# RELACION ENTRE CLOROFILA SUPERFICIAL Y CLOROFILA EN LA ZONA EUFOTICA DEL GOLFO DE CALIFORNIA: POSIBLE APLICACION PARA ESTIMAR LA PRODUCCION PRIMARIA CON DATOS OBTENIDOS POR SENSORES REMOTOS

# RELATIONSHIP BETWEEN SURFACE CHLOROPHYLL AND CHLOROPHYLL IN THE EUPHOTIC ZONE OF THE GULF OF CALIFORNIA: POSSIBLE APPLICATION TO ESTIMATE PRIMARY PRODUCTION WITH DATA OBTAINED BY REMOTE SENSORS

Rafael Cervantes-Duarte<sup>1,2,\*</sup> Gilberto Gaxiola-Castro<sup>2</sup> José Eduardo Valdez-Holguín<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup> Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas Apartado postal 592 La Paz, Baja California Sur, México

<sup>2</sup> Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada División de Oceanología Apartado postal 2732 Ensenada, Baja California, México

> <sup>3</sup> Departamento del Centro de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad de Sonora Rosales y Niños Héroes Hermosillo, Sonora, México

Recibido en agosto de 1993; aceptado en octubre de 1993

### RESUMEN

La distribución vertical de pigmentos (clorofila *a*) en el área de estudio presentó máximos de clorofila superficiales al norte del transecto 240, máximos subsuperficiales y profundos del transecto 320 hacia el sur, y ambos tipos de distribución entre los transectos 240 y 320. Se encontró una correlación lineal positiva entre la concentración de clorofila integrada en la zona eufótica y la concentración de clorofila superficial (r = 0.61, p < 0.001). Asimismo, se correlacionó la concentración de clorofila promedio que puede medir un sensor remoto con la concentración de clorofila integrada en la zona eufótica, y resultó un coeficiente mayor (r = 0.79, p < 0.001). Estimar la clorofila integrada en la zona eufótica a partir de la clorofila superficial en esta época del año es complicado, debido a la gran variedad de formas de los perfiles de pigmentos, por lo que se propone un perfil de pigmentos normalizado promedio, como un primer intento para aplicar los modelos de estimación de producción primaria basados en luz y biomasa de fitoplancton. De acuerdo con este perfil normalizado promedio, el Golfo de California durante el invierno se puede considerar como una región mesotrófica, con un leve máximo subsuperficial de clorofila.

Palabras clave: clorofila, sensores remotos, Golfo de California.

<sup>\*</sup>Becario de la Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas del Instituto Politécnico Nacional.

### ABSTRACT

The vertical distribution of pigments (chlorophyll *a*) in the study area showed maximum surface chlorophyll to the north of line 240, subsurface and deep chlorophyll maxima to the south of line 320 and both kinds of distribution between lines 240 and 320. Surface chlorophyll was positively correlated with integrated chlorophyll within the euphotic zone (r = 0.61, p < 0.001). We found a higher linear correlation between the chlorophyll concentration presumably measured by remote sensing and the integrated chlorophyll (r = 0.79, p < 0.001). The estimation of integrated chlorophyll in the euphotic zone from surface chlorophyll was complicated because of the variability of the vertical profiles of pigments for this season. Therefore, we propose a mean normalized profile of pigments for the use of primary production models based on light and phytoplankton biomass. From the mean normalized chlorophyll profile, during winter the Gulf of California can be classified as a mesotrophic region, with a not very prominent subsurface chlorophyll maximun.

Key words: chlorophyll, remote sensing, Gulf of California.

### INTRODUCCION

El Golfo de California es un mar marginal con alta productividad primaria (Zeitzschel, 1969; Gaxiola-Castro y Alvarez-Borrego, 1986; Valdez-Holguín y Lara-Lara, 1987), como resultado del continuo transporte de nutrientes hacia la zona eufótica (Alvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). Sin embargo, la influencia de las aguas del Océano Pacífico, las características geográficas, topográficas y batimétricas, además de los procesos físicos como mareas, vientos y calentamiento solar, determinan zonas con diferentes condiciones tróficas. Con base en la distribución de fitoplancton, el Golfo ha sido dividido en cuatro regiones (Round, 1967): la región al sur de la latitud 25°N; la región central, entre la latitud de 25 y 27°N; la región norte, entre la latitud de 27°N y las grandes islas; y la región interior, al norte de las Islas Angel de la Guarda y Tiburón. La región sur se caracteriza por menor abundancia de fitoplancton; en cambio, en la región norte se han registrado los valores mayores (Alvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991). Con datos del Coastal Zone Color Scanner (CZCS) Santamaría-del-Angel et al. (en prensa) dividieron al Golfo de California en regiones biogeográficas. Las series de tiempo de pigmentos fotosintéticos generadas por estos autores muestran una variación estacional, con máximas concentraciones en "invierno" (entre noviembre y mayo) y mínimas en "verano" (entre junio y octubre). Durante el invierno, fueron evidentes los valores mayores en la parte norte y las menores concentraciones se encontraron en la entrada del Golfo.

### INTRODUCTION

The Gulf of California is a marginal sea with high primary productivity (Zeitzschel, 1969; Gaxiola-Castro and Alvarez-Borrego, 1986; Valdez-Holguín and Lara-Lara, 1987), as a result of the continuous transport of nutrients towards the euphotic zone (Alvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991). However, the influence of Pacific waters, the geographic, topographic and bathymetric characteristics, as well as physical processes such as tides, winds and solar heating, determine areas with different trophic conditions. Based on the distribution of phytoplankton, the Gulf has been divided into four regions (Round, 1967): the region south of 25°N; the central region, between 25 and 27°N; the northern region, between 27°N and the big islands; the inner region, north of Angel de la Guarda and Tiburón islands. The southern region is characterized by the lowest abundances of phytoplankton, whereas the highest values have been recorded in the northern region (Alvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991). Based on Coastal Zone Color Scanner (CZCS) imagery, Santamaría-del-Angel et al. (in press) divided the Gulf of California into biogeographic regions. The time series of photosynthetic pigments generated by these authors show a seasonal variation, with maximum concentrations in "winter" (November-May) and minimum in "summer" (June-October). In winter, the highest values were found in the northern part, whereas the lowest concentrations were recorded at the entrance of the Gulf, south of 25°N. In summer, most of the Gulf waters

al sur de los 25°N. Bajo condiciones de verano la mayoría de las aguas del Golfo tuvieron muy bajas concentraciones de pigmentos, excepto alrededor de las grandes islas (Angel de la Guarda y Tiburón), la región adyacente a la boca del Río Colorado y junto al continente.

