

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO
FACULTAD DE CIENCIAS

ESTUDIOS SOBRE LA FERTILIDAD DE LA ZONA DEL DOMO DE COSTA RICA
(asociado al proyecto de investigación que sobre la zona del Océano Pacífico del Domo de Costa Rica se lleva a cabo en el Instituto de Ciencias del Mar y limnología de la U.N.A.M.)

T E S I S

Que para obtener el Título de

B I O L O G O

P r e s e n t a

JOAQUIN CLAUDIN ZABARAIN

Asesor Dr. Laurence Mee Miller



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis está protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

INDICE.

- I. Resumen
- II. Introducción teórica
 - A. Los afloramientos como fenómenos físicos
 - A.1. Un caso particular: el afloramiento oceánico tropical del Golfo de Costa Rica
 - B. Los afloramientos como ecosistemas
 - B.1. Fotosíntesis, luz y temperatura
 - B.2. Nutrientes
 - B.3. Ciclo de producción, productividad primaria y sucesión
 - B.4. Fertilidad del agua oceánica
 - C. Fluorescencia de pigmentos fotosintéticos
 - C.1. Relaciones entre la fluorescencia y la clorofila
 - D. Figuras
- III. Objetivos
- IV. Metodología
 - A. Descripción de gráficas (perfiles verticales típicos) de fluorescencia tomadas "in-situ"
 - B. Figuras
- V. Resultados y discusión
 - A. Descripción de los datos: perfiles verticales típicos de fluorescencia
 - B. Relación de la clorofila con otros parámetros
 - B.1. Biológicos
 - B.1.2. Uso del DCMU
 - B.2. Físicos y químicos
 - C. Análisis de los transectos longitudinales y latitudinales
 - D. Análisis de la distribución horizontal de la clorofila
 - E. Figuras
- VI. Conclusiones
- VII. Anexos
 - A. Anexo I. Programas utilizados para el tratamiento de datos de fluorescencia
 - B. Anexo II. Pruebas de calidad utilizadas en el procesamiento de los datos
 - C. Anexo III. Gráficas de calibración de fluorescencia vs. clorofila
- VIII. Bibliografía

I. Resumen.

Se presenta un estudio de fertilidad oceánica realizado en el afloramiento que se encuentra frente a las costas de Nicaragua y Costa Rica en el Océano Pacífico tropical oriental, denominado "Domo de Costa Rica". Tanto los datos de fluorescencia como los de otros parámetros físicos, químicos y biológicos, fueron obtenidos durante las campañas oceanográficas "Domo 3" y "Domo 4" realizadas en los meses de noviembre de 1981 y julio-agosto de 1982 a bordo del B/O "El Puma", perteneciente a la U.N.A.M., y cuyos recorridos pueden apreciarse en la figura adjunta, n° 1.

Se analizan datos de fluorescencia de la columna de agua, hasta los 150 mts de profundidad aproximadamente, obtenidos "in-situ" por medio de un fluorómetro sumergible de registro continuo "Q-instruments" y datos obtenidos de botellas de muestreo tipo "Niskin" en las que se midió el contenido de clorofila. Dichos datos fueron analizados con posterioridad en el laboratorio por procesos de computación, dada la gran cantidad y magnitud de los mismos, obteniéndose perfiles verticales de fluorescencia, a partir de los cuales se elaboraron transectos longitudinales y latitudinales de los recorridos principales (tres por cada Domo, como puede apreciarse en la figura n° 1) de fluorescencia y clorofila, después de la adecuada conversión de unidades arbitrarias (en cm) del digitalizador a unidades de concentración de clorofila (en $\mu\text{g l}^{-1}$).

Con base en los listados obtenidos después del proceso de computación, se elaboraron mapas de la distribución horizontal de clorofila superficial (a 5 mts), subsuperficial (a 15 mts), de la profundidad del máximo de clorofila, de la fitoclina (parámetro que se ha definido en el presente trabajo como la profundidad en donde ocurre un fuerte gradiente de fluorescencia y que corresponde a la mitad de la profundidad del máximo de clorofila), y de la clorofila integrada a lo largo de la columna de agua muestreada, hasta los 100 mts de profundidad aproximadamente. Todos ellos fueron cotejados con transectos y distribuciones de otros cruceros (por ejemplo, con los cruceros EASTROPAC) y comparados con transectos de nutrientes (nitratos y nitritos) y distribuciones verticales de parámetros físicos como la salinidad, la temperatura y la densidad ($\sigma\text{-T}$).

Asimismo, se estimó el "índice de respuesta de fluorescencia" o F.R.I., para el Domo 4 (también denominado "capacidad fotosintética"), utilizando el inhibidor de la misma denominado DCMU; para este mismo Domo se realizó también un transecto de diferentes "clinas" (fitoclina, nutriclina y picnoclina), profundidad del máximo de clorofila y profundidades dadas para un valor específico de $\sigma\text{-T}$, como comprobación de los resultados obtenidos en los perfiles verticales típicos y en las distribuciones horizontales de clorofila y nutrientes. Finalmente, los datos fueron sometidos a diferentes pruebas de calibración desde el comienzo del proceso en el laboratorio y se realizó la calibración, para ambos Domos, de las gráficas de fluorescencia vs. clorofila, con el objeto de demostrar la relación lineal existente entre ambos parámetros y poder sacar la ecuación que permitiese transformar los datos de fluorescencia en datos de clorofila en $\mu\text{g l}^{-1}$; los resultados finales son satisfactorios en cuanto a la relación lineal existente (ver Anexo III).

De acuerdo con los resultados obtenidos, puede afirmarse la validez del método usado para la determinación de concentraciones de clorofila y en estudios bioecológicos de poblaciones fitoplanctónicas. También se confirmó la dinámica propia del Domo como afloramiento oceánico, encontrándose un modelo conceptual que permite afirmar que se localizó una situación ya "vieja"

en el afloramiento, resultado de la permanencia de eventos anteriores de los "blooms" originales de fitoplancton, distribuido en el espacio y en el tiempo en manchas o parches de diversos espesores y tamaños, asociado a un aporte de nutrientes nuevos en la zona eufótica, lo que permite el desarrollo de los mismos y del afloramiento como ecosistema en la situación encontrada.

Pudo observarse la presencia de aguas calientes superficiales "pobres", casi oligotróficas, en el Domo 4, debido a las manifestaciones climáticas existentes en la zona, producto del fenómeno denominado como "Oscilación del Sur-El Niño" (O.S.E.N.), a pesar de que la misma es una zona eutrófica, es decir, fértil (hecho demostrado en este estudio tanto para este Domo como para el anterior, Domo 3). Asimismo, se analizaron las relaciones existentes entre el fitoplancton y los nutrientes, utilizando datos de éstos últimos proporcionados por el Dr. Laurence Mee Miller, del Laboratorio de Oceanografía Química de la Estación Mazatlán del I.C.M. y L. de la U.N.A.M. Según los resultados obtenidos, no se observó limitación alguna de nutrientes en el Domo 3; para el Domo 4, aunque ésta es aparente, se propone la hipótesis alternativa de una excesiva producción de nutrientes en tiempos muy cortos y a una gran velocidad, todo ello de acuerdo con los datos existentes. También pudo constarse, al estudiar el porcentaje de feopigmentos en relación a las cantidades de clorofilas, un bajo índice de pastoreo, lo que está, asimismo, en contradicción con estudios de otros investigadores, como se señala en el apartado correspondiente del presente trabajo.

Sin embargo, y como conclusión, estos estudios sólo quedarán debidamente completados en la medida en que se avance en el análisis y el tratamiento de la biomasa fitoplanctónica, en estudios de sistemática y taxonomía, en estudios de productividad primaria, y se realice un completo análisis e investigación de la trofodinámica de esta importante zona del afloramiento oceánico del Pacífico tropical oriental. Todo ello permitirá crear en un futuro no lejano un completo estudio ecológico de la zona con modelos teóricos que se ajusten a la práctica observada y permitan la explotación racional de los recursos existentes por parte de los países involucrados, entre los que se encuentra México.

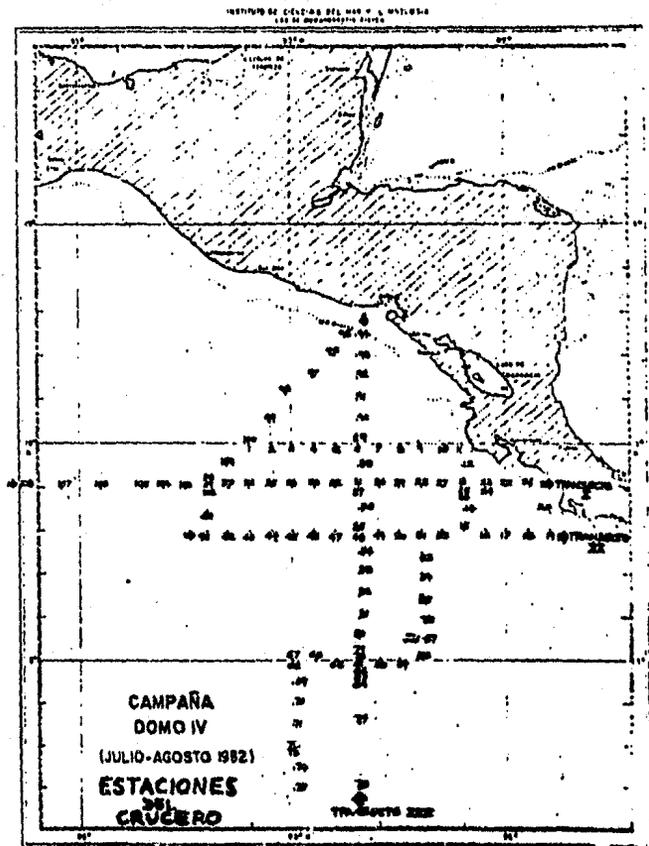
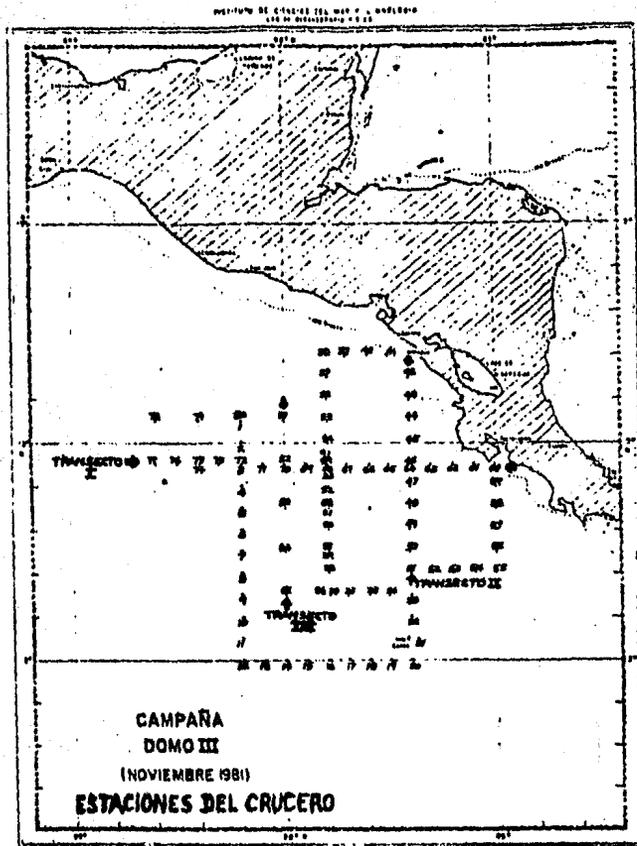


Figura nº 1

II. Introducción teórica.

A. Los afloramientos como fenómenos físicos.

Las corrientes limítrofes orientales, de las costas occidentales de los continentes, son menos intensas que las corrientes occidentales (que corren a lo largo de las costas orientales de los continentes). Sin embargo, los afloramientos asociados a las primeras tienen varias implicaciones químicas y biológicas de gran importancia (17,75,95,104).

El estudio de los afloramientos es relativamente reciente en oceanografía, pues se inició en 1902 con la expedición Scott, en la que se describió el mecanismo físico de un afloramiento en la corriente de Benguela por vez primera; a partir de entonces, los estudios se han multiplicado hasta la actualidad. Biológicamente, las áreas de afloramientos fueron descritas por primera vez por la Gunther's Exploration en 1936 en la corriente del Perú y por E. Steemann Nielsen en la expedición Galathea. A partir de estas fechas, los estudios sobre la importancia biológica de los ecosistemas de afloramiento y sobre la importancia económica que tienen, se han llevado a cabo en numerosas ocasiones. Así, éste será el segundo gran apartado de la presente introducción (87,95).

En el Océano Pacífico, las grandes corrientes limítrofes orientales son las de California y la del Perú; éstas están asociadas a las corrientes ecuatoriales y a las corrientes oceánicas de Perú y la extensión de California. Además, se mezclan con las corrientes costeras, entre las que está la de Costa Rica (104); (ver figuras 1 y 2).

La existencia de afloramientos en estas corrientes orientales se debe, entre otras cosas, a que los vientos tienden a correr paralelos a la costa hacia el ecuador. En verano, los sistemas de alta presión se levantan fuertemente sobre los anticiclones subtropicales y sobre los vientos (que cerca del ecuador, giran dentro de los vientos alisios del NE y del SE), y corren a lo largo de la costa, hacia el norte en el hemisferio norte, y hacia el sur en el hemisferio sur. De este modo, como los vientos corren paralelos a la costa hacia el ecuador, y debido a la fuerza de Coriolis, el agua es movida hacia el interior del océano; además, dado que el movimiento no se extiende a una ancha capa en profundidad, el agua no es arrastrada desde los 50 a los 250 mts de profundidad cerca de la costa (18,87,95); (ver figuras 3 y 4).

Wooster y Reid (*) hicieron la generalización de que los afloramientos se encuentran en las corrientes limítrofes orientales de los anticiclones subtropicales. Sin embargo, los afloramientos también pueden ocurrir en las occidentales, debido a que el viento corre paralelo a la costa, y la fuerza de Coriolis debe llevar el agua hacia el interior del mar, aunque esto último sólo ocurriría si las corrientes no fuesen tan rápidas y estables. Dicho de otra forma, las fuerzas generadoras de formación de afloramientos son locales y débiles, mientras aquellas que generan las corrientes limítrofes occidentales, son fuertes y se extienden a través de todo el océano (17,95,104).

Al observar una sección vertical ideal de un área de afloramiento, ver figura nº 5, se puede explicar con mayor exactitud la formación de éstos. Por encima de los 200 mts, las aguas se mueven hacia el ecuador y el sistema del afloramiento ocurre dentro de esa zona; por debajo de los 200 mts, la corriente se mueve hacia el polo. En la parte más cercana a la costa, y en el

(*) en el presente trabajo, las citas bibliográficas, tanto de los autores citados, como de las demás referencias utilizadas y consultadas, se pondrán al final de cada párrafo, numeradas por orden alfabético de apellidos.

límite exterior, hacia el interior del océano, hay una región de divergencia con una forma secundaria de afloramiento. Este afloramiento secundario situado en el límite de la zona del afloramiento costero, está generado por la vorticidad de vientos fuertes; por otro lado, las divergencias en las corrientes ecuatoriales y de otras partes, son creadas por esta misma acción. Así, tiende a haber divergencias a lo largo del límite de la corriente hacia el polo, de los anticiclones subtropicales, en las terminales occidentales de las corrientes ecuatoriales, particularmente en el verano y, sobre todo, a lo largo del límite ecuatorial del anticiclón del norte. Pero también se forman áreas de afloramiento donde se forma la corriente ecuatorial (18,43); (ver figuras 3 y 5).

Recientemente, Smith ha descrito el desarrollo de la teoría del afloramiento. Con anterioridad, Sverdrup, Johnson y Fleming examinaron los afloramientos en términos de la teoría del transporte de Ekman (teoría que sólo mencionamos pues no es su caso explicarla aquí), del cambio en la distribución de las propiedades durante un corto período de tiempo, mostrando que las aguas superficiales eran llevadas desde la costa de California para ser reemplazadas por aguas nuevas procedentes de una profundidad situada entre los 50 y los 250 mts.

En cuanto a las observaciones llevadas a cabo de, y en, los sistemas de afloramiento, indican que la mezcla turbulenta en la columna de agua es dinámicamente importante para la circulación desde la costa hacia el interior del océano en escalas de tiempo de unas pocas horas; además, dada la intermitencia y heterogeneidad espacial de la mezcla en los sistemas de afloramiento, los procesos de mezcla vertical en los modelos y estudios de afloramiento, deben relacionarse con la estabilidad dinámica de la columna de agua y con la inclusión de un pequeño fondo de difusión de remolino. Los procesos horizontales de mezcla, no han sido bien observados y son, quizá, menos importantes que los de la mezcla vertical. En escalas de tiempo cortas, de unas pocas horas a unos pocos días, los movimientos internos de inercia pueden afectar, y contribuir, a la corriente principal. Es decir, desde un punto de vista de la simple observación oceanográfica, existe una gran dificultad en determinar los balances de la masa de agua en las direcciones que van desde la costa hacia el interior del océano y a lo largo de la costa, lo que lleva a grandes incertidumbres a la hora de determinar la circulación del afloramiento (27,43,48,52,64,100).

En los sitios en que las corrientes limítrofes orientales están bien desarrolladas, son alimentadas por aguas que fluyen hacia el este por las derivas de vientos del oeste; y ya que estas corrientes fluyen hacia el ecuador desde latitudes relativamente altas, es de esperar que sus aguas podrán estar a temperaturas más bajas que las de las latitudes comparables en la región central del océano. Estacionalmente, la adición de agua fría es introducida a lo largo de la costa por los afloramientos y, como regla general, las isotermas de la superficie corren más o menos meridionalmente a lo largo de las costas occidentales de los continentes, en contraste con sus configuraciones zonales más lejanas en el oeste (16,17,104).

El flujo oceánico superficial corre predominantemente en el sentido de los vientos que prevalecen y que son anticiclónicos, alrededor del "océano-medio-alto", y ciclónicos alrededor de los "subpolares-bajos". Esta similitud entre la atmósfera y la circulación oceánica es, de hecho, más que una coincidencia, y existen ya diversos estudios al respecto. De esta forma, las corrientes limítrofes orientales son lentas, anchas y someras, con un transporte de aguas relativamente pequeño, mientras que las occidentales son estrechas y rápidas, se extienden a grandes profundidades y transportan grandes cantidades de agua (95,104).

La dirección del flujo puede observarse en las cartas de deriva superficial (figura n° 1). Existe un flujo hacia el ecuador (aunque se suele hablar en términos de un "componente predominante" hacia el ecuador); en este flujo existen evidencias, indicadas tanto por mediciones directas como por las cartas dinámicas, de la presencia de numerosos remolinos y otras irregularidades. Es más, la existencia de contracorrientes costeras, tanto en la superficie como debajo de ella, ha quedado bien establecida. La velocidad de estas corrientes puede estimarse de las cartas de deriva o de las de dinámica; estas estimaciones indican que el promedio de velocidad es la mitad de una milla náutica o incluso menos, en contraste con la gran velocidad de cuatro millas o más de las corrientes limítrofes occidentales. La profundidad a la que se extienden no ha sido de terminada aún por mediciones directas; sin embargo se dispone de indicios y datos de la distribución subsuperficial, de la densidad y de la temperatura. En general, la pendiente hacia el océano de las isópicnas decrece significativamente por debajo de los 500 mts. La presencia de corrientes submarinas costeras, sobre todo en esta zona del Pacífico, es una evidencia adicional de que el flujo superficial está restringido a una capa relativamente alta o somera; así, parece que el flujo principal hacia el ecuador está por encima de los 1000 mts y, en muchos lugares, se sitúa por encima de los 500. Por último, el ancho de estas corrientes limítrofes orientales es difícil de determinar ya que no hay cambios abruptos de velocidad o del borde oeste del flujo (16, 17, 20, 42, 43, 47, 75, 95, 104, 106, 107).

Respecto a la contracorriente ecuatorial o corriente de Cromwell, otra de las implicadas directamente en el Domo, conviene hacer algunas indicaciones. La corriente de Cromwell se localiza entre los 2° S y los 2° N; tiene un flujo oeste-este y corre simétrica, subsuperficialmente, a lo largo del ecuador, siendo rápida y delgada, y con un transporte notablemente alto (alrededor de $40 \times 10^6 \text{ m}^3/\text{sg}$), con lo que se convierte en la corriente más grande del Océano Pacífico ecuatorial o tropical (16, 47, 103).

Otra de sus características importantes, es la asociación que tiene con la termoclina. La profundidad del centro es tan ancha como la de la capa mezclada en el este, pero el gradiente de temperatura es más débil. Unido a todo lo anterior, también son características importantes de la corriente de Cromwell su forma general, la profundidad del núcleo y la pendiente positiva de éste hacia el este, un flujo geotrófico que es respuesta al gradiente de presión horizontal y que debe resultar de la mezcla a través de la termoclina en el ecuador; este flujo norte-sur en aguas ecuatoriales no limítrofes del océano, es débil (47, 95, 103); (ver figura n° 4).

Respecto a los afloramientos, Cromwell discute la evidencia de éstos en el ecuador y la falta de tal evidencia en el borde norte de la contracorriente en el Pacífico central. De esta forma, sugiere además, que existe un cierto transporte hacia el norte en la capa superficial de esta región y una convergencia alrededor de los 2° o 3° N (16).

Dentro de las corrientes limítrofes orientales, o sea, de las que llegan y corren hacia y a lo largo de los márgenes occidentales de los continentes, los afloramientos llevan nutrientes dentro de la zona fótica en tal cantidad, que todos los requerimientos están presentes para dar lugar a una alta productividad de fitoplancton, que es a fin de cuentas, la base de la vida marina. Pero los efectos del afloramiento se localizan en una termoclina somera o subsuperficial, con lo que se restringe la profundidad a la cual es llevado el plancton por los procesos de turbulencia en la capa de mezcla más superficial. Con esto, el plancton permanece por mucho más tiempo dentro de la capa

fótica (16,42,43,52,54,67,69).

Los afloramientos en estas zonas son esencialmente el resultado de la fuerza del viento en la superficie, estando asociados también con una disminución del nivel del mar a lo largo de la costa; esto lleva a una corriente dirigida ligeramente hacia el interior del océano y hacia el ecuador. Los procesos de afloramientos, por otra parte, no pueden ser investigados fácilmente por métodos directos debido a la bajísima tasa de movimiento vertical existente, del orden de 1 ó 2 mts por día. Por lo tanto, deben usarse métodos indirectos basados en las causas y efectos del afloramiento; además, puede demostrarse que la cantidad de agua removida por la fuerza del viento es igual a la cantidad reemplazada por el afloramiento. Así, si se conocen la latitud y la fuerza del viento, puede calcularse la tasa del afloramiento. Sin embargo, debe notarse que el promedio de velocidad del viento no es el mejor índice de su efecto, debido a que la fuerza es proporcional a una cantidad similar al cuadrado de la velocidad. Por lo tanto, fuertes vientos ocasionales tienen una influencia desproporcionalmente grande en el movimiento del agua (18,19,20,62,68,69).

Otra característica indicadora de la existencia de un afloramiento, y de las más fáciles de detectar y utilizar, es la temperatura. Así, temperaturas superficiales anormalmente bajas son indicadoras y típicas de afloramientos, aunque en algunos casos esto puede deberse a la advección de agua de latitudes más altas. Cuando se dispone de medidas subsuperficiales, las pendientes hacia arriba de las isotermas e isopícnas asociadas a la costa, son indicaciones clarísimas de la presencia de un afloramiento. Tales evidencias sugieren a menudo que el afloramiento (costero u oceánico), está limitado a un tope en cuanto a la profundidad, no mayor de 500 mts en la columna de agua (18,19,20,49,62,68,69,100,107).

De esta forma, en un afloramiento oceánico, según se mueve uno hacia el este a través del océano, éste lleva aguas más frías hacia la superficie, con lo que la profundidad de la termoclina decrece. El flujo hacia el este de la corriente submarina de Cromwell puede, por tanto, extenderse a la superficie en lugares dados de las partes orientales de los océanos. Esta corriente submarina parece estar causada por una combinación de varios factores. Su asociación, tanto con la termoclina como su disposición en el ecuador, sugiere que ambas características juegan papeles importantes en su dinámica. Casi con toda seguridad, uno de los factores involucrados es la pendiente de la superficie del mar desde el oeste hacia el este en las aguas ecuatoriales. En la superficie, gradientes de presión horizontales, asociados parcialmente con esta pendiente, balancea la fuerza del viento debido a los alisios (excepto a lo largo del cinturón ecuatorial, por donde fluye la contracorriente). Bajo la superficie, sin embargo, estos gradientes de presión pueden ser responsables del movimiento del agua. Como los gradientes están orientados directamente hacia el este, las corrientes geostroficas asociadas pueden estarlo hacia el ecuador, en la otra cara, con lo que se consigue una convergencia en esa zona bajo la superficie del agua (por lo que no aparece en la figura nº 3). En el ecuador, la fuerza de Coriolis es, por sí misma, cero, con lo que aquí no hay flujo geostrofico. Como resultado, el agua subsuperficial puede fluir por debajo de la pendiente, directamente hacia el este, formando la corriente submarina de Cromwell. Otro factor que mantiene esta corriente está relacionado con la extensión de las isotermas, lo que se traduce en un debilitamiento de la termoclina en su centro (18,19,29,43,52,87).

Los procesos que causan un afloramiento de aguas profundas, es decir, los oceánicos, como resultado de una divergencia de las corrientes superficiales y de los torbellinos de agua, así como de los procesos causados por la circula

ción transversal de agua en chorros de corrientes, son críticos en relación a los cambios en la producción primaria en el océano abierto. La causa principal de los cambios en la tasa de producción en estos afloramientos es la perioridad estacional de esos procesos cuando la productividad del fitoplancton declina con la distancia al centro del área del afloramiento, siendo el factor principal de esto el decrecimiento de elementos biogénicos abundantes en la zona fótica (18,19,87,95,107).

En la forma más general, el esquema completo ha sido descrito como se muestra en la figura n° 5. Los elementos biogénicos que han ascendido a la superficie en el área del afloramiento (1) son utilizados repetidamente por el sistema "fitoplancton-zooplancton-bacterias" (2). Más lejos del área del afloramiento, la concentración de los elementos biogénicos en la capa superficial declina progresivamente debido a sus flujos continuos hacia el interior del océano con animales que migran de aguas profundas, junto con algas sedimentadas y residuos orgánicos (3). Conforme a lo expuesto, cuando se aleja del área del afloramiento, el máximo más alto del fitoplancton desarrollado (a) decrece gradualmente, mientras que el máximo más bajo (b), que está relacionado con todo esto por la utilización de elementos biogénicos que suben a la superficie debido a la mezcla turbulenta (5), persiste. De hecho, este patrón puede ser modificado en cada caso particular bajo el efecto de un número de factores que no están considerados aquí, y que pueden incluir el decaimiento a través de aguas profundas a capas superficiales fuera del área del viento, por efectos de éstos, etc. (29); (ver figuras 5, 6 y 7).

Los vientos tienen una gran influencia en la velocidad y profundidad de distribución de las corrientes de deriva o torbellino y, como consecuencia, en el tiempo que tarda en atravesar la masa de agua desde su levantamiento hasta su posterior hundimiento. Ya que estas corrientes tienen un componente vertical de arriba hacia abajo, la falta de uniformidad de la tasa de movimiento de los flujos, podrá causar algún intercambio de agua entre las capas superficial y profunda. Así, se puede observar que los efectos de los factores hidrodinámicos en la tasa de producción son más bien complicados (76,95,104,106,107).

En un afloramiento, el agua salina (más densa) de lo profundo del océano, es arrastrada hacia la costa y hacia la superficie, por el mismo proceso de afloramiento, para reemplazar el agua superficial, que es movida así hacia el interior del océano. Por otro lado, el afloramiento sólo puede mantenerse por un flujo de agua profunda hacia el sitio que ocupa, para reemplazar el agua superficial que está siendo movida hacia el interior del océano, cerrando el ciclo. Es decir, los mecanismos físicos envueltos en estas situaciones, como se ha visto anteriormente, son variados y complejos, pero el resultado final en todos los casos, es el transporte vertical de agua rica en nutrientes hacia la superficie, dentro de la zona eufótica, o por medio de procesos de turbulencia o difusión. Estas áreas pueden ser pequeñas y locales o muy extensas, abarcando grandes zonas del océano. La turbulencia vertical suele estar causada por frentes de corrientes y, particularmente, por sistemas de corrientes opuestas, pero también por aguas ricas en nutrientes, de profundidades someras o moderadas, que pueden ser llevadas a la superficie dentro de la zona eufótica, por turbulencia o levantamiento de masas de corrientes o masas de agua, derivadas a través de escollos submarinos o bancos, o bien cuando el flujo horizontal está interrumpido por islas que afloran a la superficie (27,43,48,64,100).

A.1. Un caso particular: el afloramiento oceánico tropical del Domo de Costa Rica.

Desde un punto de vista físico, que es lo que se está tratando ahora, existen cuatro tipos de áreas de afloramiento: 1) los que están en las principales corrientes limítrofes orientales; 2) los que se encuentran en el Océano Índico; 3) los que están en el sistema ecuatorial; y, 4) los que están for-
mando Domo. Aunque el afloramiento del presente estudio queda incluido obviamente en el punto (4), también está formando parte de los afloramientos que se incluyen en los puntos (1) y (3); (18,29).

El Domo de Costa Rica está considerado como un Domo clásico. Es decir, es un área más o menos circular, donde la termoclina es extremadamente alta y aguda, y donde el pico o tope de ésta alcanza hasta unos pocos metros bajo la superficie del mar. Es un área de alrededor 200 kms de diámetro, según Wyrski, o 1.5×10^5 kms² de superficie, según Cushing. Está caracterizada por temperaturas superficiales ligeramente más bajas que las de los alrededores; una salinidad y contenido de nutrientes (fosfatos y nitratos) más altos y un reducido porcentaje de saturación de oxígeno, además de concentraciones de clorofila relativamente altas. Su posición promedio está localizada entre los 8-9° N y los 89-90° W, es decir, las fluctuaciones del centro del Domo están comprendidas dentro de +1° de latitud y longitud. Esto hace que el Domo sea una característica permanente de la circulación oceánica en el Pacífico tropical oriental. Esta zona está caracterizada, además, por una termoclina muy bien desarrollada que como ya se dijo llega casi a la superficie o, a veces, "rompe" la misma superficie del mar, que separa el agua caliente superficial de otra más fría subsuperficial. La capa superficial caliente es comparativamente somera y su topografía de la termoclina está relacionada con las corrientes en la capa superficial, como mostró Cromwell. Las divergencias y convergencias y convergencias asociadas con la circulación superficial, que da por resultado la formación de ciertos escollos a través de la topografía de la termoclina, tienen una gran importancia en la fertilización de la capa superficial y en la distribución de la cosecha en pie de fito y zooplancton en el área. El Domo de Costa Rica es una de las zonas más importantes dentro de sus características como afloramiento oceánico (10,16,18,105).

El Domo de Costa Rica fue localizado en 1948 según menciona Wyrski, tal como señaló Milner B. Shefer al examinar las observaciones batimétricas de buques en las rutas entre California y Panamá. Entre 1952 y 1958, otras expediciones confirmaron su existencia. Sin embargo, ninguna de ellas cubrió el área del Domo de forma amplia como para permitir un análisis detallado. Así, el primer reconocimiento del Domo de Costa Rica fue realizado en los meses de noviembre y diciembre de 1959 bajo la expedición de M.J. Pollak y E.B. Bennett, de la Comisión Interamericana del Atún Tropical, realizada por la Scripps Institution of Oceanography de La Jolla, California, EEUU. A partir de entonces, se han realizado una serie de estudios, entre los que están los que viene realizando el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México con personal de los laboratorios de Oceanografía Física y Química (Estación Mazatlán) y con la participación de otros laboratorios del mismo y de la Facultad de Ciencias de la U.N.A.M. (16,18).

La circulación alrededor del Domo está determinada por la contracorriente ecuatorial (que fluye entre los 5° y los 8° N), en el sur; la corriente costera de Costa Rica, en el este; y parte de la corriente nordecuatorial (a los 12° N), en el norte. Estas corrientes forman una circulación ciclónica en el centro

de la cual está situado el Domo. El Domo de Costa Rica es el límite oriental más pronunciado de un escollo en la topografía de la termoclina, extendiéndose a lo largo del límite norte de la contracorriente. De la circulación ciclónica que se establece alrededor del Domo, se forman grandes remolinos que parecen separar y contribuir a una mezcla en gran escala. La base del Domo ha sido observada entre los 100 y los 400 mts de profundidad, y es más prominente cuando la contracorriente ecuatorial es más fuerte, en el verano y otoño tardíos. Aunque como ya se mencionó antes, el Domo existe en las otras estaciones del año, incluso en febrero y marzo, en que parece que la contracorriente ecuatorial está ausente y la estructura (en esas fechas) es más compleja que la descrita arriba. La contracorriente gira hacia el norte dentro de la corriente de Costa Rica y luego hacia el oeste, dentro de la corriente nordecuatorial, lo que requiere un ajuste de la velocidad de distribución y causa una circulación, a través de la cual se produce el afloramiento en el Domo, lo que hace pensar que ocurra cerca del centro del mismo. Este se levanta en el centro del remolino y, con las fluctuaciones en la fuerte corriente originada, pueden darse cambios en la forma y en la cúpula del Domo. El afloramiento es generado en el flanco izquierdo del flujo anticiclónico por un transporte lateral a través del Domo; por lo tanto, debe haber un hundimiento en la derecha del flujo que se ve más prominente en un hueco al sur del Domo como parte de la contracorriente que da la vuelta hacia el sur y, en el oeste, dentro de la corriente sudecuatorial (18,105); (ver figura n° 2).

Por otro lado, el afloramiento debe estar en balance térmico, para limitar la velocidad ascendente porcentual a 10^{-4} cm/sg. La contribución total calculada del afloramiento es de solamente 7×10^{10} cm/sg, y el agua ascendente que llega de las capas situadas inmediatamente debajo de la fuerte termoclina existente, entre los 75-200 mts de profundidad, donde la temperatura es de 12 a 14° C. Por otro lado, el afloramiento en el Domo de Costa Rica es un proceso bastante profundo, desde los 300 o 400 mts o más hasta la capa superficial y la termoclina. La "cantidad" o magnitud del afloramiento no es muy grande debido a que su intensidad es relativamente pequeña y el área mucho más pequeña que, por ejemplo, la existente fuera de la costa peruana (ver cuadro n° 1). Sin embargo, el efecto de este afloramiento en el enriquecimiento de la capa superficial en el Domo de Costa Rica es considerable, como se verá más adelante en los resultados obtenidos en este estudio, debido a la alta posición de la termoclina y a la abundancia de agua rica en nutrientes (10,18,29,105).

B. Los afloramientos como ecosistemas.

Un afloramiento puede describirse adecuadamente desde un punto de vista biológico y ecológico con los conocimientos actuales y, globalmente, tanto como un ecosistema individual como dentro de un ecosistema oceánico mucho mayor (o más abierto). De todas formas, este punto debe decidirse para cada región de afloramiento dada (58,59).

La característica principal de un área de afloramiento es el incremento en la productividad causada por la fertilización del agua superficial a través de procesos de afloramientos de aguas profundas ricas en nutrientes. Como en otras regiones del océano, esta productividad parece estar acompañada, por lo menos, de dominancias de algunas especies características, es decir, una baja diversidad y cortas cadenas tróficas. Un incremento en la productividad podrá, de hecho, no observarse siempre en aquellas áreas en las que se ha delimitado hidrográficamente un afloramiento; por ejemplo, el desarrollo de altas

concentraciones de fitoplancton puede, a menudo, depender de un incremento en la estabilidad de la columna de agua (18,19,29,65,66).

Uno de los problemas mas difíciles es delimitar los límites de un área de afloramiento. Para ello se puede usar el criterio del incremento de la producción primaria del afloramiento de áreas del océano abiertas; otro, el estudio de los sedimentos, pues los nutrientes son liberados desde el sedimento y las larvas de los animales bentónicos que son producidas se alimentan en el agua libremente, incrementando así la sedimentación de animales vivos en el fondo marino, etc. Las áreas de la plataforma costera y de fuera de ésta deben excluirse de un sistema de afloramiento costero, con lo que se limita éste, pero no el afloramiento oceánico. Por otro lado, aún no está bien determinado si la productividad, elevada, de las capas superficiales, causa un incremento en la cosecha en pie del bentos de las aguas profundas que siguen a la ruptura de la plataforma. De todas formas, de acuerdo con los estudios realizados por el programa oceanográfico Calcofi en California y Baja California, y según las estimaciones que realizó Cushing basándose en esos datos, la zona de más alta producción de zooplancton es superior en dos veces y media al área fijada para el afloramiento físico, deducido de la distribución de la temperatura. Además, con este índice, Cushing calculó el área de la producción primaria y el área de la producción pesquera. Desde un punto de vista teórico, la zona de mayor producción primaria debe terminar, tanto donde se han agotado los nutrientes, como donde se alcanza la región de convergencia superficial causando con ello el hundimiento del fitoplancton por debajo de la capa eufótica. Este área de convergencia superficial horizontal ocurre en el límite exterior, situado en el interior del océano, debido a los campos de vientos que ocurren en la región del afloramiento. En un afloramiento, las isofeas de fósforo y oxígeno se inclinan con un marcado grado, en dirección hacia el interior del océano, de una forma acentuada; las concentraciones de fósforo son mas grandes y las de oxígeno son mas bajas en aguas profundas de la costa, que en aguas situadas hacia el interior del océano; aparentemente, como resultado del hundimiento de la materia orgánica desde las capas superficiales, existe una acumulación de fósforo en el agua profunda que se mueve hacia la zona del afloramiento y hacia el interior del océano. Apoyando ésto, el oxígeno se encuentra en concentraciones menores a las requeridas para la descomposición de la materia orgánica. Por otro lado, parece probable que los nutrientes se acumulen en las áreas del afloramiento debido a las diferentes advecciones del agua a distintas profundidades y en concordancia con los principios que se aplican en los estuarios; esta acumulación contribuye, como es obvio, a la fertilidad de tales aguas (4,8,9,10,18,19,29,53,68,69,88,93,97,99).

Las consecuencias biológicas del afloramiento se inician con una productividad primaria en la región del máximo de velocidad de la corriente hacia la superficie, cuando las condiciones son favorables para el desarrollo del fitoplancton. Una productividad mas alta comienza dentro de la costa en el afloramiento costero y en el oceánico, y termina cuando se alcanza la región de convergencia y donde el hundimiento causa una renovación del fitoplancton de la capa eufótica. Por otro lado, de todas estas consideraciones puede deducirse un tamaño apropiado del área que debe estudiarse. El tiempo equivalente a la distancia recorrida podrá ser del orden de una o varias semanas, lo que significa que existe un tiempo suficiente para el desarrollo de poblaciones densas de fitoplancton (18,19,29,58,59,68,80).

Este tamaño del área a investigar, una vez definido, podrá facilitar el estudio de la productividad primaria y de la biomasa fitoplanctónica en los

sistemas de afloramiento y, al mismo tiempo, la influencia de las condiciones hidrográficas en él. Un factor importante que debe tenerse en cuenta, es el pastoreo del fitoplancton por parte de los herbívoros en el área investigada. Pero al mismo tiempo, deben llevarse a cabo otros estudios complementarios. El tamaño del área investigada o el correspondiente período de tiempo, no permite el estudio de los niveles tróficos más altos, debido al gran tiempo de generación involucrado (59, 87, 95).

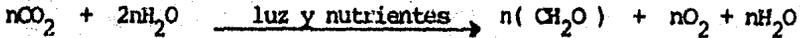
Las áreas de afloramiento son, entonces, los sitios donde ocurren los procesos de fertilización y representan una deformación local de los campos ecológicos; esta deformación es el resultado de un "stress" aplicado a un espacio limitado. En el caso del afloramiento, el "stress" consiste en una energía disponible en esa área por ciertos mecanismos involucrados y que, en el caso del Domo de Costa Rica, involucra, además de la profundidad de la termoclina, del aporte de nutrientes y de la falta de recambio estacional en la columna de agua, las distribuciones superficiales de parámetros tales como la salinidad, los fosfatos y la misma temperatura. En el nivel de la química del agua y de los nutrientes, el afloramiento no consiste simplemente en una entrada de flujo desde ciertas profundidades, sino también en el posible agotamiento del oxígeno y de los componentes inorgánicos del nitrógeno y otros metales. El ciclo biológico, tanto en aguas oceánicas costeras como en aguas del interior del océano, puede definirse como "casi cerrado" (aunque como se verá más adelante en el apartado correspondiente, el afloramiento del Domo de Costa Rica es un ciclo "casi abierto" por las condiciones y situación en donde ocurre). Esto se debe a la mayor probabilidad que tienen los elementos biogénicos cuando viajan hacia abajo que cuando están en suspensión. En un área de afloramiento existe mucho intercambio con las áreas próximas, lo que origina que éste sea asimétrico, con entrada de nutrientes provenientes de las capas profundas y salida de organismos en la superficie. Además, el oxígeno y el nitrógeno son trasportados a la atmósfera, y el carbono, fósforo y otros metales, a los sedimentos. Estas vías actúan como interruptores de los ciclos ecológicos. Los patrones de las comunidades, entonces, pueden aparecer como el resultado de una propagación no homogénea de olas, describiendo fenómenos superpuestos, como el movimiento del agua y la dinámica de la población (2, 4, 8, 18, 29, 54, 67, 100).

B.1. Fotosíntesis, luz y temperatura.

Las plantas, en presencia de luz adecuada y nutrientes, crecen. Esta simple pero precisa afirmación, podría resumir todo el proceso de crecimiento fitoplanctónico sin más complicaciones. Sin embargo, es necesario considerar los factores que influyen en dicho crecimiento, pues tienen una gran importancia en el proceso de un afloramiento biológico (60, 61, 69, 72, 76).

Hasta donde se ha podido determinar, no existe diferencia alguna entre la fotosíntesis en las plantas marinas y terrestres. Pero asimismo es cierto que muchos factores químicos, físicos y biológicos presentes en el ambiente marino, imponen ciertas restricciones que dan origen a situaciones diferentes de las de los ambientes terrestres. Estas diferencias no son siempre obvias, aunque no está claro si son aparentes o reales, o si se son el resultado y se reflejan en la dinámica del sistema global. Así, existen algunas diferencias esenciales entre ambos ambientes, que son reales. En el océano, por ejemplo, parece que la mayoría del carbono fijado primariamente entra en la red trófica a través de organismos pacívoros más bien que de organismos alimentadores de detritus, como ocurre en la tierra (61, 69).

El proceso fotosintético básico, entonces, es el mismo en todas las plantas que poseen clorofila, aunque en el océano este proceso esté afectado por procesos extracelulares y propiedades del ambiente marino. Las algas fotosintéticas requieren de agua como donador de protones, con lo que la ecuación que resume el proceso de la fotosíntesis terrestre queda modificada como sigue:



La energía que necesita este proceso se deriva a través de la absorción de la luz por los pigmentos fotosintéticos que absorben energía luminosa, sobre todo en la región visible desde 400 a 720 nm. Los patrones de absorción de luz son diferentes en cada grupo de algas, dependiendo de sus sistemas de pigmentación. Las longitudes de onda inferiores a 600 nm son absorbidas, sobre todo, por la clorofila "a" y otros pigmentos accesorios; por encima de los 600 nm, la luz del proceso fotosintético sólo es absorbida por la clorofila "a" (60, 61, 69, 73).

Según la penetración de la luz, puede dividirse la columna de agua en zonas diferentes: eufótica, donde hay luz suficiente para realizar la fotosíntesis; disfótica, con luz insuficiente para la fotosíntesis, pero suficiente para la respuesta de los animales; y, afótica, sin luz de significancia biológica desde la superficie. El límite de profundidad de estas zonas difiere considerablemente según la transparencia del agua (61, 67, 68, 69, 72, 73).

La intensidad de la luz afecta fuertemente la tasa fotosintética (los métodos para las medidas de la tasa de fotosíntesis generalmente expresan una medida del CO_2 consumido o del O_2 disuelto, por unidad de tiempo). La curva de fotosíntesis vs. luz (P vs. I) mostrada en la figura n° 8, es un reflejo adecuado de los efectos medioambientales en la fotosíntesis y de algunos que pueden ser usados para diagnosticar ciertas propiedades de especies de algas o muestras naturales de fitoplancton. De la figura 8 puede deducirse también que la fotosíntesis aumenta con el incremento de la intensidad de luz hasta algún valor asintótico, P_{max} , donde el sistema se satura de luz. Las dos propiedades más importantes de la curva son la pendiente (incremento de P entre el incremento de I) y la P_{max} o "índice de asimilación". La pendiente inicial es una función de la reacción de la luz y, generalmente, no se ve afectada por otros factores. Como combinación de la pendiente inicial y de la P_{max} , se propuso el I_k , que es la intensidad de la luz en la intersección de una parte de la pendiente inicial y la P_{max} (60, 61, 69, 72, 73, 90).

