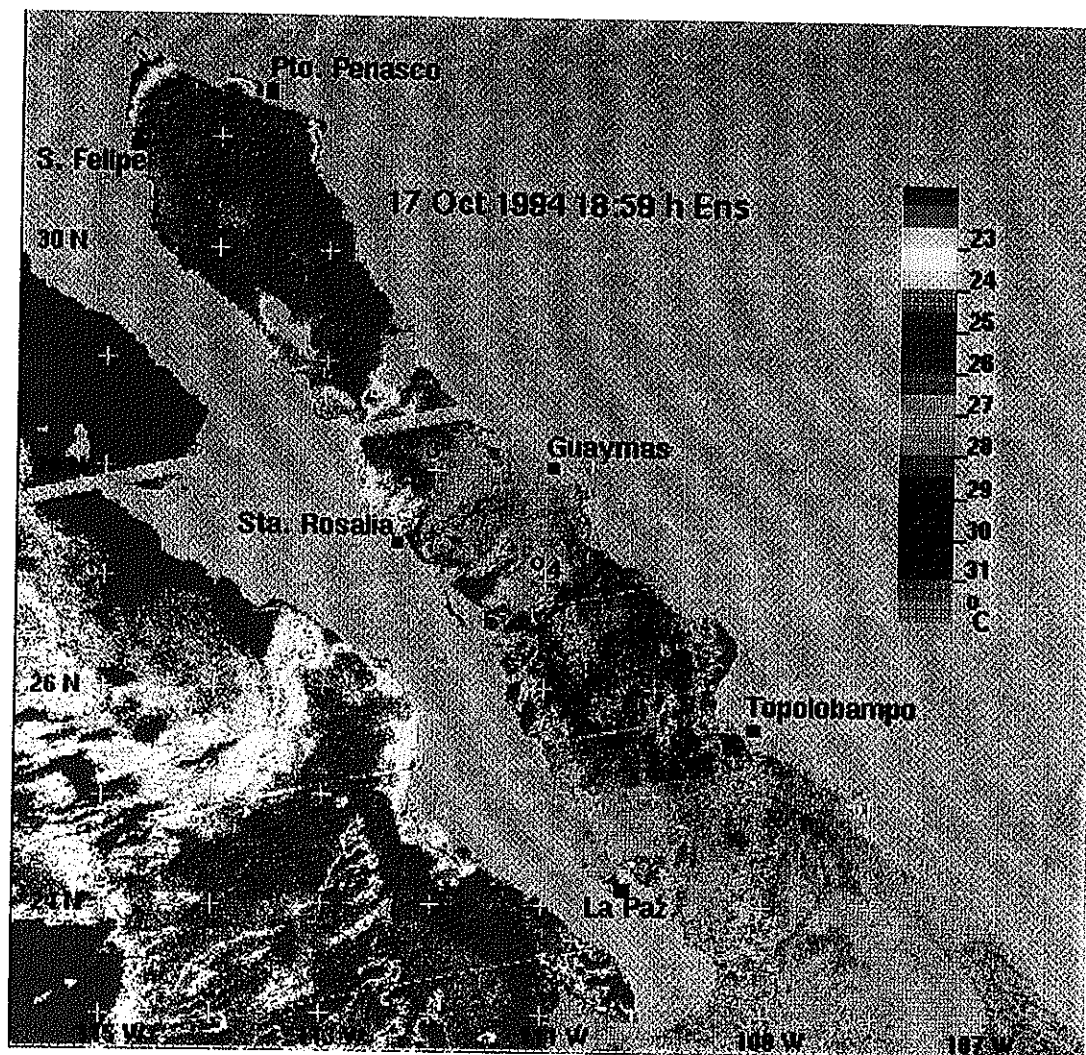


Figura 12. Imagen de temperatura superficial derivada del satélite NOAA-11 con un AVHRR-HRPT para el 17 de octubre de 1994. Los diferentes tonos de amarillo-verde corresponden a aguas relativamente frías y los diferentes tonos azul a aguas cálidas.

La imagen satelital de temperatura superficial del 23 de agosto de 1995, mostró en general una distribución espacial homogénea de $\sim 32^{\circ}\text{C}$, excepto en la parte norte, donde se observó agua de $\sim 34^{\circ}\text{C}$; a diferencia de la zona de las Grandes Islas donde se observaron temperaturas superficiales de $\sim 29^{\circ}\text{C}$ (fig. 13). En las tres imágenes satelitales de temperatura superficial por satélite, podemos notar que hacia el sur y alrededor de las Grandes Islas se presentó un desplazamiento de agua horizontal, provocando un frente de agua fría hasta la zona de Guaymas. Por lo que podemos inferir, que el origen del agua fría se debió principalmente a los procesos de mezcla por marea que se dan en el Canal de Ballenas y alrededor de las Grandes Islas.

Con apoyo en la literatura anteriormente citada sobre la oceanografía física del Golfo de California, podemos inferir que en la primavera de 1993 se registraron dos masas de agua bien definidas: el Agua Superficial Ecuatorial (ASE) que se detectó en la boca del Golfo con una temperatura superficial $\sim 23^{\circ}\text{C}$ y una salinidad de ~ 34.70 ups hasta los 40 m (fig. 14a); no así, a partir de los 50 m donde se observó una salinidad de ~ 35.0 ups característica del Agua del Golfo de California (AGC). En el resto de las estaciones dominó el Agua del Golfo de California. Durante otoño de 1994 se observó que la parte central y norte del Golfo de California estuvo dominada por el Agua del Golfo de California (fig. 14b); de igual manera, esta característica se observó para verano de 1995 (fig. 14c); sin embargo, en la estación 5 durante agosto de 1995 (al sur de Guaymas) se detectó a la

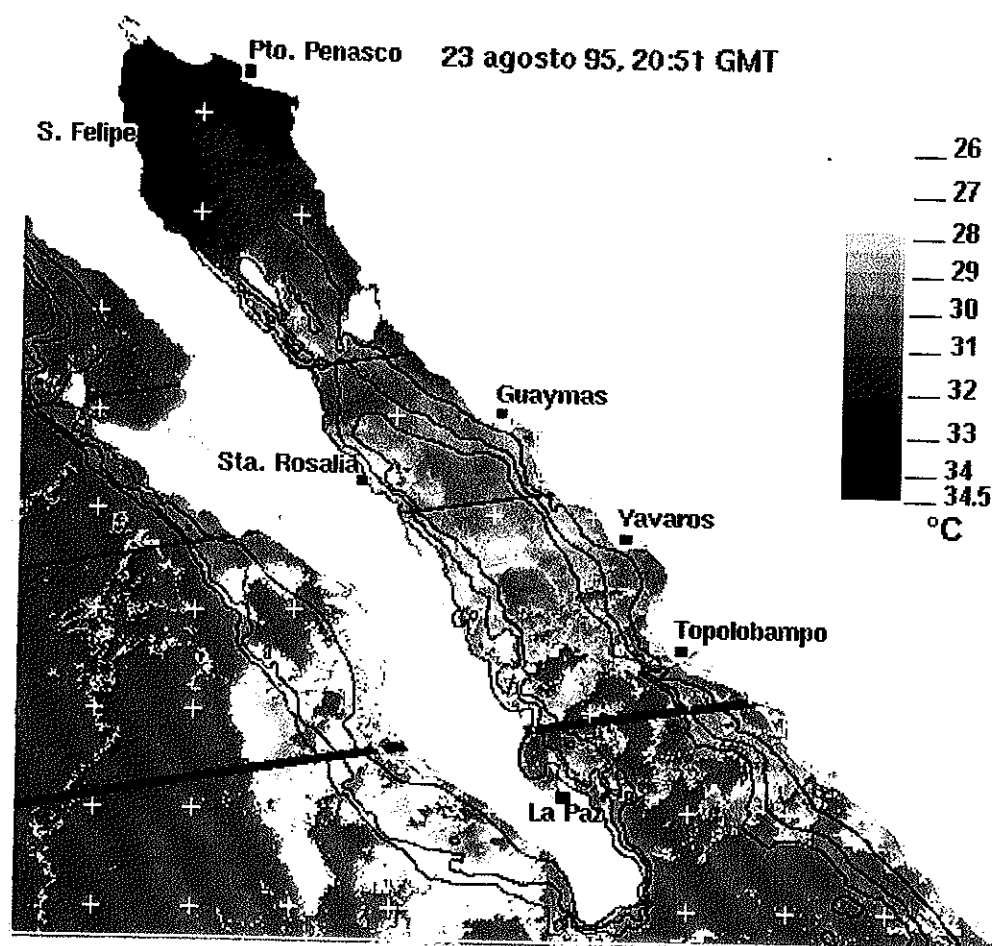


Figura 13. Imagen de temperatura superficial derivada del satélite NOAA-14 con un AVHRR-HRPT para el 23 de agosto de 1995. Los tonos de azul-claro corresponden a aguas relativamente templadas y el tono azul-oscuro corresponde a aguas cálidas.

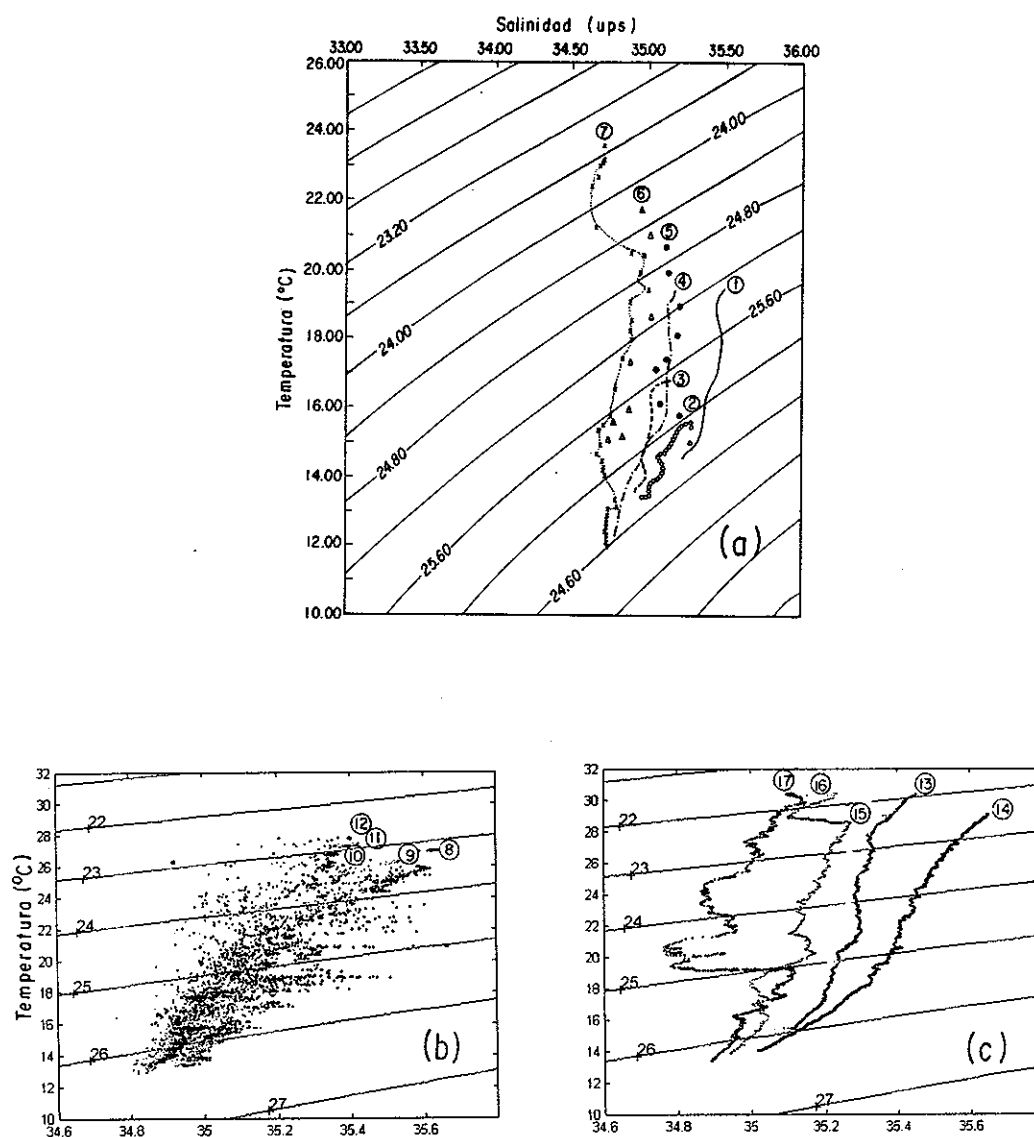


Figura 14. Diagrama T-S para las estaciones hidrográficas del Golfo de California durante los tres periodos de muestreo: a) abril de 1993, b) octubre de 1994, y c) agosto de 1995. Las líneas curvas representan la densidad del agua. Los números encerrados en círculos son las estaciones cuyas localizaciones se muestran en el mapa.

profundidad de ~50 m el Agua Superficial Ecuatorial con una temperatura de ~21 °C y una salinidad de 34.75 ups.

Con base en lo anterior, consideramos que la columna de agua en donde se registraron las variables bio-ópticas, así como el material total particulado en suspensión, se encontraron contenidos en dos masas de agua: a) el Agua del Golfo de California, que predominó durante los tres cruceros en la parte central y norte del Golfo de California; y b) el Agua Superficial Ecuatorial que se detectó durante la primavera de 1993 en la boca del Golfo de California, así como en verano de 1995 se detectó al sur de Guaymas a una profundidad de ~50 metros.

III.2 Variabilidad espacio-temporal del coeficiente de absorción del material total particulado (a_p), detritus (a_d) y fitoplancton (a_{ph})

Durante abril de 1993, la variabilidad espectral del material total particulado (a_p) mostró un intervalo de 0.003 a 0.19 m^{-1} con dos picos máximos, uno en la banda azul y otro en la banda roja (440 nm y 674 nm). Las estaciones 6, 3 y 1 fueron las que presentaron la mayor absorción de luz (figs. 15f, 15c y 15a), a la profundidad del 14%, 8% y 30% de E_0 , respectivamente. Durante octubre de 1994, el intervalo de variabilidad fue de 0.005 a 0.091 m^{-1} , observándose en las estaciones 3, 2 y 1 las de mayor absorción de luz (figs. 16c, 16b y 16a) al 100% de E_0 . Durante agosto de 1995, el intervalo de variabilidad espectral del

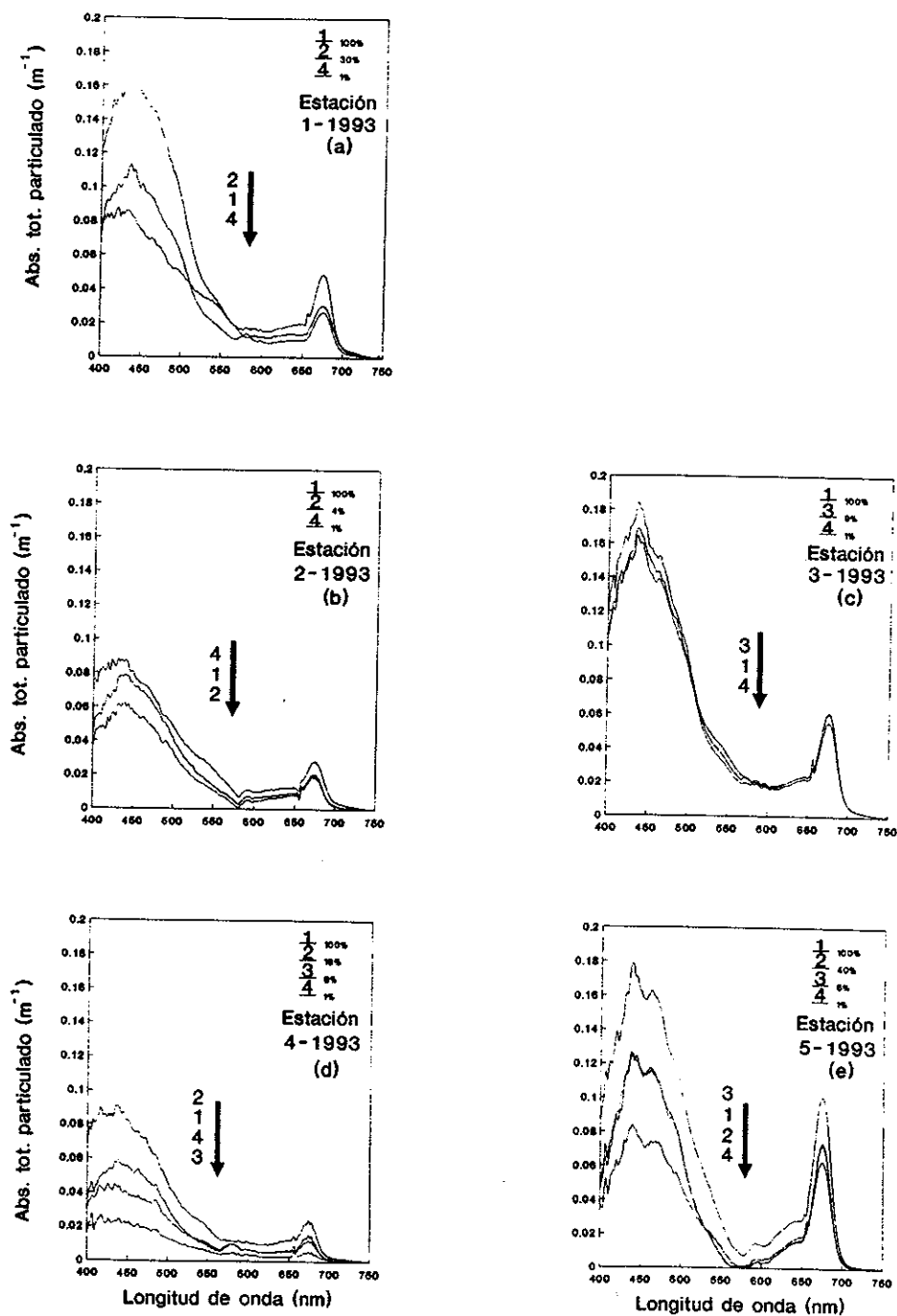


Figura 15. Variabilidad espectral del coeficiente de absorción total particulado (a_p , m^{-1}) dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante abril de 1993.

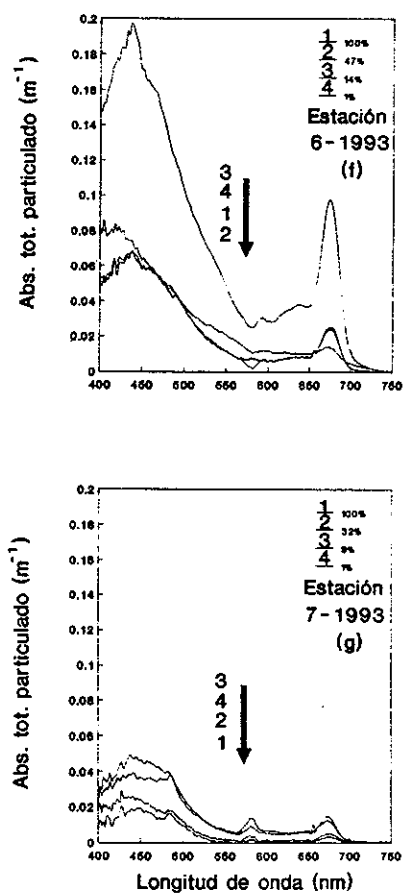


Figura 15 (Continuación). Variabilidad espectral del coeficiente de absorción total particulado (a_p , m^{-1}) dentro de la zona eufótica. f) estación 6, g) estación 7. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante abril de 1993.

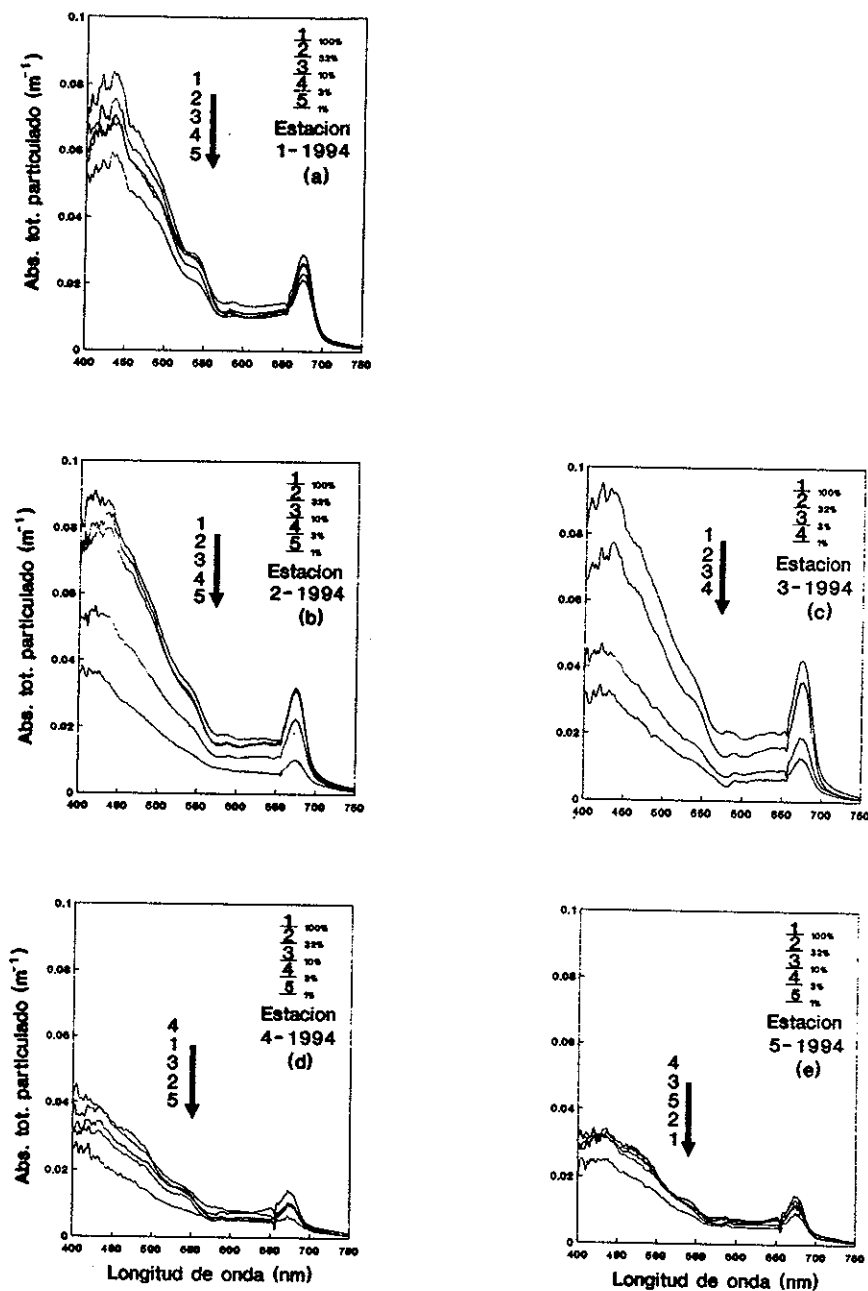


Figura 16. Variabilidad espectral del coeficiente de absorción total particulado (a_p , m^{-1}) dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante octubre de 1994.

material total particulado fue de 0.001 a 0.047 m^{-1} , detectándose la mayor absorción en las estaciones 1,4 y 2 al 10% de E_0 (figs. 17a, 17d y 17b).

En general, la absorción del detritus (a_d) ó material no fotosintético mostró un decaimiento exponencial hacia la banda roja; asimismo, en la mayoría de las estaciones no se observaron diferencias con relación a la profundidad, excepto en algunas estaciones de 1995. Durante abril de 1993 se observó a la longitud de onda de 440 nm un intervalo de 0.0006 - 0.060 m^{-1} , observándose en las estaciones 6, 1 y 5 las de mayor absorción (figs. 18a, 18e y 18f), respectivamente. Durante octubre de 1994, se observó un intervalo de 0.001 - 0.034 m^{-1} , donde las estaciones 3 y 2 fueron las de mayor absorción de luz (figs. 19c y 19b). Mientras que en agosto de 1995 se observaron valores con un intervalo de 0.001 - 0.026 m^{-1} , donde las estaciones 2 y 1 fueron las de mayor absorción de luz por detritus (figs. 20b y 20a).

La variabilidad espectral del coeficiente de absorción de luz por fitoplancton (a_{ph}) durante abril de 1993 mostró un intervalo de 0.003 - 0.17 m^{-1} . Las estaciones 6, 3 y 1 presentaron en este orden la mayor absorción de luz (figs. 21f, 21c y 21a); sin embargo, los valores con mayor absorción variaron en lo que se refiere a sus niveles de profundidad (14%, 29% y 8% de E_0). Durante octubre de 1994 el intervalo de valores fue de 0.003 - 0.057 m^{-1} , con máximos en las estaciones 3, 2 y 1 a la profundidad del 32% y 100% de la

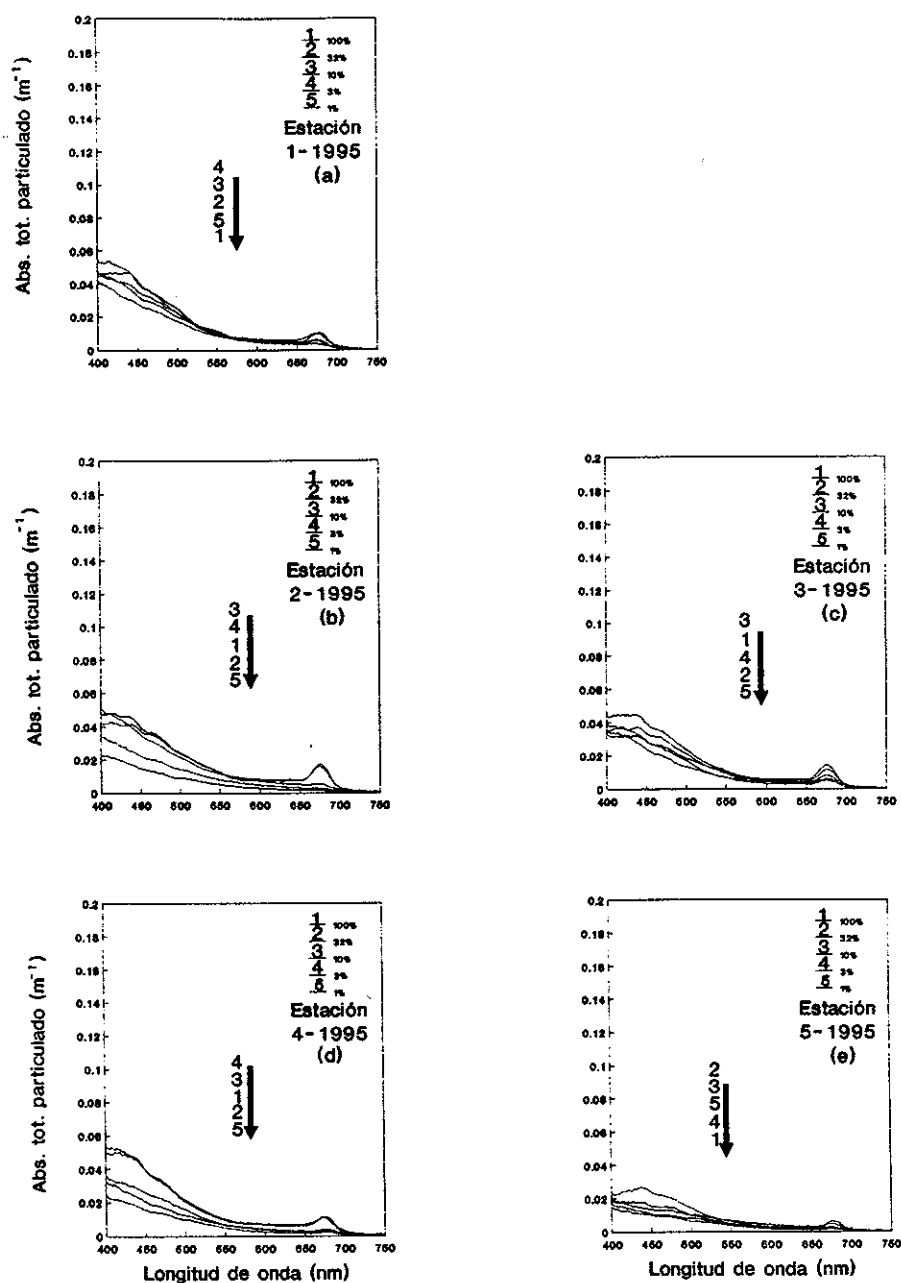


Figura 17. Variabilidad espectral del coeficiente de absorción total particulado (a_p , m^{-1}) dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante agosto de 1995.

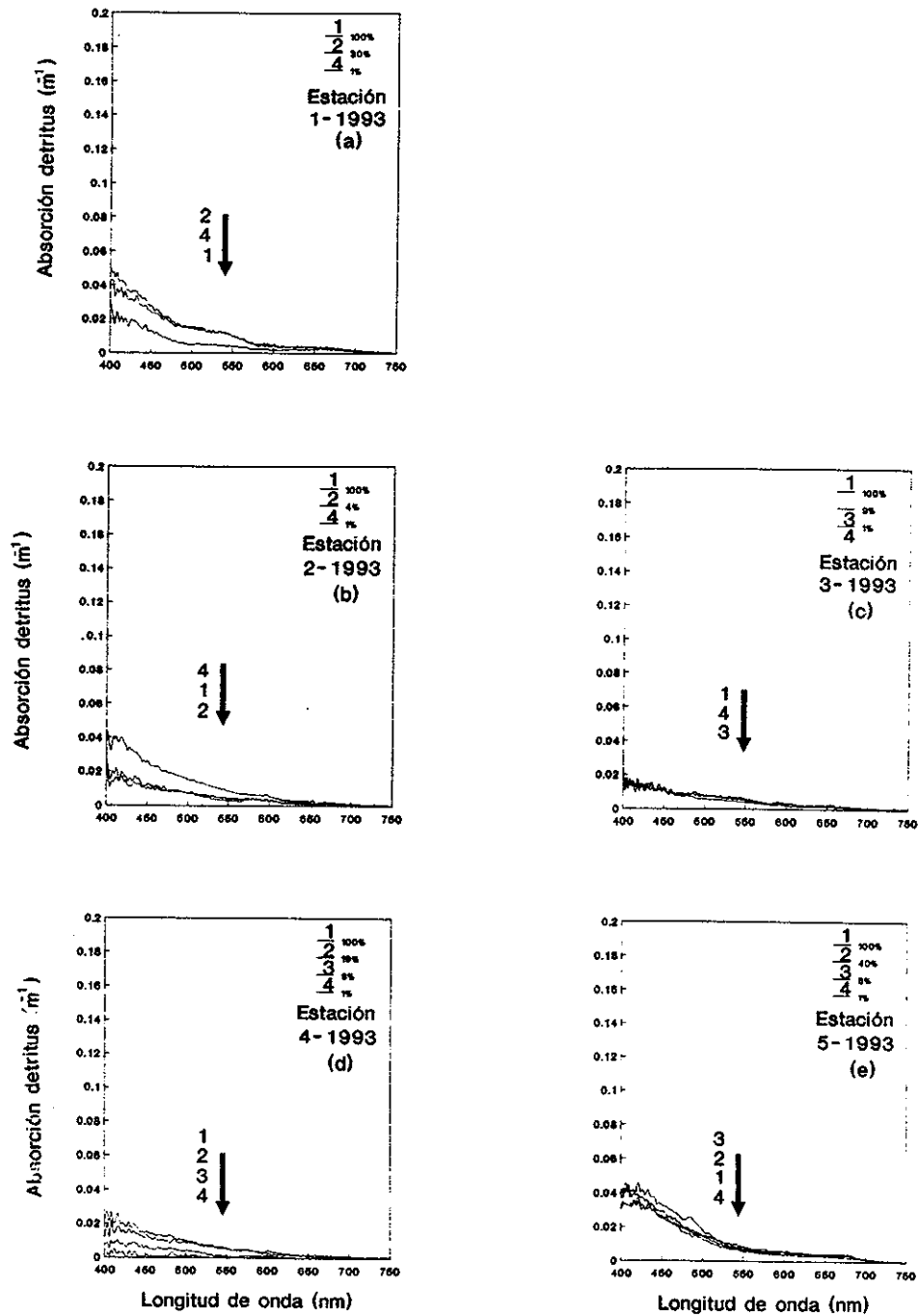


Figura 18. Variabilidad espectral del coeficiente de absorción del detritus (a_d , m^{-1}) dentro de la zona eufótica. a) estación 1 b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante abril de 1993.

