

Seasonal variability of the particulate organic matter vertical flux in the central region of the Gulf of California

Variaciones estacionales del flujo vertical de materia orgánica particulada en la región central del Golfo de California

J García-Pámanes^{1*}, A Trasviña-Castro², JR Lara-Lara³, C Bazán-Guzmán³

¹ Departamento de Biología Marina, Universidad Autónoma de Baja California Sur, Km 5.5 carretera al sur, Apartado postal 19-B, La Paz 23081, Baja California Sur, México.

² Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Unidad La Paz, Departamento de Oceanografía Física, Calle Miraflores No. 334, Col. Bella Vista, La Paz 23050, Baja California Sur, México.

³ Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, División de Oceanología, Carretera Tijuana-Ensenada No. 3918, Zona Playitas, Ensenada 22860, Baja California, México.

* Corresponding author. E-mail: jgpamanes@uabcs.mx

ABSTRACT. Seasonal variability of particulate organic matter (POM) fluxes and the amount exported from the upper 200 m of the water column was studied during four oceanographic cruises in Guaymas Basin during autumn 1994 and spring, summer, and autumn 1995. We used an array of drifting sediment traps to measure the particulate fluxes at 50, 100, and 200 m depths in the upper water column. The mean depths of the mixed layer varied from 20.8 m in summer 1995 to 29.6 m in spring 1995, and of the euphotic zone from 33.2 m in spring 1995 to 51.6 m in summer 1995. Mean phytoplankton biomass ranged from 36.9 mg Chl *a* m⁻² in autumn 1995 to 85.9 mg Chl *a* m⁻² in spring 1995. Higher POM fluxes occurred during autumn 1994 and spring 1995, while lower fluxes occurred during summer and autumn 1995. The percentage of daily primary productivity exported from the upper 200 m of the water column varied from 3.6% to 8.9% and is within the range reported for other regions. The C:N ratios were homogeneous, regardless of depth, and varied from 9.0 to 13.8. The particulate organic carbon residence time varied from 3.7 to 11.2 d, and was higher in summer and lower in autumn. Consequently, benthonic heterotrophic organisms get their food from seasonal pulses. The total exported carbon for the area was estimated to be about $300 \times 10^3 \text{ t yr}^{-1}$, which suggests that during summer, this region acts as a carbon sink; however, more data are needed to understand the yearly balance.

Key words: particulate organic matter fluxes, residence time, Guaymas Basin, Gulf of California.

RESUMEN. Se efectuaron cuatro cruceros en la Cuenca de Guaymas (otoño de 1994, y primavera, verano y otoño de 1995) para estudiar las variaciones estacionales de los flujos de materia orgánica particulada (MOP) y la cantidad exportada desde los primeros 200 m de la columna de agua. Se usó un arreglo de trampas de sedimentación de deriva colocadas a 50, 100 y 200 m en la capa superior de la columna de agua para medir los flujos de partículas. Las profundidades promedio de la capa de mezcla variaron entre 20.8 m en verano de 1995 y 29.6 m en primavera de 1995, y las de la zona eufótica entre 33.2 m en primavera de 1995 y 51.6 m en verano de 1995. El promedio de la biomasa del fitoplancton presentó un intervalo entre 36.9 mg Chl *a* m⁻² en otoño de 1995 y 85.9 mg Chl *a* m⁻² en primavera de 1995. Los flujos máximos de MOP ocurrieron en otoño de 1994 y primavera de 1995, y los mínimos en verano y otoño de 1995. El porcentaje de la producción primaria diaria exportada desde los primeros 200 m varió entre 3.6% y 8.9% y se encuentra dentro del intervalo documentado para otras regiones. Los valores de C:N se mantuvieron homogéneos, independientemente de la profundidad, variando entre 9.0 y 13.8. El tiempo de residencia del carbono orgánico particulado varió entre 3.7 y 11.2 d, siendo mayor en verano que en otoño. Consecuentemente, los organismos heterótrofos que viven en el piso oceánico reciben alimento en pulsos estacionales. El carbono total exportado para el área se estimó en cerca de $300 \times 10^3 \text{ t año}^{-1}$, lo cual sugiere que durante el verano esta región se comporta como un sumidero de carbono; sin embargo, es necesario contar con mayor información para conocer el balance anual.

Palabras clave: flujos de materia orgánica particulada, tiempos de residencia, Cuenca de Guaymas, Golfo de California.

INTRODUCTION

Knowing the fate of particulate organic matter (POM) generated in surface waters of the oceans is important for two reasons. On the one hand, the quality and quantity of organic matter that settles out of the surface layers is of vital importance for heterotrophic life in the euphotic zone (Smetacek

INTRODUCCIÓN

Conocer el destino de la materia orgánica particulada (MOP) generada en las aguas superficiales de los océanos es relevante por dos razones. Por un lado, la calidad y cantidad de la materia orgánica que se sedimenta fuera de las capas superficiales es de vital importancia para toda la vida

et al. 1978). On the other, the downward flow of biogenic particles in the euphotic zone is a central process in the oceanic carbon cycle (Miquel *et al.* 1994) and sequestration of CO₂. This has aroused considerable interest in increasing the knowledge of the role of oceans as a sink for atmospheric CO₂ (Sarmiento and Siegenthaler 1992).

The wide range of regional and seasonal variations in the amount and composition of sedimented matter captured by sediment traps is attributed to the complexity of the upper ocean (Peinert *et al.* 1989, Boyd and Newton 1995). The structure and organization of the plankton community are some of the factors controlling the production exported. Biological factors alter pelagic exports through various mechanisms, including sedimentation of phytoplankton cells and capsule formation and collapse of fecal and other organic wastes. Recycling in the euphotic zone is also an important process (Miquel *et al.* 1994).

Some estimates indicate that the organic carbon content of particulate material that sinks exceeds 1.2 to 5.1 times the content in the upward-migrating zooplankton (Harding *et al.* 1987). Longhurst and Williams (1992) also found that the amount of organic carbon transported by migrant copepods is small compared with the carbon flux exported via particles in the first 200 m.

The Gulf of California has been defined by several authors as a highly productive ecosystem (Zeitzschel 1969, Valdez-Holguín and Lara-Lara 1987), but many of the physical and biological processes involved in the transfer of matter from one trophic level to another and of particulate matter to the seafloor remain unknown.

Lara-Lara *et al.* (2007) reported preliminary data on POM fluxes for this region. In this study we examine in greater depth the relationship of these fluxes with the physical characteristics of the region, such as the variability of the mixed layer, the isothermal layer, and the horizontal transport of water parcels. An estimate of the carbon balance is presented for the study area.

This study aimed to determine the seasonal variability of the fluxes of total POM and the carbon and nitrogen fractions, and to estimate the amount of material exported from the first 200 m of the water column to the seafloor of the central Gulf of California.

STUDY AREA

The Gulf of California is located in northwestern Mexico, between the Baja California Peninsula and the states of Sonora and Sinaloa (fig. 1). It is an evaporative basin where fresh-water input is less than evaporation, especially to the north of the Midriff Islands (Maluf 1983). The basin is about 1000 km long and 150 km wide on average.

Guaymas Basin is located immediately south of the Midriff region and belongs to the southern gulf basin. The continental shelf is very narrow (less than 10 km) off Baja

heterotrófica bajo la zona eufótica (Smetacek *et al.* 1978). Por otro lado, el flujo descendente de las partículas biogénicas de la zona eufótica es un proceso central en el ciclo del carbono oceánico (Miquel *et al.* 1994) y en el secuestro de CO₂. Debido a esto, se ha despertado un considerable interés por conocer el papel que juegan los océanos como sumideros para el CO₂ atmosférico (Sarmiento y Siegenthaler 1992).

El amplio intervalo de variaciones regionales y estacionales en la cantidad y composición de la materia sedimentada capturada con las trampas de sedimento es una función de la complejidad del sistema pelágico superior (Peinert *et al.* 1989, Boyd y Newton 1995). La estructura y organización de la comunidad planctónica son unos de los factores que controlan la producción exportada. Los factores biológicos que afectan la exportación pelágica lo hacen a través de un número diverso de mecanismos, incluyendo la sedimentación de células fitoplanctónicas y la formación y hundimiento de cápsulas fecales y otros desechos orgánicos. Sin embargo, el reciclado en la zona eufótica también es un proceso importante (Miquel *et al.* 1994).

Algunas estimaciones indican que el contenido de carbono orgánico del material particulado que se hunde excede de 1.2 a 5.1 veces el contenido en el zooplankton que migra hacia arriba (Harding *et al.* 1987). Longhurst y Williams (1992) también encontraron que la cantidad de carbono orgánico transportado por copépodos migrantes es pequeña comparada con el flujo de carbono exportado vía partículas en los primeros 200 m.

El Golfo de California ha sido definido por diversos autores como un ecosistema altamente productivo (Zeitzschel 1969, Valdez-Holguín y Lara-Lara 1987), pero se desconocen muchos de los procesos físicos y biológicos que intervienen en la transferencia de materia de un nivel trófico a otro y de material particulado hacia el fondo marino.

Lara-Lara *et al.* (2007) reportaron datos preliminares sobre los flujos de MOP para esta región. En este trabajo se presentan con mayor profundidad las interrelaciones de dichos flujos con las características físicas de la región, como son la variabilidad de la capa de mezcla, la capa isotermal y el transporte horizontal de las parcelas de agua. Asimismo, se estimó el monto total de carbono exportado para el área de estudio.

El objetivo del presente trabajo fue conocer la variabilidad estacional de los flujos de la MOP total y las fracciones de carbono y nitrógeno, así como estimar la cantidad de materia exportada de los primeros 200 m de la columna de agua hacia el fondo de la región central del Golfo de California.

ÁREA DE ESTUDIO

El Golfo de California se encuentra ubicado entre la Península de Baja California y los estados de Sonora y Sinaloa (fig. 1), en el noroeste de México. Es una cuenca de evaporación donde la entrada de agua dulce es menor que la

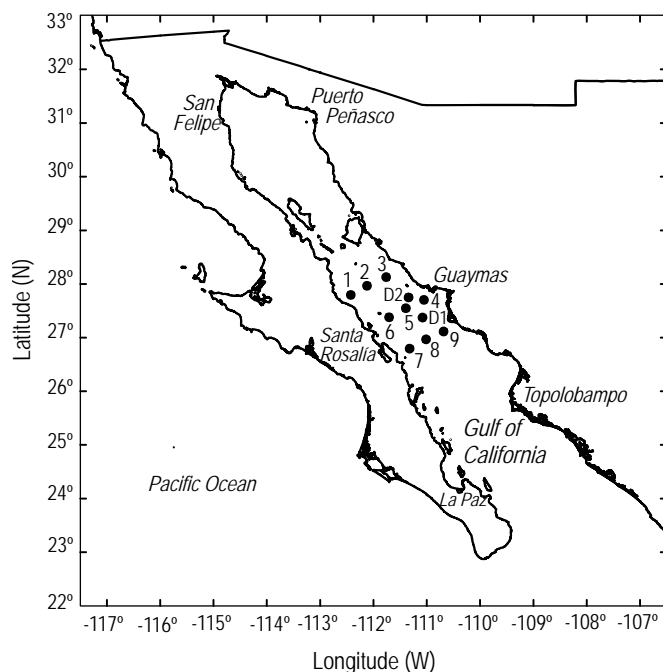


Figure 1. Study area and location of sampling stations; D1 and D2 indicate the sites where drifting sediment traps were released.

Figura 1. Área de estudio y localización de las estaciones de muestreo; D1 y D2 indican los sitios en donde se soltaron las trampas de sedimentación de deriva.

California and about 30 km, on average, off the mainland coast of Mexico.

