

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA



TESIS DOCTORAL

**ESTUDIO DE LA BIOMASA Y DE LA ACTIVIDAD
DE LA ENZIMA "ASPARTATO TRANSCARBAMILASA (ATC)"
EN EL MESOZOOPLANCTON EN DIFERENTES ÁREAS
OCEANOGRÁFICAS**

CARLOS ALMEIDA PEÑA

Las Palmas de Gran Canaria, 1996

72/1995-96

**UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA
UNIDAD DE TERCER CICLO Y POSTGRADO**

Reunido el día de la fecha, el Tribunal nombrado por el Excmo. Sr. Rector Magfco. de esta Universidad, el/a aspirante expuso esta TESIS DOCTORAL.

Terminada la lectura y contestadas por el/a Doctorando/a las objeciones formuladas por los señores miembros del Tribunal, éste calificó dicho trabajo con la nota de apto cum laude Las Palmas de Gran Canaria a 28 de Septiembre de 1996.

por unanimidad

El/a Presidente/a: Dr. D. José Antonio García Braun,

El/a Secretario/a: Dr^a ~~D^a~~ María M. Gómez Cabrera,

El/a Vocal: Dr. D. Fernando Lozano Soldevilla,

El/a Vocal: Dr. D. Javier Aristegui Ruíz,

El/a Vocal: Dr^a. D^a. M^a Luz Fernández de Puelles Martínez,

El/a Doctorando/a: D. Carlos Almeida Peña,

UNIVERSIDAD DE LAS PALMAS DE GRAN CANARIA

DOCTORADO EN CIENCIAS DEL MAR

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA

PROGRAMA DE OCEANOGRAFÍA BIOLÓGICA

**ESTUDIO DE LA BIOMASA Y DE LA ACTIVIDAD DE LA ENZIMA
ASPARTATO TRANSCARBAMILASA (ATC) EN EL MESOZOOPLANCTON EN
DIFERENTES ÁREAS OCEANOGRÁFICAS**

Tesis Doctoral presentada por *D. Carlos Almeida Peña*
Dirigida por el *Dr. D. Santiago Hernández León*

El Director

El Doctorando

Las Palmas de Gran Canaria, a 27 de Septiembre de 1996



BIBLIOTECA UNIVERSITARIA	
LAS PALMAS DE G. CANARIA	
N.º Documento	<u>258977</u>
N.º Copia	<u>404459</u>

AGRADECIMIENTOS

La presente tesis doctoral ha sido realizada gracias a haber disfrutado de una beca de investigación de la Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, en el Departamento de Biología de la Facultad de Ciencias del Mar de la ULPGC durante el período 1989-1993.

En primer lugar, deseo expresar mi gratitud al Dr. Santiago Hernández León, director de esta tesis, por su apoyo y comprensión durante estos años, por las ideas y comentarios aportados, así como por su confianza en mi trabajo.

Al Dr. Javier Arístegui Ruiz por sus comentarios y sugerencias, muchos de los cuales han sido incorporados en este trabajo, así como por contar conmigo en numerosos proyectos de investigación que han permitido llevar a cabo la parte experimental de esta tesis.

A May, Mariola, Nandi, Salomé, Gotzon, Manolo, Kees, María, Pedro, Sandra y Javier por su amistad, solidaridad y ayuda en el trabajo, y muy especialmente a Irene y Agustín.

Deseo asimismo agradecer a los compañeros de los Departamentos de Química, Física y Matemática su ayuda en múltiples ocasiones.

A la Facultad de Ciencias del Mar por su aportación en mi formación tanto científica como humana.

Agradezco de forma especial la amistad, ayuda y oportunidad que me brindó el Dr. Lutz Postel, así como su confianza al permitirme trabajar en su laboratorio del "Institut für Ostseeforschung" (Warnemünde, Alemania) y por invitarnos a las campañas BALTEX'90, BALTEX'91 y BALTEX'92. De igual manera agradecer al Dr. Ulf Båmstedt su invitación y hospitalidad en el "Marinbiologisk fettstasjon" (Bergen, Noruega).

A Eva, Roberto y Sebastián y a todos aquellos amigos que me han apoyado en todo momento.

Por último, deseo destacar la inagotable confianza y el destacado papel de mis padres y hermanos que con su apoyo y ánimos han hecho posible esta tesis.

Este trabajo se ha podido llevar a cabo gracias a que nos han invitado a las campañas ATLEX'89 (O. Atlántico), BALTEX'90 y BALTEX'91 (Mar Báltico) y a la concesión de los siguientes Proyectos de investigación:

- Efecto de Masa de Isla del Archipiélago Canario, (GAC)
- Estudio Biológico de los fenómenos causativos del efecto de Masa de Isla en aguas del Archipiélago Canario, (CICYT)
- Coastal Transition Zone: Islas Canarias, (CE)
- Experimento para la determinación de las actividades fisiológicas máximas del zooplancton, (GAC)
- Oceanografía del Estrecho de Bransfield: parámetros ambientales, productividad y caracterización de las comunidades planctónicas, (CICYT)
- ICES Zooplankton Production Workshop, (Universidad de Bergen)

A mis padres

**"...agradezco la participación de todos
los que colaboraron con esta melodía..."**

Silvio Rodríguez

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	1
2. MATERIAL Y MÉTODOS.....	13
2.1. MUESTREO	13
2.1.1. Área tropical (Atlántico Central).....	13
2.1.2. Área subtropical (Canarias).....	13
2.1.3. Área templada (Mar Báltico)	18
2.1.4. Área polar (Estrecho de Bransfield. Antártida).....	18
2.2. TRATAMIENTO DE LAS MUESTRAS	18
2.3. DETERMINACIÓN DE LA ACTIVIDAD DE LA ENZIMA ASPARTATO TRANSCARBAMILASA (ATC).....	21
2.4. DETERMINACIÓN DE LA BIOMASA PROTEICA	22
2.5. COHORTE Y COHORTE ARTIFICIAL.....	23
2.6. PRODUCCIÓN DE HUEVOS	24
3. RESULTADOS	25
3.1. ATLÁNTICO CENTRAL	25
3.1.1. Transecto	25
3.1.2. Malla de estaciones.....	36
3.2. CANARIAS	40
3.2.1. Campaña EMIAC 8905	42
3.2.2. Campaña EMIAC 9002	44
3.2.3. Campaña EMIAC 9006	46
3.2.3.1. Estación "YOYO".....	55
3.2.4. Campaña EMIAC 9103	60
3.2.5. Campaña MAST 9110	69
3.2.5.1. Estudio de la variabilidad entre el norte y el sur del Archipiélago Canario.....	78
3.2.6. Campaña MAST 9308.....	87

3.3. MAR BÁLTICO.....	98
3.3.1. Campaña BALTEX'90.....	99
3.3.2. Campaña BALTEX'91.....	106
3.3.3. Bahía de Pomerania.....	113
3.4. ESTRECHO DE BRANSFIELD. ANTÁRTIDA.....	122
3.5. RELACIÓN ENTRE LA ACTIVIDAD ATC Y LA TEMPERATURA.....	133
3.6. RELACIÓN ENTRE LA ACTIVIDAD ATC Y LA CLOROFILA <i>a</i>	138
3.7. RELACIÓN ENTRE LA ACTIVIDAD ATC Y LA BIOMASA PROTEICA.....	142
3.8. RELACIÓN ENTRE LA ACTIVIDAD ATC Y TASAS DE CRECIMIENTO.....	144
4. DISCUSIÓN.....	149
4.1. RELACIÓN ENTRE LA ACTIVIDAD ATC Y LAS ESTRUCTURAS OCEANOGRÁFICAS (VARIACIÓN ESPACIAL).....	149
4.1.1. Área del Atlántico Central.....	149
4.1.2. Área de Canarias.....	150
4.1.3. Área del Mar Báltico.....	155
4.1.4. Área del Estrecho de Bransfield (Antártida).....	157
4.2. VARIACIÓN TEMPORAL DE LA ACTIVIDAD ATC.....	159
4.2.1. Variación diaria.....	159
4.2.2. Variación anual.....	160
4.3. COMPARACIÓN ENTRE LAS DIFERENTES ÁREAS OCEANOGRÁFICAS.....	162
4.4. RELACIÓN ENTRE LA ACTIVIDAD ATC Y LA TEMPERATURA.....	164
4.5. RELACIÓN ENTRE LA ACTIVIDAD ATC Y LA CLOROFILA <i>a</i>	165

4.6. RELACIÓN ENTRE LA ACTIVIDAD ATC Y LA BIOMASA PROTEICA	166
4.7. RELACIÓN ENTRE LA ACTIVIDAD ATC Y TASAS DE CRECIMIENTO	167
4.8. CÁLCULO DE TASAS DE CRECIMIENTO	171
5. CONCLUSIONES.....	174
6. BIBLIOGRAFÍA	177

1. Introducción

1. INTRODUCCIÓN

El dióxido de carbono (CO_2), aunque se encuentra en bajas concentraciones en la atmósfera, es el principal responsable del clima el cual hace posible la vida tal y como la conocemos. No obstante, un aumento desproporcionado de los niveles de CO_2 puede traer consigo un aumento global de la temperatura de nefastas consecuencias para los seres vivos. Es lo que se ha dado en llamar el "efecto invernadero". Dicho efecto consiste en la reabsorción de la radiación infrarroja producida al incidir la radiación solar sobre la superficie terrestre, calentando las capas bajas de la atmósfera. Las actividades antropogénicas liberan a la atmósfera unas $7 \pm 1.2 \cdot 10^{15}$ toneladas de carbono al año ($\text{Gt C} \cdot \text{año}^{-1}$), de las cuales, aproximadamente, $2 \text{ Gt C} \cdot \text{año}^{-1}$ son absorbidas por los océanos (Falkowski y Wilson, 1992). Esta absorción se ve favorecida por la gran solubilidad del CO_2 en el agua, la cual depende en el medio marino, de la presión parcial del CO_2 en la atmósfera, de la concentración relativa de CO_2 entre ésta y el mar y de la salinidad y la temperatura (ver figura 1).

Es en las zonas polares, debido a la temperatura de sus aguas, donde se produce la mayor incorporación de CO_2 al medio marino. Estas aguas frías se hunden y entran a formar parte de la dinámica de circulación oceánica, lo que permite transportar el CO_2 disuelto hacia zonas profundas. Se estima que la cantidad de CO_2 disuelto es de $38 \cdot 10^{12}$ toneladas. Estas aguas volverán a la superficie en zonas tropicales o de afloramientos, donde se calientan y liberan el CO_2 disuelto. Se calcula que la renovación de estas aguas dura entre 500 y 1000 años. Junto a todos estos procesos, una de las principales causas del transporte de CO_2 desde la superficie al fondo oceánico se debe a la actividad biológica a través de diferentes procesos que componen la llamada "bomba biológica" (figura 2). Se inicia en la capa eufótica donde el fitoplancton, debido a la fotosíntesis, transforma el carbono desde formas inorgánicas disueltas a materia orgánica particulada en presencia de luz y de nutrientes. Se estima que el fitoplancton puede fijar entre $35\text{-}50 \text{ Gt C} \cdot \text{año}^{-1}$ (Falkowski y Wilson, 1992). Recientemente Longhurst *et al.* (1995), mediante imágenes del sensor de color CZCS (Coastal Zone Colour Scanner) instalado en el satélite Nimbus 7, estiman una producción primaria entre $44.7\text{-}50.2 \text{ Gt C} \cdot \text{año}^{-1}$. Estos productores primarios autotróficos constituyen el primer paso en la cadena alimenticia en el océano, la cual se continúa, en el segundo nivel trófico, con organismos herbívoros que se alimentan de este fitoplancton (consumidores primarios). Los siguientes niveles tróficos lo constituyen organismos zooplanctónicos que se alimentan de los herbívoros (consumidores secundarios) y de otros carnívoros que se alimentan de pequeños carnívoros (consumidores terciarios). En los organismos zooplanctónicos estos

niveles tróficos no se diferencian con claridad, ya que suelen poseer un tipo de alimentación de carácter más bien omnívoro. El número total de niveles tróficos varía con las condiciones físicas y biológicas y con el número de especies en la comunidad (Lalli y Parsons, 1993).

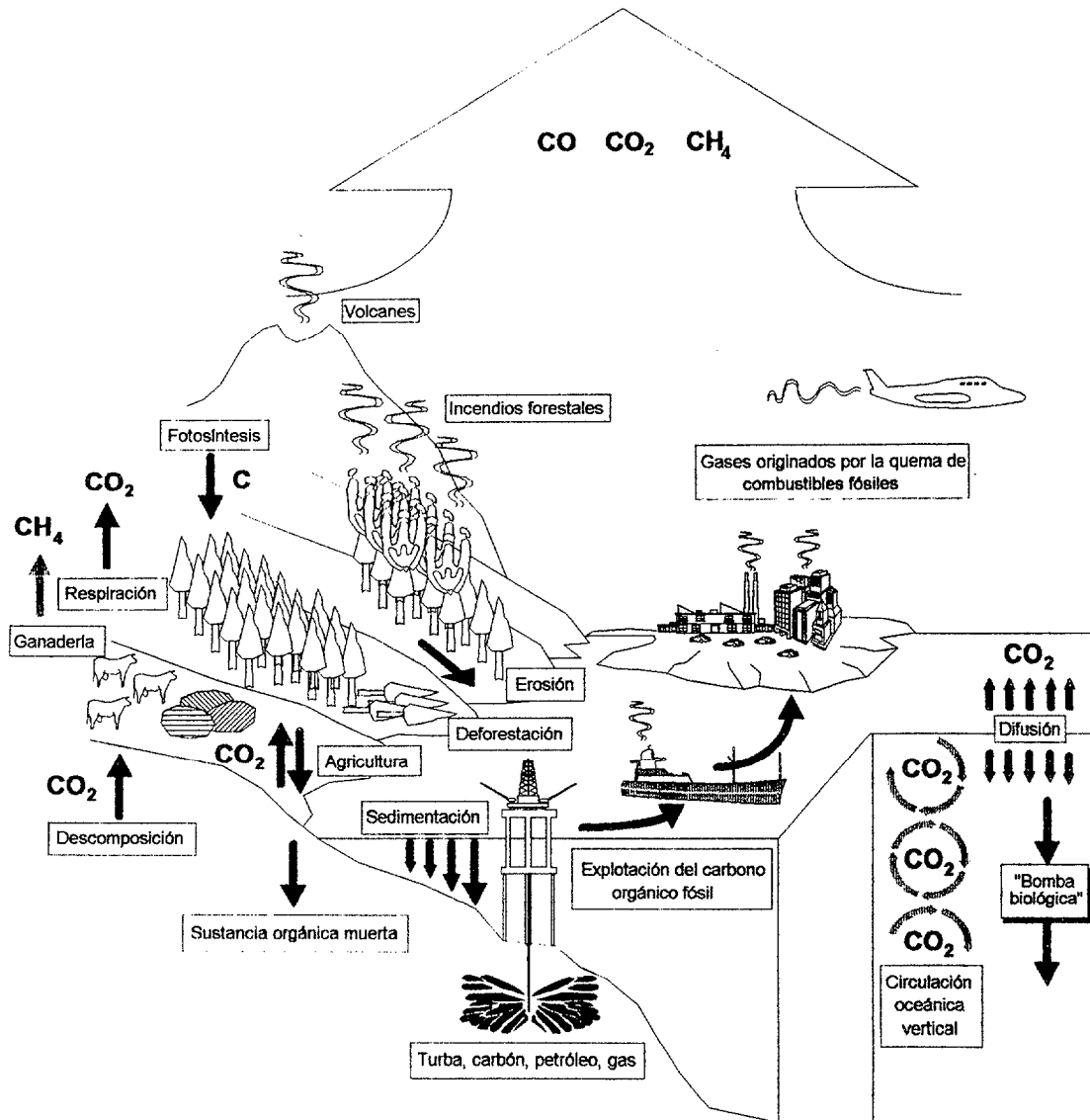


Figura 1. Esquema general de las principales vías de producción y absorción del CO_2 .

En la actualidad es un enigma el destino del CO₂ en la biosfera y un gran número de países dedican un gran esfuerzo investigador en estudiar el destino de dicho carbono. La importancia de la bomba biológica radica en la capacidad de transportar este CO₂ desde las capas superficiales del océano hacia las capas profundas. Aunque el carbono puede ser transportado por hundimiento mediante agregaciones de fitoplancton y detrito, es la acción del zooplancton la que posee una mayor significación en dicho transporte. Éste puede llevarse a cabo por tres vías principales: (1) hundimiento de las excreciones de materia orgánica en forma de empaquetados fecales, (2) hundimiento de sus mudas y (3) migraciones verticales.

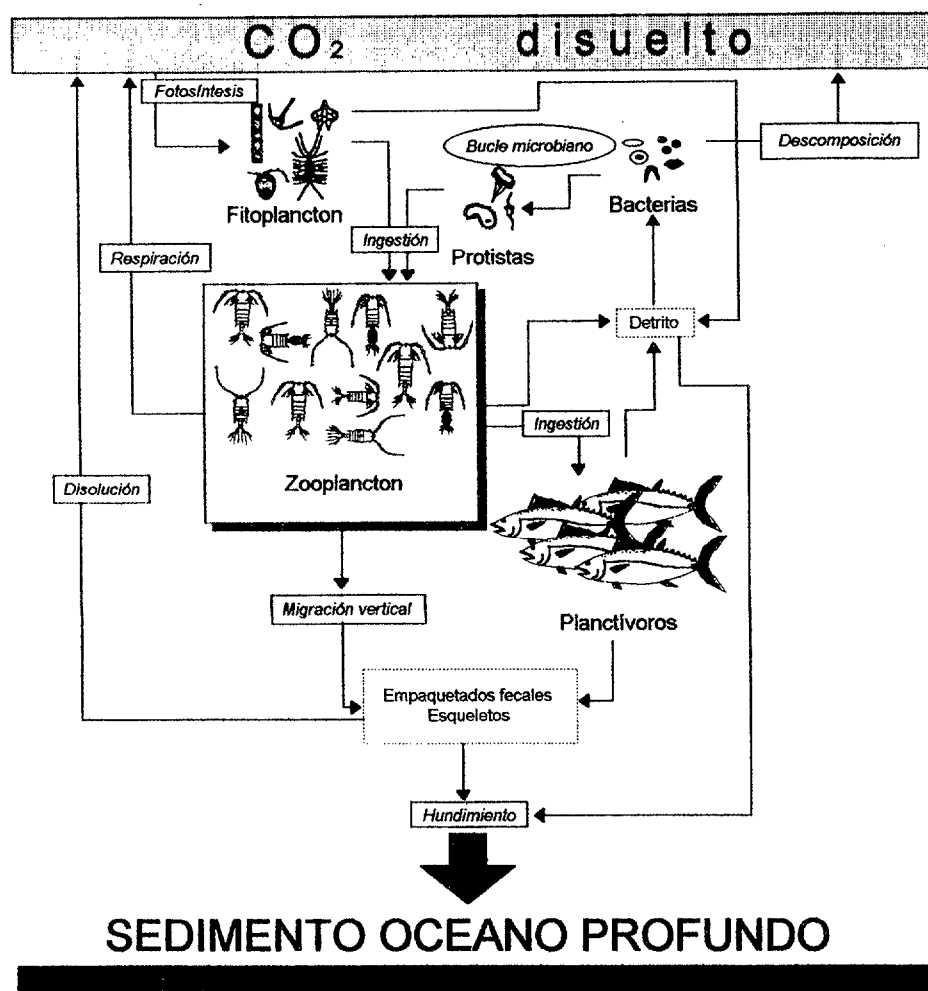


Figura 2. Esquema general de la "bomba biológica" (ver texto).

Mientras que la velocidad de hundimiento de las mudas zooplanctónicas es adecuada para su paso a las zonas profundas del océano, la de los empaquetados fecales va a depender de su tamaño (Komer *et al.*, 1981; Small *et al.*, 1987). Así en copépodos suele ser de 20-120 m · día⁻¹ y para eufausiáceos de 1000 m · día⁻¹. Sin embargo, Cho y Azam (1988) postulan que el tiempo de residencia en la capa eufótica de estos empaquetados es de 5-10 días y que entre el 60 y el 98 % del carbono pasa por el llamado bucle microbiano donde los microorganismos actúan sobre el detrito y excreciones del fitoplancton, zooplancton y necton, remineralizando los nutrientes que la componen. Existen otros fenómenos que pueden impedir el paso de estos empaquetados al océano profundo como es la fragmentación (coprorhexia) y la ingestión de los mismos (coprofagia) (Noji *et al.*, 1991). Otros factores importantes son la densidad (algunos empaquetados pueden estar vacíos) y composición química (Bienfang, 1980; Urban *et al.*, 1993). A pesar de todos estos condicionantes, algunos autores han encontrado tasas de hundimiento significativas (Turner y Ferrante, 1979; Small *et al.*, 1987; Noji, 1991).

El otro gran proceso involucrado en el transporte a los fondos oceánicos debido al zooplancton es la migración vertical (Angel, 1985; Fowler y Knauer, 1986). La teoría más aceptada postula que los organismos migran a zonas profundas durante el día para no ser detectados por sus predadores, mientras que por la noche suben para alimentarse en las capas ricas en fitoplancton (Zaret y Suffern, 1976; Frost, 1988; Dawidowicz *et al.*, 1990). Numerosos autores han demostrado que la migración vertical diaria se produce en la mayoría de los grupos zooplanctónicos (Longhurst, 1976; Youngbluth, 1976; Sameoto, 1984; Laval *et al.*, 1989). En ella pueden influir factores del medio (concentración de oxígeno, gravedad, luz) o propios de los organismos (sexo, edad, ritmos biológicos). Esta migración vertical diaria es importante en el transporte de carbono cuando el tiempo de digestión de los organismos es superior al tiempo que tardan en llegar a las zonas profundas donde tendría lugar la egestión. También es importante cuando los organismos toman carbono de noche en superficie mediante la ingestión y por el día lo respiran en profundidad, produciéndose un transporte neto hacia los estratos inferiores del océano.