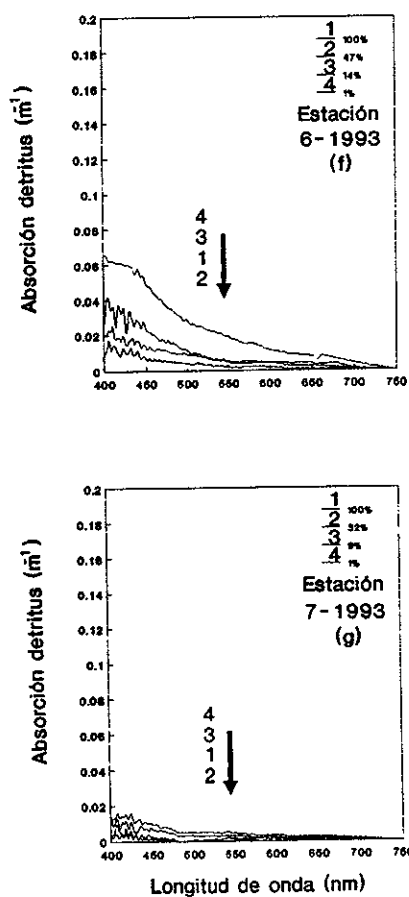


Figura 18. (Continuación). Variabilidad espectral del coeficiente de absorción del detritus (a_d , m^{-1}) dentro de la zona eufótica. f) estación 6, g) estación 7. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante abril de 1993.

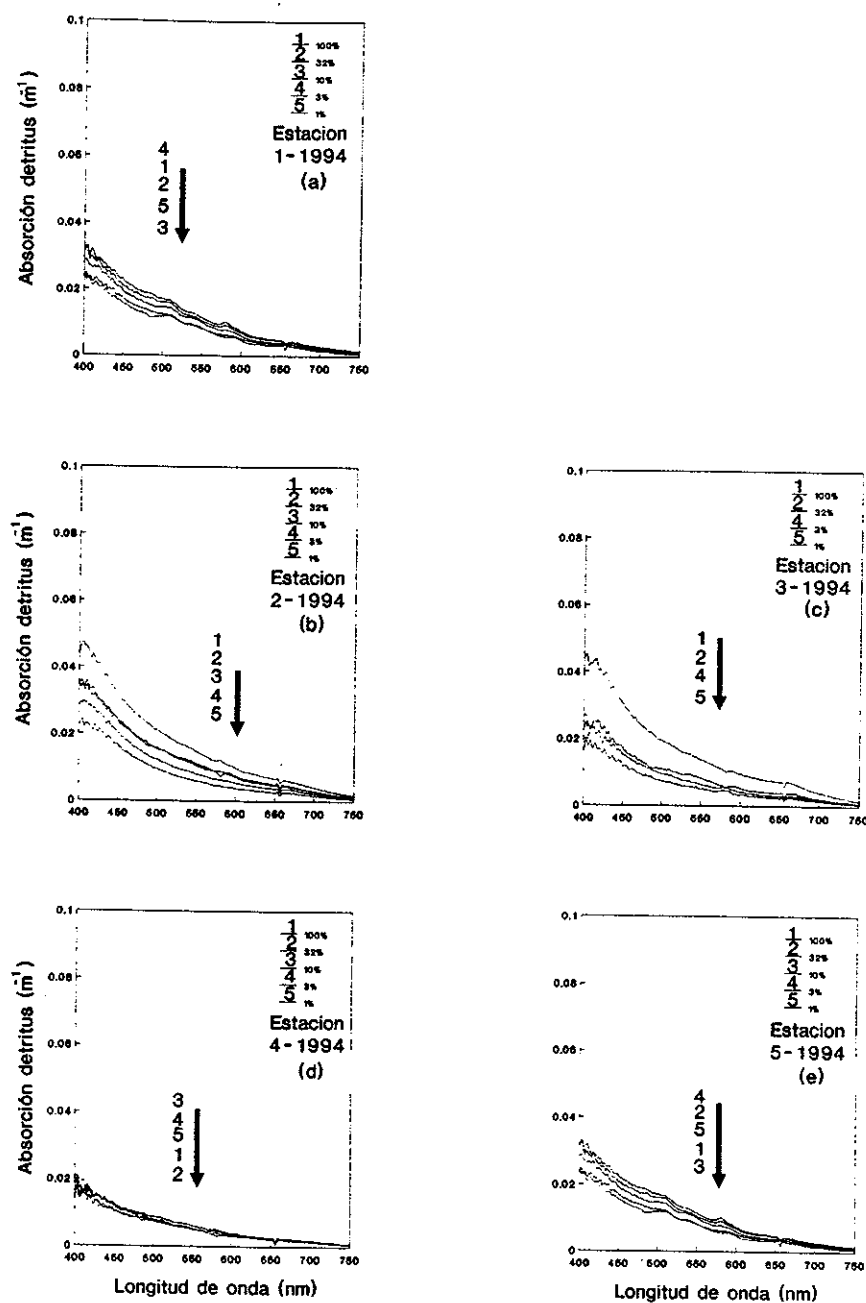


Figura 19. Variabilidad espectral del coeficiente de absorción del detritus (a_d , m^{-1}) dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante octubre de 1994.

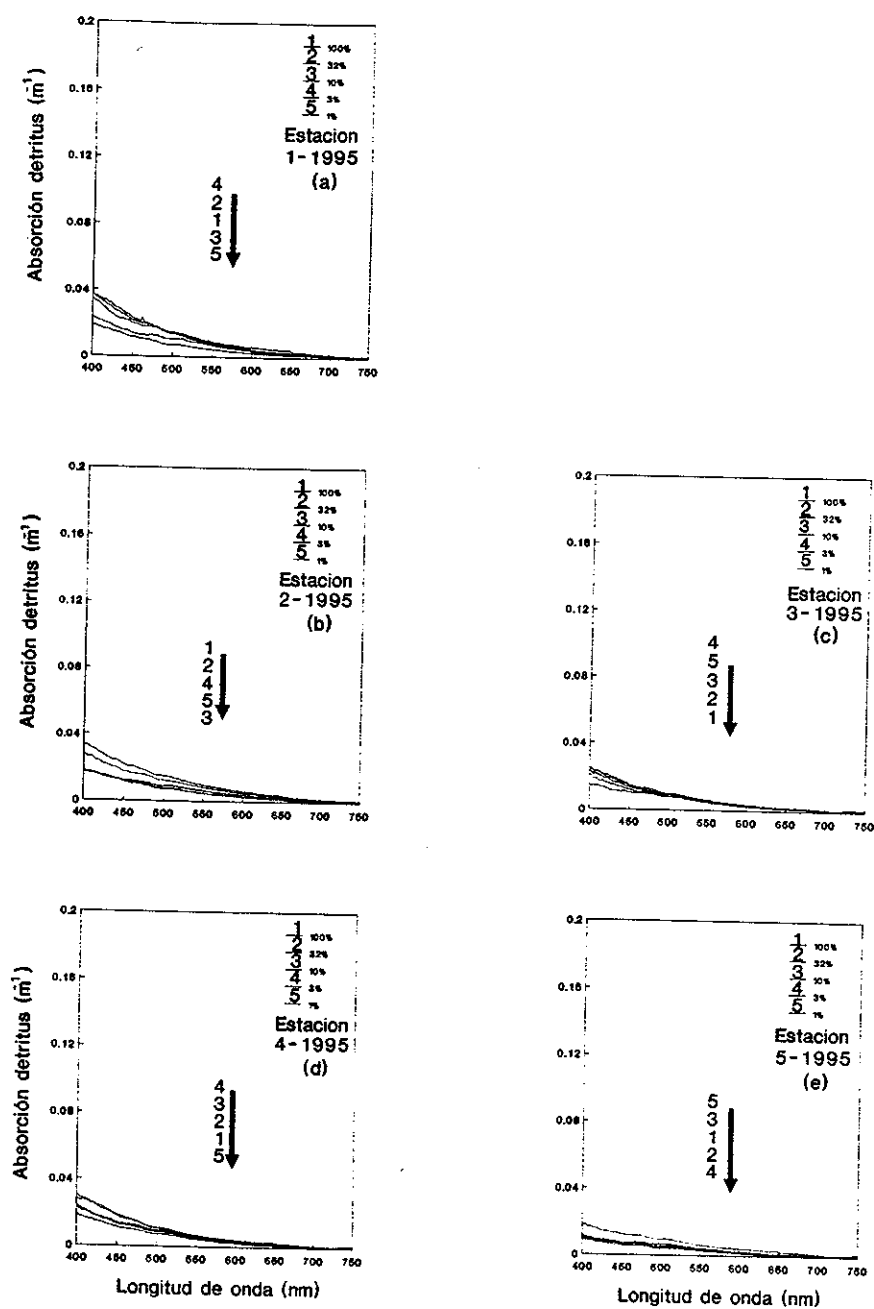


Figura 20. Variabilidad espectral del coeficiente de absorción del detritus (a_d , m^{-1}) dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante agosto de 1995.

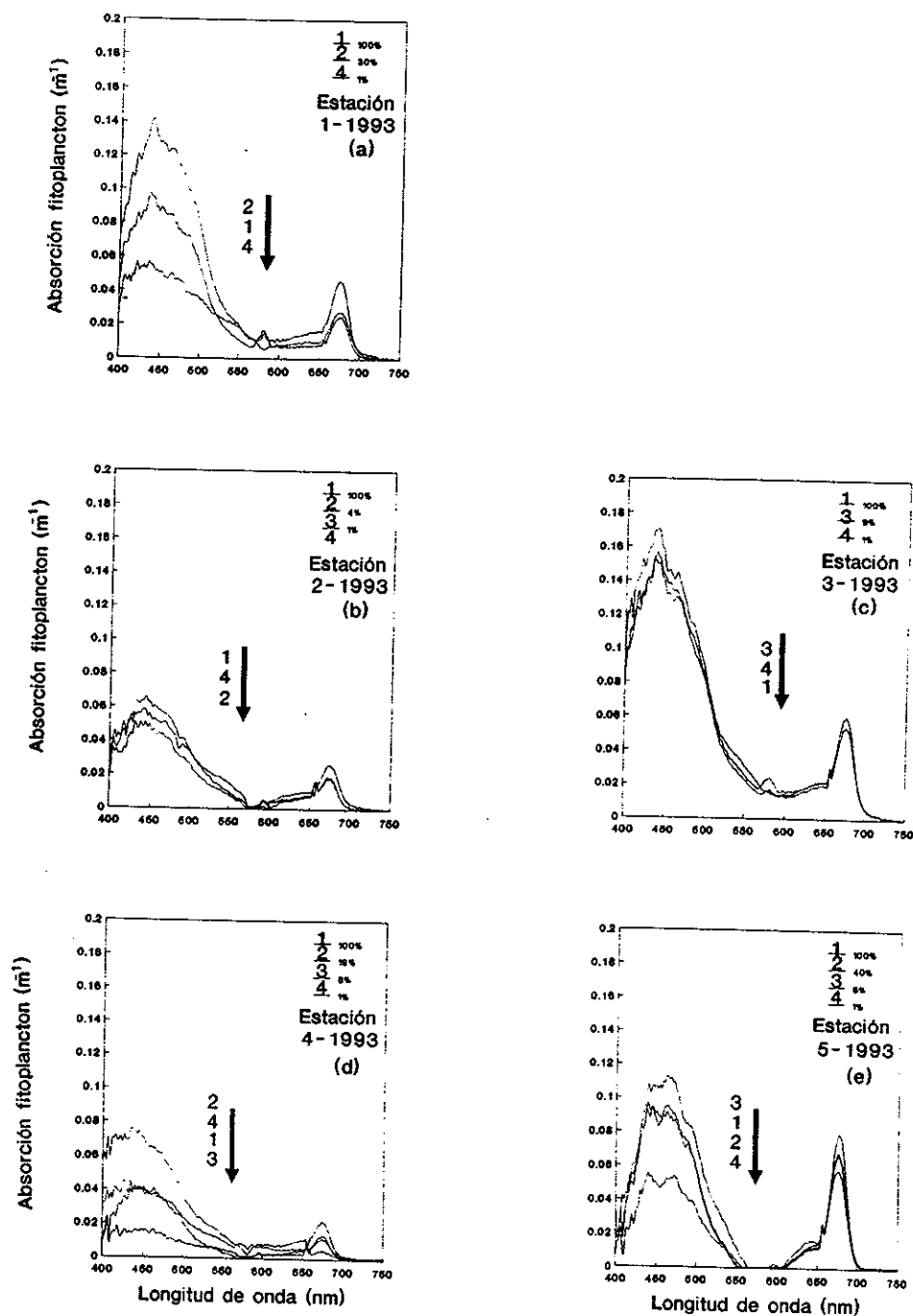


Figura 21. Variabilidad espectral del coeficiente de absorción del fitoplancton (a_{ph} , m^{-1}) dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante abril de 1993.

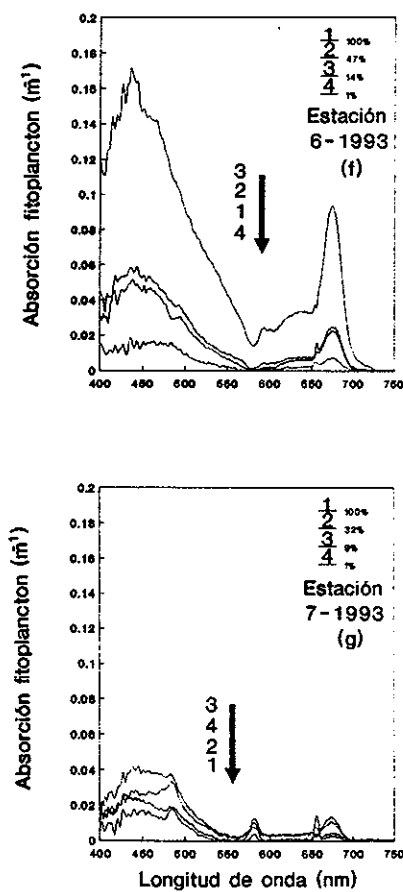


Figura 21. (Continuación). Variabilidad espectral del coeficiente de absorción del fitoplancton (a_{ph} , m^{-1}) dentro de la zona eufótica. f) estación 6, g) estación 7. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante abril de 1993.

irradiancia superficial (figs. 22c, 22b y 22a). El intervalo de valores para agosto de 1995 fue de $0.001-0.032 \text{ m}^{-1}$, observándose los valores máximos de absorción en las estaciones 2 y 1 al 10% de irradiancia superficial (figs. 23a y 23b).

III.3 Análisis de regresión lineal entre los principales componentes del material particulado a 440 nm

Los coeficientes de absorción de luz entre el material particulado y el detritus, mostró una correlación positiva con un coeficiente de determinación de $r^2 = 0.21$ (fig. 24a); sin embargo, la relación entre el fitoplancton y el detritus no mostró correlación alguna (no se presentan datos); por lo que podemos considerar que no existieron elementos necesarios para determinar una relación entre el coeficiente de absorción por detritus y el fitoplancton. El coeficiente de absorción del fitoplancton fue el resultado de la descomposición espectral del material particulado menos la absorción del coeficiente de absorción por detritus, motivo por el cual su forma espectral de absorción fue muy similar al del material total particulado. La relación entre estas dos variables mostró una correlación positiva significativa al 95% de significancia y un coeficiente de determinación de $r^2 = 0.95$ (fig. 24b). Por lo tanto, y con base a la relación entre el coeficiente de absorción del material total particulado y el material biogénico, podemos considerar que la variabilidad del

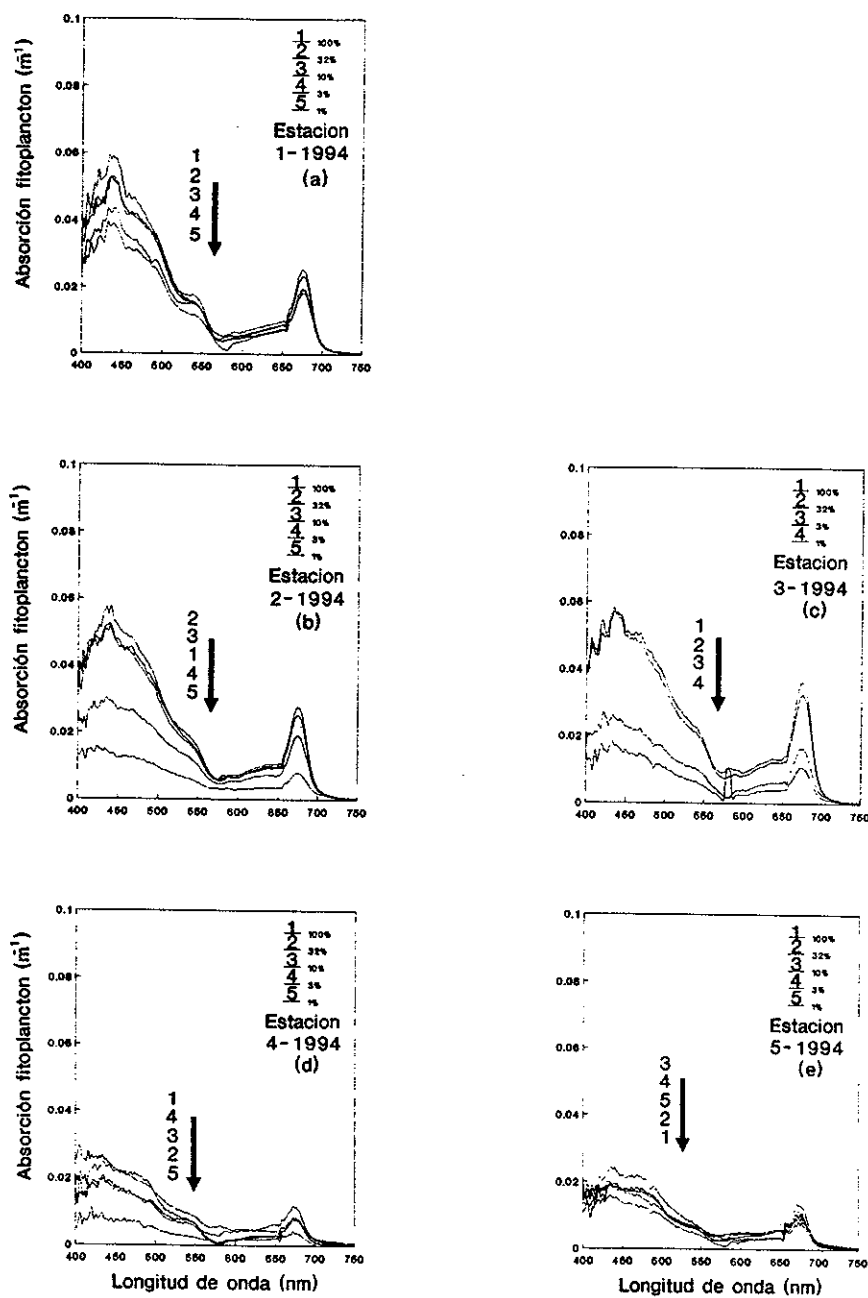


Figura 22. Variabilidad espectral del coeficiente de absorción del fitoplancton (a_{ph} , m^{-1}) dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante octubre de 1994.

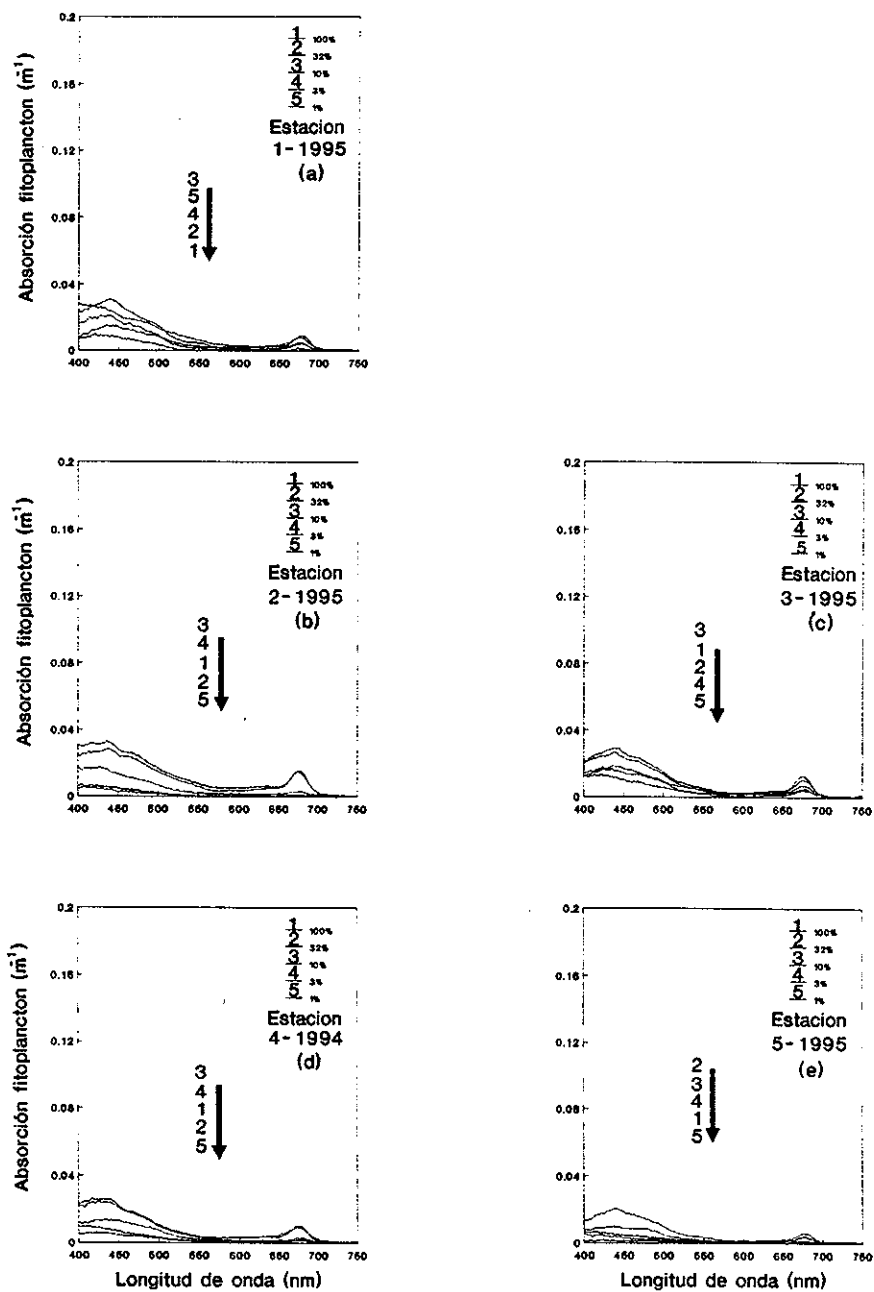


Figura 23. Variabilidad espectral del coeficiente de absorción del fitoplancton (a_{ph} , m^{-1}) dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante agosto de 1995.

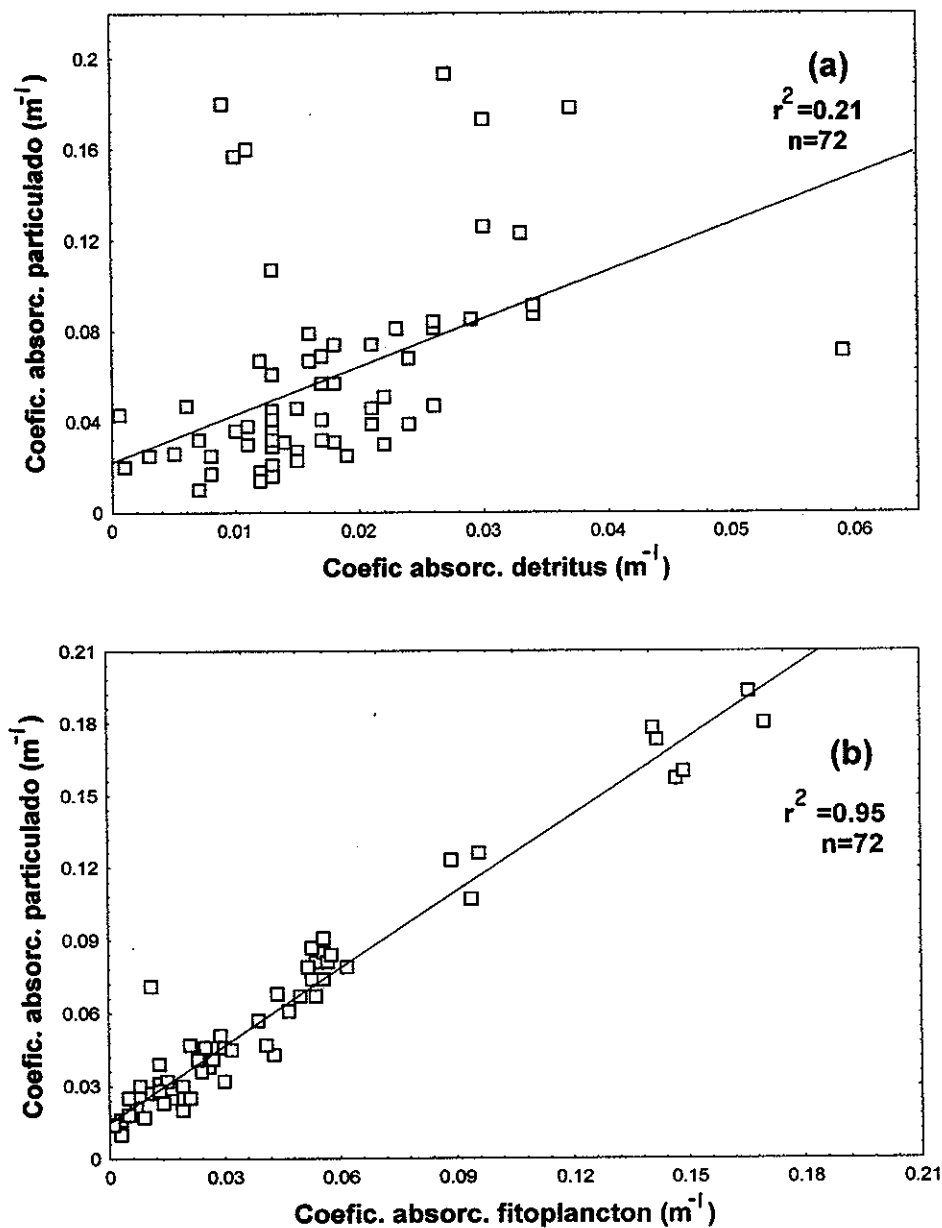


Figura 24. Regresión lineal entre los principales componentes del coeficiente de absorción total particulado (a_p , m^{-1} , a 440 nm) durante los tres períodos de muestreo. a) coeficiente de absorción del detritus vs. coeficiente de absorción del material particulado, b) coeficiente de absorción del fitoplancton vs. coeficiente de absorción del material particulado. La r^2 representa el coeficiente de determinación.

coeficiente de absorción de luz del material total particulado podría estar afectada hasta en un 95% por partículas biogénicas.

III.4 Variabilidad espacio-temporal del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton (a^*_{ph})

Durante abril de 1993 la variabilidad vertical del $a^*_{ph}(440\text{ nm})$ en la estación 1 varió dentro del intervalo de $0.049\text{-}0.184\text{ m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$, mientras que el $a^*_{ph}(674\text{ nm})$ fue de $0.024\text{-}0.053\text{ m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$; asimismo, se observó que la curva espectral con menor a^*_{ph} se localizó al 1% de E_0 . El intervalo de valores del $a^*_{ph}(440\text{ nm})$ para octubre de 1994 fue de $0.041\text{-}0.054\text{ m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$, mientras que el $a^*_{ph}(674\text{ nm})$ fue de $0.018\text{-}0.023\text{ m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$; se observó que la curva espectral con menor a^*_{ph} se localizó al 3% de E_0 . Durante agosto de 1995 se detectó un intervalo del $a^*_{ph}(440\text{ nm})$ y $a^*_{ph}(674\text{ nm})$ de $0.044\text{-}0.126$ y $0.007\text{-}0.028\text{ m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$, respectivamente; observándose al 100% de E_0 la curva con menor a^*_{ph} (figs. 25a, 26a y 27a).