La productividad primaria en el Golfo no muestra una clara tendencia geográfica; sin embargo, los valores superficiales son comúnmente menores en la parte sur que en la del norte e interior del mismo, aunque la zona eufótica en el sur es típicamente más profunda (70 a 90 m, comparada con aproximadamente 30 m en el norte), por lo que los valores de productividad integrada tienden a ser similares (Valdez-Holguín y Lara-Lara, 1987; Alvarez-Borrego y Lara-Lara, 1991).

El Golfo de California es una región adecuada para llevar a cabo estudios con sensores remotos, debido a sus cielos despejados y atmósfera seca, la mayor parte del año. De aquí la importancia de generar información que ayude a interpretar y usar imágenes de la próxima generación de sensores remotos, como el SeaWiFS (Sea-view Wide Field Sensor).

La determinación de pigmentos fotosintéticos (clorofila a + feopigmentos) a partir de imágenes de color producidas por sensores remotos tiene la ventaja de que se puede examinar en forma rápida y sinóptica una gran extensión del océano. Una limitación de los sensores remotos es que sólo pueden evaluar el contenido de pigmentos en la primera profundidad óptica ( $\zeta = 1$ , definida por  $\zeta = K_d z$ , donde  $K_d$  es el valor promedio del coeficiente de atenuación vertical de la irradiancia descendente desde la profundidad cero hasta la profundidad z; Kirk, 1983). Considerando que la zona eufótica tiene 4.6 profundidades ópticas (1% del nivel de luz), la mayoría del fitoplancton podría pasar inadvertido para el satélite, dependiendo de la profundidad del máximo de clorofila. Esto significa un problema si se quieren convertir los datos de pigmentos superficiales en datos de producción primaria integrada en la columna de agua. Otros factores que dificultan esta estimación son la fracción variable de feopigmentos vs. clorofila y la variabilidad de especies fitoplanctónicas y su estado fisiológico (Balch et al., 1992).

Se ha observado una correlación positiva entre la clorofila superficial o cercana a la had very low pigment concentrations, except in the vicinity of the big islands (Angel de la Guarda and Tiburón), the area adjacent to the mouth of the Colorado River and next to the mainland.

Primary productivity in the Gulf does not show a clear geographic trend. However, surface values are generally lower in the southern Gulf than in the northern and inner parts, though the euphotic zone in the south is typically deeper (70 to 90 m, compared to approximately 30 m in the north), so the integrated productivity values tend to be similar (Valdez-Holguín and Lara-Lara, 1987; Alvarez-Borrego and Lara-Lara, 1991).

The Gulf of California is a suitable place for remote sensing studies, because of its clear skies and dry atmosphere during most of the year. Hence the importance of generating information that will help to interpret and use the images from the next generation of remote sensors, such as SeaWiFS (Sea-view Wide Field Sensor).

The determination of photosynthetic pigments (chlorophyll a + phaeopigments) from colour images produced by remote sensors, has the advantage that a wide area of the ocean can be monitored rapidly and synoptically. A limitation of remote sensors is that they can only evaluate pigment content in the first optical depth ( $\zeta = 1$ , defined by  $\zeta = K_d z$ , where  $K_d$  is the mean value of the vertical attenuation coefficient for the downwelling irradiance from depth zero to depth z; Kirk, 1983). Considering that the euphotic zone has 4.6 optical depths (1% of surface irradiance), most of the phytoplankton may not be detected by the satellite, depending on the depth of the chlorophyll maximum. This makes the step of converting surface pigment data into integrated primary production data difficult. Other factors that make this estimation difficult are the variable fraction of phaeopigments vs. chlorophyll, and the variability of phytoplankton species and their physiological state (Balch et al., 1992).

A positive correlation between surface or near-surface chlorophyll and integrated chlorophyll within the water column has been reported (Lorenzen, 1970; Smith and Baker, 1978; Morel and Berthon, 1989; Balch *et al.*, superficie y la clorofila integrada en la columna de agua (Lorenzen, 1970; Smith y Baker, 1978: Morel v Berthon, 1989: Balch et al., 1992). Sin embargo, antes de usar la clorofila superficial como un indicador de la biomasa integrada en la columna de agua, la relación debe calibrarse en el área geográfica bajo las condiciones ambientales en que se usará. Por ejemplo, en áreas oligotróficas con valores superficiales relativamente bajos y un máximo de clorofila profundo, la relación anterior no es fácil de utilizar; en cambio, en áreas con fuertes gradientes espaciales, los valores superficiales pueden ser buenos indicadores de los cambios biológicos (Hayward y Venrick, 1982).

A partir de la información proporcionada por los sensores remotos es posible determinar la producción primaria, de acuerdo con el siguiente esquema: 1) derivar relaciones estadísticamente significativas entre la concentración de clorofila en la primera profundidad óptica (medida por el satélite) y el contenido integrado en la zona eufótica; 2) determinar la forma de la distribución vertical de pigmentos; 3) combinar la información anterior con los modelos de relación de luz y fotosíntesis (por ejemplo, Balch *et al.*, 1989a; Morel y Berthon, 1989; Platt *et al.*, 1988, entre otros).

La exactitud al estimar la producción primaria en la columna de agua por medio de datos de sensores remotos depende principalmente del conocimiento preciso de la estructura del perfil de biomasa (Platt et al., 1988). La biomasa observada por el satélite es aproximadamente el 20% de la biomasa total en aguas bien mezcladas v del 2 al 15% en una columna de agua estratificada (Platt y Herman, 1983; Balch et al., 1989a, 1989b). Hay varias aproximaciones para simular un perfil de biomasa a partir de los datos superficiales: 1) suponer un perfil de clorofila uniforme (Platt, 1986), lo cual involucra un error de hasta 90% en la estimación de biomasa integrada (Sathyendranath y Platt, 1989); 2) construir un perfil promedio de la distribución vertical de clorofila integrada en cada profundidad óptica vs. profundidad óptica (Balch et al., 1989a y 1989b); 3) predecir el perfil vertical de la fluorescencia de la clorofila a normalizada, partiendo de la profundidad óptica  $1/K_{490}$  (m) estimada por el sensor remoto (Mueller y Lange, 1989); y 4) determinar un perfil promedio normalizado para varias situaciones tróficas (Morel y Berthon, 1989).