Por lo anteriormente expuesto, el zooplancton constituye un eslabón esencial en el flujo de materia y energía dentro de la cadena trófica, asimilando el carbono orgánico fijado por el fitoplancton. Este flujo puede ser expresado de la siguiente manera:

$$I = A + E \quad (1)$$

donde parte de la materia ingerida (I) es asimilada (A) y el resto es defecada (E). A su vez, una fracción de la materia asimilada puede ser utilizada en procesos metabólicos como la respiración (R) y otra en el crecimiento (G), mientras que la excreción puede ser en forma de empaquetados fecales (F) o como excreción líquida en forma de amonio o urea (U) (ver figura 3):

$$I = R + G + F + U \quad (2)$$

Cada uno de estos procesos posee una gran importancia en el conocimiento de los flujos de materia y energía dentro de la cadena trófica, y nos suministra la información necesaria para cuantificar el carbono que es fijado o transportado al océano profundo por la acción del zooplancton. Estos parámetros han sido estudiados para la zona de Canarias por diferentes autores. Así, la respiración (R) fue estudiada por Gómez (1991) a través del estudio del sistema de transportes de electrones (ETS); mediante la actividad de la enzima Glutamato Deshidrogenasa (GDH), Torres (1991) estudió la excreción líquida en forma de amonio (U) y, por último, Portillo-Hahnefeld (1995) realizó un estudio sobre la ingestión y la egestión (I y F). Uno de los objetivos del presente trabajo es estudiar el crecimiento (G) para estos mismos organismos, con lo que quedarían determinados los diferentes parámetros que entran a formar parte del balance energético descrito en la ecuación (2).

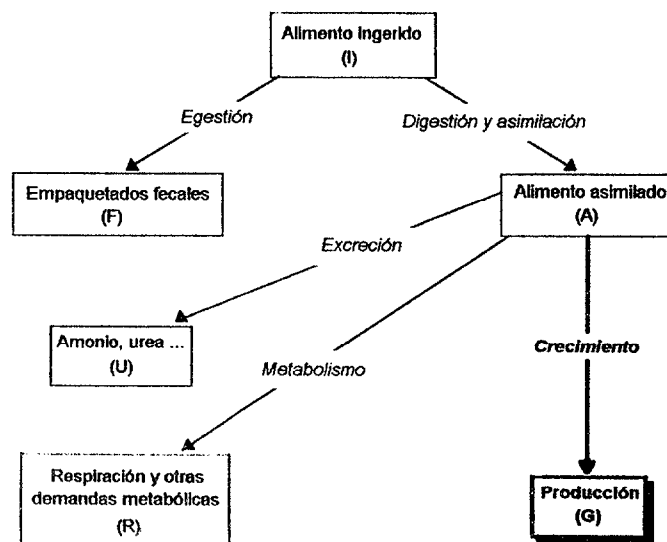


Figura 3. Esquema de las pérdidas y usos de la energía contenida en el alimento ingerido por el zooplancton.

La producción secundaria zooplanctónica puede ser definida como la biomasa de una población en un volumen o área multiplicado por la tasa de crecimiento de los organismos de la población:

$$P = \sum_{i=1}^j N_i \cdot W_i \cdot g_i$$

donde N es el número de individuos, W el peso individual y g la tasa de crecimiento. Dependiendo del método usado, *i* puede ser referido a clases de estado de desarrollo o a peso corporal (Huntley y Lopez, 1992).

Tanto la biomasa como la tasa de crecimiento del zooplancton son dos factores que han sido medidos por numerosos y variados métodos. El contaje de todos los organismos zooplanctónicos en la columna de agua, no sólo es un método laborioso y que necesita mucho tiempo para ser llevado a cabo, sino que además la talla y el peso de las diferentes especies y estados de desarrollo generan una gran variación. La medida de biomasa como volumen desplazado (Yentsh y Hebard, 1957) presenta grandes errores debido principalmente a la cantidad de agua entre los organismos y a organismos de tipo gelatinoso que incluyen una proporción de agua en su cuerpo.

Otra de las técnicas ampliamente utilizadas es la medida del peso corporal de los organismos. Sin embargo, la medida del peso húmedo total del zooplancton (Nakai y Honjo, 1962) no es muy precisa, por lo que se suele utilizar la del peso seco (Lovegrove, 1966) y peso seco sin cenizas (Le Borgne, 1975). En sustitución de estas técnicas se ha utilizado la medida de algunos constituyentes químicos como el nitrógeno, el fósforo y, principalmente, el carbono (Curl, 1962; Platt *et al.*, 1969). Esta última medida es la más adecuada a la hora de calcular la energía que fluye a través de los diferentes niveles tróficos (Wiebe *et al.*, 1975). El cálculo de biomasa utilizando algún constituyente bioquímico, como es el contenido de proteínas ha sido ampliamente utilizado en las últimas décadas. Sin embargo la medida de otros parámetros, como puede ser la cantidad de lípidos, no son tan adecuados ya que no presenta una relación constante dentro de los organismos.

La variabilidad de la biomasa del zooplancton en el océano ha sido discutida por Huntley y Lopez (1992) que enfatizaron el papel de nuevas tecnologías como son los métodos acústicos, ópticos o electromagnéticos, en resolver la forma de muestreo para

estimar producciones. Ellos comparan dichas tecnologías con el uso del CTD para los oceanógrafos físicos que, aunque reduzcan sensiblemente la precisión de las medidas de temperatura y salinidad, la resolución espacial y temporal del muestreo lo compensa.

Numerosos autores (e.g. Platt *et al.*, 1969; Wiebe *et al.*, 1975; Hernández-León *et al.*, en prep.) han intentado establecer algún tipo de relación entre las diferentes medidas de biomasa. Así mientras Platt *et al.* (1969) postulan que no existe una simple conversión entre peso seco y carbono, Wiebe *et al.* (1975) concluyen que el carbono es el 31-33% del peso seco. Hernández-León *et al.* (en prep.) relacionan las medidas de volumen desplazado, peso seco, peso seco sin cenizas y contenido en proteínas del mesozooplankton en aguas de las islas Canarias, encontrando correlaciones significativas entre estos parámetros, aunque la pendiente de regresión no fue constante en aquellas relaciones donde estaban implicados el volumen desplazado y el contenido proteico.

Por otro lado, las tasas de crecimiento son estimadas por la medida del cambio en el peso corporal con el tiempo. Esto requiere un gran esfuerzo de experimentación, ya que es difícil seguir los cambios en peso del cuerpo en el medio natural. El llamado método de las cohortes no es conveniente para oceanografía ya que (1) la mayoría de las poblaciones zooplánctónicas se sitúan entre las que poseen una distribución de edad estable, típica de las zonas tropicales, o aquellas que presentan verdaderas cohortes como en las zonas boreales; (2) el muestreo necesario no tendría una adecuada resolución espacial y temporal y (3) el análisis de las muestras recogidas sería largo, tedioso y casi imposible de realizar (Huntley y Lopez, 1992). La única posibilidad es el uso de la cohorte artificial (Kimmerer y McKinnon, 1987), asumiendo que el crecimiento del zooplankton es isócrono.

El método fisiológico se basa en asumir que las tasas metabólicas relevantes en el crecimiento responden de manera cuantitativa y predecible al cambio de variables medioambientales. Sin embargo, éstas tasas pueden a su vez depender de numerosas variables por lo que hay que asumir como constantes otros parámetros que no lo son, lo que hace que la propagación del error afecte de manera decisiva al resultado final (Huntley y Lopez, 1992). Así, como ejemplos podemos destacar la tasa de aclarado que depende de la concentración de alimento, la temperatura, la luz, la talla corporal, historia alimenticia, calidad del alimento, especie y estado de desarrollo. La tasa de respiración depende también de la temperatura, peso corporal, tasa de ingestión, nivel de actividad y acción dinámica específica. Un método más acertado es la aproximación fisiológica de Le Borgne (1978, 1982) que calcula la producción a partir de la respiración y la excreción

por medio de la eficiencia neta de crecimiento (K_2). Para ello mide la relación carbono/nitrógeno/fósforo (C/N/P) del alimento, del individuo y de su excreción, así como la eficiencia de asimilación. Sin embargo, también presenta alguna de las limitaciones que nos encontramos en el método fisiológico. Se asume que los procesos que tienen lugar en las incubaciones reflejan el estado metabólico de los organismos en la naturaleza.

El método de producción de huevos (Sekiguchi *et al.*, 1980) consiste en separar hembras de una especie determinada y contar el número de huevos que producen pasado un tiempo. Este método se ha mostrado adecuado para el trabajo oceanográfico, pero sigue siendo tedioso para el trabajo en un barco, limitando la cantidad de muestras para un mapeado tridimensional del océano.

Otro muchos autores han intentado elaborar nuevos métodos que nos permitan el cálculo de la producción secundaria zooplanctónica. Así, Huntley y Lopez (1992) realizaron su modelo de crecimiento dependiente de la temperatura, en el que postulan que la tasa de crecimiento sólo depende de la temperatura y no del peso de los organismos. Además aseguran que la influencia de la temperatura sobre las tasas metabólicas domina a la disponibilidad del alimento ya que éste no es limitante en el medio natural.

De todo esto podemos deducir, y al contrario de lo que sucede con la producción primaria, que no existe ningún método con el que se pueda calcular de manera razonable la producción secundaria zooplanctónica, ya sea por la imposibilidad de llevarlos a cabo, por la cantidad de parámetros que hay que asumir o por la difícil explicación de los resultados.

Como sucede para todas las tasas metabólicas, la búsqueda de un índice para estimar las tasas de crecimiento se ha presentado como un nuevo desafío. Algunos trabajos han usado RNA y DNA como predictores de tasas de crecimiento (Sutcliffe, 1965; Dagg y Littelpage, 1972). Aunque éstos presentan alguna correlación entre tasas de crecimiento y concentración RNA, recientes publicaciones no dan evidencia de esa relación (Anger y Hirche, 1990; Hovenkamp y Witte, 1991; Frantzis *et al.*, 1992, 1993; Mathers *et al.*, 1994; Bergeron y Boulhic, 1994). La aproximación enzimática fue propuesta como índices de tasas fisiológicas bajo la base de que las actividades enzimáticas son parámetros dinámicos que de hecho miden una tasa. Su uso como predictor de la tasa de crecimiento fue propuesto por primera vez por Sapienza y Mague

(1979) y Bergeron y Buestel (1979). Los primeros encontraron una correlación positiva entre la actividad DNA polimerasa y la tasa de crecimiento en *Artemia*. Bergeron y Buestel (1979) fueron los primeros que apuntaron la validez de la actividad de la enzima aspartato transcarbamilasa (ATC) como un índice del estado sexual de *Pecten maximus* (L.), encontrando una buena relación entre la actividad de la enzima y la tasa de crecimiento de dicho molusco. Esta relación también ha sido descrita por Bergeron y Alayse-Danet (1981) para el mismo molusco y por Bergeron (1982) para peces, aunque Alayse-Danet (1980) encuentra una pobre relación en *Artemia*.

La ATC es una de las enzimas alostéricas más estudiadas y su funcionamiento dentro de la célula guarda estrecha relación con los procesos involucrados en el crecimiento. Así se ha demostrado que es particularmente activa en tejidos que crecen rápidamente como son los tumores (Calva et al., 1959) y ápices de los tallos de las plantas (Stein y Cohen, 1965). Sabemos que parte de la materia orgánica ingerida por el zooplancton es asimilada, desencadenando así una serie de reacciones metabólicas que permitirán al organismo crear una serie de complejos estructurales para su crecimiento ó su reproducción. Para que estas estructuras puedan formarse, las células se dividen repetidamente, produciendo en esta división la biosíntesis de ácidos nucleicos (ARN y ADN). Los precursores de esta síntesis son las bases púricas y las pirimidínicas. Estas últimas se forman "de novo" a partir de carbamil-fosfato y aspartato en una reacción que es controlada por la enzima aspartato transcarbamilasa (ATC) con liberación de fosfato y formación de N-Carbamil-Aspartato (figura 4).

Bergeron (1995) encuentra una relación entre la biomasa proteica y la actividad de la ATC en el mesozooplancton marino. También asegura que la actividad ATC es una herramienta útil para estudios comparativos de producción planctónica y que puede ser considerada como un índice que debe ser calibrado. Sin embargo, en la actualidad no existe literatura acerca de la relación entre la tasa de crecimiento y la actividad de la enzima ATC en el plancton marino y la calibración del método para el zooplancton permanece sin resolverse. No obstante, no está claro como la tasa de crecimiento, la cual es de hecho un parámetro indicativo de los cambios de biomasa individual en un intervalo de tiempo, podría ser equiparada a una medida instantánea como la propuesta al usar índices enzimáticos. Esos índices estiman la tasa de multiplicación de la célula, como en el caso de la actividad ATC (Koueta y Boucaud-Camou, 1992). Este proceso es parte del crecimiento, pero no es una tasa de crecimiento en sentido estricto. Sin embargo, asumiendo que el animal sólo presenta cambios en peso estructural y no en sustancias de

reserva (lípidos), la multiplicación de la célula es una tasa que puede ser equiparada a la tasa de crecimiento.

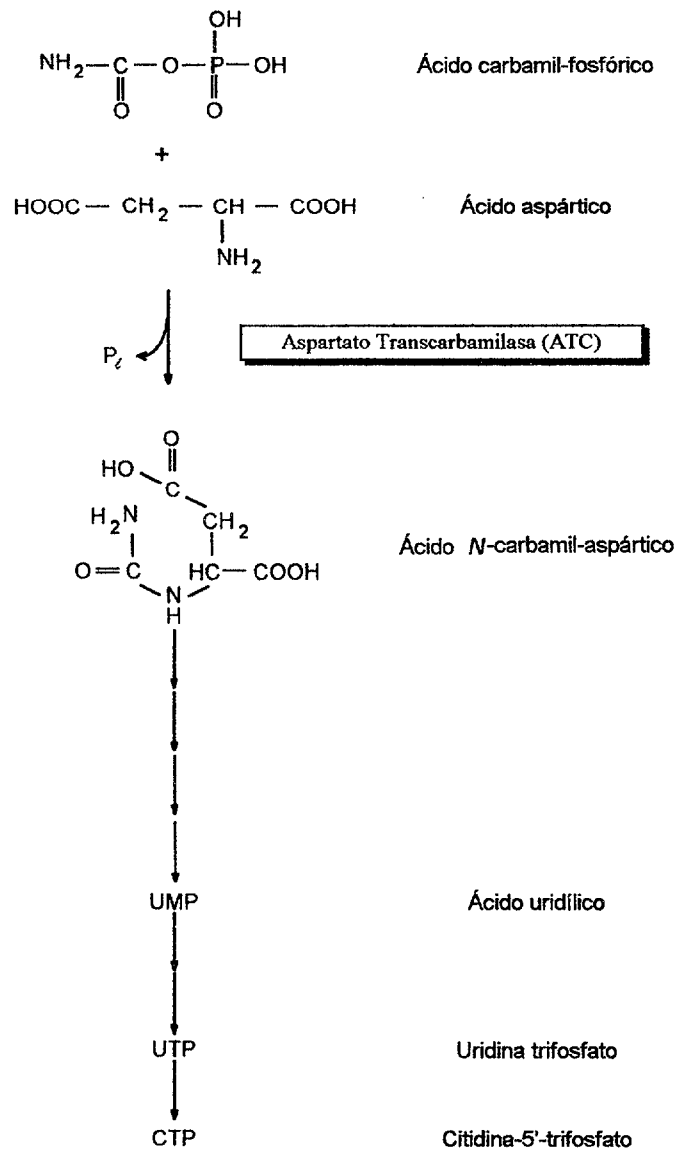


Figura 4. Esquema de la biosíntesis de los nucleótidos pirimidínicos. Se resalta la primera etapa que está catalizada por el enzima aspartato transcarbamilasa (ATC).

Solamente Bergeron (1983; 1986; 1995) y Hernández-León *et al.* (1995) han realizado medidas de actividad ATC zooplanctónica en el medio marino. La escasa

cantidad de datos presente en la literatura ha servido de base para realizar el presente estudio. En él se han realizado las distribuciones de biomasa proteica y actividad ATC en tres campañas oceanográficas alrededor de la isla de Gran Canaria con el fin de estudiar la influencia de las estructuras oceanográficas, generadas en la interacción de la Corriente de Canarias y la isla, en tres períodos con características totalmente distintas: (1) época de Vientos Alisios, (2) el "bloom" de final de invierno y (3) época de ausencia de Vientos Alisios (Hernández-León, 1988a).

El giro subtropical noratlántico es una de las zonas más estables del océano. La distribución de la temperatura y la salinidad en la columna de agua no presenta grandes cambios estacionales. Tampoco se detectan grandes cambios en la producción primaria y la biomasa zooplanctónica (Hernández-León *et al.*, sometido). Sin embargo, recientes trabajos (e.g. Venrick, 1990) han mostrado que las áreas tropicales no son tan homogéneas como se creía y estructuras oceanográficas como por ejemplo las ondas de Rossby u ondas planetarias pueden ser la causa de cierta variabilidad (Hernández-León *et al.*, sometido).

El área de Canarias tradicionalmente ha sido considerada oligotrófica (e.g. De León y Braun, 1973). Sin embargo, ciertas estructuras como los giros a sotavento de las islas que se forman al paso de la Corriente de Canarias o la influencia de filamentos generados en el afloramiento norafricano, que son capaces de desplazarse hasta el sur de las islas, hacen que los valores de producción planctónica sean superiores a los esperados (e.g. Aristegui *et al.*, 1989), confiriendo a la zona un carácter de transición entre un sistema eutrófico (afloramiento) y otro oligotrófico (océano).

El Mar Báltico es un mar eutrófico y semicerrado donde, con la llegada de la primavera y consecuente aumento de temperatura y luz, se produce un bloom fitoplanctónico muy importante que, generalmente, comienza en las zonas costeras y de sureste a noroeste (Kaiser y Schulz, 1978). La estructura en tres capas producida por la posición de la termoclina y la haloclina, así como el aporte de nutrientes por ríos altamente contaminados son dos de los principales factores que determinan la distribución de la producción planctónica (Portillo-Hahnefeld, 1995).

Las aguas que rodean la Antártida son una de las zonas de mayor importancia para la captación de CO₂ atmosférico por parte del océano. En él existe una producción primaria superior a la encontrada en áreas cercanas (Rakusa-Suszczewski, 1980) y constituye el área más importante de cría, desove y alimentación de krill Antártico,

Euphasia superba (Hempel et al., 1979; Witeck et al., 1980; Ross y Quentin, 1982; Brinton y Townsend, 1984) y de larvas de peces (Loeb, 1991; Morales-Nin, 1992).

La variabilidad tanto de la temperatura como de las condiciones extremas de alimento encontradas en los distintos ecosistemas arriba mencionados ha servido para comprobar la respuesta de la enzima aspartato transcarbamilasa a las distintas condiciones oceanográficas de las diferentes áreas. Además, nos ha permitido estudiar las distribuciones de su actividad en relación a las estructuras mesoescalares donde sólo son válidos los métodos que permiten adquirir un número de datos importante en un espacio de tiempo pequeño.

Además de dichas distribuciones, se realizó un estudio sobre el uso de la actividad ATC para estimar tasas de crecimiento en zooplancton así como estudios comparativos entre las zonas estudiadas y, entre la actividad ATC y la temperatura, la clorofila *a*, la biomasa proteica y las estructuras oceanográficas existentes en cada zona. Para el área de Canarias se llevó a cabo un estudio de la variación temporal de la actividad ATC.

De lo expuesto anteriormente podemos deducir que es de gran importancia conocer la cantidad de carbono que es capaz de fijar el mesozooplancton marino en su contribución en la "bomba biológica", o lo que es lo mismo conocer los valores de producción mesozooplanctónica. Ninguno de los métodos descritos para estimar dicha producción resuelve satisfactoriamente este problema, por lo que la búsqueda de nuevas metodologías se hace imprescindible. La solución podría venir determinada por la incorporación de índices enzimáticos, que permitan un amplio rango del área de muestreo, acompañados de la consiguiente calibración que valide sus resultados.

En este trabajo proponemos el estudio de la actividad de la enzima aspartato transcarbamilasa para estimar tasas de crecimiento. Los escasos datos que se conocen de la actividad ATC mesozooplanctónica, así como de la relación entre ésta y la tasa de crecimiento, hacían necesario la realización de una serie de muestreos en regiones oceanográficas con características totalmente diferentes, con el fin de compararlas entre sí, además de una serie de experimentos de laboratorio en los que se relacionaran ambos parámetros. Asimismo, el estudio de la variación de dicha actividad con parámetros físicos o biológicos sería de gran ayuda para conocer la distribución espacial y/o temporal de dicha actividad.

Los objetivos que constituyen el presente trabajo se pueden resumir en:

- 1.- Relacionar tasas de crecimiento con actividad ATC en orden a conseguir la esperada relación entre ambos parámetros. También presentamos relaciones crecimiento/ATC con el fin de compararlos con la variabilidad encontrada en la literatura en otras relaciones tasa fisiológica/actividad enzimática.
- 2.- Conocer las distribuciones de biomasa proteica y actividad ATC mesozooplancónica para las cuatro regiones oceanográficas muestreadas (Atlántico Central, Canarias, Mar Báltico y Estrecho de Bransfield -Antártida-).
- 3.- Determinar la posible relación entre la actividad ATC y diferentes parámetros físicos, como la temperatura, y biológicos, como el alimento disponible (clorofila α) y la biomasa proteica del propio zooplancton.
- 4.- Comparar la actividad ATC con las diferentes estructuras oceanográficas características de cada región muestreada, así como comparar los resultados de estas cuatro regiones.
- 5.- Estudiar la variación temporal para un ciclo diario al sur de la isla de Gran Canaria y anual para tres campañas oceanográficas realizadas en el área de las Islas Canarias.

2. Material y Métodos

2. MATERIAL Y MÉTODOS

2.1. Muestreo

Los resultados obtenidos en el presente trabajo están basados en un conjunto de campañas oceanográficas realizadas entre febrero de 1990 y agosto de 1993, incluidas en diferentes programas de muestreo para aguas de diferentes áreas oceanográficas.

2.1.1. Área tropical (Atlántico Central)

Fruto de la colaboración de nuestro grupo de trabajo y personal científico del "Institut für Meereskunde" (actual "Institut für Ostseeforschung") de Warnemünde (Rostock, Alemania), entre el 28 de agosto y el 24 de septiembre de 1989 se realizó la campaña oceanográfica ATLEX'89 a bordo del B/O "Alexander von Humboldt" en el Atlántico Centro-Oriental entre los 21°N, 21°W y los 21°N, 45°W configurando una radial desde la costa continental africana hasta el centro del océano. Asimismo se realizó una malla de estaciones entre los paralelos 18°N y 19° 40'N y los meridianos 45°W y 47°W, enmarcado en un programa de estudios de una zona reducida del océano (figura 5). En cada estación se tomaron muestras de mesozooplankton a tres profundidades diferentes: entre 0 y 25 metros, entre 25 y 75 metros y entre 75 y 200 metros.