En la estación 2 durante abril de 1993 el $a^*_{ph}(440\text{ nm})$ varió dentro del intervalo de $0.106\text{-}0.119\text{ m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$, mientras que el $a^*_{ph}(674\text{ nm})$ fue de $0.033\text{-}0.037$. Durante octubre de 1994 este parámetro varió dentro del intervalo de $0.021\text{-}0.026\text{ m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$ para los 440 nm, mientras que a 674 nm fue de $0.010\text{-}0.015\text{ m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$. En agosto de 1995 se observaron valores de $a^*_{ph}(440\text{ nm})$ y $a^*_{ph}(674\text{ nm})$ de $0.016\text{-}0.103$ y $0.001\text{-}0.020$

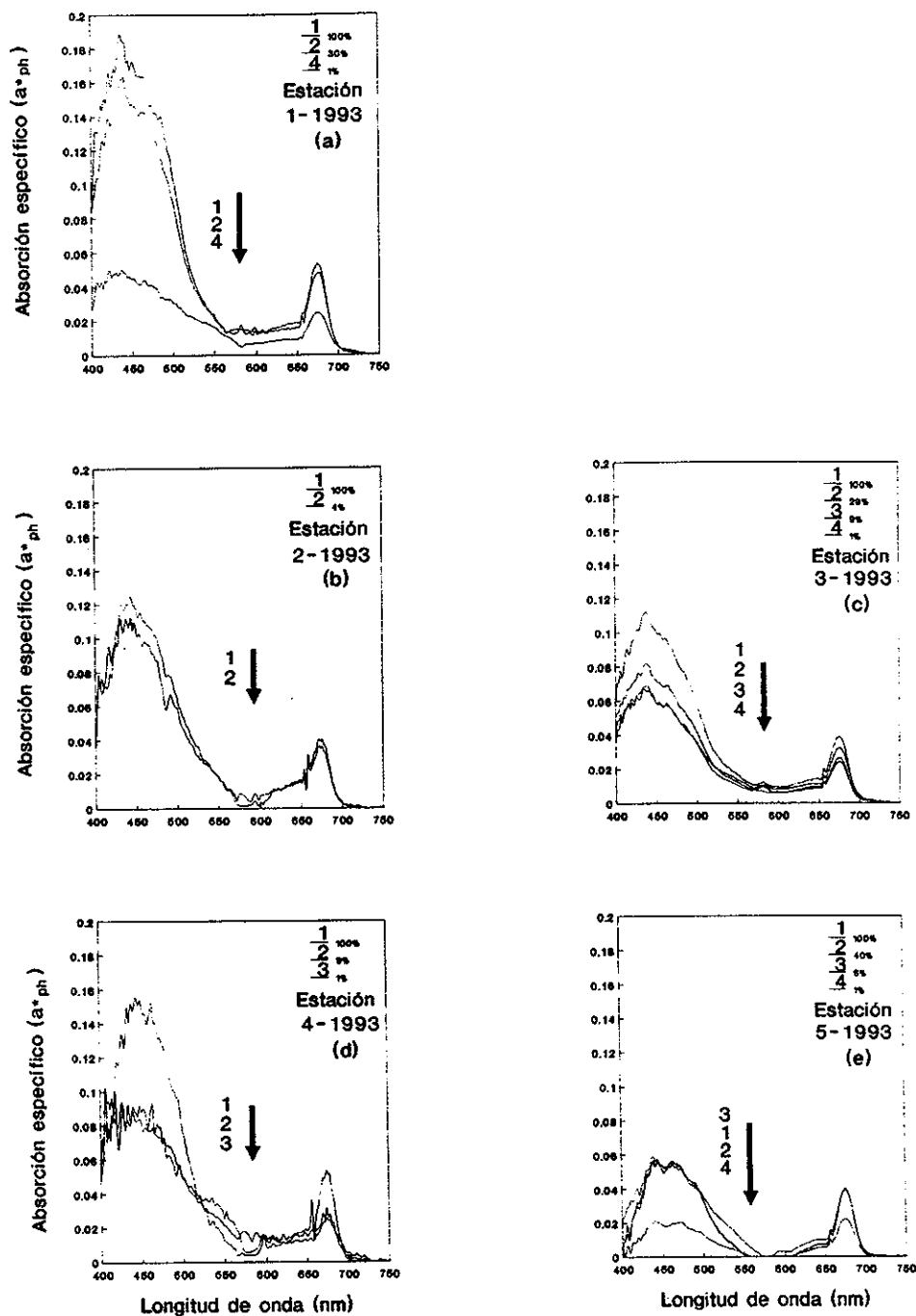


Figura 25. Variabilidad espectral del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton a^*_{ph} , m²(mg Clorofila)⁻¹ dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante abril de 1993.

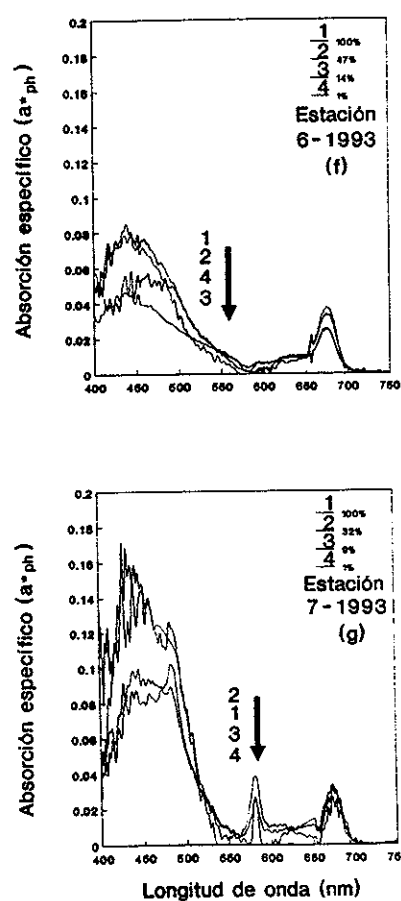


Figura 25. (Continuación). Variabilidad espectral del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton a^*_{ph} , $m^2(mg \text{ Clor}a)^{-1}$ dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante abril de 1993.

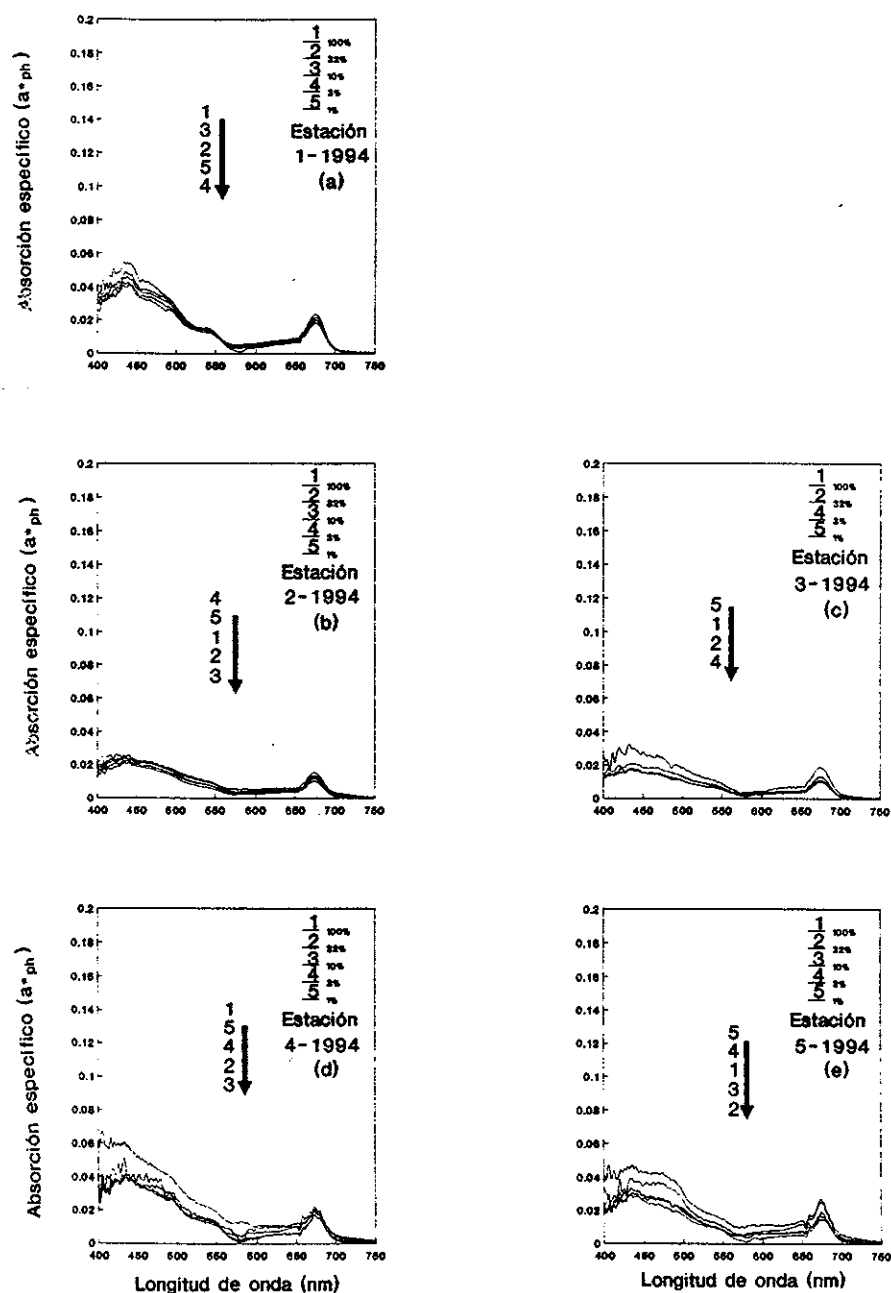


Figura 26. Variabilidad espectral del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton a^*_{ph} , $m^2(mg\ Clorof\ a)^{-1}$ dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante octubre de 1994.

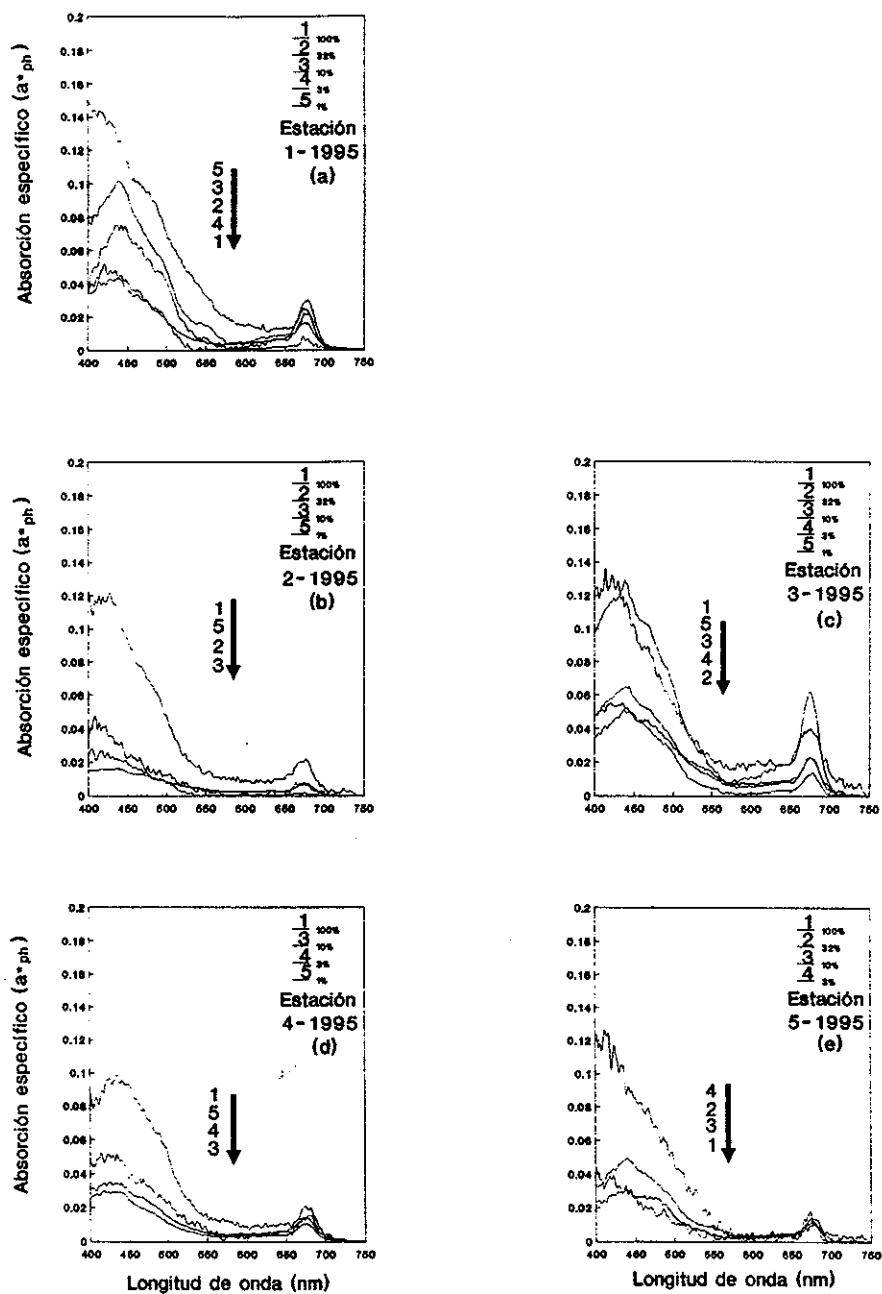


Figura 27. Variabilidad espectral del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton a^*_{ph} , $m^2(mg \text{ Clor}a)^{-1}$ dentro de la zona eufótica. a) estación 1, b) estación 2, c) estación 3, d) estación 4, e) estación 5. Los números de la izquierda de la flecha muestran la posición secuencial de las curvas durante agosto de 1995.

$\text{m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$, respectivamente; observándose al 10% de E_0 la curva menor de a^*_{ph} (figs. 25b, 26b y 27b).

Durante abril de 1993 se observó en la estación 3 una variabilidad del $a^*_{\text{ph}}(440 \text{ nm})$ y $a^*_{\text{ph}}(674 \text{ nm})$ de 0.065 a 0.109 y 0.023 a 0.038 $\text{m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$, respectivamente; observándose al 9% y 1% de E_0 la curva espectral con menor a^*_{ph} . En octubre de 1994 se observó que el $a^*_{\text{ph}}(440 \text{ nm})$ y $a^*_{\text{ph}}(674 \text{ nm})$ varió entre 0.016 a 0.029 y 0.010 a 0.019 $\text{m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$, respectivamente. La variabilidad del $a^*_{\text{ph}}(440 \text{ nm})$ y $a^*_{\text{ph}}(674 \text{ nm})$ durante 1995 fue de 0.048 a 0.126 y 0.012 a 0.062 $\text{m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$, respectivamente; observándose al 32% de E_0 la curva espectral con menor a^*_{ph} (figs. 25c, 26c y 27c).

En la estación 4 durante abril de 1993 se observó que la variabilidad del $a^*_{\text{ph}}(440 \text{ nm})$ y $a^*_{\text{ph}}(674 \text{ nm})$ fue de 0.083 a 0.148 y 0.027 a 0.056 $\text{m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$, respectivamente. Asimismo, se observó que durante octubre de 1994 la variabilidad del $a^*_{\text{ph}}(440 \text{ nm})$ y $a^*_{\text{ph}}(674 \text{ nm})$ fue de 0.036 a 0.056 y 0.014 a 0.018 $\text{m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$, respectivamente; también se detectó que al nivel del 1% de E_0 se registraron señales de ruido, principalmente en la banda azul del espectro de luz, por lo que consideramos que estos valores no son confiables; esto posiblemente se debió a la baja concentración de clorofila a, ó al debilitamiento de la lámpara de tungsteno del espectrofotómetro. Durante agosto de 1995 se observó que los valores de $a^*_{\text{ph}}(440 \text{ nm})$ y $a^*_{\text{ph}}(674 \text{ nm})$ varió entre 0.029 a 0.095 y 0.010 a

$0.021 \text{ m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$, respectivamente; observándose al 10% de E_0 la curva espectral con menor a^*_{ph} (figs. 25d, 26d y 27d).

Durante abril de 1993 en la estación 5 se observó un intervalo del $a^*_{\text{ph}}(440 \text{ nm})$ y $a^*_{\text{ph}}(674 \text{ nm})$ de $0.021\text{-}0.059$ y $0.022\text{-}0.039 \text{ m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$, respectivamente; observándose al 1% de E_0 la curva espectral con menor a^*_{ph} . Mientras que en octubre de 1994 la variabilidad del $a^*_{\text{ph}}(440 \text{ nm})$ y $a^*_{\text{ph}}(674 \text{ nm})$ fue de 0.028 a 0.047 y 0.013 a $0.027 \text{ m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$, respectivamente; observándose al 32% de E_0 la curva espectral con menor a^*_{ph} . En agosto de 1995 se observó un $a^*_{\text{ph}}(440 \text{ nm})$ y $a^*_{\text{ph}}(674 \text{ nm})$ con un intervalo de $0.029\text{-}0.087$ y $0.009\text{-}0.020 \text{ m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$, respectivamente (figs. 25e, 26e y 27e).

Durante abril de 1993 la estación 6 mostró una variabilidad vertical del $a^*_{\text{ph}}(440 \text{ nm})$ de 0.041 a $0.083 \text{ m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$ y del $a^*_{\text{ph}}(674 \text{ nm})$ fue de 0.025 a 0.037 . Mientras que en la estación 7 del mismo año se observó que el $a^*_{\text{ph}}(440 \text{ nm})$ y $a^*_{\text{ph}}(674 \text{ nm})$ mostraron un intervalo de $0.080\text{-}0.160$ y $0.027\text{-}0.033 \text{ m}^2(\text{mg Clor}\underline{a})^{-1}$, respectivamente. Asimismo, se detectó que la curva espectral con menor a^*_{ph} fue del 14% de E_0 para la estación 6, y del 1% para la estación 7 (figs. 25f y 25g).

III.5 Biovolumen y tamaño promedio de la comunidad del fitoplancton

En este estudio, nosotros consideramos que el tamaño promedio de la comunidad del fitoplancton (diatomeas) se representa por el volumen celular $\ln(\text{biovolumen cel}^{-1})$, así

como, la razón $\ln(\text{clorofila } a/\text{biovolumen})$; tal y como se observó en las correlaciones inversas significativas al 95% de significancia para las diferentes épocas de muestreo ($r^2 = 0.75$ para abril de 1993, $r^2 = 0.66$ para octubre de 1994, y $r^2 = 0.79$ para agosto de 1995) (figs. 28a, 28b y 28c). En este estudio, suponemos que la razón entre la clorofila a y el biovolumen por célula representa el tamaño del fitoplancton, así que podemos deducir: a mayor razón de $\ln(\text{clorofila } a/\text{biovolumen})$ nos indicará células de menor tamaño y viceversa; así como a mayor biovolumen por célula $\ln(\text{biovolumen cel}^{-1})$, nos representa un mayor tamaño de la comunidad.

El tamaño promedio de la comunidad del fitoplancton y el coeficiente específico a 440 nm, mostró una relación inversa no significativa (fig. 29a). Sin embargo, en la relación $\ln(\text{clorofila } a/\text{biovolumen})$ con el $a^*_{ph} 440 \text{ nm}$ y $a^*_{ph} 674 \text{ nm}$ se observó una tendencia positiva significativa con un coeficiente de correlación ordenada de Kendall, $\tau = 0.385$ ($p < .001$) y $\tau = 0.342$ ($p < .001$), respectivamente; (figs. 29b y 29c); lo cual nos sugirió que hay una estrecha relación entre las células pequeñas y los altos coeficientes específicos.

En la figura 28, el parámetro del eje de la "y" $\ln(\text{clorofila } a/\text{biovolumen})$ representa el total de la clorofila por volumen de agua colectada (en filtros GF/F) y normalizado al biovolumen celular acumulado ($> 5 \mu\text{m}$). El parámetro "y" se expresa como $\mu\text{g Clor } a$ por litro/micras cúbicas por litro, simplificándolo a $\mu\text{g Clor } a/\mu\text{m}^3$ que representa la clorofila promedio por célula contada.

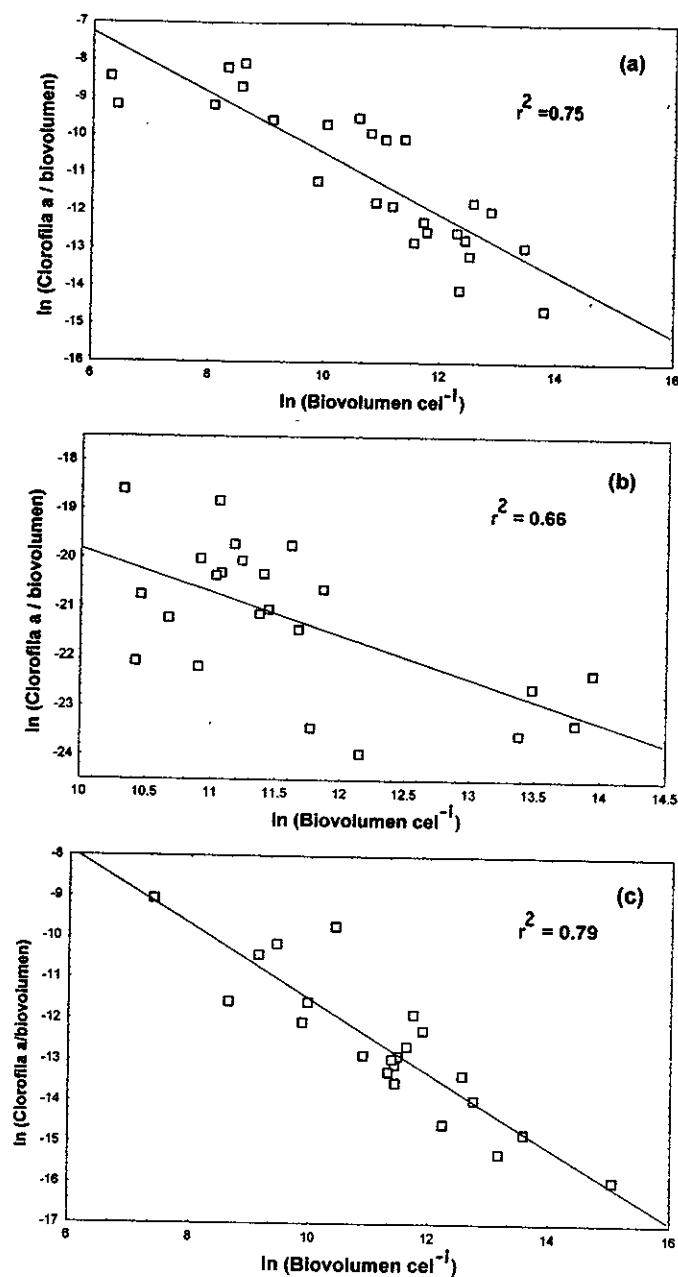


Figura 28. Regresión lineal entre el tamaño promedio de la comunidad del fitoplancton $\ln(\text{biovolumen cel}^{-1})$ en función de la razón $\ln(\text{clorofila a/biovolumen})$ durante los tres períodos de muestreo. a) abril de 1993, b) octubre de 1994, c) agosto de 1995. La r^2 representa el coeficiente de determinación.

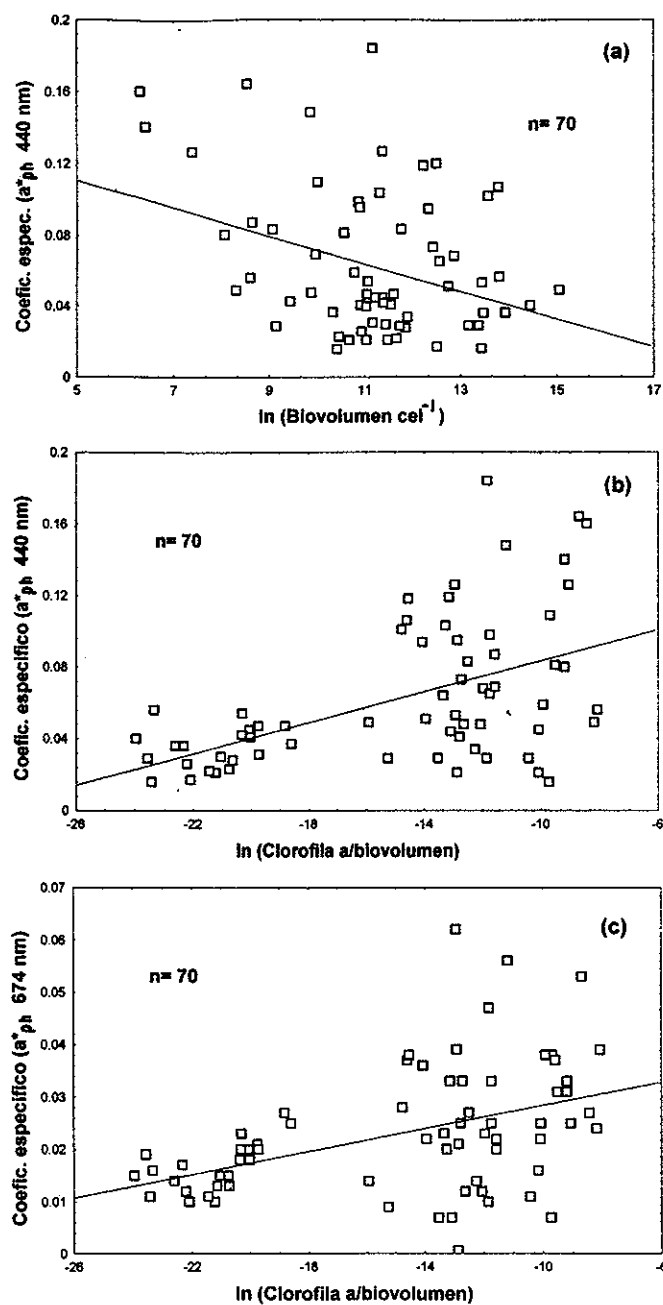


Figura 29. Correlación ordenada de Kendall del coeficiente específico de absorción (a^*_{ph}) con relación al tamaño promedio de la comunidad del fitoplancton durante los tres períodos de muestreos. a) $\ln$ (biovolumen cel^{-1}) vs. a^*_{ph} 440 nm, b) $\ln$ (clorofila a /biovolumen) vs. a^*_{ph} 440 nm, c) $\ln$ (clorofila a /biovolumen) vs. a^*_{ph} 674 nm. La línea representa la tendencia entre las dos variables.

El parámetro del eje de la "x" $\ln$ (biovolumen cel^{-1}) es el biovolumen celular acumulado (μm^3 por litro) normalizado a células contadas (# total de células por litro) y representa el tamaño promedio de las células en la muestra. Los datos de clorofila por célula serán siempre sobrestimaciones porque los filtros GF/F atrapan las partículas con clorofilas entre 0.7 y 5 μm que el método de tamaños y números de células no incluyen. *En este estudio, podemos suponer que el error es pequeño?; podemos suponer que el error es consistente entre muestras del Golfo de California?*

Un factor que consideramos significativo sobre la variabilidad del a^*_{ph} con relación al tamaño de célula, es la limitación técnica; ya que solamente se contaron y se midieron células $> 5 \mu\text{m}$ con la técnica del microscopio invertido. Sin embargo, para el periodo de abril de 1993 David Phinney (*Bigelow Laboratory For Ocean Sciences, Boothbay Harbor, ME, USA*) nos proporcionó datos de citometría de flujo en muestras de fitoplancton para el Golfo de California; con los cuáles nosotros pudimos llevar a cabo el cálculo del biovolumen celular de los organismos entre 2-5 μm (nanoplancton). De igual manera, utilizando datos de la publicación de Moore *et al.* (1995) pudimos calcular para este estudio la abundancia de células por litro del grupo de las cianobacterias (picoplancton). Nos basamos principalmente en la razón zeaxantina por célula ($3.3 \text{ fg zeax cel}^{-1}$) y en el volumen celular promedio de los *Synechococcus* ($0.42 \mu\text{m}^3 \text{ cel}^{-1}$). Estos cálculos, los realizamos para

hacer comparaciones entre el biovolumen celular de los organismos mayores de 5 μm (nano-microplancton) y los organismos del picoplancton (figs. 29d y 29e).

Analizando los resultados obtenidos en la tabla I y tabla Ib, pudimos determinar que el biovolumen celular de los organismos del picoplancton y la razón de clorofila por biovolumen, mostraron ser valores muy pequeños comparados al nano-microplancton. Por tal motivo y en determinado momento, podríamos suponer que al no tener información del biovolumen celular entre 0.7-5 μm durante abril de 1993, estaríamos introduciendo un error de $\sim 1\%$ con relación al biovolumen celular del nano-microplancton ($> 5\mu\text{m}$); mientras que en la relación clorofila por biovolumen sería de $\sim 10\%$. Con base en lo anterior, consideramos que el error es pequeño y consistente entre muestras del Golfo de California; excepto en la Boca del Golfo.

III.6 Análisis de la composición taxonómica del fitoplancton

El análisis taxonómico del fitoplancton mostró durante abril de 1993 un total de 30 especies de diatomeas en 13 géneros, en octubre de 1994 se registraron 40 especies en 20 géneros, mientras que en agosto de 1995 se detectaron 49 especies de diatomeas en 22 géneros. En la figura 30 mostramos el tamaño de las células del fitoplancton, transformando el biovolumen (μm^3) de las células a tamaño lineal (μm); para tal fin utilizamos la fórmula de la esfera.

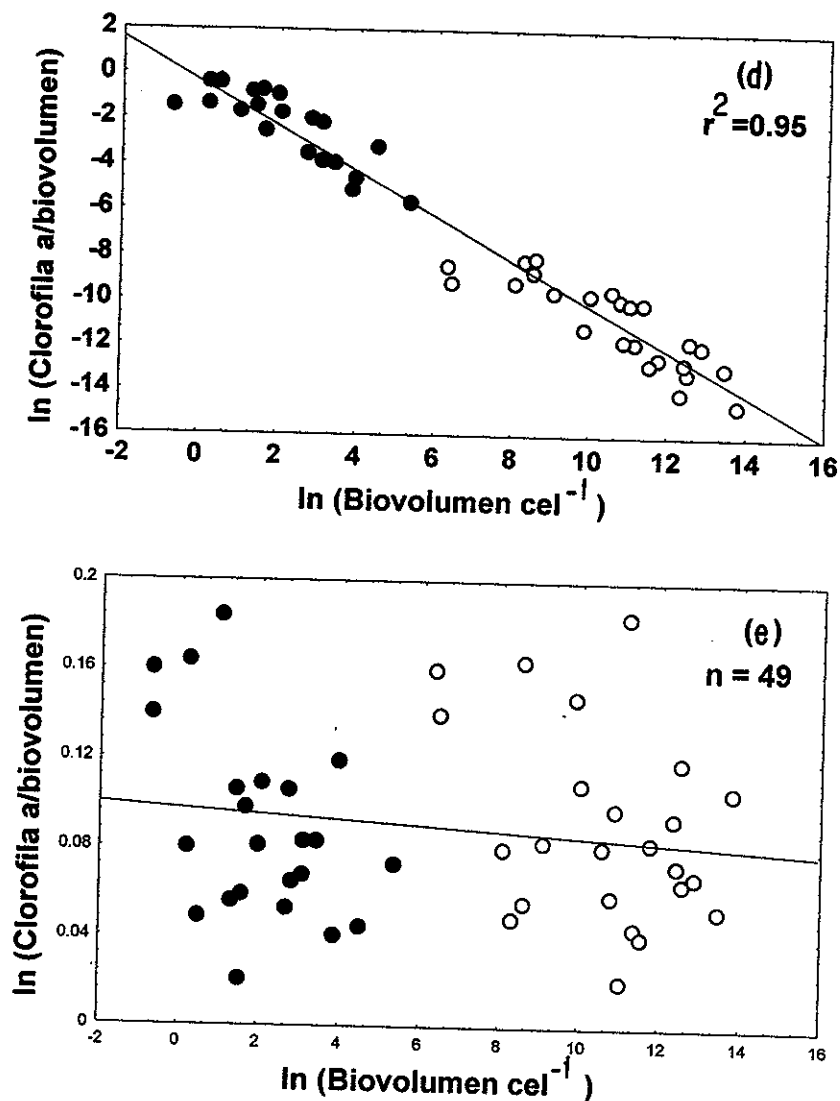


Figura 29. (Continuación). a) Regresión lineal entre el tamaño promedio de la comunidad del fitoplancton $\ln(\text{biovolumen cel}^{-1})$ en función de la razón $\ln(\text{clorofila } a/\text{biovolumen})$. La r^2 representa el coeficiente de determinación. b) Correlación ordenada de Kendall del coeficiente específico de absorción ($a^*_{\text{ph } 440 \text{ nm}}$) con relación al tamaño total del fitoplancton, la línea representa la tendencia entre las dos variables. Los círculos negros representan la comunidad total del fitoplancton (pico-nano y microplancton) y los círculos blancos a la comunidad del nano-microplancton durante abril de 1993.