La misma figura n° 8 muestra la diferencia entre la fotosíntesis bruta, P_g , y la fotosíntesis neta, P_n . La P_n es la fracción que queda de restar la respiración a la P_g . Cuando ésta última es igual a la respiración, R , la P_n es cero, y el sistema fotosintético está en el llamado "punto de compensación", la intensidad de luz, I_c , y los microorganismos fotosintéticos sostenidos en ese punto deberían mostrar, en teoría, su crecimiento, pues quiere decir que esa es la profundidad óptima para ello. En la naturaleza, el fitoplancton está sujeto a continuas variaciones en la intensidad de la luz y, excepto durante el verano en las latitudes extremas, a ausencia de luz durante las noches. Así, al mediodía, la cantidad de luz absorbida por una célula puede estar por encima del punto de compensación de la intensidad de luz. Sin embargo en un período de 24 horas, aún puede estar por un nivel promedio de luz, bajo el agua, del que las algas podrían disminuir en peso. El punto de compensación está, por tanto, mejor expresado dentro de un período de 24 horas y, usualmente, está determinado como el promedio de la intensidad lumínica a 24 hrs en ly/día ó ly/mín (69, 90).

La tasa de respiración del fitoplancton se ha expresado a veces en

términos de unidades de biomasa (por ejemplo, $O_2/Chl\ "a"/$ tiempo), o bien con la simple suposición de que la tasa de respiración de las algas es proporcional al máximo de la tasa fotosintética, P_{max} , como sigue: $R = rP_{max}$, donde "r" es la constante de proporcionalidad (dimensionada) o "factor de pérdidas", que caracteriza la economía de la respiración de especies o poblaciones (61, 69,90).

La I_k da una medida de la energía radiante o iluminación a saturación de luz, pero no expresa la eficiencia fotosintética; consecuentemente, las plantas o comunidades de fitoplancton pueden tener el mismo valor de I_k , pero diferir apreciablemente en la tasa de fotosíntesis en la misma I_k (61, 69,73,90); (ver figura n° 9).

Al igual que en las comunidades terrestres, las algas pueden agruparse en dos categorías: algas de tipo "solar" y algas de tipo "de sombra". Así, las comunidades de algas de tipo "solar", son aquellas que pueden utilizar altas intensidades de luz con una alta eficiencia fotosintética, mientras que la fotosíntesis de las de tipo "sombra" está deprimida, generalmente, por altas intensidades de luz. Sin embargo, la tasa absoluta fotosintética de las comunidades "de sombra" es generalmente mas alta que las de "sol" a bajas intensidades de luz. Estas diferencias se muestran en la figura n° 9 (28,61,69,90).

Para determinar el crecimiento del fitoplancton bajo condiciones naturales, la fotosíntesis neta debe considerarse como la adecuada, en lugar de la fotosíntesis bruta; esta fotosíntesis neta puede calcularse, como apuntamos anteriormente, al restar la respiración de la fotosíntesis bruta, según las siguientes fórmulas:

$$\text{Fotosíntesis neta cada hora: } P_{ntd} = P_{ytd} - R$$

$$\text{Fotosíntesis neta diaria: } P_{nd} = P_{gd} - 24 R$$

donde la tasa de respiración se supone constante durante todo el día. La profundidad o punto de compensación se denominará entonces como "horaria" o "diaria" según se utilice la fórmula de arriba o la de abajo. La profundidad de compensación horaria puede cambiar durante el día, siendo máxima al mediodía y cero durante la obscuridad; respecto a la diaria, puede cambiar con las estaciones (25,61,63,69,76,90).

La profundidad a la que las plantas pueden mezclarse, es decir, la profundidad de mezcla, a la que la fotosíntesis total de la columna de agua es igual al total de la respiración, se conoce como "profundidad crítica". El modelo se ilustra en la figura n° 10. A la profundidad de compensación, D_c en este caso, la fotosíntesis de una célula, P_c , es igual a su respiración, R_c ; sobre esta profundidad hay una ganancia neta de fotosíntesis (P_c es menor que R_c) y, por debajo, hay una pérdida neta (P_c es menor que R_c). Sin embargo, como las células del fitoplancton están mezcladas arriba y abajo, la profundidad de compensación podría experimentar una intensidad de luz promedio. Si la profundidad crítica es menor que la de mezcla, no puede tener lugar una producción neta, pues la profundidad a la que ocurre la fotosíntesis en la columna de agua, P_w , es menor que R_w , que es la respiración en toda la columna de agua (profundidad, en ambos casos, que abarca desde la superficie hasta el final de la zona en donde crece y se desarrolla el fitoplancton). Esto se muestra en la figura mencionada, con la condición de que la profundidad de mezcla, D_m , medida desde la profundidad del fondo de la termoclina principal, es mas grande que la de la profundidad crítica. Sin embargo, si la profundidad crítica es mayor que la profundidad de mezcla, puede ocurrir una producción neta positiva en dicha columna de agua (P_w es mayor que R_w) y pueden establecerse las condiciones para el comienzo del crecimiento del fitoplancton, y que son: (i) que las plantas estén distribuidas homogéneamente; (ii) que halla suficiencia de nutrientes para ellas;

(iii) que el coeficiente de extinción de la columna de agua sea constante (determinado como valor promedio); (iv) que la producción de las plantas sea proporcional a la cantidad de radiación; y, (v) que la respiración se mantenga constante con la profundidad (18, 27, 29, 52, 61, 69, 73, 74, 88, 90, 100).

Una vez que la zona de mezclas se mueva hacia arriba de la profundidad crítica, la cosecha estacionaria de fitoplancton se incrementa y muchas de las condiciones anteriores pueden dejar de ser válidas. De nuevo, como la biomasa del fitoplancton se incrementa, las condiciones de luz en la columna de agua podrían cambiar y la columna de agua puede estratificarse. Muchos autores han dado relaciones empíricas entre la penetración de la luz y las concentraciones de clorofila (18, 27, 29, 52, 61, 69, 73, 100).

En la figura nº 6 se muestran ejemplos de crecimiento de fitoplancton en una columna de agua estratificada. En el tiempo $t = 0$, justo después de la mezcla vertical activa del agua, el fitoplancton está distribuido homogéneamente en la columna de agua, pero la fotosíntesis "in-situ" por unidad de biomasa de fitoplancton es diferente a cada profundidad, estando inhibida en la cercana de la superficie por altas intensidades de luz y decreciendo, entonces, desde un máximo subsuperficial, debido a la atenuación de la luz. Suponiendo que éstas pérdidas de fitoplancton a una profundidad dada (por hundimiento, pastoreo del zooplancton, etc.) son similares, la biomasa de éste después de cierto tiempo puede estimarse usando las ecuaciones adecuadas (69).

Debido a la diferencia de la fotosíntesis por unidad de biomasa de fitoplancton, al tiempo $t = 0$, la tasa de crecimiento "in-situ", podría ser diferente a cada profundidad dada. Así, el perfil de la biomasa fitoplanctónica y la fotosíntesis (llamada "estructura productiva"), podrá cambiar con el tiempo $t = 1$, $t = 2$, etc. Como la biomasa de fitoplancton se incrementa con el máximo fotosintético subsuperficial, el coeficiente de extinción promedio de luz podrá incrementarse también y podría ocurrir una especie de "auto-protección". Por consiguiente, la profundidad de compensación diaria y el máximo en el crecimiento de fitoplancton se vuelve más superficial (69).

Con tal de que haya nutrientes en la superficie, el patrón fotosintético y el "stock" estacionario de fitoplancton podrá, finalmente, maximizarse, como una capa delgada, pudiendo ocurrir un florecimiento o "bloom" de dicha población ($t = 2$). Como los nutrientes se agotan en las capas superficiales, la profundidad del máximo de biomasa de fitoplancton y la producción primaria se hacen más profundas y se intensifican (en $t = 3$). En general, éstas condiciones finales ocurren en las columnas de agua estratificadas de latitudes templadas durante el verano o pueden encontrarse también en aguas tropicales y subtropicales a lo largo de todo el año. Sin embargo, otros factores pueden modificar el efecto, en conjunto, de la penetración de la luz en la productividad de la columna de agua. Así, la actividad de alimentación del zooplancton afecta fuertemente el "stock" estacionario de fitoplancton. En otros casos, ciertas sustancias orgánicas estimulan el crecimiento de éste. En algunas áreas tropicales, el fitoplancton móvil, tal como los dinoflegelados, pueden utilizar nutrientes de la zona afótica por migraciones diarias entre aguas cercanas a la superficie y aguas profundas. Otro método de vencer la limitación de nutrientes es fijar nitrógeno (23, 29, 34, 61, 69, 73).

La cantidad y calidad de la luz en la columna de agua está afectada por la profundidad. Ésta, por la presencia de sustancias disueltas coloreadas y por la dispersión de partículas suspendidas, incluyendo el fitoplancton. La atenuación de la luz en una columna de agua dada, está gobernada por la "extinción", kD . La extinción es una función del total de la biomasa del fitoplancton (C), la

profundidad del agua, (D), y la cantidad total de otra materia suspendida y disuelta, (M): $KD = k_1 D + k_2 C + k_3 M$

en donde k_1 , k_2 y k_3 , son los coeficientes de extinción promedio, de 400 a 700 nm, de una cantidad-unidad o grosor de capa de fitoplancton, agua y otras materias, respectivamente (69,90).

Basada en la producción fotosintética bajo unidad de área superficial, la eficiencia energética de la producción fotosintética o "eficiencia fotosintética" en agua natural, puede estimarse tomando un índice de producción de fotosíntesis. La eficiencia fotosintética obtenida, parecida a ésta, tiene una dimensión de mgC / g cal. Este problema de la dimensión puede solucionarse multiplicando la producción fotosintética, expresada como unidades de carbono, por un factor de conversión empírico de carbón a calorías, con lo se obtiene ya la eficiencia dimensionada correctamente (69):

$$\text{Eficiencia fotosintética} = \frac{11.4 \text{ (gCal/mgC)} \times \text{Producción fotosint. (mgC/m}^2\text{ día)}}{\text{Radiación solar penetrante (gCal/m}^2\text{ día)}}$$

Basándose en una apreciable diversidad de las especies y en las condiciones de iluminación, además de otros factores, emergen dos hechos apreciables. En primer lugar, al igual que en las plantas "mayores", la relación entre la radiación solar y la fotosíntesis sigue una curva parabólica; en segundo lugar, la relación está determinada no sólo por los cambios en las condiciones de luz, sino también por otros factores que afectan a la fotosíntesis. Las curvas tienen una sección lineal, sobre la cual la tasa de fotosíntesis se incrementa en proporción con un alza en la radiación y una determinada sección donde las curvas de luz empiezan a inclinarse aproximándose a un "plateau" (28,61,69,73,90).

Valores altos de radiación están correlacionados con la sección de la curva, indicando un decrecimiento en la tasa de la fotosíntesis. En la sección inicial de la curva, la tasa de fotosíntesis está limitada por reacciones fotoquímicas; radiaciones altas están limitadas por la tasa de las reacciones de obscuridad. Bajo condiciones de gran iluminación, el número de moléculas de clorofila estimuladas es considerablemente más grande que el que puede ser utilizado en el proceso de reducción normal (28,60,69,72,76,90).

Por otra parte, el tipo de condiciones de luz favorables para el desarrollo de las algas, varía considerablemente entre las diferentes especies. Cada especie necesita un fotoperíodo determinado y definido de duración para un crecimiento óptimo, que es función del nivel de la radiación. Es decir, dentro de un rango de iluminación definido, independiente de la duración del fotoperíodo, la ley de una cantidad constante de energía puede aplicarse a las diatomeas. Presumiblemente, el nivel de radiación dentro del cual la tasa de crecimiento se incrementa linealmente, indica condiciones favorables de iluminación (69,90); (ver figura nº 9).

Varios autores han mostrado que la profundidad a la que se localiza el máximo de fotosíntesis, depende principalmente de la transparencia del agua, de la intensidad "ad-hoc" de la radiación solar incidente en la superficie del mar y de la adaptación a la luz de las algas involucradas. Estudios más recientes han considerado también el efecto de la nutrición mineral del fitoplancton en la localización del máximo de fotosíntesis. En aguas tropicales, este máximo fotosintético está localizado, como regla general, a profundidades de 10 a 30 mts; en zonas muy transparentes, puede ocurrir de forma extraordinaria por debajo de los 30 mts, o sea, a profundidades mayores. En latitudes altas y moderadas, el máximo fotosintético puede localizarse a diferentes profundidades, dependiendo de los cambios en la radiación solar. Una regla general de los estados observados, sugiere que para la mayoría de la luz que penetra dentro del agua, la

profundidad mas baja es la localización del máximo fotosintético. Bajo condiciones de baja intensidad de iluminación, el decrecimiento en la tasa fotosintética comienza inmediatamente por debajo de la superficie. Por otro lado, para explicar el patrón de cambios en las tasas fotosintéticas en el océano, es necesario conocer la cantidad de energía luminosa que corresponde a la máxima ejecución (61,69,73,90,92,93).

Además, la tasa de fotosíntesis disminuye en proporción con la radiación. El máximo de fotosíntesis de fitoplancton, por debajo de la discontinuidad de la densidad, se obtiene a radiaciones dos o tres veces mas bajas que en el desarrollo del fitoplancton en las capas de aguas superficiales (28, 60,69,72,76,90).

Respecto a los efectos de la temperatura en la tasa fotosintética, ésta se manifiesta por si misma solamente a radiaciones que exceden la luz de saturación. Bajo estas condiciones, la tasa de fotosíntesis se incrementa con la temperatura, primero muy rápido y luego mas lentamente; al final, decrece de forma mas aguda. Dentro de un intervalo o rango de temperaturas óptimas, la tasa de fotosíntesis es una función de la temperatura. La tasa fotosintética, en tonces, puede parecer igual en temperaturas óptimas y subóptimas bajo condiciones de luz de saturación. Se ha demostrado que un alga previamente adaptada a diferentes temperaturas, retiene un valor casi constante de luz de saturación y capacidad fotosintética cuando la temperatura decrece de 20 a 8° C. La pendiente inicial de las curvas empíricas de la fotosíntesis (cálculo por célula y por Mg de clorofila "a") parece ser igual a baja iluminación. Esto indica que el contenido de células con clorofila "a" adaptadas a 20 u 8° C no cambia. Finalmente, Morris y Glover demostraron con mas experimentos que la tasa fotosintética de algas adaptadas a temperaturas diferentes, sigue la ecuación de Arrhenius. La única característica de la absorción de luz en el fitoplancton marino examinada en detalle es el contenido de clorofila. La idea general es que la pendiente de P vs. I es una función de la cantidad de clorofila en la población. Algunas algas tienen la capacidad de cambiar marcadamente su contenido de clorofila en respuesta a la luz (50,61,62,69,73).

El índice entre la tasa fotosintética y el contenido de clorofila "a" en el plancton ha sido estudiado por numerosos autores. Si este índice se considera bajo condiciones de iluminación óptimas, tanto geográficas como estacionales, entonces, y con base en los datos disponibles, se puede distinguir entre zonas distintas que están caracterizadas por los diferentes valores del índice en cuestión (18,28,29,49,60,61,62,69,72,73,76,90,93).

En total, los valores mas bajos del índice entre la tasa fotosintética y el contenido de clorofila "a" en el plancton ocurre a altas latitudes; valores máximos pueden prevalecer en regiones ecuatoriales. Este índice está referido a posibles cambios, como una función de la disponibilidad de nutrientes. Por otro lado, sería una simplificación sin justificación por los datos obtenidos, el tomar este índice como constante. Al mismo tiempo, la evidencia disponible muestra que es posible distinguir regiones y condiciones con valores característicos de actividades fotosintéticas del fitoplancton (61,69,73,90).

Pero la relación existente entre la tasa fotosintética y el contenido de clorofila "a" también puede expresarse como un índice de asimilación (mgC fijados por hora, por mg de Clo "a" a luz de saturación) o "Pc", denotada así por Strickland. La tasa a luz saturada de fotosíntesis depende de las actividades de enzimas, lo que demuestra la existencia de una compleja relación entre la concentración de clorofila celular y las que están afectadas por otros factores diferentes. El valor del índice de asimilación se ve afectado tam

bién por las condiciones bajo las que se determina; la exposición a altas intensidades de luz puede resultar en una producción fotosintética reducida si la concentración de oxígeno es alta y la fotorespiración se lleva a cabo, o bien en un proceso de foto-oxidación de la clorofila. También puede observarse la relación existente entre la tasa fotosintética y la clorofila analizando las variaciones diurnas de la primera (61, 62, 69, 72, 73, 90, 92).

B.2. Nutrientes.

Otro de los factores importantes para el crecimiento de las plantas y para controlar los niveles de productividad primaria en el océano, es el que juegan los nutrientes.

La relación entre el crecimiento del fitoplancton y el abastecimiento de los nutrientes ha sido tema de estudio por un gran período de tiempo y por numerosos autores. Algunos de estos compuestos, tales como el carbono, el nitrógeno, el fósforo, el hidrógeno, el oxígeno, el silicio, el magnesio, el calcio y el potasio, son necesarios en una cantidad relativamente grande para el desarrollo de las poblaciones fitoplanctónicas, siendo incorporados en componentes no estructurales de las células, tales como las enzimas. También se encuentra una extensa literatura sobre la limitación de nitratos y fosfatos en el crecimiento del fitoplancton, sobre el papel de los elementos nitrógeno y fósforo en el océano y sobre la regeneración de los mismos, sobre el papel del carbono y del oxígeno, etc. (23, 34, 61, 67, 69, 71, 73, 77, 95); (ver figura nº 11).

El aporte de nutrientes en regiones de afloramientos oceánicos y costeros juega un importantísimo papel en estos fenómenos y en mantener la alta productividad de dichas regiones. Lorenzen sugiere que el alto rendimiento potencial de peces en las regiones de los afloramientos puede deberse tal vez, a una consecuencia del abastecimiento de nutrientes totales para el crecimiento del fitoplancton. En el océano abierto, los nutrientes totales, incluyendo los nutrientes de plantas y animales, además de las materias no vivas disueltas y particuladas, no son muy abundantes. Mucha de esta productividad primaria anual utiliza los nutrientes producidos como resultado de, y destinados a participar en, los procesos regenerativos. Así, una significativa parte de la producción anual en regiones oceánicas, es reciclada del estado primario en la cadena trófica, y no pasa a lo largo de los depredadores terminales (4, 8, 9, 10, 18, 23, 29, 34, 37, 57, 61, 69, 73, 95).

Por otro lado, la proporción de nitrógeno y fósforo en el fitoplancton, no es un índice o tasa fija: las células pueden estar deficientes en cualquiera de los dos elementos, variando esta proporción con la concentración relativa de cada uno de ellos en el medio. La absorción y síntesis de estos dos nutrientes continúa durante las épocas de oscuridad y no se limitan a la época de luz, dentro del ciclo diurno. Existen evidencias indirectas de que la tasa de crecimiento del fitoplancton en la naturaleza se reduce cuando la concentración de estos nutrientes cae por debajo de valores umbrales sugeridos. También se ha señalado que las difusiones de remolinos laterales y verticales en el agua ayudarían a proveer de nutrientes desde concentraciones muy bajas en las circundantes. Así mismo se ha observado que las células que se hunden podrían ser absorbidas con mayor rapidez que aquellas que tienen la misma gravedad específica en el agua circundante. Si no hubiese una mezcla vertical por difusión de remolino en los océanos, la capa fotosintética podría desaparecer pronto sin aporte de nutrientes para las plantas, pues el movimiento hacia arriba por difusión molecular es muy bajo. Pero algunos de los nutrientes presentes originalmente, podrían retornar

por medio del zooplancton para ser usados de nuevo por las plantas, aunque la capa fotosintética está continuamente enriquecida y su producción orgánica es muy alta. Resumiendo, el transporte vertical a la zona eufótica de los nutrientes a través de la base de la zona fotosintética durante un corto intervalo de tiempo, depende de: (i) su gradiente de concentración a esa profundidad; (ii) el grado de difusión turbulenta o de remolino que depende, a su vez, del movimiento de la ola, la turbulencia originada en las capas más profundas y el movimiento lateral de la capa de agua sobre otra capa de agua, por un lado, y del efecto de amortiguamiento del gradiente de densidad, por otro; y, (iii) de algún afloramiento o movimiento en conjunto de agua para reemplazar agua de arriba que ha sido movida hacia el interior del océano como una corriente superficial (23,34,37, 61,95).

Los nutrientes utilizados en la productividad primaria se derivan de dos fuentes distintas en las áreas de afloramiento; por un lado, son introducidos de las profundidades en la zona eufótica por procesos físicos que crean el afloramiento; por otro, son reciclados por los organismos que habitan dicha área. Algunos experimentos han mostrado que el amonio reciclado puede cumplir la mitad del requerimiento diario de nitrógeno del fitoplancton, mientras que el nitrógeno que aflora puede proveer la otra mitad. De este modo, el amonio es una fuente preferencial del nitrógeno para cumplir los requerimientos de este nutriente por parte del fitoplancton. El proceso de afloramiento con alta advección vertical, provee un eficiente mecanismo para mantener un "stock" de nitrógeno regenerado en la zona eufótica sobre todo, incluso si los organismos excretan el amonio a profundidades más grandes que aquellas a las que ocurre el crecimiento del fitoplancton (18,19,23,29,34,61,71,73); (ver figura n° 11).

La nutrición natural, sobre todo a través del nitrógeno y el fósforo, es uno de los factores más importantes en el desarrollo del fitoplancton, porque los componentes de estos dos elementos juegan un papel importante por su participación en la regulación metabólica intracelular. Mientras estos dos elementos sean abundantes, no necesitan estar uniformemente distribuidos. Esto ocurre, sobre todo, en la zona eufótica, donde a menudo existen concentraciones mínimas de nutrientes. En las capas oceánicas altas, y en todas las latitudes, los componentes del nitrógeno y fósforo tienden a decrecer debido a que las condiciones de luz se incrementan de forma favorable para la fotosíntesis. En las regiones subtropicales y centrales tropicales (también durante el verano en las templadas y, a menudo, en las subpolares) las concentraciones de estos elementos son muy bajas. Así, en las capas más altas del océano, las concentraciones de nitrógeno y fósforo dependen de la tasa de regeneración y de la tasa de afloramiento de las aguas profundas. Ambos procesos no pueden compensar a menudo las tasas de consumo con las tasas de crecimiento fitoplanctónicas. Por esta razón, la población de fitoplancton tienen un crecimiento que se vuelve limitado por la falta de nutrientes minerales. Esta deficiencia causa cambios significativos y cualitativos en la composición del fitoplancton. Las especies que pueden asimilar eficientemente nutrientes a concentraciones muy bajas, comienzan a dominar en ese punto; así, las condiciones existentes de los nutrientes minerales influyen, no solamente en el crecimiento de las algas, sino que constituyen un factor decisivo en la regulación de la composición de especies de las comunidades del fitoplancton (23,34,61,71); (ver cuadro n° 2).

El ciclo completo de estos nutrientes, desde que son removidos del agua oceánica en la zona eufótica donde penetra la luz, comprende, después, los procesos regenerativos independientes de la luz y la profundidad, el hundimiento de la materia orgánica y de los organismos vivos, las migraciones

verticales dentro de la columna de agua de estos organismos y la descomposición en el fondo y en los sedimentos, lo que redundaría en la distribución de los elementos biológicamente activos en el agua oceánica, resultando distinto a la distribución debida exclusivamente a los movimientos físicos, afectando en mayor medida a las sales que a los organismos vivos. Ahora bien, las diferencias en la concentración de los elementos nutrientes que se encuentran a profundidades diferentes en el océano son debidas a la descomposición de la materia orgánica sintetizada cerca de la superficie. Estas diferencias deben reflejar, no solamente las cantidades de materia orgánica descompuesta, sino también la proporción de los elementos presentes en el plancton de los que ha derivado (23,61,71,73); (ver figura nº 11).

El fósforo de los organismos está presente, la mayor parte, en combinación orgánica formando moléculas, muchas de las cuales son conocidas por ser de gran importancia fisiológica. En muchas partes del océano, el fósforo inorgánico disuelto, citado como "fosfato", se incrementa con la profundidad desde valores muy bajos, cerca de la superficie, hasta valores máximos, a profundidades algo mayores que las del mínimo de oxígeno. En descomposición, las moléculas de fósforo son liberadas dentro del agua como sustancias disueltas. En las capas más altas del océano, donde se descomponen en cantidades suficientes los organismos vivos, una fracción importante del fósforo puede estar presente en combinación orgánica. Pero a medida que la profundidad se incrementa, las proporciones de las muestras en las que se encuentran cantidades estadísticamente significativas de fósforo orgánico disminuyen, y en aguas aún más profundas, a los 1000 mts, no pueden detectarse con seguridad (23,61,71); (ver figura nº 12).

Por otro lado, compuestos de nitrógeno disueltos, están presentes en el agua oceánica. El nitrógeno es liberado por medio de una combinación orgánica con amonio, siendo oxidado a nitrito y luego a nitrato. Se requieren tres o cuatro meses para que la regeneración de nitrato se complete. En el mar, el amonio y el nitrito aparecen como productos intermedios en tiempos y lugares donde la materia orgánica es descompuesta en ciertas cantidades. Tanto el amonio (aunque en mucha menor concentración), como el nitrito, tienden a acumularse debajo de la zona eufótica, donde la regeneración puede asumirse por ser intensa. En aguas oceánicas, puede encontrarse una segunda zona de incremento de la concentración de nitrito a grandes profundidades, aunque no exista oxígeno. El ciclo del nitrógeno está presente donde la materia orgánica se descompone en grandes cantidades (23,24,61,71,73,97,98).

Por otra parte, la disponibilidad y presencia de los nutrientes en el agua oceánica varía, al igual que la concentración de éstos. Los nutrientes podrán ser elementos limitantes en una cosecha planctónica si están en cantidades muy pequeñas, de acuerdo a la ley de los mínimos de Leibig, y si otros factores como la luz y la temperatura están en condiciones y cantidades favorables. Pero parece, según señaló Harvey por primera vez en 1926, que el nitrógeno y el fósforo ocurren en el agua en las proporciones justas en las que son utilizados por el plancton. En contraste, el carbono está presente, en promedio, en el agua marina, en una cantidad alrededor de diez veces mayor que la cantidad que pueda ser utilizada si el crecimiento está limitado por el fósforo o el nitrógeno disponibles (23,37,61,71,73,77).

La alta producción en áreas de afloramiento tropicales y subtropicales se atribuye por lo general a la presencia asociada de altas cantidades de nutrientes, que tienen que alcanzar la superficie desde el fondo junto con el agua que está aflorando. Cuando los nutrientes se reducen, la tasa reproductora y de crecimiento de las algas puede declinar. La persistencia de la producción

en un área de afloramiento se debe, no a la presencia de nutrientes en exceso, como ocurre de alguna forma en el Domo 3 y 4 de este estudio, sino a la adición constante de material vivo desde una banda continua de ciclos de producción templados en áreas de afloramiento. En general, el nivel de nutrientes en un área de afloramiento nunca alcanza niveles tan bajos como para poder deducir la tasa de reproducción del fitoplancton. Pero si se va hacia el interior del océano, los nutrientes decrecen mucho; esto se debe a que la cantidad residual de nutrientes decrece en dicha zona al igual que decrecen los "stocks" de algas. De todas formas, "stocks" de algas en un océano profundo pueden contribuir y subsistir con la presencia de nutrientes regenerados; es decir, la correlación existente entre producción y nutrientes es una consecuencia de la dependencia de la primera con la cantidad de nutrientes disponibles y no de alguna otra vía de alrededor (4,8,9,18,29,37,61,77).

Los contenidos de carbono de fito y zooplancton han sido estimados por algunos investigadores para realizar estudio sobre el papel que juega el carbono en la vida marina. Asimismo, se han usado índices de carbono "aportado" y de clorofila "a" con carbono fitoplanctónico como índices de los estados fisiológicos del fitoplancton; también se han usado índices de nitrógeno y de RNA con carbono orgánico particulado como indicadores de la composición bioquímica de la materia orgánica en suspensión. Todas estas observaciones indican que aunque varíen las condiciones de vida en el mar, que tienen grandes efectos en la cantidad y distribución de carbono en varios reservorios, éstos tienen un pequeño efecto medible en la composición bioquímica del fitoplancton u otro material particulado. Así, la concentración de carbono fitoplanctónico en la capa mezclada de aguas superficiales, debe ser el resultado del balance entre la fotosíntesis, el hundimiento y la descomposición, la concentración y dilución por mezcla de agua y el pastoreo por el zooplancton. El efecto de estos procesos, operando a diferentes tasas en distintas especies, debe causar la aparente diversidad de las cosechas de fitoplancton. La distribución espacial y la estructura de las cosechas debe ser variable en las regiones de afloramiento y sus alrededores debido a las variaciones locales en la velocidad de la corriente y de la mezcla, y a sus efectos en la productividad del fitoplancton y en la mezcla de sus cosechas (18,23,29,37,61,71,73,77).

En cuanto a la producción de detritos en el océano abierto, se conoce muy poco. Una parte debe producirse por el metabolismo de las plantas y animales y otra, puede formarse por la interacción de la materia orgánica disuelta con burbujas u otras superficies. Concretando, la concentración de carbono orgánico particulado es más alta en las áreas costeras del afloramiento que en las situadas fuera de éstas. De este modo, la distribución del carbono fitoplanctónico en el zooplancton y en los detritos en las estaciones de un área de afloramiento es variable, pero el carbono orgánico disuelto es relativamente constante. La tasa de renovación del carbono y la relación entre carbono y clorofila "a" fitoplanctónica, son semejantes a las que se observan en células de algas durante la fase exponencial del crecimiento. Las relaciones del carbono orgánico con el nitrógeno y con el RNA en la materia particulada son relativamente constantes en todas las estaciones, lo que indica que las diferentes condiciones de vida marina tienen un efecto medible sobre la composición bioquímica de la materia particulada. Claramente, el carbono no se vuelve un factor limitante en el crecimiento de las plantas marinas (37,61,71,73,77).

Respecto del silicio, a diferencia del nitrógeno y del fósforo, no es un requerimiento universal de la materia viva; sin embargo, está presente en grandes cantidades en las diatomeas, que son las que dominan el fitoplanc

ton de las aguas oceánicas mas frías y, por tanto, de muchas áreas de afloramiento. En los océanos, las concentraciones de silicio varían mucho en su proporción respecto de los fosfatos y nitratos presentes (37,61,77).

En cambio, hay otros elementos que son importantes, denominados como metales traza, y que en muchas ocasiones pueden ser limitantes; entre éstos están el hierro, el potasio, el calcio, el magnesio, el cobre, el zinc, el manganeso, el molibdeno, el cloro y ciertos compuestos del azufre (sobre todo, sulfatos), que son indispensables para el crecimiento y desarrollo de las algas y del fitoplancton en general. Así, mientras parece evidente que el hierro y el manganeso, y quizá algunos otros elementos y compuestos esenciales que se encuentran en el mar en concentraciones muy pequeñas, pueden volverse limitantes bajo condiciones locales, el hecho de que el nitrógeno y el fósforo se agoten completamente sobre extensas áreas del océano en aguas superficiales, indica que sus concentraciones son en general los factores que controlan la cantidad de fitoplancton producido. El sodio también es necesario para el crecimiento de las algas verde-azules y a menudo su concentración influye en otras algas. El vanadio no puede ser reemplazado en el crecimiento medio de un alga verde de agua dulce, pero no se ha demostrado que sea esencial en algas marinas. El iodo parece ser necesario también en el crecimiento de algunos organismos detritícos, pero tampoco se ha demostrado su necesidad en algas marinas. La forma en que estos elementos traza están presentes es importante, pues su incorporación dentro de los complejos orgánicos evidentemente promocionan su aporte por la célula (3,32,37,61,71,73,77).

Los nutrientes están relacionados directamente, también, con el índice de oxígeno y de oxidación. Tanto el oxígeno como el bióxido de carbono son intercambiados con la atmósfera cuando el agua está en la superficie, y sus concentraciones en el agua hundida a cierta profundidad, está controlada por este intercambio. Para determinar la cantidad que ha desaparecido de una muestra dada recolectada a cierta profundidad, es necesario estimar su contenido de oxígeno con respecto a la superficie; la diferencia entre la concentración de agua en equilibrio con una atmósfera normal a la temperatura y salinidad observadas "in-situ", y la concentración de oxígeno como ha sido medida, se denomina como "utilización aparente de oxígeno", el cual se utiliza como un índice de oxidación. El agua oceánica superficial puede estar substancialmente sobresaturada de oxígeno bajo condiciones favorables para crecer, o puede estar sobresaturada bajo las turbulencias lentas condiciones del invierno. De todas formas, puede esperarse cierta subsaturación en latitudes altas, al mismo tiempo que se forma el agua más profunda. Variaciones estacionales en la presión atmosférica pueden influir también en el resultado. Además, debido a que los valores de saturación para el oxígeno no son funciones lineales de la temperatura y la salinidad, el contenido de oxígeno de una mezcla de aguas oceánicas equilibradas bajo diferentes condiciones, deberá ser diferente de las calculadas para los dos parámetros físicos en la mezcla. Por otra parte, la distribución del oxígeno se ve afectada por una vía distinta a la de los nutrientes. La síntesis en exceso de la capa superficial, produce oxígeno que causa que esta capa esté sobresaturada, mientras que la regeneración a grandes profundidades reduce el contenido de oxígeno del agua en una proporción directa. El nivel de transición donde la regeneración de los balances de la síntesis está marcada por el punto de compensación del agua oceánica, está totalmente saturada con el oxígeno (3,37,61,71,77).

La concentración de oxígeno es importante, entonces, en una zona de afloramiento. Debido a que la termoclina es una zona de alta estabilidad, sólo una mezcla de la capa alta, por encima de la termoclina, es alta en contenido de

oxígeno y baja en fosfatos y silicatos. El mínimo de concentración de oxígeno que, por el contrario, se encuentra por debajo de la termoclina, y que contrasta con la riqueza del agua en fosfato y silicato, es una característica de la región del Pacífico tropical oriental, aunque es menos pronunciada en esta zona del ecuador que en el resto del margen oriental del océano, debido precisamente a los afloramientos costeros ecuatoriales y a la mezcla que tiene lugar a través de la termoclina en estas zonas. La distribución del estado estacionario del oxígeno bajo la capa eufótica, representa un balance en el consumo de oxígeno y en el reaprovisionamiento por advección y difusión; los factores que controlan este balance, ni son los mismos para todas las áreas, ni pueden estar referidos únicamente a una sola variable sencilla. En los márgenes ecuatoriales del Pacífico tropical oriental, las isopletas de oxígeno disuelto ascienden hacia la costa, donde el mínimo de oxígeno está mucho menos profundo y tiene el más bajo contenido de oxígeno en el mar. A veces, el afloramiento es tan intenso en la costa, que las aguas superficiales tienen un contenido de saturación de oxígeno muy bajo (4, 37, 61, 77).

Además de los nutrientes ya mencionados, y del papel que juega el oxígeno, las algas necesitan para su crecimiento otros factores como vitaminas, ácidos, nucleótidos, etc. La vitamina B₁₂ o cianocobalamina, la tiamina y la biotina son requerimientos indispensables para muchas algas marinas y están presentes en las aguas oceánicas. Numerosas algas han mostrado la necesidad de la vitamina B₁₂, que contiene cobalto, elemento que se ha demostrado, es esencial para las algas. Los datos indican, por otra parte, que las bacterias son las mayores productoras de vitamina B₁₂ en el mar. Muchas bacterias marinas requieren vitaminas para crecer y compiten por ellas con el resto de los organismos. Ya que su metabolismo y su tasa de división son más altos que los de los otros consumidores, pueden ser, cuantitativamente, los consumidores más importantes. Pero, aparentemente, las bacterias no son las únicas productoras de vitaminas; por lo tanto, no se conoce si las algas excretan ~~o~~ vitaminas. Si no lo hacen, éstas pueden estar disponibles para los consumidores solamente después de la muerte de la célula. Las vitaminas son sintetizadas por las algas según se ha visto en diversos análisis realizados en cultivos de crecimiento, libres de bacterias, y con una cantidad media de la vitamina probada (3, 37, 61, 71, 77).

Los ácidos fólico, folínico, pantoténico y nicotínico, también se han medido en algas de capas de detritos. El contenido de vitaminas en éstos, varía estacionalmente, y en las partes más jóvenes y viejas de los tallos de las algas encontradas allí, algunos autores han encontrado una correlación positiva entre la salinidad y el ácido nicotínico y con el contenido de biotina; por otra parte, el máximo vitamínico ocurre en presencia de las salinidades más bajas y no parece depender de la contaminación llevada por aguas dulces. Además, en muestras de fitoplancton en las que predominaban diatomeas, se determinaron fitohormonas, lo que permite suponer la necesidad de las mismas para estas especies fitoplanctónicas (3, 37, 61, 71, 77).

El intercambio recíproco de vitaminas es uno de los aspectos de la interacción entre los organismos. Otro aspecto, también importante, es la producción de antibióticos. La alta solubilidad de muchas sustancias biológicamente activas, peculiares al medio ambiente acuático, permite el rápido intercambio de metabolitos, pero esto también limita su dilución eficaz; así, sólo se estudian aquellas sustancias, como las vitaminas, que son activas a altas diluciones. Pero el caso es que los antibióticos son efectivos a diluciones mucho más altas que las vitaminas, y uno puede extrañarse de que jueguen un papel importante en el medio acuático libre. Sin embargo, su acción puede ser totalmente significativa, si el factor de dilución se minimiza, cosa que ocurre en la sim

biosis, en la cohabitación y en el parasitismo. De todos los tipos de antibióticos existentes en el océano, los de origen "algal" parecen ser los más importantes. No se conoce si son excretados en el mar o liberados después de la muerte. La actividad antibiótica y el espectro antibacterial varían con las especies y la actividad dentro de cada especie de algas (3,37,61,71,77).

Para utilizar muchas de las sustancias minerales, se requieren ciertos ácidos, nucleótidos, aminoácidos, azúcares, etc. Así, ácidos como el glicerofo~~s~~ fórico, el adenílico, el citidílico y el guanílico, sirven como fuentes de fósforo para todas las especies marinas; ácidos orgánicos y azúcares, en cambio, no suelen ser utilizados en general, por las algas, como fuentes de carbono. Finalmente, la deficiencia de metales traza, depende cuantitativamente, más del "status" físico que gobierna su disponibilidad por parte de las células, que de la cantidad total que está presente (3,37,61,71,77).

B.3. Ciclo de producción, productividad y sucesión en un afloramiento.

La curva de producción de un ciclo de producción en un área de afloramiento tropical es similar al de un área templada aunque su ciclo de producción no lo sea por el decisivo papel que juega la temperatura en los sistemas templados. Por lo tanto, debe esperarse, al analizar una curva de producción, que ésta tenga forma de campana y sea una función de la distancia desde el punto del afloramiento y similar a la de la curva de las aguas templadas, como una función del tiempo. En general, la capa fótica del océano está muy lejos del fondo, sobre los 50 mts, y la tasa promedio de un afloramiento suele ser baja, del orden de 1 m/día. Tal producción debe crecer lentamente desde el fondo de la capa fótica, tardando muchos días en llegar a la superficie. En los primeros días del proceso, desde un 1% de luz hasta un 5%, el incremento de la producción es necesariamente muy bajo, aunque debe ser exponencial como el del propio afloramiento. Debido a que la profundidad de la capa fótica es muchas veces la distancia diaria del afloramiento, el pico de producción se encuentra probablemente cercano a la superficie, no lejos del punto del afloramiento. Una vez en la superficie, las poblaciones de plantas y animales deben moverse lejos del punto o línea del afloramiento y, debido a que la tasa del afloramiento está en una pequeñísima proporción respecto de la velocidad de las corrientes límite~~s~~ orientales, tal movimiento debe estar en un ángulo dado respecto a la costa. La producción a lo largo de esta línea de movimiento es alta, y parece decrecer lentamente con la distancia desde la costa. Si el ciclo de producción fuese simétrico en el tiempo, debería continuar por un tiempo aproximado similar al que tarda el agua en aflorar en el proceso del afloramiento (aunque esto sea una idea simplificada de todo el proceso). Debido a la mezcla vertical y a la divergencia adicional hacia el interior del océano, no se puede esperar algún vector de producción neta; pero la ancha banda de producción que declina lentamente desde la costa, es el resultado del ciclo de producción del afloramiento y de otros procesos adicionales del mismo. Las comunidades planctónicas son mucho menos diversas en los afloramientos que en los océanos profundos tropicales; por lo tanto, un área de afloramiento fuera de los anticiclones subtropicales, puede tener una importancia relativamente pequeña debido a que el efecto del afloramiento no puede diferenciarse del de un ciclo de producción templado ordinario. Debido a la lenta y continua mezcla, con una adición estable de material vivo en la costa y hacia el interior del océano, la distribución de la masa en un área de afloramiento es justamente uniforme. Debido a que la divergencia continúa

lejos, más hacia el interior del océano y cerca del límite dinámico, a 100 kms, el ancho del área del afloramiento, biológicamente hablando, está considerado para extenderse detrás de los obvios límites físicos. La producción estimada para el Domo de Costa Rica parece ser muy alta, aunque esto es debido, no a la intensidad del proceso, sino a la continuidad a lo largo del año. El punto de vista sobre el ciclo de producción de un afloramiento es considerarlo como un punto de partida desde el fondo de la capa fótica y continuarlo como el ascenso de las aguas. La cantidad de plantas y animales en el agua, por debajo de los 200 mts debe ser muy baja y, como consecuencia, el ciclo de producción en un área de afloramiento se asemeja al de las zonas templadas cerradas debido, también, a que es un ciclo discontinuo. Se ha sugerido que la cantidad de tiempo de generación en las áreas de afloramiento es alrededor de 40 días. Un pastoreo efectivo debe comenzar alrededor de 20 días después del inicio del afloramiento. La tasa del afloramiento puede ser de 1 a 5 mts al día, con lo que el pico del ciclo de producción debe ocurrir en, o cerca, de la superficie; o lo que es lo mismo en, o cerca, de la cima de afloramiento. Una situación más compleja ocurre, si la producción fitoplanctónica se vuelve vulnerable al pastoreo adicional de animales producidos al principio; este movimiento tiende a derivar hacia el interior del océano; (4, 8, 18, 19, 29, 65, 80, 105)

También debe mencionarse aquí el papel que juega la "población-semilla" en un afloramiento. En una surgencia costera, en donde se tiene un ciclo "casi-cerrado", existe una "lluvia" de fitoplancton moribundo o muerto, y de "población-semilla", que es devuelto a la zona de crecimiento de éste por el movimiento de las aguas desde los 50 a los 150 mts de profundidad, hasta la superficie. Esta "población-semilla" bombeada de esta forma, ayuda a reiniciar o mantener el crecimiento de la población superficial. Por lo que respecta al Domo de Costa Rica, que es un afloramiento oceánico en el que se presenta un ciclo "casi-abierto", puede barajarse la siguiente hipótesis. Por un lado, existe una deriva de las aguas hacia el interior del océano, en dirección oeste; al mismo tiempo, existen eventos de surgencia o afloramiento de aguas viejas y oxidadas, con población fitoplanctónica en parches y con muy pocas "semillas". Por la deriva, la lluvia de material moribundo o de "población-semilla", no cae directamente en el agua de la zona del afloramiento, por lo que no puede realimentar la surgencia en la zona en cuestión.

Otro punto interesante al tratar un afloramiento desde un punto de vista biológico, es el de las poblaciones de zooplancton. El desarrollo de pesquerías pelágicas y demersales en estas áreas, es una de las principales razones para dicho interés, debido a que es esencial para conocer las posibilidades y los límites de explotación de diferentes poblaciones de interés comercial. Otra razón, es la necesidad para entender cuales son los mecanismos involucrados en la producción planctónica (8, 18, 29, 53).

En vista de lo expuesto antes, es difícil definir la composición específica de un afloramiento. Las consecuencias cualitativas, de todas formas, no serán las mismas para un ecosistema de afloramiento oceánico o un afloramiento costero, pues en todas y cada una de las zonas, las poblaciones resultantes son dependientes de las asociaciones biogeográficas de cada área específica; de todas formas, se pueden conocer algunas reglas simples acerca de la variación de la diversidad o del porcentaje de las formas de los herbívoros

durante la evolución de las aguas afloradas (18,58).

Respecto al bentos de las regiones de afloramiento, este no ha sido aún bien estudiado, aunque investigaciones sobre la cosecha en pie del bentos han revelado una relación entre la productividad primaria y la productividad de las masas de agua que la cubre, y con el transporte de materia orgánica a los sedimentos, así como su entrada a estos (96).