Oceanographically, the upper and deep ocean in this region are characterized by the presence of three water masses: Gulf of California Water, Subtropical Subsurface Water, and Pacific Intermediate Water. The vertical structure of these water masses is very variable throughout the year (Torres-Orozco 1993). Álvarez-Borrego and Schwartzlose (1979) indicated that in late spring, summer, and autumn, Equatorial Surface Water (ESW) invades the southern portion of Ángel de la Guarda and Tiburón islands, but Torres-Orozco (1993) found that ESW is only present in significant amounts during El Niño years. Sea surface temperatures in the basin reach a minimum in February, between 14 and 18 °C, and increase gradually towards the summer to between 29 and 31 °C (Roden and Groves 1959). In October, a transition develops between the patterns described above, with higher temperatures occurring on the Baja California coast and upwelling lowering the surface temperatures on the opposite coast (Badan-Dangon *et al.* 1985, Álvarez-Borrego and Lara-Lara 1991).

MATERIAL AND METHODS

Four cruises were conducted in the central Gulf of California, in autumn (4–15 November) 1994 and in spring (22 March to 7 April), summer (22 August to 5 September), and autumn (21 November to 7 December) 1995. They

evaporación, sobre todo al norte de las grandes islas (Maluf 1983). La cuenca mide cerca de 1000 km de largo y 150 km de ancho en promedio.

La Cuenca de Guaymas se localiza inmediatamente al sur de la zona de las grandes islas y pertenece a la cuenca sur. La plataforma continental es muy estrecha (menos de 10 km) frente a Baja California y alcanza unos 30 km, en promedio, en la costa continental de México.

Oceanográficamente, la capa superior y la profunda del océano en esta región se caracterizan por la presencia de tres masas de agua: el Agua del Golfo de California, el Agua Subsuperficial Subtropical y el Agua Intermedia del Pacífico. La estructura vertical de estas masas de agua es muy variable durante todo el año (Torres-Orozco 1993). Álvarez-Borrego y Schwartzlose (1979) señalan que hacia fines de primavera, verano y otoño el Agua Superficial Ecuatorial (ASE) invade hasta la porción sur de las islas Ángel de la Guarda y Tiburón, pero Torres-Orozco (1993) encontró que el ASE sólo se presenta en cantidades significativas durante años El Niño. La temperatura superficial en la cuenca alcanza valores mínimos en febrero de entre 14 y 18 °C, aumentando progresivamente hacia el verano, cuando se alcanzan valores entre 29 y 31 °C (Roden y Groves 1959). En octubre se desarrolla una transición entre los patrones antes descritos y ocurren temperaturas más altas en la costa de Baja California, y las surgencias en la costa opuesta bajan la temperatura superficial (Badan-Dangon *et al.* 1985, Álvarez-Borrego y Lara-Lara 1991).

MATERIALES Y MÉTODOS

Se efectuaron cuatro cruceros en la región central del Golfo de California durante el otoño (4 a 15 de noviembre) de 1994 y la primavera (22 de marzo a 7 de abril), el verano (22 de agosto a 5 de septiembre) y el otoño (21 de noviembre a 7 de diciembre) de 1995. Se cubrió una red de nueve estaciones distribuidas en tres transectos (fig. 1). La distancia entre estaciones fue de 40 km y entre transectos de 64 km. Las estaciones donde se soltaron las trampas de sedimentación se localizaron entre las estaciones de la costa de Sonora y el centro del golfo. En el muestreo de otoño de 1994 la estación se localizó entre el transecto central y el sureño (estación D1), mientras que en los muestreos de 1995 se localizó entre el transecto norteño y el central (estación D2). En todos los casos el barco derivó junto con las trampas de sedimentación, efectuando muestreos cada 6 h.

Se realizaron perfiles de temperatura y salinidad con un CTD SeaBird, y de fluorescencia natural con un perfilador de fluorescencia natural PNF-300 (Biospherical Instruments). Adicionalmente, se tomaron muestras discretas de agua a 0, 1, 2.3 y 4.6 profundidades ópticas y a 100 m de profundidad para estimar la concentración de clorofila *a*. Las profundidades ópticas se determinaron usando información del perfilador PNF.

covered a grid of nine sampling stations on three transects (fig. 1). The distance between stations was 40 km and between transects, 64 km. Drifting sediment traps were deployed between the stations off the coast of Sonora and the central gulf. In autumn 1994, the drift station (station D1) was located between the central and southern transects, whereas in the 1995 surveys it was located between the northern and central transects (station D2). In all cases, the ship followed the drifting traps taking samples every 6 h.

Temperature and salinity profiles were obtained with a SeaBird CTD that included natural fluorescence measurements made with a PNF-300 profiler (Biospherical Instruments). In addition, discrete water samples for chlorophyll *a* were taken at 0, 1, 2.3, and 4.6 optical depths and at 100 m depth to estimate the concentration. The optical depths were determined using information from the PNF profiler.

The definition of mixed layer ($\sigma_{t,pcm}$) is that from Sprintall and Tomczak (1992), expressed as follows:

$$\sigma_{t,pcm} = \sigma_{t,0} + \Delta T \delta\sigma_t / \delta T \quad (1)$$

where $\sigma_{t,0}$ is the σ_t value at the surface, ΔT is the change in temperature (in our case -0.5 °C), and $\delta\sigma_t/\delta T$ is the coefficient of thermal expansion.

The isothermal layer (ITL) was calculated according to Kara *et al.* (2000), expressed as:

$$ITL = SST_{10m} - \Delta T \quad (2)$$

These authors consider the depth of 10 m as the sea surface temperature (SST) to eliminate the “skin effect”, in our case $\Delta T = 0.5$ °C.

The euphotic zone depth was obtained from light profiles from the natural fluorescence profiler to the depth where 1% of light at the surface remains.

An array of drifting sediment traps was used to sample particle fluxes in the upper 200 m of the water column (stations D1 and D2, fig. 1). Samples were taken at 50, 100, and 200 m. Four traps were used at each level. The construction, assembly, cleaning, and maintenance procedures of the sedimentation traps were carried out following the protocol of the Bermuda Atlantic Time-series Study (BATS). To collect the particles we used polycarbonate membrane filters (0.8- μ m pore size, 90 mm in diameter). No preservatives were added. All recognizable zooplankton (“swimmers”) were removed from the filters. Particulate organic carbon (POC) and nitrogen (PON) of the material collected from the traps were determined using a CE440 elemental analyzer (Leeman Labs).

The residence time of POC (τ_{POC} , in days) was calculated using the equation proposed by Eppley *et al.* (1983):

$$\tau_{POC} = 25.7 \times 10^4 (PP^{14C})^{-1.50} \quad (3)$$

where PP^{14C} is the primary production measured by the ^{14}C method (in $mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$). Since PP measurements by

La definición de capa de mezcla ($\sigma_{t,pcm}$) sigue a Sprintall y Tomczak (1992), expresada según la siguiente ecuación:

$$\sigma_{t,pcm} = \sigma_{t,0} + \Delta T \delta\sigma_t / \delta T \quad (1)$$

donde $\sigma_{t,0}$ es el valor de σ_t en la superficie, ΔT es el cambio de temperatura (en nuestro caso -0.5 °C) y $\delta\sigma_t/\delta T$ es el coeficiente de expansión térmica.

La capa isotermal (CIT) se calculó según Kara *et al.* (2000), expresada como:

$$CIT = SST_{10m} - \Delta T \quad (2)$$

Estos autores consideran la profundidad de 10 m como la temperatura superficial (SST) para eliminar el “efecto de piel”, en nuestro caso $\Delta T = 0.5$ °C.

La profundidad de la zona eufótica se obtuvo a partir de perfiles de luz del perfilador de fluorescencia natural y es la profundidad donde se alcanza el 1% de la luz en superficie.

Se usó un arreglo de trampas de sedimentación de deriva para muestrear flujos de partículas en los primeros 200 m de la columna de agua (estaciones D1 y D2, fig. 1). Se tomaron muestras a 50, 100 y 200 m, y en cada uno de los niveles se usaron cuatro trampas. La construcción, el armado, los procedimientos de limpieza y el cuidado de las trampas de sedimentación se realizaron siguiendo el protocolo del programa BATS (Bermuda Atlantic Time-series Study). Para recolectar las partículas se utilizaron filtros de membrana de policarbonato de 0.8 μ m de tamaño de poro y 90 mm de diámetro. No se agregaron preservativos. Todo el zooplankton reconocible (“nadadores”) se removió de los filtros. El carbono y nitrógeno orgánico particulado (COP y NOP) del material obtenido de las trampas se determinaron mediante un analizador de elementos CE440 (Leeman Labs).

El tiempo de residencia del COP (τ_{COP} , en días) se calculó utilizando la ecuación propuesta por Eppley *et al.* (1983):

$$\tau_{COP} = 25.7 \times 10^4 (PP^{14C})^{-1.50} \quad (3)$$

donde PP^{14C} es la producción primaria medida por el método de ^{14}C (en $mg\ C\ m^{-2}\ d^{-1}$). Dado que se ha encontrado que las mediciones de PP realizadas por el método de ^{14}C tienen una buena correlación ($r = 0.78$ a 0.82) con mediciones estimadas por el método de fluorescencia natural (Chamberlin *et al.* 1990, Valdez-Holguín *et al.* 1995, García-Mendoza y Maske 1996, Aguirre-Gómez 2002), se utilizó esta última para el cálculo del tiempo de residencia.

La biomasa del fitoplancton se determinó mediante el contenido de clorofila *a*. Para esto, se filtró al menos 1 L de muestra en filtros GF/F. Para la extracción de clorofila se colocaron los filtros conteniendo la muestra en viales con 10 mL de acetona al 90% por 24 h, en un lugar fresco y oscuro (Venrick y Hayward 1984). La fluorescencia de las muestras se determinó utilizando un fluorímetro Turner modelo 111 siguiendo la técnica de Yentsch y Menzel (1963)

Table 1. Mean values of some variables in the central Gulf of California during four seasons: depth of sampling, of the mixed layer, of the euphotic zone, and of the isothermal layer, as well as surface temperature and salinity.**Tabla 1.** Valores promedio de algunas variables medidas en la región central del Golfo de California durante cuatro estaciones del año: profundidad de muestreo, de la capa de mezcla, de la zona eufótica y de la capa isotermal, así como temperatura y salinidad superficial.

Season	Sampling depth (m)	Mixed layer depth (m)	Euphotic zone depth (m)	Isothermal layer depth (m)	Surface temperature (°C)	Surface salinity
Autumn 1994	0–200	$n = 14$ 25.41 ± 2.90 (9.0–42.9) CV = 41%	$n = 14$ 36.21 ± 2.41 (19.0–47.2) CV = 24%	$n = 14$ 24.50 ± 2.71 (9.0–37.3) CV = 40%	$n = 20$ 25.55 ± 0.10 (24.6–26.1) CV = 1.8%	$n = 20$ 35.30 ± 0.02 (34.9–35.4) CV = 0.29%
Spring 1995	0–500	$n = 12$ 29.60 ± 4.90 (7.88–95.9) CV = 55%	$n = 14$ 33.22 ± 4.01 (9.0–65.6) CV = 43%	$n = 12$ 23.94 ± 4.05 (6.1–51.0) CV = 56%	$n = 17$ 19.21 ± 0.27 (17.8–21.8) CV = 6%	$n = 17$ 35.19 ± 0.01 (35.1–35.2) CV = 0.17%
Summer 1995	0–500	$n = 11$ 20.79 ± 1.84 (9.0–29.9) CV = 28%	$n = 11$ 51.61 ± 2.44 (39.5–64.2) CV = 15%	$n = 11$ 19.81 ± 2.06 (8.0–30.1) CV = 33%	$n = 16$ 30.40 ± 0.11 (29.2–30.9) CV = 1.4%	$n = 16$ 35.20 ± 0.02 (35.0–35.3) CV = 0.2%
Autumn 1995	0–300	$n = 16$ 27.03 ± 2.30 (10.0–47.0) CV = 34%	$n = 16$ 34.49 ± 1.45 (26.8–46.6) CV = 16%	$n = 16$ 25.87 ± 2.5 (10.2–43.4) CV = 38%	$n = 21$ 20.76 ± 0.18 (19.5–23.1) CV = 4%	$n = 21$ 35.23 ± 0.01 (35.1–35.4) CV = 0.17%

Notes: n = number of data; mean ± standard error ($S/\sqrt{n-1}$); () = range; CV = coefficient of variation, (standard deviation/mean) × 100.

the ^{14}C method are highly correlated ($r = 0.78$ to 0.82) to measurements estimated by natural fluorescence methods (Chamberlin *et al.* 1990, Valdez-Holguín *et al.* 1995, García-Mendoza and Maske 1996, Aguirre-Gómez 2002), we used the latter to calculate the residence time.