Tabla I. Comparación del volumen celular por litro (biovolumen cel^{-1}) del fitoplancton por grupos de tamaños. A) picoplancton (0.7-2 μm), B) nanoplancton (2-5 μm) y C) nano-micropiancton (>5 μm) durante abril de 1993. Los datos del picoplancton se obtuvieron a partir de constantes dadas por Moore *et al.* (1995). El nanoplancton fue analizado por citometría de flujo y proporcionado por David Phinney durante la campaña oceanográfica MOCE2 al Golfo de California.

Estación y nivel de irradiación	Pico plancton (A)	Nano plancton (B)	Nano-micro plancton (C)	ln (biovol.cel ⁻¹) (C)	ln (biovol.cel ⁻¹) (A+B+C)
1-100%	0.42	30	71,110	11.17	11.17
1-32	0.42	30	5,178	8.55	8.55
1-10	0.4*	30	219,512	12.29	12.29
1-1	0.4*	30	4,071	8.31	8.32
2-100%	0.4*	30	270,889	12.51	12.51
2-3	0.4*	30	104,389	11.55	11.55
3-100%	0.42	30	22,571	10.02	10.02
3-32	0.4*	30	39,275	10.58	10.58
3-10	0.4*	30	390,493	12.88	12.88
3-1	0.42	30	288,365	12.57	12.57
4-1%	0.4*	30	129,915	11.77	11.77
5-100%	0.42	30	5,480	8.61	8.61
5-32	0.42	30	700,678	13.45	13.46
5-10	0.42	30	48,612	10.79	10.79
5-1	0.4*	30	62,621	11.04	11.05
6-100%	0.42	30	8,869	9.09	9.09
6-32	0.42	30	252,093	12.43	12.43
6-10	0.4*	30	86,971	11.37	11.37
6-1	0.4*	30	103,812	11.55	11.55
7-100%	0.42	30	552	6.31	6.37
7-32	0.42	30	619	6.42	6.48
7-10	0.42	30	53,351	10.88	10.88
7-1	0.42	30	3,223	8.07	8.08

Tabla Ib Comparación del biovolumen total del fitoplancton por tamaños. A) Picoplancton (0.7-2 μm), B) nanoplancton (2-5 μm), C) nanomicroplancton (>5 μm), D) abundancia de células por litro, E) $\ln$ (Biovolumen cel^{-1}) y F) $\ln$ (clorofila a/biovolumen) durante abril de 1993. Se presenta en (%) la biomasa correspondiente a la composición del fitoplancton total por tamaños. Los datos del picoplancton se obtuvieron a partir de constantes dadas por Moore *et al.* (1995). El nanoplancton fue analizado por citometría de flujo y proporcionado por David Phinney durante la campaña oceanográfica MOCE2 al Golfo de California.

Estación y (%) de luz	Pico plancton ($\mu\text{m}^3 \cdot 10^7$) (A)	Nano plancton ($\mu\text{m}^3 \cdot 10^7$) (B)	Micro plancton ($\mu\text{m}^3 \cdot 10^7$) (C)	Células litro $^{-1}$ (10^7) (D)	Biovolumen /célula LogN (E)	Clorofila /biovolumen LogN (F)
1-100%	1.65	2.40	6.86	4.01	1.00	-1.66
1-32	1.79	2.89	0.61	4.30	0.21	-0.35
1-10	1.7*	3.75	12.10	4.23	1.42	-1.43
1-1	1.7* (17%)	5.20 (35%)	0.06 (48%)	4.27	0.49	-0.37
2-100%	0.4*	1.23	81.97	1.64	3.93	-4.57
2-3	0.4* (0.8%)	1.13 (2.2%)	22.98 (97%)	1.64	2.71	-3.50
3-100%	0.37	4.95	2.80	1.05	2.05	-1.72
3-32	0.4*	5.34	7.03	1.78	1.97	-0.91
3-10	0.4*	5.19	32.29	1.77	3.06	-2.15
3-1	0.48 (2%)	5.84 (26%)	15.89 (72%)	1.34	2.80	-1.98
4-1%	0.8* (2%)	0.34 (1%)	41.12 (97%)	1.90	3.08	-3.82
5-100%	0.64	3.13	2.22	1.61	1.31	-0.78
5-32	0.42	8.34	9.67	1.28	2.67	-2.15
5-10	1.58	5.36	12.00	3.93	1.57	-0.70
5-1	0.8* (7%)	1.5 (35%)	6.89 (58%)	1.98	1.53	-0.58
6-100%	0.06	0.54	4.27	0.17	3.40	-3.90
6-32	0.41	0.89	204.50	1.00	5.33	-5.63
6-10	0.1*	0.77	22.70	0.27	4.48	-3.19
6-1	0.05 (1%)	0.29 (1%)	5.72 (98%)	0.13	3.85	-5.09
7-100%	1.34	0.20	0.007	3.19	-0.71	-1.42
7-32	1.50	0.23	0.008	3.58	-0.71	-1.63
7-10	0.66	1.12	6.62	1.62	1.65	-2.51
7-1	0.28 (30%)	0.37 (15%)	0.18 (54%)	0.68	0.20	-1.32

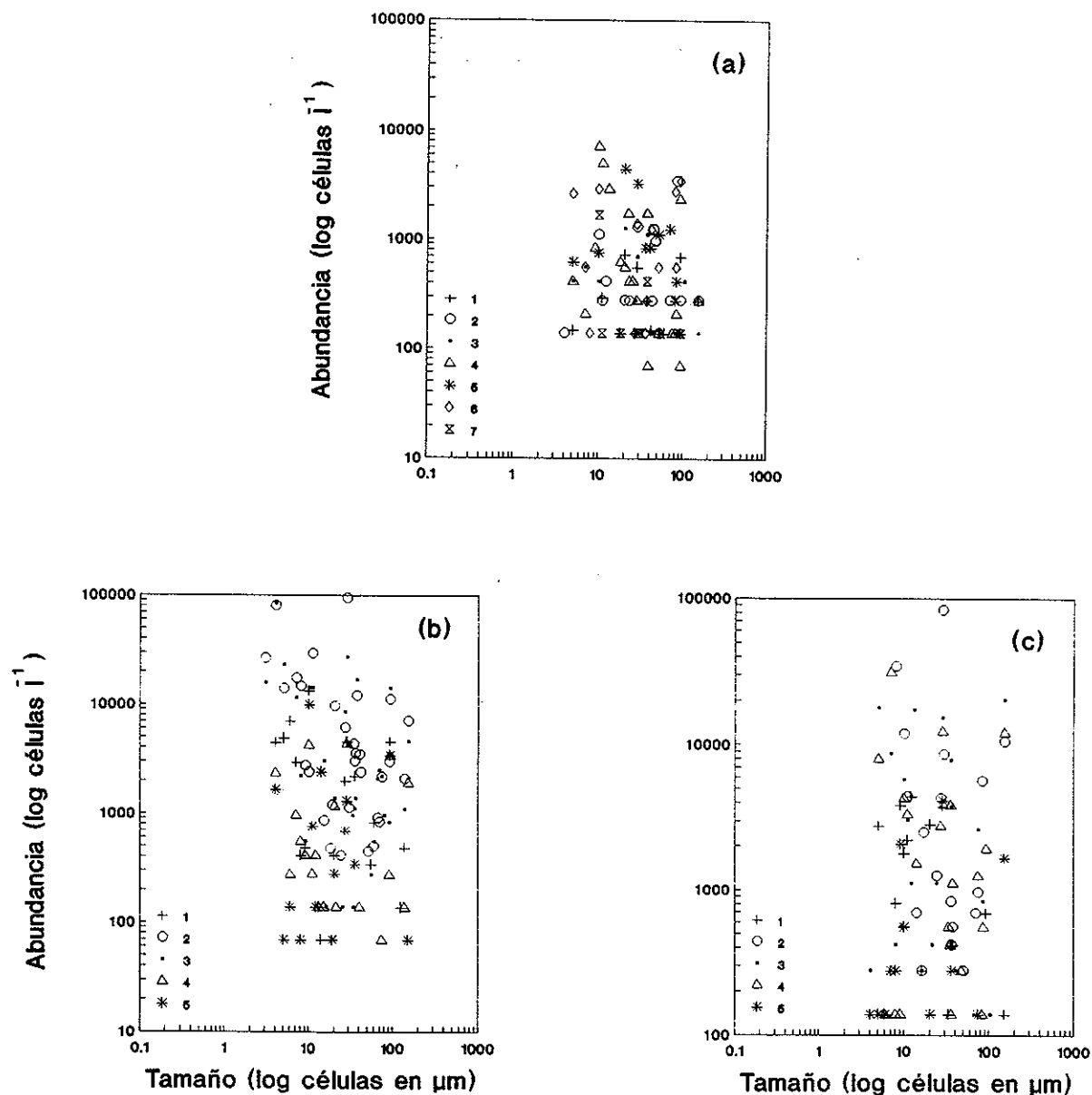


Figura 30. Relación logarítmica entre el tamaño (células en μm) y la abundancia (células l^{-1}) de la comunidad del fitoplancton durante los tres períodos de muestreo. a) abril de 1993, b) octubre de 1994, c) agosto de 1995. Los símbolos representan las estaciones de muestreo.

Durante abril de 1993 la comunidad del fitoplancton mostró un tamaño mayor en la estación 2, principalmente a los niveles del 100% y 10% de E_0 , coincidiendo estos valores con las especies *Planktoniella sol* (Wallich) y *Thalassiothrix frauenfeldii* (Grunow) asimismo, en la estación 3 al 10% de E_0 se observó que el género con mayor volumen celular lo conformaron *Thalassiosira leptopus* (Grunow) y *T. eccentrica* (Ehrenberg); mientras que en la estación 4 al 10% de E_0 lo fueron *Rhizosolenia imbricata* (Cleve) y *R. setigera* (Brightwell). Se observaron cuatro géneros de diatomeas con una abundancia mayor de 2×10^3 células l^{-1} : el género *Skeletonema* representado por la especie *S. costatum* (Greville) con un volumen celular promedio de $50 \mu m^3$, el género *Nitzschia* representado por la especie *N. closterium* (Ehrenberg) con un volumen celular promedio de $552 \mu m^3$. El género *Rhizosolenia* representado por dos especies: *R. setigera* con un volumen celular promedio de $619 \mu m^3$, y la especie *R. alata* (Brightwell) con un volumen celular promedio de $412,846 \mu m^3$. El género *Thalassiosira* representado por dos especies: *T. leptopus* con un volumen celular promedio de $4,188 \mu m^3$, y *T. eccentrica* con un volumen celular promedio de $268,082 \mu m^3$. La comunidad del fitoplancton para este muestreo mostró un intervalo de tamaños de 5-150 μm con tres máximos importantes: el tamaño entre 5-20 μm con un 48% de la abundancia total, el del 21-50 μm con un 26%, y el del 76-100 μm con un 19% de la abundancia total (fig. 30a).

Durante octubre de 1994 la comunidad del fitoplancton con un mayor tamaño promedio se presentó en la estación 4 al 32% de E_0 , correspondiendo a diferentes especies del género *Rhizosolenia*; de igual manera, la estación 3 al 3% de E_0 se observó que el género con un mayor volumen celular lo conformaron diferentes especies de *Rhizosolenia spp.* En general, se observaron ocho géneros de diatomeas con una abundancia mayor de 5×10^3 células l^{-1} : el género *Rhizosolenia* representado por ocho especies con un volumen celular promedio de $2,421,357 \mu m^3$; la especie *Thalassiothrix frauenfeldii* con un volumen celular promedio de $11,217 \mu m^3$; el género *Chaetoceros* representado por 12 especies con un volumen celular promedio de $815 \mu m^3$; el género *Nitzschia* representado por tres especies con un volumen celular promedio de $945 \mu m^3$; el género *Pseudoeunotia doliolus* (Wallich) con un volumen celular promedio de $26,179 \mu m^3$; la especie *S. costatum* con un volumen celular promedio de $50 \mu m^3$; la especie *Bacteriastrum sp.* con un volumen celular promedio $268 \mu m^3$; el género *Thalassiosira* representado por dos especies: *T. leptopus* con un volumen celular $4,188 \mu m^3$, y *T. eccentrica* con un volumen celular promedio de $268,082 \mu m^3$ (fig. 30b). La comunidad del fitoplancton para este muestreo mostró un intervalo en tamaño de 5-150 μm con tres máximos importantes. El tamaño entre 5-20 μm con un 60% de la abundancia total observada, el del 21-50 μm con un 28%, y el de 76-100 μm con un 7% del total.

Durante agosto de 1995 en la estación 3 se observó la comunidad de fitoplancton con un mayor tamaño, principalmente a los niveles del 10% y 3% de E_0 , coincidiendo estos

valores con las especies *Rhizosolenia alata*, y *Thalassiosira leptopus*; asimismo, en la estación 5 al 32% de E_0 se observó que la especie con volumen celular mayor lo conformó *Rhizosolenia imbricata*; mientras que en la estación 2 al 3% de E_0 lo fueron *R. alata* y *Thalassiothrix frauenfeldii*. Se observaron tres géneros de diatomeas con abundancia mayor de 5×10^3 células l^{-1} : el género *Thalassiothrix* representado por la especie *T. frauenfeldii* con un volumen celular promedio de $11,217 \mu m^3$, el género *Nitzschia* representado por la especie *N. closterium* con un volumen celular promedio de $69 \mu m^3$. El género *Chaetoceros* representado por tres especies: *Ch. diciptens* (Cleve) y *Ch. didymus* (Ehrenberg) con un volumen celular promedio de $39 \mu m^3$. La comunidad del fitoplancton para este muestreo mostró un intervalo de tamaños de 4-150 μm con tres máximos importantes: el tamaño entre 4-10 μm con un 48% de la abundancia total, el de 21-40 μm con un 26%, y el de 90-150 μm con un 19% de la abundancia total (fig. 30c).

III.7 Forma espectral de absorción $a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(440 \text{ nm})$, promedio de la razón pigmentaria y composición taxonómica del fitoplancton

La composición taxonómica, tamaño y estructura del fitoplancton, son determinantes en las interacciones tróficas del ecosistema marino. La identificación y conteo de células son típicamente obtenidos a través del microscopio, lo cual se requiere experiencia y considerable tiempo en los análisis. Las células pequeñas ($<5 \mu m$), particularmente las flageladas pueden ser dificultosas para su identificación, por lo que usualmente se utilizan métodos como: epifluorescencia y citometría de flujo.

Alternativamente, los grupos filogenéticos del fitoplancton pueden ser caracterizados basados en la presencia o ausencia de un diagnóstico pigmentario, como lo son las clorofilas y carotenoides; recientemente se han estado utilizando métodos quimicosistemáticos para la identificación del fitoplancton en aguas oceánicas (Gieskes y Kraay, *et al.* 1986; Jeffrey *et al.* 1997; Wright y Jeffrey, 1991; Goericke y Repeta, 1992). Consideramos que los pigmentos pueden variar entre células ó entre taxones, por lo tanto un diagnóstico de la variabilidad de la razón pigmento:clorofila $\underline{a}$ nos reflejará la composición del fitoplancton, ya sea de división ó clases taxonómicas.

En la estación 1 de abril de 1993, se registró un promedio de la razón pigmentaria (peridina/Clor $\underline{a}$) de 0.62 (perid, absorción máxima a 474 nm), mientras que la razón Clorc $\underline{3}$ /Clor $\underline{a}$ (Clorc $\underline{3}$, 455 nm) fue de 0.28, y el pigmento fotoprotector zeaxantina/Clor $\underline{a}$ (zea, 480 nm) fue de 0.15 (apéndice 1); en la figura 31a podemos observar que la forma espectral de la absorción de luz por fitoplancton en la estación 1 al 100% de E_0 , se debió al grupo taxonómico de los dinoflagelados (53%) y diatomeas (47%) (tabla II). El promedio en la zona eufótica para la estación 1 en octubre de 1994, mostró que la mayor razón pigmentaria (0.37) correspondió a zeaxantina, mientras que los pigmentos fucoxantina (fuco, 449 nm) y 19'hex-fucoxantina (hex-fuco, 446 nm) mostraron una razón pigmentaria de 0.19 y 0.17, respectivamente (apéndice 1); en la estación 1 al 10% de E_0 (fig. 31b) podemos observar un hombro a la longitud de onda azul-verde (520-540 nm) característico

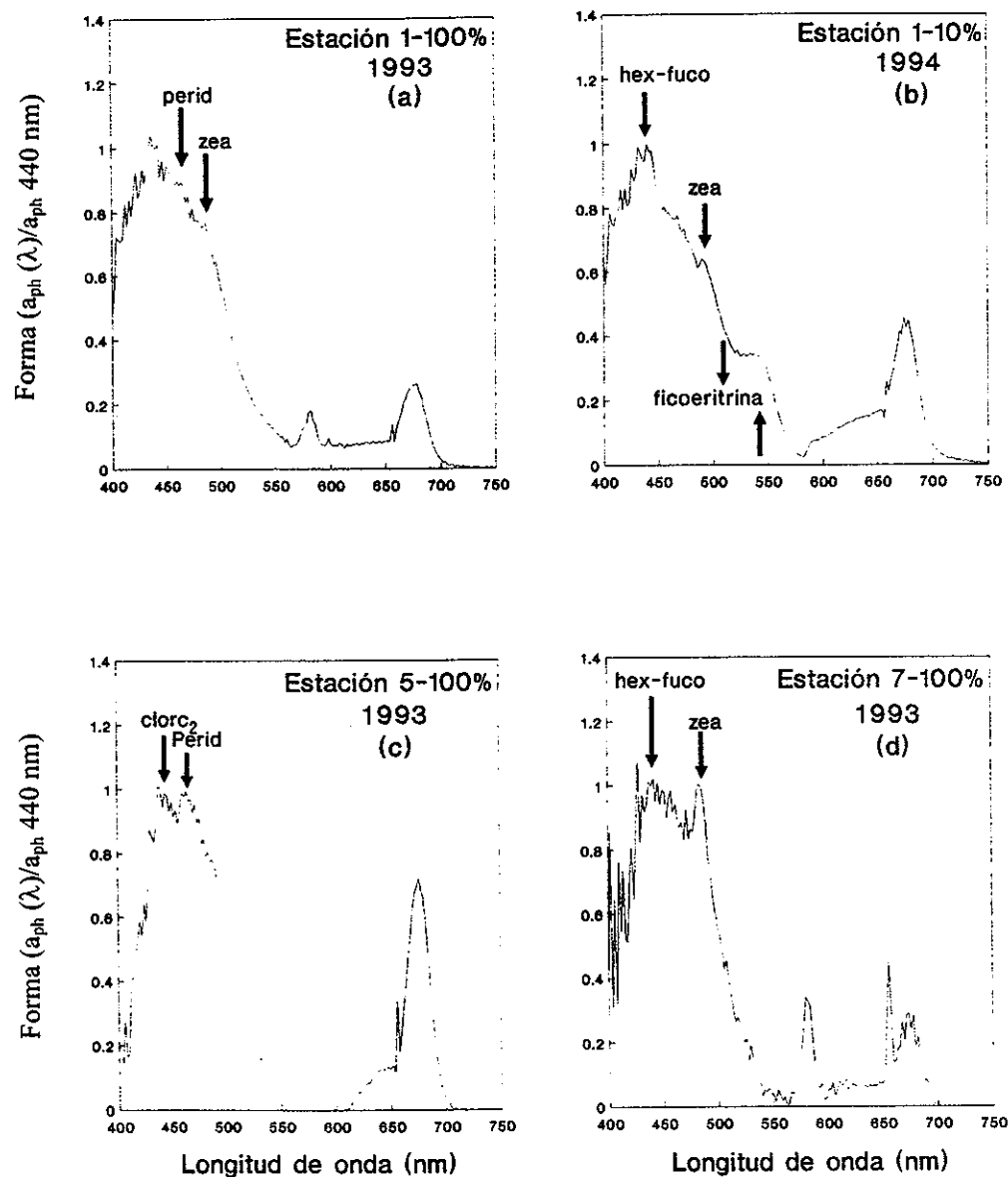


Figura 31. Forma espectral del coeficiente de absorción del fitoplancton ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph} 440 \text{ nm}$) con relación a los principales pigmentos fotosintéticos. a) estación 1-100% de abril de 1993, b) estación 1-10% de octubre de 1994, c) estación 5-100% de abril de 1993, d) estación 7-100% de abril de 1993. El espectrofotómetro Hewlett Packard mostró errores a la longitud de onda de 570-586 nm y a 656 nm.

Tabla II. Principales grupos taxonómicos del microfitoplancton y parte del nanoplancton que contribuyeron a la forma espectral de absorción de luz en el Golfo de California. En este estudio no se tomaron en cuenta los organismos menores del 1% del biovolumen total de la muestra.

Estación	Grupo taxonómico	Biovolumen total (%)
1-100% abril 1993	Ceratium spp.	49
	Rhizosolenia sp.	39
	Coscinodiscus spp.	4
	Thalassiothrix sp.	4
	Gymnodinium spp.	4
1-10% octubre 1994	Rhizosolenia spp.	81
	Spirodinium sp.	6
	Coscinodiscus spp.	5
	Ceratium spp.	1
	Oxytoxum sp.	1
	Corethrón sp.	1
5-100% abril 1993	Ceratium spp.	67
	Gymnodinium spp.	30
	Thalassiothrix sp.	3
7-100% abril 1993	Nitzschia sp.	84
	Gymnodinium spp.	16

de las ficoeritrinas. El espectro de absorción de la figura 31b consideramos que se debió principalmente al grupo taxonómico de las diatomeas, correspondiendo un 86% del biovolumen total (tabla II). El promedio de la forma espectral de absorción para la estación 1 de agosto de 1995 registró dos picos máximos de absorción a 446 nm y 449 nm, correspondientes al pigmento fucoxantina y hex-fuco con una razón pigmentaria de 1.24 y 1.94 (apéndice 1); consideramos que los grupos taxonómicos que causaron la forma espectral de absorción fueron las diatomeas en un 85% y los dinoflagelados en un 9% del biovolumen total (no se presentan datos).

En la estación 2 se detectaron en promedio 13 pigmentos fotosintéticos (apéndice 1). Asimismo, se observó que la mayor concentración de pigmentos y carotenoides totales (3.50 mg m^{-3}) correspondió a octubre de 1994, observándose hasta un 50% y 60% mayor que abril de 1993 y agosto de 1995, respectivamente. La mayor razón pigmentaria para abril de 1993 fue de 0.32 y correspondió a la clorofila c_3 , en octubre de 1994 la mayor razón pigmentaria correspondió a fucoxantina (0.69); mientras que en agosto de 1995 la forma espectral de absorción fue muy similar a octubre de 1994.

En la estación 3 se detectaron en promedio 13 pigmentos fotosintéticos, asimismo se detectó que la mayor concentración de pigmentos y carotenoides totales (4.80 mg m^{-3}) correspondió a abril de 1993, observándose hasta un 36% y 78% mayor que octubre de 1994 y agosto de 1995, respectivamente (apéndice 1). En promedio la mayor razón

pigmentaria para la estación 3 en abril de 1993 fue de 0.23 y correspondió a la clorofila c_3 con un pico de absorción a 455 nm; asimismo, pudimos detectar que los principales componentes taxonómicos del fitoplancton que provocaron la forma espectral de absorción fueron las diatomeas en un 83%, los dinoflagelados en un 13% y los silicoflagelados en un 3% del biovolumen total (no se presentan datos). En octubre de 1994 la mayor razón pigmentaria (0.67) correspondió a peridinina, de igual manera, se presentó la clorofila c con una alta razón de 0.52; esto posiblemente se debió al grupo taxonómico de las diatomeas, que contribuyeron en un 96% del biovolumen total en la forma espectral de absorción (no se presentan datos). En la estación 3 de agosto de 1995 se observó una forma espectral de absorción muy similar a la estación 3 de abril de 1993.

En la estación 4 se detectaron en promedio 13 pigmentos fotosintéticos (apéndice 1). Asimismo, se observó que la concentración mayor de pigmentos y carotenoides totales (1.38 mg m^{-3}) correspondió a agosto de 1995, observándose hasta un 28% y 63% mayor que octubre de 1994 y abril de 1993, respectivamente. La mayor razón pigmentaria para la estación 4 de abril de 1993 fue de 2.39 y correspondió a la clorofila c_2 , asimismo, la clorofila c_3 , mostró una razón de 0.52 (no se presenta la curva espectral de absorción). En la estación 4 de octubre de 1994 se observó una razón pigmentaria de 0.28 a 480 nm correspondiente al carotenoide zeaxantina, mientras que las razones pigmentarias de 0.28 y 0.20 correspondieron a fucoxantina y clorofila c , respectivamente. En la estación 4 pudimos detectar un hombro espectral a la longitud de onda azul-verde (520-540 nm) característico

de las ficoeritrinas; en esta forma espectral se observó que el principal grupo taxonómico del fitoplancton fueron las diatomeas con un 99% del biovolumen total (no se presentan datos). Se detectó para la estación 4 de agosto de 1995 una razón pigmentaria de 0.33 correspondiente al 19' but-fucoxantina (but-fuco), así como, la clorofila c_2 mostró una razón de 0.20 (no se presenta curva espectral de absorción).

En la estación 5 se detectaron en promedio 13 pigmentos fotosintéticos (apéndice 1). Asimismo, se observó que la mayor concentración de pigmentos y carotenoides totales (5.27 mg m^{-3}) correspondió a abril de 1993, observándose hasta un 18% y 12% más que en octubre de 1994 y agosto de 1995, respectivamente. La mayor razón pigmentaria para la estación 5 de abril de 1993 fue de 0.35 y correspondió a la clorofila c_3 , de igual manera, la clorofila c_2 mostró una razón 0.14; mientras que fucoxantina fue de 0.17. Asimismo, en la estación 5 al 100% de Eo (fig. 31c) podemos observar dos picos de absorción correspondiente a la clorofila c_2 y peridinina, en esta figura observamos que los principales componentes del fitoplancton que intervinieron en la forma espectral de absorción fueron los dinoflagelados con un 97% y las diatomeas con un 3% del biovolumen total (tabla II). En la estación 5 de octubre de 1994 se observó una razón pigmentaria de 0.39 correspondiente a la clorofila c_1 , mientras que el pigmento fucoxantina tuvo una razón pigmentaria de 0.29; asimismo, se observó a 480 nm el pico de absorción del pigmento fotoprotector zeaxantina con una razón pigmentaria de 0.20 (no se presentan datos). Se observó para la estación 5 de agosto de 1995 una razón pigmentaria de 0.64

correspondiente al pigmento zeaxantina, mientras que los pigmentos 19'hex-fuco y 19'but-fuco mostraron un pico de absorción alrededor de los 440 nm (no se presenta la curva espectral de absorción).

En la estación 6 de abril de 1993, se detectaron en promedio 16 pigmentos fotosintéticos con una concentración total de 2.62 mg m^{-3} (apéndice 1). La mayor razón pigmentaria fue de 0.35 y correspondió a la clorofila c_3 (455 nm), asimismo, se detectó el pigmento fucoxantina (446 nm) con una razón de 0.24 (no se presenta la curva espectral de absorción).

En la estación 7 de abril de 1993, se detectaron en promedio un total de 12 pigmentos fotosintéticos con una concentración de aproximadamente 0.88 mg m^{-3} (apéndice 1). La mayor razón pigmentaria para la estación 7 de abril de 1993 correspondió a la clorofila c_3 y fue de 0.52, mientras que zeaxantina mostró una razón de 0.39. En la estación 7 al 100% de Eo se detectó un pico de absorción a 444 nm correspondiente al carotenoide 19'hex-fuco, así como el pico de absorción a 480 nm correspondiente al pigmento zeaxantina (fig. 31d); en esta forma espectral se observó que los principales componentes del fitoplancton fueron las diatomeas en un 84% y los dinoflagelados en un 16% (tabla II).

III.8 Variabilidad del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton (a^*_{ph}) con relación a clorofilas y carotenoides

Durante abril de 1993 y octubre de 1994 la variabilidad del coeficiente específico de absorción del fitoplancton a 440 nm mostró una tendencia inversa significativa ($\tau = 0.338$, $p < .05$ y $\tau = 0.418$, $p < .05$, respectivamente) con relación al pigmento de clorofila a (fig. 32a); a diferencia del a^*_{ph} 674 nm que no mostraron correlación alguna, excepto octubre de 1994 que mostró una $\tau = -0.448$, $p = .119$. Los datos de agosto de 1995 no mostraron correlación alguna (no se presentan los datos). En las dos épocas de muestreo (abril de 1993 y octubre de 1994), podemos inferir que la clorofila a intervino en la variabilidad del $a^*_{ph}(440 \text{ nm})$ y $a^*_{ph}(674 \text{ nm})$; por lo que consideramos que en las estaciones con menor concentración de clorofila a , tendremos valores altos del coeficiente específico de absorción del fitoplancton a 440 nm y 674 nm y viceversa. Por otro lado, la variabilidad del coeficiente específico a 440 nm con relación a zeaxantina/clorofila a , mostró en abril de 1993 una tendencia positiva con una $\tau = 0.273$, $p = .074$ mientras que en octubre de 1994 mostró una tendencia positiva significativa con una $\tau = 0.691$, $p < .001$ (figs. 33a y 33b).

III.9 Análisis estadístico: por épocas de muestreo

En las figuras 34a y 34b podemos observar la variabilidad del coeficiente específico de absorción (a^*_{ph} 440 nm y a^*_{ph} 674 nm) entre los tres cruceros de muestreo. El análisis de varianza (ANOVA) nos mostró que hubo diferencias significativas entre los muestreos para

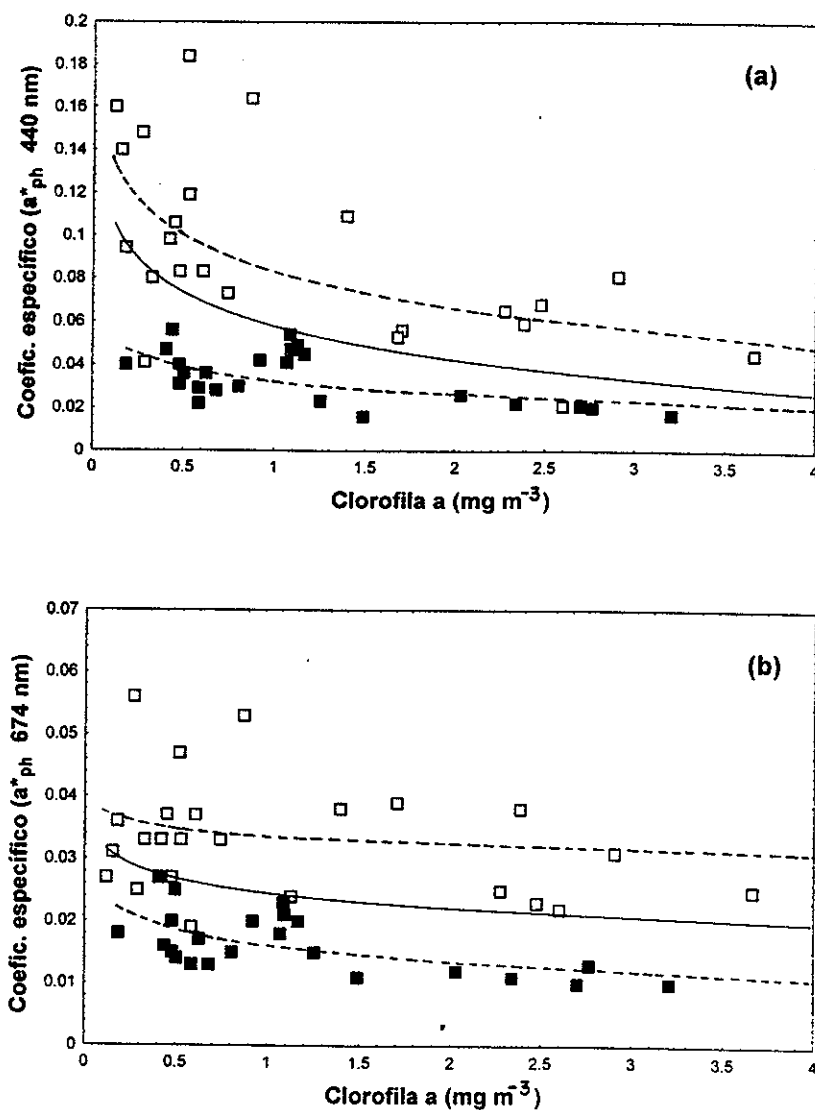


Figura 32. Correlación ordenada de Kendall del coeficiente específico de absorción del fitoplancton (a^*_{ph}) con relación a la concentración de clorofila a durante abril de 1993 (cuadro claro) y octubre de 1994 (cuadro oscuro). a) a^*_{ph} 440 nm, b) a^*_{ph} 674 nm. La línea punteada nos representa la tendencia entre las dos variables. La línea sólida nos representa el promedio de la tendencia entre las dos variables.