Por una parte, los afloramientos asociados a fuertes vientos pueden estar asociados a una productividad primaria que no sea equivalente al transporte y aporte de nutrientes, pues la deriva del agua es demasiado rápida, al igual que el agua hundida por el proceso contrario antes de que los nutrientes sean optimamente usados. Además, los procesos biológicos, envueltos en la transferencia de materia orgánica entre la productividad primaria y la utilización bentónica, no son los mismos en todas las regiones. El hundimiento de los organismos y de los detritos es un lento proceso en sí mismo, pero es más rápido cuando la materia orgánica está concentrada dentro del material fecal de peces, crustáceos y otros organismos planctónicos. También altas densidades de alimentación planctónica de peces han sido observadas para todas las áreas de afloramiento, y éstas son indicadores de cortas cadenas alimenticias. Esto indica una rápida transferencia en la cadena de alimento del plancton al necton, y un rápido transporte de materia orgánica con un alto contenido de energía bajo la superficie del sedimento. La degradación de la materia orgánica, así, es considerada como independiente de su producción. Pero la mayor producción de las regiones de afloramiento deberían estar combinadas con unas relativamente altas tasas de degradación durante el hundimiento, en comparación con las aguas que son menos productivas. De esta forma, una entrada total de materia orgánica al sedimento, podría ser mayor en regiones de alto nivel de productividad, como son los afloramientos, aunque el índice de productividad vs. sedimentación pueda decrecer. Por otro lado, también son importantes los procesos físicos en la conexión entre la producción superficial y la bentónica (37,69,96,77).

Respecto al papel que juegan las bacterias en el ciclo del carbono en un ecosistema de afloramiento, tampoco existe mucha información, y la que existe está basada en suposiciones y evidencias no muy directamente relacionadas con estos procesos. Sin embargo, las investigaciones hechas indican que una cantidad considerable de materia orgánica dentro de la columna de agua, es transportada horizontalmente hacia el interior del océano. Debido a este transporte horizontal, la concentración de bacterias medidas dentro de la columna de agua en un área de afloramiento, debe ser menor que la que se supondría teóricamente. Finalmente, es interesante resaltar que en un área de afloramiento suele encontrarse asociada un "bloem" de fitoplancton con un aporte de aminoácidos (que ocurre después); esto indica que el amonio se incrementa con la actividad heterotrófica. Con lo que una sucesión evolutiva de la masa de agua sería: (i) incremento de nutrientes; (ii) incremento del oxígeno con incremento simultáneo del fitoplancton y decrecimiento de los nutrientes; (iii) incremento de la actividad heterotrófica; (iv) incremento del amonio (37,69,102).

En cuanto al papel de los sedimentos, de todas las características de las aguas de estas áreas, dos son importantes para las observaciones geológicas de los sedimentos: las temperaturas más bajas en las aguas someras afloradas que en las aguas que rodean a éstas del océano abierto, y una acentuada producción biológica; ambos se reflejan en los sedimentos en su textura, y características geológicas y biológicas. La alta fertilidad de las masas de agua superficial en regiones de afloramiento, permite una alta producción

orgánica en las aguas superficiales, tanto que grandes cantidades de materia orgánica se hunden al fondo y son incluidas en los sedimentos. Esto se ve reflejado en el alto contenido de carbono orgánico que se encuentra en las regiones dentro de la influencia del afloramiento y que es significativamente más alto que en las otras zonas del océano. Pero sólo organismos con esqueletos pueden preservarse en los sedimentos y, dentro de éstos, reaccionan de forma diferente los esqueletos de ópalo que los de carbonato cálcico (22, 37, 69).

Respecto a la producción primaria, la clorofila "a" o algún otro pigmento fotosintético, es usado frecuentemente como medida de la biomasa, aunque debe recordarse que, como otros compuestos químicos, las cantidades por célula pueden fluctuar mucho y que la actividad fotosintética no tiene una relación constante con el contenido de pigmentos de las células (29, 37, 73, 80); (ver figura n° 13).

Una revisión de los estudios realizados sobre la distribución de la productividad primaria en el océano muestra que el papel de los elementos biogénicos, las condiciones del tiempo, los factores hidrológicos y la iluminación, son los factores determinantes del nivel de productividad. La fuente principal de reaprovisionamiento de los elementos biogénicos en capas de agua de mar iluminadas, es su movimiento fuera de las capas afóticas; aunque los procesos responsables de la elevación de estas capas son muy diversos, pueden clasificarse en tres categorías: (1) la convección vertical de las masas de agua; (2) la divergencia de las corrientes superficiales y de deriva; y, (3) la circulación transversal de aguas en forma de surtidores. La mezcla vertical de las aguas tiene un efecto doble en el desarrollo del fitoplancton debido a que, aparte del reaprovisionamiento de la capa fotosintética con los elementos biogénicos, los procesos de mezcla también proveen el transporte de algas planctónicas fuera de esta capa. De esta forma, y siguiendo el esquema propuesto por Sverdrup, la mezcla vertical se convierte en un factor limitante del nivel de productividad. De acuerdo con este esquema, un incremento de las algas en la totalidad de la capa de agua mezclada, solamente es posible cuando la producción de la materia orgánica en la zona eufótica excede cuantitativamente la respiración de las algas presentes en toda la columna de agua a la mezcla. Uno de los principales argumentos que apoyan este esquema es la observación de que el "bloom" primaveral de fitoplancton comienza por lo general uno, o uno y medio meses antes en las regiones costeras, que en las regiones más alejadas de la costa, donde la discontinuidad de la densidad se forma más tarde. Una evaluación cuantitativa del papel que juega la mezcla vertical en la productividad primaria ha sido dada por numerosos autores al describir los cursos estacionales de los niveles de productividad. El análisis de su propio modelo, guió a Steele a la conclusión de que la mezcla vertical es el principal factor limitante en la productividad, en masas de agua relativamente homogéneas, que no están fuertemente influenciadas por las aguas de alrededor, con un régimen hidrológico diferente. La desaparición periódica de la estratificación, que es responsable de la mezcla de las aguas profundas con las superficiales, tiene un efecto benéfico en el desarrollo del fitoplancton. La estabilidad resultante facilita la permanencia del fitoplancton en la zona iluminada por períodos de tiempo suficientemente largos, y la absorción de los elementos biogénicos requeridos por ésta. La distribución vertical de la masa de agua, entonces, tiene un fuerte impacto en la distribución del fitoplancton en la zona iluminada (18, 27, 37, 48, 52, 56, 61, 69, 72, 88, 94, 100).

La productividad primaria, dependiente también de los nutrientes mezclados a través de la termoclina, dentro de la zona superficial donde ocurre la

fotosíntesis, es alta en sitios donde se produce esa circunstancia, como son los afloramientos y los "domos", como el de Costa Rica, donde la termoclina está muy cerca de la superficie, pudiendo aflorar durante los meses de invierno. Wyrski estimó la producción en el Domo de Costa Rica a partir del decrecimiento de fósforo durante el período del afloramiento, encontrando que el uso aparente de este elemento corresponde claramente con las medidas obtenidas por el método del radiocarbono y, según la relación $P_u = P_t - P_r = P_u - P_u - P_p$, donde P_u es la cantidad mínima de fósforo usada en la producción; P_p , es la parte de la producción localizada en el "stock" de algas; P_u , es la absorbida dentro de la carne del animal; P_u , la que es regenerada por el pastoreo animal; P_t , el fósforo tomado; y, P_r , el fósforo regenerado (4,8,18,105); (ver figura n° 13 y cuadro n° 1).

Para finalizar este apartado, se hablará brevemente de la sucesión en el ecosistema de un afloramiento. Las condiciones hidrográficas que acompañan a los afloramientos pueden, "a priori", parecer perjudiciales para la aparición y el desarrollo de una flora autóctona y su posterior sucesión. Teóricamente, el afloramiento puede ser tan intenso que las poblaciones autóctonas y alóctonas son trasladadas continuamente de lugar y no quedan suficientes células dentro de la zona eufótica, no son reclutadas en cantidad adecuada, como para que crezcan y se sucedan unas a otras. El afloramiento puede ocurrir a una tasa mas o menos constante, permitiendo el crecimiento de aquellas especies que tienen la tasa de crecimiento mas alta, intrínseca a aquellas condiciones mencionadas antes; la comunidad, entonces, puede tender hacia la monoespecificidad o al climax, pero dentro de una sucesión. Por otro lado, pueden esperarse fluctuaciones en la intensidad del afloramiento, acompañadas de oscilaciones en la intensidad del viento, debido a una serie errática de apariciones de especies y "blooms" (florecimientos), incluyendo frecuentes repeticiones en lugar de una progresión ordenada de especies. Smayda ha propuesto un mecanismo que debe permitir el mantenimiento y la sucesión de comunidades autóctonas en cualquier sistema de afloramiento (61,86); (ver figura n° 7).

La explicación de su mecanismo, figura n° 7, indica que durante un afloramiento intenso, la superficie del mar se encuentra inclinada hacia arriba y hacia el interior del océano, y hacia arriba en la costa, cuando prevalecen vientos del sur, contrarios a los afloramientos, como ocurre durante las estaciones lluviosas. Fluctuaciones en la intensidad del viento de un afloramiento, inducen movimientos similares a los "seiches" de las masas de agua, entre estos dos extremos de estados del nivel del mar. Esto es, las aguas superficiales saltan en, y fuera del, área del afloramiento según sean las condiciones del viento. Durante un afloramiento intenso, el agua fría, rica en nutrientes, en las que está ocurriendo el crecimiento del fitoplancton, asciende a la superficie, y los flujos van hacia el interior del océano, con la comunidad fitoplanctónica entrante. Si su tasa de crecimiento excede las pérdidas por derrumbe, y si una tasa de afloramiento constante tiene lugar, entonces se favorecen crecimientos continuos de la población fuera de la sucesión (parte B). Si el afloramiento se intensifica (parte A), la profundidad de la zona productiva y el tiempo de permanencia del fitoplancton dentro de esta zona deberá de crecer al mismo tiempo que se incrementa la tasa de derrumbe, teniendo lugar difíciles procesos para el mantenimiento de la comunidad. Afloramientos más débiles (partes C y D), giran parcialmente hacia el interior del océano, fuera de las aguas afloradas y el fitoplancton entrante, con facilidades de mezcla de aguas locales. Un flujo interno en las capas altas se incrementa, acompañado por un desplazamiento de aguas afloradas a grandes profundidades y con mezcla vertical de las dos masas de agua. Estas series de eventos físicos concretos,

distribuye el fitoplancton a través de la columna de agua y, de este modo, lleva a su retención dentro del área cerrada del afloramiento. La supresión completa de los vientos en el afloramiento (parte E), favorece el desarrollo de una población autóctona esparcida. Si el afloramiento resurge (partes F y B), el crecimiento del fitoplancton se incrementará con las especies dominantes, siendo seleccionadas de las poblaciones autóctonas retenidas en la zona del afloramiento por un mecanismo similar al "seiche" descrito antes. Pero mientras este modelo sugiere de una forma adecuada como puede ocurrir una sucesión en un medio ambiente de afloramiento, los factores reguladores de esta sucesión de especies individuales no están claros aún, y tendrán que ser objeto de estudios posteriores (61,86).

B.4. La fertilidad del agua oceánica.

La fertilidad oceánica está regulada por un complejo conjunto de procesos físicos, químicos y biológicos y, como consecuencia, su estudio requiere un enfoque netamente interdisciplinario. En términos químicos, la fertilidad a nivel de producción primaria, está intrínsecamente ligada con los ciclos del nitrógeno, fósforo y sílice en el océano; el estudio de estos elementos es de gran importancia para poder modelar y predecir la fertilidad en distintas condiciones físicas. Desde el punto de vista biológico, es de importancia primordial el estudio del crecimiento y desarrollo de las poblaciones fitoplanctónicas, de los ecosistemas que forman y de las relaciones y trofodinámica del mismo con otras poblaciones. Estos estudios se iniciaron hace medio siglo con Harvey y Cooper desde un punto de vista fisicoquímico y, posteriormente, biológico. La carencia de un banco de datos de todos los parámetros indicadores de la fertilidad, tienen importantes repercusiones dentro del marco del estudio de la climatología oceánica (un ejemplo de esto es el reciente evento ocurrido hace dos años en el Océano Pacífico tropical oriental, denominado como "Oscilación del Sur-El Niño" y que afectó a las costas de Sudamérica hasta México, causando colapsos de diferentes magnitudes en diversas pesquerías). Por otra parte, con un conocimiento adecuado del conjunto de procesos que conducen a la fertilización del Océano Pacífico, en este caso, pueden desarrollarse modelos matemáticos y ecológicos para predecir el efecto de perturbaciones climáticas en la capa eufótica, el comportamiento y dinámica de los ecosistemas, el comportamiento de las poblaciones fitoplanctónicas y el subsiguiente "modelado" teórico de la producción primaria; esto permite que, posteriormente, pueda hacerse un modelo de la producción secundaria y pesquera (8,18,29,37,71,77,95).

El estudio de la fertilidad oceánica requiere tres niveles básicos de actividades a desarrollar: la obtención de datos químicos, físicos y biológicos provenientes de muestreos intensivos y que varían según la zona que se esté estudiando; en segundo lugar, el cálculo, control de calidad, filtrado y análisis de los datos obtenidos; y, en tercer lugar, la realización de experimentos científicos para conocer la naturaleza y cinética de los procesos tendientes a la fertilización de aguas marinas. Evidentemente, cada una de las etapas señaladas tiene un nivel óptimo de actividad que necesita por su parte, un apoyo logístico adecuado (37,71,77).

La búsqueda de las sustancias biológicamente activas en el agua marina es una reciente aproximación al viejo problema de las llamadas "aguas malas" y "aguas buenas". El significado "utilitario" encontrado a los términos "fertilidad", "aguas buenas" y "aguas malas", está lejos de las complicaciones actuales. No hay duda de que las masas de agua difieren en la habilidad o inhabilidad para sostener el crecimiento de varios organismos (o sea, difieren en su

"fertilidad"). Muchas de las discusiones sobre las propiedades de las aguas se han centrado en las denominaciones de "buenas" o "malas" para aquellos organismos cosechados en el mar. Pero es evidente que las aguas favorables para el crecimiento y desarrollo de las diatomeas primaverales, por ejemplo, no son necesariamente favorables para los dinoflagelados y el atún, y el agua no es lo suficientemente "mala" como para no soportar alguna clase o tipo de comunidad que habite en ella. Mientras resulta obvio que las plantas y animales que viven en la misma biocenosis participen de requerimientos comunes y tengan una resistencia similar a cierto número de factores ambientales, puede esperarse que otros factores sean peculiarmente importantes para cada especie o grupo taxonómico. Por lo tanto, cualquier discusión acerca de la calidad y la fertilidad de las aguas, debe referirse a un organismo o grupo de organismos, o a un área con características específicas, como lo es un área de afloramiento dada. A este respecto, las áreas más fértiles del mar están cerca de la costa, por encima de los bancos someros y en zonas de aguas mezcladas; y como toda la vida en el mar depende de los productores primarios de la materia orgánica, la mayor parte del conocimiento se centra por el momento, en las algas (18,37,71,77).

Harvey propuso que el fósforo total o el nitrógeno combinado total (nitrato más nitrato) en aguas naturales, podrían ser usados para distinguir la fertilidad potencial de dichas aguas. La fertilidad potencial, entonces, puede definirse como la cantidad de materia orgánica que puede ser producida por la fotosíntesis de una unidad de volumen de aguas de mar si fuese llevada desde lo profundo del océano hasta la superficie, e iluminada ahí hasta que se agotasen los nutrientes limitantes. Otros autores, han estimado que el plancton de los océanos o mares, como un todo, contiene 3 g/m^3 de carbono; asumiendo que esto está concentrado en los primeros cien metros, el peso húmedo del plancton en el agua de mar deberá ser equivalente a alrededor de una parte en tres millones. Esta estimación sirve para enfatizar las bajas concentraciones a las que debe esperarse que se encuentren los organismos en el agua oceánica y la ineficiencia con que se realiza la fertilidad potencial de los océanos (37,71,81).

El problema de las sustancias orgánicas y de la fertilidad de estas aguas, es fundamentalmente biológico; el primer intento aislado para salvar el problema de las algas se ha desarrollado a lo largo de varias líneas: el tema de los nutrientes a través de cultivos de organismos, el análisis biológico del agua marina y el análisis químico de los organismos y sus excreciones. Obviamente, la casi totalidad de las sustancias orgánicas se derivan de las actividades de los organismos vivos. Muchos de éstos, están limitados al medio marino y dulceacuícola, y el ciclo de la materia orgánica en el mar es dependiente de sus actividades. Otras fuentes de materia orgánica son los ríos, que arrastran los productos de los organismos de aguas dulces, cenizas de estiércol y tierras vegetales ricas en metales traza y en los residuos químicos de la actividad de los microbios terrígenos, plantas y animales. Por lo tanto, el plancton, considerado cuantitativamente, sobre todo el plancton que representa el volumen real de vida en el mar, es la principal fuente de materia orgánica en el mar, tanto a través de sus secreciones como de su descomposición. Así, el destino de las sustancias orgánicas producidas de esta manera y, por tanto, las cantidades de sustancias orgánicas actualmente determinadas en las aguas, depende de la cinética de la producción y el consumo (de todas formas, la situación es diferente en aguas dulces que en aguas marinas). La materia orgánica dentro del agua está dividida arbitrariamente en (a) particulada, que son organismos vivos más detritos (ceston), y (b) materia orgánica "disuelta", en general, partículas menores de 0.45 micras . Sorprendentemente, la cantidad de la materia orgánica disuelta excede en muchos órdenes de magnitud a la materia orgánica particulada: en la zona eufótica,

rica en fitoplancton, es de 7 u 8 veces mayor y, en aguas profundas, en las que el plancton es escaso, puede estar por encima del millar o mas veces mayor. Según algunos autores, las masas de agua pueden caracterizarse por sus peculiares concentraciones de nitrógeno y carbono orgánicos, además de las variaciones usuales en salinidad y temperatura; sus datos y cartas de distribución, indican que las concentraciones de compuestos orgánicos disueltos pueden permitir su identificación en masas de agua mas pequeñas, especialmente si se consideran también los índices C/N, que varían amplia e independientemente, ya que las altas concentraciones de C orgánico se encuentran varias semanas después de los "blooms" de fitoplancton; se considera que casi todos los componentes orgánicos disueltos son producidos por el vuelco o derrumbamiento del fitoplancton muerto y que la excreción de la materia orgánica disuelta por el fitoplancton viviente no es demostrable directamente en el mar. Esta conclusión es contraria a la que se encuentra bajo condiciones experimentales, en donde varias especies de algas excretan cantidades considerables de solutos orgánicos. Los datos de Duursma, indican que la liberación de compuestos orgánicos en el mar ocurre después de los "blooms" fitoplanctónicos y se realiza de forma diferente a la liberación en aguas dulces (37, 61, 69, 71, 77, 80, 95).

Otros experimentos muestran que la calidad de las aguas con fitoplancton puede depender en gran medida de la presencia o ausencia de metales traza solubilizadores. Dicho de otra forma, se ha demostrado que para aguas frías del norte, la deficiencia en aguas "malas" es debida no a la carencia de metales traza y otras sustancias, sino a su indisponibilidad. Es presumible que aguas distintas, como las tropicales, pueden ser deficientes en el total de metales traza, siendo la disponibilidad de los mismos menos importante (71, 77, 95).

Pero relacionado con la fertilidad, y por lo tanto, con la materia orgánica, hay que tener en cuenta el oxígeno libre y las condiciones anóxicas que se dan cuando la acumulación de materia orgánica es muy grande. La concentración de oxígeno libre en el agua superficial del mar está determinada por la solubilidad del gas cuando está en equilibrio con la atmósfera. La solubilidad está muy influenciada por la temperatura y, en menor grado, por la salinidad. En el agua que ha sido hundida por debajo de la zona eufótica, el oxígeno disuelto es removido por medio de la oxidación de la materia orgánica. El oxígeno contenido en el agua mas profunda de los océanos es reducida, por tanto, en proporción a la cantidad de nutrientes que ha sido regenerado dentro de él (37, 71, 77, 95).

De hecho, el oxígeno del agua oceánica profunda, no se utiliza tanto como indican las estimaciones actuales. La razón es que solamente una parte de los nutrientes disponibles en las aguas superficiales de altas latitudes, donde se forman estas masas de agua, es usado para formar materia orgánica mientras el agua se hunde. El residuo de los nutrientes preformados no contribuye a la utilización del oxígeno. La materia orgánica que se hunde desde la zona eufótica hasta el fondo, antes de la descomposición, crea una demanda adicional en el suministro de oxígeno. Este efecto es importante a profundidades intermedias y contribuye a la formación de la capa del mínimo de oxígeno. El margen de seguridad contra el desarrollo de las condiciones anóxicas en el océano profundo no es muy grande; depende de las cantidades límites de nutrientes presentes en el agua durante su circulación a través de la zona eufótica (37, 72, 76).

Para terminar, suelen realizarse experimentos para incrementar la fertilidad causada por los nutrientes y para suplir el agotamiento de éstos, por medio del enriquecimiento artificial de aguas ricas en nutrientes; sin embargo, los estudios de crecimiento realizados sobre el fitoplancton en este tipo de aguas, muestran un desarrollo muy pobre, comparado con los afloramientos naturales. Esto reafirma la idea de que no son solamente los nutrientes "clási-

cos" como el nitrógeno y el fósforo los causantes principales de que unas aguas sean fértiles o no, sino también las vitaminas, metales traza, ácidos orgánicos e inorgánicos, nucleótidos, condiciones determinadas de oxígeno, carbono, etc. (18,29,37,53,61,69,71,77,95).

C. Fluorescencia de pigmentos fotosintéticos.

Dada la competitiva atenuación de la luz solar por los detritos, se necesita un método alternativo para analizar las características de absorción específica de la luz de poblaciones fitoplanctónicas naturales. Idealmente, este método deberá consistir en la acción de un espectro dado para la fotosíntesis y/o crecimiento. Sin embargo, la amplia diversidad de algas existentes en el océano hacen que este experimento sea muy difícil de llevar a cabo. Otra aproximación es la medida de las características fluorométricas de la población, que es la transferencia de energía desde pigmentos accesorios que absorben las longitudes de ondas cortas y transfieren la energía de la luz a la clorofila "a". Aunque la excitación de la fucoxantina esté presente en muchas muestras, la cantidad relativa de clorofila "a" varía, lo que puede deberse a la presencia de especies que no tengan fucoxantina o a factores fisiológicos que alteran la clorofila (habría que ver el índice de carotenoides). Además recientemente, medidas de fluorescencia en aguas oceánicas realizadas por Yentsch, han mostrado ficoeritrina fluorescente en muchas muestras (6,40,41,44, 81,108,109)

Las propiedades de fluorescencia in-vivo de las clorofilas son evidentes, no solamente en los extractos, sino también en las células vivas. Estas propiedades pueden medirse directamente de las muestras de agua, y son el límite de la fluorescencia "in-vivo". La fluorescencia de este tipo no es directamente proporcional a la clorofila "a", y en el índice de la fluorescencia "in-vivo" han sido detectadas varias fuentes de variación. Estas fuentes incluyen el régimen de luz de las poblaciones, cambios repentinos en la intensidad de la luz y en su calidad, y variaciones en la fuente de luz del fluorómetro; además, esto parece ser una variación interespecífica, y el estado fisiológico del fitoplancton juega un papel importante. Estas características han sido revisadas desde el punto de vista fisiológico de las plantas por Govindje y colaboradores y, desde el punto de vista de la ecología acuática, por Loftus y Seliger. Hasta el presente, la variación de la fluorescencia "in-vivo" de poblaciones naturales, no está comprendida aún. El método debe ser considerado en la actualidad como semicuantitativo; y aunque ciertos procedimientos de estandarización del mismo han sido sugeridos por Kiefer, muchos investigadores operan con sus propias escalas relativas y usan el método, principalmente, como una herramienta conveniente para seleccionar muestras de profundidades y cantidades apropiadas de agua para llevar a cabo diversos análisis. Los perfiles de fluorescencia "in-vivo" son también unas herramientas válidas para la integración de las propiedades del fitoplancton en su distribución vertical y horizontal. Un mayor desarrollo de la teoría de la fluorescencia "in-vivo" involucra la adición del herbicida DCMU a las muestras de agua. Este tiene un valor potencial para la estimación del estado fisiológico del fitoplancton. La medición de la fluorescencia "in-vivo" no está libre de interferencias por partículas detriticas y materia disuelta. La materia húmica disuelta no es fluorescente, y puede ser un inconveniente para esta técnica en zonas costeras y lagos, etc., aunque quizá pueda resolverse usando filtros de la misma agua como blanco. Así, las partículas orgánicas, como las suspensiones de arcilla, pueden bloquear el paso libre de la luz cuando se presentan en gran

des cantidades; la interferencia de los detritos, está causada principalmente por feofitinas, y los análisis llevados a cabo en aguas naturales indican que este problema es insignificante (6,24,30,35,40,41,44,51,81,85,108,109).

Así, partiendo de estudios realizados por fluorescencia "in-vivo", puede estimarse de forma cuantitativa y cualitativa la fertilidad de una zona con base en los datos de clorofila. En los últimos 15 años los estudios de fluorescencia "in-vivo" se han prodigado, citándose a Lorenzen como el pionero en este tipo de trabajos. Un factor que hay que tener en cuenta a la hora de analizar estos datos, es que la magnitud del máximo de fluorescencia y del máximo del ritmo de fluorescencia, depende de las longitudes de onda usadas y de las técnicas de medición empleadas. Además, es importante hacer notar que dado que la luz fluorescente (banda roja del espectro) puede ser absorbida por otra materia en suspensión, la cantidad de fluorescencia de la clorofila "a" in-vivo detectada en las poblaciones naturales puede ser dependiente, tanto de la cantidad de luz emitida, como de las concentraciones de clorofila. Además hay que considerar estas medidas como relativas, debido a la influencia de la morfología de los organismos, tanto por el efecto de sombra que producen, como por la relación peso/volumen existente, y debido también a la eficiencia fotosintética relacionada con la distribución de cloroplastos y la relación peso/volumen. La temperatura es otro de los factores que afectan a la fluorescencia: un 1.4% de decrecimiento en la fluorescencia por cada grado centígrado (Lorenzen) ; esto puede solucionarse haciendo pasar agua a través del fluorómetro a una temperatura constante, antes de introducir éste. A pesar de estas limitaciones, puede afirmarse la utilidad de los estudios de fluorimetría "in-vivo" para realizar medidas relativas de clorofila "a", mapas horizontales de distribución, transectos, perfiles verticales, clorofilas integradas en la columna de agua, etc. (30,33,40,41,45,50,55,85,108).

C.1. Relaciones entre la fluorescencia y la clorofila.

Los métodos fluorométricos tienen muchas ventajas sobre otros, a pesar de sus limitaciones, siendo seleccionada la clorofila "a" debido a que es el único índice de abundancia fitoplanctónica disponible que puede medirse por una técnica continua "in-situ". Además, la relativa simplicidad de estas técnicas, facilita mucha información para ser rápidamente interpretada. La fluorimetría es, al menos, veinte veces más sensible que las técnicas espectro fotométricas, y es mucho más rápida que éstas. Por métodos fluorométricos pueden realizarse estudios de distribución y patrones de vida del fitoplancton, mapas horizontales, distribución vertical, tasa de hundimiento, caracterización de poblaciones, biomasa y cosechas en pie, y todo lo mencionado anteriormente, aunque las dos últimas mencionadas -biomasa y cosecha en pie-, junto con la productividad primaria detectada por este método, están en duda en la actualidad debido a ciertas inexactitudes en el método. También pueden analizarse por fluorimetría, efectos del "stress" y calidad del agua ante la contaminación, y medidas de la actividad fotosintética, sobre todo, con la utilización del DCMU (5,6,13,24,30,31).

La fluorescencia se calibra con la clorofila extraída de muestras obtenidas con botellas tipo "Niskin". De todas formas, existen discrepancias en la comparación. Teniendo esto presente, idealmente uno debería medir el cuanto de eficiencia de la fluorescencia (F_q) del fitoplancton según la fórmula: $F_q = Q_a / Q_f$, donde Q_a es el cuanto absorbido y Q_f el cuanto fluorescente. En condiciones muy controladas, esta eficiencia tiene un rango o intervalo

entre un 3 y un 5%. En poblaciones naturales de fitoplancton, Kiefer (45), observó más o menos el mismo valor. Sin embargo, debe reconocerse que los números obtenidos para las poblaciones naturales de fitoplancton (fluorescencia por unidad de clorofila), son función del tipo de lámparas y filtros usados, además de las formas internas del instrumento usado. Las investigaciones realizadas hasta el momento indican que la cantidad de fluorescencia por unidad de clorofila es debida a diferencias entre especies, a factores fisiológicos, así como al estado de la propia clorofila (5,6,40,44,55,109).

Las diferencias surgidas en cuanto a la diversidad de especies, vienen de dos fuentes. La primera es que la cantidad de la luz de excitación refleja variaciones de especie a especie. En segundo lugar, la excitación y la emisión de los filtros de luz no son siempre compatibles con la absorción o la fluorescencia por todas las especies. Esto es especialmente cierto para aquellas poblaciones donde están presentes especies con cromoproteínas. Generalizando, la relación fluorescencia por unidad de clorofila, alcanza valores máximos para las diatomeas, mientras que son mínimos para dinoflagelados y algas verdes. El caso de las cianobacterias no está claro, debido a la inadecuación en muchos sistemas para la excitación y la percepción de la fluorescencia en estas especies (5,6,30,33).

La fluorescencia por unidad de clorofila es también una función del "stress" celular; algunos investigadores han observado cambios diarios de la fluorescencia similares a aquellos observados en ocasiones para la clorofila; pero la fotoinhibición de la fluorescencia por la luz en las diatomeas estudiadas por Kiefer , ocurrió sin un cambio en el contenido de clorofila. Lo mismo se ha observado en otros estudios realizados en el Mar de los Sargazos y en otras áreas oceánicas del Pacífico y del Atlántico; sin embargo, la fotoinhibición de la fluorescencia es mucho más sensible a un incremento de la luz que con respecto al contenido de la clorofila. Kiefer observó que la fotoinhibición estuvo asociada a respuestas rápidas y lentas de fluorescencia a la luz; en las diatomeas estudiadas, la respuesta rápida estuvo asociada con un cambio en la sombra del cloroplasto, mientras que la respuesta lenta estuvo asociada a una agregación de cloroplastos en la célula. De esta forma, sugiere que la mayoría de la fotoinhibición de la fluorescencia es debida a un cambio en la sombra y el movimiento por los cloroplastos. El "stress" de los nutrientes también afecta a la cantidad de fluorescencia por unidad de clorofila y la sensibilidad de las algas a la fotoinhibición. En cultivos de fitoplancton, si se desarrolla una deficiencia de nutrientes (tanto carencia de nitrógeno como de fósforo), la cantidad de fluorescencia por unidad de clorofila se incrementa (30,41,44,45,46,51,91).

En un trabajo de Lorenzen se resaltan las ventajas que el análisis continuo de fluorescencia sobre las muestras discretas en el estudio de la distribución de la biomasa fitoplanctónica y sus relaciones con otras propiedades del medio ambiente. Para el nivel de aguas superficiales, el sistema consiste en una conducción de agua desde una toma situada directamente en el casco del barco, hasta el laboratorio. La longitud mínima de los tubos y el elevado caudal de la bomba hacen que, lo mismo el tiempo muerto que la mezcla en el interior del tubo, sean insignificantes, pudiéndose considerar la señal eléctrica, suministrada por el fluorómetro, como una función directa de la concentración real de clorofila en el agua por donde el barco se desplaza (5,11,57).

En fin, aceptando la hipótesis de que existe una relación definida entre ambas magnitudes y de que dicha relación es lineal (Lorenzen), las discrepancias o errores entre la fluorimetría y la clorofila pueden ser debidas

al menos, a cuatro factores totalmente independientes, aunque estadísticamente sean insistinguibles. Estos son: a) errores debidos a cambios en los controles del fluorómetro sin que se efectuara calibración alguna; b) errores debidos a la incertidumbre en la toma de muestras para la determinación de las clorofilas; c) errores debidos a análisis de los pigmentos en las muestras discretas; d) errores debidos a las fluctuaciones encontradas a lo largo del recorrido (1,5,11,51,91).

Generalmente, las medidas de fluorescencia "in-vivo" se transforman en concentraciones de clorofila, utilizando un factor calculado por calibración del fluorómetro (5,24,30,40,41).

Por otra parte, la fluorescencia "in-vivo" de la clorofila "a" ha sido estudiada extensivamente en otra línea de investigación completamente distinta, para poder relacionarla con los mecanismos de la fotosíntesis. Según estos resultados, no se trata de una relación sencilla. Diferentes formas de clorofila "a" contribuyen a la fluorescencia "in-vivo". Cada una tiene un espectro de emisión característico y su espectro de excitación es también diferente. La producción de fluorescencia por cada uno de los componentes varía. Todos estos factores dependen generalmente de la intensidad luminosa de excitación a la que han estado sometidas las células, la edad de las mismas, la presencia de factores inhibidores de la fotosíntesis, etc. Pero complica aún más la imagen el hecho de que también los pigmentos accesorios pueden fluorecer. Algunos transmiten su energía de excitación a la clorofila "a", por lo que ésta puede ser más o menos fluorescente según reciba más o menos energía de estos pigmentos y, por otra parte, que algunos de ellos presentan sus propias bandas de fluorescencia características. La intensidad de la fluorescencia de estos pigmentos accesorios está determinada por procesos tales como la transmisión y conversión de la energía. La fluorescencia de la clorofila "a", en cambio, compete directamente con el uso de energía para la fotosíntesis y, por lo tanto, puede dar información sobre la eficiencia de los procesos fotoquímicos. Según Lorenzen, también la temperatura afecta negativamente a la fluorescencia como ya señalamos. Pero también existe una relación entre la fluorescencia "in-vivo" y la clorofila "a" en células en la oscuridad. Se ha observado que al medir la intensidad de la fluorescencia "in-vivo" de la clorofila en células mantenidas durante un cierto tiempo en la oscuridad, durante los primeros segundos de iluminación, la fluorescencia aumenta rápidamente, para decrecer después lentamente, hasta alcanzar un valor más o menos estacionario. Este efecto, conocido con el nombre de curva de inducción de la fotosíntesis, ha sido descrito por numerosos autores; para que ocurra en células que se hallan precisamente iluminadas, es necesario solamente, que las células estén en la oscuridad por un corto periodo de tiempo. También se ha observado que el proceso de inducción se restablece completamente si se dejan las muestras durante 20 minutos en la oscuridad y que en algunos casos esta restauración puede lograrse en menos tiempo. El tiempo necesario de iluminación para alcanzar el nivel máximo de fluorescencia depende de la temperatura y de la intensidad de la luz excitante. Los resultados prueban que la relación fluorescencia vs. clorofila "a" es más elevada durante la noche. Además, la fluorescencia por clorofila "a" es mayor en profundidad que en superficie: este hecho puede deberse, bien al efecto de la oscuridad, bien a diferencias en la composición pigmentaria de estas poblaciones. Finalmente, Strickland (92) observó que la fluorescencia por unidad de pigmento de clorofila depende marcadamente de las especies. (1, 5, 6, 11, 30, 33, 35, 36, 40, 41, 45, 50, 51, 55, 82, 85, 91, 108, 109).

De este modo, se puede concluir que la validez del uso de la medida de la fluorescencia "in-vivo" como medida de la clorofila "a" es indiscutible,

ya que en todos los experimentos realizados se han encontrado correlaciones positivas y significativas entre ambas magnitudes. Sin embargo, habiéndose observado que esta relación no es constante, y que depende mucho de las características fisiológicas de las células, la precisión de cada estimación dependerá de la homogeneidad del área estudiada y de si las medidas han sido realizadas todas durante el día o la noche.

Se concluye que, para tener una estimación correcta, es necesaria la calibración del fluorómetro, no sólo durante un corto período de tiempo, sino en el transcurso de toda la campaña, durante el día y la noche, para tener valores representativos de todas las condiciones que se atraviesan. Si se aplica el factor de conversión calculado con las muestras recogidas durante el día a la fluorescencia medida durante la noche, el error que se introduce para los diferentes valores de fluorescencia puede ser importante. Y lo mismo ocurrirá si se usa un factor calculado con las muestras de superficie, para calcular la clorofila de profundidad. También puede concluirse que, debido a que las medidas de fluorescencia dependen enormemente de las condiciones a que se somete la muestra antes de colocarla en el fluorómetro, y del tiempo al cabo del cual se realiza la lectura, sería aconsejable automatizar en lo posible estas medidas (5,11,30,33,35,36,40,45,57,85,91).

Otro hecho importante de acuerdo con los resultados presentados aquí, es que si la medida de la fluorescencia se realiza con suficiente precisión y en condiciones "standard", las variaciones de la relación fluorescencia vs. clorofila "a" reflejarán la composición específica del fitoplancton y las características fisiológicas en que se halla la población. Los cambios serán debidos a la distinta composición pigmentaria, a la diferente eficiencia en la utilización y a la transmisión de energía por los distintos pigmentos existentes. Como ya se ha mencionado antes, la fluorescencia de la clorofila compete con la fotosíntesis, por lo tanto, un aumento en la intensidad de la fluorescencia por unidad de clorofila puede afirmar de un decrecimiento en la actividad fotosintetizadora. Un hecho más, observado en los experimentos realizados, es que la relación fluorescencia vs. clorofila "a", está en correlación inversa con la concentración de clorofila por célula. La causa de este fenómeno puede deberse, bien a que la cantidad de pigmentos en el fotosistema I y en el fotosistema II, al aumentar la concentración de clorofila, no aumente en la misma proporción, o bien a que la eficiencia de transición entre los dos sistemas aumente cuando las moléculas de clorofila se hallen más condensadas. No se tienen elementos suficientes para decidir entre una u otra hipótesis. Hay que señalar también el hecho de que los pigmentos clorofílicos no sigan siempre de forma paralela las tasas de crecimiento de las células (biomasa), sino que sus tasas de renovación se presentan independientes y controladas por otros factores (características genéticas de las células, concentración de nutrientes de que disponen, etc.). Finalmente, la conclusión más importante es que el estudio de la relación entre la fluorescencia y la clorofila "a", realizado de forma metódica en las campañas oceanográficas, proporcionan una información importante sobre las características de las poblaciones de fitoplancton que se encuentren. Relacionado con ello, pueden observarse las curvas de calibración realizadas en el presente trabajo para cada uno de los Doms estudiados, en donde se ha encontrado un coeficiente de correlación suficientemente alto para poder afirmar la validez y relación lineal existente entre ambos parámetros (5,11,30,33,35,36,40,45,57,85,91).

D. Figuras.

- Figura n° 1. Deriva superficial promedio, en verano, en el hemisferio norte del Océano Pacífico (tomado de Wooster y Reid, 1963).
- Figura n° 2. Corrientes en el Pacífico tropical oriental durante el período junio-diciembre (Wyrtki, 1966); las figuras representan transportes en cm^3 / seg (tomado de Cushing, 1971).
- Figura n° 3. Diagrama representando las direcciones del viento en latitudes ecuatoriales, el transporte de Ekman asociado (flechas cortas mas intensas) y las corrientes ecuatoriales. También se señala el cinturón de la zona de calmas ecuatoriales, situado alrededor de los 5° y 10° N; (tomado de "The Open University", 1977).
- Figura n° 4. Sección diagramática Norte-Sur de la región ecuatorial, mostrando la circulación vertical y meridional de la zona (compararlo con la figura anterior). Las letras "W" y "E" indican los flujos de las principales corrientes geostroficas provenientes del oeste y del este respectivamente. La parte oscura está por debajo de la termoclina y se supone que "descansa" cubriendo una zona de aguas mas profundas. La escala vertical está muy exagerada para poder apreciar el efecto. El círculo ovalado mas oscuro, situado alrededor de los 100 mts de profundidad y marcado con una "E", en el Ecuador, es la posición aproximada de la corriente submarina ecuatorial del este; (tomado de "The Open University", 1977).
- Figura n° 5. Ciclos biogénicos y de la materia orgánica en una sucesión de asociaciones pelágicas en aguas oceánicas tropicales. Abajo, cambios en la abundancia vertical del fitoplancton a diferentes distancias del área del afloramiento (para mas detalles, consultar el texto) (tomado de Finenko, 1978).
- Figura n° 6. Cambios esquemáticos en la biomasa fitoplanctónica (S) y en la tasa neta fotosintética diaria (P_n) después de tres intervalos de tiempo (t) en aguas estratificadas. (S, suele expresarse en $\text{mgClO}_4 / \text{m}^3$; P_n , suele expresarse en $\text{mgC} / \text{mgClO}_4 / \text{dfa}$); (tomado de Parsons, Takahashi y Hargrave, 1977).
- Figura n° 7. Mecanismo propuesto por Snyda que permite el mantenimiento y la sucesión de comunidades autóctonas de fitoplancton en regiones de afloramientos (ver texto para mayores detalles); (tomado de Snyda, 1980).
- Figura n° 8. Diagrama mostrando la relación existente entre la luz y la tasa fotosintética (P_{max} , máximo de fotosíntesis; I_c , intensidad de la luz en el punto de compensación; R, respiración; P_n , fotosíntesis neta; P_g , fotosíntesis bruta; I_{opt} , intensidad de la luz en la P_{max} ; I_k' , ver en el texto) (tomado de Parsons, Takahashi y Hargrave, 1977).
- Figura n° 9. Tres tipos de curvas de P vs. I. (1) y (2): algas tipo "sombra" mostrando valores similares de I_k pero con mayor eficiencia fotosintética en (2) que en (1). (3): comunidad de algas tipo "sol" mostrando una menor eficiencia fotosintética que (1) y (2) a bajas intensidades de luz; (tomado de Parsons, Takahashi y Hargrave).
- Figura n° 10. Diagrama que muestra la relación entre las profundidades de compensación, profundidad crítica y profundidad de mezcla (para explicaciones, ver el texto); (tomado de Parsons, Takahashi y

Hargrave).

- Figura n°11. Diagrama esquemático de los mayores compartimientos biológicos y las transferencias más importantes involucrados en la regeneración de nutrientes en el mar. Las líneas continuas, hacia y de los nutrientes disueltos (ND), representan flujos inorgánicos; las líneas discontinuas, representan flujos orgánicos; (tomado de Harrison, 1980).
- Figura n°12. Transecto del Domo de Costa Rica mostrando las isoclinas de la distribución del fósforo (en $\mu\text{gátomos/litros}$) realizado por Cromwell en 1958; (tomado de Cushing, 1971).
- Figura n°13. Relación entre la clorofila de la zona eufótica (en mgm^{-2}), la producción primaria de la zona eufótica (en $\text{mgCm}^{-2}\text{d}^{-1}$) y el índice de productividad (en $\text{mgCmgC}^{-1}\text{a}^{-1}\text{d}^{-1}$) como función de la profundidad total de la zona eufótica; (tomado de Lorenzen, 1976).

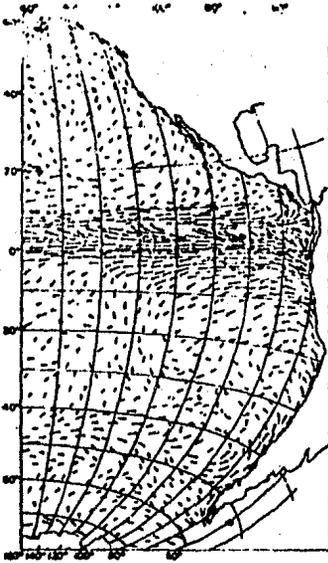


Figura n° 1.

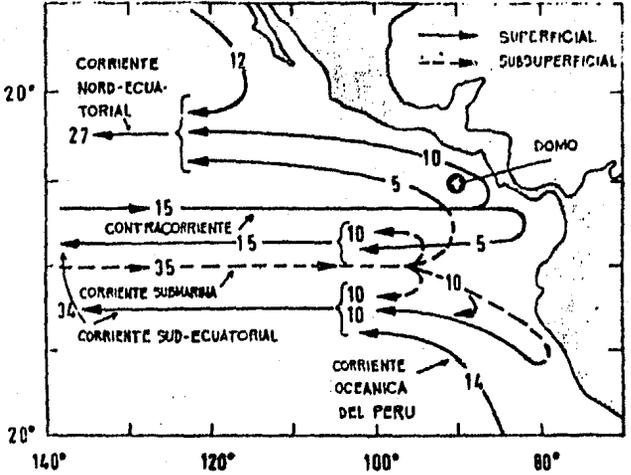


Figura n° 2.

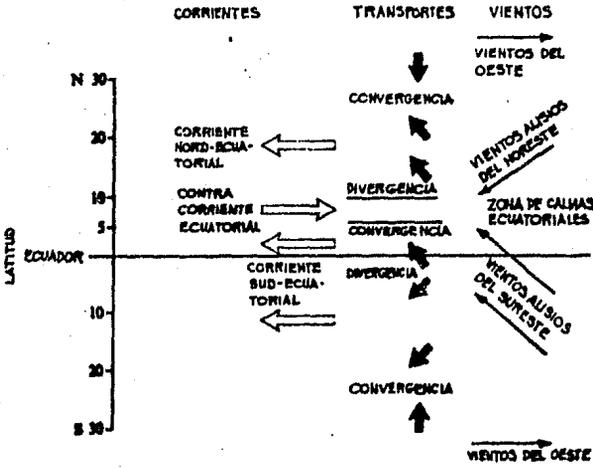


Figura n° 3.