Phytoplankton biomass was determined by chlorophyll *a* concentrations. At least 1 L of sample was passed through GF/F filters. Filters containing the sample were placed in vials with 10 mL of 90% acetone for 24 h in a cool, dark place to extract the chlorophyll (Venrick and Hayward 1984). The fluorescence of the samples was determined using a Turner fluorometer model 111 using the technique of Yentsch and Menzel (1963) and Holm-Hansen *et al.* (1965). Calibration was performed with pure chlorophyll *a* (Sigma Chemical Co.).

To calculate the total amount of POM export we considered the area within the sampling stations (128×80 km) and the POM captured by sediment traps at 200 m.

To examine seasonal differences we used the nonparametric Mann-Whitney U test and a Kruskal-Wallis analysis of variance (Siegel 1986).

RESULTS

Oceanographic conditions

A summary of the hydrographic conditions that prevailed during the study period is presented in table 1. In autumn

and Holm-Hansen *et al.* (1965). La calibración se realizó con clorofila *a* pura (Sigma Chemical Co.).

Para calcular los montos de exportación total de MOP se consideró el área comprendida dentro de las estaciones de muestreo (128×80 km) y la MOP capturada por las trampas de sedimento a 200 m.

Para examinar las diferencias entre las estaciones del año se usó la estadística no paramétrica: la U de Mann-Whitney y el análisis de varianza de Kruskal-Wallis (Siegel 1986).

RESULTADOS

Condiciones oceanográficas

Un resumen de los datos de las condiciones hidrográficas que prevalecieron durante el periodo de estudio se presenta en la tabla 1. Durante el otoño de 1994 la profundidad de la capa isotermal y la de la capa de mezcla fueron muy similares y someras, mientras que la zona eufótica fue ligeramente más profunda. En la primavera de 1995 la capa isotermal disminuyó ligeramente, la profundidad de la capa de mezcla se incrementó y fue la más profunda de todo el periodo de muestreo, mientras que la profundidad de la zona eufótica disminuyó, alcanzando los menores valores de todo el periodo de muestreo. Para el verano de 1995 disminuyó la capa isotermal, siendo la más somera de todo el periodo de estudio, y la profundidad de la capa de mezcla y la de la zona eufótica aumentaron, siendo las más profundas de todo el periodo de muestreo. En otoño de 1995 la capa isotermal fue

1994, the isothermal layer and mixed layer depths were very similar and shallow, while the euphotic zone was slightly deeper. In spring 1995, the isothermal layer was slightly thinner, the mixed layer depth increased and was the thickest of the entire sampling period, and the euphotic zone depth decreased, reaching the lowest values of the sampling period. In summer 1995, the isothermal layer was the shallowest of all the study period, while the depth of both the mixed layer and euphotic zone increased, reaching the highest values of the entire sampling period. In autumn 1995, the isothermal layer was the deepest in the entire study period, while compared with the previous season, the mixed layer depth increased and the euphotic zone depth decreased to values between those observed in autumn 1994 and spring 1995. In summer, both the isothermal and mixed layers were thin or nonexistent, contrary to the winter situation. No clear correlation was found between the mixed layer depth or isothermal layer depth and the euphotic zone depth.

The hydrographic variability in the upper ocean showed significant changes from one cruise to another, both in surface temperature and salinity. The values discussed here are averages of observations made at 5 m depth. The lowest temperature occurred during spring 1995 and the highest in summer 1995. A large difference of 4.72 °C was observed between successive autumns. Mean surface temperature was 25.55 ± 0.10 °C in autumn 1994, but decreased to 20.76 ± 0.18 °C in 1995. Due to the lack of variability of surface water masses, salinity showed much lower variability than temperature. The highest value was recorded in autumn 1994 and the lowest in spring 1995 (table 1).

la más profunda de todo el periodo de estudio, mientras que comparada con la estación previa, la profundidad de la capa de mezcla aumentó y la zona eufótica disminuyó a valores intermedios a los observados durante otoño de 1994 y primavera de 1995. En verano ocurrió el fenómeno opuesto al invierno: la capa isothermal y la de mezcla fueron delgadas o inexistentes. No se encontró ninguna correlación clara entre la profundidad de la capa de mezcla o de la capa isothermal con la de la zona eufótica.

La variabilidad hidrográfica de la capa superior del océano presentó cambios notables de un crucero a otro, tanto en la temperatura como en la salinidad superficial. Los valores que se discuten aquí son los promedios de todos los lances realizados por crucero, a la profundidad de 5 m. La temperatura más baja se presentó durante la primavera de 1995 y la más alta en el verano de 1995. Sobresale la gran diferencia de 4.72 °C que se observa entre otoños sucesivos. En el otoño de 1994 el promedio de la temperatura superficial fue de 25.55 ± 0.10 °C, mientras que en el de 1995 disminuyó a 20.76 ± 0.18 °C. Debido a la poca variabilidad de las masas de agua superficiales, la salinidad también presentó una variabilidad mucho menor que la temperatura. El valor más alto se registró en el otoño de 1994 y el menor durante la primavera de 1995 (tabla 1).

Biomasa fitoplanctónica

La información obtenida en las cuatro estaciones del año muestreadas se resume en la tabla 2. En la figura 2 se presenta la distribución de la concentración de la clorofila *a* integrada (0–100 m).

Table 2. Comparison of integrated chlorophyll *a* concentration (0–100 m), integrated primary production (PP, ~5 m to the base of the euphotic zone) estimated from natural fluorescence, mean PP in the study area, C flux, daily PP exported from the upper 200 m, and residence time of particulate organic carbon (POC) in the water column, during four seasons at several sites in the central Gulf of California.

Tabla 2. Comparación de la concentración de la clorofila *a* integrada (0–100 m), la producción primaria (PP) integrada (~5 m a la base de la zona eufótica) estimada a partir de la fluorescencia natural, el promedio de la PP en el área de estudio, flujo de carbono, la PP diaria exportada de los primeros 200 m y el tiempo de residencia del carbono orgánico particulado (POC) en la columna de agua, durante cuatro estaciones del año en varias localidades de la región central del Golfo de California.

Season	Grid		Drift		Mean PP in the study area (mg Chl <i>a</i> m ⁻²)	C flux (200 m) (mg C m ⁻² d ⁻¹)	Exported PP (%)	POC residence time (days)
	Chlorophyll <i>a</i> (mg Chl <i>a</i> m ⁻²)	PP (mg C m ⁻² d ⁻¹)	Chlorophyll <i>a</i> (mg Chl <i>a</i> m ⁻²)	PP (mg C m ⁻² d ⁻¹)				
Autumn 1994	<i>n</i> = 10 56.21 ± 13.22	<i>n</i> = 12 870 ± 100	<i>n</i> = 8 38.20 ± 3.41	<i>n</i> = 2 1030 ± 0	<i>n</i> = 14 890 ± 330	7.8	5.1	7.8
Spring 1995	<i>n</i> = 11 85.92 ± 19.51	<i>n</i> = 10 2190 ± 380	<i>n</i> = 8 43.44 ± 7.61	<i>n</i> = 3 1700 ± 240	<i>n</i> = 13 2080 ± 1080	3.7	3.6	3.7
Summer 1995	<i>n</i> = 9 41.75 ± 7.20	<i>n</i> = 9 880 ± 70	<i>n</i> = 2 21.04 ± 1.66	<i>n</i> = 3 810 ± 150	<i>n</i> = 12 860 ± 220	11.2	8.8	11.2
Autumn 1995	<i>n</i> = 6 36.91 ± 6.65	<i>n</i> = 4 1000 ± 50	<i>n</i> = 4 66.44 ± 16.19	<i>n</i> = 3 1540 ± 80	<i>n</i> = 7 1230 ± 310	4.3	8.9	4.3

Notes: *n* = number of data; mean ± standard deviation.

Phytoplankton biomass

The information obtained in the four sampling seasons is summarized in table 2. Figure 2 shows the distribution of integrated chlorophyll *a* concentration (0–100 m).

In autumn 1994 (fig. 2a), the highest chlorophyll *a* values were recorded at the northern stations and the concentrations were comparatively higher off the coast of Baja California than off the coast of Sonora. Statistically ($P > 0.05$) the difference between coasts was not significant and the area can be considered homogeneous. At the drift stations the values

Durante el otoño de 1994 (fig. 2a) los valores más altos de clorofila *a* se registraron en las estaciones más norteñas y las concentraciones fueron comparativamente más elevadas en la costa de Baja California que en la costa de Sonora. Estadísticamente ($P > 0.05$) no hubo diferencia significativa entre costas y se puede considerar como un área homogénea. En las estaciones de deriva los valores fueron similares a los de las estaciones del centro del Golfo de California; la concentración de clorofila *a* integrada de las estaciones de deriva equivale a la mitad del valor promedio en toda el área muestreada.