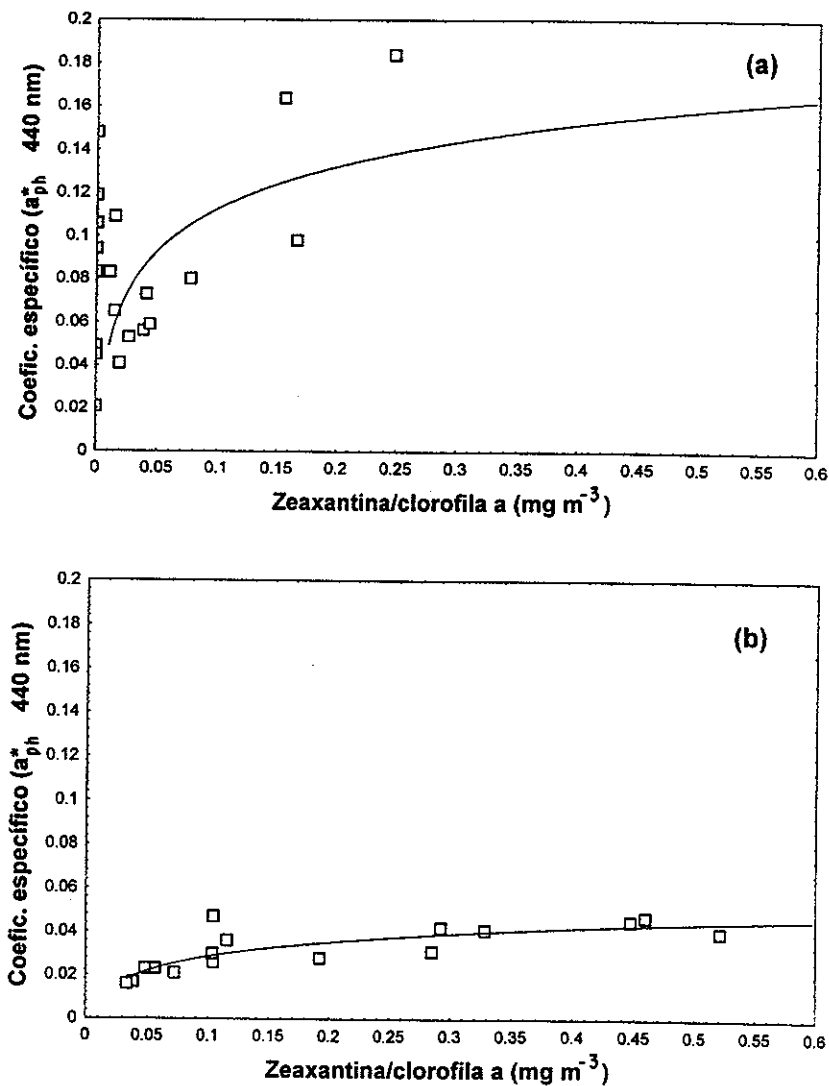


Figura 33. Correlación ordenada de Kendall del coeficiente específico de absorción del fitoplancton ($a^*_{ph\ 440\ nm}$) con relación a la razón Zeaxantina/Clorofila. a) abril de 1993, b) octubre de 1994. La línea representa la tendencia entre las dos variables.

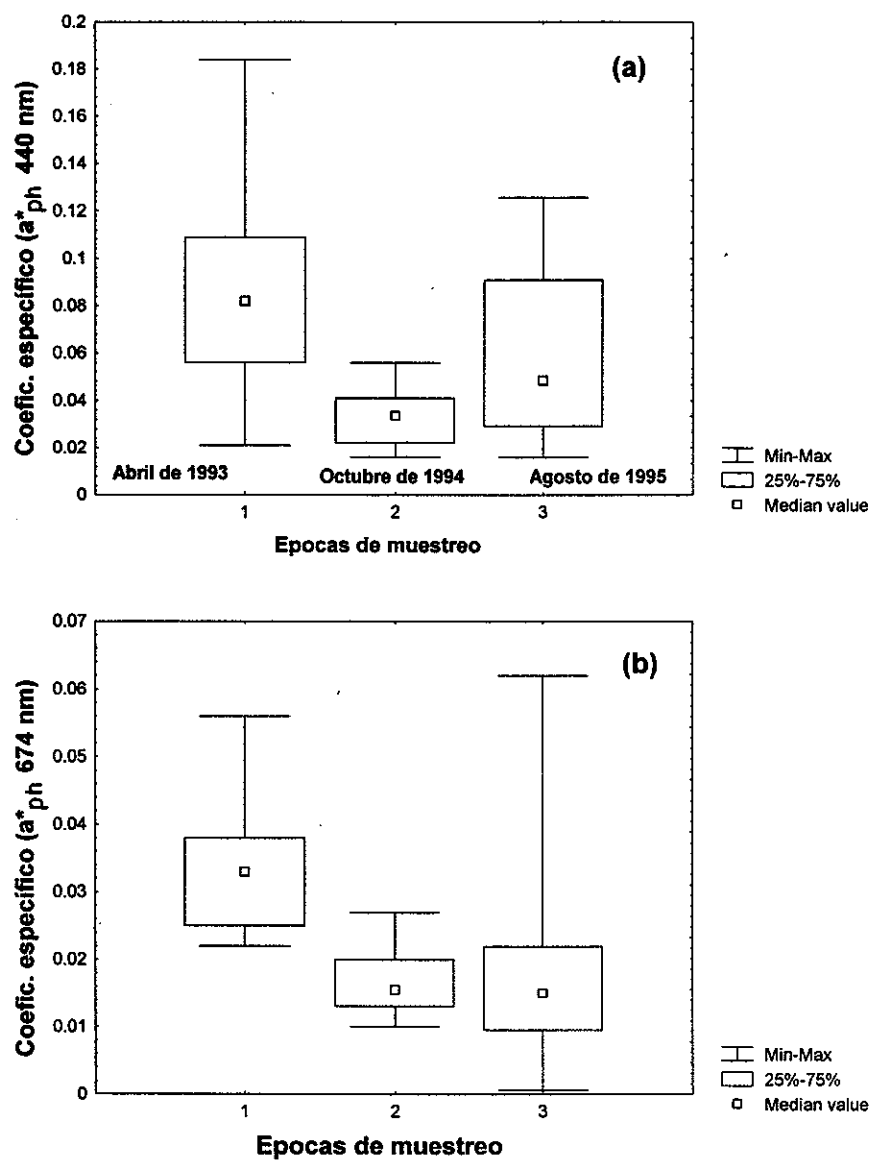


Figura 34. Variabilidad del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton (a^*_{ph}) durante los tres periodos de muestreo. a) a^*_{ph} 440 nm, b) a^*_{ph} 674 nm.

cada longitud de onda ($F=18.19$, $p<.001$ y $F=24.74$, $p<.001$), por tal motivo, aplicamos la prueba de asociación de Tukey HSD para determinar en dónde estuvieron las diferencias. Los resultados mostraron que las diferencias estuvieron entre los tres cruceros al a^*_{ph} 440 nm; no así el a^*_{ph} 674 nm entre octubre de 1994 y agosto de 1995, dónde no se observaron diferencias significativas.

III.10 Análisis estadístico: por zonas de estudio

El Golfo de California se dividió *a posteriori* en 7 zonas diferentes, con la idea de poder caracterizar la variabilidad latitudinal del coeficiente específico de absorción del fitoplancton a 440 nm y 674 nm (figs. 35a y 35b). El análisis de varianza nos mostró que solamente hubo diferencias significativas entre sí a 440 nm ($F=3.00$, $p<.05$); observándose que las diferencias estuvieron principalmente en las estaciones 2, 5 y 7. Por lo que pudimos agrupar las estaciones 2 y 3 en una sola región, así como las estaciones 1, 4, 5 y 6 en otro grupo; y por último la estación 7 que representa la región de la boca del Golfo de California.

Con base en la variabilidad del a^*_{ph} 440 nm a lo largo de las 7 estaciones y durante los tres períodos de muestreo, definimos tres regiones biogeográficas en el Golfo de California: la región (1) que corresponde a la boca del Golfo de California con una mediana

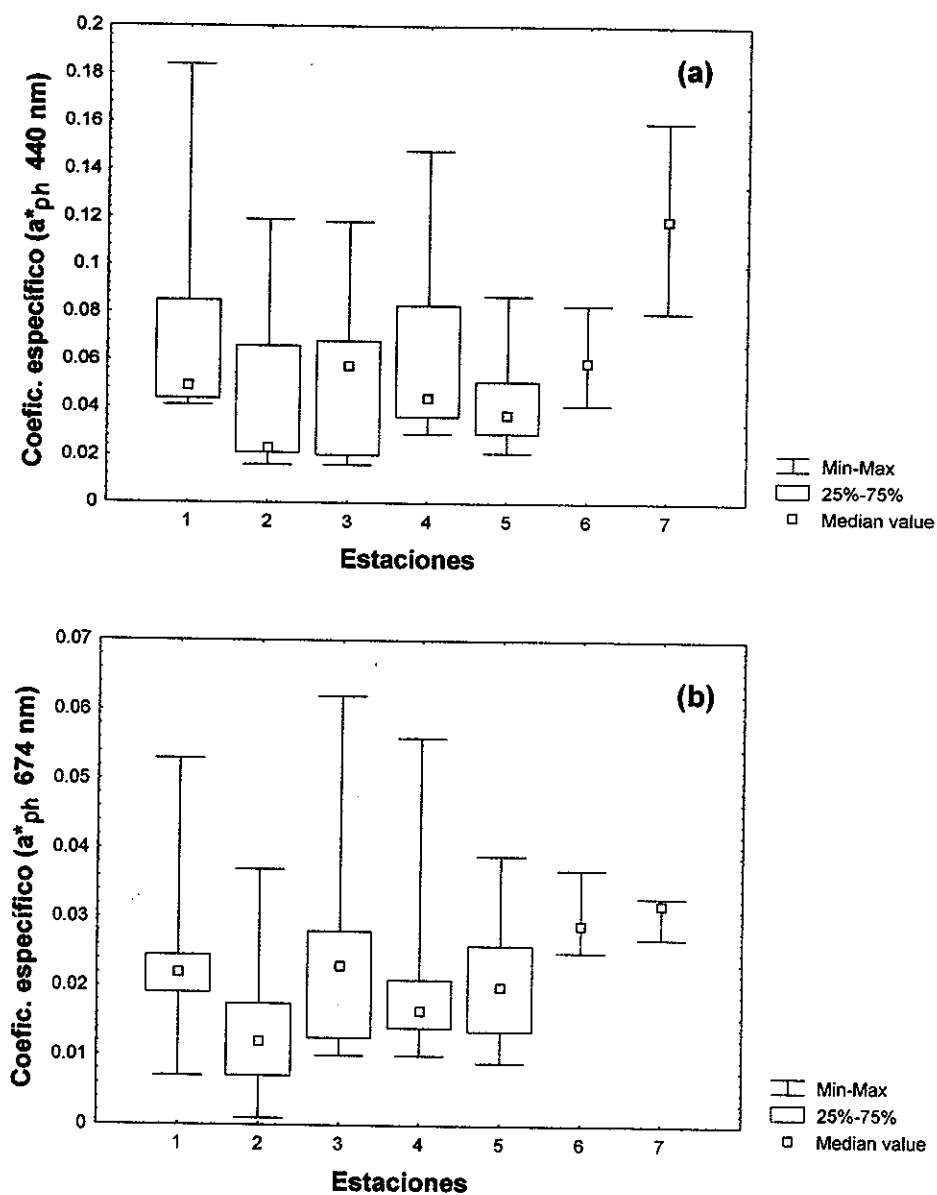


Figura 35. Variabilidad del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton (a^*_{ph}) por zonas de estudio en el Golfo de California. a) a^*_{ph} 440 nm, b) a^*_{ph} 674 nm.

de $0.119 \text{ m}^2(\text{mg Clor}_a)^{-1}$; la región (2) que comprende parte de la zona Central y Norte del golfo con una mediana de 0.47; y la región (3) que comprende la zona de las Grandes Islas con una mediana de 0.038 (fig. 36). Los análisis estadísticos no mostraron diferencias significativas en el $a^*_{\text{ph}} 674 \text{ nm}$ a lo largo del Golfo de California.

En el estudio por zonas, intentamos evaluar el coeficiente específico de absorción ($a^*_{\text{ph}} 440 \text{ nm}$ y $a^*_{\text{ph}} 674 \text{ nm}$) en función de variables relacionadas al tamaño de células y pigmentos fotosintéticos, así como variables del medio ambiente (T °C, PAR, PO_4). El análisis se realizó mediante una regresión múltiple, incluyendo algunas razones relacionadas con las mismas variables tales como Zea/Clor_a , $\text{Clor}_a/\text{biovolumen}$ y $\text{biovolumen cel}^{-1}$.

Para la zona (2) obtuvimos un modelo empírico para el $a^*_{\text{ph}} 440 \text{ nm}$ con un coeficiente de determinación de $R^2 = 0.79$ al 95% de significancia al incluir variables como $\text{biovolumen cel}^{-1}$, PAR y fósforo (tabla IIIa). En la zona (3) obtuvimos un modelo con una $R^2 = 0.84$ al incluir las variables de PO_4 , PAR, Clor_a , y $\text{Clor}_a/\text{biovolumen}$ (tabla IIIb). En la tabla IVa y IVb, mostramos los coeficientes que se obtuvieron para determinar empíricamente el $a^*_{\text{ph}} 440 \text{ nm}$ para las dos regiones biogeográficas del Golfo de California. No se presentan los análisis de la zona (1), debido al escaso número de datos.

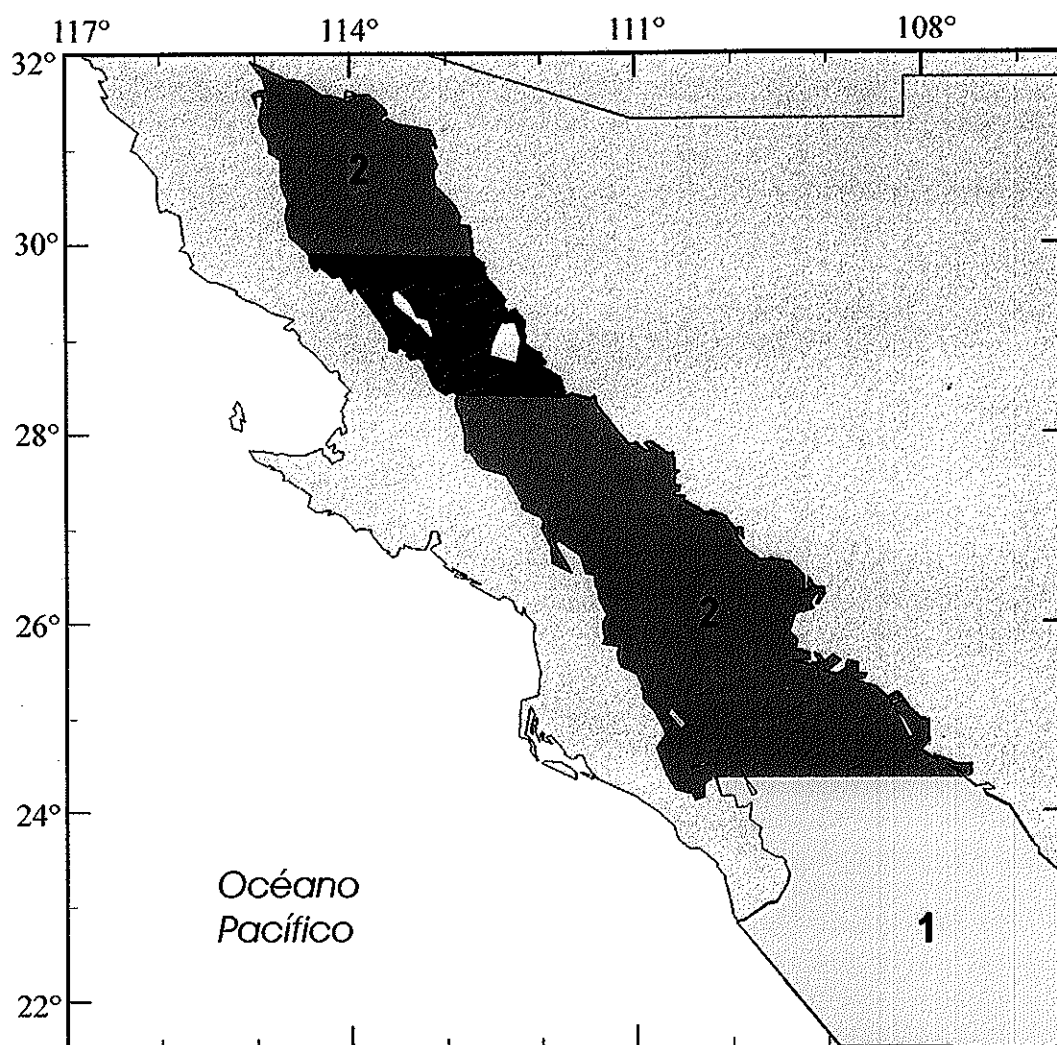


Figura 36. Divisiones biogeográficas del Golfo de California de acuerdo a la variabilidad del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton ($a^*_{ph\ 440\ nm}$) durante los tres períodos de muestreo.

Tabla III. Análisis de regresión múltiple por zonas de estudio del a^*_{ph} (440 nm) como variable dependiente (VD) de las razones biovolumen cel^{-1} , $clora/biovolumen$, y PAR, T °C, PO_4 . Coeficiente múltiple de determinación (R^2) al 95% de significancia, razón de varianza de la regresión múltiple (f), y nivel de significancia (p) durante las dos regiones biogeográficas del Golfo de California. a) zona (2), b) zona (3).

Zona 2 (a)			
Análisis por pasos; VD: a^*_{ph} (440 nm)			
Variab ^{les}	R^2 parcial	f	p_nivel
Biovol cel^{-1}	0.670	7.99	.007353
PAR	0.738	15.58	.000320
Fosfato	0.793	10.28	.002677

Zona 3 (b)			
Análisis por pasos; VD: a^*_{ph} (440 nm)			
Variab ^{les}	R^2 parcial	f	p_nivel
Fosfato	0.660	28.80	.000030
PAR	0.799	12.34	.002186
Clorofila <u>a</u>	0.808	4.54	.045522
Clora/biovol	0.842	4.28	.051686

Tabla IV. Modelos empíricos para dos zonas biogeográficas del Golfo de California para predecir el $a^*_{ph}(440\text{ nm})$. a) zona 2, b) zona 3.

Ecuaciones de Regresión Múltiple	
Zona 2 (a)	
$a^*_{ph440} =$	$0.002205 \text{ Biovol cel}^{-1} + 0.000037 \text{ PAR}$ 0.027243 Fosfato
Zona 3 (b)	
$a^*_{ph440} =$	$0.038918 \text{ Fosfato} + 0.000037 \text{ PAR}$ $- 0.012722 \text{ Clorofila } a - 0.001335 \text{ Clora/biovl.}$

IV. DISCUSIONES

Durante nuestro estudio, la mediana del coeficiente específico de absorción por fitoplancton mostró una variabilidad espacio-temporal significativa entre las estaciones muestreadas, observándose una mayor variabilidad en la banda azul (440 nm) que la banda roja (674 nm) (fig. 37). La relación promedio de la banda azul-rojo (A/R) (2.89 para abril de 1993, 1.97 para octubre de 1994, y 3.71 para agosto de 1995) que obtuvimos en el Golfo de California (fig. 37), nos sugiere según Kana *et al.* (1988) y Moore *et al.* (1995), que a mayor razón de la banda A/R las comunidades del fitoplancton deben de estar constituidas por organismos pequeños; por lo tanto, en el Golfo de California, según la relación A/R para los muestreos de abril de 1993 y agosto de 1995 debieron estar más dominados que octubre de 1994 por organismos del picoplancton, tales organismos pueden ser cianobacterias y proclorofitas. Desafortunadamente, en éste trabajo no se contempló desde el principio el poder detectar con métodos directos (epifluorescencia y/o citometría de flujo) estos grupos taxonómicos. Asimismo, se detectó que la variabilidad del a^*_{ph} en octubre de 1994 fue de una magnitud menor hasta de un 53% que durante los muestreos de abril de 1993 y agosto de 1995. En promedio el $a^*_{ph}(440\text{ nm})$ para octubre de 1994 fue de 0.033, en agosto de 1995 de 0.058, y en abril de 1993 de $0.090\text{ m}^2(\text{mg Clor}\alpha)^{-1}$; mientras que el $a^*_{ph}(674\text{ nm})$ fue de 0.016, 0.016 y 0.033, $\text{m}^2(\text{mg Clor}\alpha)^{-1}$, respectivamente. En promedio las estaciones 2, 3 y 5 fueron las que mostraron menor $a^*_{ph}(440\text{ nm y }674\text{ nm})$, y

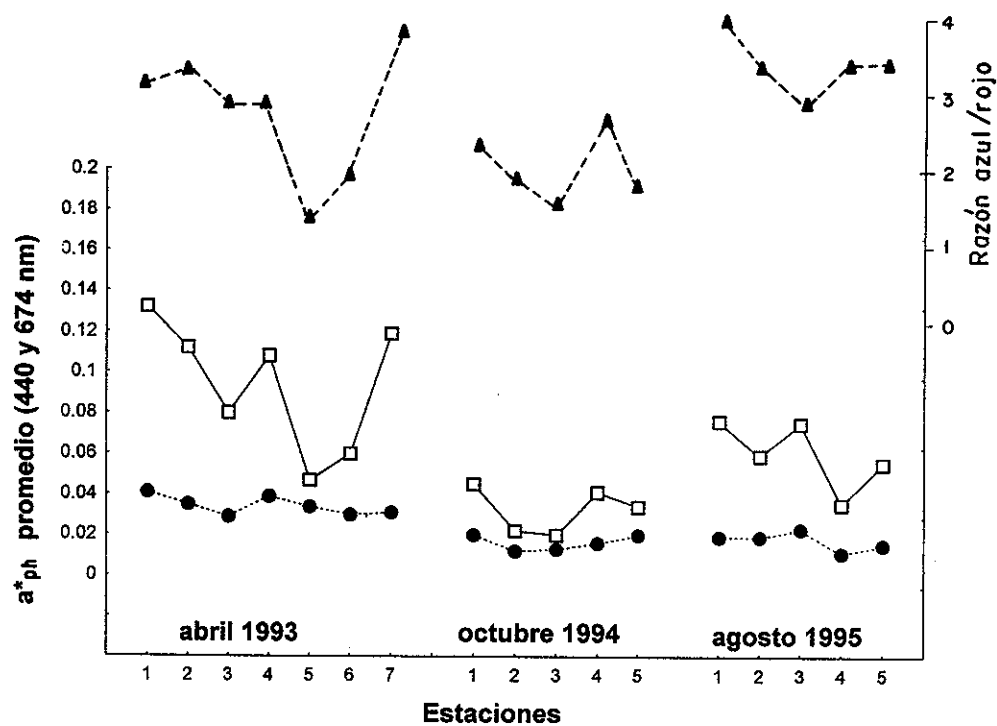


Figura 37. Variabilidad temporal promedio del coeficiente específico de absorción del fitoplancton durante los tres periodos de muestreo. Los cuadros corresponden al a^*_{ph440} nm y los círculos al a^*_{ph674} nm. Los triángulos representan la razón entre la banda azul (440 nm) y roja (674 nm).

se localizaron muy cerca de las Grandes Islas y de la zona de Guaymas; lugar que se ha caracterizado por ser una área de alta productividad primaria (Millán Núñez *et al.*, 1993) y alta abundancia de diatomeas $> 20 \mu\text{m}$ (Millán Núñez y Gaxiola Castro, 1989; Millán Núñez, 1992). Esto es debido principalmente a los fuertes vientos y mezcla por marea que ahí ocurren (Álvarez Borrego, 1983). En general, la región central del Golfo durante nuestro estudio mostró tener una alta razón pigmentaria de clorofila c y fucoxantina, lo cual nos sugiere una dominancia del grupo taxonómico de las diatomeas, tal y como se observó en el análisis taxonómico por microscopio. Las estaciones 2,3 y 5 de los cruceros de abril de 1993 y agosto de 1995 mostraron razones altas de $\text{Clorofila}/\text{biovolumen}$ (células pequeñas), menor abundancia y baja diversidad de géneros de diatomeas, así como una alta razón de los pigmentos fotoprotectores (apéndice 1), comparados con las estaciones 2 y 3 de octubre de 1994. Las estaciones 2 y 3 de 1994 fueron las que mostraron los coeficientes específicos de absorción más bajos, y se localizaron principalmente en una región donde el medio ambiente ($< \text{temperatura}$ y $> \text{nutrientes}$) favorece el florecimiento de células del fitoplancton $>20 \mu\text{m}$. En general, nuestros resultados del Golfo de California son acordes con conclusiones previas sobre la importancia del tamaño y la diversidad pigmentaria fotosintética en la variabilidad del coeficiente específico de absorción de luz por las poblaciones naturales de fitoplancton (Lewis *et al.*, 1985; Mitchell y Kiefer, 1988b; Yentsch y Phinney, 1989; Bricaud y Stramsky, 1990; Hoepffner y Sathyendranath, 1992; Brody *et al.* 1992; y Bricaud *et al.*, 1995).

El principal objetivo de nuestro estudio, fue el comprender qué factores causaron la mayor variabilidad del coeficiente específico de absorción por fitoplancton en el Golfo de California. Autores como los anteriormente citados, han reportado que el espectro del coeficiente específico de absorción no es constante en magnitud y forma, y han argumentado que las causas del decaimiento del espectro de absorción son principalmente el tamaño de la partícula, y su composición pigmentaria (Duysen, 1956; Morel y Bricaud, 1981; Kirk, 1994; Dubinsky *et al.*, 1986; Sathyendranath *et al.*, 1987; Mitchell y Kiefer, 1988; y Sosik y Mitchell, 1991). Autores como Morel y Bricaud (1981) han argumentado que el empaquetamiento de la clorofila en la célula, cambia físicamente la probabilidad de absorción del fotón; ya que cuando la clorofila por célula se incrementa en un volumen celular constante, el coeficiente específico de absorción decrece. Este patrón podría ocurrir si una sola especie incrementara sus pigmentos ó también durante la fotoadaptación, pero sin que cambiaran su tamaño las células. Sin embargo, en poblaciones naturales del fitoplancton donde el espectro del tamaño de la comunidad está compuesta de diversas especies es muy improbable que la razón clorofila por célula permanezca constante cuando el tamaño de célula varía. Nuestros datos (figs. 28a, 28b y 28c) mostraron que la clorofila por volumen $\ln(\text{Clora}/\text{biovolumen})$ decreció, cuando se incrementó el tamaño de célula $\ln(\text{biovolumen célula}^{-1})$. Este patrón gráfico nos indicó que la variabilidad de la clorofila *a* por volumen celular no fue independiente del tamaño de célula, a diferencia de lo que supusieron Morel y Bricaud (1981) en sus cálculos. Asimismo, registramos que el patrón de

la variabilidad del $a^*_{ph}(440\text{ nm})$ satisface una relación inversa con respecto al tamaño de la comunidad del fitoplancton $\ln(\text{biovolumen cel}^{-1})$ (fig. 29a), y una relación directa con la razón $\ln(\text{Clor}a/\text{biovolumen})$, tal y como se muestra en las figuras 29b y 29c. Con estos resultados reafirmamos la idea de otros autores, de que los valores altos de a^*_{ph} corresponden a células pequeñas, debido al bajo *efecto de paquete* provocado por la baja concentración de pigmentos y abundancia de células del fitoplancton.

Un segundo factor que podría ser significativo en esta discusión sobre la variabilidad del a^*_{ph} con relación al tamaño de célula, es la limitación técnica; ya que solamente se contaron y se midieron células de fitoplancton $>5\text{ }\mu\text{m}$ (nano-microplancton) con la técnica del microscopio invertido. Sin embargo, en este mismo estudio, los análisis de absorción y medición de pigmentos se llevaron a cabo con filtros de fibra de vidrio (GF/F), por lo que se incluyeron células $>0.7\text{ }\mu\text{m}$. El intervalo de tamaño ($0.7\text{-}5\text{ }\mu\text{m}$) que no se consideró con la técnica del microscopio invertido pudo haber contribuido a valores sesgados sobre la relación del coeficiente específico de absorción con relación al incremento del tamaño de célula. Sin embargo, para el período de abril de 1993 se analizaron muestras de fitoplancton por citometría de flujo en el Golfo de California, con las cuales nosotros pudimos llevar a cabo el cálculo del biovolumen celular de los organismos entre $2\text{-}5\text{ }\mu\text{m}$ (nanoplancton). De igual manera, y utilizando la razón zeaxantina cel^{-1} calculamos el biovolumen celular del picoplancton. Esto lo hizimos, para poder comparar el biovolumen celular de los organismos mayores y menores de $5\text{ }\mu\text{m}$.

Analizando los resultados obtenidos en la tabla I, podemos determinar que el biovolumen celular de los organismos menores de 5 μm mostraron ser valores muy pequeños comparados al nano-microplancton. Por tal motivo y en determinado momento, podríamos suponer que el no tener información del biovolumen celular (0.7-5 μm) durante abril de 1993, introduce un error de $\sim 1\%$ con relación al biovolumen celular del nano-microplancton. Con base en lo anterior, consideramos que el error que introduciríamos en el estudio al no tener la información del pico-nanoplancton respecto al biovolumen total del fitoplancton, es pequeño y consistente entre muestras; excepto en la boca del Golfo de California.

La tendencia inversa que observamos entre el coeficiente específico de absorción y el biovolumen por células (fig. 29a); lo que significa que la variabilidad del $a^*_{\text{ph}440 \text{ nm}}$ y $a^*_{\text{ph}674 \text{ nm}}$ podría ser explicado en cierta medida por las variaciones en el tamaño promedio de la comunidad del fitoplancton. Sin embargo, cuando nosotros usamos la razón $\text{Clor}_a/\text{biovolumen}$ como índice del tamaño de la comunidad del fitoplancton y lo relacionamos con el $a^*_{\text{ph}440 \text{ nm}}$ y $a^*_{\text{ph}674 \text{ nm}}$, observamos una correlación positiva significativa (figs. 29b y 29c). Esto nos sugiere que existen otras variables, además del tamaño celular, que influyen en la variabilidad del coeficiente de absorción de luz del fitoplancton, las cuales discutiremos más adelante.