2.1.2. Área subtropical (Canarias)

En esta zona se han realizado campañas oceanográficas enmarcadas en tres programas de investigación: "Efecto de Masa de Isla en el Archipiélago Canario (E.M.I.A.C.)", subvencionado por el Gobierno Autónomo de Canarias, el programa "Estudio Biológico de los Fenómenos Causativos del Efecto de Isla en Aguas del Archipiélago Canario" subvencionado por la Comisión Interministerial de Ciencia y Tecnología del Ministerio de Educación y Ciencia (C.I.C.Y.T.), y por último el programa "Coastal Transition Zone: Canary Islands" (Marine Science and Technology, MAST), subvencionado por "Commission of the European Communities, Directorate General for Science Research and Development".

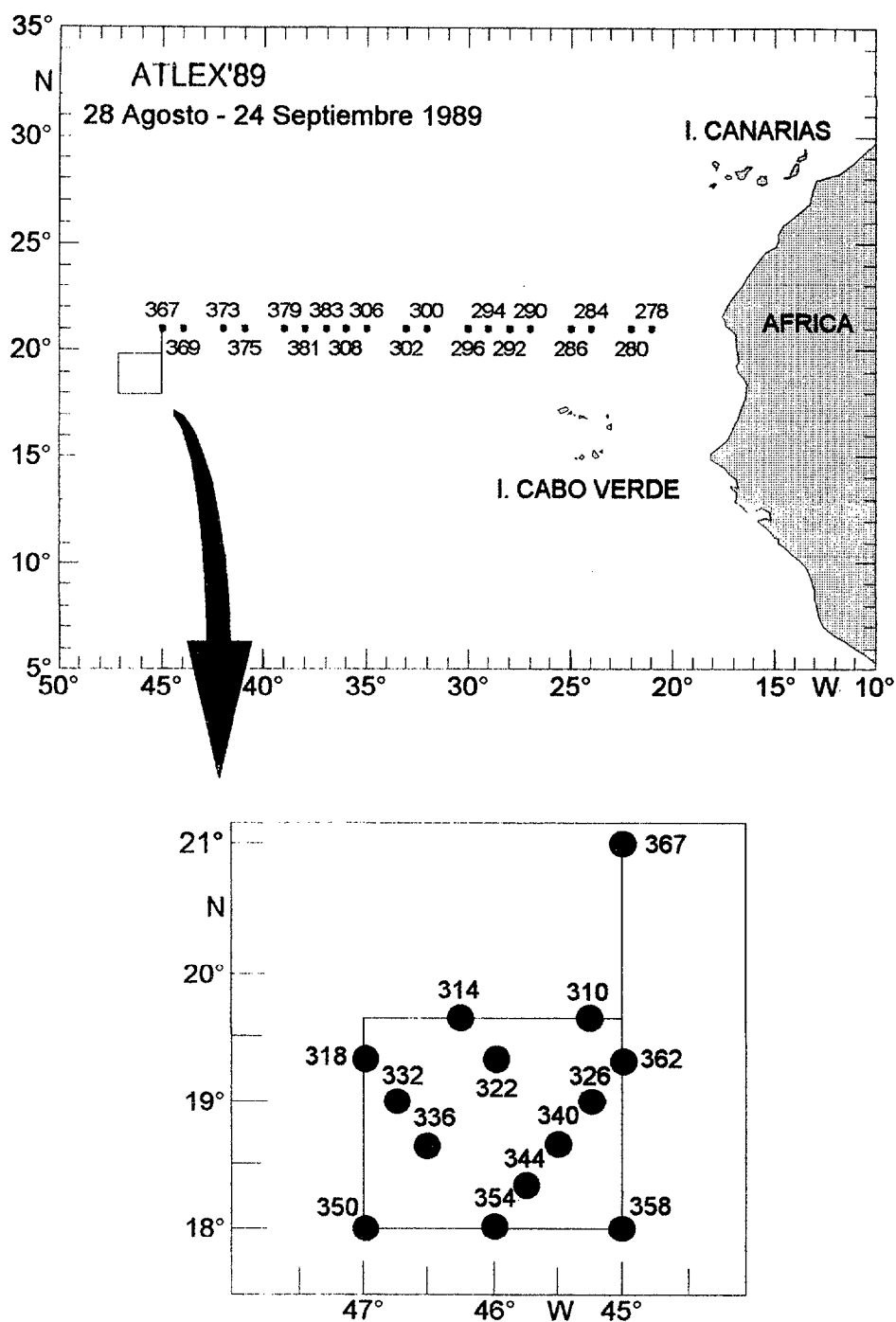


Figura 5. Situación de las estaciones en la campaña oceanográfica ATLEX'89 realizada en el Atlántico Central.

Dentro del programa EMIAC se realizaron dos campañas preliminares a bordo de una patrullera de la Armada Española: el 5 de mayo de 1989 se realizó la campaña EMIAC 8905 y el 22 de febrero de 1992 se llevó a cabo la campaña EMIAC 9002, entre los 27°47'N, 15°51'W y los 27°39'N, 16°21'W , y entre los 27°41'N, 15°49'W y los 27°41'N, 16°30'W, respectivamente, configurando dos radiales desde la costa hasta la isóbata de 3000 m (figuras 6a y b). En cada estación se tomaron muestras de mesozooplankton hasta 100 metros en arrastres verticales.

Entre el 5 y el 17 de junio de 1990 se realizó la campaña EMIAC 9006 a bordo del B/O "García del Cid" (figura 6c). En esta campaña también se llevó a cabo un muestreo cada 4 horas en una estación tipo "YOYO" en una posición fija en el borde del talud al sur de la isla de Gran Canaria. El objetivo de esta estación fue comprobar la existencia de ondas internas de marea y su influencia en la actividad enzimática zooplanctónica.

La campaña EMIAC 9103 se llevó a cabo entre el 9 y 17 de marzo de 1991, también a bordo del B/O "García del Cid" (figura 6d). El objetivo de estas campañas fue el estudio de las estructuras oceanográficas producidas al paso de la corriente de Canarias por Gran Canaria, como son la formación de remolinos al sur de la isla y su efecto en la población zooplanctónica.

Entre el 20 de octubre y el 3 de noviembre de 1991 a bordo del B/O "Ignat Pavlyuchenkov" se realizó la campaña MAST 9110 (figura 6e). En esta campaña, además del estudio de las mencionadas estructuras oceanográficas, se estudiaron las aguas de Canarias como una zona de transición entre zonas eutróficas, como son las del afloramiento norafricano, y aguas típicamente oceánicas, para lo que se llevaron a cabo dos transectos, uno al norte y otro al sur del Archipiélago. Dichos transectos también nos pueden dar idea de la perturbación que se produce en los parámetros físicos y biológicos al paso de la Corriente de Canarias por dicho archipiélago.

Por último y a bordo del B.I.O. "Hespérides" tuvo lugar la campaña MAST 9308 (figura 6f). En esta campaña se estudió la influencia del afloramiento producido en las costas africanas en las aguas del archipiélago Canario. En las cuatro últimas campañas se tomaron muestras de mesozooplankton en arrastres verticales hasta los 200 metros en la estaciones más profundas.

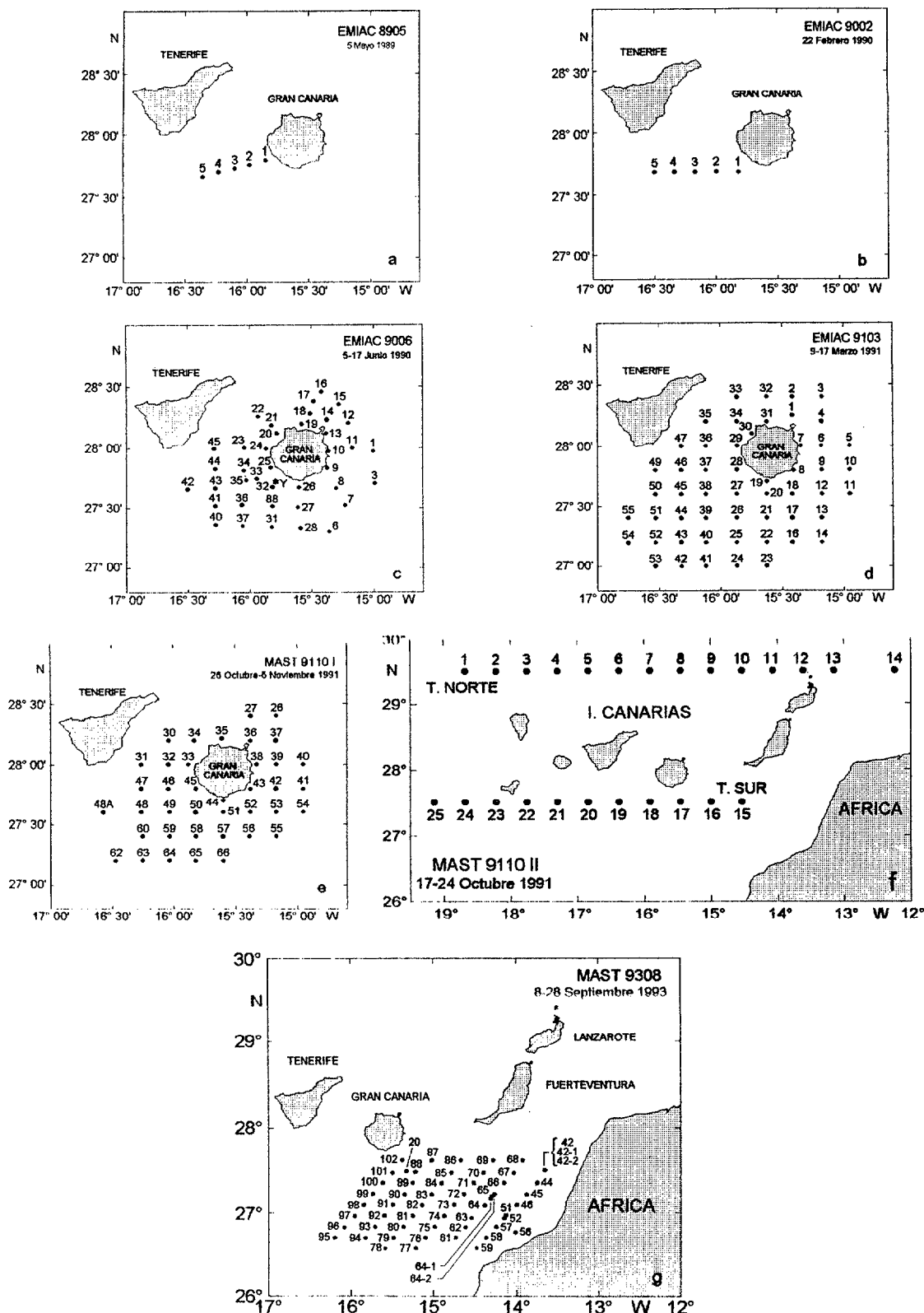


Figura 6. Situación de las estaciones en las campañas oceanográficas EMIAC 8905 (a), EMIAC 9002 (b), EMIAC 9006 con la estación "YOYO" (c), EMIAC 9103 (d), MAST 9110 I (e), MAST 9110 II (f) y MAST 9308 (g) realizadas en el área del Archipiélago Canario.

2.1.3. Área templada (Mar Báltico)

En el mismo marco de colaboración con el "Institut für Meereskunde" ya mencionado, se realizaron las siguientes campañas oceanográficas: BALTEX'90 entre el 7 y el 27 de mayo de 1990 a bordo del B/O "Alexander Von Humboldt" (figura 7a), y BALTEX'91 entre el 1 y el 30 de mayo de 1991 a bordo del mismo B/O "Alexander Von Humboldt" (figura 7b). En esta última campaña se realizó un muestreo más intensivo en la Bahía de Pomerania (figura 7c). En las estaciones donde fue posible, se tomaron muestras en tres capas diferentes: la capa rica en fitoplancton entre la superficie y la termoclina, la capa rica en oxígeno entre la termoclina y la haloclina y la capa anóxica entre ésta y los 200 metros en las estaciones más profundas. En aquellas donde algunas de dichas capas no existía se tomaron muestras de mesozooplancton en arrastres verticales hasta los 200 metros en las estaciones más profundas.

2.1.4. Área polar (Estrecho de Bransfield. Antártida)

Entre el 19 de enero y el 25 de febrero tuvo lugar la campaña BIOANTAR'93 a bordo del B.I.O. "Hespérides" (figura 8). También se tomaron muestras de mesozooplancton en arrastres verticales hasta los 200 metros en las estaciones más profundas.

2.2. Tratamiento de las muestras

Para la recogida de muestras se utilizaron redes WP-2 del tipo doble, versión de la red WP-2 estándar (UNESCO, 1968). La luz de malla utilizada en las redes fue de 100 μm (Nylon Nylal XXX) para las campañas EMIAC 9006, EMIAC 9103, CANARIAS 9110, BALTEX'90 y BALTEX'91, mientras que fue de 200 μm , del mismo material, en las campañas ATLEX'89, EMIAC 8905, EMIAC 9002, CANARIAS 9308 y BIOANTAR'93. El volumen de agua filtrado por la red se obtuvo teniendo en cuenta la eficiencia del 94% calculada para esta red (UNESCO, 1968), el área de embocadura de la red (0.25 m²) y el espacio recorrido.

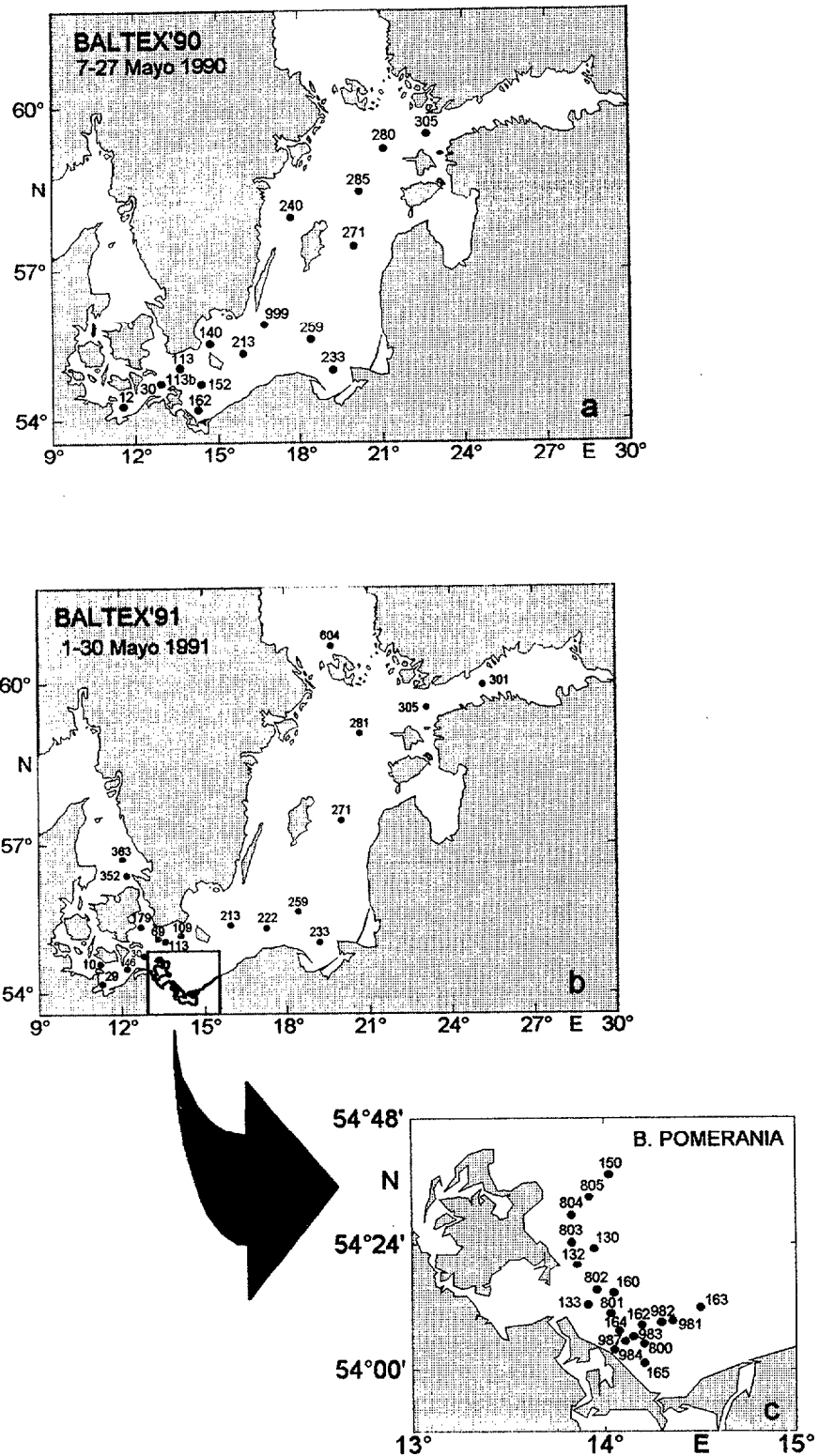


Figura 7. Situación de las estaciones en la campaña oceanográfica BALTEX'90 (a) y BALTEX'91(b) que incluye el estudio de la Bahía de Pomerania (c) realizadas en el Mar Báltico.

En la maniobra de pesca, la red fue bajada a la profundidad deseada e izada posteriormente a velocidad constante. Una vez en la superficie, la red fue lavada procurando que todos los organismos pasaran al colector. El contenido de éste se hizo pasar por un tamiz a través de diferentes mallas, obteniéndose diferentes clases de talla para cada campaña: 100-200 μm en las campañas EMIAC 9006, EMIAC 9103, CANARIAS 9110, BALTEX'90 y BALTEX'91, 200-500 μm en todas las campañas, 500-1000 en todas excepto EMIAC 8905 y EMIAC 9002 y >1000 μm en las campañas EMIAC 9006, EMIAC 9103, CANARIAS 9110, CANARIAS 9308 y BIOANTAR'93. Todas éstas a su vez se filtraron utilizando un paño de la misma o inferior luz de malla a la empleada en la red. En las pescas fraccionadas por profundidades se empleó un mecanismo de liberación de la embocadura de la red. Por último, la muestra fue congelada en el menor tiempo posible en nitrógeno líquido (-196°C) para preservar su actividad enzimática.

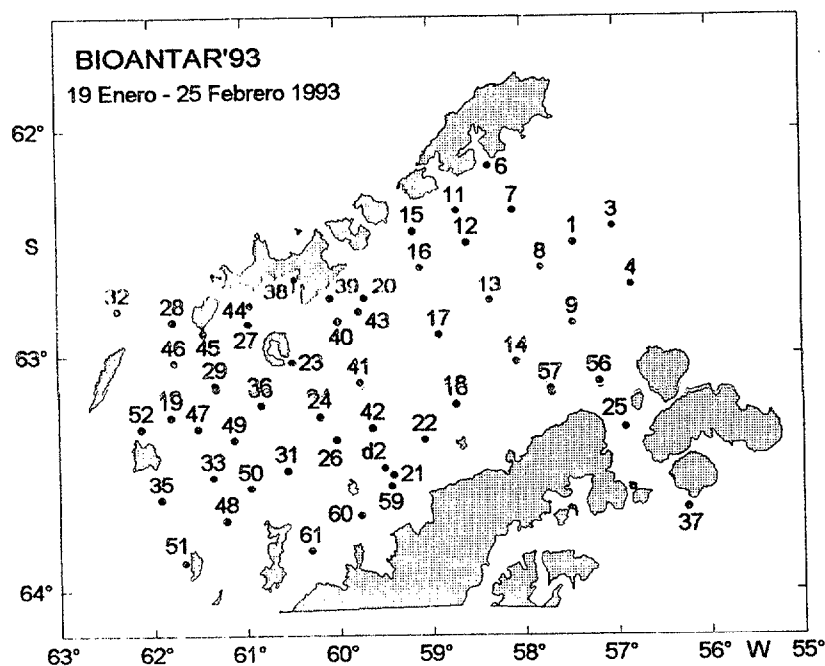


Figura 8. Situación de las estaciones en la campaña oceanográfica BIOANTAR'93 realizada en el Estrecho de Bransfield (Antártida).

2.3. Determinación de la actividad de la enzima aspartato transcarbamilasa (ATC)

Una vez en el laboratorio las muestras fueron homogeneizadas en teflón-cristal a 1500 rpm en una cantidad variable de tampón de homogeneizado dependiendo del tamaño de la muestra, durante dos minutos en un baño de hielo (0-4°C). Dicho tampón se compone de 75 µM MgSO₄, 0.2 % (v/v) de Tritón X-100 (Sigma), 0.15 % (p/v) de polyvinyl pyrrolidone (PVP), 50 mM de tampón fosfato sódico pH 8 y 2 mM de NaCN en agua destilada Milli-Q. Al final se midió el volumen del homogeneizado para su utilización en el cálculo de la biomasa como proteínas.

El ensayo de la actividad ATC en las muestras de zooplancton se llevó a cabo según la metodología propuesta por Bergeron y Alayse-Danet (1981) midiendo el carbamil-aspartato formado a partir de carbamil-fosfato y ácido aspártico radiactivo marcado con ¹⁴C, con algunas modificaciones: el medio, compuesto de 0.2 ml de muestra zooplanctónica homogeneizada, 9 µmoles de L. aspartato (a pH 9.5), 6.3 µmoles de carbamil-fosfato (a pH 9.5) y 120 µmoles de Trizma Base (Sigma) en un volumen total de 0.5 ml, fue incubado a 35°C durante 30 y 60 minutos, excepto en el workshop de Bergen, donde el tiempo de incubación fue de 20 minutos. La reacción se paró con 0.1 ml de HCl 1N, después de lo cual se mantuvo en frío durante, al menos, 15 ó 20 minutos. Posteriormente se centrifugó a 5000 r.p.m. durante 30 minutos. Se recogió 0.5 ml de sobrenadante y se pasó a través de una columna plástica conteniendo resina de intercambio catiónico del tipo Dowex-50W forma hidrogenada (Sigma). La columna fue lavada con 3.5 ml de agua destilada. Una vez agitado se transfirió una alícuota de 1.0 ml a viales de centelleo conteniendo 5.0 ml de Hi-Safe III (Pharmacia). La radiactividad fue medida en un contador de centelleo (Wallac 1410). Se realizó un blanco para cada experimento donde la preparación enzimática fue reemplazada por agua destilada.