1992). However, before using surface chlorophyll as an indicator of integrated biomass in the water column, the relationship must be calibrated in the geographical area under the environmental conditions in which it will be used. For example, in oligotrophic areas with relatively low surface values and a deep chlorophyll maximum, the previous relationship is difficult to use; on the other hand, in areas with strong spatial gradients, surface values may be good indicators of biological changes (Hayward and Venrick, 1982).

From remotely sensed data it is possible to determine the primary production, according to the following scheme: 1) derive statistically significant relationships between the chlorophyll concentration in the first optical depth (measured by the satellite) and the integrated content within the euphotic zone; 2) determine the shape of the vertical distribution of pigments; 3) combine the previous information with light-photosynthesis models (for example, Balch *et al.*, 1989a; Morel and Berthon, 1989; Platt *et al.*, 1988, among others).

The accuracy of the estimation of primary production in the water column using remotely sensed data mainly depends on the precise knowledge of the structure of the biomass profile (Platt et al., 1988). The biomass observed by the satellite is approximately 20% of the total biomass in well-mixed waters and 2-15% in a stratified water column (Platt and Herman, 1983; Balch et al., 1989a, 1989b). There are several approximations to simulate a biomass profile from surface data: 1) assuming a uniform chlorophyll profile (Platt, 1986), which involves an error of up to 90% in the estimation of integrated biomass (Sathyendranath and Platt, 1989); 2) constructing a mean profile of the vertical distribution of integrated chlorophyll in each optical depth vs. optical depth (Balch et al., 1989a, 1989b); 3) predicting the vertical profile of normalized chlorophyll a fluorescence from the optical depth  $1/K_{490}$  (m) estimated by the remote sensor (Mueller and Lange, 1989); 4) determining a mean normalized profile for several trophic situations (Morel and Berthon, 1989).

The purpose of this study is to evaluate the possibility of estimating the chlorophyll

El propósito de este trabajo es evaluar la posibilidad de estimar la concentración de clorofila en la zona productiva a partir de la concentración de clorofila superficial y proponer la forma de la distribución vertical promedio de la clorofila en la columna de agua. Con datos tomados durante el invierno de 1990, se pretende caracterizar un perfil típico de clorofila en la zona eufótica, que ayude en la aplicación de modelos para estimar la producción primaria en el Golfo de California.

## **METODOS**

Los datos de clorofila fueron tomados del 16 de febrero al 3 de marzo de 1990, a bordo del B/O *Altair* (Fig. 1). La posición de las estaciones está relacionada con la distancia en millas náuticas partiendo de la cabeza del golfo y de la costa del continente. Por ejemplo, la estación 420.30 está a 420 millas náuticas de la cabeza y a 30 millas náuticas de la costa del continente.

Las muestras para el análisis de clorofila a fueron recolectadas cada 20 millas náuticas, con botellas Niskin de 5 l, a las profundidades estándar de 1, 10, 20, 30, 50 y 100 m. Luego se pasaron a través de filtros GF/C de 25 mm de diámetro. La extracción de pigmentos se hizo de acuerdo con las recomendaciones de Venrick y Hayward (1984), colocando los filtros por 24 horas con 10 ml de acetona al 90%, en un medio frío y obscuro. La fluorescencia fue determinada con un fluorímetro Turner Designs, según la técnica de Yentsch y Menzel (1963) y Holm-Hansen *et al.* (1965).

La zona eufótica  $(Z_e)$  se calculó por medio de una aproximación al modelo espectral de penetración de radiación descendente en función de la concentración promedio de pigmentos dentro de la zona eufótica (Morel, 1988), para zonas eufóticas menores de 102 m (Morel y Berthon, 1989): concentration in the productive zone based on the surface chlorophyll concentration and propose the shape of the mean vertical distribution of chlorophyll in the water column. With data taken in winter 1990, we aim to characterize a typical chlorophyll profile in the euphotic zone that may be used in models to estimate primary production in the Gulf of California.

#### **METHODS**

The chlorophyll data were obtained from 16 February to 3 March, 1990 aboard the R/V Altair (Fig. 1). The position of the stations is related to the distance, in nautical miles, from the head of the Gulf and from the coast of the mainland. For example, station 420.30 is 420 nautical miles from the head and 30 nautical miles from the mainland.

The samples for the analysis of chlorophyll *a* were collected every 20 nautical miles with 5-1 Niskin bottles, at standard depths of 1, 10, 20, 30, 50 and 100 m, and passed through GF/C filters of 25 mm diameter. Pigment extraction was according to the recommendations of Venrick and Hayward (1984), placing the filters with 10 ml of acetone (90%) in a cold and dark room for 24 hours. Fluorescence was determined with a Turner Designs fluorimeter, following Yentsch and Menzel (1963) and Holm-Hansen *et al.* (1965).

The euphotic zone  $(Z_e)$  was calculated with an approximation to the spectral model of downwelling radiation penetration as a function of the mean pigment concentration within the euphotic layer (Morel, 1988), for euphotic zones of less than 102 m (Morel and Berthon, 1989):

$$Z_{e} = 568.2 < C >_{tot}^{-0.746}$$
(1)

 $Z_e y \langle C \rangle_{tot}$  se calcularon simultáneamente a partir de un perfil de clorofila. Por ejemplo, dado el perfil de pigmentos, éste es progresivamente integrado con respecto a la profundidad (z). Los valores sucesivos de pigmento integrado son introducidos en la ec.1  $Z_e$  and  $\langle C \rangle_{tot}$  are calculated simultaneously from a chlorophyll profile. For example, a given pigment profile is progressively integrated with respect to depth (z). The successive integrated pigment values are introduced in Eq. 1 and successive  $Z_e$  values are

y se obtienen valores sucesivos de  $Z_e$ , que van decreciendo. Los valores de  $Z_e$  son comparados con los de z y cuando  $Z_e$  es menor que la profundidad (z) usada cuando se integra el perfil, entonces el proceso se detiene. Luego, un esquema iterativo permite que la profundidad  $Z_e$  sea determinada exactamente por interpolación (a incrementos de 0.1 m) y que  $<C>_{tot}$  sea obtenida al mismo tiempo. Para la correcta interpretación de este modelo se supone que el área estudiada del Golfo presenobtained that are progressively decreasing. The  $Z_e$  values are compared with those of z and when the  $Z_e$  value is less than the depth (z) used when integrating the profile, the process is stopped. Then, an iterative scheme allows the exact  $Z_e$  depth to be determined by interpolation (increment 0.1 m);  $< C >_{IOI}$  is obtained at the same time. For the correct interpretation of this model it is assumed that the area of the Gulf studied presents characteristics of Case 1 waters, where light in the