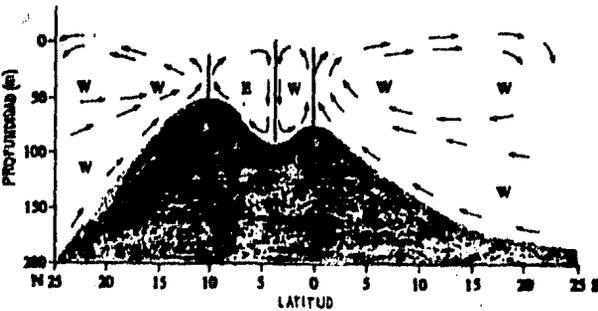


Figura n° 4.

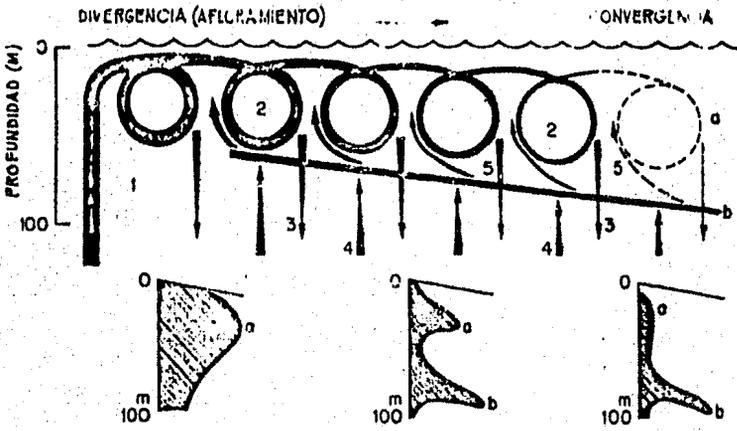


Figura n° 5.

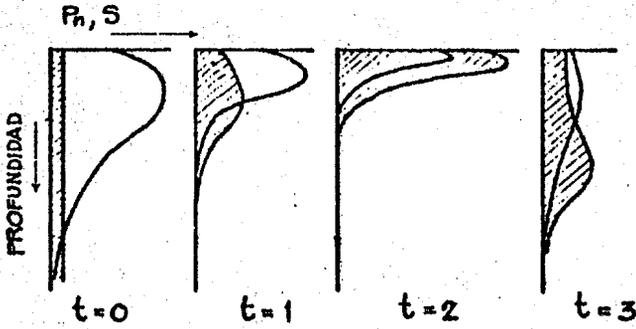


Figura n° 6.

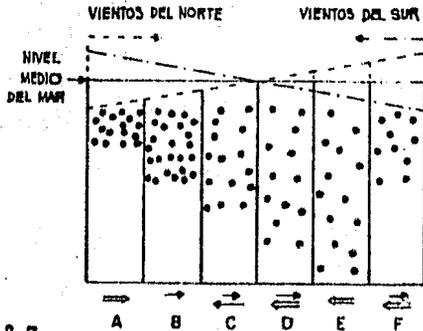


Figura n° 7.

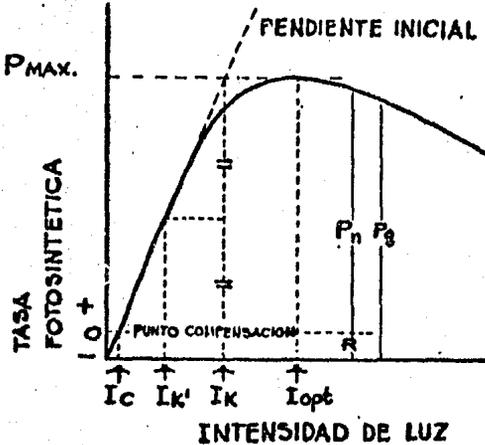


Figura n° 8.

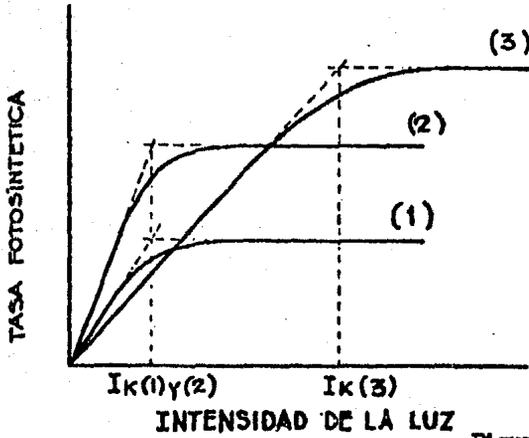


Figura n° 9 .

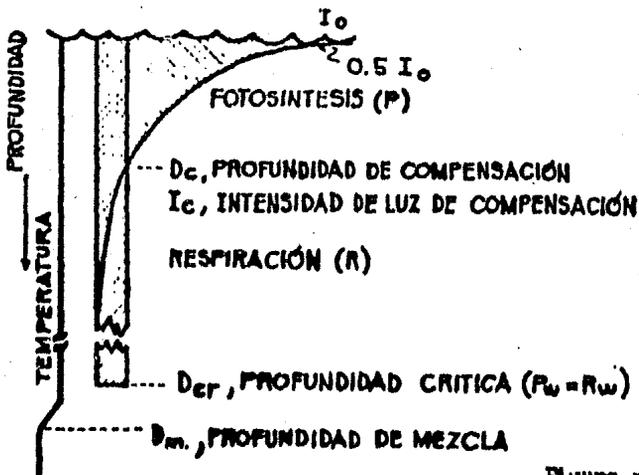


Figura n° 10.

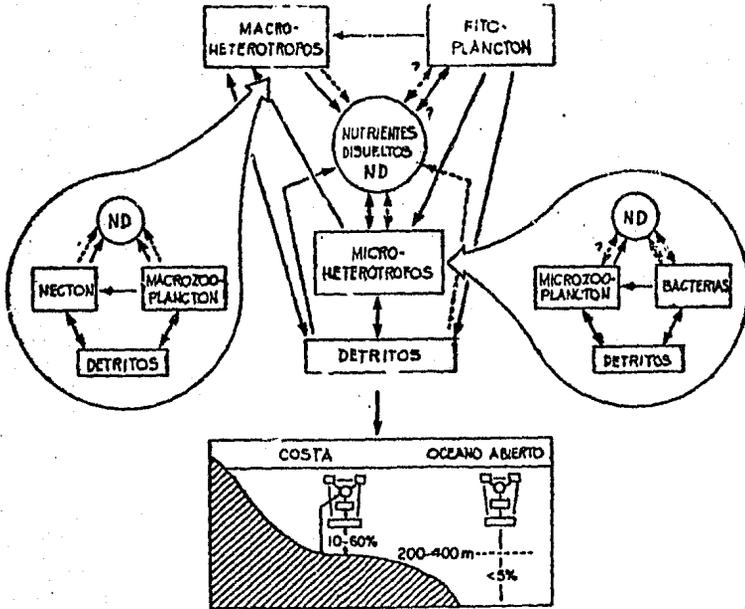


Figura n° 11.

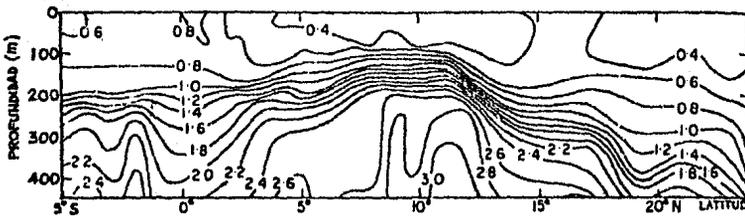


Figura n° 12.

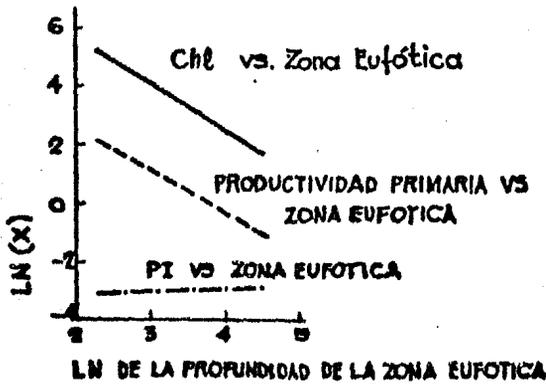


Figura n° 13.

Cuadros de la Introducción.

Cuadro n° 1.

Producción de carbono en el primer nivel trófico				
Producción primaria				
Afloramientos	Area y Duración		como fue observada carbono	
	(km ² · 10 ³)	(días)	(gC/m ² /d.)	(tons 10 ⁶ /a)
<u>O. Pacífico:</u>				
.California 1	169	180	0.250	11.03
3	230	180	0.250	15.01
.Domo de Costa Rica	148	300	0.260	16.73
.O. P. tropical oriental (global)				1,245.55
.Perú 1	288	270	0.325	36.64
2	191	270	1.020	76.27
.Chile 1	375	270	0.242	35.53
2	150	180	0.205	8.03
<u>O. Atlántico:</u>				
.Canarias 2	105	205	0.390	12.19
3	306	180	2.087	114.95
4	150	180		
.Benguela 2	240	240	1.130	94.38
3	210	360	0.530	98.60
4	144	240	1.560	78.15
.Domo de Guinea			0.500	
.Guinea	100	120	0.600	7.20

(adaptado de Cushing, 1971).

Cuadro nº 2 .

Disponibilidad de elementos nutrientes en "promedio" del agua de mar (S = 34.7 ‰ , T = 2° C) y los índices de su disponibilidad y utilización por el plankton

Elementos nutrientes del agua de mar	Disponibilidad en "promedio" en agua de mar		Utilización por el plankton	Índice de disponibilidad para la utilización
	mg/atomos/m ³	índice	índice	
Fósforo	2.3	1	1	1
Nitrógeno	34.5	15	16	0.94
Carbono	2,340.0	1,017	106	9.6
Oxígeno (valor de saturación)	735.0	320	276	1.16

(tomado de Redfield, Ketchum y Richards, 1963).

III. Objetivos.

El objetivo principal de este trabajo es determinar la fertilidad del afloramiento oceánico denominado "Domo de Costa Rica", mediante el análisis de medidas de fluorescencia del fitoplancton y datos de clorofilas, nutrientes y ciertos parámetros físicos relacionados con éstos, como temperatura, salinidad y densidad ($\sigma\text{-T}$). El estudio se llevó a cabo para las campañas realizadas en dicha zona en noviembre de 1981 y julio-agosto de 1982 denominadas "Domo 3" y "Domo 4".

Por otra parte, dada la escasez de trabajos existentes en México sobre afloramientos, se proporciona un breve repaso sobre todos los parámetros involucrados en la existencia y mantenimiento de los mismos, costeros u oceánicos, y sobre las relaciones existentes entre la clorofila y los parámetros físicos, químicos y biológicos a los que está unida; es decir, luz, fotosíntesis, temperatura, nutrientes, minerales, vitaminas, oxígeno, materia orgánica, productividad primaria, procesos de sucesión de especies, etc.

Debido a la magnitud de esta información, se ha agrupado en un capítulo global denominado como "Introducción teórica" con apartados independientes de acuerdo al tema o parámetro que se estudia en cada momento.

IV. Metodología.

Para los análisis "in-situ" se empleó un fluorómetro sumergible de registro continuo "Q-instruments" con el que se realizaron las mediciones en la columna de agua (ver figuras 1 a 3).

Este fluorómetro fue desarrollado y diseñado para medir bajas concentraciones de rastros de fluorescencia de rhodamina B y para detectar la fluorescencia de la clorofila. Su electrónica está desarrollada, por lo tanto, para obtener altas sensibilidades y rápidos tiempos de respuesta, que son necesarios cuando se miden fuertes gradientes de estos pigmentos.

En la figura nº 1 puede verse el proceso completo de adquisición de datos en un crucero oceanográfico. Por lo que respecta al aspecto que se trata aquí, el sensor (3) se conecta a la unidad de cubierta (7) utilizando un cable de 5 conductores; las señales analógicas de fluorescencia y profundidad se grafican en un registrador (8) y son transmitidas a la computadora (14) a través de un "interfase" o "contrastador" analógico/digital. Finalmente, en dicha computadora se promedian los datos para cada 20 cm de profundidad y se almacenan en cintas magnéticas (17), "diskettes" (15) y listas (19).

Para evitar distorsiones o señales falsas, la descarga de la luz emitida por la lámpara está sincronizada electrónicamente con el detector (aparato altamente sensible); de esta forma, la influencia de la luz solar cuando el fluorómetro está en el agua es totalmente eliminada; también se utilizan filtros con un alto factor de bloqueo que eliminan cualquier posible distorsión por otros tipos de luz (en el caso de la detección de clorofila, se utiliza un filtro de amplia banda de excitación en la región azul del espectro luminoso). Para no caer en redundancias, se remite al lector al punto "C" y "C.1." de la Introducción, en donde se explica los principios físicos, químicos y biológicos de la fluorescencia de los pigmentos fotosintéticos y las relaciones existentes entre ambos parámetros.

Por último, señalar que las mediciones discretas de fluorescencia más el inhibidor fotosintético DCMU, fueron realizadas en estos cruceros operando con un haz de luz incidente constante y con saturación de luz, por medio de un fluorómetro "Turner Designs". Asimismo, se recogieron muestras puntuales, a profundidades dadas en cada estación, de fitoplancton por medio de botellas tipo "Niskin", para contrastar los datos obtenidos por fluorometría con los obtenidos de esta forma y para poder realizar la calibración de la fluorescencia vs. clorofila.

Con respecto al proceso de laboratorio, que esquemáticamente se muestra en la figura nº 5 como un diagrama de flujo, se realizaron los siguientes pasos:

1. Las gráficas originales se digitalizaron por medio de un tablero digitalizador acoplado a una computadora por un "interface-GPIB". Los datos se trataron y almacenaron en cintas magnéticas de "cassettes" (también pueden guardarse en "diskettes" , según el tipo de computadora que se utilice) por medio de un sistema de computación Tektronix. Para ello se realizaron programas adecuados que se muestran, junto con todos los demás que hubo que hacer a lo largo del proceso , en el Anexo I. Todos fueron realizados en lenguaje BASIC, que es el que maneja dicha computadora.
2. Después de digitalizar los datos originales, por medio de otros programas, se grafican y enlistan utilizando un tablero graficador y una impresora acoplada.

plados a la computadora Tektronix.

3. Por medio de una serie de pruebas de calidad añadidas a los programas, estas gráficas vuelven a presentarse con valores de fluorometría en unidades arbitrarias y a profundidades reales, en metros; se sacan listados de esta relación, que luego serán utilizados en el primer trazado de los transectos, antes de ser pasados a unidades reales de concentración de clorofila (la fluorescencia de los perfiles verticales así conseguidos, en unidades arbitrarias, está en relación lineal con las gráficas originales en voltios). Las pruebas de calidad se muestran en el Anexo II.

4. Posteriormente, se hicieron pruebas de calibración de fluorescencia vs. clorofila más feofitina, mismas que se muestran en gráficas en el Anexo III. Las ecuaciones de estas calibraciones sirvieron para sacar la relación existente entre ambos parámetros y poder hacer los mapas horizontales y los transectos finales en unidades de concentración de clorofila (en $\mu\text{g l}^{-1}$).

5. En la última etapa del proceso global, se realizaron transectos de los recorridos más importantes (por número de estaciones involucradas y aproximación estimada a las zonas más intensas del Domo y del afloramiento) para ambos Domos (ver figura n° 1, en el capítulo del Resumen, en donde se muestran éstos y las estaciones de ambos cruceros), tanto longitudinal (de este a oeste) como latitudinalmente (de sur a norte). También se realizaron mapas de la distribución horizontal de clorofilas, tomando en cuenta su distribución superficial (a 5 mts de profundidad), subsuperficial (a 15 mts), la de la profundidad del máximo de clorofila, la de la fitoclina (que ya se definió en el capítulo del Resumen como la profundidad en donde ocurre un gradiente fuerte de fluorescencia, es decir, la profundidad de la mitad del máximo de fluorescencia registrado en una estación dada), y la de la clorofila integrada en la columna de agua muestreada (en este caso, y por razones de conveniencia dado que la mayoría de los perfiles verticales alcanzan los 100 mts, se integró exclusivamente a dicha profundidad; además de que por debajo de la misma ya no hay concentraciones apreciables de clorofila en los perfiles verticales obtenidos para ambos Domos).

6. Con datos y transectos proporcionados por el equipo de trabajo del Laboratorio de Oceanografía Química de la Estación Mazatlán del ICMYL de la UNAM, sobre nitritos y nitratos, pudo llevarse a cabo el estudio sobre los efectos de la distribución de nutrientes en relación al fitoplancton (en transectos de distribución de los mismos y para realizar la nitroclina).

7. Con datos proporcionados por el equipo de trabajo del Laboratorio de Oceanografía Física del ICMYL de la UNAM, se pudieron comparar, en los perfiles verticales, los de fluorescencia con los de temperatura, salinidad y densidad ($\sigma\text{-T}$), para observar las relaciones y efectos existentes entre el fitoplancton y los mencionados parámetros físicos. También, con datos proporcionados por personal de dicho laboratorio, se pudo realizar un transecto de la distribución de la densidad ($\sigma\text{-T}$) como pycnoclina y para un valor dado, es específico y promedio, para compararlas con la fitoclina, la nitroclina y la profundidad del máximo de clorofila.

8. Tomando en cuenta datos de las concentraciones de clorofila obtenidos por medio de botellas Niskin, y por medio de un fluorómetro Turner-Designs para determinar los valores de éstas después de ser sometidas a los efectos del inhibidor fotosintético DCMU, pudo elaborarse un transecto del "índice de respuesta de fluorescencia" (denominado por algunos autores como "capacidad fotosintética") o FRI.

9. Finalmente, se hicieron (y se muestran en las figuras correspondientes del

capítulo de Resultados y discusión), perfiles verticales típicos de la distribución en la columna de agua de clorofila en estaciones diferentes realizadas, por tanto, en el mismo lugar, pero en días distintos, para mostrar el dinamismo de la distribución en manchas o parches de las poblaciones fitoplanctónicas.

A .Descripción de gráficas de fluorescencia tomadas "in-situ".

En la figura adjunta nº 4, puede observarse como es una gráfica de fluorescencia vs. profundidad, tomada directamente del panel de señales mandadas por el fluorómetro. La señal o registro mas claro y uniforme (1), roja en el original, corresponde a la profundidad; la mas oscura y sinuosa (2), negra en el original, corresponde a la de la fluorescencia.

Las ondulaciones que se observan en la (1) se deben a los movimientos del barco causados por las olas. En la (2) pueden observarse muchas rayas diferentes; las mas cortas y constantes, pueden ser producidas por efectos o ruidos del barco o del propio aparato; asimismo, y aunque no deja de ser cuestionable, las señales de ese estilo que están repetidas en la subida y bajada del instrumento, simetricamente, pueden deberse al mismo; finalmente, las señales o picos mas largos, corresponden probablemente a una mancha de colonias de organismos.

Debido a que se hace en un intervalo de tiempo relativamente corto (de 10 a 15 minutos entre la bajada y la subida), el muestreo del fluorómetro es practicamente idéntico al bajarlo que al subirlo (en la figura, respectivamente de arriba a abajo), con lo que no da tiempo a que ocurran grandes cambios de la población en dicho intervalo de tiempo; de esta forma, las gráficas resultan similares o casi idénticas.

El panel de la gráfica se encuentra dividido en unidades arbitrarias, que representan, en el eje de abscisas, de 0 a 200 mts, para la profundidad, y de 0 a 10 voltios, para la fluorescencia. Como se verá en el Anexo II, los problemas para la corrección del "cero", de la distancia existente entre las dos plumillas, las diferencias de voltaje entre unas gráficas y otras y todos aquellos problemas derivados de estas gráficas, se corrigieron en su momento aplicando procedimientos sencillos.

Finalmente, resaltar que en la curva de fluorescencia (2), es fácil de identificar el máximo de clorofila (máximo que en ocasiones puede ser doble o tener una amplitud importante, de varios metros, en la columna de agua). Dicho máximo ocurre desde un cambio brusco en la pendiente de la curva, y su profundidad y ~~localización~~ localización varían para cada estación e incluso, a veces, entre la bajada y la subida del instrumento.

B.Figuras.

Figura n° 1. Sistema de adquisición de datos utilizado generalmente en un crucero oceanográfico (se señalan solamente los sistemas y aparatos involucrados en la adquisición de datos y en el proceso de fluorometría).

3. Sensor (Q-fluorómetro).
 7. Unidad de cubierta (panel).
 8. Registrador.
 14. Computadora.
 15. "Diskettes".
 17. Cintas magnéticas de "cassettes".
 19. Impresora (listados).
- (tomado de "DIFO-AR", 1981. Reporte de crucero n° 03., ICMYL, UNAM).

Figura n° 2. Esquema diagramático del Q-fluorómetro.

1. Cable principal conectado al panel de cubierta.
2. Cable de interconexión.
3. Transductor de profundidad.
4. Suministro de corriente para la parte electrónica.
5. Suministro de corriente para el flash de la lámpara.
6. Descarga del capacitador.
7. Lámpara con flash Zenon.
8. Lentes de condensación.
9. Filtro de transmisión.
10. Conos de plexiglás.
11. Filtro receptor.
12. Lentes de condensación.
13. Fotodiodo PIN.
14. Preamplificador de señales.
15. Oscilador de 10 Hz.
16. Detector de picos.
17. Amplificador logarítmico.
18. Amplificador lineal.
19. Switch interno.

Figura n° 3. Bloque diagramático del funcionamiento del Q-fluorómetro.

1. Flash de la lámpara.
2. Lentes de condensación.
3. Filtro de transmisión.
4. Suministro de corriente para el flash de la lámpara.
5. Volumen de detección.
6. Filtro receptor.
7. Lentes de condensación.
8. Control de coordinación.
9. Fotodiodo PIN.
10. Preamplificador.
11. Pulsación del amplificador.
12. Detector de picos.
13. Amplificador logarítmico.
14. Amplificador lineal.
15. Condicionador de la señal.
16. Salida del amplificador lineal.
17. Salida del amplificador logarítmico.

- Figura n° 4. Gráfica original que muestra un perfil vertical típico de fluorescencia tal y como se obtiene de un registro continuo con un Q-fluorómetro "in-situ" (para la explicación, ver el texto).
- Figura n° 5. Diagrama de flujo de la metodología seguida en la presente investigación (ver el texto para mayores aclaraciones).

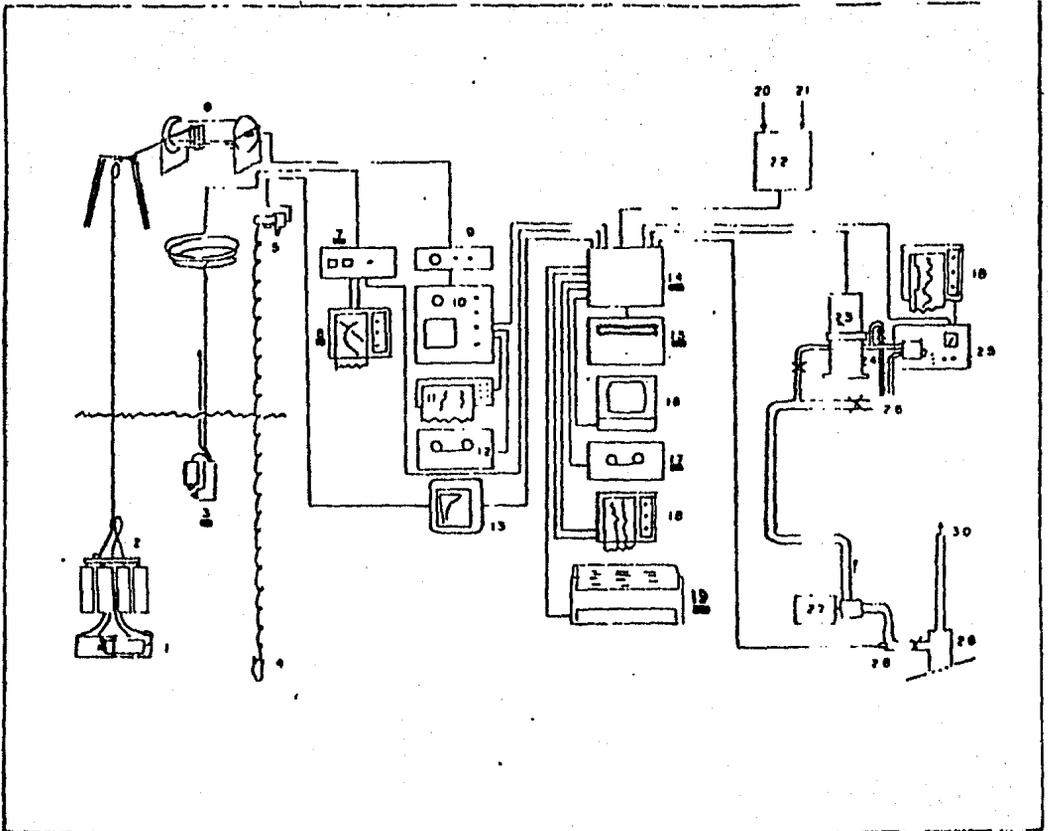


Figura nº 1.

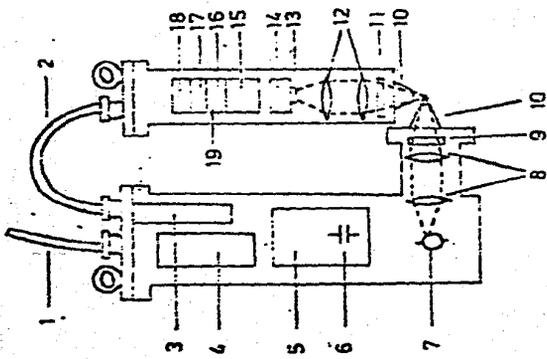


Figura n° 2.

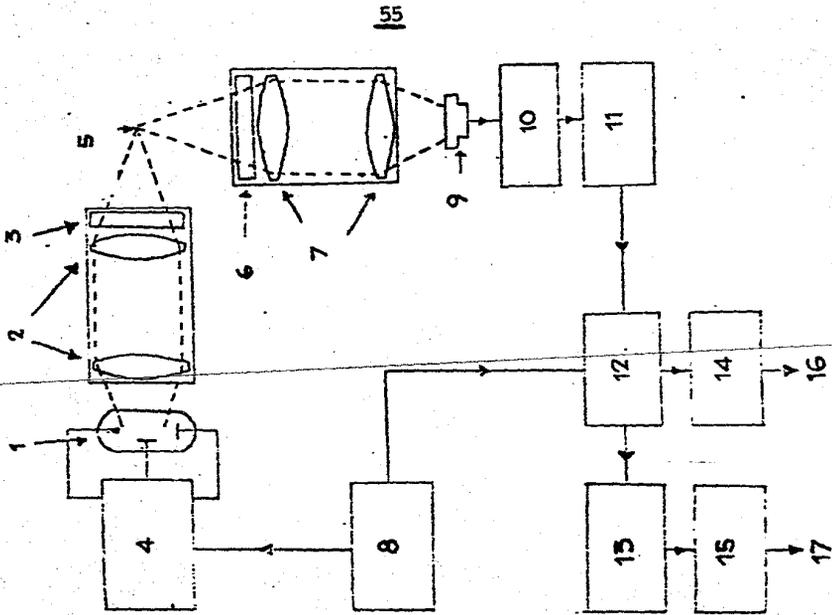


Figura n° 3.

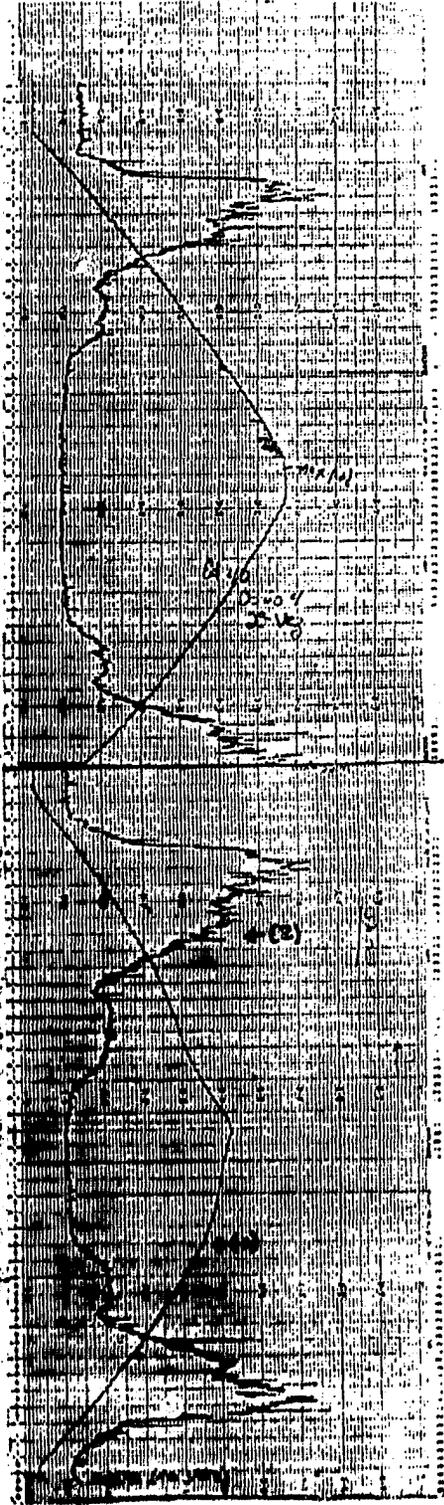
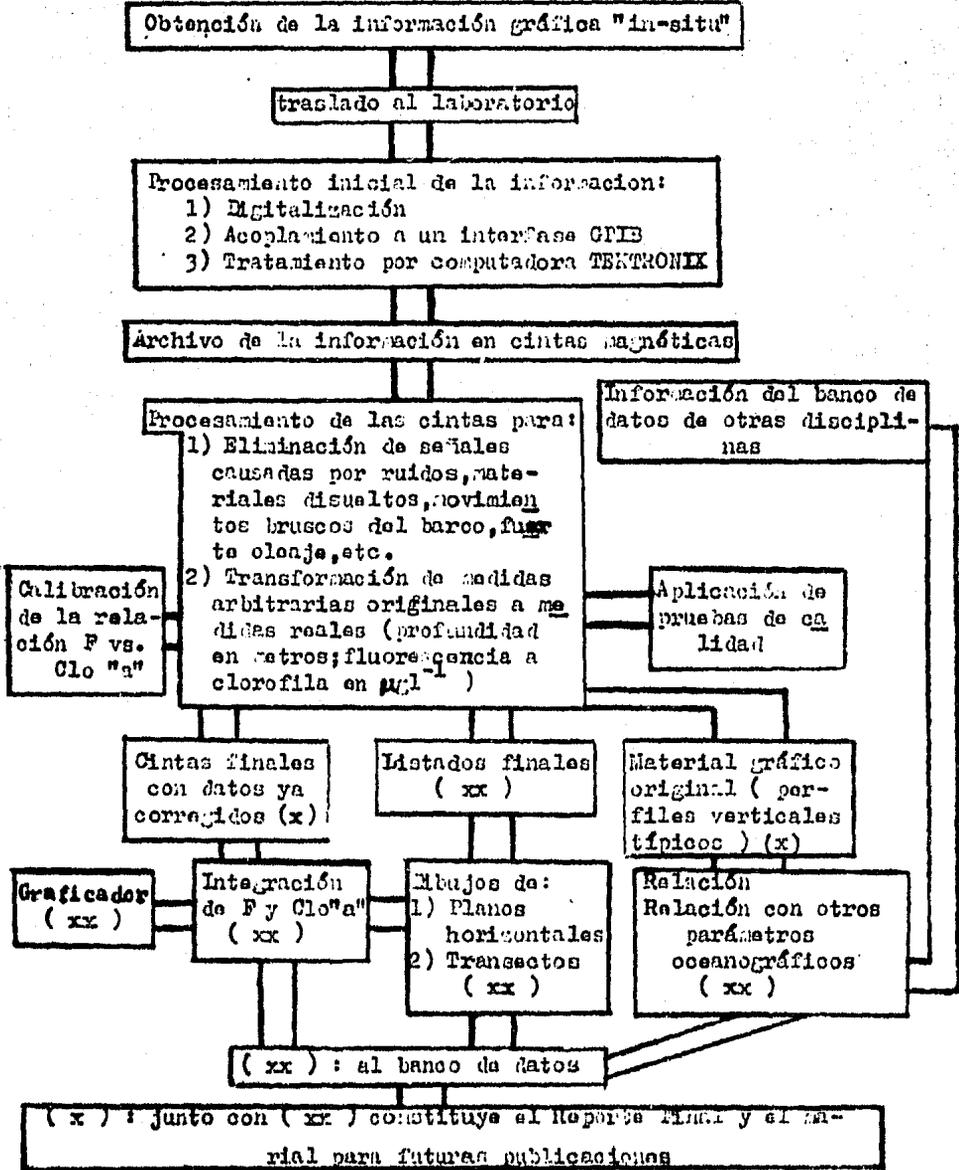


Figura nº 4.

Figura nº 5.



V. Resultados y discusión.

A. Descripción de los datos: perfiles verticales típicos.

Con el método empleado se consiguen resultados directos sobre la distribución vertical de la clorofila a lo largo de la columna de agua analizada, que va desde la superficie hasta, mas o menos, los 150 mts de profundidad.

Es necesario señalar, antes de pasar a su análisis, que todos los resultados obtenidos son relativos en cuanto a la magnitud que representan si los comparamos con otros resultados similares de afloramientos mas importantes como podrian ser los de la costa de Perú y Chile; asimismo, son relativos en cuanto a que difieren en las épocas en que han sido conseguidos para cada uno de los Domo analizados. Por lo tanto, están sujetos a variaciones que nunca serán importantes cualitativa y cuantitativamente hablando, si las mediciones se realizan en las mismas zonas que estos cruceros; y, pueden ser cantidades o concentraciones "mínimas", si se comparan con las registradas en otras zonas de afloramientos y surgencias como la ya mencionada de Chile y Perú o la de California (para comprobar esto, ver el cuadro n° 1 correspondiente a la introducción, aunque en el mismo sólo se refleje esta afirmación en cuanto a la productividad primaria, de la que la clorofila unicamente es un reflejo).

En las figuras n° 1 a la n° 6, correspondientes a los Domo 3 y 4, se presentan perfiles verticales típicos de la distribución de clorofila en este tipo de afloramientos en el océano abierto. Observando dichas gráficas, resulta evidente que los máximos de clorofila están situados aproximadamente entre los 20 y los 30 mts de profundidad para el Domo 3 y entre los 20 y los 50 mts para el Domo 4, para la gran mayoría de las estaciones (este aspecto también puede observarse en las distribuciones horizontales de la profundidad del máximo de clorofila que se presenta en las figuras 15 y 19.)

Después del máximo hay una decadencia en la curva del perfil vertical de fluorescencia con respecto a la profundidad que, según el análisis llevado a cabo para varias estaciones entre el logaritmo de la fluorescencia vs. la profundidad, resulta casi exponencial. Es decir, se observa que a partir de los 35-45 mts para el Domo 3 y de los 55-65 mts para el Domo 4, que es la zona aproximada en donde se encuentran los límites inferiores de la zona fótica para esta parte del océano, las concentraciones de clorofila disminuyen significativamente.

Pero algo tan importante como lo expuesto en los párrafos anteriores, y que confirma la relatividad de los datos y el que este tipo de análisis son puntuales, es que las dos o mas gráficas (perfiles verticales) representadas en cada ilustración, corresponden a estaciones realizadas en días (tiempos) distintos, pero en los mismos lugares (o espacios).

Como puede observarse, en la mayoría de las ocasiones, los perfiles de clorofila (o fluorescencia, que es prácticamente lo mismo como ya vimos en estos casos), no coinciden en magnitud ni en profundidad (la distribución de los máximos suele variar a lo largo de la columna de agua en dos muestreos realizados en el mismo lugar pero en días diferentes); en algunos casos, ni siquiera la distribución es semejante, pudiéndose presentar uno o dos máximos en el primer muestreo, hecho que puede o no repetirse en la siguiente medición (por ejemplo, observar la figura n° 4 correspondiente a las estaciones 38, 39 y 102 del Domo 4, o la figura n° 1, correspondiente al Domo 3, estaciones 68

y 91).

También puede darse el caso, aunque anómalo y por tanto infrecuente, de que el perfil registrado al descender el instrumento no coincida con el de la subida, a pesar de que se llevan a cabo con un intervalo de tiempo, de diferencia entre ellos, muy pequeño (de unos 15 minutos) (ver, por ejemplo, la estación 70 del Domo 3 mostrada en la figura nº 3). De todas formas, también hay casos en que perfiles realizados en días distintos en la misma estación, son prácticamente iguales (ver estaciones 48 y 85 del Domo 4, figura nº 6); este hecho tampoco es corriente y, por tanto, no suele presentarse.

Todo ello muestra la dinámica espacial y temporal de la población fitoplanctónica y, como veremos mas adelante, un estado "avanzado" del afloramiento, señalando su característica de no estaticidad y su distribución en manchas o parches, de tamaño variable y mas o menos aislados.

Ahora bien, hay que tener en cuenta también a la hora de analizar los perfiles verticales de clorofila que se consiguen con este método de muestreo y análisis, que la producción de fluorescencia es muy sensible a la luz ambiental y puede cambiar rápidamente cuando cambia la irradiancia que experimenta el fitoplancton. De este modo, y como puede apreciarse en las figuras mencionadas anteriormente, la fluorescencia puede sufrir cambios en diferentes escalas de tiempo y puede mostrar una fuerte fotoinhibición reversible que es expresada en escalas de tiempo de apenas unos minutos o unos segundos. Además, la inhibición de la fluorescencia cercana a la superficie puede producir máximos de fluorescencia superficiales y subsuperficiales que no representan necesariamente máximos de clorofila. Entonces, pueden obtenerse patrones de fluorescencia independientes de las variaciones de clorofila en cualquier lugar en que los muestreos encuentren cambios de luz marcados, nutrientes, distinta composición de especies o tiempo del día variable (factores que, como ya se expuso en la sección de la introducción correspondiente, influyen decisivamente en la fluorescencia "in-vivo"). De todas formas, esto resulta así solamente hasta cierto punto, ya que los cambios diurnos en la fluorescencia son relativamente pequeños comparados con la señal principal que se registra y con otros parámetros relacionados con ello. Para complicar mas el panorama, también el tipo de fluorómetro puede determinar en parte el patrón observado. (1,5,11,30,55,57,91).

Como los parámetros discutidos son, entre otros, funciones de la luz y los nutrientes, y todos ellos cambian bruscamente cerca de la profundidad del máximo de clorofila, los perfiles verticales típicos deben mostrar estas variaciones (en este punto, conviene ubicarse en la discusión posterior que se realizará sobre las relaciones de la clorofila con otros parámetros químicos, físicos y biológicos). De todas formas, la información contenida en estos perfiles es tanta que a pesar de que los análisis se llevan a cabo directamente, o bien realizando distribuciones horizontales, transectos, etc., pueden perderse variaciones sistemáticas dentro de ellos.

La mayoría de los posibles mecanismos de formación y mantenimiento de los perfiles verticales de fluorescencia y clorofila pueden explicarse por la interacción entre la hidrografía y el crecimiento, el comportamiento y la adaptación fisiológica del fitoplancton y por el pastoreo de los herbívoros (12,13,14,55,57,108,109).

La distribución vertical de la clorofila y los fepigmentos a lo largo de la columna de agua, ha sido estudiada, sobre todo, desde la década de los 60, existiendo numerosos estudios al respecto. Generalmente, su distribución no es homogénea a través de las capas altas, mas superficiales, o lo que es lo

mismo, en la zona eufótica; mas bien, dicha distribución vertical en esta zona está caracterizada por la existencia de un máximo, varios, o un rango de máximos. Este se encuentra generalmente cerca del fondo de la zona eufótica, en la región de la termoclina. Se han hecho muchos intentos para explicar esta distribución a partir de características como los nutrientes, la luz, el pastoreo o la tasa de hundimiento del fitoplancton. En aguas estratificadas, la concentración de clorofila (como puede observarse en las gráficas de las figuras 11 y 12 por ejemplo) es, generalmente, uniformemente baja en la capa isotermal mas alta. Bajo esta capa, la concentración de clorofila y fepigmentos vuelve a disminuir hasta el "cero". El máximo suele encontrarse cercano a, o en la parte inferior de la termoclina, que está situada por lo general en la base de la zona eufótica. Los patrones de distribución de la clorofila en las partes superficiales del océano contienen, así, información sobre los procesos fundamentales que determinan la estructura vertical de la abundancia del fitoplancton y, a su vez, muchos de los aspectos de la dinámica de los ecosistemas pelágicos. De este modo, el estudio de la distribución vertical y horizontal de la clorofila proporciona un buen punto de partida para el entendimiento de la trofodinámica planctónica (5,11,12,14,15,56,57,68,84,89,101).

Hay que señalar en este apartado que el fitoplancton, que está directamente relacionado con las concentraciones verticales y horizontales de clorofila, también se ve afectado por parámetros propios que no corresponden a características hidrográficas o del medio que le rodea, como es el crecimiento, la tasa de hundimiento (relacionada directamente con su propia morfología y estado de vida, y con la estructura de la pycnoclina), el pastoreo y sus propios movimientos en la columna de agua debidos a organismos móviles (aunque estos movimientos estén limitados a unos pocos decímetros al día), agregarse en capas delgadas o bien desplazarse horizontalmente dentro de una capa de agua dada. Así, los dinoflagelados, las diatomeas o las algas verde-azules y las cianobacterias, pueden realizar este tipo de movimientos, que afectan a la concentración del fitoplancton y, por tanto, a las concentraciones de clorofila y a su distribución vertical y horizontal, aunque también este efecto sea relativo comparado con el del zooplancton (37,40,41,44,77,82).

Dentro de los perfiles de fluorescencia observados, se encuentra que aquellos en los que el máximo de fluorescencia está a una mayor profundidad, corresponden con zonas periféricas del Domo, mientras que aquellos en los que los máximos están situados a profundidades entre los 20 y los 40 mts, corresponden a las zonas mas intensas del afloramiento o zona "central" del Domo; también se localiza el afloramiento costero del Golfo de Fonseca (formado entre las aguas procedentes de la bahía y de la corriente superficial de agua dulce que proviene de Panamá, y de la que hablaremos luego) en el Domo 4, en forma de máximo superficial de concentración de clorofila.

Los perfiles de cambios graduales de fluorescencia confirman la existencia de la capa "pobre" superficial, de aguas relativamente calientes y mezcladas del Domo 4, al mismo tiempo que el carácter eutrófico de ambos Domos. También se encontraron capas de máximos de fluorescencia (definidos por Cullen y Eppley como "una región de fluorescencia claramente por encima de las demás y con un punto de inflexión reconocible") en el 100% de los perfiles para el Domo 4 y en el 80% de los perfiles del Domo 3. Estas capas representan concentraciones de fitoplancton importantes y como tales, son características trofodinámicas importantes en la dinámica del ecosistema de una zona de afloramiento.

Del análisis de las clorofilas por medio del muestreo con botellas

Niskin a distintas profundidades, se localizó la profundidad del máximo de clorofila para el Domo 4 alrededor de los 35 mts, lo que coincide con la zona "central" del Domo y, mas ampliamente, con la zona mas intensa del afloramiento, es decir, con la mayoría de las estaciones y perfiles de fluorescencia registrados en ese área (ver la figura correspondiente al mapa de la profundidad del máximo de clorofila, n° 19.). Estos máximos de clorofila parecen encontrarse dentro de los límites de la zona eufótica, donde la luz es mas adecuada para el crecimiento, y en la parte mas baja de la termoclina. Para el Domo 3 también se hizo el mismo estudio, comprobándose, como se verá mas adelante, que el recorrido del crucero cayó fuera de la zona intensa del afloramiento, abarcando sólo los bordes oriental y sur del mismo.

B. Relación de la clorofila con otros parámetros.

En este capítulo se examinarán de forma específica las diversas relaciones existentes entre la clorofila y otros parámetros biológicos, químicos y físicos (efectos y dependencia en y de la clorofila).

B.1. Biológicos.

Un entendimiento completo de los cambios en la fluorescencia involucra las bases del mecanismo de la fotosíntesis. En términos mas sencillos, la energía luminosa emitida desde una célula se pierde en la fotosíntesis, y la mayoría de los incrementos en la fluorescencia involucran a veces una reducción en la tasa fotosintética. Esto sugiere que en ocasiones, ciertos cambios durante el proceso de obscuridad de la fotosíntesis regulan la producción de la fluorescencia. Cualquier interrupción del flujo de energía destinado a la aceptación en la fijación del carbono, incrementará la fluorescencia. Con este modelo pueden establecerse las bases para el uso del inhibidor fotosintético denominado DCMU y del que hablaremos posteriormente, tanto para la medición de la clorofila como para la fijación del carbono fotosintético (13, 31, 78, 79).