El resultado final de actividad ATC para las estaciones realizadas de noche fue corregido con el fin de equipararlos a las de día, mediante un factor de corrección noche-día "f" calculado, para cada estación, de la siguiente manera:

$$f = \frac{X(\text{noche})}{X(\text{día})}$$

El valor de actividad ATC por unidad de área (m^2) se calculo hasta los 200 metros en las estaciones más profundas, excepto en las campañas oceanográficas EMIAC 8905 y EMIAC 9002 que fue hasta 100 metros y en aquellas donde se realizó un muestreo por capas (ATLEX'89, BALTEX'90 y BALTEX'91). En estos casos el valor es el integrado en cada una de las capas.

2.4. Determinación de la biomasa proteica

La medida de biomasa de zooplancton expresada como contenido de proteínas se determinó según el método de Lowry *et al.* (1951). Una alícuota del homogeneizado de la muestra fue centrifugada a 4000 r.p.m. durante 10 minutos a una temperatura entre 0 y 4 °C. Del sobrenadante, se preparó una dilución en agua bidestilada. A 0.5 ml de esta dilución se le añadió un mililitro de reactivo Lowry dejando llevar a temperatura ambiente. Pasados diez minutos se añadió un mililitro de reactivo Folin (en dilución 1:3). Se dejó transcurrir la reacción a temperatura ambiente durante 40 minutos, pasando a leer la absorbancia del producto a 500 nm en un espectrofotómetro con cubetas de un centímetro de paso de luz. En cada determinación se realizó una recta de calibrado, utilizando albumina bovina (BSA) como estándar, cuyos valores estuvieron comprendidos entre 0.05 y 0.5 mg proteínas $\cdot ml^{-1}$.

La determinación de la biomasa proteica en muestras de baja concentración se realizó siguiendo el método propuesto por Peterson (1977, 1983) que consiste en una modificación del anterior. Este método sigue los mismos principios desarrollados en el de Lowry, añadiendo un detergente (Lauril sulfato) que elimina los problemas de sustancias que producen turbidez, como el Tritón X-100 empleado en el tampón de homogeneizado, que dificulta una buena lectura al espectrofotómetro. La sensibilidad de esta versión modificada oscila entre 25 y 100 μg proteínas $\cdot ml^{-1}$ para el ensayo normal y entre 5 y 25 μg proteínas $\cdot ml^{-1}$ para el micro-ensayo.

Al igual que en el caso de la actividad ATC, el resultado final de biomasa proteica para las estaciones realizadas de noche fue corregido con el factor de corrección noche-día " f^n ", calculado de la forma mostrada en la sección anterior. De igual forma, el calculo de la biomasa proteica por unidad de área (m^2) se llevó a cabo según lo expuesto para la actividad ATC.

2.5. Cohorte y cohorte artificial

Las tasas de crecimiento fueron determinadas usando los métodos de cohorte y cohorte artificial, con alguna muestra adicional con el método de producción de huevos. La cohorte artificial fue obtenida mediante el tamizado del zooplancton entre dos mallas adecuadas con el fin de obtener una muestra con una alta proporción de animales en el mismo estado de desarrollo (Kimmerer y McKinnon, 1987). Dos experimentos fueron llevados a cabo usando este procedimiento: el primero con el copépodo *Temora longicornis* de un fiordo noruego (Storfjorden) obtenido durante la campaña oceanográfica ICES 1993 a bordo del B.O. "Alexander von Humboldt"; el segundo con *Oncaea* sp. obtenido en una localización costera de la isla de Gran Canaria (Islas Canarias) y mantenido en el laboratorio algunos días con el fin de seguir su crecimiento. En estos experimentos, fueron establecidas relaciones adicionales longitud-peso seco con el fin de convertir las tasas a unidades de carbono, asumiendo que el carbono era el 40% del peso seco. Este ejercicio fue llevado a cabo para comparar los resultados de estos experimentos con el de *Acartia clausi* y otro usando el método de producción de huevos en *Pseudocalanus minutus elongatus* (ver sección 2.6.).

Invitados por el Dr. Ulf Båmsted tuvimos la oportunidad de participar en el "ICES Workshop on Zooplankton" en Bergen, Noruega, cuyo objetivo fue el de comparar diferentes métodos de producción secundaria. Para ello se realizaron incubaciones de una cohorte de *Acartia clausi* Giesbretch dominada por últimos estadios de nauplios y primeros de copepoditos, los cuales fueron incubados a 18°C en una habitación termostaticada, en 5 recipientes de 5 litros cada uno a diferentes concentraciones de alimento. Éste consistía en células de *Isochrysis galbana* y *Rhodomonas báltica* y el dinoflagelado heterotrófico *Oxyrrhis marina*.

Los organismos fueron distribuidos desde un tanque de 77 litros a los 5 recipientes ya mencionados procurando colocar en cada uno aproximadamente 100 individuos por litro, mientras que las diferentes concentraciones de alimento fueron obtenidas por dilución con agua de mar filtrada a través de una malla de tamaño de poro de 2 µm (ver tabla 24). Unos 100 individuos fueron suavemente sifonados cada 24 horas de cada recipiente en orden a medir la tasa de crecimiento por fotografía de siluetas (Edgerton, 1981a,b), siguiendo los cambios producidos en talla en los copépodos. Este método se llevó a cabo sin retardo y a continuación los organismos fueron congelados en nitrógeno líquido (-196 °C) para el ensayo de la actividad ATC y de la biomasa proteica.

2.6. Producción de huevos

Con el fin de realizar un experimento para el cálculo de tasas de crecimiento en copépodos, se capturaron hembras adultas del copépodo *Pseudocalanus minutus elongatus* en el Mar Báltico durante la campaña oceanográfica BALTEX'90. Los copépodos se incubaron a 13-15°C durante 24 horas en botellas de 250 ml después de lo cual las hembras y los huevos fueron sifonados y contados. La producción de huevos fue convertida a unidades de carbono usando los pesos de huevos y hembras recogidos por Huntley y Lopez (1992) para *Pseudocalanus minutus*. Para poder comparar estos resultados con los obtenidos en otros experimentos llevados a cabo a 18°C se usó el modelo "dependiente de la temperatura" de Huntley y Lopez (1992).

3. Resultados

3. RESULTADOS

3.1. Atlántico Central

3.1.1. Transecto

Hidrografía

En el transecto realizado se observó una aparente estabilidad en la temperatura en los 100 primeros metros, con una termoclina estacional entre los 50 y 75 metros de profundidad. La temperatura y la salinidad aumentó en superficie a medida que nos desplazamos hacia el oeste mientras que en este mismo sentido los nutrientes fueron disminuyendo (figura 9). Este tipo de distribución nos indica la presencia de un área de transición entre aguas del afloramiento africano y aguas típicamente oceánicas ("boundary area"), que va dejando paso a las aguas típicas del giro central noratlántico a medida que nos desplazamos hacia el oeste (figura 10a). Asimismo, en la distribución de nutrientes se observó un incremento en profundidad (entre 150 y 250 metros) en la zona oriental del transecto debido a la presencia de Agua Central Suratlántica.

La distribución de la temperatura para tres profundidades diferentes (0, 50 y 150 m) se representa en la figura 10b. Se observa, además de la tendencia a aumentar de este a oeste, la presencia de tres mínimos relativos alrededor de las estaciones 290, 306 y 373. Si se representa la distancia entre las isotermas de 15 y 18°C en dbares (~ metros) (figura 10c) encontramos anomalías en la energía potencial que sigue el patrón de las llamadas ondas de Rossby u ondas planetarias (Hagen, 1992). Estas isotermas están situadas fuera de la capa de mezcla, lo cual nos elimina fenómenos locales que se producen en la superficie del océano como la mezcla vertical por vientos o por fenómenos de convección. Estas ondas planetarias se podrían generar por el pulso de vientos persistentes durante algunos meses a lo largo de la costa noroeste africana. El pulso del viento Alisio es responsable asimismo de la generación del afloramiento norafricano. Las ondas de Rossby poseen largos periodos y han sido descritas para el océano Pacífico (White y Saur, 1981; White y Saur, 1983; Van Woert y Price, 1993). Sin embargo, no lo han sido para el océano Atlántico (Hagen, 1992), aunque recientes modelos sugieren que estas ondas podrían existir en la zona central del Atlántico Norte (Herrmann y Krauss, 1989). La longitud de onda en este caso se encuentra en el rango situado entre los 620 y 830 km. (Hernández-León *et al*, sometido). Hagen (1992),

utilizando el radio de deformación de Rossby, postula que el ciclo de las ondas planetarias encontradas en nuestro transecto es semianual, que corresponde, como ya hemos citado, con el ciclo de pulso de vientos alisios en la zona.

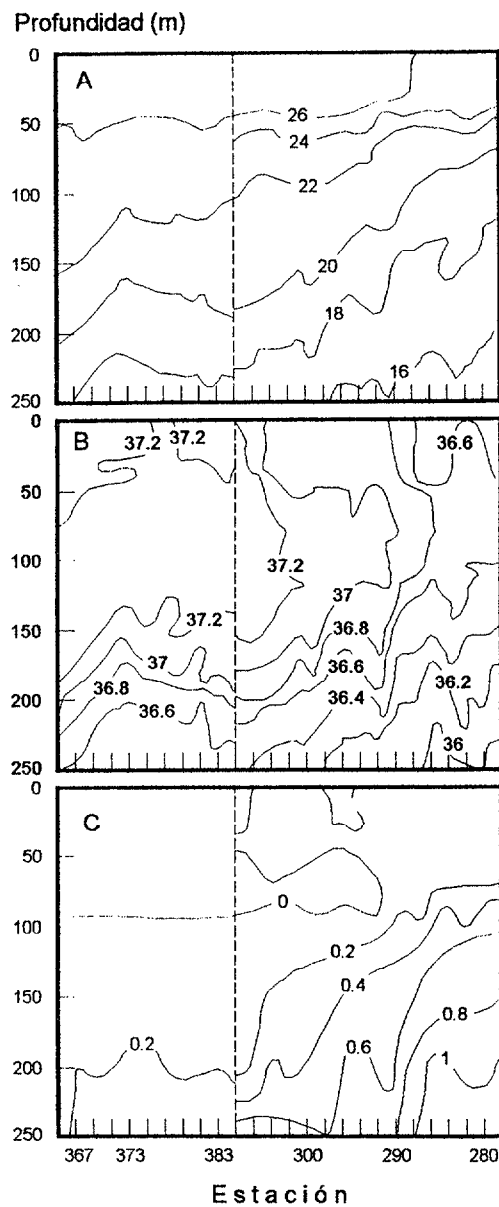


Figura 9. Perfiles de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) (A), salinidad (psu) (B) y fosfatos ($\mu\text{mol} \cdot \text{dm}^{-3}$) (C). La línea vertical representa un salto de 12 días entre los dos períodos de muestreo del transecto (ver Hernández-León et al., sometido).

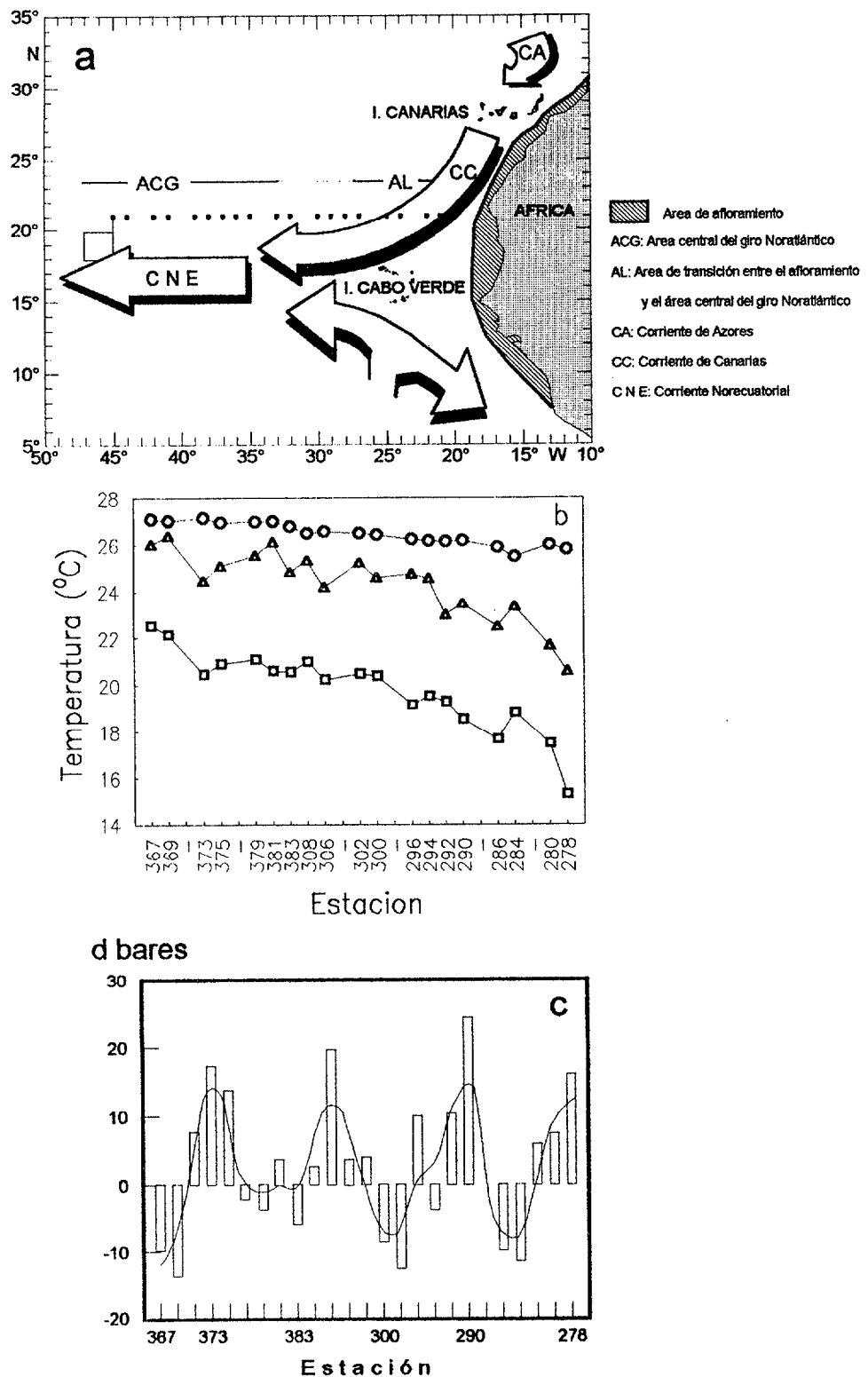


Figura 10. Esquema de las principales corrientes y áreas oceanográficas (a), distribución de la temperatura a 0 (círculos), 50 (triángulos) y 150 metros (cuadrados) (b) y desviación de la distancia entre las isotermas de 15 y 18°C después de sustraer el gradiente zonal a gran escala (Hernández-León *et al.*, sometido) (c) en el transecto realizado en la campaña oceanográfica ATLEX'89.

Distribución espacial de la biomasa proteica

La biomasa integrada para cada una de las capas estudiadas presenta una tendencia a disminuir hacia el oeste, lejos de la influencia del afloramiento africano y próximo al centro del giro subtropical más oligotrófico (figura 11). Esta tendencia se rompe en la capa de 75-200 m donde el máximo se localiza en la zona central del transecto, aunque siguen existiendo altos valores relativos en el área de influencia del afloramiento para la fracción $> 500 \mu\text{m}$. Al representar la desviación respecto a la media de los valores de la biomasa proteica integrada por estratos y compararlos con la curva suavizada de la distancia entre las isotermas de 15 y 18°C representada en la figura 10c, se aprecia que responde a una distribución que depende de la cercanía al continente, es decir, de la proximidad o no del afloramiento africano y no de la onda planetaria o de Rossby (figura 12).

No se aprecian grandes diferencias para los valores de biomasa en la fracción 200-500 μm para los tres estratos estudiados (figuras 11a, d y g). Por el contrario es la fracción $> 500 \mu\text{m}$ en la capa profunda la que muestra valores más altos. En esta última fracción se observa una diferencia significativa entre la biomasa de día y de noche. En las dos capas más superficiales la biomasa integrada llegó a ser hasta más del doble en las estaciones realizadas de noche (tabla 1), debido al comportamiento migratorio que presenta el zooplancton, más evidente en los individuos de mayor tamaño.

Tabla 1. Cociente noche/día para cada fracción de talla y profundidad de los diferentes parámetros biológicos estudiados en el transecto en la campaña oceanográfica ATLEX'89. El número entre paréntesis indica las muestras utilizadas. B. int.: Biomasa integrada. B. vol.: Biomasa por unidad de volumen. ATCs: Actividad ATC específica. ATC int.: Actividad ATC integrada. ATC vol.: Actividad ATC por unidad de volumen.

	B. int. (mg prot · m ⁻²)	B. vol. (mg prot · m ⁻³)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)	ATC vol. (nmol C-A · m ⁻³ · min ⁻¹)
(0-25 m)					
200-500 μm	0.83 (19)	0.87 (19)	5.26 (15)	3.45 (15)	2.86 (15)
> 500 μm	2.04 (19)	2.04 (19)	0.98 (15)	3.85 (15)	4.00 (15)
(25-75 m)					
200-500 μm	1.39 (18)	0.80 (18)	1.72 (14)	2.78 (14)	1.61 (14)
> 500 μm	2.00 (19)	2.00 (19)	1.28 (18)	3.33 (18)	3.03 (18)
(75-200 m)					
200-500 μm	0.64 (19)	0.62 (19)	1.69 (16)	1.09 (16)	0.83 (16)
> 500 μm	1.28 (19)	1.31 (19)	1.06 (17)	1.56 (17)	1.47 (17)

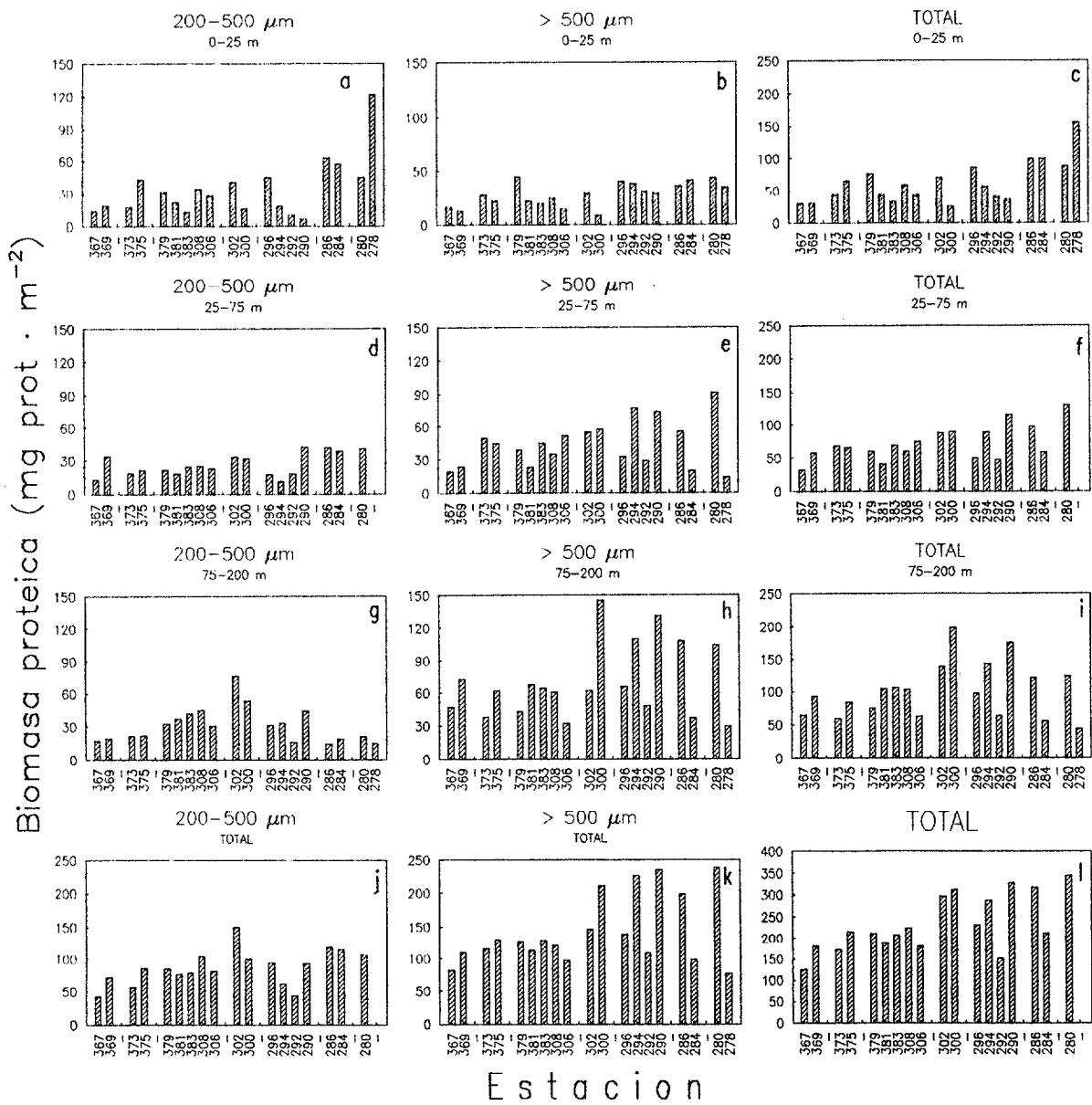


Figura 11. Distribución de la biomasa proteica integrada por capas y fracciones de talla (a, b, d, e, g y h) y suma de las mismas (c, f, i, j, k y l) en el transecto de la campaña oceanográfica ATLEX'89.