Figura 1. Localización de las estaciones de muestreo. Figure 1. Location of the sampling stations.

ta características de aguas Caso 1, donde la luz de la columna de agua solamente se atenúa por el fitoplancton y sus productos de degradación

La concentración de pigmentos promedio en la zona eufótica ( $\overline{C}_{Ze}$ ) se calculó con la ecuación de Morel y Berthon (1989): water column is only attenuated by phytoplankton and its degradation products.

The mean pigment concentration within the euphotic zone ( $\overline{C}_{2e}$ ) was calculated with the equation of Morel and Berthon (1989):

$$\overline{C}_{Z_{e}} = Z_{e}^{-1} \int_{0}^{Z_{e}} C(z) dz = Z_{e}^{-1} < C >_{tot}$$
(2)

En forma similar a la anterior, el cálculo de la concentración de clorofila promedio en la primera profundidad óptica ( $\overline{C}pd$ ) se obtuvo de la ecuación propuesta por Morel y Berthon (1989):

In a similar way, the mean chlorophyll concentration in the first optical depth  $(\overline{C}_{pd})$  was obtained with the equation proposed by Morel and Berthon (1989):

$$\bar{C}_{pd} = Z_{pd}^{-1} \int_{0}^{2_{pd}} C(z) dz$$
 (3)

donde  $Z_{pd}$  corresponde al espesor de la primera profundidad óptica, definida como  $Z_{pd} \approx Z_e/4.6$ . Se supone que la concentración ( $C_{pd}$ ) es equivalente a lo que puede ser detectado por el sensor remoto ( $C_{sat}$ ) (Morel y Berthon, 1989; André, 1992).

Se obtuvieron perfiles de la razón de la clorofila de cada profundidad con la clorofila promedio de la zona eufótica  $C/\overline{C}_{ze}$ , graficando con respecto a una profundidad adimensional ( $\hat{\xi} = z/Z_e$ ) en cada estación. De este modo las formas de los perfiles de las diferentes estaciones pueden ser comparadas, al menos en su distribución vertical relativa. Cada estación fue dividida en cinco  $\Delta \hat{\xi}$  iguales entre los límites  $\hat{\xi} = 0$  y  $\hat{\xi} = 2$  (0.1% del nivel de luz).

where  $Z_{pd}$  corresponds to the thickness of the first optical depth, defined as  $Z_{pd} \approx Z_e/4.6$ . It is assumed that the concentration  $(C_{pd})$  is equivalent to what is presumably detected by the remote sensor  $(C_{sat})$  (Morel and Berthon, 1989; André, 1992).

Profiles were obtained of the ratio of chlorophyll at each depth to mean chlorophyll in the euphotic zone,  $C/\overline{C}_{ze}$ , by plotting with respect to an adimensional depth ( $\xi = z/Z_e$ ) at each station. In this way, the shapes of the profiles for different stations can be compared, at least in regard to their relative vertical distribution. Each station was divided into five equal  $\Delta \xi$  between the limits  $\xi = 0$  and  $\xi = 2 (0.1\% \text{ of surface irradiance}).$ 

#### Lista de símbolos utilizados/List of symbols used

- $\xi$  Profundidad óptica ( $\xi = K_d z$ ). Optical depth ( $\xi = K_d z$ ).
- $K_d$  Coeficiente de atenuación de la irradiancia descendente, desde la profundidad cero hasta la profundidad z (m<sup>-1</sup>).
  - Attenuation coefficient for the downwelling irradiance from depth zero to depth z (m<sup>-1</sup>).
- z Profundidad (m). Depth (m).
- $1 / K_{490}$  Profundidad de atenuación de la irradiancia de la longitud de onda de 490 nm (m). Attenuation depth of the irradiance of the 490 nm wavelength (m).

Ze	Profundidad de la zona eufótica (m). Depth of the euphotic zone (m).
< ( > <sub>tot</sub>	Clorofila a integrada, en la zona cufótica (mg m <sup>-2</sup> ). Integrated chlorophyll a within the euphotic zone (mg m <sup>-2</sup> ).
$\overline{C}_{Z_{\theta}}$	Clorofila <i>a</i> promedio, en la zona eufótica (mg m <sup>-3</sup> ). Mean chlorophyll <i>a</i> within the euphotic zone (mg m <sup>-3</sup> ).
C(z)	Clorofila a (mg m <sup>-3</sup> ). Chlorophyll a (mg m <sup>-3</sup> ).
$\overline{C}_{pd}$	Clorofila <i>a</i> promedio, en la primera profundidad óptica (mg m <sup>-3</sup> ). Mean chlorophyll <i>a</i> in the first optical depth (mg m <sup>-3</sup> ).
$Z_{pd}$	Profundidad de la primera profundidad óptica (m). Depth of the first optical depth (m).
ξ	Profundidad adimensional $(z/Z_e)$ . Adimensional depth $(z/Z_e)$ .
$\overline{C}_{sat}$	Pigmentos fotosintéticos promedio, detectados por sensores remotos (mg m <sup>-</sup> Mean photosynthetic pigments detected by remote sensors (mg m <sup>-3</sup> ).
$E_{d(0)}$	Irradiancia descendente, inmediata debajo de la superficie ( $\mu E m^{-2} s^{-1}$ ). Downwelling irradiance immediately below the surface ( $\mu E m^{-2} s^{-1}$ ).