La relación para establecer este modelo entre la fluorescencia y la fotosíntesis se derivó de estudios realizados en *Chlorella* en laboratorio; en ellos se observó que el punto donde la intensidad de la luz de saturación alcanza la fotosíntesis, es paralelo al incremento de la luz en la fluorescencia. En dicho punto, la fluorescencia continúa incrementándose con un aumento en la intensidad de la luz, mientras que la fotosíntesis permanece constante. Esto sugiere que la interferencia en las reacciones de obscuridad incrementará el rendimiento de la fluorescencia. Pero hay puntos en este modelo que aún no están aclarados, pues esto es cierto cuando se pueden controlar las condiciones de luz incidente de una manera exacta. (35, 36, 46, 82).

Así, el papel de la intensidad luminosa, anotado en la bibliografía por muchos autores como "cambios diarios en la fluorescencia", no es claro. De todos modos, el modelo predice una relación inversa entre el rendimiento de la fluorescencia y la fotosíntesis a altas intensidades de luz y con la fijación del carbono saturada. Harris y Piccini midieron la fluorescencia y la fotosíntesis en poblaciones naturales durante el "bloom" o florecimiento primaveral de diatomeas y encontraron que bajo condiciones de saturación de luz existe una fuerte inhibición paralela de la fotosíntesis y de la fluorescencia. Estas observaciones sugieren que las respuestas de luz fluorescente, en gráficas de fluorescencia vs. intensidad luminosa, dependen directamente de las especies dadas (35, 36, 46, 82).

Por otro lado, tampoco están muy claros los efectos de la temperatura para este modelo. Kiefer encontró que no existía correlación aparente

entre el rendimiento de la fluorescencia y la temperatura en poblaciones naturales, ni tampoco la encontraron Harris y Piccini (35,36,46).

Respecto a la capacidad de fluorescencia de los organismos en la columna de agua, los perfiles verticales típicos muestran que cerca del fondo de la zona eufótica, el fitoplancton (o las especies que están hundiéndose) tienen mucha menos capacidad de fluorescencia que un contenido igual de cloro-fila en la parte superior de dicha zona. La relación y pendiente de la curva de la fluorescencia por unidad de clorofila es igual que el incremento de la relación entre los feopigmentos vs. la profundidad (35,36,46,82).

Por otro lado, la producción de fluorescencia "in-vivo" de las células de las algas es variable. La fase inicial del cambio de inducción de la fluorescencia que se manifiesta por un fuerte haz de luz que dura unos pocos segundos, es un máximo marcado en la curva de la fluorescencia seguido de una declinación. Durante esta fase inicial, la producción de fluorescencia está de terminada por el estado redox de "Q" (el aceptor primario del fotosistema II) y, como sugieren Samuelsson y Oqilist, este hecho podría indicar la relación existente entre la fluorescencia y el transporte de electrones en dicho período fotosintético. Después de la fase inicial, sin embargo, los cambios que se dan en la fluorescencia "in-vivo" de todas las células se deben en gran medida a los cambios conformacionales que ocurren en los cloroplastos y que están asociados a la regulación del transporte de electrones. También hay evidencias de que cambios en la absorbancia están inversamente relacionados con cambios en la fluorescencia (5,30,36,82,108,109).

Un efecto mayor, que determina tanto la producción de la fluorescencia "in-vivo", como la producción de fluorescencia simulada con el DCMU, sugiere que la producción, en ambos casos, está controlada por la distribución de la excitación entre los dos fotosistemas; la cinética de la producción de fluorescencia en relación con el tiempo puede ser totalmente variable. De esta forma, y retomando lo expuesto al principio de esta discusión, las observaciones de campo realizadas hasta ahora indican claramente que la producción de fluorescencia en poblaciones de algas naturales varía en respuesta a un número dado de factores internos y externos, como son el tamaño de la población, la irradiancia y absorbancia de las células, los cambios conformacionales de los cloroplastos de éstas, los estados vivos (células jóvenes o viejas) de las poblaciones, los estados disponibles de nutrientes, etc. (5,30,36,82).

Las relaciones entre la profundidad de mezcla y la fluorescencia revelan un control sutil de sucesos y fenómenos que involucran el transporte de electrones como resultado de tratamientos previos con luz. Esta relación entre tales fenómenos y la tasa fotosintética es muy variable en poblaciones naturales en períodos cortos de tiempo, estando relacionada con algunos efectos debidos a la irradiancia ambiental que se manifiestan en forma de "reacciones luminosas". Por otra parte, Harris y Piccini encontraron que las poblaciones naturales responden a los diferentes factores medioambientales ocurridos en las condiciones de mezcla de las aguas en diferentes períodos de tiempo, reflejando estos cambios de forma rápida para la fluorescencia y con una tardanza de varios días para la capacidad fotosintética, R_{max} . (5,30,35,36,109).

Pero mientras es verdad que en cultivos pueden existir relaciones directas entre la fluorescencia y la capacidad fotosintética, como sugirieron Samuelsson y Oqilist, no se tienen datos confiables para poblaciones naturales y la extrapolación de técnicas de laboratorio y material de cultivo a técnicas utilizadas a bordo de barcos para análisis "in-situ" de poblaciones naturales no están exentas de riesgos, ya que es diferente el crecimiento bajo "condiciones de estado" estables, en cultivos, que la naturaleza fluctuante del

medio ambiente fitoplanctónico natural. Por ejemplo, los análisis llevados a cabo por Harris y col. en el puerto de Hamilton, demostraron que la fluorescencia no estaba relacionada con parámetros fotosintéticos como la penetración de la luz, I_k , la profundidad de mezcla, P_e , y la eficiencia fotosintética; sin embargo, existen datos que muestran una relación negativa entre la P_e y la fluorescencia "in-vivo" y que puede ser debida a fenómenos de competencia entre las distintas especies por los factores involucrados. Respecto a la relación existente entre profundidad e índice de fluorescencia, ésta puede cambiar si se incrementa la fuerza del viento con lo que éste afectará a capas más profundas que la superficial, aunque el grado de fotoinhibición fotosintética sigue sin cambios en las poblaciones contenidas en las botellas, pues éstas permanecen estáticas. Harris y col. encontraron también indicaciones de cambios en la relación profundidad vs. índice de fluorescencia en poblaciones que estaban fuertemente fotoinhibidas por altas irradiancias superficiales; esto puede deberse a los diferentes cambios diarios que ocurren en la radiación superficial, lo (5,30,36,82,108,109).

Así, en el presente estudio, pueden observarse algunas de las características mencionadas y discutidas en este apartado. Comparando los resultados (tanto los perfiles y transectos, como los mapas horizontales) de ambos Damos, y la clorofila integrada para éstos, y teniendo en cuenta la presencia en el Domo 4 del fenómeno denominado como "Oscilación del Sur-El Niño", que hizo que se formara una amplia capa superficial y subsuperficial de aguas cálidas mezcladas, con condiciones de luz y temperatura diferentes a las del Domo 3, puede verse la estrecha relación existente entre la fluorescencia y la profundidad de mezcla, la poca penetración de la luz en el Domo 4 debida a la turbidez del agua por la intensa mezcla producida (observable sólo a nivel cualitativo por caer de datos concretos), etc., que muestran que las condiciones medioambientales de la capa de aguas mezcladas y los cambios en el clima y condiciones meteorológicas, influyen en las propiedades fluorométricas de las células, lo que proporciona y explica los diferentes datos de concentraciones de clorofila en ambos Damos que se han registrado en este estudio.

B.2. Uso del DCMU y significado del FRI.

Según los estudios realizados por Cullen y Renger, bajo índices de FRI (el índice de respuesta de fluorescencia, que es similar a la capacidad fotosintética de Harris), demuestran una debilidad fotosintética en una muestra dada. Según los estudios realizados en los últimos años con el inhibidor fotosintético DCMU [3-(3,4-diclorofenil)-1,1-dimetil-urea], como índice de la fluorescencia inducida por el mismo, ésta se vuelve máxima con su uso. Asimismo, ya se ha demostrado que la fluorescencia inducida después de la adición del DCMU es una función constante de la clorofila "a" celular, tomando en cuenta que aún con el DCMU se presenta variabilidad en la señal según sea la morfología de la célula (distribución de los cloroplastos y áreas de sombra). Para esta fluorescencia inducida, denominada como FRI, los resultados de los estudios de Cullen y Renger coinciden con los realizados por Roy y Legendre, que mostraron en grupos de cultivos de algas, que la capacidad fotosintética de éstas estuvo fuertemente correlacionada con un incremento de la fluorescencia "in-vivo" inducida por el DCMU. En el estudio llevado a cabo para el presente trabajo, se encontraron resultados similares que confirman lo expuesto por los autores citados, pues los rangos de FRI (ver el transecto I del Domo 4, figura nº 30, en donde se muestra la distribución de este índice) a profundidades dadas son muy amplios, hecho que coincide con lo encontrado por ellos. (13,30,31,36,

78,79,82).

El FRI, o índice de respuesta de fluorescencia, se calcula restando a la lectura de la fluorescencia con DCMU la de la fluorescencia "control"; este resultado se divide entre el que se obtiene de restar la fluorescencia inducida por el DCMU del "Blanco", que es la medida utilizada como base para las botellas Niskin y que en este caso, varió entre .12 y .15; la fluorescencia "control" no es otra cosa que la que se obtiene de la lectura original por el fluorómetro. La fórmula general es:

$$\text{FRI} = \frac{(\text{Fluor.} + \text{DCMU}) - \text{Fluor. "control"}}{\text{Blanco} - (\text{Fluor.} + \text{DCMU})}$$

De todas formas, las interpretaciones sobre el papel del DCMU son variables, al igual que los problemas que pueden encontrarse; así, a bajos valores de fluorescencia, el error por variabilidad en el "Blanco" aumenta. Esto suele ocurrir tanto en la superficie, como a profundidades altas en donde las concentraciones de clorofila son muy pequeñas y, por lo tanto, las señales de fluorescencia son muy bajas (13,31,78,79).

Entonces, podemos decir, de acuerdo a la poca información disponible hasta ahora, que sólo puede especularse sobre la naturaleza precisa del DCMU. Así, una fuerte respuesta de la fluorescencia del DCMU es característica de un buen crecimiento fitoplanctónico; también, por la propia definición del FRI, los componentes de la fluorescencia en muestras con bajo índice de FRI son insensibles al DCMU. Un FRI bajo indica, probablemente, algún grado de limitación de la capacidad fotosintética en una materia natural o, al final, una gran contri-bución de la fluorescencia inactiva. Una hipótesis a comprobar en estudios posteriores, es que medidas bajas de FRI en el océano, "in-situ", representan alguna clase de "stress" fisiológico en el nivel de la población fitoplanctónica. La manifestación de este "stress" medido, debería ser un incremento de las profundidades relativas de los fotopigmentos inactivos.

Slovacec y Hannan sugirieron que la adaptación de una muestra al DCMU debe elevar la producción de la fluorescencia al máximo y a un valor constante; pero estudios posteriores han mostrado que el tratamiento con DCMU se ve afectado también por cambios en la luz diurna y que tiene una periodicidad diaria de mayor magnitud que la fluorescencia no tratada con dicho inhibidor "in-vivo". Según esto, en los datos que se muestran en la figura n° 30 del transecto correspondiente al FRI, puede observarse una cierta viabilidad de las células fitoplanctónicas; es decir, una buena capacidad fotosintética que puede estar determinada por que la población fitoplanctónica es joven y está desarrollándose adecuadamente. Valores más altos de FRI implican una mayor capacidad fotosintética, o lo que es lo mismo, una mayor capacidad para llevar a cabo las reacciones en la oscuridad, aunque hay que tomar en cuenta también a la cantidad de organismos disponibles para llevar a cabo este propósito. Es decir, que altos valores de FRI no representan necesariamente, y a pesar de lo expuesto, una alta producción fitoplanctónica en términos absolutos. En el transecto que se presenta aquí se han utilizado valores de .2, .4 y .6 como límites, ignorándose datos de superficie que pudieran estar afectados por la metodología; se señalan los máximos principal y secundario localizados respectivamente entre los 5 y los 50 mts de profundidad y entre 35 y 70 mts de profundidad. Ambos coinciden en las estaciones por donde se localizó el "centro" del Domo 4, aproximadamente entre las estaciones 30 y 32; De todas formas, el máximo principal es el más significativo y está localizado a una profundidad coincidente con la mayoría de los máximos de clorofila en todas las estaciones, y ambos máximos indican donde está concentrada la mayor parte de la población fitoplanctónica

(con alta capacidad fotosintética, es decir, población joven) y, por tanto, que es capaz de altos niveles de respuesta de fluorescencia. También querían para estudios posteriores hipótesis como el efecto de la historia de la luz diurna en la fluorescencia obtenida por adición de DCMU y la validez de las correlaciones de ésta con mediciones como el conteo de células, la evolución del oxígeno y la productividad primaria (13, 31, 36, 78, 79, 82, 85).

B.3. Físicos y químicos.

Comparemos ahora, brevemente, los resultados de los perfiles verticales de fluorescencia con los parámetros físicos y químicos con los que está relacionada (temperatura, salinidad, densidad, nutrientes, etc.), con objeto de ver si es posible interpretar o no una estructura típica tropical en este afloramiento oceánico con los datos disponibles y las características observadas.

En el análisis llevado a cabo por Cullen para zonas del Océano Atlántico tropical oriental en las que se presentaran afloramientos costeros u oceánicos, se determinó la existencia en la columna de agua de una estructura típica tropical que se caracterizaba por presentar una estrecha relación entre los parámetros físicos y biológicos, relación que está controlada por la entrada o bombeo de nutrientes (parámetro químico) desde el fondo (12, 14, 15).

Se presentan en este estudio, de forma gráfica, los perfiles típicos verticales de fluorescencia (F), relacionados con parámetros físicos como la temperatura (T), la salinidad (S) y la densidad ($\sigma\text{-T}$) (ver figuras 7 a 14); asimismo se presentan, y serán discutidos al final de este apartado, transectos que relacionan la nitroclina, la picnoclina y la densidad ($\sigma\text{-T}$) para un valor dado, específico y promedio, con la profundidad del máximo de clorofila y con la fitoclina (que ya fue definida en el resumen) (ver figura 29); finalmente, se presentan, y se discutirán aquí, transectos independientes de nitratos (nutrientes) para relacionarlos con los respectivos de clorofilas (ver figuras 23 y 24 para el Domo 3 y 27 y 28 para el Domo 4).

Cullen reporta que para una corta variación estacional, existe una mayor constancia temporal de los procesos planctónicos en las zonas tropicales de afloramientos del Atlántico analizadas, que en las zonas templadas, ya que las zonas oceánicas tropicales son más estables (desde muchos puntos de vista en cuanto a las condiciones oceanográficas, hidrográficas y ecológicas, físicas, químicas y biológicas) que las zonas templadas, a pesar del clima y las condiciones de índole meteorológico que presentan cambios bruscos y extremos en muchas ocasiones; este fenómeno lo explica diciendo que, a pesar de la magnitud relativamente pequeña de las fluctuaciones existentes en las cantidades estacionarias de fito y zooplancton (es decir, cosechas en pie de fito y zooplancton), y que son características de las regiones con más movimiento y agitación del océano tropical, los perfiles verticales obtenidos reflejan con gran probabilidad, balances de "estado estacionario" de flujos fitoplanctónicos que pueden ser estimados "in-situ" (12, 14, 56).

En el presente estudio se encuentra una región superficial estable de aguas mezcladas como puede observarse en los perfiles físicos mostrados en las figuras 10, 11, 12 y 13, y que corresponden respectivamente a zonas periféricas, centrales y costeras del Domo 4. Por otra parte, en todo el Pacífico existe una capa superficial mezclada de aguas tropicales pobres en nutrientes, poco fértiles y de baja productividad primaria. Como su espesor depende de la profundidad de la picnoclina (termoclina), que es mayor en el centro del Océano Pacífico que en las orillas y es casi permanente, sufriendo pocos cambios estacionales en todos los trópicos, fuera de las zonas de surgencias o afloramientos, de

lugar a las características estables y desérticas de las aguas superficiales que se encuentran en dichas zonas (12,14,56,83,101). Todo ello se muestra en el estudio aquí realizado e indica la existencia de una constancia temporal alta de los procesos planctónicos similar a la presentada por Cullen para el Atlántico (12,14).

Del mismo modo, en dichas figuras puede observarse la existencia de un perfil tropical de surgencia o afloramiento caracterizado por una termoclina superficial y subsuperficial, una nitroclina similar (ver también transectos y mapas horizontales respectivos) y una alta concentración de clorofila superficial que es mantenida ante todo, como resultado del incremento de la productividad primaria (que es alta en estas estructuras tropicales, aunque en el presente estudio se carece de datos al respecto) en un estrato (ver transectos I y II del Domo 3 y transectos I del Domo 4 de nitratos y clorofilas, figuras 23,24,27 y 28). También se ha podido establecer en este estudio una estrecha relación entre la fitoclina, la nitroclina y el máximo de clorofila, y todos estos parámetros con el de la densidad a un valor específico promedio, aunque estas relaciones pueden ser circunstanciales debido a características climáticas y oceanográficas momentáneas y estacionales. (ver transecto correspondiente del Domo 4, n° I, figura 29).

De todo ello, puede deducirse que en la zona del Domo de Costa Rica se observa una estructura tropical de afloramiento, pero no una estructura típica tropical, de un perfil similar, pues éste está caracterizado por la presencia, en general, de una termoclina y una nitroclina situadas en la parte inferior de la zona eufótica, y no en la superficie o en la capa subsuperficial, como ocurre en el estudio de los Domos 3 y 4.

Aunque desde un punto de vista ecológico los perfiles verticales tienen una relación definida con la estructura térmica de la columna de agua, la distribución de nutrientes se vuelve muy importante, y aunque se tienen pocos datos cuantitativos sobre la productividad primaria en la zona (la mayoría de los que existentes, proporcionados de, o a partir de, los datos de las expediciones EASTROPAC de los años sesenta, estos permiten suponer la existencia de una estrecha relación entre ésta y las nitro y fitoclinas presentadas. De hecho, la relación fitoclina-productividad primaria ha sido investigada en algunas ocasiones y, a pesar de no encontrarse relación alguna entre ambos parámetros para zonas oligotróficas, para zonas eutróficas como las del Domo de Costa Rica, se ha encontrado una estrecha relación que también podría observarse aquí tomando los datos de las "clinas" y del FRI (figuras 29 y 30 respectivamente) (12,13,14,15, 56,83,101).

Pero precisemos en este punto los resultados obtenidos del análisis y comparación de las clorofilas con los nutrientes.

Al observar los transectos de nitratos y clorofila del Domo 3 (figuras 23 y 24), se aprecia que donde hay máximos de clorofila hay pocos nutrientes (aunque también hay máximos de clorofila donde hay muchos nutrientes). Así, se ve claramente el bombeo de nutrientes en las capas superiores del océano en las estaciones 63 (cuyo máximo de clorofila es de $.6 \mu\text{g l}^{-1}$), 67,69 y 70 (con máximos de clorofila de $.7 \mu\text{g l}^{-1}$) y 72-73 (con un máximo de clorofila de $.5 \mu\text{g l}^{-1}$, inferior al apreciado en las anteriores, pero también relativamente alto). También pueden observarse mínimos relativos de nutrientes en estaciones y a las profundidades en las que se encuentran máximos de clorofila, como es el caso de las estaciones 60-61 (con máximos de clorofila de $.6$ a $.8 \mu\text{g l}^{-1}$) y 77 (con más de $.7 \mu\text{g l}^{-1}$). Conviene hacer hincapié en este momento, para evitar cierta confusión, que tanto los "máximos" como los "mínimos" son relativos. En cuanto

a las clorofilas, aunque sí son los máximos encontrados en el presente estudio de ambos Domo, éstos son relativos respecto a la magnitud, pues aún así son con concentraciones bajas. Respecto a los mínimos de nitratos, los verdaderos se encuentran casi siempre en la superficie, por lo que los mínimos relacionados con los máximos de clorofila son también relativos, pues existen pocas cantidades de nutrientes en esas capas y a esas profundidades, pero siempre en mayores proporciones que en la superficie.

Aunque los nutrientes juegan un papel fundamental en la fertilidad oceánica y en la formación de los afloramientos como ecosistemas biológicos, como ya se mostró en la introducción, esta relación inversa refleja un modelo conceptual especial de una zona de surgencia o afloramiento. Esta se explica por la permanencia de eventos (florecimientos o "blooms") fitoplanctónicos anteriores, que como efecto del paso de los días y su consiguiente desarrollo y posterior decadencia, del transporte horizontal fruto del movimiento de las aguas por corrientes y por vientos, de la mezcla de éstas, del pastoreo y autólisis, etc., pasan a formar manchas o parches fitoplanctónicos aislados (como puede observarse perfectamente en los transectos y mapas horizontales de ambos Domo). Dichos parches pueden tener extensiones relativamente grandes y están limitados a una zona o capa superficial o subsuperficial, pues la densidad de población en algunos de ellos limita la penetración de la luz como para que puedan desarrollarse a profundidades mayores. Este desarrollo de la población fitoplanctónica en el espacio y en el tiempo puede observarse a grandes escalas como es telas de poblaciones que van de la costa hacia el interior del océano (ver, por ejemplo, los mapas de las expediciones de EASTROPAC relativos a la distribución de clorofilas y nutrientes), hechos que no tienen por qué observarse en los parámetros físicos, pues son meras manifestaciones biológicas, aunque fruto de las condiciones de vientos y corrientes, que en esta zona del Pacífico, "empujan" el agua fuera del afloramiento y hacia el interior del océano. En los Domo 3 y 4, este efecto apenas alcanza a verse en pequeña escala si se observan los transectos y mapas horizontales de clorofilas respectivos (es decir, los transectos con dirección E-W). (9,97,98,99).

Ahora bien, asociado a todo el afloramiento, puesto que es la causa principal de la surgencia, existe un transporte de agua rica en nutrientes desde el fondo (si la surgencia es costera) o desde unos 150 a 250 mts de profundidad, aproximadamente, si el afloramiento es oceánico, como en el caso del Domo de Costa Rica. Este agua fría se mezcla con las tibias aguas superficiales conformando el control de la fertilidad oceánica (aunado evidentemente a otros factores como pueden ser la eficiencia de asimilación de nutrientes, la concentración de éstos, etc.), a una velocidad que va desde varios decímetros hasta un metro por día (9,,97,98,99).

En el modelo conceptual encontrada en el Domo explicado anteriormente, en el que se presentan parches de poblaciones fitoplanctónicas de eventos anteriores, existe un aporte o bombeo de nutrientes entre las manchas o parches que permite el desarrollo de los mismos, contiguos a la entrada de los nutrientes, ya que además de este efecto, son arrastrados por transporte horizontal hacia fuera del afloramiento, en dirección al interior del océano, como el propio fitoplancton (ver las ya mencionadas figuras 23 y 24 para el Domo 3 y 27 y 28 para el Domo 4 y comparense entre sí). En el Domo 4 esta entrada o aporte de nutrientes en la capa fótica superficial (apreciable por las elevaciones de las isolíneas como en el caso del Domo 3), puede observarse en algunas estaciones con máximos de clorofila (como las 31-32) o en otras en donde la concentración de clorofila es menor (casos de las estaciones 22,28,35); en ocasiones, esta

entrada o bombeo de nutrientes dentro de la capa fótica alcanza los 75 mts, con valores de hasta 30 μgatsNl^{-1} , (estaciones 31-32)..

Por otro lado, en el Domo 4 existe una capa superficial caliente pobre en materia orgánica, aunque sin llegar a ser completamente oligotrófica, y los nutrientes parecen jugar un papel limitante en el desarrollo fitoplanctónico, pues los máximos relativos de nutrientes, como hemos señalado antes, coinciden con mínimos relativos de clorofila (hay que tener presente en este momento, la discusión realizada sobre los términos "máximos" y "mínimos" para no caer en confusiones). Existen evidencias, basadas en el análisis realizado para este Domo 4 de las concentraciones de feofitinas en relación a su proporción con las concentraciones de clorofilas, en donde no se aprecia casi concentraciones significativas de las primeras (que son indicadores de procesos de pastoreo) de que tal característica, por parte de herbívoros zooplanctónicos, no se produce en este Domo; esto explicaría la aparente anomalía entre la relación clorofilas-nutrientes, de grandes cantidades disponibles de estos últimos. Así, este planteamiento va en contra de lo dicho por Thomas respecto al Domo de Costa Rica (98, 99).

Entonces, la explicación iría por dos sentidos. Primero, se están produciendo nutrientes mas rapidamente de lo que son asimilados por el fitoplancton existente; en segundo lugar, dicho aporte de nutrientes se asocia con los parches fitoplanctónicos que permanecen de la situación original del afloramiento. Por lo tanto, las poblaciones de fitoplancton tienen demasiadas cantidades de alimentos (nutrientes) disponibles, como para que puedan ser "comidas" (asimiladas) en su totalidad. Esta hipótesis no sólo se confirma con el análisis de los transectos que se presentan sino, como se indicó antes, con el de que las cantidades encontradas de feofitinas, que son productos del pastoreo, en comparación con las clorofilas, no sobrepasan el 10-20 %. El pastoreo, entonces, soamente debe tomarse en cuenta como un factor mas que influye normalmente en la población fitoplanctónica, y no como un factor limitante de la misma. (9, 97, 98, 99).

Por otra parte, aunque hay cierta fotoinhibición superficial (ver los perfiles verticales de este Domo 4 y los transectos de clorofilas), la luz no es un factor limitante en esta zona de bajas concentraciones subsuperficiales de clorofila, debido a la mezcla de la zona eufótica, que controla la intensidad de la misma y a la baja densidad de población que no impide la entrada de la luz. En este aspecto, el presente estudio concuerda con los de Thomas previamente mencionados (97, 98, 99).

Para terminar este apartado, digamos que la utilización de los nitratos y el crecimiento fitoplanctónico son procesos separados que están acoplados a través de varios mecanismos, incluyendo el control, la realimentación y la utilización. Bajo estados y condiciones de equilibrio constantes, las tasas específicas de utilización y crecimiento son controladas por la utilización del límite máximo de nutrientes a través del sistema permeable de las células. (23, 34, 37, 77, 98, 99).

C. Análisis de transectos .

El análisis de los transectos se realizó según una división que toma en cuenta los recorridos principales del buque por las estaciones de los respectivos cruceros de cada Domo y las zonas de mayor presencia del afloramiento. Pero para que dicho análisis sea integral será necesario, como ya se ha hecho en algunas partes de esta discusión, relacionar todas las gráficas: es decir, perfiles verticales, mapas de distribución horizontal y transectos longitudinales y latitudinales en cada Domo por separado. Por su importancia en el estudio, en este caso, empezaremos por el Domo 4.

Si se observa el transecto I de clorofilas (figura n° 23), pueden apreciarse concentraciones relativamente altas de este pigmento (recuérdese que todos los valores son relativos si se comparan con otras zonas de afloramientos mas importantes). Estas extensiones se limitan a una parte de la capa fótica situada entre los 10 y los 50 mts de profundidad y están distribuidas en manchas o parches claramente visibles (como ya vimos en el apartado anterior), lo que reafirma las observaciones realizadas sobre la distribución espacial del fitoplancton en esas forma y el estado "avanzado" del afloramiento del Domo 4 encontrado en el presente estudio (también explicado ya en el apartado anterior).

Así, en las estaciones mas cercanas a la costa, situadas al este del transecto, y que corresponden a las estaciones 22, 23, 24 y 25/26 del crucero, se encuentran concentraciones de clorofila de hasta $.7 \mu\text{g l}^{-1}$. Ya dentro de la zona propiamente dicha del afloramiento, hacia el oeste, comienza la distribución en parches del fitoplancton, con máximos de clorofila localizados en las estaciones 27/28 (con una concentración de pigmentos de $1.5 \mu\text{g l}^{-1}$) y 30 a 32, con idéntica concentración máxima. Si nos adentramos en el océano en dirección oeste, los parches empiezan a espaciarse mas y los máximos (concentraciones de clorofila) disminuyen con respecto a la zona anterior: obsérvense las estaciones 34 a 36, con un máximo en la 35 de $.7 \mu\text{g l}^{-1}$, 103 y 104 (con la misma concentración) y la estación mas occidental del estudio, la 108, con un pequeño parche que presenta una concentración alta de clorofila de $.9 \mu\text{g l}^{-1}$. Todas ellas podrían indicar la ya aludida estela de poblaciones fitoplanctónicas, continuación del sistema y producto del transporte horizontal de las masas de agua hacia el interior del océano, hecho común en la dinámica de formación y desarrollo, hasta su decadencia final, de los afloramientos oceánicos.

Si se compara ahora este transecto de clorofilas (figura 23) con el correspondiente de la distribución de nitratos (figura 24), pueden obtenerse algunas consideraciones interesantes (la dinámica y tipo del estado del afloramiento ya se discutió y analizó en el apartado anterior; en ella se dijo que el Domo 4 observado aquí es una zona de afloramiento con presencia de eventos o fenómenos fitoplanctónicos pasados y bombeo o aporte de nutrientes nuevos). Observando los trazos hacia la superficie de las isolíneas de nutrientes y las profundidades de los máximos de clorofila, se puede deducir que el hecho de que los máximos de clorofila se encuentren a profundidades someras (principalmente por debajo de los 20 mts), se debe a la profundidad a la que llegan estos nutrientes según los datos de que se dispone; de todas formas, existen nutrientes en concentraciones mas bajas que el límite de sensibilidad empleado, lo que podría variar dichos datos.

Por otro lado, al observar los bajos valores superficiales de la clorofila (menos de $.1 \mu\text{g l}^{-1}$, por lo general), puede pensarse en la existencia de cierta fotoinhibición superficial debida a la intensidad luminosa, hecho frecuente en estas zonas oceánicas tropicales. Pero el limitado crecimiento fitoplanctónico observado en la superficie, está ocasionado también por la limitación de las mezclas de aguas superficiales tibias y "pobres" (poco fértiles) con aguas mas profundas, frías y "ricas" en nutrientes (fértiles), debido a la fuerte termoclina existente y a la formación de una capa de agua mezclada superficial relativamente estable, en la zona, debida a los efectos ocasionados por el fenómeno denominado como "Oscilación del Sur-El Niño"; esto puede verse con claridad si se observan los perfiles verticales que relacionan la fluorescencia con la temperatura y la salinidad. Analizando éstos (remitirse al apartado anterior de la discusión), se localiza una termoclina en la capa superficial con aguas calientes o tibias mezcladas entre los 27 y los 28 °C y una salinidad salinidad de 33.5 ‰; todo ello es válido, por ejemplo, para la estación 31,

que es una de las comprendidas en lo que se ha considerado, por los resultados obtenidos en este estudio, como la zona mas intensa del afloramiento o "centro" del Domo.

Es decir, si los máximos de clorofila están a profundidades someras y no superficiales, no es por la fotoinhibición, sino entre otras cosas, y de acuerdo a los resultados disponibles, porque la salinidad y la temperatura son adecuadas al desarrollo de la población fitoplanctónica, por la posición y fuerte gradiente de la termoclina, por la existencia de una capa mezclada superficial relativamente estable, y porque los nutrientes sólo alcanzan dicha profundidad-dadas las limitaciones de mezcla ocasionadas por la pycnoclina (termoclina) existente-, en donde pueden ser aprovechados por el fitoplancton, que se encuentra localizado en dichas capas y que está reflejado por las concentraciones de clorofila observadas.

Por otro lado, la posición e importancia de las manchas o parches de poblaciones fitoplanctónicas mostradas por la distribución de la clorofila en este transecto, indican las corrientes o vientos existentes en la zona, es decir, el movimiento y transporte de las masas de agua típicos en un afloramiento oceánico en la costa occidental de los continentes en el hemisferio norte, es decir, en el margen oriental del océano, como ya se mostró en la introducción. O sea, los parches fitoplanctónicos son mayores y mas intensos en la zona considerada como el "centro" del Domo y a medida que las aguas se adentran en el océano, hacia el oeste, por el transporte horizontal de que son objeto, se hacen mas espaciados, dispersos y débiles, hasta su decadencia final por el pastoreo, hundimiento, autólisis, etc., ya en el interior del océano, lo que conduce a su desaparición definitiva en las aguas del mismo (compárense estos transectos con los mapas de distribución horizontal de clorofilas, figuras 17 a 20). A todo ello hay que añadir el ya mencionado modelo conceptual encontrado en el Domo, con parches de fitoplancton del suceso o evento original del afloramiento y la entrada de nuevos nutrientes a las capas de aguas superficiales y subsuperficiales en donde se encuentran éstos (ver explicación detallada de este hecho en el apartado anterior)

De todo lo anterior, puede situarse la zona mas intensa del afloramiento o "centro" del Domo alrededor de las estaciones 31 a 33, estando su borde occidental localizado aproximadamente en las estaciones 103 a 105 y su límite ya fuera de la zona del presente estudio (todo esto puede visualizarse mejor al analizar los otros transectos y comparar los resultados con los obtenidos y registrados en los mapas horizontales de distribución de clorofilas a distintas profundidades, discusión que conforma la última parte de este capítulo). Finalmente, el análisis de los transectos correspondientes al índice de respuesta de fluorescencia o FRI y el de las "clinas" (figuras nº 30 y 29 respectivamente), que ya ha sido llevado a cabo en el apartado anterior de esta discusión, muestra la existencia de una gran capacidad fotosintética en los niveles coincidentes con los máximos de clorofila observados en los transectos respectivos, y que existen claras relaciones entre las "clinas" de nitratos (nutrientes), clorofila (fitoclina), y densidad con la distribución del máximo de clorofila y la densidad para un valor específico dado, que fue determinado comparando los valores respectivos de la fitoclina para cada estación, promediándolos y sacando las profundidades correspondientes para dicho valor promedio de sigma-T.

El estudio del transecto II (figura nº 31) del Domo 4, asimismo en dirección este-oeste como el transecto I, es decir, realizado desde la costa hacia el interior del océano, pero localizado un grado mas hacia el Ecuador que el anterior, presenta los máximos de clorofila en las mismas longitudes y estaciones correspondientes por su localización a las del transecto I: así, la estación

18 se corresponde con la 22, la 52 con la 27, la 48 con la 31 y las estaciones 47 y 46 con las 32 a 36, respectivamente. Además, estos máximos ocurren a profundidades escasas pero están situados en la capa subsuperficial, entre los 15 y los 50 mts. Aquí la distribución de los parches está más dispersa, lo que da idea de que esta zona se encuentra en la periferia o borde sur del afloramiento y, por tanto, del Domo, hecho que puede comprobarse con mayor claridad al observar la distribución horizontal de la clorofila en los mapas respectivos a su distribución superficial y subsuperficial (figuras 17 y 18 respectivamente). Por otro lado, en el extremo más occidental, y adentrado ya en el océano, de este transecto (estaciones 43 a 41) se observa un único parche de fitoplancton; este podría considerarse como el borde sud-occidental del afloramiento, según lo expuesto en el transecto I. El mismo fenómeno de la aparente fotoinhibición superficial también se presenta en este transecto II (valores de concentración de clorofila inferiores a $.1 \mu\text{g l}^{-1}$), pero ya se explicó y analizó en este mismo apartado para el transecto anterior, con lo que no se discutirá aquí. Finalmente, el conjunto da idea, asimismo, del movimiento de las masas de agua, aunque aquí el fenómeno debería interpretarse al revés por la ubicación geográfica del transecto, ya que las aguas en este caso vienen del interior del océano, como parte de la contracorriente ecuatorial.

La ausencia de máximos con concentraciones relativamente altas de pigmentos, permite afirmar también que este transecto fue realizado globalmente fuera de la zona de influencia principal del afloramiento, es decir, del Domo.

El tercer y último transecto realizado para este Domo, tiene dirección latitudinal, de sur a norte atravesando, aparentemente, el centro del Domo (es decir, la zona del afloramiento que es más intensa) (ver figura nº 32).

En el análisis de sur a norte se observan claramente diferenciadas las distintas zonas que atraviesa. Así, en el extremo más cercano al Ecuador, situado por tanto más al sur, se localiza una zona relativamente rica en fitoplancton influenciada probablemente por el afloramiento que se produce en las Islas Galápagos (estación 76, con un máximo de clorofila situado entre los 50 y los 30 mts, ya en la zona inferior de la capa fótica y con una concentración de clorofila alta en términos relativos de $.7 \mu\text{g l}^{-1}$). A continuación se observa una zona oligotrófica, con concentraciones muy bajas de clorofila (menos de $.1 \mu\text{g l}^{-1}$). Después, se localiza la parte sur del afloramiento del Domo de Costa Rica, que queda delimitada por un máximo de clorofila de $.5 \mu\text{g l}^{-1}$, en la estación 82, dentro de la capa más alta de la zona eufótica, entre los 15 y los 30 mts de profundidad y que coincide con una fuerte subida de las isoclinas de los nitratos; esta parte está formada por un gran parche o mancha fitoplanctónica que continúa hasta la estación 86, en la que otro parche más engloba lo que podría considerarse la zona más intensa del afloramiento o "centro" del Domo, pues contiene altas concentraciones (relativas) de clorofila (entre $.8$ y $.9 \mu\text{g l}^{-1}$). Esta distribución coincide globalmente con la observada para la misma zona del afloramiento en los transectos I y II. Yendo hacia el norte, en las estaciones 90 y 91, se localiza otra mancha situada a mayor profundidad y con un máximo de más de $1.0 \mu\text{g l}^{-1}$, que está enlazada con la que proviene de la estación 94/95 y que es fruto del afloramiento costero del Golfo de Fonseca, afloramiento que también se manifiesta posiblemente por la entrada de aguas dulces de la bahía en el océano como se aprecia en el transecto, y que llega hasta la estación 90, dando idea de la intensidad de este afloramiento costero (este agua mezclada, mucho más dulce, con salinidad mayor del 33.5 ‰ y con una temperatura alta, como puede apreciarse en el perfil típico vertical de la figura 11, es muy rica en contenido fitoplanctónico y

nutrientes, la mayoría provenientes de la corriente costera de agua dulce que bordea esta zona del continente desde Panamá hacia el norte; esta corriente es muy superficial y alcanza valores de salinidad en la superficie menores de 32 ‰ (que es la salinidad que tiene a 10 mts de profundidad), de la descomposición de los aportes de la bahía y de los pocos ríos que convergen en ella. Esta zona está influenciada también porque el balance entre la precipitación y la evaporación favorece a la primera, con lo que se favorece al mismo tiempo la baja salinidad encontrada y la permanencia de una capa de agua dulce superficial, como se aprecia en el transecto (nótese la profundidad de los máximos de clorofila encontrados).

También puede observarse la circulación de las masas de agua observando las tres estaciones para las que se presenta la distribución a lo largo de la columna de agua (en esta zona del afloramiento costero del Golfo de Fonseca) de clorofila (F), temperatura (T), salinidad (S) y densidad ($\sigma\text{-T}$) y que son las estaciones 90, 94/95 y 96: vemos que la profundidad mayor de dicha capa de aguas mezcladas superficiales se encuentra en esta última estación; al mismo tiempo, sabemos que la corriente de Costa Rica, prolongación de la contracorriente ecuatorial, viene a lo largo de la costa desde el sur y en esta zona gira hacia el noroeste, para adentrarse en el océano de nuevo; esto ocurre en el área de influencia de las aguas provenientes del Golfo de Fonseca y de la corriente costera de agua dulce superficial mencionada antes y que proviene de Panamá. Todo ello causa una amplia capa de aguas mezcladas calientes de baja salinidad que tienen características diferentes a las del resto del afloramiento. Ahora bien, para poder ubicar mejor éste, su posición y su "centro" o zona de mayor intensidad, conviene revisar en este punto los mapas horizontales de distribución de clorofilas que serán analizados en el apartado posterior de la discusión.

Antes de iniciar el análisis de los tres transectos realizados para el Domo 3, conviene señalar que los recorridos del crucero oceanográfico cayeron en la periferia oriental del afloramiento; el Domo fue localizado con posterioridad, al este de los recorridos efectuados en el crucero. De esta forma, el Domo sólo se observa parcialmente.

Observando el transecto I de clorofila (figura nº 23), puede apreciarse una capa subsuperficial localizada entre los 10 y los 30 mts de profundidad, dentro de la capa fótica, en la que se ven con claridad máximos de clorofila distribuidos vertical (estaciones 60 y 61) y horizontalmente (estaciones 63 a 65; 68 a 70; 73, y un máximo superficial en la estación 77). Los máximos de concentración de clorofila son relativamente bajos ($.6 \mu\text{g l}^{-1}$ a los 45 mts para la estación 63; $.7 \mu\text{g l}^{-1}$ para el máximo de las estaciones 69 y 70; $.5 \mu\text{g l}^{-1}$ para la estación 73; y mas de $.7 \mu\text{g l}^{-1}$ para el máximo superficial de la estación 77). En el caso de las estaciones 60-61, las mas próximas a la costa, el efecto podría deberse a un afloramiento costero que se debe a la atenuación del viento, por una zona baja en la cadena montañosa de la sierra; además, las salinidades son también bajas en la capa superficial de esa parte, aproximadamente entre los 32 y 32.5 ‰; todo ello indica una fuerte mezcla de aguas dulces provenientes de la corriente superficial costera que viene de Panamá y de la Bahía o Golfo de Fonseca, con el agua salada del océano. Pero también puede interpretarse como las características de una zona eutrófica en la que casi no existe limitación de nutrientes (nitratos en este caso) (remítirse a la discusión sobre el papel de los nitratos en este Domo y su relación con la clorofila realizada en el apartado anterior y que va a ampliarse también en el apartado posterior), en la distribución del fitoplancton; también puede observarse que el Domo en conjunto (o mejor dicho, lo poco que se observa del mismo) está localizado mas superficialmente dentro de la columna de agua que en el caso del Domo 4; esto se debe, entre otras

nutrientes, la mayoría provenientes de la corriente costera de agua dulce que bordea esta zona del continente desde Panamá hacia el norte; esta corriente es muy superficial y alcanza valores de salinidad en la superficie menores de 32 ‰ (que es la salinidad que tiene a 10 mts de profundidad), de la descomposición de los aportes de la bahía y de los pocos ríos que convergen en ella. Esta zona está influenciada también porque el balance entre la precipitación y la evaporación favorece a la primera, con lo que se favorece al mismo tiempo la baja salinidad encontrada y la permanencia de una capa de agua dulce superficial, como se aprecia en el transecto (nótese la profundidad de los máximos de clorofila encontrados).

También puede observarse la circulación de las masas de agua observando las tres estaciones para las que se presenta la distribución a lo largo de la columna de agua (en esta zona del afloramiento costero del Golfo de Fonseca de clorofila (F), temperatura (T), salinidad (S) y densidad (sigma-T) y que son las estaciones 90, 94/95 y 96; vemos que la profundidad mayor de dicha capa de aguas mezcladas superficiales se encuentra en esta última estación; al mismo tiempo, sabemos que la corriente de Costa Rica, prolongación de la contracorriente ecuatorial, viene a lo largo de la costa desde el sur y en esta zona gira hacia el noroeste, para adentrarse en el océano de nuevo; esto ocurre en el área de influencia de las aguas provenientes del Golfo de Fonseca y de la corriente costera de agua dulce superficial mencionada antes y que proviene de Panamá. Todo ello causa una amplia capa de aguas mezcladas calientes de baja salinidad que tienen características diferentes a las del resto del afloramiento. Ahora bien, para poder ubicar mejor éste, su posición y su "centro" o zona de mayor intensidad, conviene revisar en este punto los mapas horizontales de distribución de clorofilas que serán analizados en el apartado posterior de la discusión.

Antes de iniciar el análisis de los tres transectos realizados para el Domo 3, conviene señalar que los recorridos del crucero oceanográfico cayeron en la periferia oriental del afloramiento; el Domo fue localizado con posterioridad, al este de los recorridos efectuados en el crucero. De esta forma, el Domo sólo se observa parcialmente.