Tal y como se comentó anteriormente, los cambios en la composición pigmentaria influyeron a la variación del a^*_{ph} . En promedio, se registró una variación espacio-temporal de la razón pigmentaria de *Zea/Clor α* de 0.23 (apéndice 1), observándose en las estaciones 1, 4 y 7 las más altas razones pigmentarias (0.53) equivalentes a una concentración promedio de zeaxantina de 0.16 mg m^{-3} . El pico más alto de absorción del carotenoide zeaxantina se observó en la estación 7 de abril de 1993 (fig. 31d); esto posiblemente se debió a las altas irradiancias ($\sim 2000 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) sobre la comunidad del fitoplancton, lo que comúnmente provoca en la célula un incremento de pigmentos denominados carotenoides fotoprotectores (PPC), que sirven principalmente para evitar la fotoinhibición y/o blanqueamiento de la célula. Este mecanismo fisiológico de la célula del fitoplancton, produce una disminución de los carotenoides fotosintéticamente activos (PSC), observándose un incremento del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton (a^*_{ph}). Sin embargo, en agosto de 1995 la correlación entre la razón *Zea/Clor α* y el $a^*_{ph}(440 \text{ nm})$ registró valores no significativos (no se presentan datos); a diferencia de la correlación positiva significativa que se registró en el crucero de abril de 1993 y octubre de 1994 (figs. 33a y 33b).

En este estudio, y principalmente en las estaciones 2 y 7 de abril de 1993 y 1 y 4 de octubre de 1994 (figs. 31b y 31d), pudimos registrar evidencias del picoplancton con la presencia del grupo taxonómico de las cianobacterias y las proclorofitas; tal y como lo sugiere el hombro espectral en el intervalo de 480-540 nm característico de las ficoeritrinas

(Kana *et al.*, 1988; Bidigare *et al.*, 1989; Falkowski y Laroche, 1991; Bricaud *et al.*, 1995; Moore *et al.*, 1995; y Sathyendranath *et al.*, 1996). Estamos concientes que con la técnica del microscopio invertido no podemos cuantificar directamente al grupo de las cianobacterias ($\sim 1 \mu\text{m}$ de diámetro), pero la presencia de estas pequeñas células la podemos inferir en este trabajo con la diversidad de pigmentos que obtuvimos con la técnica del HPLC y por el espectro de absorción de luz. El pigmento zeaxantina tiene en la curva espectral un máximo en longitud de onda de 454 nm y 480 nm (Jeffrey *et al.*, 1997) típico de los carotenoides, alto en la banda azul con un descenso en la banda azul-verde. Cuando el pigmento zeaxantina está presente, en cierta forma es el responsable de la absorción a 440 nm, que artificialmente incrementa el $a^*_{\text{ph}}(440 \text{ nm})$, porque el coeficiente de absorción del fitoplancton $a_{\text{ph}}(440 \text{ nm})$ se normaliza solamente por la concentración de la clorofila *a*. Efectivamente, en este estudio observamos que el $a^*_{\text{ph}}(440 \text{ nm})$ tiende a ser alto cuando el grupo pigmentario de los fotoprotectores (PPC) son altos. El observar en este estudio una correlación positiva significativa entre el $a^*_{\text{ph}}(440 \text{ nm y } 674 \text{ nm})$ y la razón de *Zea/Clor_a* durante octubre de 1994 (estaciones 1 y 4) fue muy importante, ya que se combinan los efectos de la composición pigmentaria y el tamaño de célula. Consideramos que estas variables son las que más afectan al coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton.

Entre los cruceros realizados en este estudio, el de octubre de 1994 fue el que mostró en magnitud los valores menores del $a^*_{\text{ph}}(440 \text{ nm})$, así como la menor variabilidad

del coeficiente específico de absorción a la longitud de onda (440 nm y 674 nm), observándose principalmente estas características en las estaciones 2 y 3 (fig. 37); esto posiblemente se debió a que estas estaciones se encuentran influenciadas por los eventos de surgencias y los efectos de mezcla por marea que ocurren en el Canal de Ballenas y alrededor de las Grandes Islas. Estos procesos advectivos posiblemente contribuyeron con los nutrientes necesarios para el crecimiento de la biomasa fitoplanctónica, lo cual se traduce en valores bajos del a^*_{ph} (440 nm y 674 nm), así como una baja razón de $Zea/Chloro$; esto posiblemente se debió, a que el sistema fisiológico del fitoplancton incrementa los pigmentos fotosintéticamente activos (PSC), que son los que están más relacionados al incremento de la fotosíntesis.

Los modelos empíricos generados a través del análisis de regresión múltiple se utilizaron para conocer el grado de contribución de las diferentes variables, tanto bio-ópticas como ambientales a la variabilidad del coeficiente específico de absorción del fitoplancton en el Golfo de California. Debido a las diferencias significativas que encontramos entre los valores del a^*_{ph} (440 nm y 674 nm) y los tres períodos de muestreo, concluimos no generar modelos empíricos por épocas de muestreo; debido a que el Golfo de California sí mostró diferencias significativas entre zonas de estudio. Por tal motivo, el generar modelos empíricos del a^*_{ph} por épocas de muestreo no es conveniente, debido a la variabilidad latitudinal del Golfo de California.

En la zona (2) que comprende la parte central y norte del Golfo de California, generamos un modelo empírico para el a^*_{ph} 440 nm con un coeficiente de determinación de $R^2 = 0.79$ al incluir variables como biovolumen cel^{-1} , PAR y fosfato. Asimismo, en la zona (3) que se localiza en la región de las Grandes Islas, obtuvimos un modelo empírico para el a^*_{ph} 440 nm con un $R^2 = 0.84$ al incluir las variables de PO_4 , PAR, Clor_a y $\text{Clor}_a/\text{biovolumen}$.

En el Golfo de California son muy evidentes las diferencias de valores (a^*_{ph}), en áreas específicas como lo son: la parte central-norte y sur del Golfo de California, así como la región de las Grandes Islas (fig. 37); estas tres regiones biogeográficas concuerdan con las propuestas por Gilbert y Allen (1943), y Santamaría del Ángel *et al.* (1994b). Sin embargo, estamos concientes, que actualmente tenemos muchos espacios vacíos en el Golfo de California en la que carecemos de información del a^*_{ph} .

Nuestros resultados sobre la variabilidad del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton (a^*_{ph}) son acordes con los obtenidos a nivel de laboratorio por Sathyendranath *et al.*, (1987), quienes estudiaron los efectos de las partículas y la composición pigmentaria sobre el espectro de absorción de ocho especies de fitoplancton. Estos autores explicaron el 44% de la variabilidad de la eficiencia de absorción a 440 nm por cambios en la composición pigmentaria. Sin embargo, cuando estos autores incluyeron el empaquetamiento por pigmentos con la composición pigmentaria el modelo explicó

hasta un 96% de la variación en la eficiencia de absorción. En nuestro estudio, obtuvimos hasta un 84% al incluir la razón $\text{Clor}_a/\text{biovolumen}$.

Nuestros datos mostraron una mayor variabilidad del $a^*_{ph}(440 \text{ nm})$ que el $a^*_{ph}(674 \text{ nm})$. Estos resultados fueron consecuencia de la alta absorción en la región azul provocada por los carotenoides, sin embargo, su contribución no es considerada en el cálculo del coeficiente específico de absorción, ya que al normalizar el coeficiente de absorción del fitoplancton (a_{ph}) solamente se considera la clorofila a , y no la suma de otros carotenoides importantes. Nuestros resultados apoyan las sugerencias de Sosik y Mitchell (1995) y Marra *et al.* (Sometido, 1999) quienes han propuesto incluir no solamente a la clorofila a , sino la suma de los pigmentos fotosintéticamente activos (PSC), para obtener de esta manera un a^*_{ph} más cercano a la realidad. La variabilidad del a^*_{ph} (440 nm y 674 nm) entre nuestros muestreos es muy similar a lo reportado por Yentsch y Phinney (1989) para la parte norte del Atlántico Occidental, Sosik y Mitchell (1991) para la Corriente de California, y Sathyendranath *et al.*, (1996) para la parte noroeste del Océano Indico (tabla V); lo cuál nos muestra que los valores del Golfo de California están dentro del intervalo de cualquier cuerpo de agua.

Kiefer y SooHoo (1982) midieron en marzo de 1979 valores del coeficiente específico de absorción (440 nm) en aguas del Golfo de California (parte central), y reportaron valores promedios de $0.022 \text{ m}^2(\text{mg Clor}_a)^{-1}$; valores menores en magnitud que

Tabla V. Comparación de valores del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton (440 nm y 674 nm) para diferentes partes del mundo. En este estudio presentamos como promedio a la mediana (MD).

Cuerpo de agua	Autores	$a^*_{ph}(440 \text{ nm})$	$a^*_{ph}(674 \text{ nm})$
CalCOFI	Sosik & Mitchell (1995)	0.02-0.10 x=0.069	0.015-0.025 x=0.020
Aguas costeras	Roesler & Perry (1995)	0.019-0.052 x=0.030	0.009-0.022 x=0.012
Kiel Harbor	Maske & Haardt (1987)	0.030-0.042 x=0.036	0.007-0.017 x=0.012
Golfo de California (marzo/1979)	Kiefer & SooHoo (1982)	0.022-0.050 x=0.036	0.023-0.040 x=0.028
Vestjord Noruega	Cleveland (1995)	0.018-0.048 x=0.030	0.010-0.031 x=0.018
Mezcla de aguas costeras y oceánicas	Bricaud et al. (1995)	0.01-0.18 x=0.05	0.005-0.06 x=0.025
Mar Antártico	Brody et al. (1992)	0.023-0.046 x=0.034	0.010-0.023 x=0.016
Mar de Arabia	Sathyendranath et al. (1996)	0.044-0.092 x=0.068	0.006-0.032 x=0.019
Mar de los sargazos	Bricaud & Stramski (1990)	0.030-0.060 x=0.046	0.010-0.019 x=0.016
Golfo de California (marzo/1988)	Yentsch & Phinney (1989)	0.082	0.047
Golfo de Maine	Hoepffner & Sathyendranath (1992)	0.03-0.10 x=0.065	0.013-0.034 x=0.023
Atlántico Norte	Lutz et al. (1996)	0.06-0.11 x=0.087	0.021-0.037 x=0.029
Golfo de California (abril/1993)	Este trabajo	0.021-0.184 MD=0.082	0.022-0.056 MD=0.033
Golfo de California (octub/1994)	Este trabajo	0.016-0.056 MD=0.033	0.010-0.027 MD=0.015
Golfo de California (agost/1995)	Este trabajo	0.016-0.126 MD=0.049	0.001-0.062 MD=0.014

los reportados en nuestro estudio para abril de 1993; pero muy similares en promedio a los reportados en octubre de 1994 ($0.020 \text{ m}^2(\text{mg Clor}_a)^{-1}$). Yentsch y Phinney (1989) reportaron valores de $a^*_{ph}(440 \text{ nm})$ de ~ 0.082 y de ~ 0.047 para $a^*_{ph}(670 \text{ nm})$ para la parte sureste del Golfo en marzo de 1988, estos valores fueron similares a nuestro estudio de abril de 1993 con $0.090 \text{ m}^2(\text{mg Clor}_a)^{-1}$ para 440 nm, y de 0.033 para 674 nm. Sin embargo, si comparamos los valores de Yentsch y Phinney (1989) con los obtenidos en este estudio de octubre de 1994, observaremos que estos autores detectaron valores más altos hasta en un 37%; asimismo, sugirieron que estos valores altos se debieron al incremento de la concentración de pigmentos del tipo UV-fotoprotectores. Actualmente, y con los datos disponibles para el Golfo de California (este escrito; Yentsch y Phinney, 1989; Kiefer y SooHoo, 1982) no son todavía suficientes para hacer una interpretación de la variabilidad interanual del coeficiente específico de absorción del fitoplancton.

Para este estudio, consideramos que la composición pigmentaria fue más importante que el tamaño de células en la variabilidad de la magnitud del $a^*_{ph}(440 \text{ nm})$. Sin embargo, para explicar el 84% en el modelo de la variabilidad del a^*_{ph} (región 3), se necesitó incluir la variable relacionada al tamaño de célula; en este punto hay que hacer hincapié en que solamente se reportó en este estudio el nano-microfitoplancton. Muchos de los trabajos de campo, relacionados con la variación de $a^*_{ph}(440 \text{ nm})$ se han enfocado exclusivamente a una sola variable, a diferencia de este estudio, en donde incluimos las variables del medio

ambiente (PAR, T °C, y PO₄), así como la composición pigmentaria y el empaquetamiento de pigmentos (a través de la clorofila por volumen celular y a través del tamaño) para determinar la variabilidad en magnitud del coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton (a^*_{ph}).

IV.1 Conclusiones

a) El coeficiente específico de absorción de luz por fitoplancton a^*_{ph} (440 nm y 674 nm) mostró tener una gran variabilidad espacio-temporal en el Golfo de California; asimismo, se observó que la forma espectral del fitoplancton fue similar, cuando los grupos taxonómicos de la comunidad del fitoplancton fueron semejantes.

b) Los datos que se tomaron en la región de las Grandes Islas, fueron los que presentaron el mejor comportamiento estadístico en lo que se refiere a la variabilidad del coeficiente a^*_{ph} (440 nm) asociada a cambios en el medio ambiente (T °C y PO₄), composición pigmentaria (*Zea/Clor α*) y biovolumen celular; explicando estas cuatro variables hasta un 84% de la variabilidad del coeficiente de absorción. No así, el modelo de la región (2), donde la variabilidad del a^*_{ph} solamente explicó un 79%.

c) Actualmente, los datos disponibles para el Golfo de California (este escrito; Yentsch y Phinney, 1989; Kiefer y SooHoo, 1982) no son todavía suficientes para hacer una interpretación de la variabilidad interanual del coeficiente específico de absorción del fitoplancton.

LITERATURA CITADA

- Álvarez Borrego, S. 1983. "The Gulf of California". In: Ketchum, B.K. (ed.) *Estuaries and Enclosed Seas*. Elsevier Pub. Co. pp. 427-449.
- Álvarez Borrego, S. y R.A. Schwartzlose. 1979. "Masas de agua del Golfo de California". *Ciencias Marinas*, 6(1 y 2):43-63.
- Álvarez Borrego, S., y J.R. Lara Lara. 1991. "The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. Chapter 26 In: Simoneit, B.R.T. and J.P. Daphin (eds.) *the Gulf and Peninsular Province of the Californias*. Am. Assoc. Petr. Geo. Memor. 47.
- Álvarez Sánchez, L.G., A. Badán Dangón y J.M. Robles. 1984. "Lagrangian observations of near-surface currents in Canal de Ballenas". *CalCOFI Report*, 25:1-8.
- Argote Espinoza, M.L., A. Amador, M.F. Lavín Peregrina, y J.H. Hunter. 1995. "Tidal dissipation and stratification in the Gulf of California". *Jour. of Geophys. Res.* 100:16103-16118.
- Babin, M., J.C. Therriault, L. Legendre y A. Condal. 1993. "Variation in the specific absorption coefficient for natural phytoplankton assemblages: Impact on estimates of primary production". *Limnol. and Oceanogr.* 38:154-177.

- Bidigare, R.R., O. Schofield y B.B. Prézelin. 1989. "Influence of zeaxanthin on quantum yield of photosynthesis of *Synechococcus* clone WH7803 (DC2)". Mar. Ecol. Progr. Series, **56**:177-188.
- Bidigare, R.R., M.E. Ondrusek, J.H. Morrow y D.A. Kiefer. 1990. "In vivo absorption properties of algal pigments". Ocean Optics 10, Proceedings of The International Society for Optical Engineering, **1302**:290-302.
- Bricaud, A. y D. Stramsky. 1990. "Spectral absorption coefficients of living phytoplankton and nonalgal biogenous matter: A comparison between the Peru upwelling area and the Sargasso Sea". Limnol. and Oceanogr. **35**:562-582.
- Bricaud, A., M. Babin, A. Morel y H. Claustre. 1995. "Variability in the chlorophyll-specific absorption coefficients of natural phytoplankton: Analysis and parameterization". Jour. of Geophys. Resear. **100**(7):13321-13332.
- Cleveland, J.S. y A.D. Weidemann. 1993. "Quantifying absorption by aquatic particles: A multiple scattering correction for glass fiber filters". Limnol. and Oceanogr. **38**(6):1321-1327.
- Cleveland, J.S. 1995. "Regional models for phytoplankton absorption as a function of chlorophyll *a* concentration". Jour. of Geophys. Resear. **100**(7):13333-13344.
- Dubinsky, Z., P.G. Falkowski y K. Wyman. 1986. "Light harvesting and utilization by phytoplankton". Plant and Cell Physiology, **27**:1335-1349.
- Duysens, L.N.M. 1956. "The flattening of the absorption spectrum of suspensions, as compared to that of solutions". Biochimica et Biophysica Acta, **19**:1-12.

- Falkowski, P.G. y J. LaRoche. 1991. "Acclimation to spectral irradiance in algae". Jour. Phycol. 27:8-14.
- Gilbert, J.Y., y W.A. Allen. 1943. "The phytoplankton of the Gulf of California obtained by the E.W. Scripps in 1939 and 1940". J. Mar. Res. 5:89-110.
- Gordon, H.R., D.K. Clark, J.W. Brown, O.B. Brown, R.H. Evans y W.W. Broenkow. 1983. "Phytoplankton pigment concentration in the middle Atlantic Bight: comparison of ship determinations and CZCS estimates". Appl. Opt. 22:20-35.
- Hoepffner, N. y S. Sathyendranath. 1992. "Bio-optical characteristics of coastal waters: absorption spectra of phytoplankton and pigment distributions in the western North Atlantic". Limnol. and Oceanogr. 37:1660-1679.
- Jeffrey, S.W., R.F.C. Mantoura. y S.W. Wright. 1997. "Phytoplankton pigments in oceanography: a guide to advanced methods". SCOR-UNESCO, París, 661 pp.
- Kana, T.M., P.M. Glibert, R. Goericke y N.A. Welschmeyer. 1988. "Zeaxanthin and b-carotene in *Synechococcus* WH7803 respond differently to irradiance". Limnol. and Oceanogr. 33:1623-1627.
- Kiefer, D.A. y J.B. Soohoo. 1982. "Spectral absorption by marine particles of coastal waters of Baja California". Limnol. and Oceanogr. 27(3):492- 499.
- Kiefer, D.A. y B.G. Mitchell. 1983. "A simple, steady state description of phytoplankton growth based on absorption cross section and quantum efficiency". Limnol. and Oceanogr. 28:770-776.
-

- Kirk, J.T.O. 1994. "Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems", 2d ed. Cambridge University Press, New York, 509 pp.
- Kishino, M., N. Takahashi, N. Okami y S. Ichimura. 1985. "Estimation of the spectral absorption coefficients of phytoplankton in the sea". *Bull. of Mar. Sci.* **37**:634-642.
- Lavin, M.F., y S. Organista. 1988. "Surface heat flux in the northern Gulf of California". *J. Geophys. Res.* **93**:14033-14038.
- Lewis, M.R., R.E. Warnock y T. Platt. 1985. "Absorption and photosynthetic action spectra for natural phytoplankton populations: Implications for productions in the open ocean". *Limnol. and Oceanogr.* **30**:794-806.
- Lund, J.W.G., C. Kilpling y E.D. LeCren. 1958. "The inverted microscope method of estimating algae numbers, and statistical basis of estimating by counting. *Hidrobiología*, **11**:143-170.
- Lutz, V.A., S. Sathyendranath, y E.J.H. Head. 1996. "Absorption coefficient of phytoplankton: regional variations in the North Atlantic". *Marine Ecology Progress Series*, **135**:197-213.
- Mackey, M.D., D.J. Mackey, H.W. Higgins, y S.W. Wright. 1996. "CHEMTAX- A program for estimating class abundances from chemical marker: application to HPLC measurements of phytoplankton pigments". *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **144**:265-283.
- Marra, J., C.C. Trees, R.R. Bidigare, R.T. Barber. 1999. Pigment absorption and quantum yields in the Arabian Sea. *Deep Sea Res.* (Submitted).
-

- Maske, H. y H. Haardt. 1987. "Quantitative *in vivo* absorption spectra of phytoplankton: Detrital absorption and comparison with fluorescence excitation spectra". *Limnol. and Oceanogr.* **32**(3):620-633.
- Merrifield, D.A., y C.D. Winant. 1989. "Shelf circulation in the Gulf of California: A description of the variability". *J. Geophys. Res.* **94**(C12):18133-18160.
- Millán Núñez, E.; y G. Gaxiola Castro. 1989. "Spatial variability of phytoplankton in the Gulf of California during the El niño 1983". *Nova Hedwigia*, **49**(1-2):113-119.
- Millán Núñez, E. 1992. "Distribución espacial del fitoplancton en la parte norte del Golfo de California". *Ciencias Marinas*, **18**(2):101-117.
- Millán Núñez, R.; R. Cajal Medrano; E. Santamaría Del Angel; E. Millán Núñez. 1993. "Productividad primaria y clorofila a en la parte central del Golfo de California (otoño 1987)". *Ciencias Marinas*, **19**(1):29-40.
- Mitchell, B.G. y D.A. Kiefer. 1988. "Chlorophyll *a* specific absorption and fluorescence excitation spectra for light-limited phytoplankton". *Deep-Sea Res.* **35**:639-663.
- Mitchell, B.G. y D.A. Kiefer. 1988b. "Variability in pigment specific particulate fluorescence and absorption spectra in the northeastern Pacific Ocean". *Deep-Sea Res.* **35**:665-689.
- Mitchell, B.G. 1990. "Algorithms for determining the absorption coefficient of aquatic particulates using the quantitative filter technique (QFT)". In: *Ocean Optics X*, R. Spinrad, ed. Proceeding Reprint: The International Society for Optical Engineering, **1302**:137-148.

- Moore, L.R., R. Goerike y S.W. Chisholm. 1995. "Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus* influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorptive properties". Mar. Ecol. Ser. **116**:259-275.
- Morel, A. y L. Prieur. 1977. "Analysis of variations in ocean color". Limnol. and Oceangr. **22**:709-722.
- Morel, A. y Bricaud. 1981. "Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium, and application to specific absorption of phytoplankton". Deep-Sea Res. **28**:1375-1393.
- Nelson, N.B., B.B. Prézelin y R.R. Bidigare. 1993. "Phytoplankton light absorption and package effect in California coastal waters". Mar. Ecol. Progr. Ser. **94**:217-227.
- Ripa, P. 1990. "Seasonal circulation in the Gulf of California". Annales Geophysicae, **8** (7 y 8): 559-564.
- Roden, G.I. 1958. "Oceanographic and meteorological aspects of the Gulf of California". Pac. Sci. **12**:21-45.
- Roden, G.I. y G.W. Groves. 1959. "Recent oceanography investigations in the Gulf of California". J. Mar. Res. **18**:10-35.
- Roden, G.I. 1964. "Oceanographic aspects of the Gulf of California": A Symposium, Mem. Am. Assoc. Pet. Geol. **3**:30-58.
- Roden, G.I. y I. Emilson. 1979. "Physical oceanography of the Gulf of California, en Simposio El Golfo de California", manuscrito no publicado, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 1-46.

- Rosas, Cota, A. 1976. "Corrientes geostróficas en el golfo de California en la superficie y a 200 m durante las estaciones de invierno y verano". CalCOFI Report, 19:89-106.
- Round, F.E. 1967. "The phytoplankton of the Gulf of California. Part I. Its composition, distribution and contribution to the sediments. J. Exp. Mar. Biol. 1:76-97.
- Santamaría del Ángel, E.M. 1994. "El color de las aguas del Golfo de California registrado por el CZCS: Relaciones de la biomasa fitoplanctónica y los procesos físicos de mezcla". Tesis, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California. Ensenada, Baja California México. 137 pp.
- Santamaría del Ángel, E.M., S. Álvarez Borrego, y F.E. Müller Karger. 1994b. " Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery:. J. Geophy Res. 99:(C4):7411-7421.
- Sathyendranath, S., L. Lazzara y L. Prieur. 1987. "Variations in the spectral values of specific absorption of phytoplankton". Limnol. and Oceanogr. 32:403-415.
- Sathyendranath, S., T. Platt, V. Stuart, B.D. Irwin, M.J.W. Veldhuis, G.W. Kraay y W.G. Harrison. 1996. "Some bio-optical characteristics of phytoplankton in the NW Indian Ocean". Mar. Ecol. Progr. Ser. 132:299-311.
- Shepard, F.P. 1950. "1940 E.W. Scripps cruise to the Gulf of California. Part III. Submarine topography of the Gulf of California". Geol. Soc. Am. Mem. 43:1-32.
-

- Sosik, H.M. y B.G. Mitchell. 1991. "Absorption, fluorescence, and quantum yield for growth in nitrogen-limited *Dunaliella tertiolecta*". Limnol. and Oceanogr. **36**(5):910-921.
- Sosik, H.M. y B.G. Mitchell. 1995. "Light absorption by phytoplankton, photosynthetic pigments and detritus in the California Current System". Deep-Sea Res. 1717-1748.
- Spinrad, R.W. y J.F. Brown. 1986. "Relative real refractive index of marine microorganisms, a technique for flow cytometric estimation". Applied Optics, **25**:1930-1934.
- Strathmann, R.R. 1967. "Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume". Limnol. and Oceanogr. **12**:411-418.
- Strickland, J.D. y T.R. Parsons. 1972. "A practical handbook of seawater analysis". Bull. 167 Fish. Resear. Board of Canada Ottawa, 310 pp.
- Sverdrup, H.U. 1941. "The Gulf of California: preliminary discussion on the cruise of the E.W. Scripps in February and March 1939". 6th Pac. Sci. Congress. Proc. **3**:161-166.
- Thompson, D.A., R. Mead y J.R. Schreiber, Jr. 1969. "Environmental Impact of Brine effluents on the Gulf of California". Res. and Dev. Rep. 387, 196 pp., US Dep. of Inter., Washington, D.C.
- Warsh, C.E.; K.L. Warsh, y C. Staley. 1973. "Nutrients and waters masses at the mouth of the Gulf of California". Deep-Sea Res. **20**(6):561-570.
-

- Wright, S.W., S.W. Jeffrey, R.F. Mantoura, C.A. Llewellyn, T. Bjornland, D. Repeta y N. Welschmeyer. 1991. "Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton". *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **77**:183-196.
- Wright, S.W., D.P. Thomas, H.J. Marchant, H.W. Higgins, M.D. Mackey, y D.J. Mackey. 1996. "Analysis of phytoplankton of the Australian sector of the Southern Ocean: comparison of microscopy and size frequency data with interpretations of pigment HPLC data using the "CHEMTAX" matrix factorisation program:.". *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **144**:285-298.
- Yentsch, C.S. 1960. "The influence of phytoplankton pigments on the colour of sea water". *Deep-Sea Res.* **7**:1-9.
- Yentsch, C.S. y D.A. Phinney. 1989. "A bridge between ocean optics and microbial ecology". *Limnol. and Oceanogr.* **34**:1694-1705.
-

APÉNDICE 1

Glosario general

Glosario general

Los siguientes términos son comúnmente usados por los biólogos y oceanólogos que trabajan en el estudio de procesos biológicos en los que intervine la luz. Así, como una referencia general de los vocablos que se utilizan en los sensores remotos por satélite en oceanografía.

Bio-óptica	Rama de la óptica hidrológica que estudia el comportamiento de los organismos marinos cuando se ven influenciados por la luz solar dentro de la zona eufótica.
Coefficiente de atenuación de un rayo de luz (c)	El porcentaje de energía en un rayo de luz transmitido por unidad de distancia (Δz) está dado por $T = 100 \exp(-c\Delta z)$, donde el coeficiente de atenuación del rayo, c , es en m^{-1} y Δz es en m. El coeficiente c representa la fracción de energía removida por absorción y esparcimiento por unidad de distancia, y es igual a la suma de los coeficientes de absorción y de esparcimiento del rayo de luz.
Zona eufótica (E_{uz})	La porción superior de la columna de agua, donde hay suficiente luz para que se efectúe la fotosíntesis. La profundidad de esta región, usualmente se toma donde la PAR tiene el valor del 1% del valor de superficie.
Citometría de flujo	Técnica que se usa para medir el esparcimiento y fluorescencia debido a partículas: se aplica a las propiedades ópticas del fitoplancton.
Fluorescencia natural	Emisión de luz que produce el fitoplancton por medio de la clorofila a , cuando es excitado por la luz solar. La emisión de la fluorescencia natural se centra a la longitud de onda de 683 nm.
Radiación Fotosintéticamente Activa (PAR)	Flujo de fotones ($\mu E m^{-2} s^{-1}$) caracterizado por luz que viene en todas direcciones en la banda de longitudes de onda de 400-700 nm. El término de PAR es usado como sinónimo del término de irradiancia escalar.
Fitoplancton	Plantas microscópicas del plancton (organismos a la deriva) que viven predominantemente en el nivel superior del océano. El fitoplancton tiene un intervalo de tamaño de pocas μm a $\sim 100 \mu m$, y su crecimiento va de una fracción a pocos días, dependiendo de las condiciones del medio ambiente.

Apéndice I....(Continuación)

Pigmentos	Moléculas complejas semejantes a la clorofila <u>a</u> contenidas en el fitoplancton, y sus productos están asociados con la captura de luz y la fotosíntesis.
Clorofila <u>a</u> (Clor <u>a</u>)	Es uno de los pigmentos predominantes en el fitoplancton vivo, y es uno de los mayores componentes del fotosistema del fitoplancton.
Efecto de paquete	Cuando el coeficiente de absorción y la eficiencia de luz de los pigmentos fotosintéticos son más bajos y los los cloroplastos se encuentran segregados en paquetes.
$\phi_c(z)$	Eficiencia cuántica fotosintética a la profundidad (z). (mol C μ E m ⁻² s ⁻¹)
Productividad primaria	Es la razón de crecimiento del fitoplancton, donde la fotosíntesis convierte al material orgánico disuelto y nutrientes en materia orgánica, y libera oxígeno disuelto.
Frentes	Regiones marinas caracterizadas por valores altos de temperatura en un gradiente horizontal.
Salinidad	Es la cantidad de material sólido disuelto (gm) en 1 Kg de agua de mar después de que todos los carbonatos han sido convertidos a óxido, y los bromuros y yoduros remplazados por cloruros, y todo el material orgánico oxidado. Las unidades están en unidades prácticas de salinidad (ups).
AVHRR	Radiómetro de Alta Resolución, y es usado para determinar temperatura superficial del mar por satélite. La resolución horizontal está entre 1-4 Km.
Pixel (Picture element)	Cada elemento de resolución del fotómetro de medición que compone un mapa satelital. Corresponde a un elemento de área en la imagen.
CTD	Conductividad/Temperatura/Profundidad. Sistema de medición usado para determinar temperatura, conductividad (salinidad), y profundidad.