## **RESULTADOS Y DISCUSION**

A partir del transecto 240 hacia el norte. se obtuvieron perfiles de clorofila con un notorio máximo superficial en un intervalo entre 0.5 y 3.0 mg m<sup>-3</sup>, aproximadamente, que disminuye con la profundidad (Fig. 2). Respecto al otoño de 1987 (octubre a noviembre), Millán-Núñez et al. (1993) informaron que para esta zona (a lo largo del Canal de Ballenas) la concentración de clorofila a presentó una variación tanto vertical como horizontal muy marcada, con máximos subsuperficiales (15 a 25 m) hasta de 3 mg m<sup>-3</sup> para la parte norte, mientras que en la parte sur del canal la columna de agua fue más homogénea. Asimismo, encontraron que, frente a la parte este de la Isla Angel de la Guarda, la concentración de clorofila a fue similar en la columna de agua a partir de los 5 m, con concentraciones de 1 mg m<sup>-3</sup>, y ligeramente menores en superficie. Estos autores determinaron que entre las islas las concentraciones de clorofila a fueron muy variables, debido a los procesos de mezcla que ocurren en el área (Roden y Emilson, 1979). De lo anterior se puede deducir que, en esta zona (entre los transectos 240 y 135), los procesos de mezcla juegan un papel importante para determinar la distribución vertical de pigmentos, y en este

#### **RESULTS AND DISCUSSION**

From transect 240 northwards, chlorophyll profiles were obtained with a prominent surface maximum in an approximate range of 0.5 to  $3.00 \text{ mg m}^{-3}$ , decreasing with depth (Fig. 2). Millán-Núñez et al. (1993) reported that during autumn 1987 (October-November), in Ballenas Channel, chlorophyll a concentration presented a strong vertical and horizontal variation along the channel, with a subsurface maximum (15-25 m) of  $3 \text{ mg m}^{-3}$ at the northern end, whereas the water column was more homogeneous in the southern part of the channel. Moreover, they found that off the eastern shore of Isla Angel de la Guarda, chlorophyll a concentration was similar in the water column from the 5 m depth, with concentrations of  $1 \text{ mg m}^{-3}$  and slightly lower at the surface. Millán-Núñez et al. (1993) also reported that, between the islands, chlorophyll a concentrations were very variable due to the mixing processes that occur in that area (Roden and Emilson, 1979). Therefore, it can be inferred that in this area (between transects 240 and 135), mixing processes play an important role in the determination of the vertical distribution of pigments. It can be seen in this study that in winter the maxima generally occur at the

3)

estudio es evidente que en el invierno los máximos son generalmente superficiales, mientras que en el otoño, de acuerdo con Millán-Núñez et al. (1993), los máximos son subsuperficiales.

Del transecto 260 al 320, se presenta una zona de transición entre los perfiles de clorofila con máximos superficiales y subsuperficiales. Los valores de clorofila superficiales van de 0.8 a 3.0 mg m<sup>-3</sup> y los subsuperficiales de 1.0 a 4.8 mg m<sup>-3</sup> (Fig. 3). surface, whereas in autumn, according to Millán-Núñez et al. (1993), the maxima are subsurface.

From transect 260 to 320, there is a transition zone between the chlorophyll profiles with surface and subsurface maxima. The surface chlorophyll values ranged from 0.8 to 3.0 mg m<sup>-3</sup> and the subsurface values from 1.0 to 4.8 mg m<sup>-3</sup> (Fig. 3). Lara-Lara *et al.* (1993) reported a thermal front in this area during spring (March-April) 1985.



Figura 2. Perfiles verticales de clorofila (mg m<sup>-3</sup>), en las estaciones del transecto 135 al 240, en el Golfo de California. Figure 2. Vertical profiles of chlorophyll (mg m<sup>-3</sup>) at the stations along transects 135 to 240, in the Gulf of California.

En esta zona, Lara-Lara et al. (1993) observaron durante la primavera (de marzo a abril) de 1985 el desarrollo de un frente térmico, en el cual la clorofila a fue menor en el centro del área de estudio y aumentó hacia la costa este y, ligeramente, hacia el norte y sur. Dichos frentes regulan en gran parte la fertilidad del área y, por tanto, tienen gran significación en la distribución espacial de los organismos planctónicos (Lara-Lara et al., 1993). Posiblewith lower chlorophyll a in the central Gulf, increasing towards the eastern coast and slightly towards the north and south. These fronts largely regulate the fertility of the area and therefore play a significant role in the spatial distribution of planktonic organisms (Lara-Lara *et al.*, 1993). These fronts and the plumes of cold waters may generate the variability of the pigment profiles in this area.



Figura 3. Perfiles verticales de clorofila (mg m<sup>-3</sup>) en las estaciones del transecto 240 al 320, en el Golfo de California.

Figure 3. Vertical profiles of chlorophyll (mg  $m^{-3}$ ) at the stations along transects 240 to 320, in the Gulf of California.

mente estos frentes y las plumas de aguas frías generan la variabilidad de los perfiles de pigmentos en esta zona.

Al sur del transecto 360, los máximos de clorofila subsuperficiales son más frecuentes y con zonas eufóticas más profundas. Estos máximos se localizaron a profundidades entre 10 y 20 m (en ocasiones con un segundo máximo a 50 m; Fig. 4). La definición exacta del máximo de clorofila está limitada por el intervalo vertical de muestreo utilizado en este South of transect 360, the subsurface chlorophyll maxima are more frequent and with deeper euphotic zones. These maxima were found at depths between 10 and 20 m (on occasions with a second maximum at 50 m; Fig. 4). The precise definition of the chlorophyll maximum is limited by the vertical sampling interval used in this study. Therefore, the positions of the chlorophyll maxima should only be considered a first approximation to the real value. This area has more



**Figura 4**. Perfiles verticales de clorofila (mg m<sup>-3</sup>) en las estaciones del transecto 320 al 420, en el Golfo de California. **Figure 4**. Vertical profiles of chlorophyll (mg m<sup>-3</sup>) at the stations along transects 320 to 420, in the Gulf of California.

trabajo. Por tanto, las posiciones de los máximos de clorofila sólo se deberán considerar como una primera aproximación al valor verdadero. Esta zona es de características más oceánicas, por lo que es posible que se desarrolle un máximo subsuperficial o profundo con más frecuencia.

La heterogeneidad de formas de los perfiles de clorofila muestra la dificultad de utilizar un esquema general único de la distribución vertical de clorofila para todo el Golfo en esta época del año. Es evidente que, para estimar la concentración de pigmentos promedio en la zona eufótica a partir de imágenes de color, se debe tomar en cuenta que la zona norte del área de estudio presentó un máximo de clorofila superficial en invierno, y Millán-Núñez et al. (1993) informaron de máximos subsuperficiales durante el otoño. En la denominada zona sur, muy a menudo se presenta un máximo subsuperficial y, en la zona de transición, una alternancia de lo anterior, de acuerdo con las condiciones predominantes. No tomar esto en consideración podría traer como resultado la subestimación o sobreestimación de la concentración de clorofila en la zona productiva.