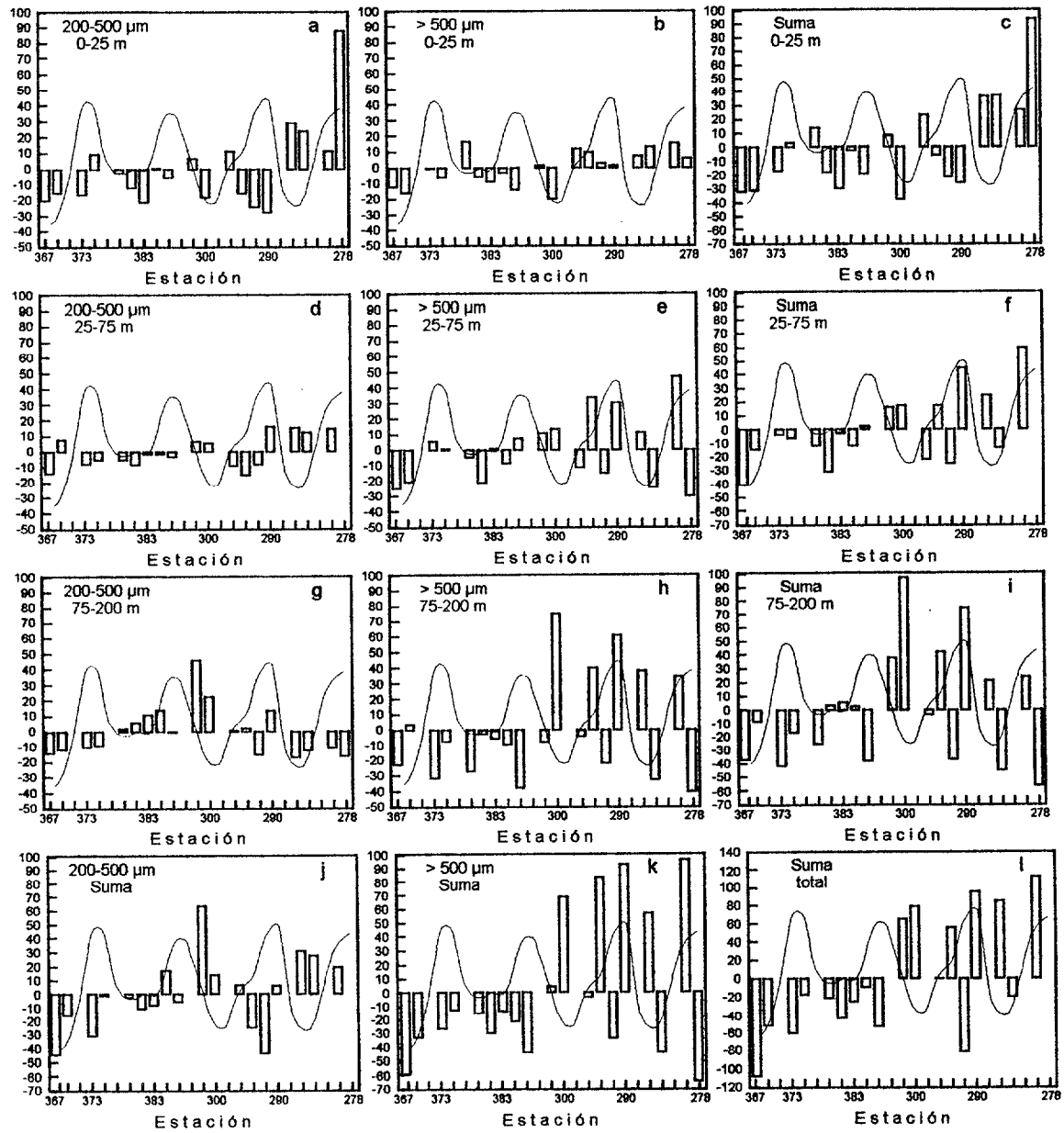


Figura 12. Desviación de la media de la biomasa proteica integrada ($\text{mg prot} \cdot \text{m}^{-2}$) por capas y fracciones de talla (a, b, d, e, g y h) y suma de las mismas (c, f, i, j, k y l). La curva superpuesta corresponde a la desviación de la media de la distancia entre isotermas representada en la figura 10c (ver explicación en el texto).

Distribución espacial de la actividad ATC

La actividad ATC (figuras 13 y 15) para las dos fracciones de talla y para las tres profundidades muestreadas no presenta, por lo general, mayores valores en la zona cercana al afloramiento. Su distribución guarda una mayor relación con la distancia entre isotermas representada en la figura 10c (figuras 14 y 16). Es en la actividad integrada, tanto por capas como total (para toda la columna de agua), donde esta relación se hace más evidente (figura 16c, f, i, y l). Este patrón se pierde hacia el oeste del transecto coincidiendo con la zona más oligotrófica y de menor biomasa zooplanctónica.

Contrariamente a lo que ocurría con la biomasa, la mayor actividad específica ATC la encontramos en profundidad para la fracción de talla 200-500 μm , con una mayor actividad nocturna. En superficie, la actividad de la fracción $> 500 \mu\text{m}$ no presenta diferencias significativas entre las muestras tomadas de día o de noche (tabla 1). No obstante si nos fijamos en la actividad integrada por capas es mucho mayor durante la noche para ambas fracciones, principalmente en las capas más superficiales (tabla 1).

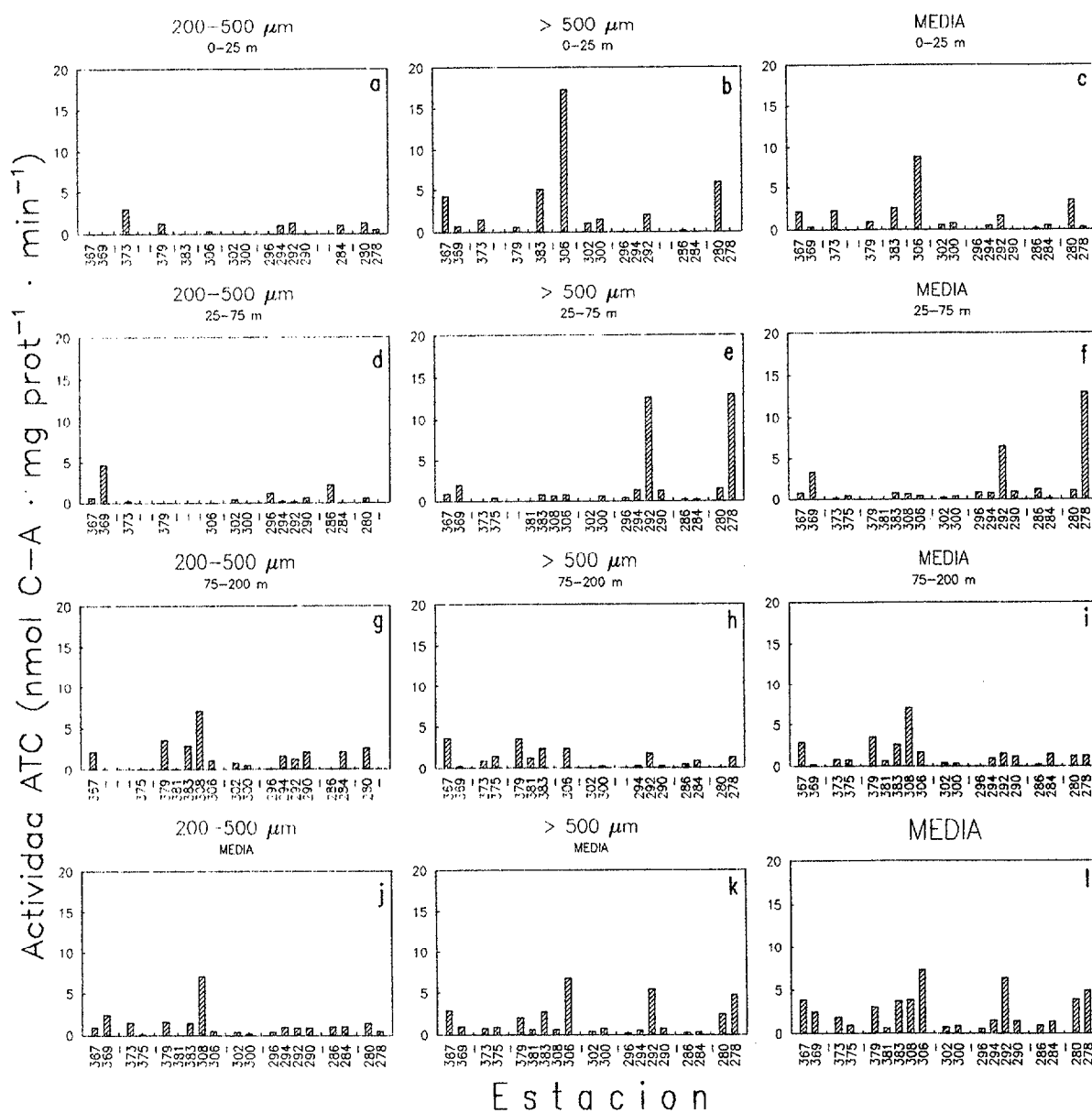


Figura 13. Distribución de la actividad ATC específica por capas y fracciones de talla (a, b, d, e, g y h) y suma de las mismas (c, f, i, j, k y l) en el transecto de la campaña oceanográfica ATLEX'89.

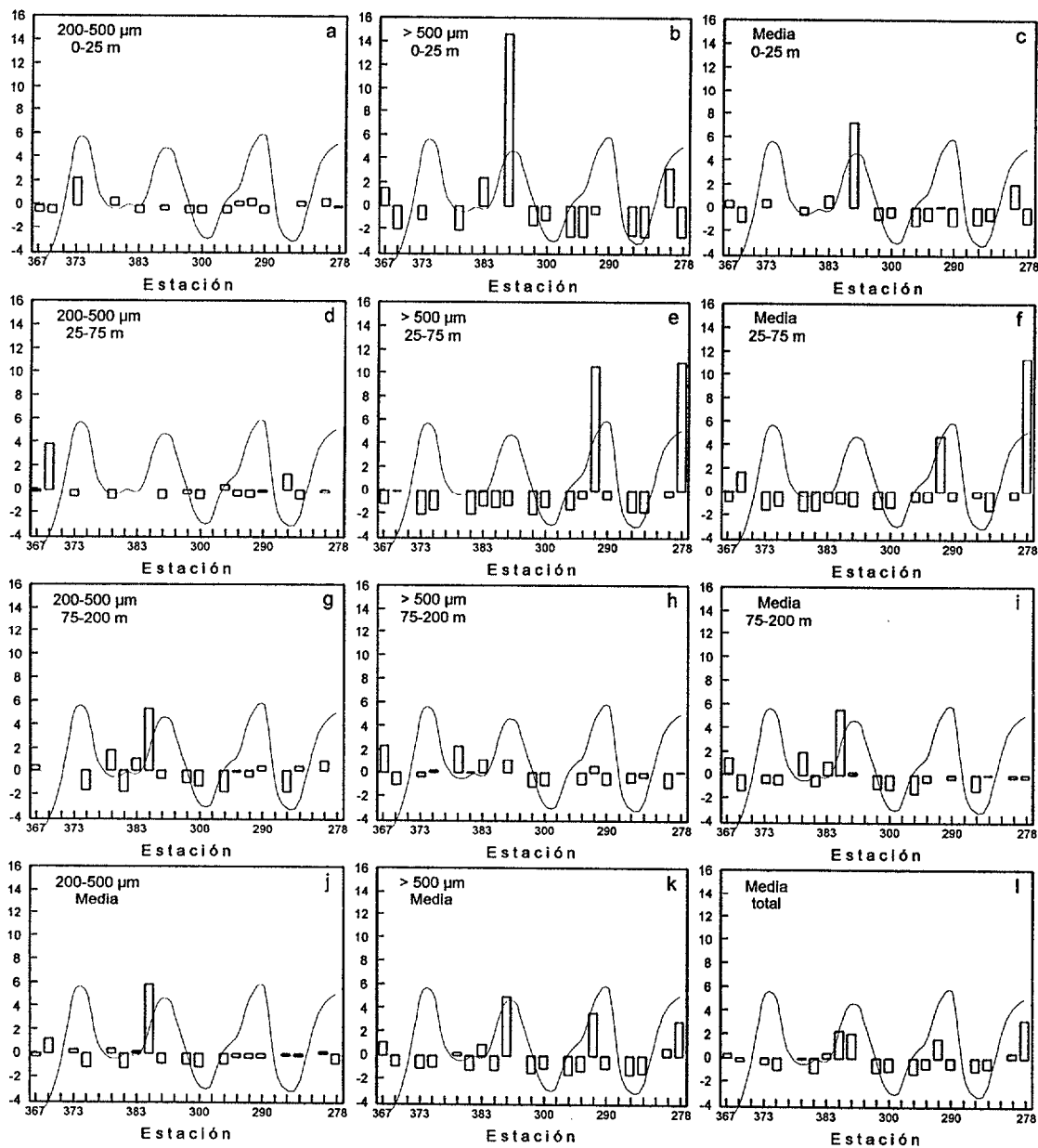


Figura 14. Desviación de la media de la actividad ATC específica ($\text{nmol C-A} \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) por capas y fracciones de talla (a, b, d, e, g y h) y suma de las mismas (c, f, i, j, k y l). La curva superpuesta corresponde a la desviación de la media de la distancia entre isotermas representada en la figura 10c (ver explicación en el texto).

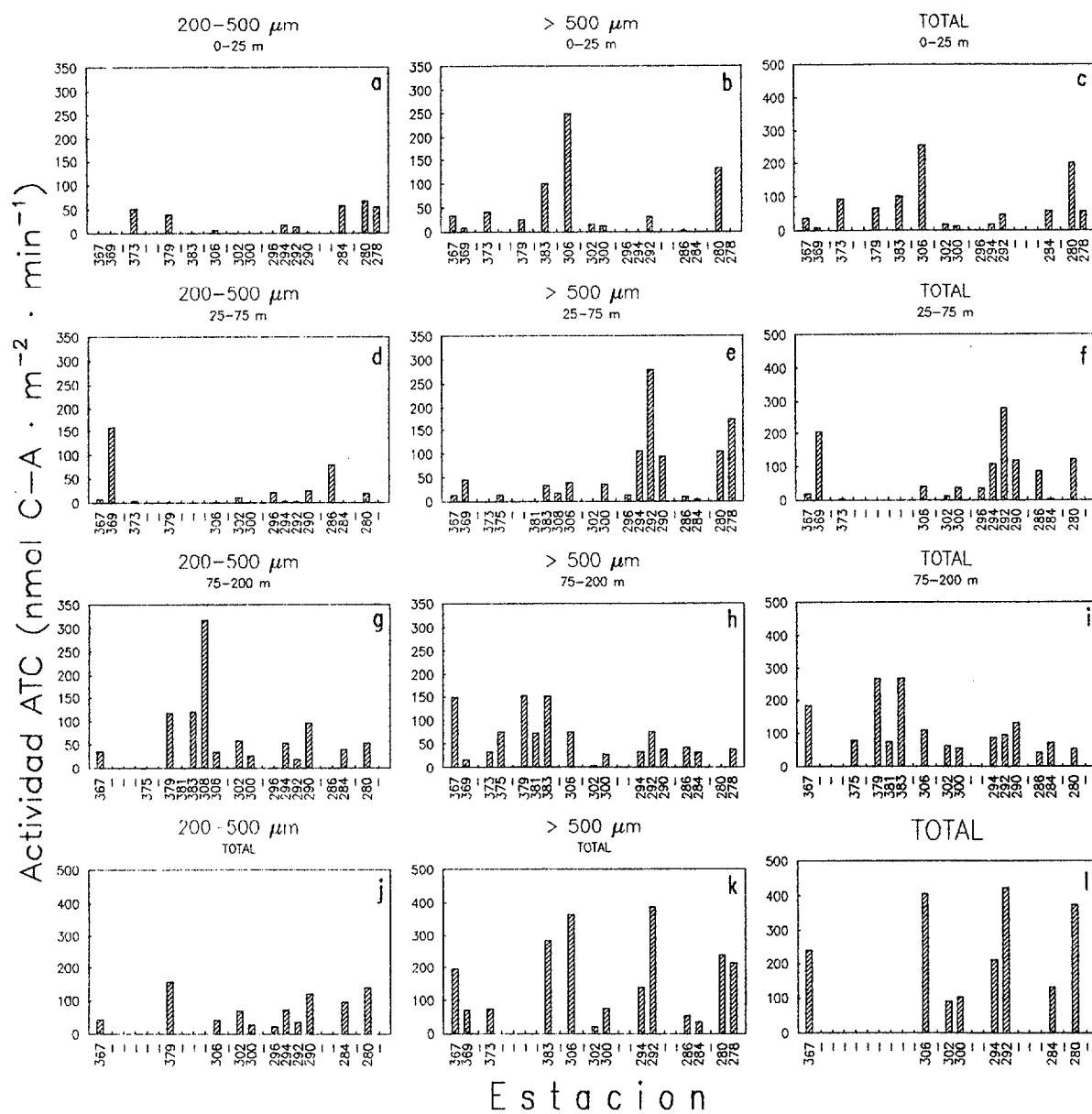


Figura 15. Distribución de la actividad ATC integrada por capas y fracciones de talla (a, b, d, e, g y h) y suma de las mismas (c, f, i, j, k y l) en el transecto de la campaña oceanográfica ATLEX'89.

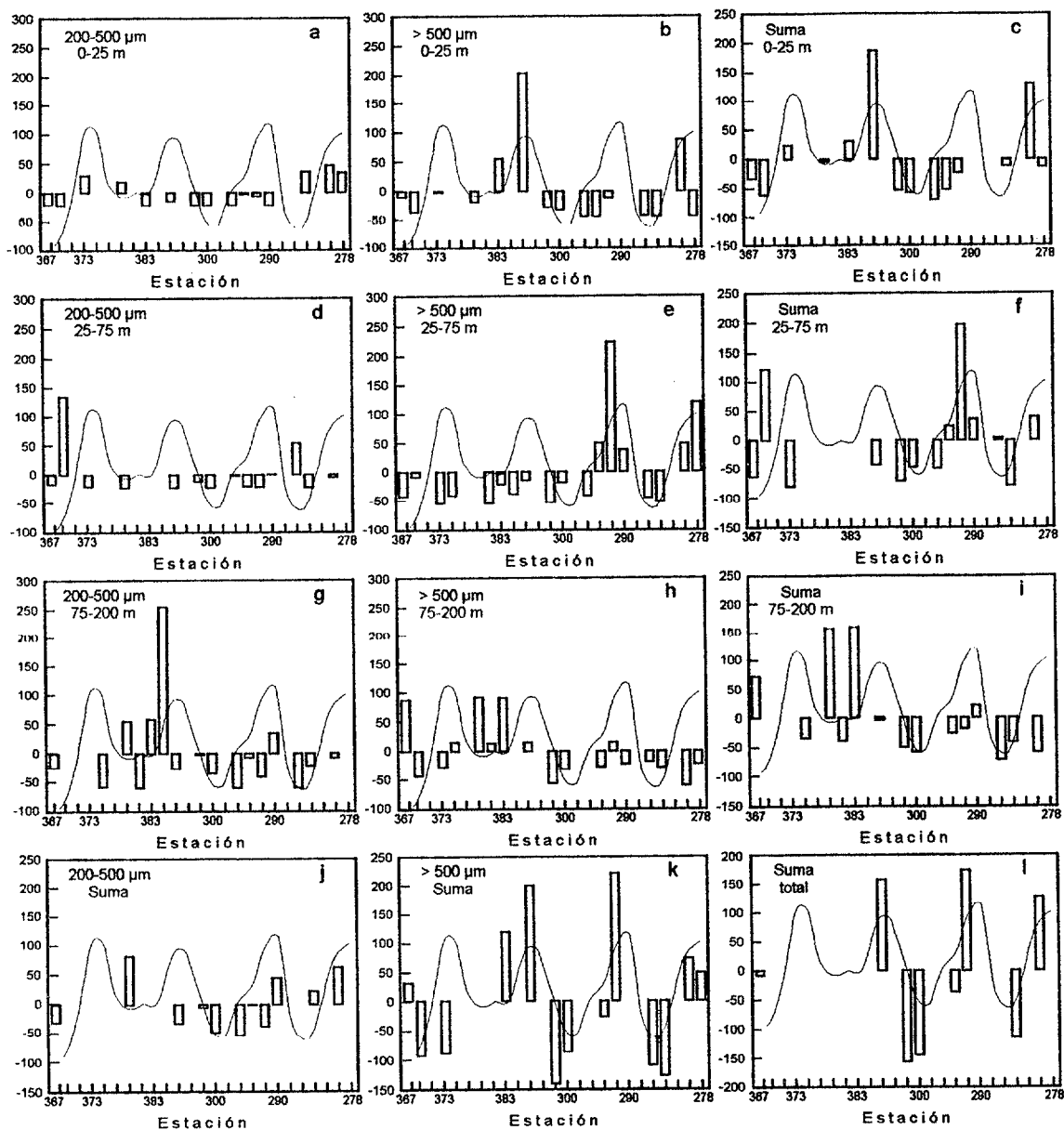


Figura 16. Desviación de la media de la actividad ATC integrada (nmol C-A · m² · min⁻¹) por capas y fracciones de talla (a, b, d, e, g y h) y suma de las mismas (c, f, i, j, k y l). La curva superpuesta corresponde a la desviación de la media de la distancia entre isotermas representada en la figura 10c (ver explicación en el texto).

3.1.2. Malla de Estaciones

Hidrografía

En la tabla 2 se muestran los valores de la temperatura a 0, 50 y 150 metros. Como se puede observar no existen diferencias significativas entre unas estaciones y otras. Por lo tanto, no podemos describir ningún patrón debido a los valores de temperatura, si bien se sigue la tendencia a encontrar valores ligeramente menores hacia el oeste del área muestreada. El estudio de un área tan restringida del océano abierto nos dará una idea de cuan significativos son los datos recogidos en el transecto.

Tabla 2. Temperatura (°C) a tres profundidades (0, 50 y 150 metros) en las estaciones de la malla de estaciones en la campaña oceanográfica ATLEX'89.