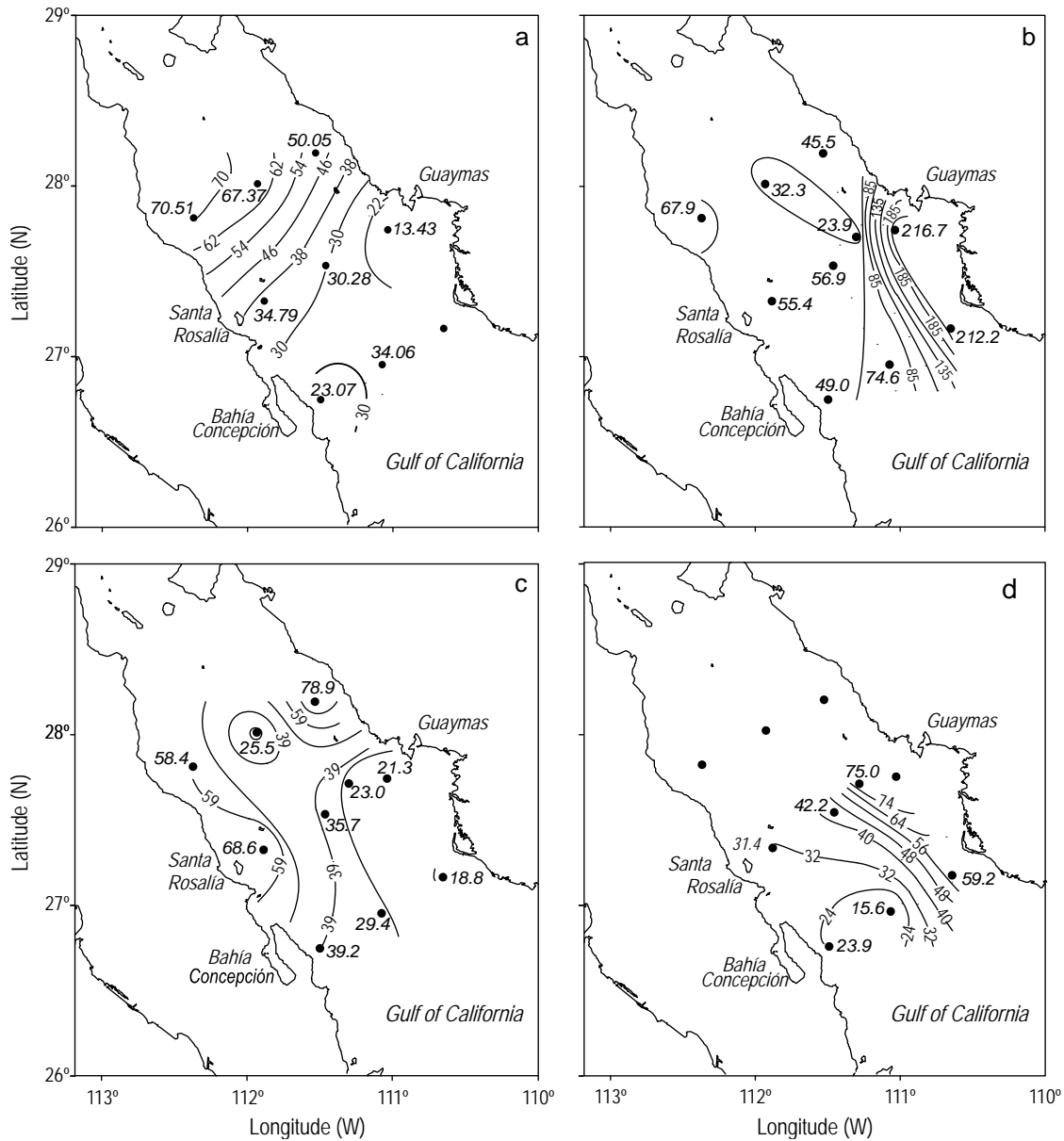


Figure 2. Distribution of integrated (0–100 m) chlorophyll *a* (mg Chl *a* m⁻²) during (a) autumn 1994, (b) spring 1995, (c) summer 1995, and (d) autumn 1995.

Figura 2. Distribución de la clorofila *a* (mg Cl *a* m⁻²) integrada (0–100 m) durante (a) otoño de 1994, (b) primavera de 1995, (c) verano de 1995 y (d) otoño de 1995.

were similar to those in the central gulf; the integrated chlorophyll *a* concentration derived for the drift stations was about half the mean for the whole sampling area.

In spring 1995 (fig. 2b), very high chlorophyll *a* values were observed at stations 4 and 9; however, taking into account all the grid stations, statistically ($P > 0.05$) there was no difference between coasts and the area can be considered homogeneous. As shown in table 2, the mean chlorophyll *a* concentration was the highest of the four seasons sampled, representing more than twice that of summer. At the drift stations the concentration of chlorophyll *a* was similar to that observed at the stations located to the north and east, but very different from the station to the south. In general, the chlorophyll *a* concentration found at the drift stations was about half the mean for the entire sampled area.

In summer 1995 (fig. 2c), the concentrations were highest off the coast of Baja California and lowest in the central area. Taking into account all the stations, statistically ($P < 0.05$) there was no difference between coasts, so the area can be considered homogeneous. At the drift stations the concentration of chlorophyll *a* was about half the mean value for the entire grid and closer to the values recorded off the Sonora coast than those found in the central gulf.

In autumn 1995 (fig. 2d), the highest concentrations were found off the coast of Sonora; the rest of the area was very homogeneous. At the drift stations the values were the highest of the year; they were almost double those recorded in the station grid, reversing the pattern observed in the other seasons where the concentrations were higher in the grid.

Primary production

The primary production (PP) rates in the four seasons sampled are summarized in table 2. Figure 3 shows the distribution of PP; values were integrated from ~5 m to the base of the euphotic zone.

In autumn 1994 (fig. 3a), the highest PP values were found in the central gulf and the lowest on the coast of Baja California. Statistically ($P > 0.05$) there were no differences between coasts; however, considering all the grid stations, the area is not homogeneous. At the drift stations, the mean rate was slightly higher than that observed at the surrounding stations and than the mean for the entire grid.

Spring 1995 (fig. 3b) showed the highest PP rates of the four seasons sampled. The highest PP rates corresponded to the coast of Sonora and the lowest to the central gulf. As in the case of phytoplankton biomass, the highest rates occurred at stations 4 and 9, indicating that Guaymas Bay is an area of high productivity and phytoplankton biomass during this time of year. There was no statistical difference ($P > 0.05$) between coasts, but considering all the grid stations, except for the drift stations, we concluded that the area is not homogeneous. At the drift stations we recorded similar rates as in the central gulf, lower than the mean for the entire grid.

En la primavera de 1995 (fig. 2b) sobresalen valores muy altos de clorofila *a* en las estaciones 4 y 9; sin embargo, tomando en cuenta todas las estaciones de la red, estadísticamente ($P > 0.05$) no hubo diferencias entre las costas y el área se puede considerar homogénea. Como se observa en la tabla 2, la concentración promedio de clorofila *a* fue la más alta de las cuatro estaciones del año muestreadas, representando más del doble que la del verano. En las estaciones de deriva la concentración de la clorofila *a* fue parecida a la que se observó en las estaciones localizadas al norte y al este, pero muy diferente a la que ocurrió en la estación al sur. En general, se puede apreciar que la concentración de clorofila *a* que se encontró en las estaciones de deriva fue la mitad del valor promedio para toda el área muestreada.

Durante el verano de 1995 (fig. 2c) las concentraciones más altas de clorofila *a* se presentaron en la costa de Baja California y las más bajas en la zona central. Tomando en cuenta todas las estaciones de la red, estadísticamente ($P < 0.05$) no hubo diferencias entre las costas y, por lo tanto, el área se puede considerar homogénea. En las estaciones de deriva la concentración de clorofila *a* fue aproximadamente la mitad de la que se obtuvo como valor promedio para toda la red y se asemeja más a los valores que se encontraron en la costa de Sonora que a los que se encontraron en la región central del golfo.

Durante el otoño de 1995 (fig. 2d) las concentraciones más altas se encontraron en la costa de Sonora; el resto del área fue muy homogénea. En las estaciones de deriva los valores fueron los más altos del año; representaron casi el doble de los registrados en la red de estaciones, invirtiéndose el patrón que se observó en las otras estaciones del año, donde las concentraciones eran más altas en la red.

Producción primaria

La información de la producción primaria (PP) en las cuatro estaciones del año muestreadas se resume en la tabla 2. En la figura 3 se presenta la distribución de la concentración de PP; los valores se integraron de ~5 m a la base de la zona eufótica.

En el otoño de 1994 (fig. 3a) los valores más altos de PP se encontraron en el centro del golfo y los más bajos en la costa de Baja California. Estadísticamente ($P > 0.05$) no hubo diferencias entre las costas; sin embargo, considerando todas las estaciones de la red, el área no es homogénea. En las estaciones de deriva la tasa promedio fue ligeramente más alta que la observada en las estaciones que las rodean y que el valor promedio de toda la red.

Durante la primavera de 1995 (fig. 3b) se observaron los valores más altos de PP de las cuatro estaciones del año muestreadas. Los valores más altos de PP correspondieron a la costa de Sonora y los más bajos al centro del golfo. Igual que en el caso de la biomasa fitoplanctónica, también sobresalieron los valores altos de PP en las estaciones 4 y 9, indicando que la Bahía de Guaymas es una zona de alta

In summer 1995 (fig. 3c), the PP rates were lower and similar to those observed in autumn 1994 (fig. 3a). The highest PP rates were found in the central gulf, while the lowest occurred off the coast of Sonora. There were statistical differences ($P < 0.05$) between the coasts of Sonora and Baja California, and sampling time and position relative to the coast were relevant. Considering the entire station grid, the area is not homogeneous. Mean productivity at the drift stations was very similar to the mean value for the entire grid of sampling stations.

In autumn 1995 (fig. 3d), the northern transect was not sampled; the PP rates in the rest of the region increased

productividad y biomasa fitoplanctónica durante esta época del año. No hubo diferencia estadística ($P > 0.05$) entre las costas, pero al considerar todas las estaciones de la red, omitiendo las estaciones de deriva, se encontró que el área no es homogénea. En las estaciones de deriva se encontró un valor más parecido a los del centro del golfo, más bajo que el valor promedio para toda la red.

Durante el verano de 1995 (fig. 3c) bajó la PP, encontrándose valores parecidos a los de otoño de 1994 (fig. 3a). Los valores más altos de PP se encontraron en la zona central del golfo, mientras que los más bajos ocurrieron en la costa de Sonora. Estadísticamente ($P < 0.05$) hubo diferencias

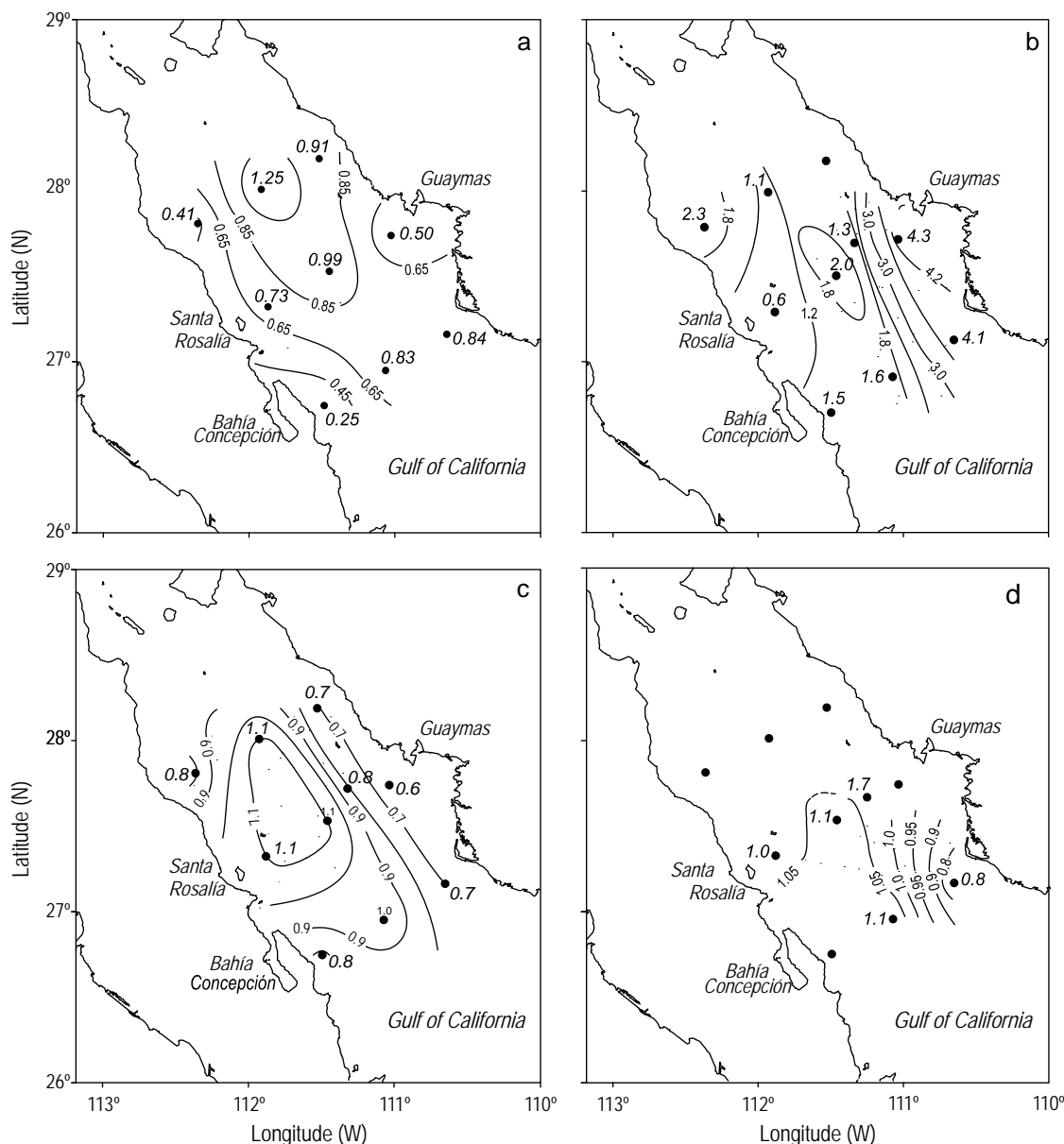


Figure 3. Distribution of integrated primary production ($\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$, ~5 m to the base of the euphotic zone) during (a) autumn 1994, (b) spring 1995, (c) summer 1995, and (d) autumn 1995.