La concentración de clorofila superficial en el área de estudio fue, en promedio, de 1.39 mg m<sup>-3</sup>, con una desviación estándar de 0.81 mg m<sup>-3</sup>. Aunque con distribución en parches, las mayores concentraciones se encontraron en la zona de las grandes islas y en la denominada zona de transición (Fig. 5).

La distribución de clorofila integrada en la zona eufótica, calculada a partir del modelo de Morel y Berthon (1989), fue más homogénea que la distribución superficial, debido a que la zona eufótica es típicamente más profunda en el sur que en el norte (Valdez-Holguín y Lara-Lara, 1987). Sin embargo, los mayores valores también se encontraron en la región de las grandes islas y en la zona de transición del Golfo (Fig. 6)

La concentración de clorofila en la zona eufótica presentó una correlación lineal positiva con la concentración de clorofila superficial (r = 0.61, p < 0.001, n = 48,  $\langle C \rangle_{tot}$  = 34.2 + 10.75C). Asimismo, se correlacionó $\overline{C}_{pd}$ con  $\langle C \rangle_{tot}$  y resultó un coeficiente mayor (r = 0.79, p < 0.001, n = 48,  $\langle C \rangle_{tot}$  =  $27.26 + 13.59 \ \overline{C}_{pd}$ ; Fig. 7). Esta última correlación es mayor debido a que incluye más información de la columna de agua (aproximadamente 1/5 a 1/10 de la zona eufótica; oceanic characteristics, so it is possible that a subsurface or deep maximum develops more often.

The heterogeneity of the shapes of the chlorophyll profiles indicates the difficulty of using only one general scheme of the vertical distribution of chlorophyll for the entire Gulf at this time of year. It is evident that to estimate the mean pigment concentration in the euphotic zone based on colour images, it must be taken into account that the northern part of the study area presented a surface chlorophyll maximum in winter and that Millán-Núñez et al. (1993) reported subsurface maxima in autumn. In the southern region, a subsurface maximum often occurs and in the transition zone, an alternation of the above, depending on the predominant conditions. If this is not considered, the concentration of chlorophyll in the productive zone may be under- or overestimated.

Surface chlorophyll concentration in the study area was, on average,  $1.39 \text{ mg m}^{-3}$ , with a standard deviation of  $0.81 \text{ mg m}^{-3}$ . Though the distribution was patchy, the highest concentrations were found in the area of the large islands and in the transition zone (Fig. 5).

The distribution of integrated chlorophyll within the euphotic zone, calculated using the model of Morel and Berthon (1989), was more homogeneous than the surface distribution, because the euphotic zone is typically deeper in the south than in the north (Valdez-Holguín and Lara-Lara, 1987). However, the highest values were also found in the area of the large islands and in the transition zone of the Gulf (Fig. 6).

Chlorophyll concentration within the euphotic zone showed a positive linear correlation with the surface chlorophyll concentration (r = 0.61, p < 0.001, n = 48,  $\langle C \rangle_{tot}$  = 34.2+10.75C). Likewise,  $\overline{C}_{pd}$  was correlated with  $\langle C \rangle_{tot}$ , and a higher coefficient was obtained (r = 0.79, p < 0.001, n = 48,  $\langle C \rangle_{tot}$  = 27.26 + 13.59 $\overline{C}_{pd}$ ) (Fig. 7). The latter correlation is better because it includes more information on the water column (approximately 1/5 to 1/10 of the euphotic zone; Morel and André, 1991) than surface chlorophyll. It is interesting to note that when C or  $\overline{C}_{pd}$  are zero, the values of  $\langle C \rangle_{tot}$  are 34.2 and 27.26, possibly because there are other compounds that absorb light, besides chlorophyll, implicit in the model, or because there may be a high concentration of chlorophyll below the

Morel y André, 1991) que la clorofila superficial. Es interesante hacer notar que cuando C o  $C_{pd}$  son cero,  $\langle C \rangle_{tot}$  toma valores de 34.2 y 27.26, debido posiblemente a que existen otros compuestos que absorben luz, diferentes de la clorofila, implícitos en el modelo, o a que se presenta una alta concentración de clorofila por debajo de la superficie o de la primera profundidad óptica, en el Golfo durante el invierno. Con base en la relación obtenida entre  $C_{sat}$  y  $\langle C \rangle_{tot}$  (Fig. 7), se determinó que en muchas estaciones, si se parte de  $C_{sat}$  para calcular el valor integrado de la clorofila, se puede presentar una subestimación, donde se desarrolla un máximo de clorofila profundo, o una sobreestimación, en las estaciones con un máximo de clorofila en la superficie o cerca de la superficie.

Morel y Berthon (1989) han dividido las condiciones tróficas o productivas del surface or the first optical depth in the Gulf in winter. Based on the relationship obtained between  $C_{sat}$  and  $\langle C \rangle_{tot}$  (Fig. 7), it was determined that if  $C_{sat}$  is used to calculate the integrated chlorophyll value, it may be underestimated at many stations where a deep chlorophyll maximum develops, or overestimated at the stations which present maximum chlorophyll at the surface or near the surface.