Observando el transecto I de clorofila (figura nº 23), puede apreciarse una capa subsuperficial localizada entre los 10 y los 30 mts de profundidad, dentro de la capa fótica, en la que se ven con claridad máximos de clorofila distribuidos vertical (estaciones 60 y 61) y horizontalmente (estaciones 63 a 65; 68 a 70; 73, y un máximo superficial en la estación 77). Los máximos de concentración de clorofila son relativamente bajos ($.6 \mu\text{g l}^{-1}$ a los 45 mts para la estación 63; $.7 \mu\text{g l}^{-1}$ para el máximo de las estaciones 69 y 70; $.5 \mu\text{g l}^{-1}$ para la estación 73; y más de $.7 \mu\text{g l}^{-1}$ para el máximo superficial de la estación 77). En el caso de las estaciones 60-61, las más próximas a la costa, el efecto podría deberse a un afloramiento costero que se debe a la atenuación del viento, por una zona baja en la cadena montañosa de la sierra; además, las salinidades son también bajas en la capa superficial de esa parte, aproximadamente entre los 32 y 32.5 ‰; todo ello indica una fuerte mezcla de aguas dulces provenientes de la corriente superficial costera que viene de Panamá y de la Bahía o Golfo de Fonseca, con el agua salada del océano. Pero también puede interpretarse como las características de una zona eutrófica en la que casi no existe limitación de nutrientes (nitratos en este caso) (remítirse a la discusión sobre el papel de los nitratos en este Domo y su relación con la clorofila realizada en el apartado anterior y que va a ampliarse también en el apartado posterior), en la distribución del fitoplancton; también puede observarse que el Domo en conjunto (o mejor dicho, lo poco que se observa del mismo) está localizado más superficialmente dentro de la columna de agua que en el caso del Domo 4; esto se debe, entre otras

características, a que ahora no se observa ningún fenómeno atmosférico-oceánico gráfico anómalo como lo fue el de la "Oscilación del Sur-El Niño" en el Domo 4, con lo que la capa de agua mezclada es mucho más pequeña, la termoclina es superficial, hay menos efectos producidos por lluvias y los nutrientes penetran en bastantes ocasiones dentro de la capa fótica (la concentración de nutrientes en la capa subsuperficial, y aún en la superficial, es mucho más elevada en este Domo que en el Domo 4.) (vease en el transecto I de nitratos de este Domo 3, figura 24, las entradas (aportes o bombeo) marcados por el ascenso casi vertical de las isolíneas, en las estaciones 63, 69 y 70 y 72-73; también puede observarse en la estación 67, aunque aquí solamente llega a los 150 mts, que es el límite de la capa fótica y en donde ya no se aprecian poblaciones fitoplanctónicas). Por otro lado, tampoco se observa el efecto de la intensidad excesiva de luminosidad, es decir, no se aprecia fotoinhibición superficial al contrario de la aparente fotoinhibición observada en el Domo 4.

Puede observarse también, claramente, la dinámica de distribución espacial del fitoplancton y podría localizarse la periferia del Domo en su límite más oriental, entre las estaciones 63 a 70 y quizá más hacia el oeste, en el interior del océano, ya fuera de la zona de estudio; el "centro" del Domo o zona más intensa del afloramiento, puede situarse rondando las estaciones 72 y 77, si tomamos en cuenta el fuerte bombeo de nutrientes en esta zona, marcado por la subida espectacular de las isolíneas en este punto, hasta los 30 mts de profundidad en la estación 72-73.

El análisis del transecto II del Domo 3 (figura nº 25), realizado latitudinalmente de sur a norte, en el extremo más oriental del afloramiento, cerca de la costa, apenas muestra alguna evidencia del mismo en las estaciones 44 a 42, en donde se aprecia un máximo subsuperficial de clorofila relativamente alto ($1.0 \mu\text{g l}^{-1}$), situado entre los 15 y los 25 mts de profundidad en la estación 43; esta zona puede estar influenciada, dada su ubicación geográfica, por la corriente de Costa Rica y por la corriente superficial de agua dulce que viene bordeando la costa desde Panamá, si se observa la inclinación hacia arriba de las isolíneas que delimitan los máximos de clorofila de sur a norte (desde la estación 46 a la estación 43).

En este transecto puede observarse un máximo de clorofila dentro de los 40 mts de profundidad, aunque con una baja concentración de clorofila (poco más de $.4 \mu\text{g l}^{-1}$).

La observación del otro transecto latitudinal realizado para este Domo 3, transecto III, de sur a norte, figura nº 26, localizado más al oeste que el anterior y, por tanto, más cerca del afloramiento, puede indicar el borde oriental o límite este y el borde sur del mismo; de esta forma, el inicio de la zona intensa del Domo correspondería a la estación 81 (también se observa una fuerte subida de las isolíneas que delimitan el máximo, de $.5 \mu\text{g l}^{-1}$, lo que indica de algún modo la circulación oceánica en el lugar).

Los mapas sobre la distribución horizontal de clorofila, que analizaremos posteriormente, determinan, como ya se apuntó antes, la posición del afloramiento de este Domo 3 más al oeste del recorrido de los transectos estudiados y algo más al norte. Esto hace que la presente discusión sobre las características y ubicación del Domo 3 no sea tan amplia como la del Domo 4. Aun así, y como ya señalamos, se aprecian claras diferencias entre este Domo 3 y el Domo 4, diferencias que serán sintetizadas y expuestas en el apartado de las conclusiones.

D. Análisis de la distribución horizontal de la clorofila.

Para poder analizar las distribuciones horizontales de la clorofila en ambos Domos, se realizaron mapas a distintas profundidades en donde se se ñalan con isolíneas, las distintas concentraciones del pigmento. También se rea lizaron mapas que muestran la profundidad del máximo de clorofila, la clorofi la integrada a lo largo de la columna de agua analizada y la topografía de la fitoclina, (ya definida en el resumen).

Se realizaron mapas de la concentración de clorofila superficial (a 5 mts) y subsuperficial (a 15 mts) del Domo 4, que indican máximos de clorofila en la zona mas intensa del afloramiento, es decir, en la zona "central", aproximada, del Domo y muestran un desplazamiento de los máximos de clorofila hacia el sur en la columna vertical de agua, lo que indica la dinámica del Domo y los movimientos de las masas de agua. También se aprecian los efectos costeros, muy marcados por las altas concentraciones de clorofila encontradas, del Golfo de Fonseca, lo que coincide con las observaciones realizadas "in-situ", en las que se localizaron aguas verdes superficiales en dichas estaciones (94 y 95), ver figuras 17 y 18 y transecto III del Domo 4, figura 32.

La clorofila superficial se ha relacionado también en varios estu dios, con valores integrados de productividad primaria, aunque existe un gran error asociado a dicha relación debido a los cambios en el número de asimilación (producción por unidad de clorofila), el cual está influenciado por variables medioambientales, etc. En este estudio, aún no se ha llevado a cabo dicho tipo de análisis, por lo que la relación permanece a nivel de hipótesis teórica en cuanto a la afirmación presentada (29,65,80).

De los estudios realizados por otros investigadores, puede extra erse la conclusión de que las relaciones entre la clorofila superficial o subsuperficial, a nivel cuantitativo y cualitativo, con valores de la clorofila integrada a lo largo de la columna de agua, pueden no estar suficientemente aclaradas con importantes cambios en la población fitoplanctónica a grandes pro fundidades, que si son a pequeñas, sin que halla un cambio proporcionalmente significativo en la región del máximo de clorofila. En los Domos 3 y 4 esta cir cunstancia no se presenta, pues los cambios en la población tienen lugar a pro fundidades superficiales y subsuperficiales como puede observarse en los per files verticales y en los transectos de distribución de clorofila. Esta explica ción avala los resultados del presente estudio aunque sea a nivel meramente cualitativo, y proporciona una hipótesis más sobre la distribución del fitoplanc ton en esta región del Pacífico tropical oriental. Sin embargo, en otras zonas de este Océano, concretamente en el "centro" del mismo, no se han observado estas correlaciones positivas entre valores superficiales y subsuperficiales de clorofila y los de la clorofila integrada, pues los máximos no se reflejan en los primeros valores mencionados (el centro del Pacífico es la mayor zona oligotrófica de todos los océanos, y por tanto, la mas pobre o menos fértil). Es decir, de acuerdo con lo reportado por diversos investigadores, en áreas de afloramientos y de corrientes limítrofes orientales, se encuentran relaciones positivas entre los valores mencionados, aunque existen ciertas variaciones en los mismos. Estas, por otro lado, indican que aun si hay una relación positi va a nivel cualitativo, como en el caso estudiado aquí entre dichos parámetros, o lo que es lo mismo, que la clorofila superficial sea usada como un índice de las propiedades de la columna de agua, la relación debería ser calibrada en el área geográfica respectiva y bajo las condiciones ambientales en las que pudiera ser usada. Estos fenómenos tienen una explicación físico-biológica, de

acuerdo con los movimientos de las masas de agua, la circulación superficial de cada océano, consiste en grandes giros en el sentido del reloj, en el hemisferio norte (como ya se expuso en la introducción); pero existen situaciones, como es el caso del Domo de Costa Rica, en que por la posición de la costa, las corrientes se ven forzadas a girar en sentido contrario al reloj en el hemisferio norte; en estos casos, la capa mas superficial es mas delgada y la termoclina es superficial o subsuperficial. Así, agua rica en nutrientes subsuperficial y fría, es bombeada a la superficie, con lo que la zona se vuelve fértil. Y todo ello, involucra las relaciones encontradas, mencionadas anteriormente, positivas, entre las concentraciones de las clorofilas superficiales y subsuperficiales y los valores de las clorofilas integradas y que aparecen en el presente estudio (18, 19, 21, 29, 53, 57, 65, 80, 93).

Además, en aguas eutróficas como las del Domo, con fuertes gradientes de concentraciones de clorofila entre el máximo y el mínimo, los valores superficiales podrían ser buenos indicadores de cambios biológicos en el fitoplancton (por ejemplo, en la composición de especies, la estructura de edad de la población, la productividad primaria, etc.).

Respecto a la observación del mapa de la profundidad del máximo de clorofila del Domo 4, figura nº 19, se muestra una distribución de los parches de fitoplancton similar a la que se muestra en los transectos respectivos, aunque la densidad de estaciones en general y la limitada sinopsis de los estudios no permite mapear las manchas, con lo que unicamente se puede demostrar su existencia de manera cualitativa. La zona mas intensa del afloramiento o "centro" del Domo, corresponde a las estaciones 31 y 32 y hacia el norte, con máximos de clorofila en las estaciones 27-28 y 104-105, que coinciden también con los del transecto I del Domo 4. Por otra parte, el análisis del mapa de distribución de la fitoclina muestra la zona del Domo, que hemos denominado como "centro", desplazada hacia el norte y algo mas hacia el oeste que el mapa del máximo de clorofila, pero coincidiendo aproximadamente con la ubicación del mismo en los mapas de clorofilas superficial y subsuperficial. Esta situación difiere también de la mostrada en el mapa de la clorofila integrada, y señala precisamente la dinámica de la población fitoplanctónica y su típica formación en parches aislados, además de la situación de desarrollo del afloramiento, ya comentada anteriormente.

Finalmente, los mapas de la distribución de la clorofila integrada a lo largo de la columna de agua (figuras 21 y 22), proporcionan una idea acerca de las zonas de mayor producción fitoplanctónica. Es probable que las zonas con valores mas altos de clorofila integrada sean las de mayor aporte de materia orgánica al fondo, pues son las que contienen mayor cantidad de organismos fitoplanctónicos; esto conlleva a un posible desarrollo de organismos bentónicos que serán futuros indicadores de la zona de afloramiento en estudios posteriores, aunque en dicho proceso están involucrados una gran cantidad de factores, pues el fondo está a 4.000 mts de profundidad. Por otro lado, la clorofila integrada a lo largo de la columna de agua, en superficie por metro cuadrado, da idea de la existencia de importantes parches fitoplanctónicos en la zona, lo que permite determinar la fertilidad de la misma con bastante exactitud, es decir, la biomasa fitoplanctónica. Comparados con estos valores, los máximos de clorofila que figuran en los transectos resultan valores puntuales que muestran su distribución espacial, pero no los de toda la columna de agua (18, 19, 21, 53, 57, 65, 80).

Para terminar, al observar y comparar los mapas de las figuras 21 y 22, puede afirmarse que los valores integrados de la clorofila en el Domo 3 son mayores que los del Domo 4. Esto indicaría una mayor cantidad de fitoplancton en el primero y que las aguas en esa época son mas fértiles que las del Domo 4.

E.Figuras.

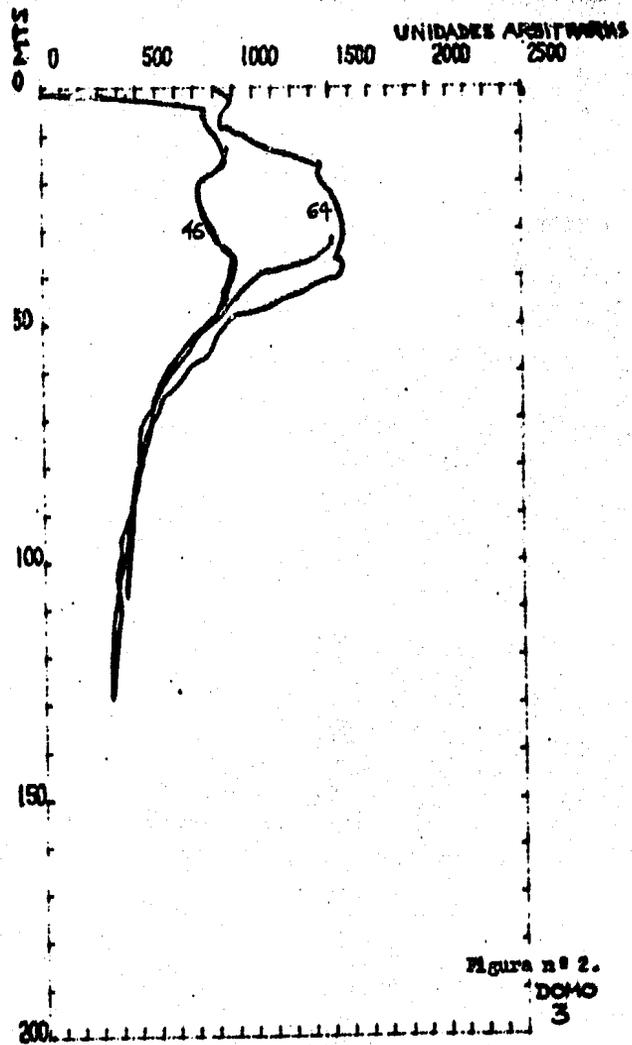
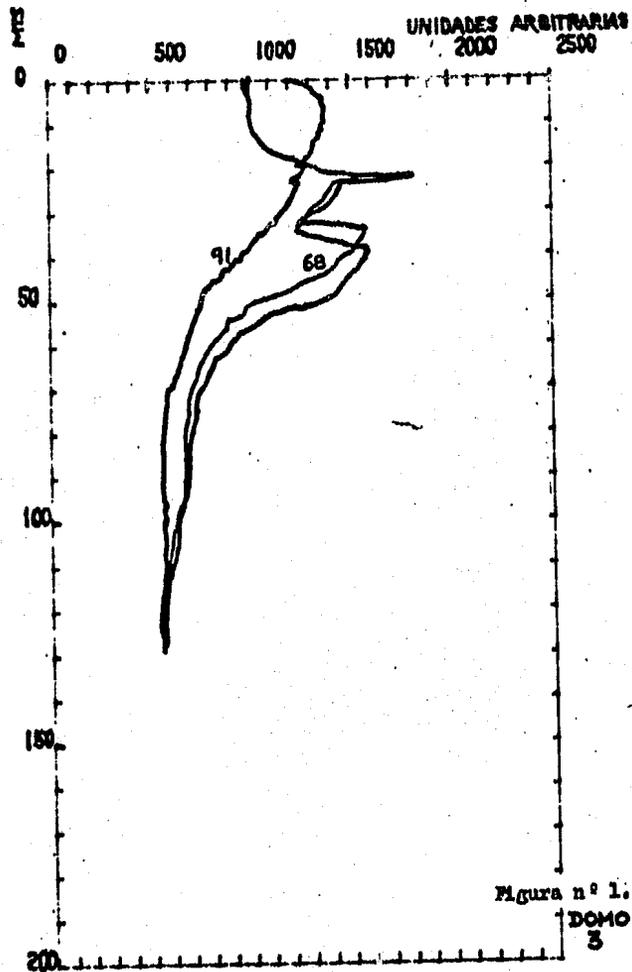
- Figuras 1 a 6. Perfiles verticales típicos de fluorescencia de dos o más estaciones realizadas en el mismo lugar, pero en distintos tiempos.
- Fig. 1. Domo 3. Estaciones 68 y 91.
 - Fig. 2. Domo 3. Estaciones 46 y 64.
 - Fig. 3. Domo 3. Estaciones 70 y 82.
 - Fig. 4. Domo 4. Estaciones 38, 39 y 102.
 - Fig. 5. Domo 4. Estaciones 31 y 87.
 - Fig. 6. Domo 4. Estaciones 48 y 85.
- Figuras 7 a 14. Perfiles verticales típicos de fluorescencia de distintas estaciones comparados con perfiles verticales de temperatura (T), salinidad (S) y densidad ($\sigma\text{-T}$ ó $\sigma\text{-T}$).
- Fig. 7. Domo 3. Estación 57.
 - Fig. 8. Domo 3. Estación 62.
 - Fig. 9. Domo 3. Estación 68.
 - Fig. 10. Domo 4. Estación 40.
 - Fig. 11. Domo 4. Estación 90.
 - Fig. 12. Domo 4. Estación 94/95.
 - Fig. 13. Domo 4. Estación 96.
 - Fig. 14. Domo 4. Estación 106.
- Figuras 15 a 22. Mapas horizontales de la distribución de clorofila a distintas profundidades (en todos ellos, son cantidades globales de clorofilas más feofitinas- o "phaeophytina"-).
- Fig. 15. Domo 3. Profundidad del máximo de clorofila (en mts).
 - Fig. 16. Domo 3. Topografía de la fitoclina (en mts).
 - Fig. 17. Domo 4. Clorofila superficial, a 5 mts (en $\mu\text{g l}^{-1}$).
 - Fig. 18. Domo 4. Clorofila subsuperficial, a 15 mts (en $\mu\text{g l}^{-1}$).
 - Fig. 19. Domo 4. Profundidad del máximo de clorofila (en mts).
 - Fig. 20. Domo 4. Topografía de la fitoclina (en mts).
 - Fig. 21. Domo 3. Clorofila integrada en la columna de agua hasta 100 mts de profundidad en promedio (en $\mu\text{g l}^{-1}$).
 - Fig. 22. Domo 4. Clorofila integrada en la columna de agua hasta 100 mts de profundidad en promedio (en $\mu\text{g l}^{-1}$).
- Figuras 23 a 32. Transectos (secciones) oceanográficos longitudinales (de este a oeste, E-W) y latitudinales (de sur a norte, S-N) principales, realizados en ambos cruceros.
- Fig. 23. Domo 3. Transecto I (E-W). Clorofila más feofitina (o "phaeophytina"), en $\mu\text{g l}^{-1}$.
 - Fig. 24. Domo 3. Transecto I (E-W). Nitratos, en $\mu\text{gátomos l}^{-1}$.
 - Fig. 25. Domo 3. Transecto II (S-N). Clorofila más feofitina, en $\mu\text{g l}^{-1}$.
 - Fig. 26. Domo 3. Transecto III (S-N). Clorofila más feofitina, en $\mu\text{g l}^{-1}$.
 - Fig. 27. Domo 4. Transecto I (E-W). Clorofila más feofitina, en $\mu\text{g l}^{-1}$.
 - Fig. 28. Domo 4. Transecto I (E-W). Nitratos, en $\mu\text{gátomos l}^{-1}$.
 - Fig. 29. Domo 4. Transecto I (E-W). Distribución de diversas "clinas" (fitoclina, de la clorofila; nitrocl

na, de nitratos y nitritos; pycnoclina, de la densidad o $\sigma\text{-T}$), de la profundidad del máximo de clorofila y de la densidad para un valor específico ($\sigma\text{-T } \sigma_{\theta} = 22.45$).

Fig.30.Domo 4. Transecto I (E-W). Distribución del "índice de respuesta de fluorescencia" o FRI, señalando el máximo principal (trazo grueso) y el secundario (línea discontinua).

Fig.31.Domo 4. Transecto II (E-W). Clorofila mas feofotina, en $\mu\text{g l}^{-1}$.

Fig.32.Domo 4. Transecto III (S-N). Clorofila mas feofitina, en $\mu\text{g l}^{-1}$.



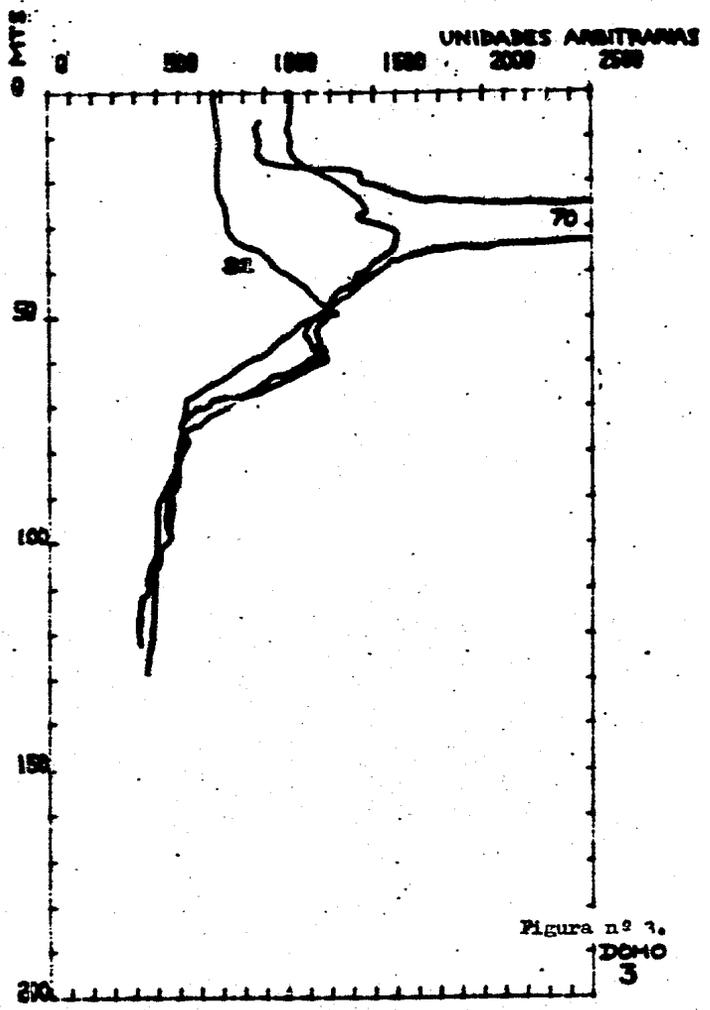


Figura nº 3.
 DCHO
 3

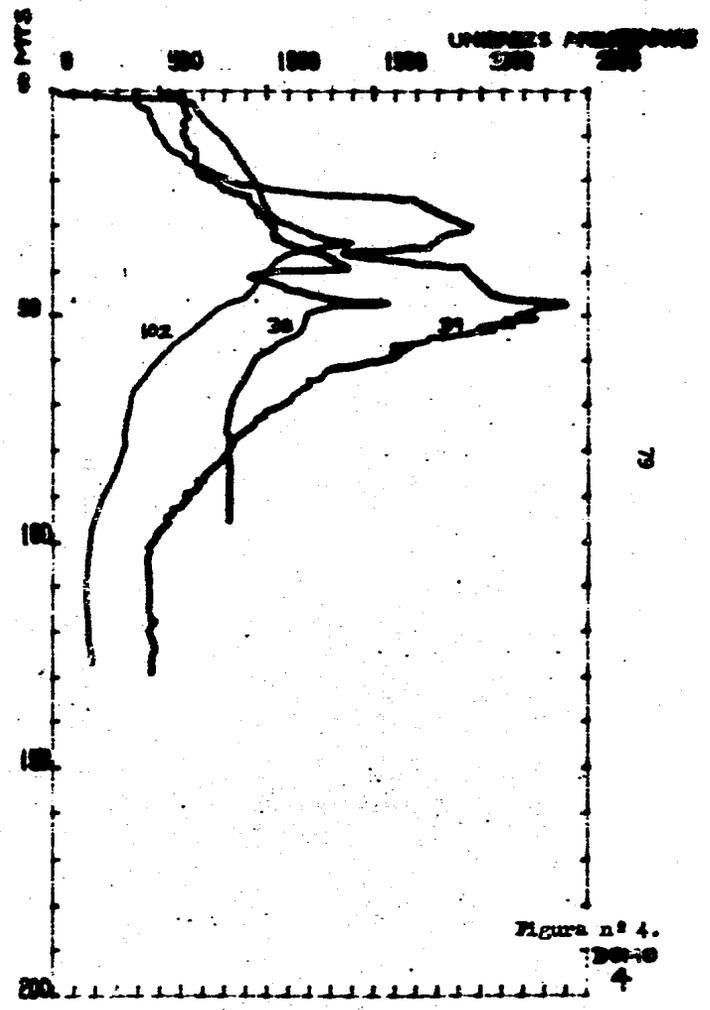
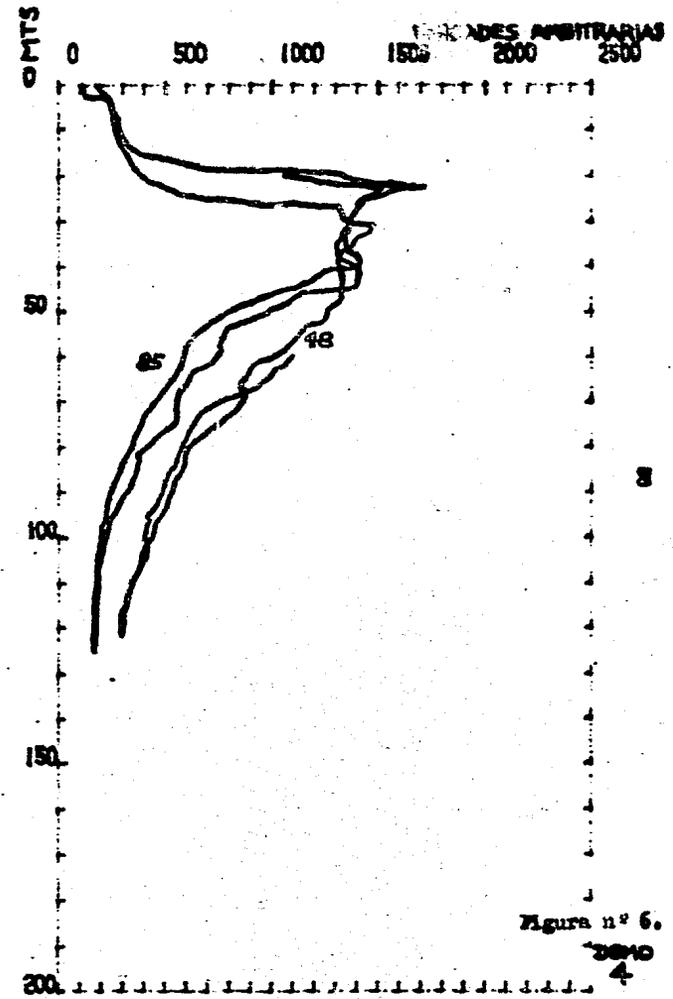
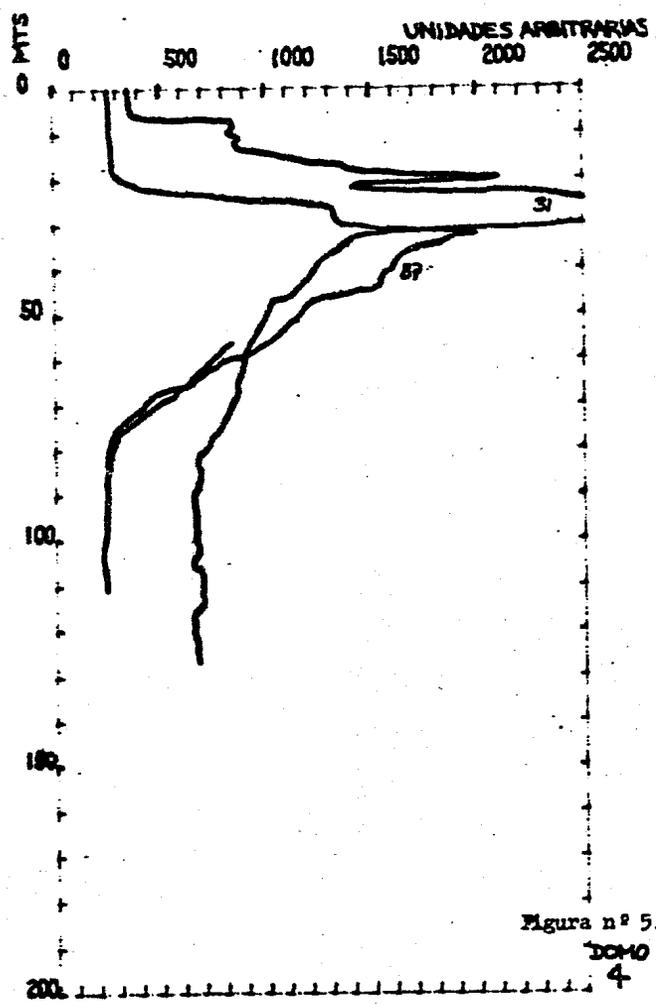


Figura nº 4.
 DCHO
 4



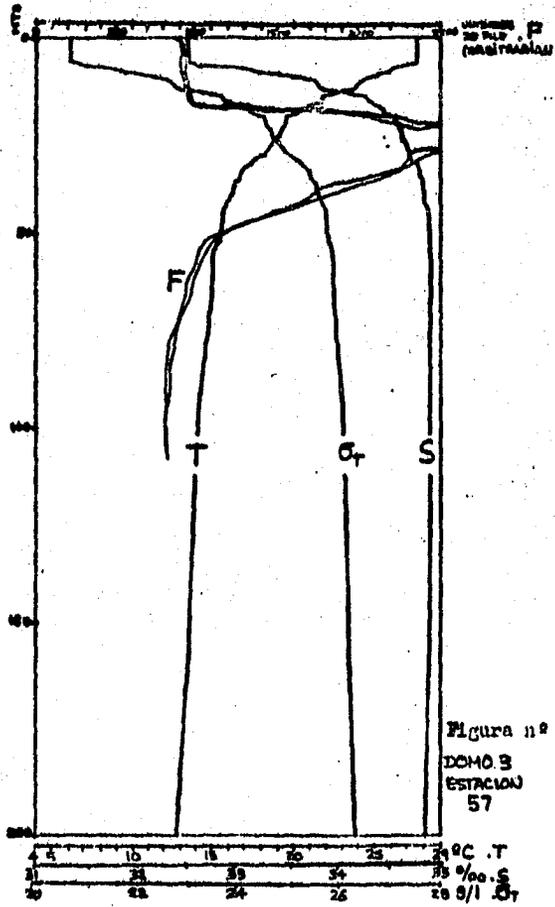


Figura n° 7.
DOMO 3
ESTACION
57

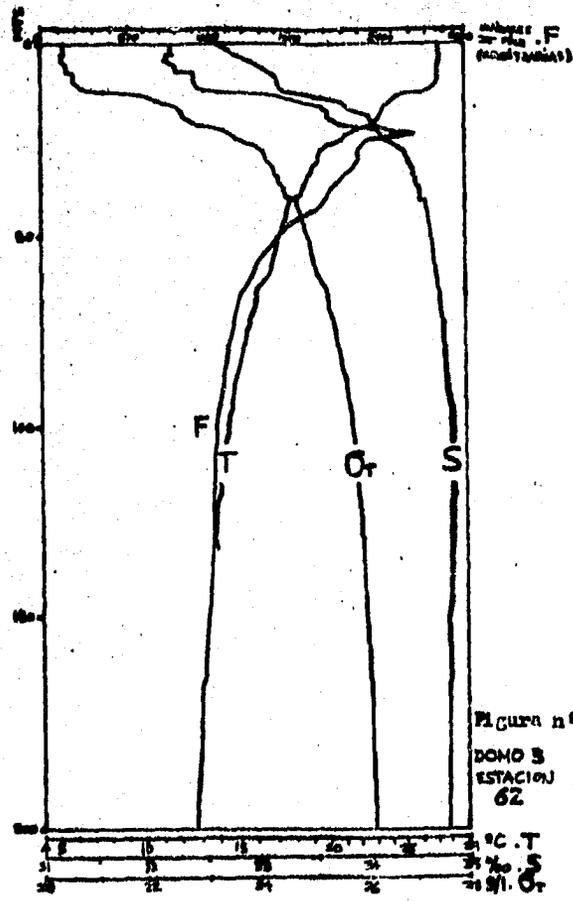
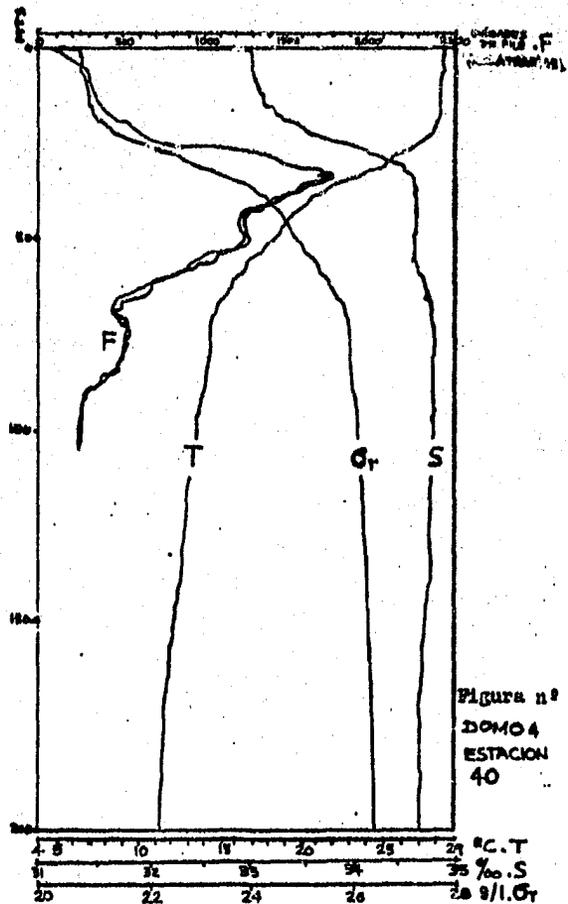
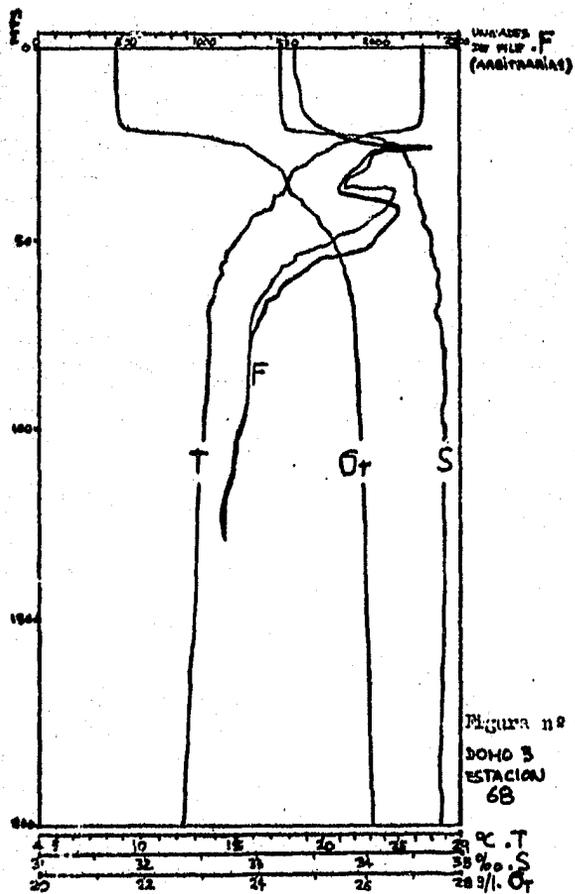
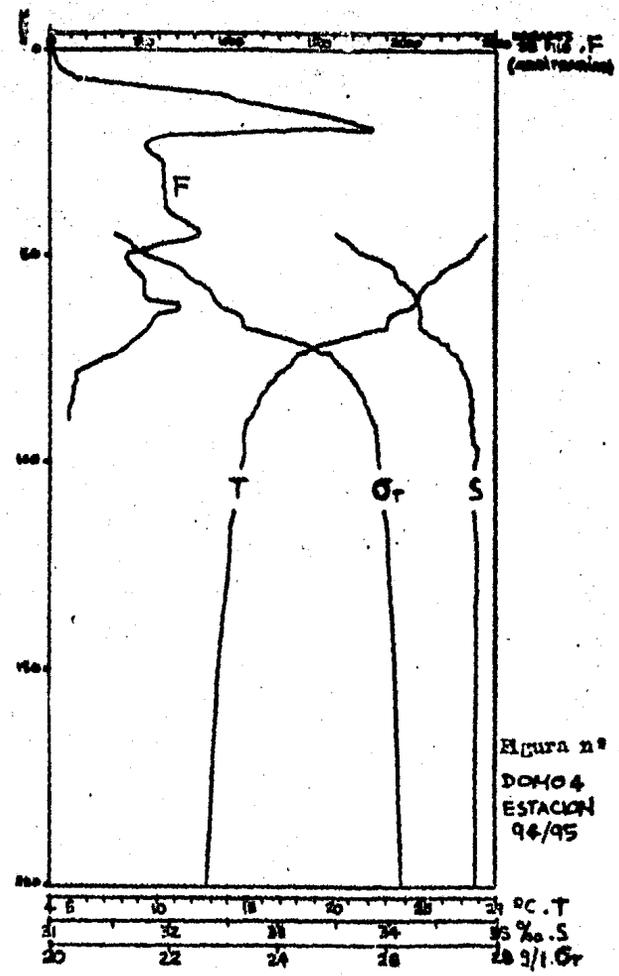
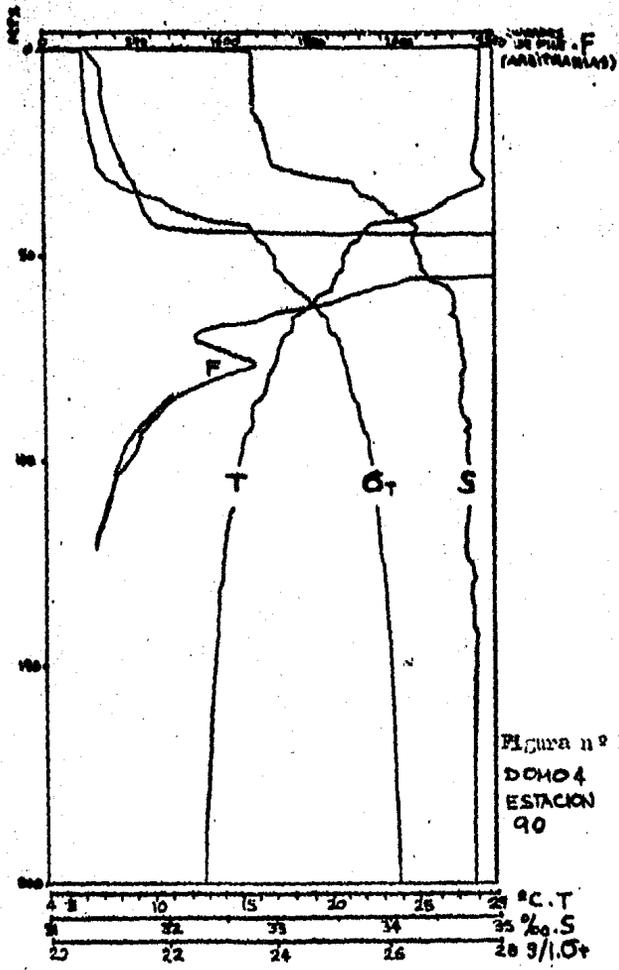
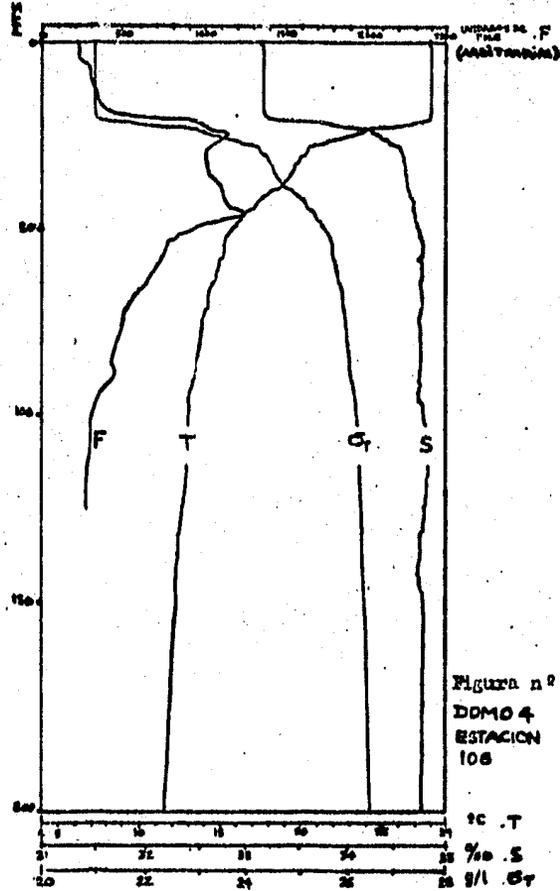
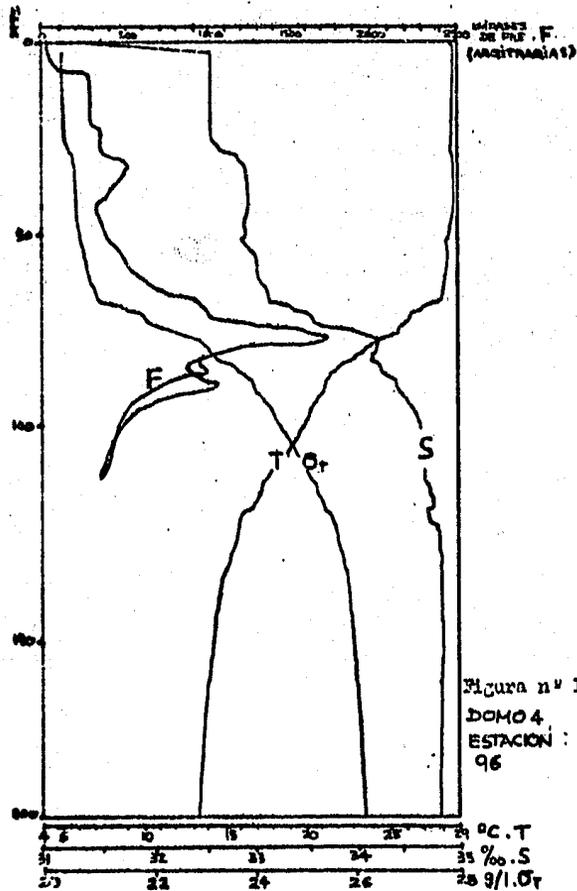


Figura n° 8.
DOMO 3
ESTACION
62







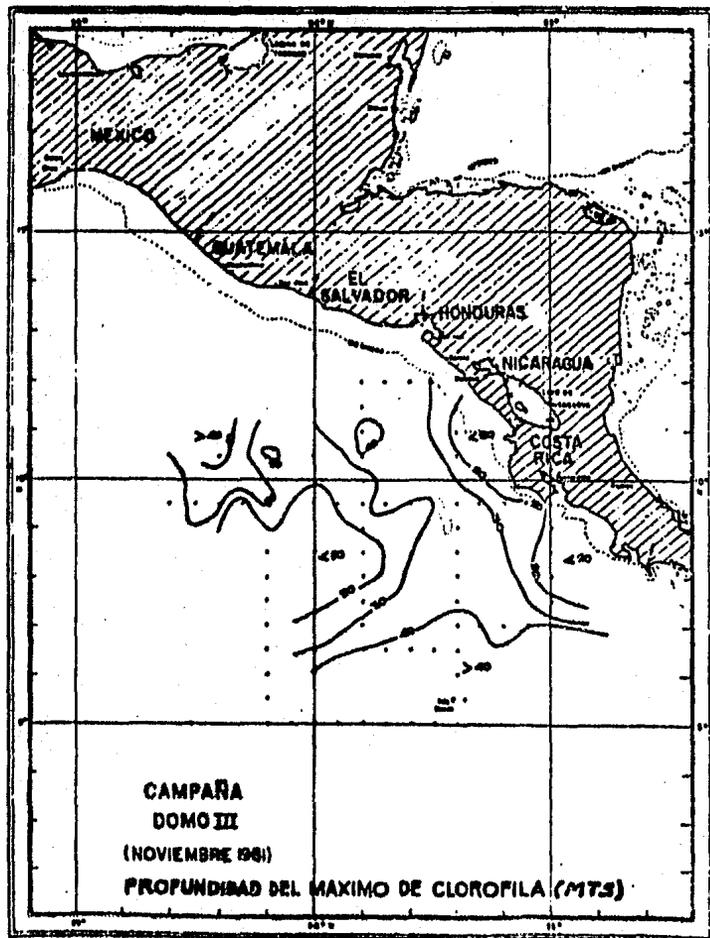


Figura n° 15.