Figura 3. Distribución de la producción primaria integrada ($\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$, ~5 m a la base de la zona eufótica) durante (a) otoño de 1994, (b) primavera de 1995, (c) verano de 1995 y (d) otoño de 1995.

slightly relative to summer. The PP rates showed the same pattern of behavior as in summer, the highest rates occurring in the central gulf and the lowest on the coast of Sonora. Mean PP at the drift stations was slightly higher than the mean for the entire grid.

In summary, the PP rates found during summer were very similar to those of autumn (1994 and 1995) but always less than half of those recorded in spring (table 2). Considering the PP rates for each of the four seasons sampled, there were statistical differences ($P < 0.05$) between autumn 1994 and spring 1995, as well as between spring and summer 1995. No significant differences were observed between autumn of both years and summer.

Particle fluxes

As reported by Lara-Lara *et al.* (2007), the seasonal variation of measured particle fluxes was characterized by a peak during autumn and a minimum in summer 1995 (table 3, fig. 4). Flux distribution showed two patterns: one characterized by high particle fluxes (spring and autumn 1995) and the other by low fluxes (autumn 1994 and summer 1995). When fluxes were greater, the distribution of carbon and nitrogen had the same behavior as the total flux, while during the low flux period the distribution of carbon and nitrogen tended to be inverse to the total flux. Statistically significant differences ($P > 0.05$) were observed between the fluxes of all seasons.

Major changes in particle fluxes occurred between 50 and 100 m depth, but they were statistically significant ($P > 0.05$)

entre las costas de Sonora y de Baja California, existiendo interacción entre la hora de muestreo y la costa. Considerando todas las estaciones de la red, se encontró que el área no es homogénea. La PP promedio en las estaciones de deriva fue muy parecida al valor promedio para toda la red de estaciones.

En el otoño de 1995 (fig. 3d) no se muestreó el transecto norte; los valores de PP en la región muestreada se elevaron ligeramente en relación con el verano. Los valores de PP mostraron el mismo patrón de comportamiento que durante el verano: los más altos se presentaron en el centro del golfo y los más bajos en la costa de Sonora. La PP promedio en la estación de deriva fue ligeramente más alta que el valor promedio para toda la red de estaciones.

Los valores de PP encontrados durante el verano fueron muy parecidos a los de otoño de 1994 y 1995, pero menor que la mitad de los encontrados durante la primavera (tabla 2). Considerando los valores de PP de cada una de las cuatro estaciones del año muestreadas, se encontró que existen diferencias estadísticas ($P < 0.05$) entre el otoño de 1994 y la primavera de 1995, y entre la primavera y el verano de 1995, pero no hay diferencias entre el otoño de ambos años y el verano.

Flujos de partículas

Tal como lo reportaron Lara-Lara *et al.* (2007), la variación estacional de los flujos de partículas medidos se caracterizó por un flujo máximo durante otoño y un mínimo durante el verano de 1995 (tabla 3, fig. 4). La distribución de

Table 3. Mean values of total and particle (C and N) fluxes, and C:N ratio at several depths of the water column in the central Gulf of California.

Tabla 3. Valores promedio de los flujos totales y de partículas (como C y N), y de la razón C:N a varias profundidades en la columna de agua, en la región central del Golfo de California.

Season	Depth (m)	Mass (mg, dry weight)	Total flux (mg m ⁻² d ⁻¹)	C flux (mg C m ⁻² d ⁻¹)	N flux (mg N m ⁻² d ⁻¹)	C:N ratio
Autumn 1994	50	1.73 ± 0.65 ⁴	239.49 ± 89.41 ⁴	40.99 ± 7.64 ⁴	5.15 ± 3.42 ⁴	10.9 ± 6.5 ⁴
	100	1.78 ± 0.51 ⁴	245.30 ± 70.98 ³	44.69 ± 30.70 ³	6.45 ± 9.44 ³	20.7 ± 15.4 ³
	200	1.65 ± 0.16 ⁴	227.91 ± 22.31 ²	45.05 ± 52.05 ²	0.61 ± 0.03 ²	75.4 ± 88.2 ²
Spring 1995	50	12.09 ± 6.79 ⁴	1105.66 ± 621.31 ⁴	216.50 ± 121.55 ⁴	19.17 ± 8.14 ⁴	10.9 ± 1.2 ⁴
	100	5.10 ± 1.38 ⁴	466.04 ± 125.91 ³	88.85 ± 22.85 ³	7.75 ± 2.38 ³	11.7 ± 1.7 ³
	200	4.96 ± 0.20 ⁴	453.40 ± 18.04 ⁴	75.23 ± 5.35 ⁴	6.55 ± 0.46 ⁴	11.5 ± 1.0 ⁴
Summer 1995	50	6.87 ± 2.26 ⁴	630.11 ± 206.96 ⁴	110.79 ± 31.91 ⁴	9.45 ± 4.94 ⁴	13.8 ± 5.8 ⁴
	100	9.23 ± 1.12 ⁴	846.42 ± 102.87 ³	95.13 ± 50.13 ³	7.56 ± 2.92 ³	12.1 ± 2.0 ³
	200	7.83 ± 3.34 ⁴	718.13 ± 306.14 ⁴	75.74 ± 34.93 ⁴	8.02 ± 4.72 ⁴	10.1 ± 2.0 ⁴
Autumn 1995	50	14.78 ± 4.05 ⁴	1345.48 ± 68.64 ³	100.98 ± 27.20 ³	11.47 ± 4.19 ³	9.0 ± 0.8 ³
	100	11.56 ¹	1052.12 ¹	73.75 ¹	6.63 ¹	11.1 ¹
	200	18.90 ± 2.02 ⁴	1720.51 ± 83.54 ³	109.21 ± 8.23 ³	10.23 ± 1.60 ³	10.8 ± 1.1 ³

Notes: ¹ Number of data = 1; ² number of data = 2; ³ number of data = 3; ⁴ number of data = 4; mean ± standard deviation.

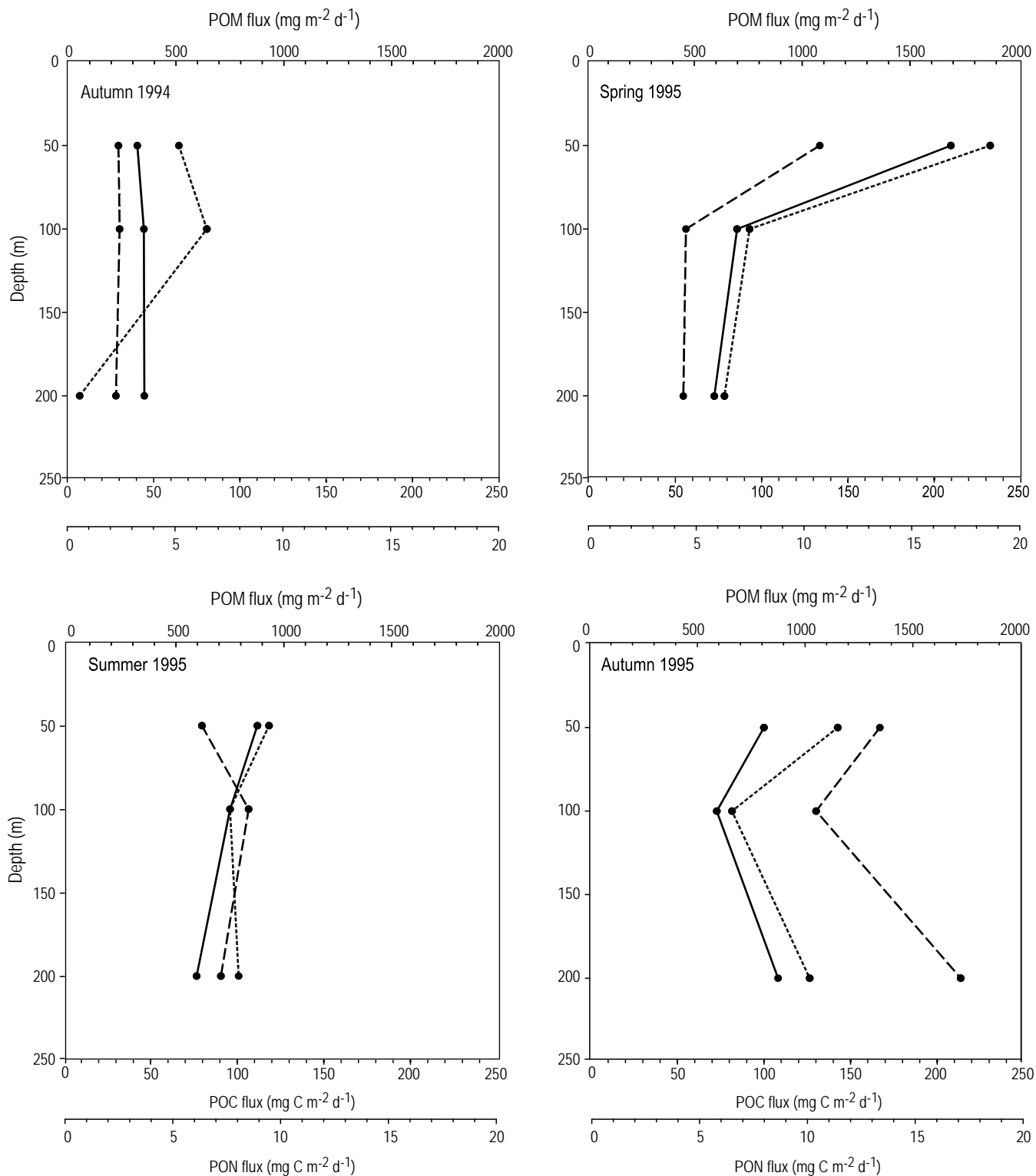


Figure 4. Values of the fluxes of total particulate organic matter (POM, broken line), particulate organic carbon (POC, solid line), and particulate organic nitrogen (PON, dotted line) in the central Gulf of California. The values for summer and autumn 1995 were taken from Lara-Lara *et al.* (2007), while the values for autumn 1994 and spring 1995 were recalculated.