Morel and Berthon (1989) divided the trophic or productive conditions of the ocean based on values calculated from  $\overline{C}_{pd}$  and  $<C>_{tot}$ . According to these authors, very oligotrophic waters have values of  $\overline{C}_{pd} \leq 0.05 \text{ mg m}^{-3}$  and  $<C>_{tot} \leq 10.6 \text{ mg m}^{-2}$ , whereas very eutrophic waters have values of  $\overline{C}_{pd} \geq 5.0 \text{ mg m}^{-3}$  and  $<C>_{tot} \geq 90.0 \text{ mg m}^{-2}$ . Since the mean value and standard deviation of  $\overline{C}_{pd}$  and  $<C>_{tot}$  were  $1.58 \pm 0.74$  and  $49.17 \pm 14.12$ , respectively, they did not



Figura 5. Distribución de clorofila superficial (mg m $^{-5}$ ). Figure 5. Distribution of surface chlorophyll (mg m $^{-3}$ ).

océano con base en valores calculados de  $\overline{C}_{pd}$ y  $<C>_{tot}$ . De acuerdo con estos autores, las aguas muy oligotróficas tienen valores de  $\overline{C}_{pd} \le 0.05$  mg m<sup>-3</sup> y  $<C>_{tot} \le 10.6$  mg m<sup>-2</sup>; en cambio, las muy eutróficas tienen  $\overline{C}_{pd} \ge$ 5.0 mg m<sup>-3</sup> y  $<C>_{tot} \ge 90.0$  mg m<sup>-2</sup>. Debido a que el valor promedio y la desviación estándar de  $\overline{C}_{pd}$  y  $<C>_{tot} \ge 90.0$  mg m<sup>-2</sup>. Debido a que el valor promedio y la desviación estándar de  $\overline{C}_{pd}$  y  $<C>_{tot}$  fueron de 1.58  $\pm 0.74$ y 49.17  $\pm 14.12$ , respectivamente, no presentaron un intervalo de separación grande en el área de estudio durante el invierno, y no fue posible hacer una categorización del Golfo por áreas geográficas. De acuerdo con el criterio de Morel y Berthon (1989), la situación trófica promedio del Golfo de California en esta época del año es de aguas mesotróficas.

Con el propósito de tener un perfil típico de clorofila que pueda emplearse en los modelos para estimar la productividad primaria, se han tratado de obtener perfiles verticales de present a large range of separations in the study area during winter and it was not possible to categorize the Gulf by geographic areas. According to the criterion of Morel and Berthon (1989), the mean trophic situation in the Gulf of California at this time of year is of mesotrophic waters.

In order to determine a typical chlorophyll profile that may be used in production models, attempts have been made to obtain vertical profiles of pigments, representative of different geographic areas (Platt *et al.*, 1988; Balch *et al.*, 1989b; Morel and Berthon, 1989). For this same purpose, a mean normalized pigment profile was elaborated for the Gulf of California, which presented a slight increase in the middle of the euphotic zone  $[10\% E_{d(0)}]$ and a decrease with depth (Fig. 8). Based on this mean profile, it is possible to estimate the vertical distribution of chlorophyll C(z)



Figura 6. Distribución de clorofila integrada en la zona eufótica (mg m<sup>-2</sup>). Figure 6. Distribution of integrated chlorophyll in the euphotic zone (mg m<sup>-2</sup>).

pigmentos representativos de diferentes áreas geográficas (Platt et al., 1988; Balch et al., 1989b; Morel y Berthon, 1989). Con esta misma finalidad, se elaboró un perfil de pigmentos promedio normalizado para el Golfo de California, el cual presentó un leve aumento en la mitad de la zona eufótica  $[10\% E_{d(0)}]$  y una disminución con la profundidad (Fig. 8). Con base en este perfil promedio, es posible estimar la distribución vertical de clorofila C(z), solamente a partir de los valores de pigmentos obtenidos de los datos de sensores remotos.

Una vez conocida la distribución vertical de pigmentos, lo siguiente es calcular la productividad primaria en la columna de agua, a partir de modelos como los propuestos por Sathyendranath y Platt (en prensa), Morel y Berthon (1989), y Cullen (1990), entre otros. Queda todavía por resolver la estimación de la only from the pigment values obtained from remotely sensed data.

Once the vertical distribution of pigments is known, the next step is to calculate the primary productivity in the water column using models such as those proposed by Sathyendranath and Platt (in press), Morel and Berthon (1989), Cullen (1990), among others. The estimation of the seasonal variation of the parameters on which these models are based must still be solved for the Gulf of California, in order to calculate with a certain degree of reliability the primary productivity from images produced by remote sensors.

The estimation of integrated chlorophyll within the euphotic zone from surface chlorophyll at this time of year is complicated due to the variability of the shapes of the pigment profiles. The use of a mean profile is a first attempt to apply with greater confidence the



**Figura 7**. Relación lineal entre la concentración de clorofila promedio en la primera profundidad óptica ( $\overline{C}pd$ ) y la concentración de clorofila integrada en la zona eufótica ( $<C>_{tot}$ ). Las líneas punteadas corresponden a los límites de confianza del 99%.

Figure 7. Linear relationship between the mean chlorophyll concentration in the first optical depth  $(\overline{c}_{pd})$  and the integrated chlorophyll concentration in the euphotic zone ( $<C>_{tot}$ ). The dotted lines correspond to the 99% confidence limits.



Figura 8. Perfil de pigmentos normalizado con respecto a la profundidad y concentración de pigmentos promedio en la zona eufótica. Las líneas discontinuas representan los límites correspondientes a una desviación estándar.

**Figure 8.** Pigment profile normalized with respect to depth and mean pigment concentration in the euphotic zone. The dashed lines represent the limits corresponding to a standard deviation.

variación estacional de los parámetros en que se fundamentan estos modelos, para el Golfo de California, a fin de calcular con cierto grado de confiabilidad la productividad primaria a partir de imágenes proporcionadas por los sensores remotos.

Aparentemente, la estimación de la clorofila integrada en la zona eufótica a partir de la clorofila superficial en esta época del año es complicada, debido a la gran variedad de formas de los perfiles de pigmentos. La utilización de un perfil promedio es un primer intento para aplicar con mayor confianza los modelos de estimación de producción primaria. Sin embargo, es necesario generar más datos de campo a todo lo largo y ancho del Golfo (incluyendo zonas costeras) y en otras estaciones del año, para lograr una interpretación y utilización más adecuadas de la información obtenida de los datos de sensores remotos.

### **AGRADECIMIENTOS**

A Martín Botello, por coordinar la toma de muestras durante el crucero; al Capitán y primary production models. However, it is necessary to generate more field data throughout the Gulf (including coastal areas) and in other seasons, in order to better interpret and use the information obtained from remote sensors.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Martín Botello for coordinating the taking of samples during the cruise, and the captain and crew of the R/VAltair of the Secretaría de Marina for their collaboration. Thanks are also due to Sila Nájera for the analysis of the chlorophyll samples, A.J.M. Domínguez and F. Ponce for the figures, and Roberto Millán Núñez and Eduardo Santamaría del Angel for their suggestions and comments. The first and last author received a scholarship from CONACYT during their stay at CICESE. This study was supported by CONACYT, through project D112-904325.