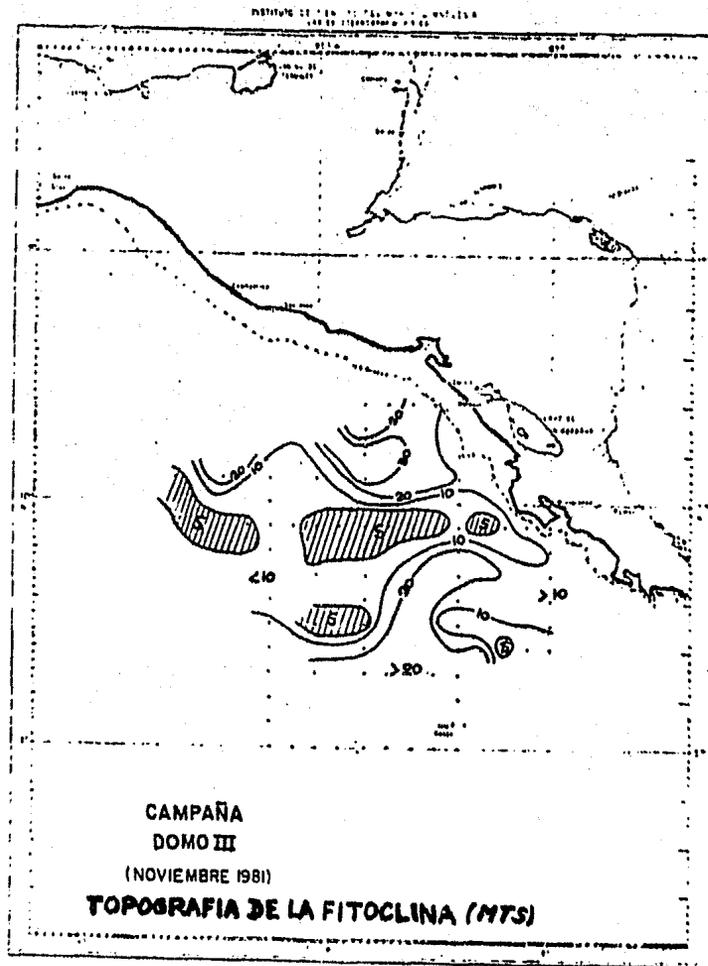


Figura n° 16.

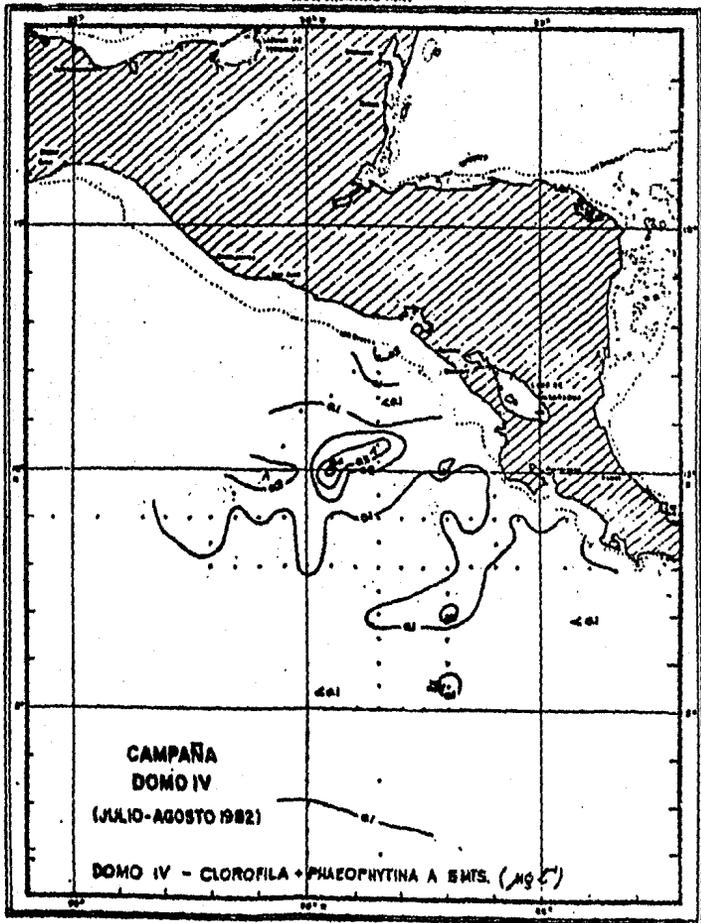


Figura n° 17.

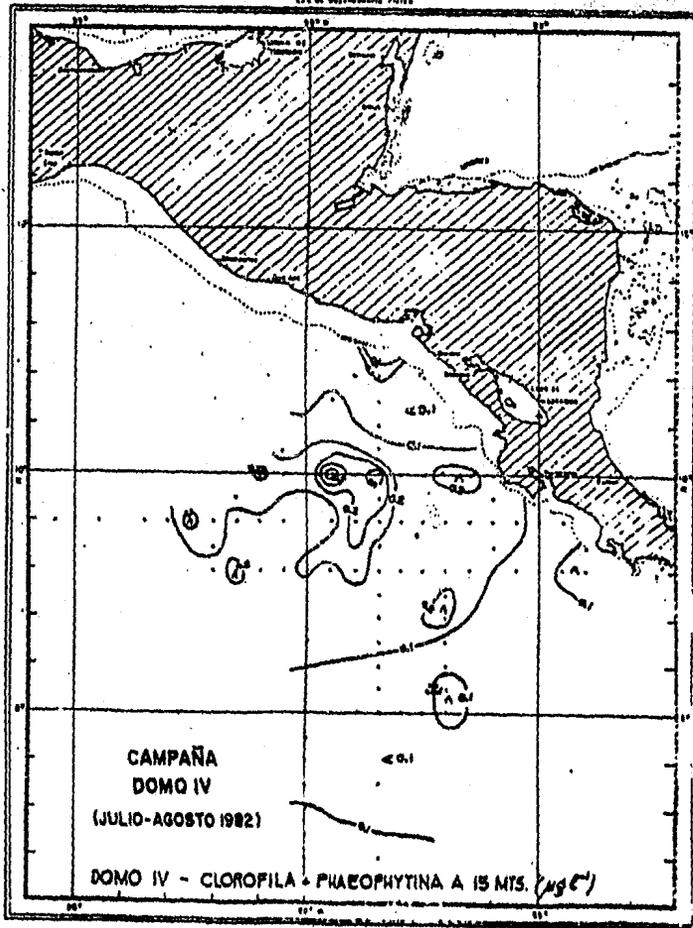


Figura n° 18.

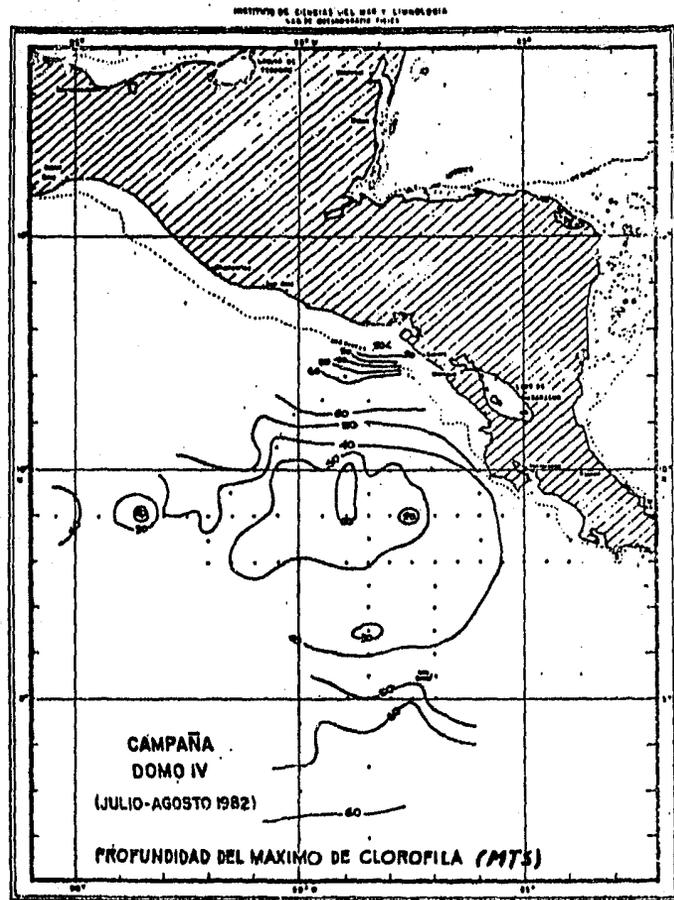


Figura n° 19.

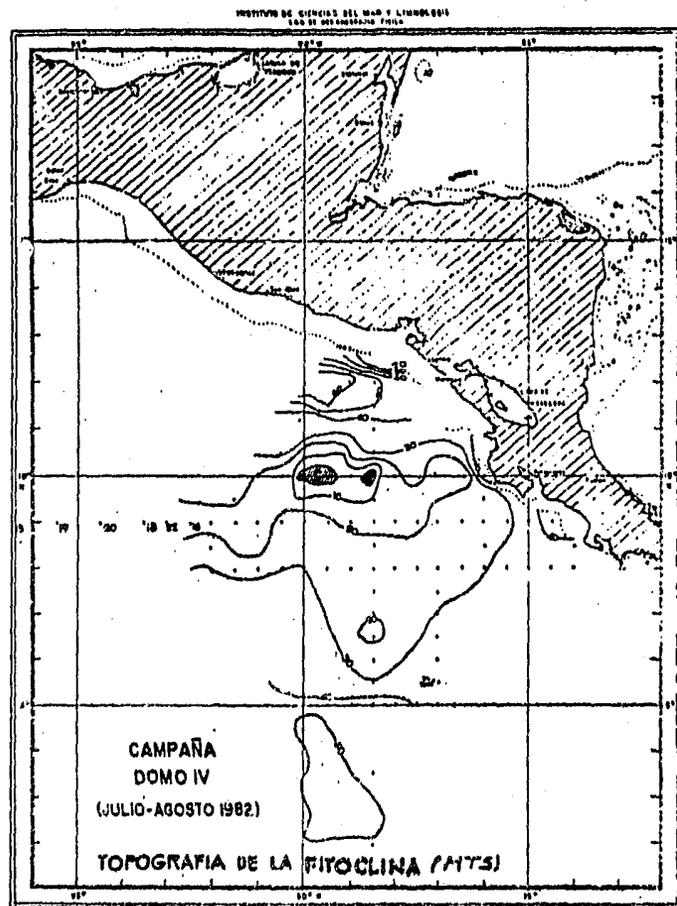


Figura n° 20.

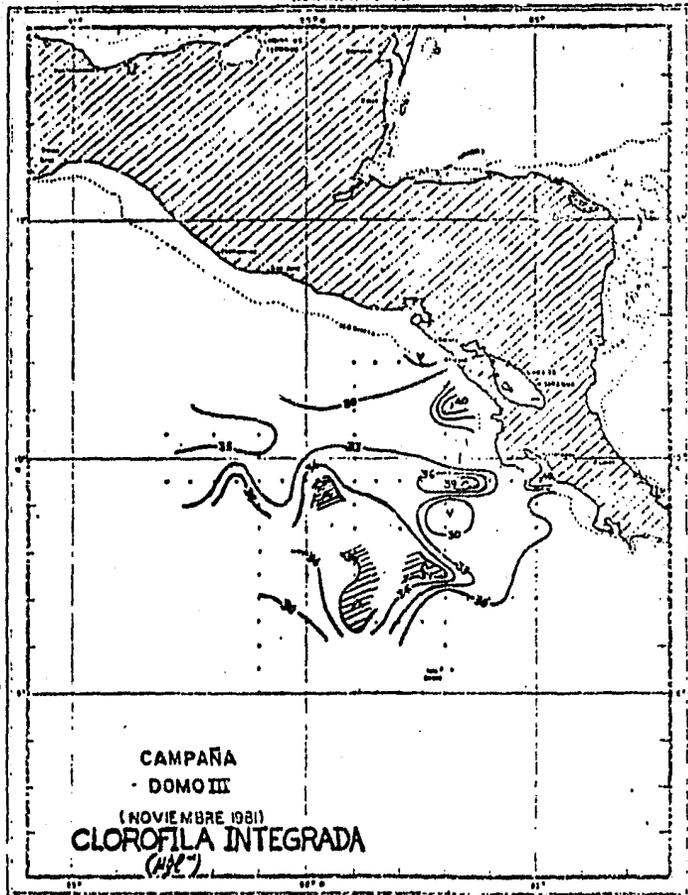


Figura n° 21.

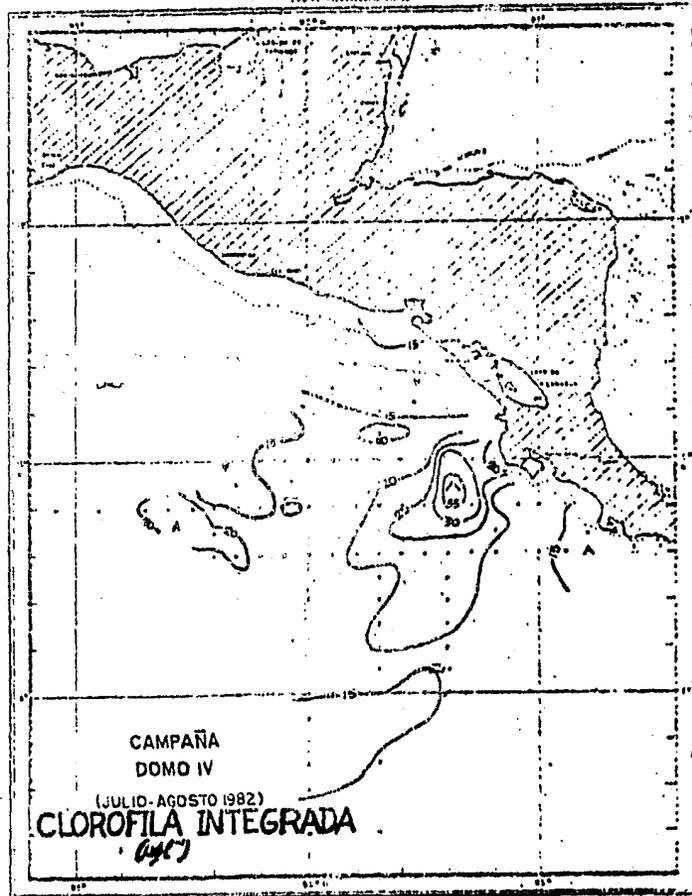
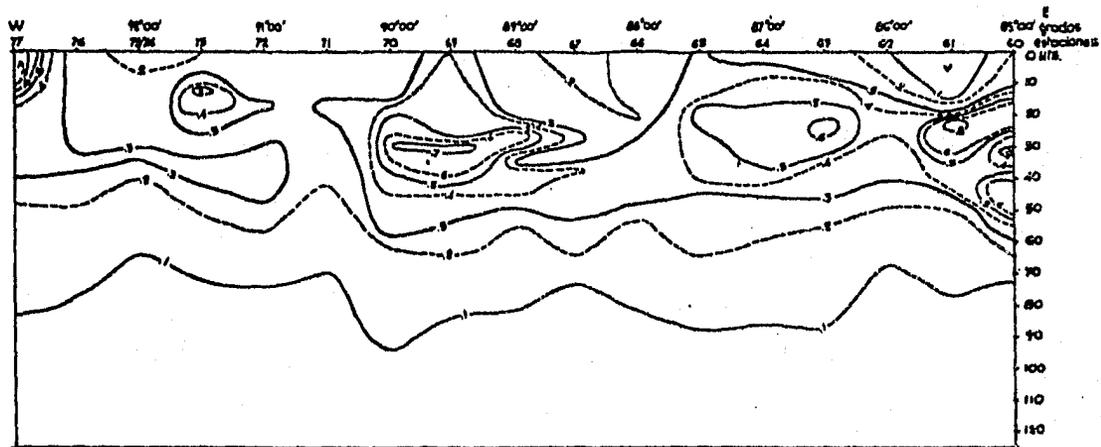


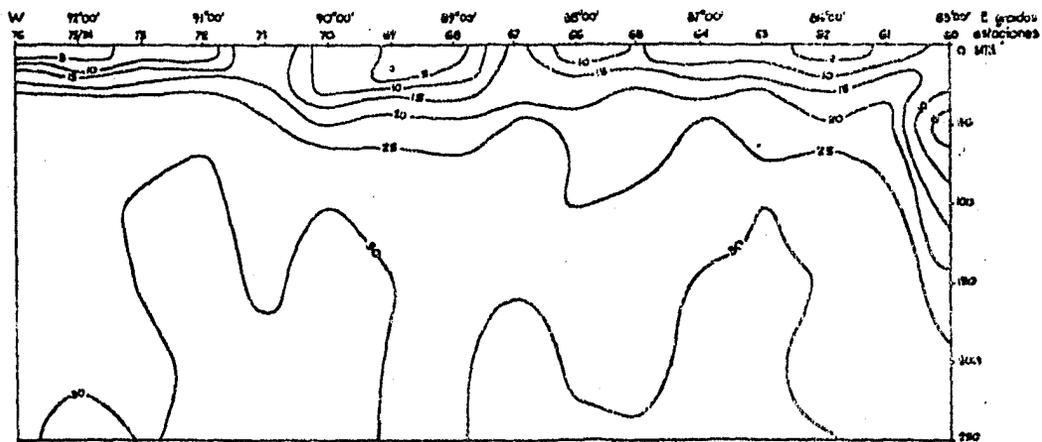
Figura n° 22.



TRANSECTO I - DOMO 3

Figura n° 23.

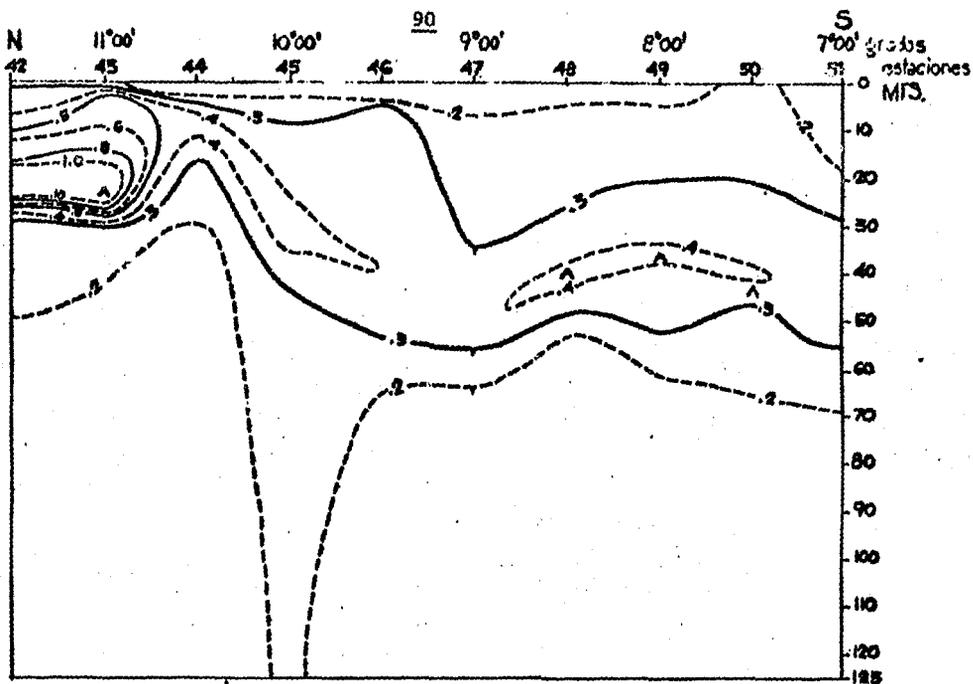
CLOROFILA + PHAEOPHYTINA (x 10⁶)



TRANSECTO I - DOMO 3

Figura n° 24.

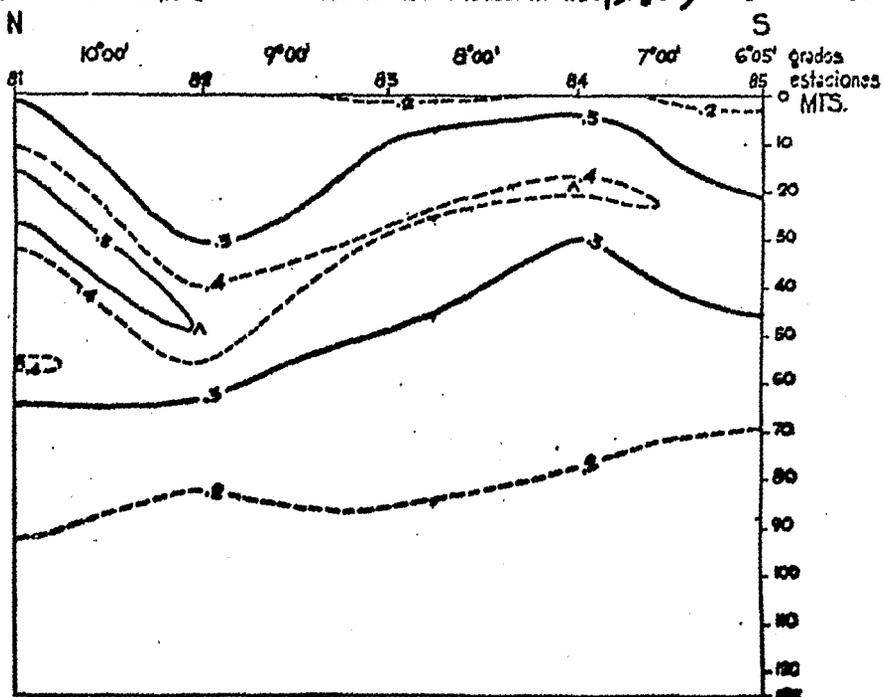
NITRATOS (x 10⁴)



TRANSECTO II - DOMO 3

CLOROFILA + FIAEOPHYTINA ($\mu\text{g l}^{-1}$)

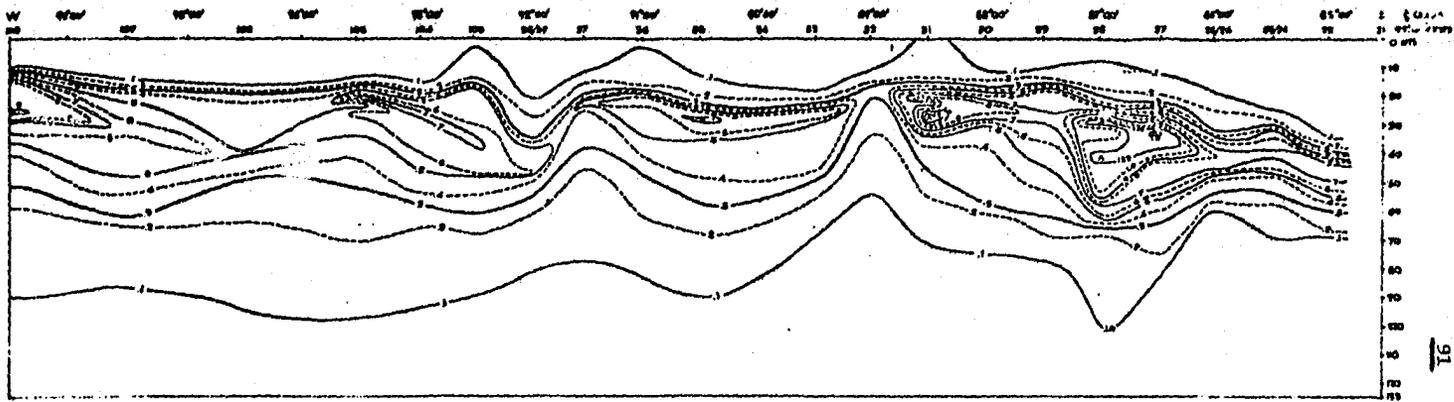
Figura nº 25.



TRANSECTO III - DOMO 3

CLOROFILA + FIAEOPHYTINA ($\mu\text{g l}^{-1}$)

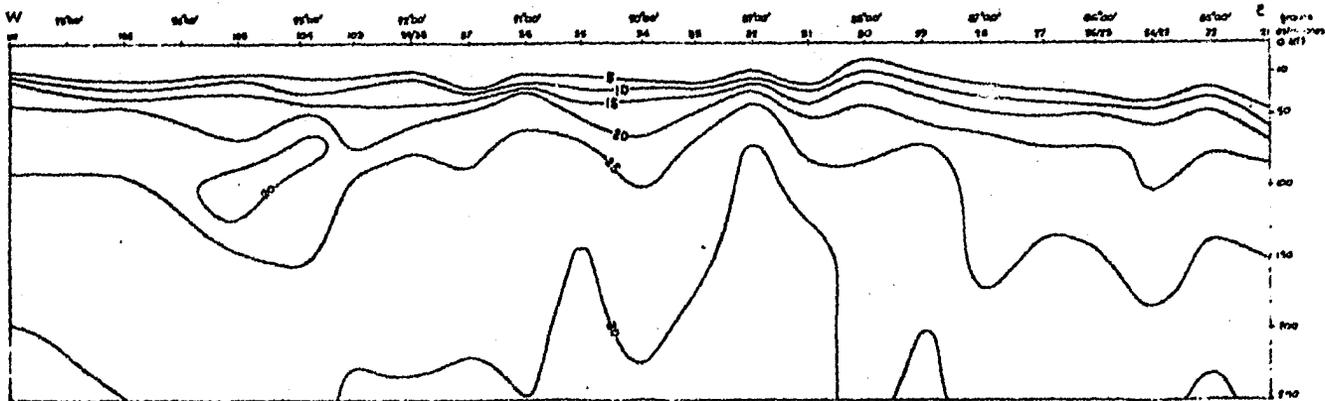
Figura nº 26.



TRANSICCIÓN I - DOMO 4

Figura n° 27.

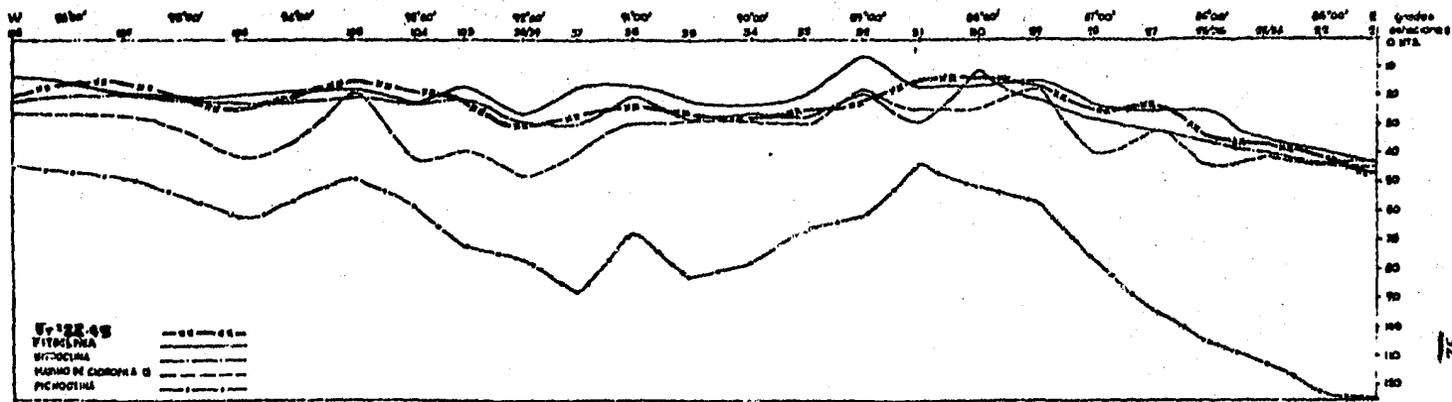
CLOROFILA + FAEOFITINA (µg/l)



TRANSICCIÓN I - DOMO 4

Figura n° 28.

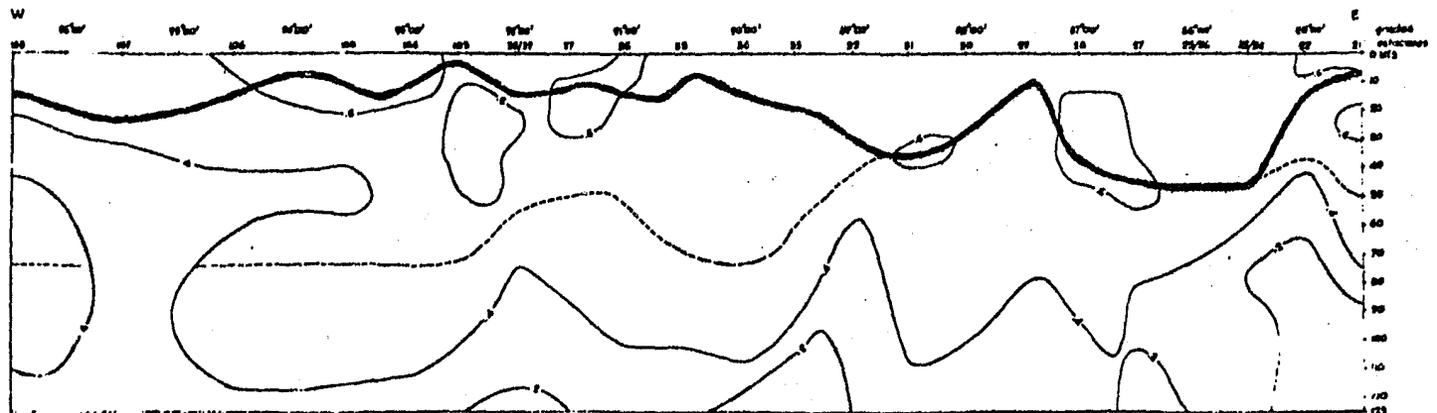
NITRATOS (µg/l)



TRANSECTO I - DOMO 4

Figura n° 29.

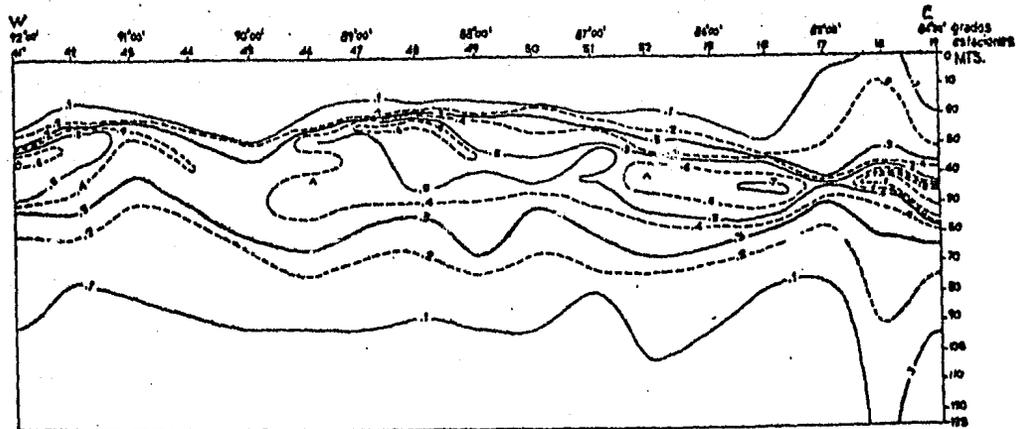
92



TRANSECTO I - DOMO 4

Figura n° 30.

INDICE DE RESPUESTA DE FLUORESCENCIA (R.F.L.)

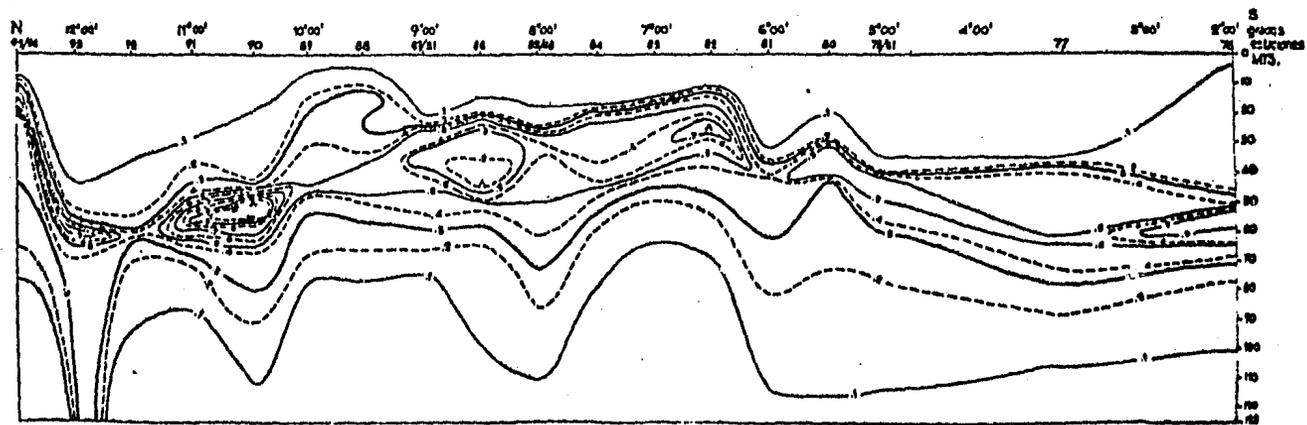


TRANSECTO II - DOMO 4

Figura n° 31.

CLOROFILA + PHAEOPHYTINA (µg/l)

53



TRANSECTO III - DOMO 4

Figura n° 32.

CLOROFILA + PHAEOPHYTINA (µg/l)

VI. Conclusiones.

1. Se ha comprobado una estrecha relación lineal entre la fluorescencia y la clorofila, lo que confirma la validez del método empleado. Así, el método de la fluorescencia "in-vivo" o "in-situ", aunque con ciertas limitaciones con las que hay que contar, es un buen indicador para calcular la fluorescencia del fitoplancton, las concentraciones cuantitativas de clorofila, la distribución vertical y horizontal del fitoplancton y la biomasa fitoplanctónica (aunque en este último caso existan pérdidas de información por la relación existente entre ambos parámetros, que varía entre especies y estado fisiológico de las células).
2. La calibración de los datos de fluorescencia vs. clorofila mostró correlaciones altas para el Domo 4 (de un $r = 0.8$), a pesar de la gran dispersión de los datos existentes, que también fueron muchos. Las correlaciones para el Domo 3, con muchos menos datos, fue alta (en este caso, mayor que para el Domo 4, pues el coeficiente de correlación, r , fue de 0.89); también hubo una gran dispersión en los datos de este Domo.
3. Los máximos y mínimos de concentraciones de clorofila observados resultan relativos si se comparan con las concentraciones de otros afloramientos más importantes, pero responden a las características encontradas para la zona y, por lo tanto, deben tomarse como tales.
4. La discusión realizada en torno a la fluorescencia inducida por el inhibidor fotosintético DCMU y al Índice de Respuesta de Fluorescencia o FRI, permite afirmar que el FRI indica algún grado de limitación de la capacidad fotosintética celular y una gran contribución de la fluorescencia inactiva de las células. De este modo, una fuerte respuesta de la fluorescencia al DCMU es característica de un buen crecimiento del fitoplancton. Por tanto, el FRI da idea de la "viabilidad" celular del fitoplancton; es decir, una buena capacidad fotosintética, que puede estar determinada porque la población fitoplanctónica es joven y está desarrollándose adecuadamente. Es decir, valores altos de FRI implican una mayor capacidad fotosintética de las células fitoplanctónicas.
5. La existencia de aguas eutróficas muy fértiles en ambos Domos, resultado de los afloramientos que tienen lugar en dicha zona del Pacífico tropical oriental (aunque siempre sean resultados relativos, como ya se dijo en el punto 3 de este apartado). En el Domo 4, y como consecuencia del fenómeno denominado "Oscilación del Sur-El Niño", se observa un empobrecimiento de la capa superficial debido a la ausencia de mezcla de las aguas calientes superficiales con aguas más profundas, frías, a consecuencia de una fuerte termoclina existente en la zona y la formación de una capa mezclada superficial relativamente caliente que es poco fértil y que cubre casi 30 mts de profundidad en la cara fótica; todo ello limita la presencia de poblaciones fitoplanctónicas en esa capa superficial.
6. Los datos extraídos de los mapas de distribución horizontal y de la clorofila integrada, muestran una cosecha en pie de fitoplancton estable para el Domo 4, distribuida a lo largo de la capa subyacente a la capa mencionada en el punto anterior, superficial, caliente y poco fértil. Para el Domo 3, al muestrearse en la periferia del área de mayor influencia del afloramiento, sólo se encontraron parches aislados superficiales o subsuperficiales, con cosechas en pie de fitoplancton relativamente grandes, distribuidas en la columna de agua según se muestra en el mapa correspondiente a la clorofila integrada.
7. Se comprueba biológicamente que el Domo, y por tanto el afloramiento, es un ecosistema dinámico, compuesto por manchas o parches de fitoplancton que se

desplazan, derivan y dispersan horizontalmente, en dirección hacia el interior del océano, y dejando una estela de éstos a su paso, por efecto del transporte de las masas de agua debidos a las corrientes y a los vientos existentes en la zona. También existe un limitado movimiento vertical en la columna de agua, debido al propio movimiento de los organismos (en pocas ocasiones, pues son pocas las especies fitoplanctónicas móviles), bien por el ascenso y posterior hundimiento de éstos dentro del proceso global del afloramiento o surgencia, bien por pastoreo, autólisis, etc., al final del proceso, o bien por los propios procesos de mezclas de las aguas.

8. En la zona del Domo de Costa Rica no se observa una estructura típica de un perfil tropical, ya que la termoclina y la nitroclina están localizadas en las capas superficial y subsuperficial, y no en el límite inferior de la zona eufótica, como debería ser en la mencionada estructura típica tropical.

9. Se observa un modelo conceptual de afloramiento o surgencia, caracterizado por la presencia de eventos o fenómenos ("blooms" o florecimientos) fitoplanctónicos pasados, que tuvieron lugar en la formación del afloramiento en un momento inicial; por otro lado, dichas poblaciones fitoplanctónicas están localizadas en parches más o menos aislados y relativamente grandes en ocasiones, en las zonas "centrales" o más intensas del Domo, limitados a zonas o capas cercanas a la superficie debido a la densidad de población de dichos parches (los máximos están localizados entre los 15 y 35 mts para el Domo 3 y entre los 20 y los 60 mts para el Domo 4.). Asociado a todo ello, existe el aporte o bombeo de nutrientes procedentes de unos 150 a 250 mts de profundidad, nuevos, que permiten el mantenimiento de estos parches y convierten a la zona en fértil.

10. Existe una relación directa entre los nutrientes y las concentraciones de clorofila, según se desprende del análisis de los respectivos transectos y mapas. De dicha relación puede extraerse la existencia de un gran aporte de nutrientes nuevos en el Domo 4, en cantidades mayores a las que puede asimilar el fitoplancton, la inexistencia de este aporte excesivo en el Domo 3, y el efecto que con sus aportes desde los 150 a 250 mts de profundidad producen los nutrientes en ambos Domos, en cuanto a la fertilidad de la zona. Así, por ejemplo, en el Domo 3, se localiza el crecimiento de fitoplancton en una zona subsuperficial en donde el bombeo de nutrientes nuevos es intenso. Además, no se observa limitación de nutrientes en ninguno de los Domos. De lo anterior, se deduce que en el Domo 4 los nutrientes son producidos a velocidad y en cantidad mayores que a la velocidad y cantidad en que son asimilados por el fitoplancton, siendo ésta, y no la limitación de nutrientes, como sugieren algunos autores, la característica principal en este punto, del Domo 4.

11. El pastoreo no parece ser un factor limitante en el desarrollo del fitoplancton en ninguno de los dos Domos analizados, de acuerdo a las bajas concentraciones de floculmentos encontrados dentro del total de la clorofila (menos del 15 % en promedio); existe, quizá, una anomalía producida por las grandes cantidades de nutrientes nuevos en los parches fitoplanctónicos provenientes de eventos pasados, que es la situación encontrada en el Domo.

12. Se encontraron diferencias sustanciales entre ambos Domos, entre otras cosas, por las diferentes épocas climáticas en que se realizaron. Así, mientras el Domo 4 estuvo afectado por el fenómeno denominado como "Oscilación del Sur-El Niño", OSEN, que fue un fenómeno de tipo atmosférico y oceanográfico, en el Domo 3 no se presentó influencia alguna, anómala, de este tipo. Esto causó la ya mencionada capa de aguas relativamente estables, calientes y poco fértiles (casi puede decirse que "pobres") superficiales encontradas en el Domo 4. También se apreció en el Domo 4 la corriente costera superficial proveniente de Panamá, y que se mezcla ahí con la de Costa Rica, de aguas dulces (salinidades menores de 32 ‰) y que frente al Golfo de Fonseca, separa el Domo de la surgencia o afloramiento

costero formado por dicha bahía o golfo (esto puede apreciarse por las diferentes salinidades existentes y por los transectos y mapas horizontales de clorofilas). Finalmente, en este sentido, en el Domo 4 se encontró una termoclina sub superficial con un fuerte gradiente, que impide las mezclas de aguas, y que limita la distribución de los máximos de clorofila a unos 35 mts, formando en esa capa una zona eutrófica rica, con gran aporte de nutrientes, como ya se mencionó anteriormente.

El Domo 3, aunque solamente fue recorrido en su parte periférica oriental y sur, se muestra como un afloramiento con máximos de clorofila superficiales o subsuperficiales, una capa bien definida, estrecha, de aguas mezcladas (hasta los 25 mts), altos aportes de nutrientes hasta profundidades escasas dentro de la capa fótica (llega incluso hasta los 30 mts de profundidad en ciertas ocasiones), una termoclina superficial perfectamente delimitada, y salinidades mayores que en el Domo 4 por lo general.

Estas diferencias llevan a situar al Domo 4 a una profundidad mayor, globalmente, que el Domo 3; de esta forma, el Domo 3 se localiza hacia los 20-25 mts, mientras que el Domo 4 está localizado entre los 35 y los 40 mts de profundidad.

Por otro lado, los resultados obtenidos por los mapas de clorofila integrada a lo largo de la columna de agua (en este caso, se tomó como tope inferior de profundidad para la integración, los 100 mts, pues la mayoría de las estaciones se muestrearon a dicha profundidad o algo más, y es a esa profundidad donde la concentración de clorofila deja de ser significativa en el 80 o 90 % de los perfiles realizados), muestran que en Domo 3 los valores integrados son mayores que en el Domo 4; es decir, que en el Domo 3 se localizan cosechas en pie de fitoplancton superiores a las del Domo 4; de otro modo, el Domo 3 es más intenso en cuanto a biomasa fitoplanctónica que el Domo 4 (este hecho puede explicarse quizá, también, por las condiciones prevaletientes en el Domo 4 debidas al fenómeno de "El Niño"). Esta producción duplica casi la encontrada en el mencionado Domo 4, por lo que puede afirmarse que las aguas del Domo 3 son más fértiles que las del Domo 4.

13. Por lo que acabamos de exponer, este estudio no estará completo mientras no se lleven a cabo estudios paralelos sobre la biomasa zooplanctónica y sobre la productividad primaria de la zona. También se necesita llevar a cabo estudios de sistemática y taxonomía de las especies de fito y zooplancton existentes en la zona. Con estos datos, los que aquí se presentan y los de oceanografía física y química, podrán hacerse investigaciones sobre la trofodinámica de la zona y estudios en profundidad del ecosistema de este afloramiento oceánico del Pacífico tropical oriental, con la posibilidad de crear modelos teóricos compararizados sobre esta zona y sus eventos físicos y biológicos.