Figura 4. Valores medidos de los flujos de la materia orgánica particulada total (POM, línea discontinua), carbono orgánico particulado (POC, línea continua) y nitrógeno orgánico particulado (PON, línea punteada) en la región central del Golfo de California. Los valores para verano y otoño de 1995 fueron tomados de Lara-Lara *et al.* (2007), mientras que los valores para otoño de 1994 y primavera de 1995 fueron recalculados.

only during spring. The previous case is also seen with fluxes between 50 and 200 m. Fluxes between 100 and 200 m showed no statistically significant differences ($P < 0.05$) in any season.

The mean value of the C:N ratio remained very consistent throughout the study period, regardless of depth, ranging from 9.0 to 13.8 (table 3), except for two very high values at 100 and 200 m depth during autumn 1994 that seem to be outliers.

The residence time of POC in the water column ranged from 3.7 to 11.2 d (table 2). The shortest time occurred in spring and the longest in summer 1995.

The percentage of daily PP exported from the upper 200 m of the water column ranged from 3.6% to 8.9% (table 2) in spring and autumn 1995, respectively.

DISCUSSION

In the Gulf of California, two seasons are clearly distinguishable, one cold and one warm. Time series generated from Coastal Zone Color Scanner (CZCS) imagery show a clear seasonal variation in the concentration of pigments in the gulf, with maximum concentrations between November and May (winter), and minimum between June and October (summer) (Santamaría-del-Ángel *et al.* 1994, Thunell *et al.* 1994). This is reflected in our results (table 2), since the maximum values of chlorophyll *a* concentration were found in spring, which corresponds to the end of the cold period, whereas during the warm period (summer and autumn) the chlorophyll *a* concentration decreased to almost half that recorded in spring, with very similar concentrations for summer and autumn. This same seasonal pattern can be observed for PP, which was also lower in summer relative to autumn. Nutrient depletion occurs as a result of surface-water stratification (Thunell *et al.* 1993) and this is reflected in lower PP rates. The difference in phytoplankton biomass between summer and autumn is not as marked because, during summer, the depth of the euphotic zone increases compared with autumn, and the values thus tend to be similar (Álvarez-Borrego and Lara-Lara 1991), as shown in table 1.

It has been clearly shown in several sediment trap studies that the flux of POM is related to surface production, and also that flows vary daily and seasonally with changes in productivity (Thunell *et al.* 1993, 1994; Lange *et al.* 1994). In the central Gulf of California there are marked seasonal differences in the flux of particulate matter (Lara-Lara *et al.* 2007); however, these can be grouped into two distinct periods coinciding with those pointed out by Santamaría-del-Ángel *et al.* (1994) and Thunell *et al.* (1994): one is the cold period (November–May), with maximum concentrations of pigments and high PP, and the other is the warm period (June–October), with low concentrations of pigments and low productivity.

In autumn 1994, both fluxes and their vertical profiles were similar to those observed in summer 1995, but differed

los flujos mostró dos patrones: uno caracterizado por flujos de partículas altos (primavera y otoño de 1995) y el otro coincidiendo con flujos bajos (otoño de 1994 y verano de 1995). En las épocas cuando los flujos fueron mayores la distribución del carbono y la del nitrógeno tuvieron el mismo comportamiento que el flujo total, mientras que durante la época de flujos bajos la distribución del carbono y del nitrógeno tendió a ser inversa a la del flujo total. Se observaron diferencias estadísticamente significativas ($P > 0.05$) entre los flujos de todas las estaciones del año.

En general, se observó que los mayores cambios en los flujos ocurrieron entre los 50 y 100 m de profundidad, aunque sólo fueron estadísticamente significativos ($P > 0.05$) durante la primavera; con los flujos entre 50 y 200 m sucede lo mismo que el caso anterior. Entre los flujos de 100 y 200 m no hubo diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.05$) en ninguna estación del año.

El valor promedio de la razón C:N se mantuvo muy homogéneo a través de todo el periodo de estudio, independientemente de la profundidad, variando entre 9.0 y 13.8 (tabla 3), excepto dos valores muy altos a 100 y 200 m de profundidad durante el otoño de 1994 que parecen estar fuera de orden.

El tiempo de residencia del carbono orgánico particulado en la columna de agua varió entre 3.7 y 11.2 d (tabla 2), correspondiendo el menor tiempo a la primavera y el mayor al verano de 1995.

El porcentaje de PP diaria exportada de los primeros 200 m de la columna de agua varió entre 3.6% y 8.9% (tabla 2), correspondiendo a la primavera y el otoño de 1995, respectivamente.

DISCUSIÓN

En el Golfo de California se distinguen claramente dos estaciones, una fría y otra cálida. Las series de tiempo de las imágenes del satélite Coastal Zone Color Scanner (CZCS) muestran una variación estacional muy clara de la concentración de pigmentos en el golfo, con concentraciones máximas entre noviembre y mayo (invierno), y mínimas entre junio y octubre (verano) (Santamaría-del-Ángel *et al.* 1994, Thunell *et al.* 1994). Esta situación se refleja en nuestros resultados (tabla 2), ya que los valores máximos de la concentración de clorofila *a* se presentaron en primavera, que corresponde al final del periodo frío, mientras que durante el periodo cálido (verano y otoño) la concentración de clorofila *a* disminuyó casi a la mitad de la que había en primavera, siendo muy parecidas las concentraciones del verano y el otoño. Este mismo patrón de estacionalidad se puede observar para PP, que también es más baja durante el verano que durante el otoño. Como resultado de la estratificación, en la capa superficial de agua ocurre un agotamiento de nutrientes (Thunell *et al.* 1993) que se refleja en una menor tasa de PP. La diferencia de la biomasa de fitoplancton entre el verano y el otoño no es tan marcada debido a que durante el

markedly from those observed during autumn 1995, when total fluxes were five to six times higher and carbon and nitrogen fluxes two to three times higher (table 3, fig. 4). We also noted that during autumn 1994, surface temperatures were ~ 4.8 °C higher than in the same season the following year (table 1). This indicates that in 1994 the summer conditions prolonged into autumn. The increase in temperature, consistent with the hydrographic change (Soto-Mardones 1997), was accompanied by a decrease in phytoplankton biomass, PP, and POM flux (García-Pámanes 1999). This suggests that the autumn 1994 fluxes were unusual.

In all surveys, the vertical flux of POM decreased rapidly with depth (fig. 4). The greatest changes occurred between 50 and 100 m. As shown in table 1, the mean depth of the euphotic zone, mixed layer, and isothermal layer did not generally exceed 50 m. This contributes to the POM remaining longer in the surface layer, giving more opportunity for the material to be consumed there.

The reduced POM flux between 50 and 100 m (fig. 4) is attributable to the consumption by herbivores and the remineralization of organic to dissolved inorganic carbon (Bender *et al.* 1992). The large decline in POM during spring in the upper 100 m is notable. Over 50% of the matter was removed, perhaps because this period had the highest biomass of >202 - μm zooplankton throughout the year, and they consumed 63% of the daily PP (García-Pámanes 1999). The POM fluxes between 100 and 200 m remained almost constant (fig. 4), indicating that below 100 m the consumption and degradation were minimal.

The C:N Redfield ratio for POM is 6.6 (Bender *et al.* 1992). The ratios that we found in the POM collected with sediment traps varied between 9.0 and 13.8 (table 3), higher than the Redfield ratio but similar to the value (10) reported by Walsh *et al.* (1981) for reworked detritus from the coastal zone. Deviation from the Redfield ratio may be due to two causes: to the exponential growth of phytoplankton under conditions of nutrient limitation that increases the C:N and C:P ratios (Schneider *et al.* 2003, Christian 2005), and to the preferential decomposition of organic compounds containing nitrogen and phosphorus (Knauer *et al.* 1979, Wakeham and Lee 1993). The high C:N ratio found at all depths (table 3) indicates that the organic matter is being remineralized rapidly within the first 50 m of the water column and that the POC exported to the seafloor is made up of highly "refractory" material.

The residence time of POC in the water column was relatively short (3.7–11.2 d, table 2). Longer times correspond to the warm period of low productivity and increased stability in the water column, while shorter times correspond to the more dynamic cold period with high productivity (Lara-Lara *et al.* 2007). These results are consistent with those reported by Eppley *et al.* (1983) for Monterey Bay (California), the Southern California Bight, and the Panama Basin. Riebesell (1992) also mentions that short residence times may be related to the intensification of the winds and the deepening

verano la profundidad de la zona eufótica es mayor que durante el otoño, por lo que los valores tienden a ser similares (Álvarez-Borrego y Lara-Lara 1991), como se aprecia en la tabla 1.

Se ha demostrado claramente en varios estudios con trampas de sedimento que el flujo de la MOP está relacionado con la producción superficial, y que los flujos varían con los cambios diarios y estacionales en la productividad (Thunell *et al.* 1993, 1994; Lange *et al.* 1994). En la región central del Golfo de California existen marcadas diferencias estacionales en los flujos del material particulado (Lara-Lara *et al.* 2007); sin embargo, éstas se pueden agrupar claramente en dos periodos coincidiendo con las dos estaciones del año que señalan Santamaría-del-Ángel *et al.* (1994) y Thunell *et al.* (1994): la época fría (noviembre a mayo), con concentraciones máximas de pigmentos y una alta PP, y la época cálida (junio a octubre), con concentraciones mínimas de pigmentos y baja productividad.

Durante el otoño de 1994 tanto los flujos como sus perfiles verticales fueron similares a los observados en el verano de 1995 y difieren marcadamente de los observados en el otoño de 1995, cuando los flujos totales fueron entre cinco y seis veces mayores y los de carbono y nitrógeno de dos a tres veces mayores (tabla 3, fig. 4). También se observó que en el otoño de 1994 las temperaturas superficiales fueron ~ 4.8 °C mayores que en la misma época del año siguiente (tabla 1). Esto sugiere que en 1994 las condiciones de verano se prolongaron hasta el otoño. El incremento de temperatura, consistente con un cambio hidrográfico (Soto-Mardones 1997), también fue acompañado de la disminución de la biomasa fitoplanctónica, de la PP y del flujo de MOP (García-Pámanes 1999), lo que sugiere que los flujos durante el otoño de 1994 fueron inusuales para esta época.

En todos los cruceros, el flujo vertical de la MOP disminuyó rápidamente con la profundidad (fig. 4). Los mayores cambios ocurrieron entre los 50 y 100 m. Como se observa en la tabla 1, las profundidades promedio de la zona eufótica, la capa de mezcla y la capa isotermal no excedieron generalmente de los 50 m. Esto contribuye a que la MOP se mantenga más tiempo en la capa superficial, dando oportunidad de que el material sea consumido.

La disminución del flujo de la MOP entre 50 y 100 m (fig. 4) es atribuible al consumo de los herbívoros y a la remineralización del carbono orgánico a carbono inorgánico disuelto (Bender *et al.* 1992). Es notable la disminución tan grande de la MOP que existe durante la primavera en los primeros 100 m de la columna de agua, donde más del 50% de la materia es removida; esto puede deberse a que en esta época se presentó la mayor biomasa del zooplancton >202 μm en todo el año y consumió el 63% de la PP diaria (García-Pámanes 1999). Siguiendo con la figura 4, los flujos de MOP entre los 100 y 200 m se mantuvieron casi constantes. Esto indica que por debajo de los 100 m el consumo y la degradación fueron mínimos.

of the mixed layer, which would prevent the formation of bubbles in the aggregate and result in high sedimentation rates. This situation can be observed in our results.

The estimated residence times are consistent with the temporal variability in the magnitude of the POC fluxes below the euphotic zone observed in this study. Some of that variability may be related to seasonal changes, but in autumn 1994 it appears to be associated with low-frequency surface temperature anomalies, as reported by Eppley *et al.* (1983) for the coast of California.