Apéndice I....(Continuación)

CZCS	Datos colectados por satélite del color del océano (luz solar reflejada a 443, 520, 550, 670, y 750 nm) desde finales de 1978 a mediados de 1986. La resolución espacial fue de 0.8 Km ² . Estos datos han sido utilizados para determinar la biomasa del fitoplancton.
HPLC	Método que utiliza una Alta Resolución por Cromatografía Líquida y que puede ser usado para identificar componentes orgánicos. En este caso, pigmentos de microalgas que pueden ser asociados a grupos del fitoplancton.
JGOFS	Programa internacional interdisciplinario, concerniente a la estimación regional, global y variación en tiempo de los flujos del material biogeoquímico, incluyendo la interfase aire-mar.
NOAA	Administración Atmosférica y Oceánica Nacional.
SeaWiFS	Sensor de satélite lanzado a mediados de 1998, que proveerá datos del color del océano. Utiliza las mismas bandas de longitud de onda que el CZCS, más la de 412, 490, 510, 665 y 683 nm.
Longitud de onda (λ)	Distancia entre dos puntos sucesivos de una onda periódica en la dirección de propagación, para la cual la oscilación tiene la misma fase. Unidades recomendadas: nanómetros (nm) 10^{-9} m.
Fotón	Un fotón es un cuanto de radiación electromagnética, que tiene una energía igual al producto de la frecuencia de la radiación por la constante de Planck's. $h = (6.626\ 176 + 0.000\ 036) \times 10^{-34} \text{ J.Hz}^{-1}$
Radiancia (L)	Flujo radiante en una dirección dada por unidad de ángulo sólido por unidad de área proyectada. Relación: $L(\theta, \phi) = d^2\phi / dw$
Irradiancia (E) (a un punto de la superficie)	Flujo radiante incidente sobre un elemento infinitesimal contenido en una superficie bajo el punto en consideración, dividido por el área del elemento.
Irradiancia descendiente (E _d)	Flujo radiante sobre un elemento infinitesimal por arriba de la cara de una superficie horizontal Relación: $E_d = d\phi / dA$

Apéndice I....(Continuación)

Irradiancia
ascendiente (E_u)

Flujo radiante incidente sobre un elemento infinitesimal por la cara de abajo de una superficie horizontal.

$$\text{Relación: } E_u = d\phi / dA$$

Irradiancia
escalar (E_0)

La integral de la distribución de radiancia a un punto sobre todas direcciones alrededor del punto.

$$\text{Relación: } E_0 = \int_{4\pi} L(\theta, \phi) dw$$

Absorbancia (A)

Flujo radiante (ϕ_a) que se pierde a partir de un rayo de absorción, al flujo incidente (ϕ_o).

$$\text{Relación: } A = \phi_a / \phi_o$$

Coefficiente
de absorción (a)

La absorbancia de una capa delgada infinitesimal del medio normal al rayo de luz, dividido por el grosor (Δr) de la capa.

$$\text{Relación: } a = \Delta A / \Delta r = - \Delta \phi_a - \phi_o / \phi_r$$

$a_p (\lambda)$

Coefficiente de absorción de luz por material total particulado en suspensión (m^{-1})

$a_d (\lambda)$

Coefficiente de absorción de luz por detritus (m^{-1})

$a_{ph} (\lambda)$

Coefficiente de absorción de luz por fitoplancton (m^{-1})

$a^*_{ph} (\lambda)$

Coefficiente específico de absorción de luz por fitoplancton ($m^2(mg \text{ Clor}_a)^{-1}$).

OD_{sus}

Densidad óptica del material fitoplanctónico en suspensión.

OD_{filt}

Densidad óptica del material fitoplanctónico en filtros (GF/F).

APÉNDICE 2

Concentración promedio de las clorofilas y
carotenoides durante los tres períodos de muestreo

Apéndice 1

Estación 1 (abril 1993, octubre 1994, agosto 1995)						
Pigmentos (mg m ⁻³)	1993	pigm/ Clora	1994	pigm/ Clora	1995	pigm/ Clora
Clorofilide <u>a</u>	0.170	0.201	0.120	0.158	-	-
Clorofila <u>c</u> ₃	0.239	0.281	-	-	0.039	0.655
Clorofila <u>c</u> ₂	0.136	0.161	0.069	0.091	0.041	0.688
Peridininina	0.522	0.615	-	-	-	-
19'But-fuco	0.012	0.014	0.029	0.039	0.046	0.778
Fucoxantina	0.118	0.139	0.145	0.190	0.074	1.236
19'Hex-fuco	0.026	0.030	0.130	0.171	0.116	1.938
Prasinoxantina	0.020	0.024	0.029	0.039	0.013	0.223
Violaxantina	0.025	0.029	0.013	0.017	0.023	0.566
Diadinoxantina	0.033	0.039	-	-	0.019	0.326
Alloxantina	0.033	0.039	-	-	-	-
Luteina	0.024	0.028	-	-	-	-
Zeaxantina	0.130	0.153	0.285	0.374	0.063	1.055
Clorofila <u>b</u>	0.138	0.163	0.120	0.158	0.134	2.241
Clorofila <u>a</u>	0.848	1.000	0.762	1.000	0.060	1.000
Feopigm. <u>b</u>	-	-	0.092	0.122	-	-
Feopigm. <u>a</u>	0.297	0.350	0.010	0.013	-	-
Total	2.777		1.808		0.632	

apéndice 1....(continuación)

Estación 2						
(abril 1993, octubre 1994, agosto 1995)						
Pigmentos (mg m ⁻³)	1993	pigm/ Clora	1994	pigm/ Clora	1995	pigm/ Clora
Clorofilide <u>a</u>	0.155	0.215	0.264	0.211	0.191	0.363
Clorofila <u>c</u> ₃	0.233	0.324	-	-	0.043	0.083
Clorofila <u>c</u> ₂	0.124	0.172	0.412	0.328	0.100	0.191
Peridinina	-	-	-	-	0.020	0.038
19'But-fuco	0.043	0.059	0.036	0.029	0.060	0.114
Fucoxantina	0.025	0.034	0.870	0.692	0.143	0.272
19'Hex-fuco	0.133	0.184	0.106	0.085	-	-
Prasinoxantina	0.023	0.032	0.121	0.097	0.023	0.044
Violaxantina	0.018	0.025	-	-	0.033	0.062
Diadinoxantina	-	-	0.047	0.038	-	-
Alloxantina	0.026	0.036	0.011	0.009	-	-
Luteina	0.014	0.020	-	-	-	-
Zeaxantina	0.012	0.017	0.092	0.073	0.088	0.168
Clorofila <u>b</u>	0.123	0.170	0.068	0.054	0.109	0.208
Clorofila <u>a</u>	0.721	1.000	1.256	1.000	0.526	1.000
Feopig. <u>b</u>	-	-	0.191	0.152	-	-
Feopig. <u>a</u>	0.140	0.194	0.024	0.019	0.001	0.001
Total	1.654		3.504		1.341	

apéndice 1....(continuación)

Estación 3						
(abril 1993, octubre 1994, agosto 1995)						
Pigmentos (mg m ⁻³)	1993	pigm/ Clora	1994	pigm/ Clora	1995	pigm/ Clora
Clorofilide <u>a</u>	0.346	0.153	0.296	0.258	-	-
Clorofila <u>c</u> ₃	0.513	0.227	-	-	0.101	0.112
Clorofila <u>c</u> ₂	0.258	0.114	0.594	0.516	0.145	0.162
Peridinina	0.176	0.019	-	-	0.039	0.043
19'But-fuco	0.017	0.007	0.239	0.208	-	-
Fucoxantina	0.079	0.035	0.769	0.668	0.429	0.479
19'Hex-fuco	0.073	0.032	0.061	0.054	0.023	0.026
Prasinoxantina	0.050	0.022	0.114	0.100	-	-
Violaxantina	0.051	0.022	-	-	0.010	0.012
Diadinoxantina	0.032	0.014	0.054	0.047	0.015	0.017
Alloxantina	0.113	0.050	0.034	0.030	-	-
Luteina	0.053	0.023	-	-	-	-
Zeaxantina	0.033	0.014	0.075	0.066	0.022	0.026
Clorofila <u>b</u>	0.306	0.135	0.104	0.090	0.044	0.046
Clorofila <u>a</u>	2.259	1.000	1.152	1.000	0.895	1.000
Feopig. <u>b</u>	-	-	0.244	0.212	-	-
Feopig. <u>a</u>	0.437	0.193	0.026	0.023	0.001	0.001
Total	4.802		3.768		1.728	

apéndice 1....(continuación)

Estación 4						
(abril 1993, octubre 1994, agosto 1995)						
Pigmentos (mg m ⁻³)	1993	pigm/ Clora	1994	pigm/ Clora	1995	pigm/ Clora
Clorofilide <u>a</u>	0.126	0.604	0.108	0.565	0.018	0.019
Clorofila <u>c</u> ₃	0.109	0.522	-	-	0.190	0.204
Clorofila <u>c</u> ₂	0.501	2.390	0.038	0.202	0.190	0.204
Peridinina	-	-	-	-	0.085	0.091
19'But-fuco	0.015	0.071	0.028	0.148	0.304	0.326
Fucoxantina	0.032	0.156	0.053	0.277	0.155	0.166
19'Hex-fuco	0.034	0.164	0.045	0.238	0.018	0.019
Prasinoxantina	0.014	0.070	0.019	0.099	0.030	0.032
Violaxantina	0.035	0.170	-	-	0.038	0.041
Diadinoxantina	0.006	0.029	-	-	-	-
Alloxantina	0.004	0.019	0.007	0.040	-	-
Luteina	0.035	0.170	-	-	-	-
Zeaxantina	-	-	0.053	0.278	0.064	0.068
Clorofila <u>b</u>	0.123	0.589	0.062	0.327	0.152	0.163
Clorofila <u>a</u>	0.210	1.000	0.192	1.000	0.933	1.000
Feopig. <u>b</u>	-	-	0.017	0.089	-	-
Feopig. <u>a</u>	0.133	0.634	0.003	0.016	-	-
Total	1.384		0.629		2.182	

apéndice 1....(continuación)

Estación 5						
(abril 1993, octubre 1994, agosto 1995)						
Pigmentos (mg m ⁻³)	1993	pigm/ Clora	1994	pigm/ Clora	1995	pigm/ Clora
Clorofilide <u>a</u>	0.607	0.309	0.180	0.758	-	-
Clorofila <u>c</u> ₃	0.690	0.351	-	-	0.010	0.040
Clorofila <u>c</u> ₂	0.266	0.135	0.091	0.385	0.012	0.047
Peridina	0.026	0.013	-	-	0.006	0.023
19'But-fuco	0.059	0.030	0.059	0.250	0.028	0.111
Fucoxantina	0.342	0.174	0.069	0.290	0.022	0.085
19'Hex-fuco	0.158	0.080	0.052	0.219	0.059	0.230
Prasinoxantina	0.057	0.029	0.008	0.034	-	-
Violaxantina	0.082	0.041	-	-	-	-
Diadinoxantina	0.096	0.049	0.011	0.047	0.016	0.063
Alloxantina	0.020	0.010	-	-	-	-
Luteina	0.087	0.044	-	-	-	-
Zeaxantina	0.069	0.035	0.047	0.197	0.162	0.635
Clorofila <u>b</u>	0.155	0.079	0.068	0.286	0.038	0.148
Clorofila <u>a</u>	1.963	1.000	0.238	1.000	0.256	1.000
Feopig. <u>b</u>	-	-	0.122	0.515	0.005	0.019
Feopig. <u>a</u>	0.591	0.301	0.007	0.030	-	-
Total	5.274		0.955		0.619	

apéndice 1....(continuación)

Pigmentos (mg m ⁻³)	Estación 6		Estación 7	
	1993	pigm/ Clora	1993	pigm/ Clora
Clorofilide <u>a</u>	0.231	0.214	0.183	0.953
Clorofila <u>c</u> ₃	0.375	0.347	0.099	0.517
Clorofila <u>c</u> ₂	0.122	0.113	0.023	0.119
Peridininina	0.061	0.057	-	-
19'But-fuco	0.005	0.004	0.034	0.179
Fucoxantina	0.256	0.237	0.013	0.067
19'Hex-fuco	0.020	0.018	0.042	0.219
Prasinoxantina	0.040	0.037	0.009	0.047
Violaxantina	0.016	0.015	-	-
Diadinoxantina	0.043	0.040	0.005	0.027
Alloxantina	0.019	0.017	-	-
Luteina	0.032	0.030	-	-
Zeaxantina	0.013	0.012	0.074	0.385
Clorofila <u>b</u>	0.085	0.079	0.082	0.428
Clorofila <u>a</u>	1.080	1.000	0.192	1.000
Feopig. <u>b</u>	-	-	-	-
Feopig. <u>a</u>	0.211	0.196	0.123	0.639
Total	2.616		0.884	

APÉNDICE 3

Reimpreso "CalCOFI Rep., Vol. 39:159-168, 1998"

Millán Núñez, E., J.R. Lara Lara, y J.S.Cleveland

VARIATIONS IN SPECIFIC ABSORPTION COEFFICIENTS AND TOTAL PHYTOPLANKTON IN THE GULF OF CALIFORNIA

EDUARDO MILLÁN-NÚÑEZ

Secretaría de Marina
Estación de Investigación Oceanográfica de Ensenada
Boulevard Costero y Calle Sangre de
22800, Ensenada, Baja California
México
emillan@cicese.mx

J. RUBÉN LARA-LARA

División de Oceanología, CICESE
Apartado Postal 2732
Ensenada, Baja California
México
rlara@cicese.mx

JOAN S. CLEVELAND¹

Center for Hydro-Optics and Remote Sensing
San Diego State University
6505 Alvarado Road, Suite 206
San Diego, California 92120-5005

ABSTRACT

From 15 to 19 October 1994, an oceanographic cruise was carried out in the Gulf of California. Phytoplankton biovolume, pigment concentrations, and taxonomy were examined as functions of location and light depth. The specific absorption coefficient of phytoplankton (a_{ph}^*) showed variability in magnitude and spectral shapes between stations and with depth. The a_{ph}^* values ranged from 0.020–0.056 m²(mg chl a)⁻¹ at 440 nm to 0.013–0.020 m²(mg chl a)⁻¹ at 674 nm. Spectra of phytoplankton belonging to the same taxonomic group tended to have similar shape. At stations where the environmental conditions favored the presence of microphytoplankton populations (cells >20 µm), the lowest a_{ph}^* were found. Of all the variables studied, pigments, particularly the photoprotective pigment zeaxanthin, had the highest correlation with a_{ph}^* . Changes in pigment composition and cellular concentration were responsible for over 70% of the variability of the specific absorption at 440 nm. Including biovolume per cell in a multiple regression improved the model to explain up to 80% of a_{ph}^* variations. The work described here concurrently examined pigment packaging, measured as the cellular concentration of chlorophyll a and as the phytoplankton cell volume, and the confounding effect of the blue-absorbing accessory pigments on the specific absorption coefficient. The a_{ph}^* varied as a function of all three variables, indicating the importance of both taxonomic variations (size and accessory pigments) as well as responses to environmental variations.

INTRODUCTION

Particulate material, including phytoplankton, is responsible for most of the light scatter and absorption in the ocean. The characterization of particle variability provides information about light attenuation, potential primary production, and the phytoplankton pigment biomass. Changes in the optical characteristics of water masses have been associated with biochemical processes that are related to the energy used in photosynthesis

(Yentsch 1960; Morel and Prieur 1977; Mitchell and Kiefer 1988a; and Bricaud et al. 1995).

Several authors have reported the distribution of light absorption by particles in the ocean (Maske and Haardt 1987; Yentsch and Phinney 1989; Nelson et al. 1993; and Cleveland 1995), concluding that there is a nonlinear relation between the phytoplankton light-absorption coefficient and the chlorophyll concentration. This relation is a function of the phytoplankton environment, particle form and size, and concentration of pigments and detritus (Morel and Bricaud 1981; Spinrad and Brown 1986; and Bricaud et al. 1995). These authors have argued that cell size and the photosynthetic pigment composition of the phytoplankton are partly responsible for the variability of the specific light-absorption coefficient.

Several analytical models have been developed to estimate primary productivity as a function of the in vivo phytoplankton light absorption (e.g., Kiefer and Mitchell 1983). In these models, the a_{ph}^* values are taken as constants; however, recent studies have shown both horizontal and vertical variations in a_{ph}^* (e.g., Sosik and Mitchell 1995).

The objective of this research was to study the factors that cause variability of the phytoplankton-specific light-absorption coefficient in the Gulf of California. In particular, pigment composition was examined as a possible cause of variable a_{ph}^* at specific wavelengths.

MATERIALS AND METHODS

From 15 to 19 October 1994, an oceanographic cruise was made aboard the R/V *A. Humboldt H-03* in the Gulf of California. Seawater samples were collected from five depths: 100%, 32%, 10%, 3%, and 1% of surface irradiance E_s (fig. 1).

Photosynthetically available radiation (PAR) was measured with a light sensor (Biospherical Instruments, Inc. PNF-300). Temperature and salinity were measured with a CTD recorder. Phosphate concentrations were measured with a Bausch & Lomb (Spectronic 1001) spectrophotometer, following Strickland and Parsons (1972). Phytoplankton species and abundances were analyzed with a Carl Zeiss inverted microscope with 16× and 40× objectives. Phytoplankton cell volume was estimated following relationships developed by Strathmann (1967) and Edler (1979).

¹Present address: Office of Naval Research, 800 N. Quincy Street, Arlington, Virginia 22217.

[Manuscript received January 30, 1998.]



Figure 1. Satellite image of sea-surface temperature in the Gulf of California, and sampling stations 1-5.

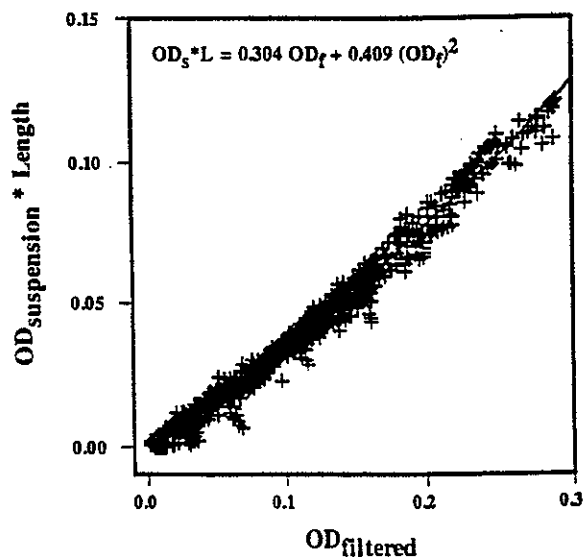


Figure 2. Relationship between the optical density (OD) of cells measured in suspension and on a filter from laboratory culture.

Absorption Measurements

Samples for measurements of phytoplankton light absorption were collected on Whatman GF/F filters and immediately frozen in liquid nitrogen. In the laboratory, the filters were defrosted, then saturated with filtered seawater. Spectral absorption was measured with a Hewlett Packard 8452 diode array spectrophotometer

equipped with an integrating sphere (Labsphere RSA-HP-84), following the technique described by Mitchell (1990) and Cleveland and Weidemann (1993). The filtered samples were scanned between 400 and 750 nm with a spectral resolution of 2 nm. The filters were rinsed (~20 minutes) with hot methanol to remove pigments, and a second reading was made to estimate the detritus absorption (Kishino et al. 1985). Phytoplankton pigment absorption was estimated by subtracting the detritus absorption from the total particulate absorption.

We corrected the absorption spectra for the path-length amplification factor (β) by using the algorithm empirically derived from laboratory cultures by Charles Trees (fig. 2) for the HP diode array spectrophotometer. This path-length amplification adjusts optical density for filtered samples $OD_{filt}(\lambda)$ to equal optical density for an equivalent sample in suspension $OD_{sus}(\lambda)$.

$$OD_{sus} = 0.3038 OD_{filt} + 0.4086 (OD_{filt})^2$$

The specific light-absorption coefficient, a_{ph}^* , $m^2/(mg \text{ chl } a)^{-1}$, was obtained by dividing the phytoplankton absorption coefficient by the chlorophyll *a* concentration measured in acetone extracts with a Turner Designs 10-005 fluorometer (Yentsch and Menzel 1963).

HPLC Pigment Analyses

Samples for high-performance liquid chromatography (HPLC) pigment analysis were collected on Whatman GF/F filters and frozen in liquid nitrogen for analysis in the laboratory. Chlorophylls and carotenoids were separated by means of the Wright et al. 1991 method. A spectra-focus UV2000 detector with autosampler As3000, with a reverse-phase Radial-PAK C_{18} column (Spherisorb, 25 micron, 25 cm) was used with a flow rate of 1 ml min^{-1} to separate and quantify the pigments as they eluted off the column. Before injection, a 1.050 μl aliquot of sample extract was mixed with 3 ml of water to help separate dephytolalid pigment compounds. We used canthaxanthin as an internal standard to correct for volume changes during the extract process.

Comparisons of HPLC and standard fluorimetric methods for the determinations of chlorophyll *a* are shown in figure 3. We found reasonable agreement between chlorophyll *a* measured by HPLC and fluorimetric methods ($r^2 = 0.89$; $p = 0.05$).

RESULTS

Figure 1 shows the typical distribution of sea-surface temperature during our study. There were two main features: North of the large islands, the temperature varied from 29.5° to 31.0°C. In the southern part of the gulf, a cold front with temperatures from 22.0° to 24.0° was established. In general, these conditions remained in the gulf throughout the entire cruise.

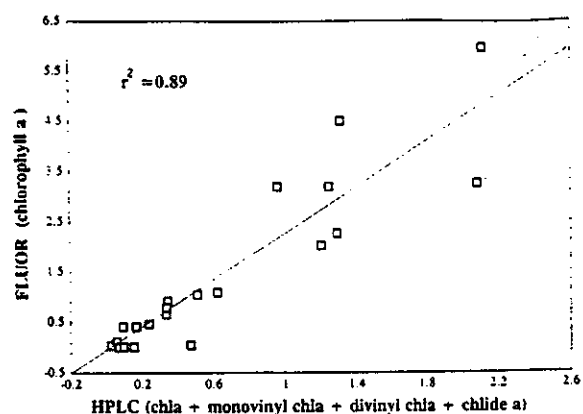


Figure 3. Comparison between HPLC and fluorometrically measured chlorophyll a in the Gulf of California, October 1994 ($r^2 = 0.89$; $p = 0.05$).

Variability of a_{ph}^* Values

The vertical distribution of the phytoplankton-specific light-absorption coefficient at 440 nm for stations 1 to 5 (fig. 4) ranged from 0.016 to 0.056 at 440 nm. At 674 nm, a_{ph}^* ranged from 0.010 to 0.027 $m^2(mg\ chl\ a)^{-1}$ (table 1). The spatial variability of the phytoplankton-specific light-absorption coefficient between stations showed the maximum differences for stations 1, 4, and 5 at 100%, 32%, and 10% of E_0 ; stations 2 and 3 were very similar at these light depths. The specific absorption spectrum for station 4 at the 1% light depth was noisy and high, but this may have been an artifact of the low chl a concentrations and the small volume filtered.

Phytoplankton Abundances

We found 15 genera of diatoms with 46 species; stations 2 and 3 showed the highest number of genera (table 2). The average biovolume (μm^3) for diatoms ranged from 19.52 to 22.29 in biovolume l^{-1} . Stations 2 and 3 showed the highest cell abundance ($\sim 90 \times 10^3$ and $\sim 80 \times 10^3$ cells l^{-1} , respectively; fig. 5). *Chaetoceros* spp. were the most abundant, with a cellular volume of $\sim 280 \mu m^3$, equivalent to a $\sim 10 \mu m$ diameter. However, *Rhizosolenia* spp. showed the maximum cellular volume of $\sim 13.4 \times 10^6 \mu m^3$, equivalent to a $\sim 295 \mu m$ diameter. In general, stations 1, 4, and 5 showed abundances below 5×10^3 cells l^{-1} .

Photosynthetic Pigments

Photosynthetic pigments were classified into five groups in accordance with Bidigare et al. 1990: (1) "CHLA" chlorophyll a, chlorophyllide a, and phaeopigment a (not including phaeophorbide); (2) "CHLB" chlorophyll b, phaeopigment b; (3) "CHLC" chlorophyll c and c_2 ; (4) "PSC" photosynthetically active carotenoids, includ-

TABLE 1
Spatial Distribution of the Main Bio-Optical Variables
in the Gulf of California, October 1994

Irradiance	100%	32%	10%	3%	1%
Station 1					
Depth (m)	1	6	14	23	33
Chl a [*] fluor.	1.085	1.162	1.089	1.068	0.921
a_{ph}^* (440 nm)	0.054	0.045	0.047	0.041	0.042
a_{ph}^* (674 nm)	0.023	0.020	0.021	0.018	0.020
Station 2					
Depth (m)	1	6	12	18	25
Chl a [*] fluor.	2.03	2.70	2.34	1.25	0.585
a_{ph}^* (440 nm)	0.026	0.021	0.022	0.023	0.022
a_{ph}^* (674 nm)	0.012	0.010	0.011	0.015	0.013
Station 3					
Depth (m)	1	5	10	16	25
Chl a [*] fluor.	2.764	3.204	—	1.487	0.585
a_{ph}^* (440 nm)	0.020	0.017	—	0.016	0.029
a_{ph}^* (674 nm)	0.013	0.010	—	0.011	0.019
Station 4					
Depth (m)	1	11	26	42	60
Chl a [*] fluor.	0.438	0.479	0.503	0.625	0.184
a_{ph}^* (440 nm)	0.056	0.040	0.036	0.036	0.040
a_{ph}^* (674 nm)	0.016	0.015	0.014	0.017	0.018
Station 5					
Depth (m)	1	7	22	35	45
Chl a [*] fluor.	0.479	0.682	0.804	0.495	0.406
a_{ph}^* (440 nm)	0.031	0.028	0.030	0.037	0.047
a_{ph}^* (674 nm)	0.020	0.013	0.015	0.025	0.027

^{*} $mg\ m^{-3}$

ing fucoxanthin, 19' butanoyloxyfucoxanthin, 19' hexanoyloxyfucoxanthin, and prasinoxanthin; and (5) "PPC" photoprotectant carotenoids, including diadinoxanthin, alloxanthin, and zeaxanthin/lutein (table 3). This method does not make it possible to separate zeaxanthin from lutein (they have the same retention time), but there is evidence suggesting that zeaxanthin dominates over lutein in the ocean (Everitt et al. 1990), so we assumed that all the absorption at that particular retention time was due to zeaxanthin. However, these values should be interpreted with care. If chlorophyll b concentrations were low, then the presence of lutein would be minimal.

As expected, the concentration of chlorophyll a exceeded that of any other pigment, with an average range from 0.192 to 1.256 $mg\ m^{-3}$, while the ratio zeaxanthin/chl a varied from 0.066 to 0.374. Fucoxanthin pigment showed the same pattern as chlorophyll a, in the ranges of the average ratios (0.19 to 0.692) and concentrations from 0.05 to 0.87 $mg\ m^{-3}$.

Shape of the Absorption Spectra

The absorption, at all depths at which measurements were taken, was averaged (fig. 6a). From the averaged absorption spectra, two groups of stations were identified: group 1 includes stations 1, 4, and 5; group 2 includes

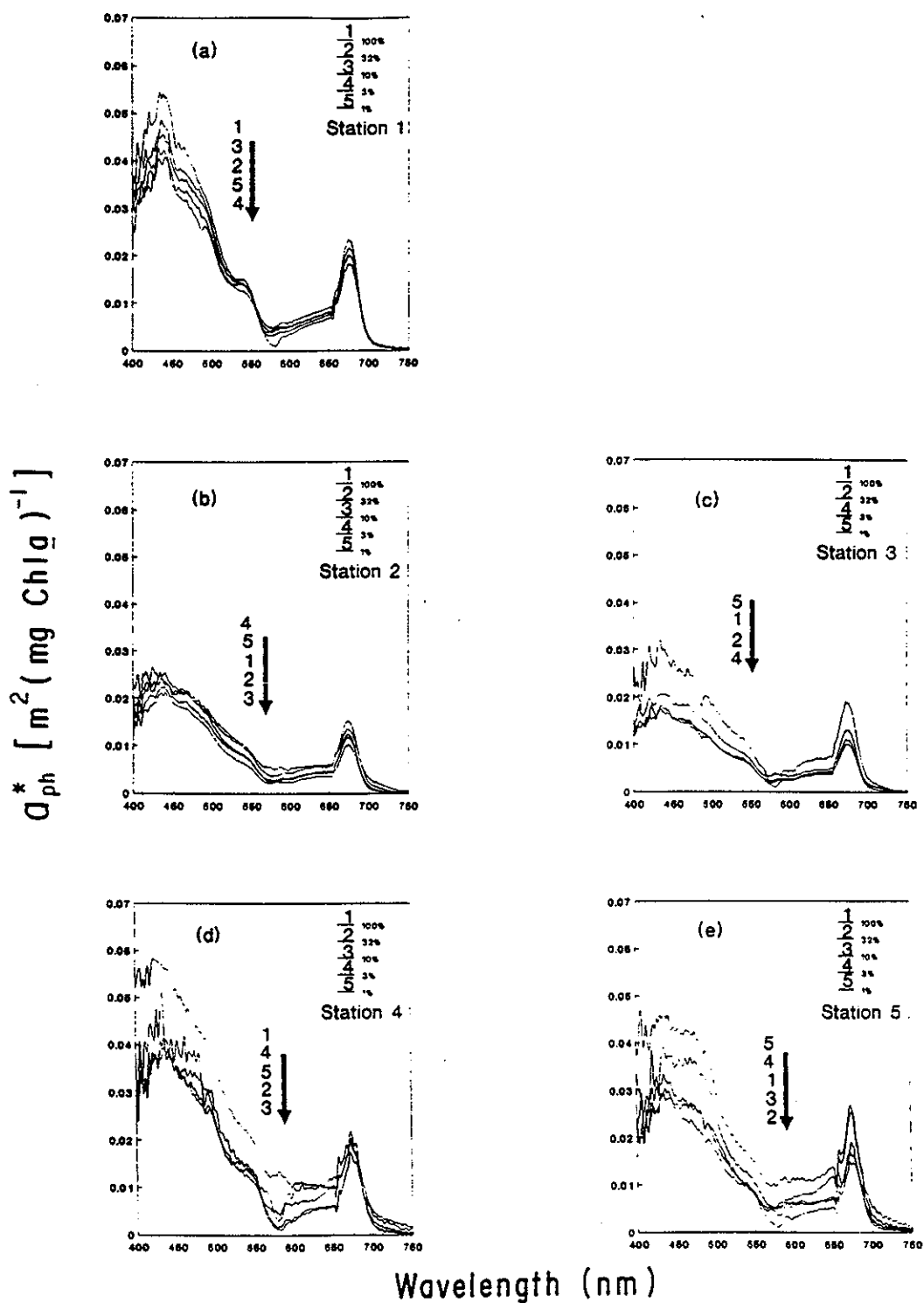


Figure 4. Spectral variability of the specific light-absorption coefficient of phytoplankton (a_{ph}^*) $m^2(mg chl a)^{-1}$ at five light depths (100%, 32%, 10%, 3%, and 1% of E_0): a. station 1; b. station 2; c. station 3; d. station 4; and e. station 5. Numbers to the left of the arrows indicate the position sequence of the spectral curves.