Estación	T(°C)		
	0 m	50 m	150 m
350	27.19	26.78	22.70
354	26.60	26.27	22.98
358	27.36	26.58	-
344	26.59	26.22	22.41
336	27.02	26.44	21.73
340	27.31	26.82	22.44
332	27.08	26.66	21.13
326	27.29	26.74	22.16
318	27.13	26.08	22.05
322	27.24	26.66	22.65
362	27.17	26.12	21.10
314	27.33	26.72	22.47
310	27.11	26.66	22.18

Distribución espacial de la biomasa proteica

Los valores medios de la biomasa proteica integrada por estratos y por fracciones de talla son, en general, bajos y muy similares a los valores medios dados para el transecto (tabla 4).

En la fracción de talla > 500 µm los valores de biomasa van aumentando a medida que nos desplazamos hacia zonas más profundas. En esta fracción se aprecia, al igual que ocurría en el transecto, una mayor biomasa durante la noche, principalmente en superficie. En las otras capas la biomasa es similar de día y de noche. En la fracción 200-500 µm la diferencia no es tan significativa para las tres capas muestreadas (tabla 3). Aparece aquí nuevamente el comportamiento migratorio antes citado para los individuos de mayor tamaño.

Distribución espacial de la actividad ATC

Los valores medios tanto de la actividad ATC específica como de la integrada por estratos presentan un patrón muy similar (tabla 4). La actividad específica es mayor en la fracción 200-500 µm, excepto en el estrato 25-75 m, donde se asemeja a la de la fracción > 500 µm. Para esta última fracción los valores medios son inferiores en los tres estratos a los encontrados para el transecto. Sin embargo, para los individuos de menor tamaño la actividad es comparable excepto en el estrato 0-25 m donde fue casi 9 veces la encontrada para el transecto (tabla 4). La actividad ATC fue muy superior durante el día en el estrato más superficial, mientras que en los dos estratos más profundos la actividad para las dos fracciones de talla fue más del doble de noche (tabla 3).

Tabla 3. Cociente noche/día para cada fracción de talla y profundidad de los diferentes parámetros biológicos estudiados en la malla de estaciones en la campaña oceanográfica ATLEX'89. El número entre paréntesis indica las muestras utilizadas. B. int.: Biomasa integrada. B. vol.: Biomasa por unidad de volumen. ATCs: Actividad ATC específica. ATC int.: Actividad ATC integrada. ATC vol.: Actividad ATC por unidad de volumen.

	B. int. (mg prot · m ⁻²)	B. vol. (mg prot · m ⁻³)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)	ATC vol. (nmol C-A · m ⁻³ · min ⁻¹)
(0-25 m)					
200-500 µm	0.87 (13)	0.75 (13)	0.24 (13)	0.10 (13)	0.13 (13)
> 500 µm	1.45 (13)	1.37 (13)	0.60 (12)	1.03 (12)	1.41 (12)
(25-75 m)					
200-500 µm	0.997 (13)	1.20 (13)	2.22 (10)	2.04 (10)	1.85 (10)
> 500 µm	1.20 (13)	1.39 (13)	2.22 (9)	4.76 (9)	5.00 (9)
(75-200 m)					
200-500 µm	0.83 (13)	0.69 (13)	3.03 (11)	2.94 (11)	3.25 (11)
> 500 µm	1.12 (12)	0.992 (12)	2.17 (11)	3.03 (11)	2.70 (11)

Tabla 4. Media y desviación estándar ($X \pm SD$) de la biomasa integrada (B. int.) y actividades específica (ATCs) e integrada (ATC int.) para los diferentes estudios realizados en el área del Atlántico Central.

	ATLÁNTICO CENTRAL		
	B. int. (mg prot · m ⁻²)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹) (200-500)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)
TRANSECTO (0-25 m)	33.87 ± 26.83 (19)	0.63 ± 0.83 (15)	20.83 ± 25.68 (15)
TRANSECTO (25-75 m)	26.22 ± 26.69 (18)	0.76 ± 1.26 (14)	23.16 ± 43.84 (14)
TRANSECTO (75-200 m)	30.74 ± 31.60 (19)	1.75 ± 1.82 (16)	60.51 ± 78.60 (16)
ÁREA (0-25 m)	27.53 ± 12.07 (13)	3.26 ± 6.32 (13)	102.44 ± 193.24 (13)
ÁREA (25-75 m)	26.09 ± 5.44 (13)	0.42 ± 0.50 (10)	12.06 ± 15.20 (10)
ÁREA (75-200 m)	33.09 ± 9.57 (13)	1.66 ± 1.88 (11)	43.71 ± 42.76 (11)
Transecto	30.35 ± 19.08 (56)	1.07 ± 1.44 (45)	35.66 ± 56.86 (45)
Área	28.91 ± 9.68 (39)	1.91 ± 4.13 (34)	56.85 ± 125.22 (34)
Atlántico Central	29.79 ± 15.86 (95)	1.43 ± 2.93 (79)	44.78 ± 92.57 (79)
	(> 500)		
TRANSECTO (0-25 m)	28.31 ± 10.98 (19)	2.66 ± 4.49 (15)	43.66 ± 68.68 (15)
TRANSECTO (25-75 m)	43.82 ± 21.37 (19)	2.03 ± 3.95 (18)	54.55 ± 73.75 (18)
TRANSECTO (75-200 m)	69.81 ± 33.95 (19)	1.22 ± 1.16 (17)	59.17 ± 49.03 (17)
ÁREA (0-25 m)	27.19 ± 10.21 (13)	0.87 ± 1.14 (12)	17.01 ± 18.49 (12)
ÁREA (25-75 m)	45.13 ± 17.50 (13)	0.41 ± 0.41 (9)	12.66 ± 13.77 (9)
ÁREA (75-200 m)	68.85 ± 23.32 (12)	0.85 ± 0.78 (11)	49.14 ± 43.68 (11)
Transecto	47.31 ± 29.23 (57)	1.94 ± 3.46 (50)	52.85 ± 63.72 (50)
Área	46.48 ± 24.26 (38)	0.73 ± 0.86 (32)	26.83 ± 32.53 (32)
Atlántico Central	46.98 ± 27.22 (95)	1.47 ± 2.80 (82)	42.70 ± 54.99 (82)
	(0-25)		
Transecto	31.09 ± 20.41 (38)	1.64 ± 3.34 (30)	32.25 ± 52.25 (30)
Área	27.36 ± 10.96 (26)	2.11 ± 4.70 (25)	61.43 ± 143.96 (25)
Atlántico Central	29.57 ± 17.20 (64)	1.86 ± 3.98 (55)	45.51 ± 104.37 (55)
	(25-75)		
Transecto	35.26 ± 18.90 (37)	1.47 ± 3.10 (32)	40.82 ± 63.55 (32)
Área	35.61 ± 15.98 (26)	0.41 ± 0.45 (19)	12.34 ± 14.14 (19)
Atlántico Central	35.40 ± 17.62 (63)	1.08 ± 2.51 (51)	30.21 ± 52.62 (51)
	(75-200)		
Transecto	50.27 ± 32.88 (38)	1.48 ± 1.51 (33)	59.82 ± 64.02 (33)
Área	50.26 ± 25.05 (25)	1.25 ± 1.47 (22)	46.42 ± 42.27 (22)
Atlántico Central	50.27 ± 29.80 (63)	1.39 ± 1.49 (55)	54.46 ± 56.28 (55)
	(Todos)		
Transecto	38.90 ± 26.05 (113)	1.53 ± 2.72 (95)	44.71 ± 60.86 (95)
Área	37.58 ± 20.29 (77)	1.34 ± 3.06 (66)	42.30 ± 93.24 (66)
Atlántico Central	38.37 ± 23.83 (190)	1.45 ± 2.85 (161)	43.72 ± 75.56 (161)

Tabla 4. Continuación.

	B. int. (mg prot · m ⁻²)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)
	Suma	(Suma o media) Media	Suma
TRANSECTO (0-25 m)	62.18 ± 32.93 (19)	1.54 ± 2.20 (16)	68.93 ± 74.74 (14)
TRANSECTO (25-75 m)	71.72 ± 25.98 (18)	1.63 ± 3.12 (19)	82.19 ± 84.30 (13)
TRANSECTO (75-200 m)	100.55 ± 41.92 (19)	1.53 ± 1.65 (19)	112.19 ± 75.96 (14)
TRANSECTO (200-500 µm)	86.85 ± 27.22 (18)	1.23 ± 1.55 (19)	74.63 ± 47.12 (11)
TRANSECTO (> 500 µm)	141.94 ± 52.41 (19)	1.81 ± 1.94 (19)	164.91 ± 124.72 (13)
ÁREA (0-25 m)	54.72 ± 19.44 (13)	2.06 ± 3.21 (13)	127.06 ± 196.34 (12)
ÁREA (25-75 m)	71.22 ± 20.17 (13)	0.40 ± 0.39 (12)	27.07 ± 27.90 (7)
ÁREA (75-200 m)	102.96 ± 26.87 (12)	1.33 ± 1.61 (13)	82.54 ± 78.36 (10)
ÁREA (200-500 µm)	86.72 ± 19.51 (13)	2.80 ± 5.35 (13)	113.99 ± 143.03 (9)
ÁREA (> 500 µm)	142.13 ± 29.35 (12)	0.73 ± 0.63 (13)	72.73 ± 54.03 (8)
Transecto	232.39 ± 65.72 (18)	2.64 ± 1.99 (19)	246.75 ± 137.27 (8)
Área	231.39 ± 36.43 (12)	1.18 ± 1.19 (12)	192.31 ± 194.50 (6)

3.2. Canarias

El archipiélago Canario se encuentra situado entre los 13°20' y los 18°10' W de longitud y los 27°13' y los 29°25' N de latitud, en el área oriental del giro noratlántico subtropical, formando una barrera natural al paso de la Corriente de Canarias (rama descendente de la Corriente del Golfo). Esta situación implica la formación de ciertas estructuras oceanográficas (frentes, giros,...) que, junto a la influencia del afloramiento africano del Sahara, confieren a las aguas que lo rodean una situación de zona limítrofe entre las aguas oligotróficas oceánicas y eutróficas del afloramiento africano.

De León y Braun (1973), en una estación al norte de la isla de Tenerife, fueron los primeros en realizar un ciclo de producción anual, donde describieron el área muestreada como típicamente oligotrófica, con una termoclina estacional entre 50 y 120 metros que impedía el paso de nutrientes hacia la zona fótica, estructura que sólo se perdía a finales del invierno por enfriamiento de las capas superficiales y consecuente mezcla, produciéndose un bloom fitopláctonico a finales de invierno de corta duración. Posteriormente Braun y De León (1974), Braun (1980), Braun y Real (1981) y Braun *et al.* (1985) corroboraron el carácter oligotrófico de las aguas que rodean al archipiélago Canario. Estudios posteriores han revelado la existencia de un aumento del metabolismo en zonas de frentes asociados al efecto de los vientos o choque de la corriente con las islas (Hernández-León, 1988; Arístegui *et al.*, 1989), así como acumulaciones de zooplancton a sotavento de las mismas (Hernández-León, 1988, 1991) notándose aumentos de producción de las comunidades planctónicas a barlovento y de la biomasa.

En los últimos años las imágenes suministradas desde satélites han supuesto una gran herramienta de trabajo en el campo de la oceanografía, ya que han permitido detectar de forma sinóptica estructuras oceanográficas mediante mapas de color que representan la temperatura o concentración de clorofila superficiales. Así, estudios realizados con imágenes de temperatura superficial obtenidas por el sensor AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer) instalado en el satélite NOAA-11, han puesto de manifiesto la influencia de filamentos fríos producidos en el afloramiento Africano y que se desplazan a la zona de Canarias, llegando incluso al sur de la isla de Gran Canaria (Van Camp *et al.*, 1991; Hernández-Guerra, 1990). Por último, el choque de la corriente al paso por las islas genera una serie de frentes y/o remolinos, detectados también en las imágenes de satélite, que pueden traer asociados aumentos de producción (Arístegui *et al.*, 1994). En las campañas EMIAC 8905, 9002, 9006, 9103 y MAST 9110 se realizaron distintos muestreos con el fin de estudiar estos remolinos, tanto

ciclónicos como anticiclónicos, generados al sur de la isla de Gran Canaria. Aunque este tipo de remolinos han sido observados en otras islas oceánicas, pocos han sido los estudios realizados para explicar su generación y desarrollo (e.g. Sangrá, 1995), así como su importancia en la distribución de la biomasa y producción planctónica (e.g. Falkowski *et al.*, 1991; Olaizola *et al.*, 1993). Por otra parte la campaña MAST 9308 centró sus investigaciones en la influencia de los filamentos generados en el afloramiento africano. En la figura 17 se representan de forma esquemática las principales estructuras oceanográficas comentadas y descritas en anteriores trabajos. Otros fenómenos físicos como la presencia de ondas internas de marea pueden contribuir a este aumento de producción, así como a la acumulación de biomasa a sotavento de las islas.

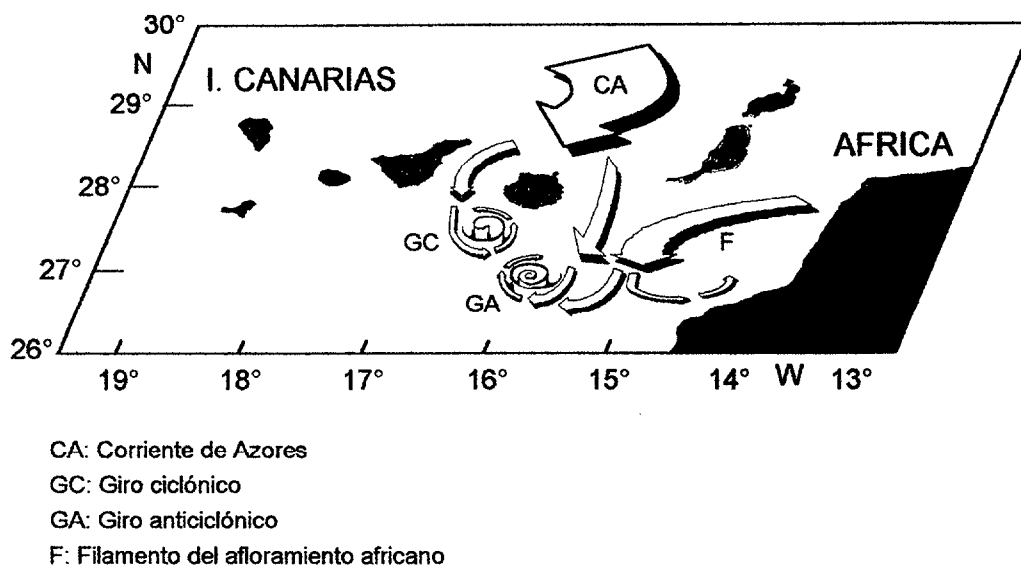


Figura 17. Esquema de las características oceanográficas en la zona muestreada en el Archipiélago Canario.

3.2.1. Campaña EMIAC 8905

Hidrografía

El muestreo realizado con AXBTs lanzados desde aviones por el U.S. Naval Oceanographic Office Research Aircraft *Arctic Fox* nos suministró distribuciones de temperatura en la zona suroeste de la isla de Gran Canaria. En la figura 18a se representa la distribución espacial de la isoterma de 16°C. Se observa la presencia de un domo de agua fría al suroeste de la isla de Gran Canaria, lo que supone un giro ciclónico bien formado. En el centro del giro, la isoterma sufre una elevación desde los 240 m hasta los 120 m. Al realizar secciones que atraviesan la zona muestreada se aprecia claramente este domo, así como, un hundimiento de las isotermas al sureste de Gran Canaria que podría corresponder con un giro anticiclónico. Desafortunadamente, el área muestreada es insuficiente y no nos permite corroborar tal afirmación (ver Arístegui *et al.*, 1994).

Distribución espacial de la biomasa zooplanctónica

Las estaciones biológicas realizadas desde el barco no cruzan el centro del giro ciclónico sino que se encuentran localizadas entre una zona costera de la isla de Gran Canaria y el borde norte de dicho giro (figuras 6a y 18a). En la figura 18b se observa la biomasa proteica zooplanctónica integrada en los primeros 100 m de profundidad. Se puede apreciar una alta biomasa en todas las estaciones, que corresponderán con las más altas encontradas de todas las campañas realizadas en el área. El mínimo valor aparece en la estación 4, mientras que para el resto de estaciones los valores son bastante similares. El mayor número de individuos se encontró en la estación 4 (Gómez, 1991) lo que implica individuos de menor tamaño, mientras que los mayores aparecen en el resto de las estaciones.

Distribución espacial de la actividad ATC

En la figura 18c se representa la actividad ATC específica. Los valores más altos se encuentran asociados al borde del giro donde la mayor actividad por individuo aparece en la zona de menor biomasa (est. 4: $1.07 \text{ nmol C-A} \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$), y la menor actividad en la zona más próxima a costa (est. 1: $0.16 \text{ nmol C-A} \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$). Por otro lado, la actividad integrada muestra una gran homogeneidad en las tres estaciones que se encuentran en la zona del borde del giro (est. 3, 4 y 5) (figura 18d).

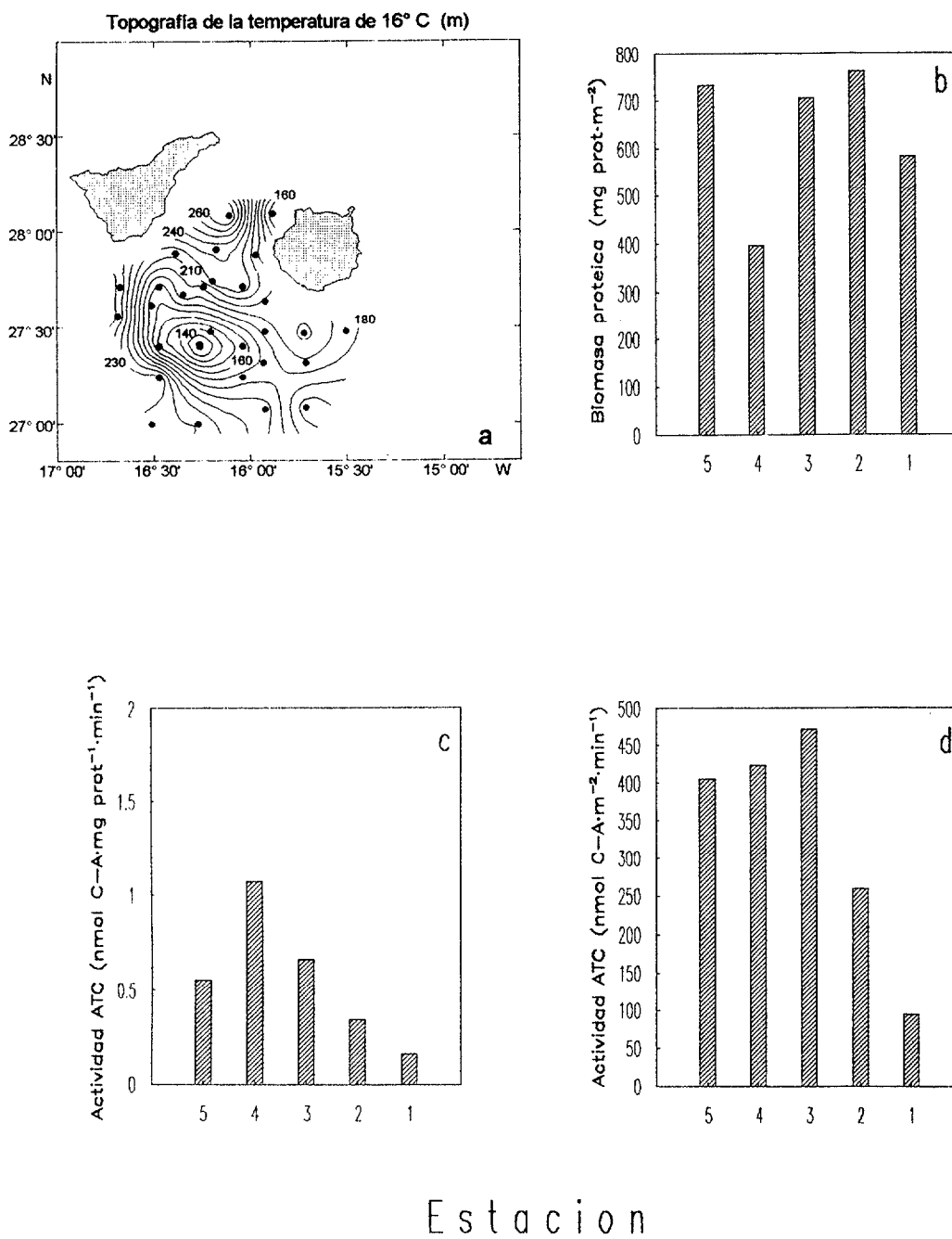


Figura 18. Profundidad de la isoterma de 16°C (a) y distribución de la biomasa proteica integrada (b), actividad ATC específica (c) e integrada (d) en el transecto realizado en la campaña oceanográfica EMIAC 8905.

3.2.2. Campaña EMIAC 9002

Hidrografía

En esta campaña se vuelve a realizar un muestreo similar a la de la EMIAC 8905 con AXBTs (figura 19a). Se observa un hundimiento de la isoterma de 16°C al suroeste de la isla de Gran Canaria. Ésta lo hace desde los 170 m hasta los 265 m, lo que supone la presencia de un giro anticiclónico al suroeste de la isla de Gran Canaria. Al este de esta isla se observa una débil elevación de las isotermas que puede significar la generación de un giro ciclónico. El área muestreada no nos permite definir la estructura con claridad.

Distribución espacial de la biomasa zooplanctónica

En esta campaña el campo de estaciones biológicas muestreadas cruzan el giro ciclónico al oeste de Gran Canaria (figuras 6b y 19a). Los datos de biomasa integrada en los 100 m se representan en la figura 19b. Los datos son más bajos que los de la campaña anterior (valor máximo en la estación 5 de 368.55 mg prot · m⁻²). Se sigue una distribución muy similar en los bordes del giro donde aparecen los valores máximos de biomasa. Asociados al centro de dicho giro ciclónico aparecen los valores mínimos (estaciones 3 y 4). El número de individuos es mayor en el centro del giro con lo que los individuos de mayor tamaño se vuelven a situar en los bordes del giro y asociados a costa (Gómez, 1991).

Distribución espacial de la actividad ATC

En este caso tanto la mayor actividad ATC específica como la integrada, aparece en la zona más próxima a costa en la estación 1. En la zona central del giro ciclónico la actividad llega a no ser apreciable, mientras que en las estaciones 4 y 5 nos encontramos valores ligeramente superiores a los del centro de dicho giro (figura 19c y d).