A. Anexo I : Programas utilizados para el tratamiento de datos de fluorescencia.

PROGRAMA PARA DIGITALIZAR PVS.F

```

100 INIT
110 ON EOF (0) THEN 360
120 PRINT "1) CONECTA GP10, Y DIGITALIZADOR EN POINT, INCRE"
130 PRINT "2) COLOCA EL CURSOR EN CERO Y MARCA ORIGIN Y BOTON AMARILLO"
140 PRINT "3) LOCALIZA CON EL BOTON AMARILLO LOS EXTREMOS Y ANOTALOS"
150 INPUT @0;X0,Y0
160 INPUT @0;X1,Y1
170 INPUT @0;X2,Y2
180 INPUT @0;X3,Y3
190 INPUT @0;X4,Y4
200 END
210 PRINT X0,Y0
220 PRINT X1,Y1
230 PRINT X2,Y2
240 PRINT X3,Y3
250 PRINT X4,Y4
260 PRINT "3) ESCRIBE EL NUMERO DE ARCHIVO Y TAMAÑO"
270 PRINT "4) CURSOR AL PRINCIPIO Y DESPUES SWITCH CON RAYA"
280 INPUT J,M
290 FIND J
300 MARK M
310 FIND J
320 INPUT @0;X0,Y0
330 @C+1
340 PRINT @0;X,Y
350 @C IN 320
360 PRINT "0000"
370 PRINT "0000"
380 PRINT "000"
390 PRINT "0"
400 PRINT "YA SE LLENO EL ARCHIVO, LO BORRO?"
410 INPUT S
420 IF S="SI" THEN 440
430 PRINT "DALE BREAK PARA GUARDAR EL ARCHIVO COMO ESTA"
440 WAIT
450 KILL J
460 PRINT "RE LLENO EL ARCHIVO YA SE BORRO EMPIEZA DE NUEVO"

```

PROGRAMA PARA SACAR GRAFICAS DE P Y F ANTERIORES POR SEPARADO

```

100 DIM P(500,2),F(500,2),R(500,2)
110 P=0
120 F=0
130 R=0
140 PRINT "INSERTA LA CINTA Y DAME EL FILE DE PROFUNDIDAD"
150 INPUT F1
160 FIND F1
170 ON EOF (0) THEN 390
180 INPUT @331P
190 PRINT "INSERTA LA CINTA Y DAME EL FILE DE FLUORESCENCIA"
200 INPUT F2
210 FIND F2
220 ON EOF (0) THEN 240
230 INPUT @331F
240 WINDOW @,3500,-3500,0

```

```

242 PAGE
245 AXIS 0,0
250 MOVE 0,0
260 FOR I=3 TO 500
265 IF P(I,1)=0 AND P(I,2)=0 THEN 290
270 DRAW P(I,1),P(I,2)
280 NEXT I
290 MOVE 0,0
300 FOR I=3 TO 500
305 IF F(I,1)=0 AND F(I,2)=0 THEN 350
310 DRAW F(I,1),F(I,2)
320 NEXT I
350 END

```

PROGRAMA PARA SACAR P VS. F(R)

```

100 DIM P(500,2),F(500,2),R(500,2)
110 P=0
120 F=0
130 R=0
140 PRINT "INSERTA LA CINTA Y DAME EL FILE DE PROFUNDIDAD"
150 INPUT F1
160 FIND F1
170 ON EOF (0) THEN 190
180 INPUT @331P
190 PRINT "INSERTA LA CINTA Y DAME EL FILE DE FLUORESCENCIA"
200 INPUT F2
210 FIND F2
220 ON EOF (0) THEN 240
230 INPUT @331F
240 J=3
250 FOR I=3 TO 500
260 IF F(I,1)<0 OR F(I,2)>0 THEN 360
270 IF F(I,1)=0 AND F(I,2)=0 OR (P(J,1)=0 AND P(J,2)=0) THEN 370
280 IF P(J,1)<0 OR P(J,2)>0 THEN 300
290 IF P(J,2)<=F(I,2) THEN 320
300 J=J+1
310 GO TO 270
320 X1=P(J,1)
330 Y1=P(J,2)
340 X2=F(I,1)
350 Y2=F(I,2)
360 R(I,1)=(F(I,2)-Y1)*(X2-X1)/(Y2-Y1)+X1
365 R(I,2)=F(I,1)
370 NEXT I
375 T1=(I*240)*18
380 PRINT "INSERTA LA CINTA PARA GUARDAR LOS DATOS, DAME FILE"
390 INPUT F1
395 FIND F1
400 MARK 1,T1
410 FIND F1
420 ON EOF (0) THEN 440
430 PRINT @331R
440 PRINT "UGOOD YA SE LLENO EL ARCHIVO"
450 END

```

PROGRAMA PARA GRAFICAR EN EL PLOTTER Y ENLISTAR

```

100 DIM R(1000)
110 M=0
120 PRINT 'INSERTA LA CINTA Y DAME EL FILE'
130 INPUT F
140 ON EOF (0) THEN 170
150 FIND F
160 INPUT @33IR
170 VIEWPRT 10,130,0,95
180 WINDOW 0,3000,-2000,0
190 PAGE
200 AXIS M(100,100,0,0)
210 AXIS @1100,100,3000,-2000
220 FOR I=0 TO 3000 STEP 500
230 MOVE @111,10
240 PRINT @111
250 NEXT I
260 FOR I=0 TO -2000 STEP -500
270 MOVE @11-400,I
280 PRINT @11-1
290 NEXT I
300 MOVE M(10,0)
310 FOR I=1 TO 1000 STEP 2
320 IF R(I)<0 OR R(I+1)<0 THEN 320
330 IF R(I)=0 AND R(I+1)=0 AND R(I+2)=0 AND R(I+3)=0 AND R(I+4)=0 THEN 340
340 DRAW @11R(I+1),-R(I)
350 GO TO 330
360 MOVE @11R(I+1),-R(I)
370 NEXT I
380 PRINT '000000 PREPARA LA IMPRESORA, CUANDO ESTE AVISAME'
390 INPUT F
400 INPUT @37,2611
410 FOR I=1 TO 1000 STEP 2
420 IF R(I)=0 AND R(I+1)=0 AND R(I+2)=0 AND R(I+3)=0 AND R(I+4)=0 THEN 410
430 PRINT @40R(I),R(I+1),R(I+2),R(I+3),R(I+4),R(I+5),R(I+6),R(I+7)
440 NEXT I
450 PRINT @37,26,0
460 PRINT '000000, VALE YA TERMINE'

```

FIND 10ICORRECCION,DIBUJO E IMPRESION DE GRAFICAS EN R1

```

100 DIM R(500,2),R1(500,2),D(16)
110 M=0
120 R1=0
130 Z=0
140 PRINT 'INSERTA LA CINTA Y DAME EL FILE'
150 INPUT F
160 ON EOF (0) THEN 210
170 FIND F
180 FOR I=1 TO 500
190 INPUT @33IR(I,1),R(I,2)
200 NEXT I
210 M=I-1
220 VIEWPRT 10,130,0,95

```

```

230 WINDOW 0,3000,-2000,0
240 PAGE
245 AXIS 100,100,0,0
250 AXIS @1100,100,3000,-2000
260 FOR I=0 TO 3000 STEP 500
270 MOVE I,10
280 PRINT I
290 NEXT I
300 FOR I=0 TO -2000 STEP -500
310 MOVE -400,I
320 PRINT -I
330 NEXT I
340 MOVE R(1,1),R(1,2)
350 FOR I=2 TO N
360 IF R(I,1)<=0 OR R(I,2)<=0 OR R(I-1,1)<=0 OR R(I-1,2)<=0 THEN 370
370 DRAW R(I,2),-R(I,1)
380 GO TO 400
390 MOVE R(I,2),-R(I,1)
400 NEXT I
410 IF Z=1 THEN 1280
420 IF Z=2 THEN 2100
430 PRINT 'LE BIGOT'
440 INPUT M
450 PRINT 'DAME EL VALOR DE P Y F DONDE P ES MAXIMO'
460 INPUT P1,F1
470 P2=R(1,1)
480 FOR I=2 TO N
490 IF R(I,1)=P1 AND R(I,2)=F1 THEN 590
500 IF R(I,1)<P2 THEN 520
510 GO TO 570
520 IF R(I-1,1)<P2 THEN 540
530 P2=R(I-1,1)
540 R(I,1)=0
550 R(I,2)=0
560 GO TO 580
570 P2=R(I,1)
580 NEXT I
590 N1=I+1
600 P2=P1
610 FOR I=N1 TO N
620 IF R(I,1)=P2 THEN 640
630 GO TO 690
640 IF R(I-1,1)<P2 THEN 660
650 P2=R(I-1,1)
660 R(I,1)=0
670 R(I,2)=0
680 GO TO 700
690 P2=R(I,1)
700 NEXT I
710 PRINT 'DAME RANGOS PARES QUE QUIERAS ELIMINAR,AL TERMINAR DAME 0,0'
720 FOR J=1 TO 500
730 PRINT 'DAME EL *J, *-EBINO RANGOS'
740 INPUT J1,J2
750 IF J1=0 AND J2=0 THEN 810
760 FOR K=J1 TO J2
770 R(K,1)=0
780 R(K,2)=0
790 NEXT K
800 NEXT J
810 PRINT 'DAME RANGOS DE F= QUE QUIERAS ELIMINAR,AL TERMINAR DAME 0,0'
820 FOR J=1 TO 500

```

```

830 PRINT "DAME EL 'J.'-ESIZO RANCO"
840 INPUT J1:J2
850 IF J1=0 AND J2=0 THEN 900
860 FOR K=J1 TO J2
870 R(K,2)=0
880 NEXT K
890 NEXT J
900 J=1
910 PRINT "MAY BRINCO?"
920 INPUT B0
930 IF B0<>"SI" THEN 1010
940 PRINT "DAME LA LINEA MENOR Y MAYOR DEL PRIMER BRINCO"
950 PRINT "Y LA CONSTANTE MULTIPLICATIVA Y ADITIVA"
960 INPUT A1,A2,A3,A4
970 PRINT "DAME LA LINEA MENOR Y MAYOR DEL SEGUNDO BRINCO"
980 PRINT "Y LA CONSTANTE MULTIPLICATIVA Y ADITIVA"
990 INPUT B1,B2,B3,B4
1000 GO TO 1050
1010 A1=0
1020 A2=0
1030 B1=0
1040 B2=0
1050 FOR I=1 TO 500
1060 IF R(I,1)=0 AND R(I,2)=0 THEN 1230
1070 IF A1<=I AND I<=A2 THEN 1120
1080 IF B1<=I AND I<=B2 THEN 1150
1090 D1=1
1100 D2=0
1110 GO TO 1180
1120 D1=A1
1130 D2=A4
1140 GO TO 1180
1150 D1=B1
1160 D2=B4
1170 GO TO 1180
1180 R(I,1)=R(I,1)+D1*0.077
1190 R(I,2)=(R(I,2)+D2)*0.01
1200 R(I,1)=R(I,1)
1210 R(I,2)=R(I,2)
1220 J=J+1
1230 NEXT I
1240 PRINT "PREPARA PAPEL PARA OTRA GRAFICA, CUANDO ESTE DAME UN NUMERO"
1250 Z=1
1260 INPUT W
1270 GO TO 240
1280 Z1=J-1
1290 FOR I=2 TO Z1
1300 IF R(I,2)=0 THEN 1320
1310 GO TO 1360
1320 M1=1
1330 D1=R(I,1)-1
1340 X1=R(I,1)-2
1350 J=I
1360 IF R(I,1+2)=0 THEN 1440
1370 M2=J
1380 D2=R(I,1+1)
1390 X2=R(I,1+2)
1400 IF R(I,1+2)=0 THEN 1440
1410 D3=R(I,1+2)
1420 X3=R(I,1+2)
1430 GO TO 1440

```

```

1440 J=J+1
1442 IF J>Z1 THEN 1770
1444 GO TO 1400
1446 J=J+1
1448 IF J>Z1 THEN 1770
1450 GO TO 1360
1460 FOR K=M1 TO M2
1470 D=R(K,1)
1480 GOSUB 6000
1490 X=M4
1500 IF X>D1 AND X<D2 OR X<D1 AND X>D2 THEN 1570
1510 R(K,2)=0
1520 GO TO 1540
1530 R(K,2)=X
1540 NEXT K
1550 I=M2
1560 NEXT I
1570 FOR I=2 TO Z1
1580 IF R(I,2)=0 THEN 1600
1590 GO TO 1760
1600 M1=I
1610 D1=R(I,1)-1
1620 X1=R(I,1)-2
1630 J=I
1640 IF R(I,1+2)=0 THEN 1690
1650 M2=J
1660 D2=R(I,1+1)
1670 X2=R(I,1+2)
1680 GO TO 1710
1690 J=J+1
1700 GO TO 1440
1710 FOR K=M1 TO M2
1720 D=R(K,1)
1730 GOSUB 6000
1740 R(K,2)=M3
1750 NEXT K
1760 I=M2
1770 NEXT I
1770 Z=2
1790 VIEWPORT 10,100,0,95
1800 WINDOW 0,2500,-200,0
1810 AXIS 0,1100,10,0,0
1820 AXES 0,1100,10,2500,-200
1830 FOR I=0 TO 2500 STEP 500
1840 MOVE 0,11,5
1850 PRINT 0,11
1860 NEXT I
1870 FOR I=0 TO -200 STEP -50
1880 MOVE 0,1,-200,1
1890 PRINT 0,1-1
1900 NEXT I
1910 MOVE R(I,1),R(I,2)
1920 FOR I=2 TO N
1930 IF R(I,1)<=0 OR R(I,2)<=0 THEN 1960
1935 IF R(I-1,1)<=0 OR R(I-1,2)<=0 THEN 1940
1940 DRAW 0,1,R(I,2),-R(I,1)
1950 GO TO 1970
1960 MOVE 0,1,R(I,2),-R(I,1)
1970 NEXT I
1980 PRINT "000000, PREPARA LA IMPRESORA, CUANDO ESTE AVISAME"
1990 INPUT E:

```

```

2000 PRINT 037,2411
2010 FOR I=1 TO 1000 STEP 0
2012 FOR Y=0 TO 7
2014 Q(2*Y+1)=R1(I+Y,1)
2016 Q(2*Y+2)=R1(I+Y,2)
2018 NEXT Y
2019 IF Q(1)=0 AND Q(2)=0 AND Q(3)=0 AND Q(4)=0 THEN 2040
2020 PRINT 0401 USING 302510
2025 INAGE 0(4D,2D,4X,4D)
2030 NEXT I
2040 PRINT 037,2410
2045 PRINT "000000 VALE, YA TERMINE"
2050 PRINT "DAME CINTA Y FILE PARA GUARDAR R1"
2052 INPUT F1
2054 PRINT "DAME CRUCERO Y NO. DE ESTACION"
2056 INPUT O1,E1
2058 T2=(I*2+20)*018
2060 FIND F1
2062 MARK 1,Y2
2064 FIND F1
2066 PRINT 033100,E1
2068 ON EOF (0) THEN 2100
2070 PRINT 0331R1
2072 PRINT "000000,VALE, YA TERMINE"
2100 END
5000 REM SUBROUTINA PARA INTERPOLACION DE LAGRANGE
5010 H1=(D-D2)*(D-D3)/((D1-D2)*(D1-D3))*X1
5020 H2=(D-D1)*(D-D3)/((D2-D1)*(D2-D3))*X2
5030 H3=(D-D1)*(D-D2)/((D3-D1)*(D3-D2))*X3
5040 H4=H1+H2+H3
5050 RETURN
6000 REM SUBROUTINA PARA INTERPOLACION LINEAL ENTRE DOS PUNTOS
6010 W1=X1
6020 W2=(D-D1)/(D2-D1)*(X2-X1)
6030 W3=W1+W2
6040 RETURN

```

PROGRAMA PARA INTEGRAL DE SIMPSON MODIFICADA PARA INTERVALOS NO CONSTANTES

```

100 DIM R(500,2)
110 R=0
120 PRINT "INSERTA LA CINTA Y DAME FILE"
130 INPUT F
140 ON EOF (0) THEN 170
150 FIND F
160 INPUT 0331R
170 L1=R(2,1)
170 0=0
170 FOR I=2 TO 500 STEP 2
180 IF R(I,1)=0 OR R(I+1,1)=0 OR R(I+2,1)=0 THEN 310
190 X1=R(I,1)
200 X2=R(I+1,1)
210 X3=R(I+2,1)
220 Y1=R(I,2)
230 Y2=R(I+1,2)
240 Y3=R(I+2,2)
250 00SUM 1000

```

```

290 0=0+Y
300 NEXT I
310
320 PRINT "LA INTEGRAL ENTRE 'I11' Y 'I12' ES= 'I8"
1000 REM SUBROUTINA PARA INTEGRAL DE SIMPSON
1010 H1=X2-X1
1020 H2=X3-X2
1030 H3=X3-X1
1040 Z=Y3-Y2
1050 Z1=Y2-Y1
1060 R=(Z-Z1)/-H1^2/(H2-1/-H1)
1070 A=(-Z1-H3-H1)/-H1^2
1080 C=Y2
1090 LB=A/3
1100 L9=D/2
1110 T1=L9*(H2^3--H1^3)+L9*(H2^2--H1^2)
1120 T2=V2*H3
1130 T=T1+T2
1200 RETURN

```

PROGRAMA PARA INTEGRAR POR REGLA DEL TRAPICID FLUORESCENCIA Y CLOROFILAS.

```

100 DIM R1(200,2),R(200,2), X(200,2),Y(200,2)
110 R1=0
120 R=0
130 PRINT "INSERTA LA CINTA Y DAME EL FILE"
140 INPUT F
150 ON EOF (0) THEN 180
160 FIND F
170 INPUT 0331R1
180 PRINT "DAME P"
190 INPUT P
200 J=0
210 FOR I=1 TO 200
220 IF R1(I,2)<=0 THEN 270
230 IF R1(I,1)=P THEN 280
240 J=J+1
250 R(J,1)=R1(I,1)
260 R(J,2)=R1(I,2)
270 NEXT I
280 A=0
290 FOR J=1 TO 200
295 IF R(J,1)=0 AND R(J,2)=0 AND R(J+1,1)=0 AND R(J+1,2)=0 THEN 340
300 X(J)=R(J,1)
310 X(J+1)=R(J+1,1)
320 Y(J)=R(J,2)
330 Y(J+1)=R(J+1,2)
340 A=A+(X(J+1)-X(J))*(Y(J+1)+Y(J))/2
350 NEXT J
360 PRINT "000000, PREPARA LA IMPRESORA, CUANDO ESTE AVIRAME"
370 INPUT H4
380 PRINT 037,2411
390 PRINT 0401 "LA INTEGRAL ENTRE 'I11' Y 'I12' ES= 'I8"
400 PRINT 0401 "F EB= 'I9"
410 PRINT 0401
420 PRINT 037,2410

```

```
430 PRINT "GGGGG, VALE, YA TERMINE"
440 PRINT "LA INTEGRAL ENTRE 'J1' Y 'I1' ES= 'IA"
450 C=(A/F-119)/2360
460 PRINT @37,2611
470 PRINT @40:"CLOROFILA INTEGRADA ES ="@C
480 PRINT @40:
490 PRINT @43:
500 PRINT @40:
510 PRINT @37,2610
520 PRINT "GGGGG, VALE, YA TERMINE"
530 END
```

B. Anexo II : Pruebas de calidad utilizadas en el procesamiento de los datos.

Todos los resultados fueron sometidos a una serie de pruebas de calidad durante el procesamiento de los datos originales. De esta forma, se aplicaron pruebas de calidad para tratar los datos digitalizados de las gráficas originales y pruebas de calidad aplicadas a los listados, gráficas, calibración, etc., que se sacaron de los primeros.

Las pruebas de calidad para el tratamiento de las gráficas originales, antes de su digitalización en el laboratorio, consistieron en:

1. Elaboración de un programa para graficar independientemente la profundidad y la fluorescencia, inmediatamente después de la digitalización, como forma de comprobar la corrección o no de la misma.
2. Pruebas de escala. Ya que en el mismo crucero y, por supuesto, entre cada uno de ellos, las gráficas originales fueron realizadas a distintos voltajes, se hizo necesario implementar dos pruebas de calidad para corregir estas diferencias y dejar todas al mismo voltaje:
 - i) medición con una regla graduada en milímetros, de la profundidad y la fluorescencia en las gráficas originales, en tres puntos establecidos de antemano: a 10 metros de profundidad, en el máximo de clorofila y en el fondo.
 - ii) corrección de diferencias de voltaje por medio de la aplicación de una escala de conversión constante.
3. Corrección del "cero" y de la diferencia vertical existente entre las plumas de profundidad y fluorescencia.
4. Pruebas de calidad para comprobar la profundidad real: se realizaron mediciones de la profundidad a la que se encontraba el máximo de clorofila y se contrastó con la que aparecía en los listados.
5. Aplicación de factores de corrección para gráficas realizadas con obturador. Este hecho se dio en el Domo 4 para las gráficas correspondientes a las estaciones 16 a 38 inclusive. Para que quedaran a la misma escala que las demás de dicho Domo se realizó una calibración entre la gráfica 38 (con obturador) y la gráfica de la estación 39 (sin obturador), ambas realizadas en el mismo lugar (por lo tanto, en la misma estación) y en horas consecutivas. Esta prueba se aplica después de las mencionadas en el punto nº 2 de este capítulo. La ecuación de la calibración se aplicó a las 23 gráficas involucradas.

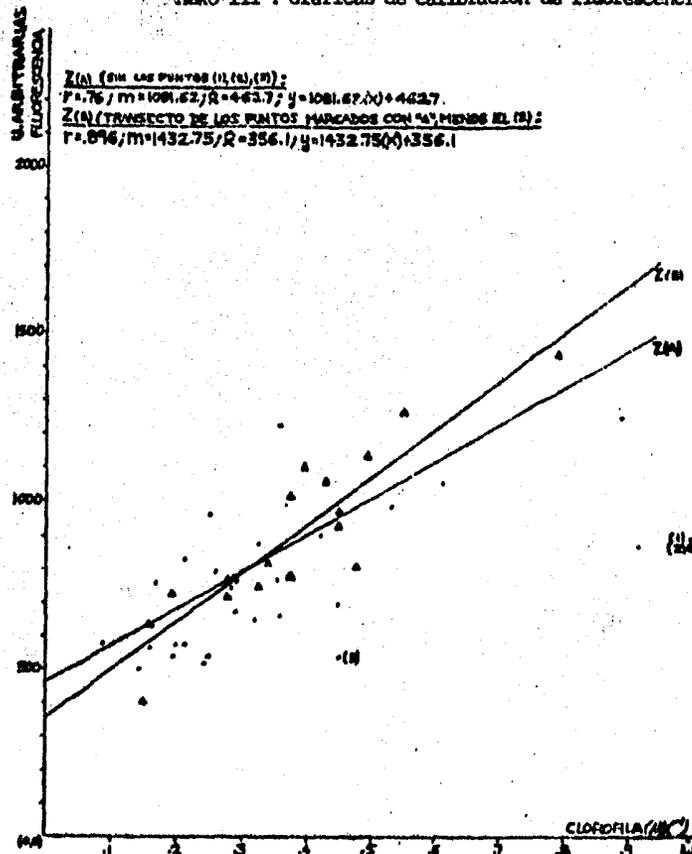
En las gráficas de calibración de fluorescencia vs. clorofila se aplicaron cuatro pruebas de calidad como criterios básicos a seguir para la determinación de los puntos relacionados en las respectivas regresiones lineales que se hicieron:

1. Eliminación de resultados dudosos.
2. Aplicaciones de desviaciones "standard" y eliminación de las mayores para la fluorescencia, según el criterio del "error standard" (consiste en dividir la desviación "standard" entre la cantidad promedio de cada dato, cantidad que se saca utilizando los datos de fluorescencia correspondientes a los datos obtenidos para las clorofilas por medio de botellas Niskin); este criterio se aplica a profundidades dadas de 15, 35 y 75 mts. Para cada dato se promedia la fluorescencia con un rango de + 2 mts.
3. Estaciones fuera de los transectos principales (es decir, estaciones localizadas fuera de las áreas de mayor incidencia del afloramiento).
4. Efectos de profundidad o adaptación de los organismos.

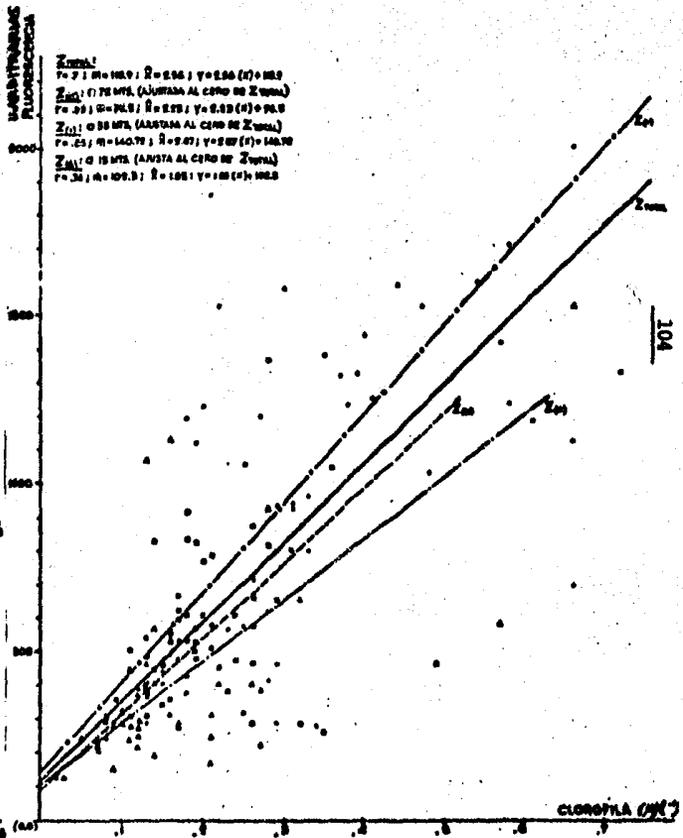
Con respecto al tratamiento dado para la obtención de los mapas de isolíneas horizontales de la magnitud de la clorofila en la columna de agua, es decir, las clorofilas integradas, se utilizaron dos pruebas de calidad:

1. Se realizaron dos programas diferentes para calcular la integración y poder contrastar los resultados obtenidos en cada una de estas dos formas; uno fue integrar por medio de la regla del trapecio; el otro, por medio de la regla de Simpson, modificada para intervalos variables, no constantes.
2. Se integraron a mano las gráficas más significativas, a intervalos constantes de profundidad, por medio de la regla del trapecio, tanto de los datos de los listados como de los obtenidos de la gráfica original y de los datos sacados del análisis de las botellas Niskin.

Anexo III : Gráficas de calibración de fluorescencia vs. clorofila.



GRAFICA DE CALIBRACION DEL DOMO 3



GRAFICA DE CALIBRACION DEL DOMO 4

VIII. Bibliografía.

1. BAKER, K.S., R.C. SMITH y J.R. NELSON. 1983. Chlorophyll determinations with filter fluorometer: lamp/filter combination can minimize error. *Limnol. Oceanogr.*, 28 (5), 1037-40.
2. BARBER, R.T., R.C. DUGDALE, J.J. MACISAAC y R.L. SMITH. 1971. Variations in phytoplankton growth associated with the source and conditioning of upwelling water. *Inv. Pesq.*, 35 (1), 171-93.
3. BELSER, W.L. 1963. Bioassay of trace substances. In: "The sea", M.N. Hill ed., vol. II. J. Wiley & Sons, N.Y., 220-31.
4. BLACKBURN, M. 1966. Biological oceanography of the Eastern Tropical Pacific: summary of existing information. *Spec. Scient. Rep. US. Fish. Wildl. Serv. (fisheries)*, 540, 18pp.
5. BLASCO, D. 1973. Estudio de las variaciones de la relación fluorescencia "in-vivo"/clorofila "a", y su aplicación en oceanografía. Influencia de la limitación de diferentes nutrientes, efecto del día y noche, y dependencia de la especie estudiada. *Inv. Pesq.*, 37 (3), 533-56.
6. BOTO, K.G. y J.S. BUNT. 1978. Selective excitation fluorometry for the determination of chlorophylls and phaeophytins. *Analytical Chem.*, 50 (3), p.392.
7. BRAND, L.E. 1982. Persistent diel rhythms in the chlorophyll fluorescence of marine phytoplankton species. *Mar. Biol.*, 69, 253-62.
8. BRANDHORST, W. 1958. Thermocline topography, zooplankton standing crop and mechanisms of fertilization in the Eastern Tropical Pacific. *Scripps Institution of Oceanography, New Series*, n° 000.
9. _____ 1959. Nitrification and denitrification in the Eastern Tropical North Pacific. *J. Cons. Explor. Mer.*, 25, 3-20.
10. BROENKOW, W.W. 1965. The distribution of nutrients in the Costa Rica Dome in the Eastern Tropical Pacific. *Limnol. Oceanogr.*, 10, 40-52.
11. CRUZADO, A. y Z.R. VELASQUEZ. 1974. Análisis estadístico de la relación fluorescencia/clorofila "a". *Res. Exp. Cient. B/O Cornide*, 3, 129-45.
12. CULLEN, J.J. 1982. The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll "a". *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 39, 791-803.
13. _____ y E.H. RENGER. 1979. Continuous measurement of the DCMU-induced fluorescence response of natural phytoplankton populations. *Mar. Biol.*, 53, 13-20.
14. _____ y R.W. EPPLEY. 1980. Chlorophyll maximum layers of the Southern California Bight and possible mechanisms of their formation and maintenance. *Oceanol. Acta*, 4 (1), 23-32.
15. _____, F.M.H. REID y E. STEWARD. 1982. Phytoplankton in the surface and chlorophyll of Southern California in August, 1978. *J. of Plankton Res.*, 4 (3), 665-94.
16. CROWELL, T. 1958. Thermocline topography, horizontal currents and "ridging" in the Eastern Tropical Pacific. *Bull. Inter-Am. Trop. Tuna Comm.*, 3, 135-64.
17. _____, R.B. MONTGOMERY y E.D. STROUP. 1954. Equatorial undercurrent in Pacific Ocean revealed by the new methods. *Science*, 119, 648-49.
18. CUSHING, D.H. 1971. Upwelling and the production of fish. *Adv. mar. Biol.*, 9, 255-334.
19. _____ 1978. Upper trophic levels in upwelling areas. In: "Upwelling ecosystems", R. Boje y M. Tunczak eds. Springer-Verlag, Berlin, 101-10.
20. _____ y R.R. DICKSON. 1976. The biological response in the sea to climatic changes. *Adv. mar. Biol.*, 14, 1-122.
21. DANDONNEAU, Y. 1979. Concentrations en chlorophylle dans le Pacifique Tropical sud-ouest: comparaison avec d'autres aires océaniques tropicales. *Oceanol.*

- Acta, 2(2), 133-42.
22. DISETER-HAAS, L. 1978. Sediments as indicators of upwelling. In: "Upwelling ecosystems", R. Boje y M. Tomczak eds. Springer-Verlag, Berlin, 261-81.
 23. DUGDALE, R. C. 1976. Nutrient cycles. In: "The ecology of the seas", D. H. Cushing y J. J. Walsh eds. W. B. Saunders, N. Y., 741-71.
 24. E. P. A. Quality Controls Samples. Instructions for fluorometric analysis of chlorophyll. E. P. A. environmental monitoring and support laboratory, Quality Assurance Branch, Cincinnati, Ohio (sin fecha de edición).
 25. EPPLEY, R. W. y J. D. H. STRICKLAND. 1968. Kinetics of marine phytoplankton growth. In: "Advances in microbiology of the sea", M. R. Droop y E. J. Ferguson eds., vol. I. Academic Press, N. Y., 23-62.
 26. _____, R. W. HOLMES y J. D. H. STRICKLAND. 1967. Sinking rates of marine phytoplankton measured with a fluorometer. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1, 191-208.
 27. EVANS, G. T. 1978. Biological effects of vertical-horizontal interaction. In: "Spatial pattern in plankton communities", J. H. Steele ed. Plenum Press, N. Y., 157-80.
 28. FALKOWSKY, P. G. 1-80. Light-shade adaptation in marine phytoplankton. In: "Primary productivity in the sea", P. G. Falkowsky ed. Plenum Press, N. Y., 99-119.
 29. FINENKO, Z. Z. 1978. Production in plant populations. In: "Marine ecology", O. Kinne ed., vol. IV: Dynamics. J. Wiley & Sons, N. Y., 13-87.
 30. FLUOROMETRIC FACTS. 1981. Chlorophyll and phaeophytin. Bulletin 101, March, 1981. Turner Designs, USA, 24 pp.
 31. FREY, B. 1979. DCMU-enhanced "in-vivo" fluorescence as a measure of the state of health and potential growth capacity of natural phytoplankton populations. Paper presented at Winter Meeting of American Society of Limnology and Oceanography, 10 pp.
 32. _____ y L. F. SMALL, 1980. Effects of micronutrients on natural phytoplankton populations. J. of Plankton Res., 2(1), 1-72.
 33. GLOOSCHENKO, W. A. 1974. "In-vivo" fluorescence techniques. In: "A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments", R. A. Vollenweider ed. IBP Handbook, n° 12, 2nd. ed. Blackwell Scient., Oxford, 30-1.
 34. GOLDMAN, J. C. 1980. Physiological processes, nutrient availability and the concept of relative growth rate in marine phytoplankton ecology. In: "Primary productivity in the sea", P. G. Falkowsky ed. Plenum Press, N. Y., 79-194.
 35. GOVINDJEE, P., P. PAPAGEORGIOU y E. RABINOVITICH. 1973. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis. In: "Practical fluorescence", G. G. Guibault ed. Marcel Dekker, N. Y. 543-75.
 36. HARRIS, G. P. 1980. The relationship between chlorophyll fluorescence, diffuse attenuation changes and photosynthesis in natural phytoplankton populations. J. of Plankton Res., 2(2), 109-27.
 37. HARVEY, H. W. 1974. The chemistry and fertility of sea water. Cambridge Univ. Press., 2nd. ed., 240 pp.
 38. HEANEY, S. I. 1978. Some observations of the "in-vivo" fluorescence technique to determine chlorophyll "a" in natural populations and cultures of freshwater phytoplankton. Freshwat. Biol. 8. 115-23.
 39. HERBLAND, A. 1978. Heterotrophic activity in the Mauritanian upwelling in March 1973: assimilation and mineralization on aminoacids. In: "Upwelling ecosystems", R. Boje y m. tomczak eds. Springer-Verlag, Berlin, 155-66.
 40. HOLM-HANSEN, O. 1978. Chlorophyll "a" determination: improvements in methodology. OIKOS, 30, 438-47.
 41. _____, C. J. LORENZEN, R. W. HOLMES y J. D. H. STRICKLAND. 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer., 30, 3-15.

42. HOLMES, R.W. y M. BLACKBURN. 1960. Physical, chemical and biological observations in the Eastern Tropical Pacific Ocean: Scott expedition, April-June, 1958. Spec. Scient. Rep. US. Fish. Wildl. Serv. (fisheries), 345, 20 pp.
43. JONES, J.H. 1973. Vertical mixing in the equatorial undercurrent. *J. Phys. Oceanogr.*, 3, 286-96.
44. KIEFER, D.A. 1973. Fluorescence properties of natural phytoplankton populations. *Mar. Biol.*, 22, 263-9.
45. _____ 1973 b. The "in-vivo" measurements of chlorophyll by fluorometry. In: "Estuarine microbiological ecology", L.L. Stevenson y R.R. Calwell eds. University of South Carolina Press, 21-30.
46. _____ 1973 c. Chlorophyll "a" fluorescence in marine centric diatoms: responses of chloroplasts to light and nutrient stress. *Mar. Biol.*, 23, 39-46.
47. KNAUSS, J.A. 1960. Measurements of the Cromwell current. *Deep-Sea Res.*, 6, 256-286.
48. KULLENBERG, G.E.B. 1978. Vertical processes and vertical-horizontal coupling. In: "Spatial pattern in plankton communities", J.H. Steele ed. Plenum Press, N.Y., 43-72.
49. LI, W.K.W. 1980. Temperature adaptation in phytoplankton: cellular and photosynthetic characteristics. In: "Primary productivity in the sea", P.G. Falkowsky ed. Plenum Press, N.Y., 259-79.
50. LOFTUS, M.E. y J.H. CARPENTER. 1971. A fluorometric method for determining chlorophylls "a", "b", "c". *J. mar. Res.*, 29, 319-37.
51. _____ y H.H. SELIGER. 1975. Some limitations of the "in-vivo" fluorescence technique. *Chesapeake Sci.*, 16, 79-92.
52. LONGHURST, A.R. 1976. Vertical migration. In: "The ecology of the seas", D.H. Cushing y J.J. Walsh eds. W.B. Saunders, N.Y., 116-37.
53. _____ 1976 b. Interactions between zooplankton and phytoplankton profiles in the Eastern Tropical Pacific Ocean. *Deep-Sea Res.*, 23, 729-54.
54. _____ 1981. Biostat: an experiment in ocean plankton ecology, Cruise Report for Hudson 81 (Panama to Puntarenas). Bedford Institute of Oceanography, Halifax, Nova Scotia.
55. LORENZEN, C.J. 1966. A method for the continuous measurement of "in-vivo" chlorophyll concentration. *Deep-Sea Res.*, 13, 223-7.
56. _____ 1967. Vertical distribution of chlorophyll and phaeopigments: Baja California. *Deep-Sea Res.*, 14, 735-45.
57. _____ 1971. Continuity in the distribution of surface chlorophyll. *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, 34(1), 18-23.
58. MARGALEF, R. 1973. Fitoplancton marino de la región de afloramiento del NW de Africa. *Res. Exp. Exp. Cient. B/O Cornide*, 2, 65-94.
59. _____ 1978. What is an upwelling: ecosystems?. In: "Upwelling ecosystems", R. Boje y M. Tomczak eds. Springer-Verlag, Berlin, 12-14.
60. McALLISTER, C.D., N. SHAH y J.D.H. STICKLAND. 1964. Marine phytoplankton as a function of light intensity: a comparison of methods. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 21, 159-81.
61. MORRIS, I. ed. 1980. The physiological ecology of phytoplankton. Blackwell Scient. Pub., London, 625 pp.
62. _____ y H.E. GLOVER. 1974. Questions on the mechanisms of temperature adaptation in marine phytoplankton. *Mar. Biol.*, 24, 147-54.
63. NEVELK, J. y H. JUPIN. 1981. Une approche vers l'estimation de la production potentielle du phytoplankton par analyse des cinétiques d'induction de fluorescence. *Mar. Biol.*, 63, 13-21.
64. OKUBO, A. 1978. Horizontal dispersion on critical scales for phytoplankton

- patches. In: "Spatial pattern in plankton communities", J.H. Steele ed. Plenum Press, N.Y., 21-42.
65. OWEN, R.W. y B. ZEITSCH. 1970. Phytoplankton production: seasonal change in the oceanic Eastern Tropical Pacific. *Mar. Biol.*, 7, 32-6.
 66. OWENS, T.G., P.G. FALKOWSKY y T.E. WHITELEDGE. 1980. Diel periodicity in cellular chlorophyll content in marine diatoms. *Mar. Biol.*, 59, 71-7.
 67. PARSONS, T.R. 1976. The structure of life in the sea. In: "The ecology of the seas", D.H. Cushing y J.J. Walsh eds. W.B. Saunders, N.Y., 81-95.
 68. _____ 1979. Some ecological, experimental and evolutionary aspects of the upwelling systems. *South African J. of Science*, 75, 536-40.
 69. _____, M. TAKAHASHI y B. HARGRAVE. 1977. *Biological oceanographic processes*. Pergamon Press, Oxford, 332 pp.
 70. PREZELIN, B.B. y A.C. LEY. 1980. Photosynthesis and chlorophyll "a" fluorescence rhythms of marine phytoplankton. *Mar. Biol.*, 55, 295-307.
 71. PROVASOLI, L. 1963. Organic regulation of phytoplankton fertility. In: "The sea", M.N. Hill ed., vol. II, J. Wiley & Sons, N.Y., 165-219.
 72. QASIM, S.Z., P.M.A. BHATTATHIRI y V.P. DEVASSY. 1972. The effect of intensity and quality of illumination on the photosynthesis of some tropical marine phytoplankton. *Mar. Biol.*, 16, 22-7.
 73. RAYMONT, J.E.G. 1976. *Plankton and productivity in the oceans*. Pergamon Press, Oxford, 660 pp.
 74. REDFIELD, A.C., B.H. KETCHUM y F.A. RICHARDS. 1963. The influence of organisms on the composition of seawater. In: "The sea", M.N. Hill ed., vol. II, J. Wiley & Sons, N.Y., 26-77.
 75. REID, R.O. 1948. The equatorial currents of the Eastern Pacific as maintained by stress of the wind. *J. mar. Res.*, 7, 74-99.
 76. RILEY, G.A. 1975. Transparency-chlorophyll relations. *Limnol. Oceanogr.*, 20, 150-2.
 77. RILEY, J.P. y R. CHESTER. 1971. *Introduction to marine chemistry*. Academic Press, London, 465 pp.
 78. ROY, S. y L. LEGENDRE. 1979. DCM-enhanced fluorescence as an index of photosynthetic activity in phytoplankton. *Mar. Biol.*, 55, 93-101.
 79. _____ y _____ 1980. Field studies of dcm-enhanced fluorescence as an index of "in-situ" phytoplankton photosynthetic activity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37, 1028-31.
 80. RYTHER, J.H. y C.S. YENTSCH. 1957. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data. *Limnol. Oceanogr.*, 2, 281-6.
 81. SALJO, Y. y S. NISHIZAWA. 1969. Excitation spectra in the fluorometric determination of chlorophyll "a" and phaeophytin "a". *Mar. Biol.*, 2, 135-6.
 82. SAMUELSON, G. y G. OGILBY. 1977. A method for studying photosynthetic capacities of unicellular algae based on "in-vivo" chlorophyll fluorescence. *Physiologia Pl.*, 40, 315-9.
 83. SCHULENBERGER, E. y J.L. REID. 1981. The Pacific shallow oxygen maximum, chlorophyll maximum and primary productivity reconsidered. *Deep-Sea Res.*, 28 A, (9), 901-19.
 84. SEMINA, H.J. 1979. Patterns of the vertical distribution of phytoplankton in typical biotopes of the open ocean. In: "Marine production mechanisms", M.J. Dunbar ed. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 173-96.
 85. SLOVACEK, R.E. y P.J. HANNAN. 1977. "In-vivo" fluorescence determinations of phytoplankton chlorophyll "a". *Limnol. Oceanogr.*, 22, 919-25.
 86. SMAYDA, T.J. 1970. The suspension and sinking of phytoplankton in the sea. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 8, 353-414.
 87. SMITH, R.L. 1969. Upwelling. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 6, 11-46.

88. STEELE, J.H. 1976. The structure of marine ecosystems. Harvard Univ. Press, 128 pp.
89. _____ y C.S. YEVTSCH. 1960. The vertical distribution of chlorophyll. *J.mar. Biol. Assoc., UK.*, 39, 217-26.
90. STEEMANN NIELSEN, E. 1975. Marine photosynthesis with special emphasis on the ecological aspects. Elsevier Sci. Pub., Amsterdam, 141 pp.
91. STRICKLAND, J.D.H. 1968. Continuous measurement of "in-vivo" chlorophyll: a precautionary note. *Deep-Sea Res.*, 15, 225-7.
92. _____ y T.R. PARSONS. 1972. A practical handbook of seawater analysis. *Fish. Res. Bd. Can. Bull.*, n° 167, 2nd. ed., 312 pp.
93. _____, L. SOLORZANO y R.W. EPFLEY. 1970. The ecology of plankton of La Jolla, California, in the period April through September, 1967. Part 1: general introduction, hydrography and chemistry. Scripps Institution of Oceanography, 1-200.
94. SVERDRUP, H.U., M.W. JOHNSON y R.H. FLEMING. 1942. The Oceans, their physics, chemistry and general biology. Prentice Hall, N.Y., 1025 pp.
95. THE OPEN UNIVERSITY. 1978. A course of oceanography, Units 1 to 8. United Nations Educational Scientific and Cultural Organization (various volumes).
96. THIEL, H. 1978. Benthos in upwelling regions. In: "Upwelling ecosystems", R. Boje y M. Tomczak eds. Springer-Verlag, Berlin, 124-38.
97. THOMAS, W.H. 1966. Surface nitrogenous nutrients and phytoplankton in the North Eastern Tropical Pacific Ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 11, 393-400.
98. _____ 1970. Effects of ammonium and nitrate concentration on chlorophyll increase in natural Tropical Pacific phytoplankton populations. *Limnol. Oceanogr.*, 15, 386-94.
99. _____ 1979. Anomalous nutrient-chlorophyll interrelationships in the offshore Eastern Tropical Pacific. *Ocean. J. mar. Res.*, 37(2), 327-35.
100. THOMPSON, J.D. 1978. Role of mixing in the dynamics of upwelling ecosystems. In: "Upwelling ecosystems", R. Boje y M. Tomczak eds. Springer-Verlag, Berlin, 203-22.
101. VENRICK, E.L., J.A. MCGOWAN y A.W. MANTYLA. 1973. Deep maxima of photosynthetic chlorophyll in the Pacific Ocean. *Fish. Bull. US.*, 71, 41-52.
102. WATSON, S.W. 1978. Role of bacteria in an upwelling ecosystems. In: "Upwelling ecosystems", R. Boje y M. Tomczak eds. Springer-Verlag, Berlin, 139-54.
103. WOOSTER, W.S. 1960. The Cromwell current. *Deep-Sea Res.*, 6, 263-4.
104. _____ y J.L. REID. 1963. Eastern boundary currents. In: "The sea", M.N. Hill ed., vol. II. J. Wiley & Sons, N.Y., 253-80.
105. WYRICKI, K. 1964. Upwelling in the Costa Rica Dome. *Fishery Bull. Fish. Wildl. Serv. US.*, 63(2), 355-72.
106. _____ 1966. Oceanography of the Eastern Equatorial Pacific Ocean. *Oceanogr. Mar. Biol.*, 4, 33-68.
107. _____ 1967. Circulation and water masses in the Eastern Equatorial Pacific Ocean. *Int. J. Ocean. Limnol.*, 1(2), 117-59.
108. YEVTSCH, C.S. y D.W. MENZEL. 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Res.*, 10, 221-31.
109. _____ y C.M. YEVTSCH. 1979. Fluorescence spectral signatures: the characterization of phytoplankton populations by the use of excitation and emission spectra. *J. mar. Res.*, 37, 471-83.