English translation by Christine Harris.

la tripulación del B/O Altair de la Secretaría de Marina, por su colaboración; a Sila Nájera, por el análisis de las muestras de clorofila; a J. M. Domínguez y F. Ponce, por la elaboración final de las figuras. Asimismo, se agradecen las sugerencias y comentarios de Roberto Millán Núñez y Eduardo Santamaría del Angel. El primero y el último autor tuvieron una beca de CONACYT durante su estancia en CICESE. Esta investigación fue apoyada por CONACYT, con el proyecto D112-904325.

## REFERENCIAS

- Alvarez-Borrego, S. and Lara-Lara, J.R. (1991). The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. In: J.P. Dauphin and B. Simoneit (eds.), The Gulf of California and Peninsular Province of the Californias. American Association of Petroleum Geologists, Memoir, 47: 555-567.
- André, J. (1992). Ocean color remote-sensing and the subsurface vertical structure of phytoplankton pigments. **Deep-Sea Res.**, 39(5): 763-779.
- Balch, W.M., Abbott, M.R. and Eppley, R.W. (1989a). Remote sensing of primary production. I. A comparison of empirical and semi-analytical algorithms. **Deep-Sea Res.**, 36: 281-295.
- Balch, W.M., Eppley, R.W. and Abbott, M.R. (1989b). Remote sensing of primary production. II. A semi-analytical algorithm based on pigments, temperature and light. **Deep-Sea Res.**, 36: 1201-1217.
- Balch, W., Evans, R., Brown, J., Feldman, G., McClain, C. and Esaias, W. (1992). The remote sensing of ocean primary productivity: Use of a new data compilation to test satellite algorithms. J. Geophys. Res., 97: 2279-2293.
- Cullen, J.J. (1990). On models of growth and photosynthesis in phytoplankton. Deep-Sea Res., 17: 667-683.
- Gaxiola-Castro, G. y Alvarez-Borrego, S. (1986). Productividad primaria del Pacífico mexicano. Ciencias Marinas, 12(3): 26-33.
- Hayward, T. and Venrick, E. (1982). Relation between surface chlorophyll, integrated chlorophyll and integrated primary production. **Mar. Biol.**, 69: 247-252.

- Holm-Hansen, O., Lorenzen, C.J., Holmes, R.W. and Strickland, J.D.H. (1965). Fluorimetric determination of chlorophyll. Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer, 30: 3-15.
- Kirk, J.T.O. (1983). Light and Photosynthesis in Aquatic Ecosystems. Cambridge, pp. 401.
- Lara-Lara, J.R., Millán-Núñez, R., Lara-Osorio, J.L. y Bazán-Guzmán, C. (1993). Productividad y biomasa del fitoplancton por clases de tamaño, en la parte central del Golfo de California durante primavera, 1985. Ciencias Marinas, 19(2): 137-154.
- Lorenzen, C.J. (1970). Surface chlorophyll as an index of the depth, chlorophyll content and primary productivity of the euphotic layer. Limnol. Oceanogr., 15: 479-480.
- Millán-Núñez, R., Cajal-Medrano, R., Santamaría-del Angel, E. y Millán-Núñez, E. (1993). Productividad primaria y clorofila a en la parte central del Golfo de California (otoño 1987). Ciencias Marinas, 19(1): 29-40
- Morel, A. (1988). Optical modelling of the upper ocean in relation to its biogenous matter content (Case 1 waters). J. Geophys. Res., 93: 10,749-10,768.
- Morel, A. and Berthon, J.F. (1989). Surface pigments, algal biomass profiles, and potential production of the euphotic layer: Relationships reinvestigated in view of remote-sensing applications. Limnol. Oceanogr., 34: 1545-1562.
- Morel, A. and André, J.M. (1991). Pigment distribution and primary production in the western Mediterranean as derived and modeled from coastal zone color scanner observations. J. Geophys. Res., 96: 12,685-12,698.
- Mueller, J.L. and Lange, R.E. (1989). Bio-optical provinces of the Northeast Pacific Ocean: A provisional analysis. Limnol. Oceanogr., 34: 1572-1586.
- Platt, T. (1986). Primary production of the ocean water column as a function of surface light intensity: algorithms for remote sensing. Deep-Sea Res., 33: 149-163.
- Platt, T. and Herman, A. (1983). Remote sensing of phytoplankton in the sea: surface-layer chlorophyll as an estimate

of water-column chlorophyll and primary production. Int. J. Remote Sensing, 4: 343-351.

- Platt, T., Sathyendranath, S., Caverhill, C.M. and Lewis, M.R. (1988). Oceanic primary production and available light: further algorithms for remote sensing. Deep-Sea Res., 35: 855-879.
- Roden, G.I. and Emilsson, I. (1979). Physical oceanography of the Gulf of California. Simposium Golfo de California, Universidad Nacional Autónoma de México, Mazatlán, Sinaloa, México.
- 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. Ecol., 1: 76-97.
- Santamaría-del-Angel, E., Alvarez-Borrego, S. and Müller-Krager, F.E. Gulf of California: Bio-geographic regions based on coastal zone color scanner imagery. J. Geophys. Res. (in press).
- Sathyendranath, S. and Platt, T. (1989). Remote sensing of ocean chlorophyll: consequence of non-uniform pigment profile. Appl. Opt., 28: 490-495.

- Sathyendranath, S. and Platt, T. Underwater light field and primary production: application to remote sensing. In: V. Borale and P. Schlittenhardt (eds.), Ocean Colour: Theory and Applications in a Decade of CZCS Experience. Kluver Academic Publishers (in press).
- Smith, R.C. and Baker, K.S. (1978). The biooptical state of ocean waters and remote sensing. Limnol. Oceanogr., 23: 247-259.
- Valdez-Holguín, J.E. y Lara-Lara, J.R. (1987). Productividad primaria en el Golfo de California: Efectos del evento El Niño 1982-1983. Ciencias Marinas, 13(2): 34-50.
- Venrick, E. and Hayward, T. (1984). Determining chlorophyll on the 1984 CAL-COFI surveys. CALCOFI Rep., 25: 74-79.
- Yentsch, C. and Menzel, D. (1963). A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phacophytin by fluorescence. **Deep-Sea Res.**, 10: 221-231.
- Zeitzschel, B. (1969). Primary productivity in the Gulf of California. Mar. Biol., 3: 201-207.