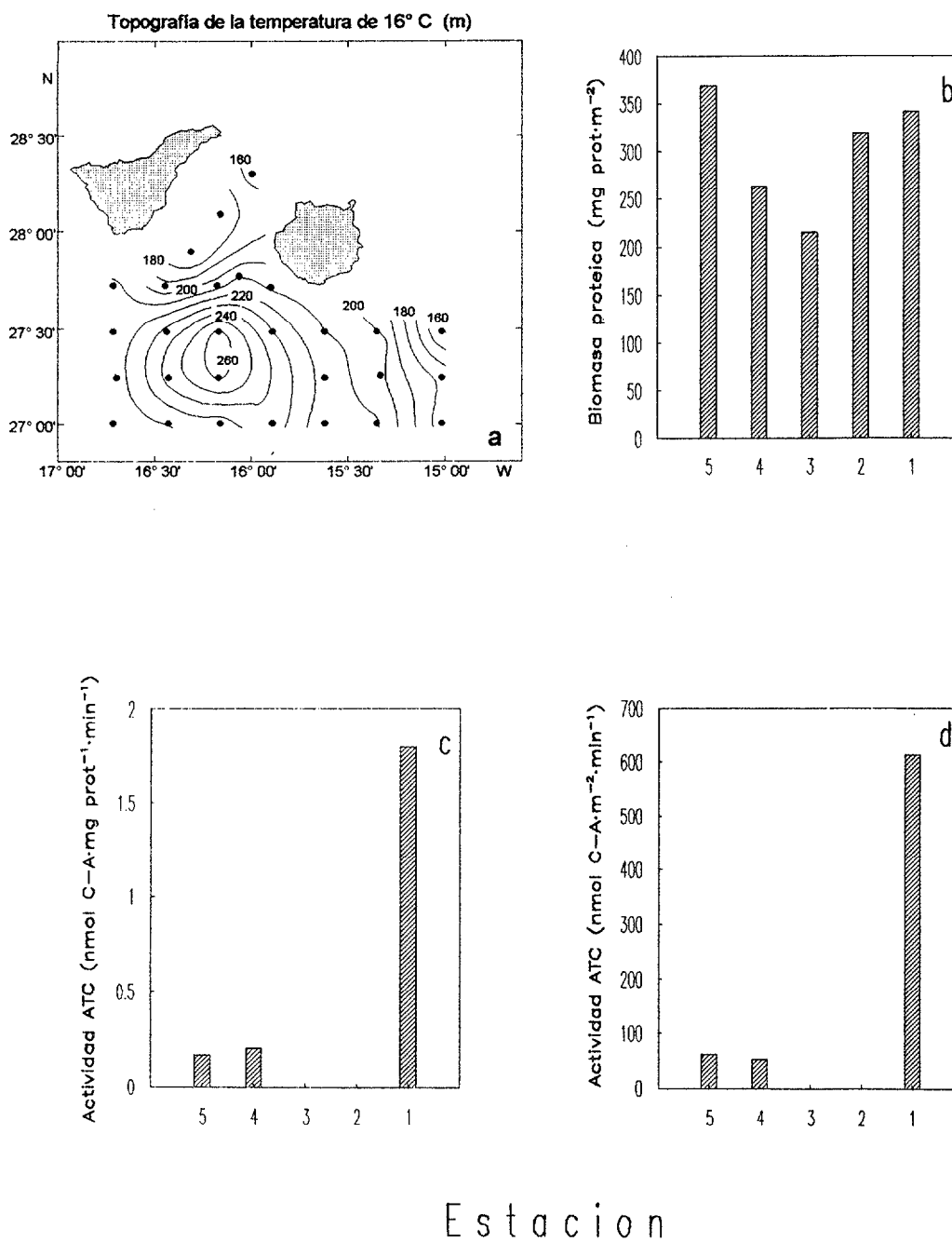


Figura 19. Profundidad de la isoterma de 16°C (a) y distribución de la biomasa proteica integrada (b), actividad ATC específica (c) e integrada (d) en el transecto realizado en la campaña oceanográfica EMIAC 9002.

3.2.3 Campaña EMIAC 9006

Hidrografía

En esta época del año, con el comienzo del verano, el régimen de vientos alisios suele ser constante y de una alta intensidad. En la representación de la profundidad de la isoterma de 16°C se observa la presencia de una cúpula de agua fría al suroeste de la isla de Gran Canaria centrado en superficie en la estación 43 donde la isoterma de 16°C asciende desde los 200 m hasta los 140 m. También se aprecia la presencia de un giro anticiclónico que puede estar centrado en la estación 28 al sur de la isla de Gran Canaria donde la isoterma de 16°C desciende hasta los 240 metros (figura 20b). Tanto el giro ciclónico como el anticiclónico son detectados con suficiente claridad en diferentes secciones de variación de la temperatura con la profundidad que los atraviesan (Montero, 1993), así como en imágenes AVHRR de temperatura superficial del agua (Aristegui *et al.*, 1994).

La distribución de la clorofila *a* integrada entre 5 y 150 m muestra una distribución que viene determinada por las estructuras oceanográficas encontradas (figura 20c). En el centro del giro ciclónico los valores son relativamente bajos mientras que son mayores en el giro anticiclónico y, entre ambos y la costa sur de la isla de Gran Canaria. Este máximo encontrado en el giro anticiclónico se debe a los relativos altos valores de clorofila por debajo de la zona eufótica como consecuencia del hundimiento de las isotermas (Aristegui *et al.*, en prep.). Es a ambos lados de ésta donde aparecen los mínimos absolutos. El máximo absoluto se localiza en una estación al noroeste de la isla donde se genera un pequeño filamento de agua cálida (Hernández-Guerra, com. per.).

Distribución espacial de la biomasa zooplanctónica

En la figura 5 se representan los mapas de biomasa proteica integrada en las cuatro fracciones de talla. En la fracción 100-200 μm aparecen altos valores alrededor del giro ciclónico, así como al norte del área estudiada (figura 21a). En la fracción 200-500 μm nos encontramos con mayores biomásas que en la fracción anterior y con una

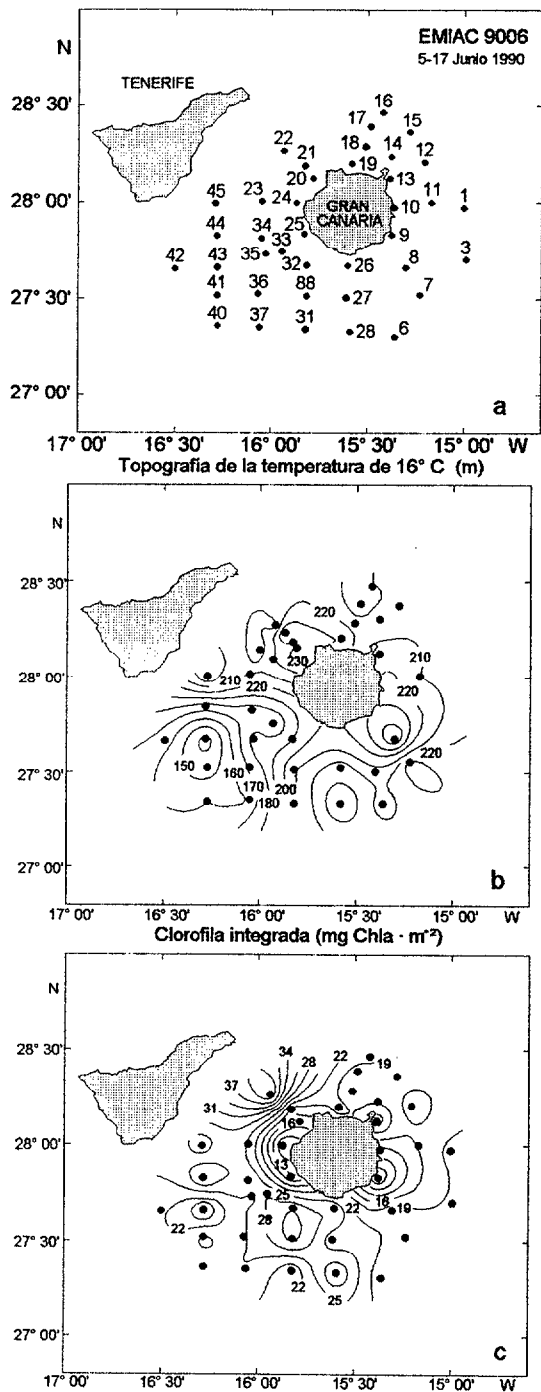


Figura 20. Situación de las estaciones (a), profundidad de la isoterma de 16°C (b) y distribución de la clorofila *a* integrada de 0 a 150 m (c) para la campaña oceanográfica EMAC 9006.

distribución muy similar (figura 21b). En la 500-1000 μm , que también posee una distribución similar a las anteriores, los valores más costeros son bajos excepto en las estaciones situadas al norte y sur de la isla (figura 21c). Por último, la mayor biomasa de los individuos mayores de 1000 μm se localiza en la zona del giro anticiclónico (figura 21d). Al encontrar en las tres primeras fracciones de talla una distribución muy similar, ésta también se ve reflejada en la suma de las tres (figura 22), donde destaca el aumento que se produce al noroeste de la isla de Gran Canaria y se continúa hacia el suroeste siguiendo la estructura generada por el giro ciclónico. También se destaca la alta biomasa en la zona del giro anticiclónico influenciada principalmente por la mayor fracción de talla.

Tabla 5. Cociente noche/día para cada fracción de talla de los diferentes parámetros biológicos estudiados en la campaña oceanográfica EMIAC 9006. El número entre paréntesis indica las muestras utilizadas. B. int.: Biomasa integrada. B. vol.: Biomasa por unidad de volumen. ATCs: Actividad ATC específica. ATC int.: Actividad ATC integrada. ATC vol.: Actividad ATC por unidad de volumen.

	B. int. (mg prot · m ⁻²)	B. vol. (mg prot · m ⁻³)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)	ATC vol. (nmol C-A · m ⁻³ · min ⁻¹)
100-200 μm	1.45 (39)	1.12 (39)	2.32 (21)	5.26 (21)	5.26 (21)
200-500 μm	1.11 (39)	0.77 (39)	1.28 (28)	2.22 (28)	2.04 (28)
500-1000 μm	1.10 (39)	0.94 (39)	1.28 (28)	1.06 (28)	1.06 (28)
> 1000 μm	2.13 (29)	1.92 (29)	-	-	-

La biomasa proteica sólo presentó valores mucho más altos durante la noche en las fracciones de talla 100-200 μm y > 1000 μm . Para las otras dos fracciones de talla el coeficiente de corrección noche/día se situó próximo a 1 (tabla 5). Por otra parte, calculando los valores medios de biomasa proteica en los giros ciclónico y anticiclónico (tabla 6) y realizando un análisis ANOVA, observamos que no existen diferencias significativas entre ambos para todas las fracciones de talla (tabla 7), si bien fue siempre ligeramente superior en el giro anticiclónico para las fracciones de talla menores y la fracción > 1000 μm , mientras que en la fracción 500-1000 μm fue mayor en el ciclónico.

Distribución espacial de la actividad ATC

En la figura 23 se muestra la actividad ATC específica. Al representar el valor medio de la misma para las tres fracciones de talla (figura 23d) nos encontramos con tres máximos relativos: uno en los bordes del giro ciclónico, el segundo en la zona noroeste de Gran Canaria donde se genera el pequeño filamento antes mencionado, con una

mayor contribución de la fracción 500-1000 μm . Estas dos áreas siguen el patrón descrito para la biomasa proteica. El tercero se localiza en el área de influencia del afloramiento africano al este de Gran Canaria. Éste se detecta con claridad en las tres fracciones de talla. Los mínimos se localizan a ambos lados de la isla y en la zona situada entre el los dos giros.

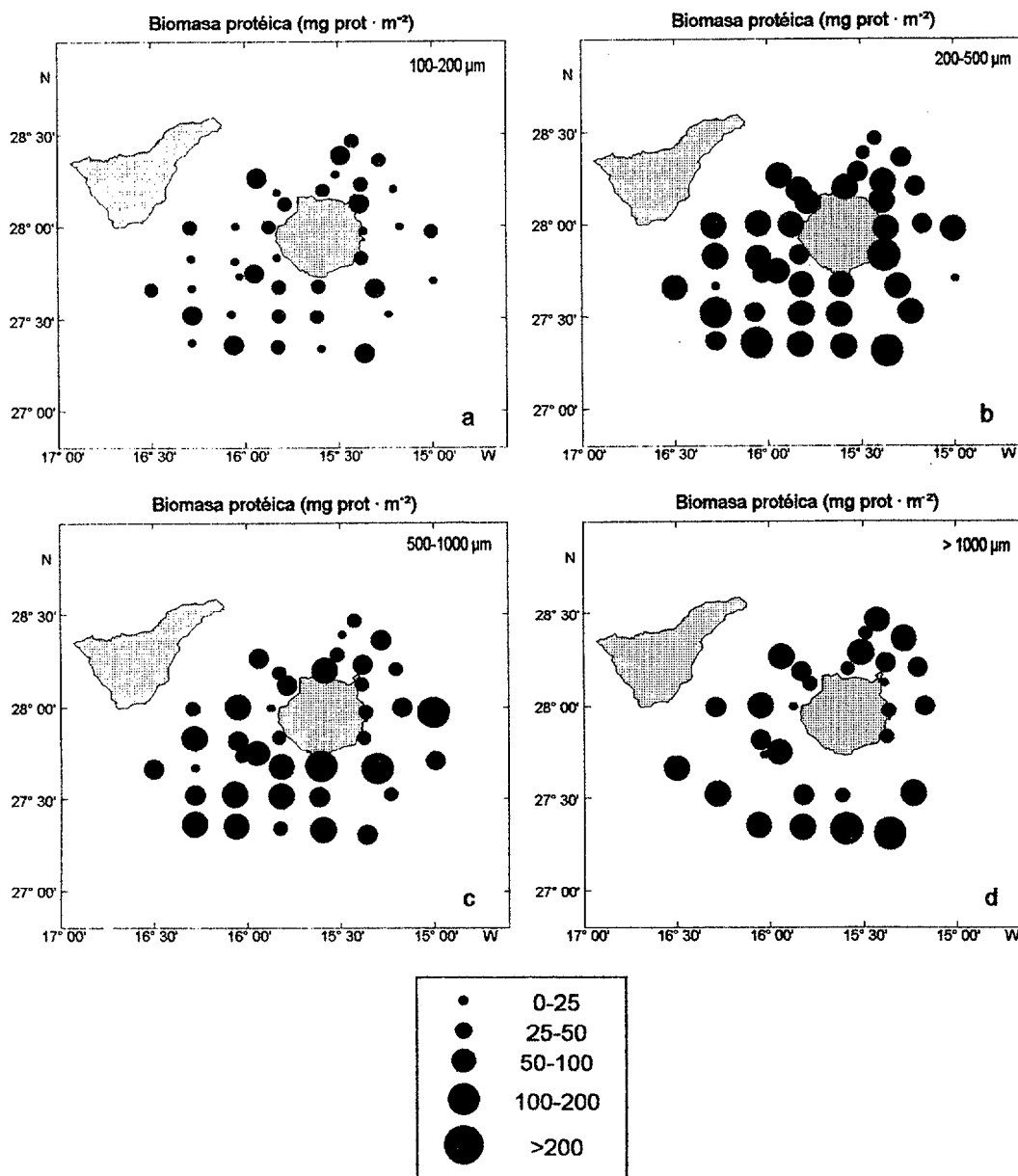


Figura 21. Distribución de la biomasa proteica integrada para las fracciones de talla 100-200 μm (a); 200-500 μm (b); 500-1000 μm (c) y > 1000 μm (d) en la campaña oceanográfica EMIAC 9006.

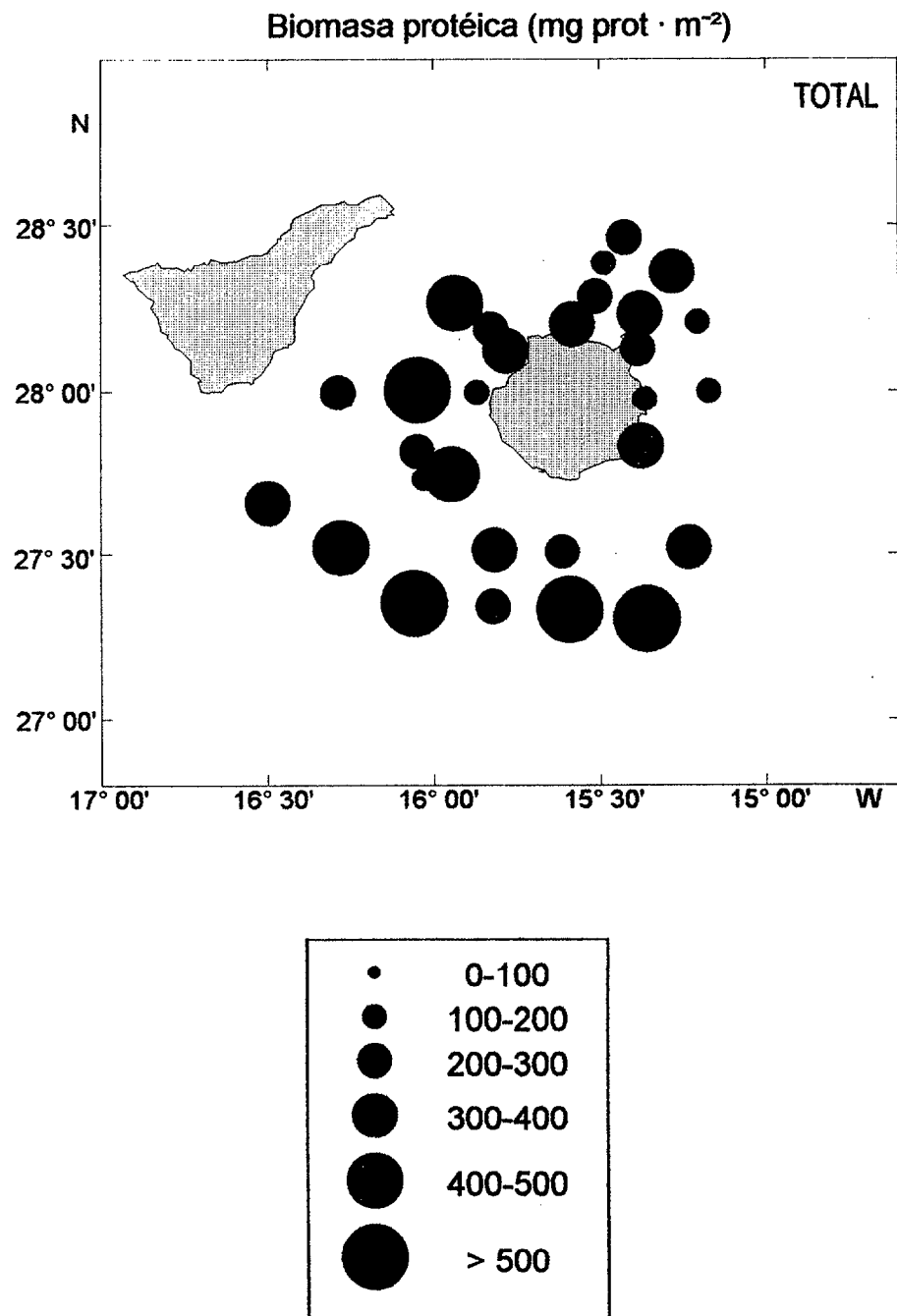


Figura 22. Distribución de la suma de la biomasa proteica integrada para las cuatro fracciones de talla estudiadas (100-200; 200-500; 500-1000 y > 1000 μm) en la campaña oceanográfica EMIAC 9006.

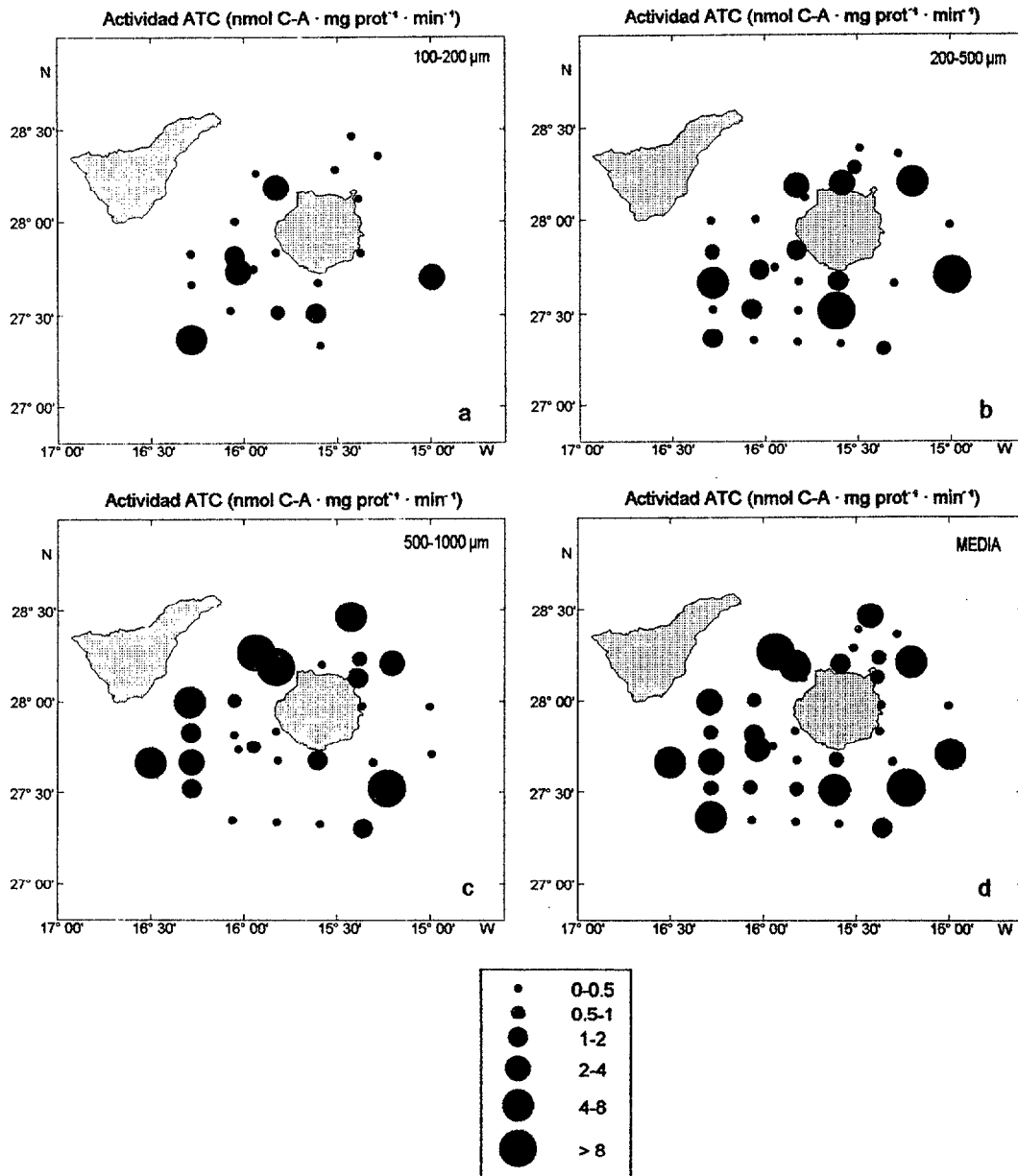


Figura 23. Distribución de la actividad ATC específica para las fracciones de talla 100-200 μm (a); 200-500 μm (b); 500-1000 μm (c) y media de las mismas (d) en la campaña oceanográfica EMAC 9006.