The trajectory of the traps during their drift appears to be influenced by eddies, such as those described in the area by Figueroa *et al.* (2003). In autumn 1994, and summer and autumn 1995, the traps followed a curved path from the southeast to the northwest (cyclonic). In contrast, in spring 1995 we observed motion from the northwest to the southeast (anticyclonic). This is consistent with eddy observations reported by Figueroa *et al.* (2003) for Guaymas Basin. Likewise, travel speeds ranged from 0.07 to 0.21 m s⁻¹, which are consistent with those reported for eddies (Bray 1988, Fernández-Barajas *et al.* 1994). The fastest motion occurred in spring 1995 and the slowest in autumn 1995. The distance that POM can travel (24.502–140.111 km) during its residence time in the upper 200 m of the water column, easily allows the transport of POM from coast to coast in the Gulf of California. Overproduction on the coast of Sonora can be carried to a poorer area, tending to homogenize the area and contributing to the enrichment of the entire basin. This, in turn, enables organisms to find food throughout the region.

From this perspective, the hypothesis presented by Thunell *et al.* (1993) that POM fluxes are uniform across the central gulf seems correct; however, our results, obtained using Lagrangian traps, show spatial and temporal variability in POM fluxes within the gulf. For example, the site from where the sediment traps were released in autumn 1994 was located between the central and southern transects (station D1, fig. 1) and the total POM flux recorded was 227.91 ± 22.31 mg m⁻² d⁻¹, but in autumn 1995 it was located between the northern and central transects (station D2, fig. 1) and the total flux was much higher, of 1720.51 ± 183.54 mg m⁻² d⁻¹ (table 3). This indicates that fluxes can vary both seasonally and latitudinally.

Some authors have estimated that the percentage of PP exported from the upper 200 m of the ocean varies from less than 5% to 10% of net PP (Berger *et al.* 1989, Wakeham and Lee 1993). The results reported here are within the same order of magnitude (table 2). Surprisingly, the highest rates of export occurred during the summer, when phytoplankton biomass, PP, and zooplankton biomass (8.80 mg m⁻³, dry weight; García-Pámanes 1999) were the lowest of the year. Thunell *et al.* (1993) also noticed this phenomenon but did not explain it. This behavior could indicate that during summer, grazing rates by mesozooplankton are the highest of the year. García-Pámanes (1999) reported values of 2.27 ± 1.29 d⁻¹ that indicate the removal of 91% of daily PP. Hence, the

La razón C:N de Redfield para la MOP es de 6.6 (Bender *et al.* 1992), mientras que las razones que se encontraron en la MOP recolectada con las trampas de sedimento variaron entre 9.0 y 13.8 (tabla 3), un poco más altas que la de Redfield. Estas son más similares al valor de 10 reportado para el detritus retrabajado de la zona costera por Walsh *et al.* (1981). La desviación de la razón de Redfield puede deberse a dos causas: al crecimiento exponencial del fitoplancton bajo condiciones de limitación de nutrientes que incrementa las razones C:N y C:P (Schneider *et al.* 2003, Christian 2005), y a la descomposición preferencial de compuestos orgánicos que contienen nitrógeno y fósforo (Knauer *et al.* 1979, Wakeham y Lee 1993). La alta razón C:N encontrada a todas las profundidades (tabla 3) significa que la materia orgánica está siendo remineralizada rápidamente dentro de los primeros 50 m de la columna de agua y que el COP que es exportado al fondo está constituido por material altamente “refractario”.

El tiempo de residencia del COP en la columna de agua fue relativamente corto (3.7–11.2 d, tabla 2). Los tiempos más largos correspondieron a la época cálida de baja productividad y mayor estabilidad en la columna de agua, y los más cortos a la época fría de alta productividad y mayor dinámica (Lara-Lara *et al.* 2007). Estos resultados concuerdan con los reportados por Eppley *et al.* (1983) para la Bahía de Monterey (California), la Bahía del Sur de California y la Cuenca de Panamá. Riebesell (1992) menciona también que tiempos de residencia cortos pueden estar relacionados con la intensificación de los vientos y la profundización de la capa de mezcla, lo cual impediría la formación de burbujas en los agregados y resultaría en altas tasas de sedimentación. Esta situación se aprecia también en nuestros resultados.

Los tiempos de residencia estimados concuerdan con la variabilidad temporal en la magnitud de los flujos del COP por debajo de la zona eufótica observados en este estudio. Parte de esa variabilidad parece estar relacionada con los cambios estacionales, pero otra parte (como la de otoño de 1994) parece relacionarse con anomalías de baja frecuencia en la temperatura superficial del mar, tal como lo reportan Eppley *et al.* (1983) para la costa de California.

La trayectoria de las trampas durante su deriva parece estar influida por los remolinos que se han reportado en la zona (Figueroa *et al.* 2003). Durante el otoño de 1994 y el verano y otoño de 1995 las trampas siguieron una trayectoria curva, del sureste hacia el noroeste (ciclónica). En contraste, durante la primavera de 1995 se observó el movimiento opuesto, del noroeste hacia el sureste (anticiclónico). Esto es consistente con lo reportado por Figueroa *et al.* (2003) para la Cuenca de Guaymas. Asimismo, las velocidades de desplazamiento variaron entre 0.07 y 0.21 m s⁻¹, las cuales concuerdan con las reportadas dentro de remolinos (Bray 1988, Fernández-Barajas *et al.* 1994). La mayor velocidad se presentó en primavera de 1995 y la más baja en otoño de 1995. La distancia que puede recorrer la MOP (24.502–140.111 km) durante su tiempo de residencia dentro

Table 4. Comparison of the average amount of material exported from the upper 200 m of the water column to the seafloor in Guaymas Basin during the cold season (November–May, ≈ 210 days), warm season (June–October, ≈ 150 days), and throughout the year.

Tabla 4. Comparación de la cantidad promedio de material exportado de los primeros 200 m de la columna de agua hacia el piso del océano en la Cuenca de Guaymas durante la época fría (noviembre–mayo, ≈ 210 días), la época cálida (junio–octubre, ≈ 150 días) y todo el año.

Season	Average amount exported (mg C m ² d ⁻¹)	Area of the basin (m ²)	Material exported in the area (t C d ⁻¹)	Material exported in the area (t C season ⁻¹) (t C yr ⁻¹)
Cold, $n = 7$	89.8 \pm 19.2	10,240 \times 10 ⁶	919.5 \pm 196.1	193,095 \pm 41,181
Warm, $n = 6$	65.5 \pm 39.0	10,240 \times 10 ⁶	670.8 \pm 399.9	100,620 \pm 59,985
Annual total, $n = 13$	78.6 \pm 31.3	10,240 \times 10 ⁶	804.7 \pm 320.2	293,715 \pm 116,873

longer residence time of POC in surface waters and high grazing rates enable better use of available food, resulting in the formation of a greater amount of feces, which in turn carries a higher proportion of POC to the seafloor.

Hernández-Ayón *et al.* (2007) reported that the central Gulf of California (Guaymas Basin) acts as a sink for CO₂ and suggest that biological activity could be the process causing the decrease of total CO₂ in the region to the south of the islands. In our case, assuming that the flux of POM is consistent across the entire basin (Thunell *et al.* 1993), then we can use the measured fluxes to estimate the behavior of the basin and determine the amount of carbon exported from the upper 200 m to the seafloor (table 4). Most matter is exported in the cold season (193,095 \pm 41,181 t C season⁻¹), while 27% less is exported in the warm season (100,620 \pm 59,985 t C season⁻¹). Note that the cold season lasts two months longer than the warm season. On average, the whole study area exports almost 300,000 t C yr⁻¹. This information, coupled with that reported by Hernández-Ayón *et al.* (2007), indicates that Guaymas Basin behaves as a carbon sink during the summer. This export of carbon is roughly equivalent to the total carbon monoxide emitted into the atmosphere in 1999 in the states of Baja California, Baja California Sur, and Sonora (INE-SEMARNAT 2006).

It should be noted, however, that the results presented by Hernández-Ayón *et al.* (2007) were based on a single cruise in September 1996. It is known that coastal regions may change seasonally from carbon source to sink or to be in balance during the annual cycle, depending on the magnitude of the biological, chemical, and physical conditions. To determine whether the study region behaves as a carbon source or sink throughout the year it is necessary to know, in addition to the vertical carbon fluxes, the ocean-atmosphere carbon fluxes throughout the year to estimate the annual balance.

Acknowledgements

The first author received a scholarship from the Mexican Council for Science and Technology (CONACYT) during his stay at the Centro de Investigación Científica y de Educación

de los primeros 200 m de la columna de agua, fácilmente permite el transporte de MOP de una costa a otra del Golfo de California. El exceso de producción en la costa de Sonora puede ser acarreado a un área más pobre, tendiendo a homogeneizar el área y contribuyendo al enriquecimiento de toda la cuenca. Esto, a su vez, propicia que los organismos encuentren alimento disponible en toda la región.

Bajo esta perspectiva, la hipótesis de Thunell *et al.* (1993) de que los flujos de la MOP son uniformes en toda la región central del Golfo de California parece correcta; sin embargo, los resultados del presente estudio, obtenidos con base en trampas lagrangianas, muestran variabilidad en los flujos de MOP en diferentes partes de la cuenca y en diferentes épocas. Por ejemplo, la estación donde se soltaron las trampas de sedimento en el muestreo de otoño de 1994 se localizó entre el transecto central y el sureño (estación D1, fig. 1), y el flujo total de MOP fue de 227.91 \pm 22.31 mg m⁻² d⁻¹, mientras que en el muestreo de otoño de 1995 la estación se localizó entre el transecto norteño y el central (estación D2, fig. 1), y el flujo total fue de 1720.51 \pm 183.54 mg m⁻² d⁻¹ (tabla 3). Esto podría indicar que los flujos pueden variar tanto estacional como latitudinalmente.

Algunos autores han estimado que el porcentaje de PP exportado de los 200 m superficiales del océano varía de menos de 5% a 10% de la PP neta (Berger *et al.* 1989, Wakeham y Lee 1993). Los resultados que aquí se reportan están dentro de este mismo orden de magnitud (tabla 2). Sorprendentemente las mayores tasas de exportación ocurrieron durante el verano, cuando tanto la biomasa del fitoplancton, la PP y la biomasa del zooplancton (8.80 mg m⁻³, peso seco; García-Pámanes 1999) fueron las más bajas del año. Thunell *et al.* (1993) también notaron este fenómeno aunque no presentan una explicación. Este comportamiento pudiera deberse a que en verano se presentan las tasas más altas de pastoreo por el mesozooplancton en el año. García-Pámanes (1999) reportó valores de 2.27 \pm 1.29 d⁻¹ que implican la remoción del 91% de PP diaria. Entonces, el mayor tiempo de residencia del COP en las aguas superficiales y las altas tasas de pastoreo permiten un mejor aprovechamiento del

Superior de Ensenada (CICESE). The second and third authors are SNI grant holder. The third author acknowledges support through projects T9201-1111 (CONACYT) and SEP-2004-CO1-45813. We thank E Valdez-Holguín for assistance with field and laboratory work, the captains and crews of the R/Vs *Francisco de Ulloa* (CICESE) and *El Puma* (UNAM), and E González-Rodríguez and MA Cosío-López for help in the development of the time series and figures.