TABLE 2
Spatial Variability by Stations of Average Cell Volume V_c
($\mu\text{m}^3 \text{ l}^{-1}$) for Diatoms in the Gulf of California

Diatom genus (average)	Station 1	Station 2	Station 3	Station 4	Station 5
<i>Nitzschia</i>	13.92	13.57	14.92	13.38	13.64
<i>Rhizosolenia</i>	20.01	20.98	22.17	21.15	19.46
<i>Chaetoceros</i>	11.87	15.87	14.66	11.86	11.71
<i>Skeletonema</i>	10.34	11.53	12.08	—	—
<i>Corethron</i>	15.24	16.52	17.39	—	14.85
<i>Bacillaria</i>	10.26	12.10	11.55	11.20	—
<i>Thalassothrix</i>	12.55	19.00	17.92	16.05	14.65
<i>Leptocyindrus</i>	15.31	16.78	17.02	—	15.85
<i>Navicula</i>	11.89	11.70	16.80	10.40	14.51
<i>Ditylum</i>	18.08	19.35	18.77	—	—
<i>Coscinodiscus</i>	15.69	19.72	18.36	13.57	14.21
<i>Pseudonitzschia</i>	—	17.68	18.25	—	—
<i>Hemidiscus</i>	—	16.37	15.69	—	—
<i>Actinocyclus</i>	—	17.60	17.21	—	13.47
<i>Guinardia</i>	—	—	18.09	—	—

TABLE 3
Spatial Variability by Station of Average Chlorophyll
and Carotenoid Concentrations (mg m^{-3})
in the Gulf of California

Pigments (average)	Station 1	Station 2	Station 3	Station 4	Station 5
Chlorophyllide a	0.1203	0.2647	0.2969	0.1085	0.1808
Chlorophyll c	0.0691	0.4120	0.5943	0.0388	0.0919
19' But-fucoant	0.0297	0.0369	0.2398	0.0285	0.0597
Fucoxanthin	0.1495	0.8704	0.7695	0.0531	0.0692
19' Hex-fucoant	0.1301	0.1067	0.0617	0.0457	0.0522
Prasinolanthin	0.0294	0.1217	0.1142	0.0190	0.0080
Diadinoxanthin	0.0130	0.0479	0.0547	0.0077	0.0113
Alloxanthin	0.0138	0.0111	0.0344	—	—
Zeax/lutein	0.2853	0.0923	0.0757	0.0533	0.0470
Chlorophyll b	0.1209	0.0681	0.1040	0.0628	0.0681
Chlorophyll a	0.7621	1.2569	1.1524	0.1920	0.2384
Phaeopigment b	0.0929	0.1910	0.2448	0.0170	0.1227
Phaeopigment a	0.0102	0.0245	0.0262	0.0030	0.0071
Divinyl chl a	0.0160	0.0170	0.0130	0.0130	0.0530

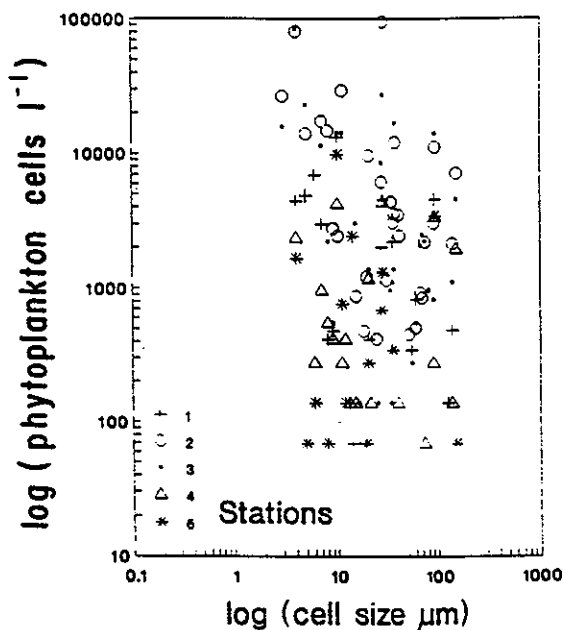


Figure 5. Abundances and cell sizes of phytoplankton by stations for the Gulf of California.

stations 2 and 3. The average spectral shapes, by stations, were determined from phytoplankton absorption normalized to 440 nm ($a_{ph}(\lambda)/a_{ph}(440 \text{ nm})$). The main difference between the two groups was the absorption at wavelengths 480–550 nm and 661 nm. The spectral shoulder observed near 545 nm has been reported as characteristic of cyanobacteria (Bidigare et al. 1989; Moore et al. 1995; Sathyendranath et al. 1996; and Jeffrey et al. 1997). Likewise, the absorption at 661 nm is characteristic of the divinyl chl a pigment and corresponds to the prochlorophytes group (Jeffrey et al. 1997).

In table 4 we show two algorithms, or empirical models, relating specific absorption of phytoplankton with the concentration of key pigments and with cell size. The best model ($r^2 = 0.80$; $p = 0.05$) for a_{ph}^* at 440 nm was achieved when the ratios zeax/chl a, chl a/biovolume, and biovolume cell^{-1} were included. For $a_{ph}^*(674)$, the best model ($r^2 = 0.67$; $p = 0.05$) was achieved when the ratios chl a/biovolume and zeax/chl a were considered.

DISCUSSION

During our study, the phytoplankton-specific absorption coefficient varied both between stations and within stations. Two of the five stations showed that a_{ph}^* was higher for the deeper samples. The values for $a_{ph}^*(440)$ were more variable than the values for $a_{ph}^*(674)$. The values for $a_{ph}^*(440 \text{ nm})$ for stations 1, 4, and 5 were higher (~45%) than the values for stations 2 and 3. Stations 2 and 3 were located near the large islands (fig. 1); this region of the gulf has the highest ratios of chlorophyll c and fucoxanthin to chlorophyll a, indicating that diatoms dominate. This region is characterized by intense mixing (winds and tides), and typically has high primary productivity rates and blooms of microphytoplankton (cells $> 20 \mu\text{m}$). Stations 1 and 5 had higher ratios of chlorophyll a/biovolume, fewer diatom genera, and lower ratios of chlorophyll c and fucoxanthin to chlorophyll a, compared to stations 2 and 3. In general, stations 2 and 3, which exhibited the lowest specific absorption coefficient, are located in a region where the environment favors the flourishing of larger species within the phytoplankton community. Our findings agree with previous conclusions about the ecological implications of the variability of absorption efficiencies of natural phytoplankton communities (Lewis et al. 1985; Mitchell and Kiefer 1988b; Yentsch and Phinney 1989; Bricaud

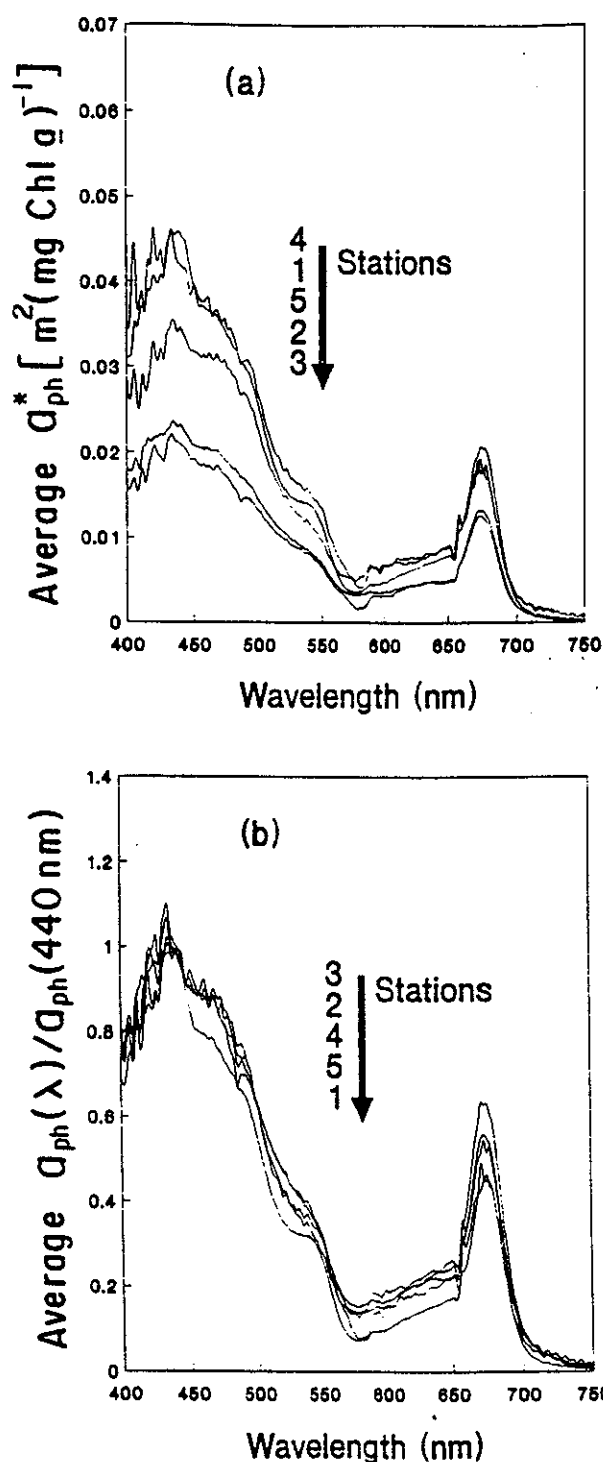


Figure 6. Average phytoplankton absorption spectra by stations: a. specific absorption coefficient; b. absorption phytoplankton coefficient normalized at 440 nm. The numbers to the left of the arrows show the position sequence of the spectral curves.

TABLE 4
Summary of Stepwise Regression Analysis for the
Phytoplankton-Specific Light-Absorption Coefficient a_{ph}^*
(440 and 674 nm) as a Dependent Variable

Variables	Partial cor.	R^{2a}	F^b	P level
440 nm				
Zeax/chla	0.778	0.578	20.07	.000624
Chla/biovol	0.716	0.708	13.76	.002642
Biovol/cel	0.563	0.800	6.05	.028807
674 nm				
Chla/biovol	0.800	0.504	22.75	.000332
Zeax/chla	0.683	0.671	11.35	.004992

^aMultiple coefficient of determination.

^bVariance ratio of the multiple regression.

and Stramsky 1990; Hoepffner and Sathyendranath 1992; Babin et al. 1993).

One of the main objectives of our study was to elucidate the factors causing variability in the phytoplankton absorption coefficient in the gulf. For instance, several studies (theoretical and laboratory) have reported that the absorption coefficient is not constant, and have argued that the variability is caused by the flattening of the absorption spectra due to particle effect (size, shape, and optical density of the particles) and the pigment composition (Duysens 1956; Morel and Bricaud 1981; Dubinsky et al. 1986; Sathyendranath et al. 1987; Mitchell and Kiefer 1988b; Sosik and Mitchell 1991; Kirk 1994).

Morel and Bricaud (1981) argued that the packing of chlorophyll into a cell physically changes the probability that an individual chlorophyll molecule will absorb a passing photon. As chlorophyll per cell increases at constant cell volume, the specific absorption coefficient decreases. This pattern might occur if a single species were increasing its pigments, perhaps due to photoadaptation, but not changing its size. However, in a natural phytoplankton community where the size spectrum comprises diverse species, it is uncertain whether chlorophyll per cell volume will remain constant as cell size varies. Our data (fig. 7) showed that chlorophyll a per volume [$\ln(\text{chlorophyll a}/\text{biovolume})$] decreased as cell size [$\ln(\text{biovolume cell}^{-1})$] increased. This pattern indicated that, at least during our sampling, chlorophyll per cell volume was not independent of cell size, as assumed in Morel and Bricaud's (1981) calculations. Because this particular model restriction was not met by the field data, it is not necessary to expect a_{ph}^* to vary inversely with cell size. And, in fact, it did not: When plotted as a function of $\ln(\text{biovolume cell}^{-1})$, neither $a_{ph}^*(674)$ nor $a_{ph}^*(440)$ showed any discernable pattern (data not shown), and the relationships were not statistically significant.

A second factor that might be significant in this discussion of cell size is a technical limitation. Only

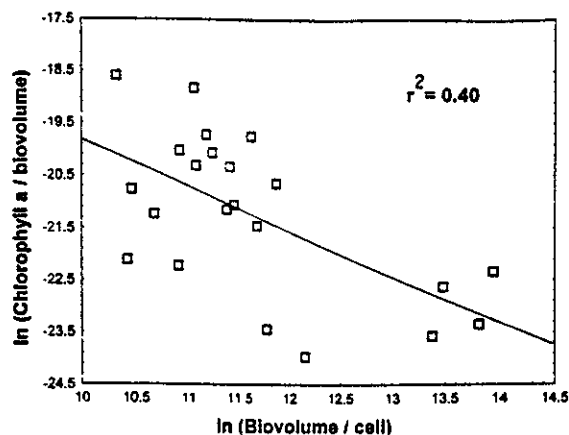


Figure 7. The chlorophyll a/biovolume $\ln(\text{chlorophyll a/biovolume})$ as a function of the cell sizes $\ln(\text{biovolume cell}^{-1})$ ($r^2 = 0.40$; $p = 0.05$).

phytoplankton cells $>5 \mu\text{m}$ can be counted and sized with the inverted microscope technique. However, the absorption and pigment measurements could include small cells ($>0.7 \mu\text{m}$). The observations that $>60\%$ of the countable phytoplankton cells in our samples were in the nanophytoplankton ($<20 \mu\text{m}$) fraction might suggest that the cells in the uncounted $<5 \mu\text{m}$ fraction were abundant. This systematic bias may contribute to the absence of the expected pattern of decreasing specific absorption coefficient with increasing cell size; in this data set we were not able to find a significant slope (data not shown). However, when we used the ratio chlorophyll a/biovolume as an index of the size of the phytoplankton community, we found that the highest specific absorption coefficients (a^*_{ph} 674 nm) corresponded to stations 1 and 5, where small-size cells were abundant (fig. 8).

As pointed out before, changes in pigment composition have also been associated with variations in phytoplankton-specific absorption coefficient. In the Gulf of California, the average ratios of zeaxanthin/chlorophyll a were high (up to 0.37). Of all the pigments studied (table 3), the highest correlation ($r^2 = 0.58$; $p = 0.05$) with a^*_{ph} was obtained between the ratio zeaxanthin/chlorophyll a and $a^*_{ph}(440)$ (fig. 9). In general, the ratio zeaxanthin/chl a can be used as a marker pigment for cyanobacteria and prochlorophytes (Kana et al. 1988; Bidigare et al. 1989; Falkowski and Laroche 1991; Bricaud et al. 1995; Moore et al. 1995; and Sathyendranath et al. 1996). The distinctive divinyl chlorophyll a absorption peaks ($\sim 661 \text{ nm}$) of prochlorophytes were observed at stations 1, 4, and 5 (fig. 6a).

Cyanobacteria pigments are evident as absorption shoulders at 480 and 530 nm in the spectra from stations 1, 4, and 5 (fig. 6b), indicating that the cyanobacteria

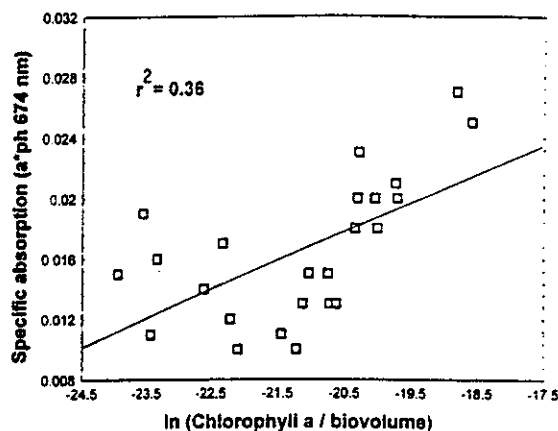


Figure 8. Specific light-absorption coefficients of phytoplankton a^*_{ph} (mg chl a l^{-1}) as a function of the $\ln(\text{chlorophyll a/biovolume})$ at 674 nm ($r^2 = 0.36$; $p = 0.05$).

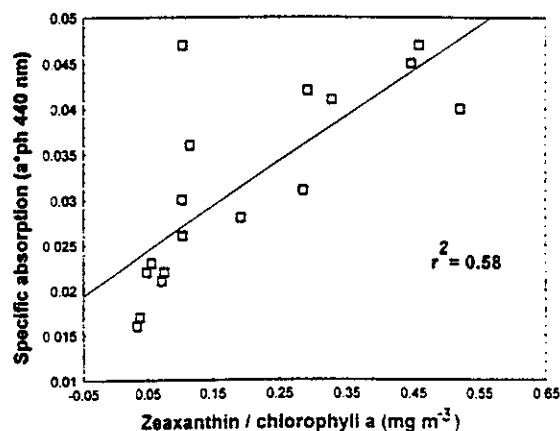


Figure 9. Specific light-absorption coefficient of a^*_{ph} (mg chl a l^{-1}) in the blue band (440 nm) as a function of the ratio zeaxanthin/chlorophyll a ($r^2 = 0.58$; $p = 0.05$).

group was present. Even though we could not directly count cyanobacteria (typically about $1 \mu\text{m}$ in diameter; with the inverted microscope technique, the presence of these small cells is evidenced by these absorption and pigment data).

High a^*_{ph} is expected for small cells because of low or absent pigment-packaging effects; the presence of small cyanobacteria where zeaxanthin was high explains part of the pattern between $a^*_{ph}(440)$ and zeaxanthin/chlorophyll a shown in figure 9. Furthermore, zeaxanthin manifests wavelength maxima at 454 and 480 nm (Jeffrey et al. 1997), typical of carotenoids; high at blue and blue-green wavelengths with a broad peak. When present, zeaxanthin is certainly responsible for some of the measured absorption at 440 nm, artificially increas-

ing $a_{ph}^*(440)$, which is normalized to chlorophyll *a* concentration only. Indeed, $a_{ph}^*(440)$ tended to be high where the pigment group PPC was high. The positive relation between $a_{ph}^*(440)$ and the ratio of zeaxanthin/chlorophyll *a* is probably due to the combined effects of pigment composition and cell size, and to the related errors in the β factor caused by these small phytoplankton on specific absorption.

At stations 2 and 3, there was less variability in the magnitude of a_{ph}^* with depth in the water column (fig. 4b, c), lower a_{ph}^* , and the lowest ratio of average zeaxanthin/chl *a* (0.073 and 0.066), with no indication of absorption by cyanobacteria pigments (table 3). We confirmed these observations by examining the exponential curve of methanol-extracted particulate absorption spectra (data not shown).

We used multiple regression analysis to explore whether cell size or pigment composition was more significant in the variability of the specific absorption coefficient (table 4). We found that the variability of $a_{ph}^*(440)$ was most strongly related first to the ratio of zeaxanthin/chlorophyll *a* ($r^2 = 0.58$; $p = 0.05$), second to the ratio chlorophyll *a*/biovolume, and finally to biovolume per cell, giving a final r^2 of 0.80; other variables were not significant in the model. Our results are in line with laboratory results of Sathyendranath et al. (1987), who studied the particle and pigment composition effect on the absorption spectra of eight species of phytoplankton. They were able to explain 44% of the variability of the absorption efficiency at 440 nm by changes in the pigment composition. When the pigment packaging was included with pigment composition, the model explained up to 96% of the variation in absorption efficiency.

Our data showed greater variability in a_{ph}^* at 440 nm than 674 nm. This difference results from strong absorption in the blue region by carotenoids; however, their concentrations were not considered in our calculations of the specific absorption coefficient. Variable contributions to $a_{ph}^*(440)$ by carotenoids will increase variability in $a_{ph}^*(440)$. In the red region (674 nm), the main absorption is due to chlorophyll *a*. Similar results have been reported by Sathyendranath et al. (1987) for laboratory cultures; Yentsch and Phinney (1989) for the western North Atlantic; Sosik and Mitchell (1991) for the California Current; and Sathyendranath et al. (1996) for the northwest Indian Ocean.

Kiefer and SooHoo (1982) measured values for the specific absorption coefficient in Gulf of California waters in March 1979 and reported a mean value of $0.022 \text{ m}^2(\text{mg chl } a)^{-1}$ for $a_{ph}^*(440)$. Yentsch and Phinney (1989) reported values for $a_{ph}^*(440)$ of ~ 0.082 and ~ 0.047 for $a_{ph}^*(670)$ for the southern part of the gulf in March 1988. Our October values for the central and northern

gulf ranged from 0.020 to $0.056 \text{ m}^2(\text{mg chl } a)^{-1}$ for $a_{ph}^*(440)$ and from 0.013 to $0.020 \text{ m}^2(\text{mg chl } a)^{-1}$ for $a_{ph}^*(674)$. Yentsch and Phinney's values were higher than ours; they suggested that the high absorption values were due to increased concentration of UV-photoprotective pigments. The data available for the Gulf of California (this paper; Kiefer and SooHoo 1982; Yentsch and Phinney 1989) are not sufficient for interpreting seasonal or interannual variability.

For our data set, pigment composition was more important than cell size for determining the magnitude of $a_{ph}^*(440)$. However, in order to explain 80% of the variability in $a_{ph}^*(440)$, a variable related to cell size was required. Most of the previous field work on the variation of $a_{ph}^*(440)$ has focused on only one of these three variables at a time. Our results are significant because they illustrate the interaction of pigment composition and pigment packaging (through chlorophyll per cell volume and through cell size) in determining the magnitude of $a_{ph}^*(440)$.

CONCLUSION

The spectra of phytoplankton belonging to the same taxonomic group tended to have similar shapes. The specific absorption coefficient of phytoplankton was highly variable (spatial domain) in the gulf. Stations where the environment favors the development of microphytoplankton (cells $>20 \mu\text{m}$) presented the lowest specific absorption coefficients because of the increased pigment-packaging effect in these biggest cells. Pigments, particularly the photoprotectant pigment zeaxanthin, had the highest correlation with the absorption coefficient. Changes in pigment composition and cellular concentration were responsible for over 70% of the variability in the specific absorption coefficient at 440 nm, and—if biovolume per cell was included—the model explained up to 80% of the variance.

The significance of these results lies in the concurrent quantitative examination of several potential controls of the specific absorption coefficient: pigment packaging (i.e., the cellular concentration of chlorophyll *a* and the phytoplankton cell volume) and the confounding effect of blue-absorbing accessory pigments. The statistical significance of the resulting multivariate relationships indicates that all three of these factors can influence the specific absorption coefficient.

Chlorophyll per volume [$\ln(\text{chl } a/\text{biovolume})$] decreased as cell size (biovolume cell^{-1}) increased: theoretical analysis that holds one variable constant while examining the other does not account for the situation observed in these particular phytoplankton communities. The bigger cells did not maintain the same internal concentration of chlorophyll per cell volume as the smaller cells; therefore, figure 8 shows that as $\ln(\text{chl}$

$a^*/\text{biovolume}$) decreased, indicating large cells, the a^*_{ph} decreased. Observations of a nonlinear relationship between $a^*_{ph}(440)$ or $a^*_{ph}(440)$ and chlorophyll *a* (e.g., Yentsch and Phinney 1989; Bricaud et al. 1995; Cleveland 1995) may indeed be due to a pigment-packaging effect related to cell size, as postulated. But our results and some of those in Cleveland 1995 show that this situation is not always the case. As previously pointed out by Hoepffner and Sathyendranath (1992), accessory pigmentation plays a significant role in the variability of $a^*_{ph}(440)$. Perhaps it is time for the community to define the specific absorption coefficient in terms that include these other pigments.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank the crew and commander of R/V *A. Humboldt H-03*, Cap. de Frag. C. G. Rodríguez Toro from the Mexican Navy; Charles Trees for his friendship and great help with reanalysis and revisions of the manuscript; and José M. Domínguez and Francisco J. Ponce for the drawings. We thank also the technicians of the Estación Oceanográfica de Ensenada: Ramón Velázquez, Jorge Salas, and Leonardo A. Santamaría. We thank Jesús Paniagua and Jaime Farber for their participation during the cruise. This study was supported by the Dirección Adjunta de Desarrollo Científico of CONACyT, through research grant T9201-1111.

LITERATURE CITED

- Babin, M., J. C. Thériault, L. Legendre, and A. Condal. 1993. Variation in the specific absorption coefficient for natural phytoplankton assemblages: impact on estimates of primary production. *Limnol. Oceanogr.* 38:154-177.
- Bidigare, R. R., O. Schofield, and B. B. Prézelin. 1989. Influence of zeaxanthin on quantum yield of photosynthesis of *Synechococcus* clone WH7803 (DC2). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 56:177-188.
- Bidigare, R. R., M. E. Ondrusek, J. H. Morrow, and D. A. Kiefer. 1990. In vivo absorption properties of algal pigments. *Ocean Optics 10, Proc. Int. Soc. Optical Eng.* 1302:290-302.
- Bricaud, A., and D. Stramsky. 1990. Spectral absorption coefficients of living phytoplankton and nonalgal biogenous matter: a comparison between the Peru upwelling area and the Sargasso Sea. *Limnol. Oceanogr.* 35:562-582.
- Bricaud, A., M. Babin, A. Morel, and H. Claustre. 1995. Variability in the chlorophyll-specific absorption coefficients of natural phytoplankton: analysis and parameterization. *J. Geophys. Res.* 100(7):13321-13332.
- Cleveland, J. S. 1995. Regional models for phytoplankton absorption as a function of chlorophyll *a* concentration. *J. Geophys. Res.* 100(7):13333-13344.
- Cleveland, J. S., and A. D. Weidemann. 1993. Quantifying absorption by aquatic particles: a multiple scattering correction for glass fiber filters. *Limnol. Oceanogr.* 38(6):1321-1327.
- Dubinský, Z., P. G. Falkowski, and K. Wyman. 1986. Light harvesting and utilization by phytoplankton. *Plant Cell Physiol.* 27:1335-1349.
- Duvens, L. N. M. 1956. The flattening of the absorption spectrum of suspensions, as compared to that of solutions. *Biochim. Biophys. Acta* 19:1-12.
- Edler, L. 1979. Recommendations for marine biological studies in the Baltic Sea: phytoplankton and chlorophyll. National Swedish Environmental Protection Board, 37 pp.
- Everitt, D. A., S. W. Wright, J. K. Volkman, D. P. Thomas, and E. J. Lindström. 1990. Phytoplankton community compositions in the western equatorial Pacific determined from chlorophyll and carotenoid pigment distributions. *Deep Sea Res.* 37:975-997.
- Falkowski, P. G., and J. LaRoche. 1991. Acclimation to spectral irradiance in algae. *J. Phycol.* 27:8-14.
- Hoepffner, N., and S. Sathyendranath. 1992. Bio-optical characteristics of coastal waters: absorption spectra of phytoplankton and pigment distributions in the western North Atlantic. *Limnol. Oceanogr.* 37:1660-1679.
- Jeffrey, S. W., R. F. C. Mantoura, and S. W. Wright. 1997. Phytoplankton pigments in oceanography: a guide to advanced methods. SCOR-UNESCO, Paris, 661 pp.
- Kana, T. M., P. M. Glibert, R. Goenke, and N. A. Welschmeyer. 1988. Zeaxanthin and β -carotene in *Synechococcus* WH7803 respond differentially to irradiance. *Limnol. Oceanogr.* 33:1623-1627.
- Kiefer, D. A., and B. G. Mitchell. 1983. A simple, steady state description of phytoplankton growth based on absorption cross section and quantum efficiency. *Limnol. Oceanogr.* 28:770-776.
- Kiefer, D. A., and J. B. Soohoo. 1982. Spectral absorption by marine particles of coastal waters of Baja California. *Limnol. Oceanogr.* 27(3):492-499.
- Kirk, J. T. O. 1994. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. 2d ed. New York: Cambridge Univ. Press, 509 pp.
- Kishino, M., N. Takahashi, N. Okami, and S. Ichimura. 1985. Estimation of the spectral absorption coefficients of phytoplankton in the sea. *Bull. Mar. Sci.* 37:634-642.
- Lewis, M. R., R. E. Warnock, and T. Platt. 1985. Absorption and photosynthetic action spectra for natural phytoplankton populations: implications for productions in the open ocean. *Limnol. Oceanogr.* 30:794-806.
- Maske, H., and H. Haardt. 1987. Quantitative in vivo absorption spectra of phytoplankton: detrital absorption and comparison with fluorescence excitation spectra. *Limnol. Oceanogr.* 32(3):620-633.
- Mitchell, B. G. 1990. Algorithms for determining the absorption coefficient of aquatic particulates using the quantitative filter technique (QFT). In *Ocean optics X*, R. Spinrad, ed. Proceeding reprint: International Society for Optical Engineering, 1302, pp. 137-148.
- Mitchell, B. G., and D. A. Kiefer. 1988a. Chlorophyll *a* specific absorption and fluorescence excitation spectra for light-limited phytoplankton. *Deep-Sea Res.* 35:639-663.
- . 1988b. Variability in pigment specific particulate fluorescence and absorption spectra in the northeastern Pacific Ocean. *Deep-Sea Res.* 35:665-689.
- Moore, L. R., R. Goenke, and S. W. Chisholm. 1995. Comparative physiology of *Synechococcus* and *Prochlorococcus* influence of light and temperature on growth, pigments, fluorescence and absorptive properties. *Mar. Ecol. Ser.* 116:259-275.
- Morel, A., and A. Bricaud. 1981. Theoretical results concerning light absorption in a discrete medium, and application to specific absorption of phytoplankton. *Deep-Sea Res.* 28:1375-1393.
- Morel, A., and L. Prieur. 1977. Analysis of variations in ocean color. *Limnol. Oceanogr.* 22:709-722.
- Nelson, N. B., B. B. Prézelin, and R. R. Bidigare. 1993. Phytoplankton light absorption and package effect in California coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 94:217-227.
- Sathyendranath, S., L. Lazzara, and L. Prieur. 1987. Variations in the spectral values of specific absorption of phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 32:403-415.
- Sathyendranath, S., T. Platt, V. Stuart, B. D. Irvin, M. J. W. Veldhuis, G. W. Kraay, and W. G. Harrison. 1996. Some bio-optical characteristics of phytoplankton in the NW Indian Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 132:299-311.
- Sosik, H. M., and B. G. Mitchell. 1991. Absorption, fluorescence, and quantum yield for growth in nitrogen-limited *Dunaliella termostolens*. *Limnol. Oceanogr.* 36(5):910-921.
- . 1995. Light absorption by phytoplankton, photosynthetic pigments and detritus in the California Current system. *Deep-Sea Res.* 42:1717-1748.
- Spinrad, R. W., and J. F. Brown. 1986. Relative real refractive index of marine microorganisms: a technique for flow cytometric estimation. *Appl. Optics* 25:1930-1934.
- Strickmann, R. R. 1967. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.* 12:411-418.
- Strickland, J. D., and T. R. Parsons. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Bull. 167 Fish. Res. Board Can.*, Ottawa, 310 pp.

- Wright, S. W., S. W. Jeffrey, R. F. Mantoura, C. A. Llewellyn, T. Bjornland, D. Répeta, and N. Welschmeyer. 1991. Improved HPLC method for the analysis of chlorophylls and carotenoids from marine phytoplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 77:183-196.
- Yentsch, C. S. 1960. The influence of phytoplankton pigments on the colour of sea water. *Deep-Sea Res.* 7:1-9.
- Yentsch, C. S., and D. W. Menzel. 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and pheophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.* 10:221-231.
- Yentsch, C. S., and D. A. Phinney. 1989. A bridge between ocean optics and microbial ecology. *Limnol. Oceanogr.* 34:1694-1705.