REFERENCES

- Aguirre-Gómez R. 2002. Primary production in the southern Gulf of Mexico estimated from solar-stimulated natural fluorescence. *Hidrobiológica* 12: 21–28.
- Álvarez-Borrego S, Schwartzlose R. 1979. Water masses of the Gulf of California. *Cienc. Mar.* 6: 43–63.
- Álvarez-Borrego S, Lara-Lara JR. 1991. The physical environment and primary productivity of the Gulf of California. In: Dauphin JP, Simoneit B (eds.), *The Gulf and Peninsular Provinces of the Californias*. Am. Assoc. Petrol. Geol. Mem. 47, pp. 555–567.
- Badan-Dangon A, Koblinsky CJ, Baumgartner T. 1985. Spring and summer in the Gulf of California: Observations of surface thermal patterns. *Oceanol. Acta* 8: 13–22.
- Bender M, Ducklow H, Kiddon J, Marra J, Martin J. 1992. The carbon balance during the 1989 spring bloom in the North Atlantic Ocean, 47°N, 20°W. *Deep-Sea Res.* 39: 1707–1725.
- Berger WH, Smetacek VS, Wefer G. 1989. Ocean productivity and paleoproductivity: A review. In: Berger WH, Smetacek VS, Wefer G (eds.), *Productivity of the Ocean: Present and Past*. John Wiley, New York, pp. 1–34.
- Boyd P, Newton P. 1995. Evidence of the potential influence of planktonic community structure on the interannual variability of particulate organic carbon flux. *Deep-Sea Res.* I 42: 619–639.
- Bray NA. 1988. Thermohaline circulation in the Gulf of California. *J. Geophys. Res.* 93: 4993–5020.
- Chamberlin WS, Booth CB, Kiefer DA, Morrow JH, Murphy RC. 1990. Evidence for a simple relationship between natural fluorescence, photosynthesis and chlorophyll in the sea. *Deep-Sea Res.* 37: 951–973.
- Christian JR. 2005. Biogeochemical cycling in the oligotrophic ocean: Redfield and non-Redfield models. *Limnol. Oceanogr.* 50(2): 646–657.
- Eppley RW, Renger EH, Betzer PR. 1983. The residence time of particulate organic carbon in the surface layer of the ocean. *Deep-Sea Res.* 30: 311–323.
- Fernández-Barajas ML, Monreal-Gómez MD, Molina-Cruz A. 1994. Thermohaline structure and geostrophic flow in the Gulf of California during 1992. *Cienc. Mar.* 20: 267–286.
- Figueroa JM, Marinone SG, Lavin MF. 2003. A description of geostrophic gyres in the southern Gulf of California. In: Velasco Fuentes OU, *et al.* (eds.), *Nonlinear Processes in Geophysical Fluid Dynamics*. Kluwer Academic Publishers, pp. 237–255.
- García-Mendoza E, Maske H. 1996. The relationship of solar-stimulated natural fluorescence and primary productivity in Mexican Pacific waters. *Limnol. Oceanogr.* 41: 1697–1710.
- García-Pámanes J. 1999. Flujo de carbono dentro de la zona epipelágica de la región central del Golfo de California. Ph.D. thesis, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Mexico, 163 pp.
- Harding GC, Hargrave BT, Vass WP, Sheldon RW, Pearre S Jr. 1987. Vertical flux of particulate matter by sedimentation and zooplankton movements in St. Georges Bay, the southern Gulf

alimento disponible, lo cual se traduce en la formación de una mayor cantidad de heces fecales, las que a su vez transportan una proporción más alta de COP hacia el piso oceánico.

Hernández-Ayón *et al.* (2007) reportaron que la región central del Golfo de California (Cuenca de Guaymas) actúa como sumidero de CO₂ y que la actividad biológica pudo ser el proceso causante de la disminución de CO₂ total en la región al sur de las islas. En el caso del presente estudio, si se supone que el flujo de MOP es homogéneo en toda la cuenca (Thunell *et al.* 1993), entonces se pueden usar los flujos medidos para estimar el comportamiento de la cuenca y conocer la cantidad de carbono que se exporta de los 200 m superiores hacia el fondo (tabla 4). En la época fría es cuando mayor cantidad de materia se exporta (193,095 ± 41,181 t C época⁻¹), mientras que en la época cálida se exporta un 27% menos (100,620 ± 59,985 t C época⁻¹). Cabe destacar que la época fría dura dos meses más que la cálida. En promedio, en toda el área de estudio se exportan casi 300,000 t C año⁻¹. Esta información aunada a la conclusión de Hernández-Ayón *et al.* (2007) permite suponer que la Cuenca de Guaymas se comporta como sumidero de carbono durante el verano. Esta exportación de carbono equivale aproximadamente al total del monóxido de carbono que en 1999 emitieron a la atmósfera conjuntamente los estados de Baja California, Baja California Sur y Sonora (INE-SEMARNAT 2006).

Sin embargo, hay que señalar que los resultados de Hernández-Ayón *et al.* (2007) se basaron en un solo crucero en septiembre de 1996. Como se sabe, las regiones costeras pueden variar entre fuente y sumidero de carbono estacionalmente o estar en balance durante el ciclo anual, dependiendo de la magnitud de los procesos biológicos, químicos y físicos. De tal manera, para conocer si la región de estudio se comporta como una fuente o sumidero durante todo el año, se tendría que conocer, además de los flujos verticales de carbono, los flujos océano-atmósfera de carbono durante todo el año para estimar los balances anuales.

AGRADECIMIENTOS

El primer autor contó con una beca del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) durante su estancia en el Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE). El segundo y el tercer autor son miembros del Sistema Nacional de Investigadores. El tercer autor recibió apoyo del CONACYT a través de los proyectos T9201-1111 y SEP-2004-CO1-45813. Se agradece a E Valdez-Holguín su apoyo en el trabajo de campo y laboratorio, a los capitanes y las tripulaciones de los B/Os *Francisco de Ulloa* (CICESE) y *El Puma* (UNAM) su colaboración, y a E González-Rodríguez y MA Cosío-López su ayuda en la elaboración de las series de tiempo y figuras.

- of St. Lawrence. Fluxes of particulate matter across benthic boundaries. *Biol. Oceanogr.* 4: 323–357.
- Hernández-Ayón JM, Zirino-Weiss A, Delgadillo-Hinojosa F, Galindo-Bect S. 2007. Carbono inorgánico disuelto en el Golfo de California en condiciones de verano. In: Hernández de la Torre B, Gaxiola Castro G (eds.), *Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México*. Instituto Nacional de Ecología, SMARNAT, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Mexico, pp. 45–57.
- Holm-Hansen O, Lorenzen CJ, Holmes RW, Strickland DH. 1965. Fluorimetric determination of chlorophyll. *J. Cons. Int. Explor. Mer* 30: 3–15.
- INE-SEMARNAT. 2006. *Inventario Nacional de Emisiones de México, 1999*. Mexico, 377 pp.
- Kara AB, Rochford PA, Hurlburt HE. 2000. An optimal definition for ocean mixed layer depth. *J. Geophys. Res.* 105: 16803–16821.
- Knauer GA, Martin JH, Bruland KH. 1979. Fluxes of particulate carbon, nitrogen, and phosphorus in the upper water column of the northeast Pacific. *Deep-Sea Res.* 26A: 97–108.
- Lange CB, Treppke UF, Fischer G. 1994. Seasonal diatom fluxes in the Guinea Basin and their relationships to trade winds, hydrography and upwelling events. *Deep-Sea Res.* 41(5/6): 859–878.
- Lara-Lara JR, García-Pámanes J, Bazán-Guzmán C. 2007. Flujo vertical de materia orgánica particulada en la región central del Golfo de California. In: Hernández de la Torre B, Gaxiola Castro G (eds.), *Carbono en Ecosistemas Acuáticos de México*. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Mexico, pp. 383–395.
- Longhurst A, Williams R. 1992. Carbon flux by seasonal vertical migrant copepods is a small number. *J. Plankton Res.* 14: 1495–1509.
- Maluf LY. 1983. *Physical oceanography*. In: Case TJ, Cody ML (eds.), *Island Biogeography of the Sea of Cortez*. Univ. California Press, Berkeley, pp. 26–45.
- Miquel JC, Fowler SW, la Rosa J, Buat-Menard P. 1994. Dynamics of the downward flux of particles and carbon in the open northwestern Mediterranean Sea. *Deep-Sea Res.* 41: 243–261.
- Peinert R, von Bodungen B, Smetacek V. 1989. Food web structure and loss rate. In: Berger WH, Smetacek SV, Wefer G (eds.), *Productivity of the Ocean: Present and Past*. John Wiley, New York, pp. 35–48.
- Riebesell U. 1992. The formation of large marine snow and its sustained residence in surface waters. *Limnol. Oceanogr.* 37: 63–76.
- Roden GI, Groves GW. 1959. Recent oceanographic investigations in the Gulf of California. *J. Mar. Res.* 18: 10–35.
- Santamaría-del-Ángel E, Álvarez-Borrego S, Muller-Karger FE. 1994. Gulf of California biogeographic regions based on coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.* 99: 7411–7421.
- Sarmiento JL, Siegenthaler U. 1992. New production and the global carbon cycle. In: Falkowski PG, Woodhead AD (eds.), *Primary Productivity and Biogeochemical Cycles in the Sea*. Plenum Press, New York, pp. 317–332.
- Schneider B, Schlitzer R, Fischer G, Nothig EM. 2003. Depth-dependent elemental compositions of particulate organic matter (POM) in the ocean. *Global Biogeochemical Cycles.* 17(2): 1032–1047.
- Siegel S. 1986. *Estadística no paramétrica*. Editorial Trillas, Mexico.
- Smetacek V, von Brockel K, Zeitzschel B, Zenk W. 1978. Sedimentation of particulate matter during a phytoplankton spring bloom in relation to the hydrographical regime. *Mar. Biol.* 47: 211–226.
- Soto-Mardones LA. 1997. Variabilidad espaciotemporal de la temperatura superficial del mar en el Golfo de California. M.Sc. thesis, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Mexico, 108 pp.
- Sprattall J, Tomczak T. 1992. Evidence of barrier layer in the surface layer of the tropics. *J. Geophys. Res.* 97, C5: 7305–7316.
- Thunell RC, Pride C, Tappa E, Muller-Karger F. 1993. Varve formation in the Gulf of California: Insights from time series sediment trap sampling and remote sensing. *Quat. Sci. Rev.* 12: 451–464.
- Thunell RC, Pride C, Tappa E, Muller-Karger F. 1994. Biogenic silica fluxes and accumulation rates in the Gulf of California. *Geology* 22: 303–306.
- Torres-Orozco E. 1993. Análisis volumétrico de las masas de agua del Golfo de California. M.Sc. thesis, Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, Mexico, 80 pp.
- Valdez-Holguín JE, Lara-Lara JR. 1987. Primary productivity in the Gulf of California: Effects of the El Niño 1982–1983 event. *Cienc. Mar.* 13(2): 34–50.
- Valdez-Holguín JE, Gaxiola-Castro G, Cervantes-Duarte R. 1995. Primary productivity in the Gulf of California, calculated from the relationship between superficial irradiance and chlorophyll in the euphotic zone. *Cienc. Mar.* 21: 311–329.
- Venrick EL, Hayward TL. 1984. Determining chlorophyll on the 1984 CalCOFI surveys. *CalCOFI Rep.* 25: 74–79.
- Wakeham SG, Lee S. 1993. Production, transport, and alteration of particulate organic matter in the marine water column. In: Engel MH, Macko SA (eds.), *Organic Geochemistry*. Plenum Press, New York, pp. 145–169.
- Walsh JJ, Rowe GT, Iverson RI, McRoy CP. 1981. Biological export of shelf carbon is a sink of global CO₂ cycle. *Nature* 291: 196–201.
- Yentsch CS, Menzel D. 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.* 10: 221–231.
- Zeitzschel B. 1969. Primary productivity in the Gulf of California. *Mar. Biol.* 3: 201–207.

Received January 2010;

accepted October 2010.