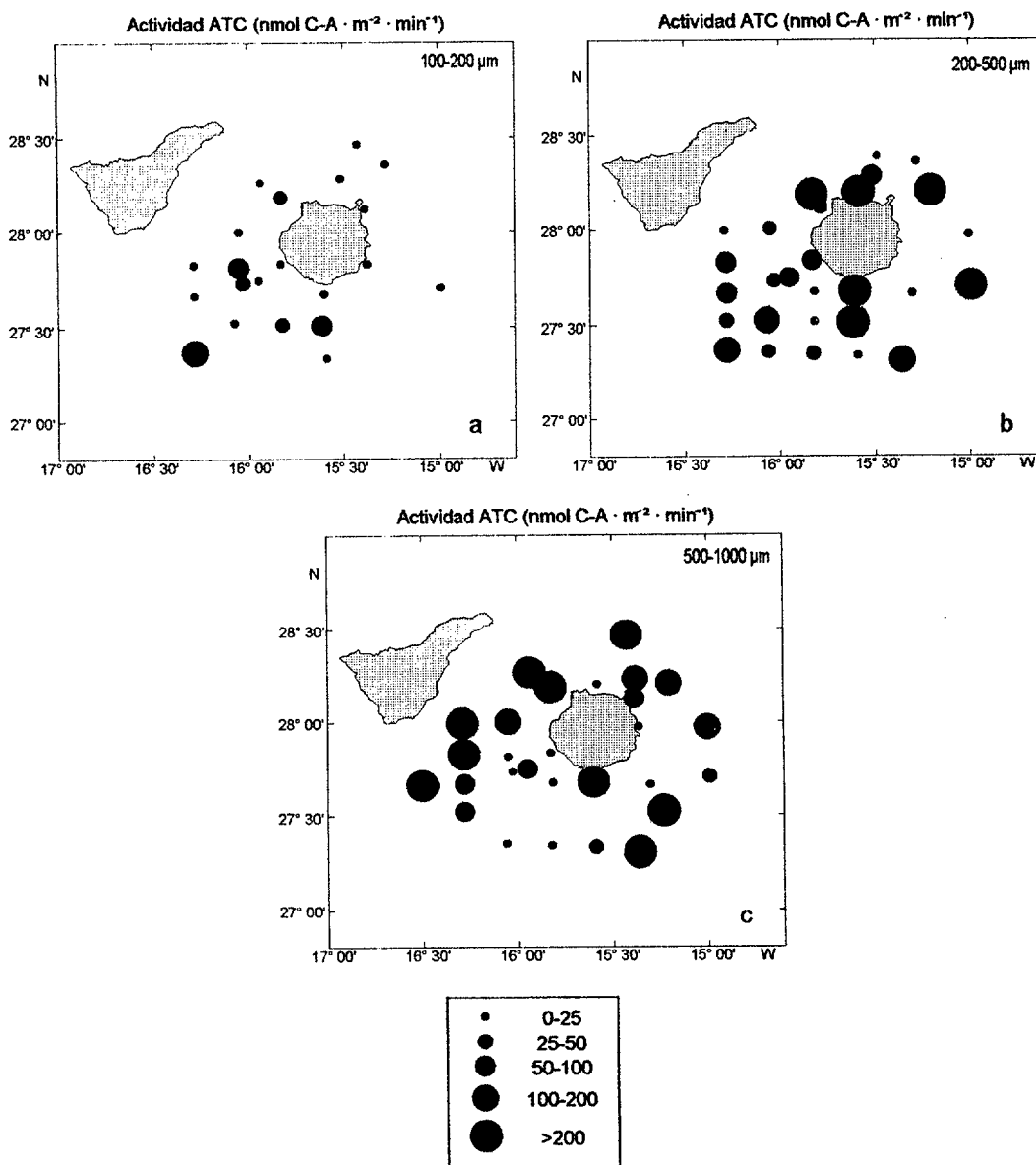


Figura 24. Distribución de la actividad ATC integrada para las fracciones de talla 100-200 μm (a); 200-500 μm (b); 500-1000 μm (c) en la campaña oceanográfica EMAC 9006.

En la actividad integrada se aprecia una mayor homogeneidad en la fracción de talla 100-200 μm (figura 24a) con un máximo absoluto al sur del giro anticiclónico y altos valores entre éste y Gran Canaria; en el resto de fracciones de talla se localizan los máximos descritos para la actividad ATC específica, sobre todo en el noroeste de Gran Canaria para la fracción de talla 500-1000 μm (figura 24c). Por último, cabría destacar los máximos relativos que nos encontramos al noreste de la isla principalmente en las fracciones de talla 200-500 y 500-1000 μm (figura 24). La distribución de la actividad integrada total no se muestra debido a la escasez de datos.

Tabla 6. Valores medios y desviación estándar ($X \pm SD$) de las estaciones (n) situadas en el giro ciclónico, anticiclónico y aguas provenientes del afloramiento africano, para la biomasa integrada (B. int.) y actividades específica (ATCs) e integrada (ATC int.) y para la suma o media de ambas, en la fracciones de talla 100-200 μm , 200-500 μm y 500-1000 μm en la campaña oceanográfica EMIAC 9006.

	B. int. (mg prot · m ⁻²)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹) (100-200)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)
Ciclónico	32.07 ± 17.11 (7)	2.61 ± 5.23 (4)	46.57 ± 93.14 (4)
Anticiclónico	38.24 ± 13.68 (4)	1.22 ± 1.73 (2)	29.23 ± 41.33 (2)
Afloramiento	-	-	-
		(200-500)	
Ciclónico	127.16 ± 83.04 (7)	1.65 ± 2.13 (6)	79.71 ± 46.13 (6)
Anticiclónico	166.44 ± 65.81 (4)	2.33 ± 4.03 (4)	177.43 ± 263.53 (4)
Afloramiento	-	-	-
		(500-1000)	
Ciclónico	102.65 ± 49.76 (7)	2.24 ± 2.28 (5)	150.97 ± 160.37 (5)
Anticiclónico	83.57 ± 55.75 (4)	0.72 ± 0.99 (3)	88.60 ± 114.5 (3)
Afloramiento	-	-	-
		(> 1000)	
Ciclónico	156.18 ± 39.23 (3)	-	-
Anticiclónico	193.90 ± 157.03 (4)	-	-
Afloramiento	-	-	-
		(Suma o media)	
Ciclónico	261.88 ± 121.48 (7)	2.41 ± 2.60 (7)	208.43 ± 95.60 (2)
Anticiclónico	288.25 ± 104.60 (4)	1.72 ± 2.51 (4)	47.91 ± 0.00 (3)
Afloramiento	-	-	-

Las actividades nocturnas superaron de manera importante a las diurnas, sobre todo en la fracción 100-200 μm (noche/día=2.32), donde la biomasa proteica integrada nocturna también fue bastante mayor (tabla 5). Las actividades tanto específicas como integradas mostraron un valor medio superior en el área del giro ciclónico excepto en la fracción de talla 200-500 μm (tabla 6). Sin embargo, estos valores medios no fueron significativamente diferentes a los del giro anticiclónico (tabla 7).

Tabla 7. Resultado del ANOVA [F (nivel de significancia, p)] de los valores medios por tallas para la biomasa integrada (B. int.) y actividades específica (ATCs) e integrada (ATC int.) entre el giro ciclónico y el anticiclónico en la campaña EMIAC 9006. NS: no significativas ($p > 0.05$).

	Ciclónico-Anticiclónico		
	B. int. ($\text{mg prot} \cdot \text{m}^{-2}$)	ATC s ($\text{nmol C-A} \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$)	ATC int. ($\text{nmol C-A} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$)
100-200 μm	0.376 (NS)	0.122 (NS)	0.058 (NS)
200-500 μm	0.650 (NS)	0.181 (NS)	0.837 (NS)
500-1000 μm	0.345 (NS)	1.149 (NS)	0.339 (NS)
> 1000 μm	0.158 (NS)	-	-
Total	0.131 (NS)	0.180 (NS)	1.880 (NS)

3.2.3.1. Estación "YOYO"

La variabilidad diaria del mesozooplankton constituye uno de los factores más importantes en el funcionamiento de los sistemas pelágicos. Con el fin de estudiar dicha variabilidad, realizamos una estación fija, tipo "YOYO", en el borde del talud al sur de la isla de Gran Canaria (estación "Y" en la figura 6c).

Hidrografía

La desviación de la media de la profundidad de la isoterma de 17°C (figura 25a) nos indica que la columna de agua presentó oscilaciones con una elevación máxima alrededor de las 8 h y un mínimo antes de comenzar la segunda noche (tiempo 18 h). La sucesión de dos máximos se produjo con un intervalo semidiurno (12-16 horas) lo que nos hace pensar en un ritmo producido por una onda interna de marea. Esta distribución se corresponde con la de la clorofila *a* integrada (figura 25b), donde también encontramos el máximo absoluto en el tiempo 8 h.

Distribución temporal de la biomasa zooplanctónica en la estación "YOYO"

La biomasa proteica integrada que se representa en la figura 26 nos muestra que la mayor contribución corresponde a la fracción de talla 200-500 μm . La distribución temporal en todas las fracciones de talla sigue un modelo similar. La biomasa posee un máximo relativo durante la noche que disminuye hasta el amanecer. Los valores aumentan nuevamente desde el mediodía hacia el anochecer donde aparece el máximo valor. Esta tendencia se rompe en la fracción 200-500 μm (figura 26b) con un aumento en la segunda noche muestreada (del tiempo 24 al 28 h) y en la 500-1000 μm (figura 26c) con un mínimo durante la tarde. Ante esta distribución parece que los organismos se localizan en los bordes de las crestas de la onda interna de marea, apareciendo los máximos valores en el momento anterior a la aparición de dichas crestas. Sin embargo, el ciclo diario de la distribución vertical de los organismos así como los fenómenos de advección influyen en la distribución de la biomasa. Por ello este tipo de fenómenos debe ser objeto de un estudio más intenso.

Distribución temporal de la actividad ATC en la estación "YOYO"

La actividad ATC específica (figura 27) nos muestra sus valores máximos al principio de la noche y al amanecer, excepto en la fracción de talla 500-1000 μm que

además presenta un máximo durante la tarde (figura 27c). En la actividad ATC integrada se aprecian estos tres máximos para las tres fracciones de talla así como para la suma de las mismas (figura 28). Las distribuciones tanto de ATC específica como integrada poseen un período semidiurno que coincide con la onda, lo que hace pensar también en la influencia de la marea sobre el fenómeno.

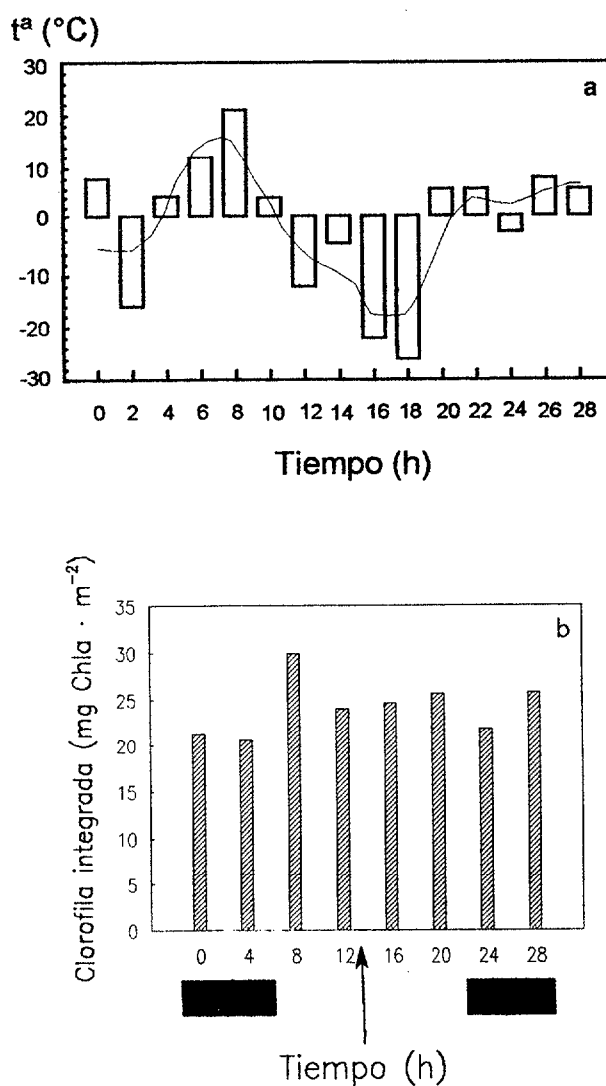


Figura 25. Desviación de la media de la temperatura (a) y distribución de la clorofila a integrada (b) en la estación nictemeral "YOYO" en la campaña oceanográfica EMIAC 9006. Los recuadros negros representan las horas de oscuridad y la flecha el mediodía.

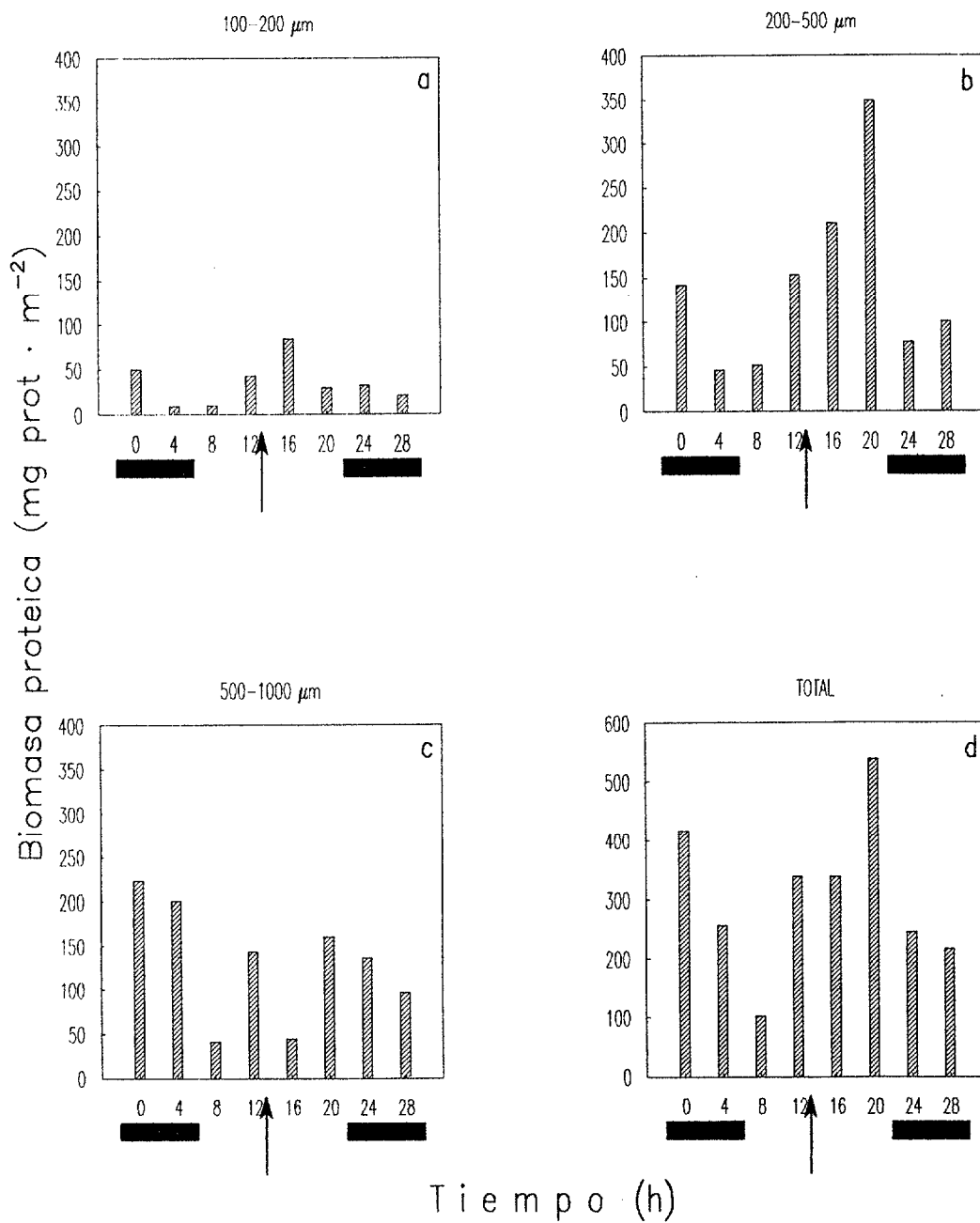


Figura 26. Distribución de la biomasa proteica integrada de 0 a 200 metros para las fracciones de talla 100-200 μm (a), 200-500 μm (b), 500-1000 μm (c) y suma de las mismas (d) para la estación "YOYO" en la campaña oceanográfica EMIAC 9006. Los recuadros negros representan las horas de oscuridad y la flecha el mediodía.

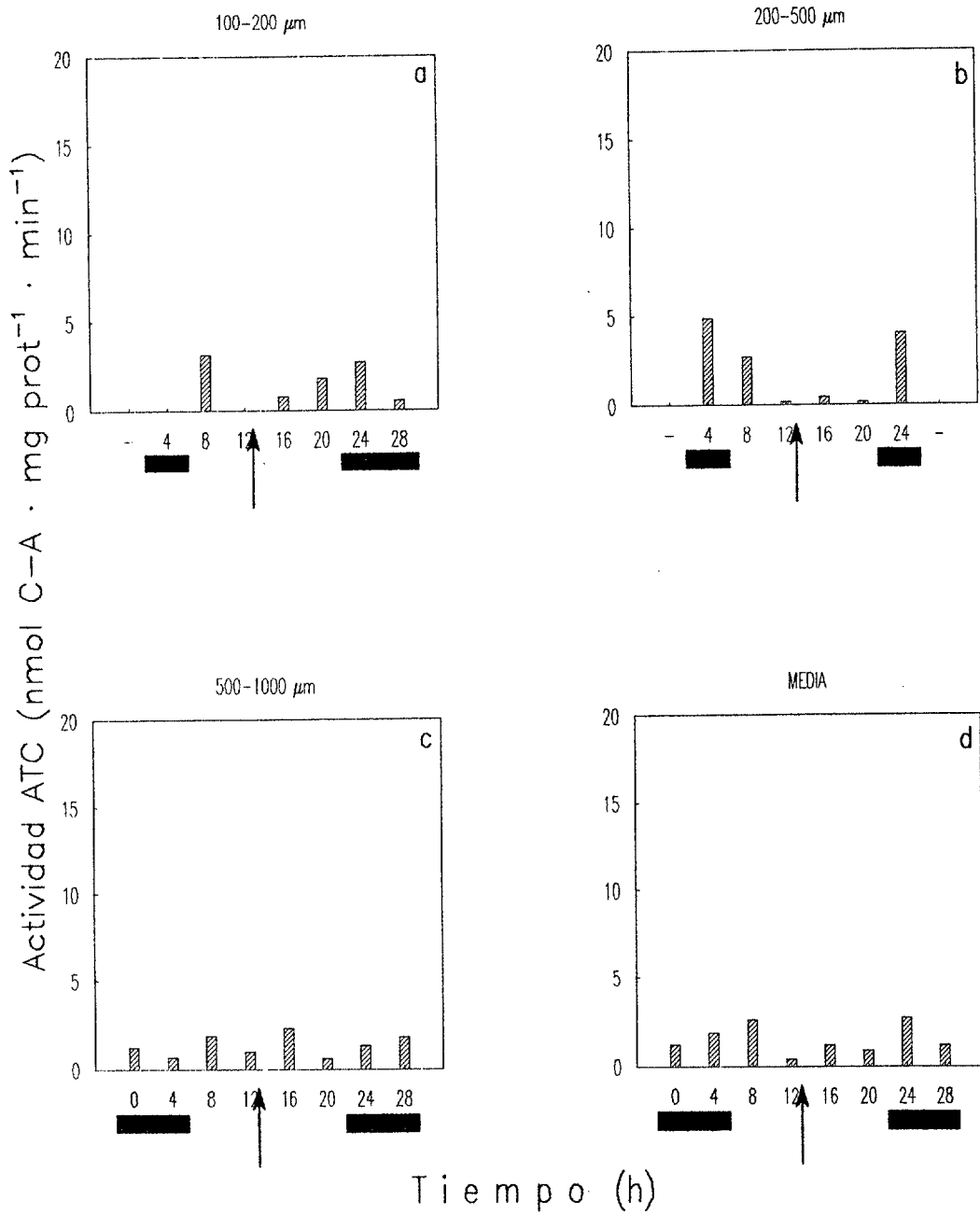


Figura 27. Distribución de la actividad ATC específica para las fracciones de talla 100-200 μm (a), 200-500 μm (b), 500-1000 μm (c) y suma de las mismas (d) para la estación "YOYO" en la campaña oceanográfica EMIAC 9006. Los recuadros negros representan las horas de oscuridad y la flecha el mediodía.

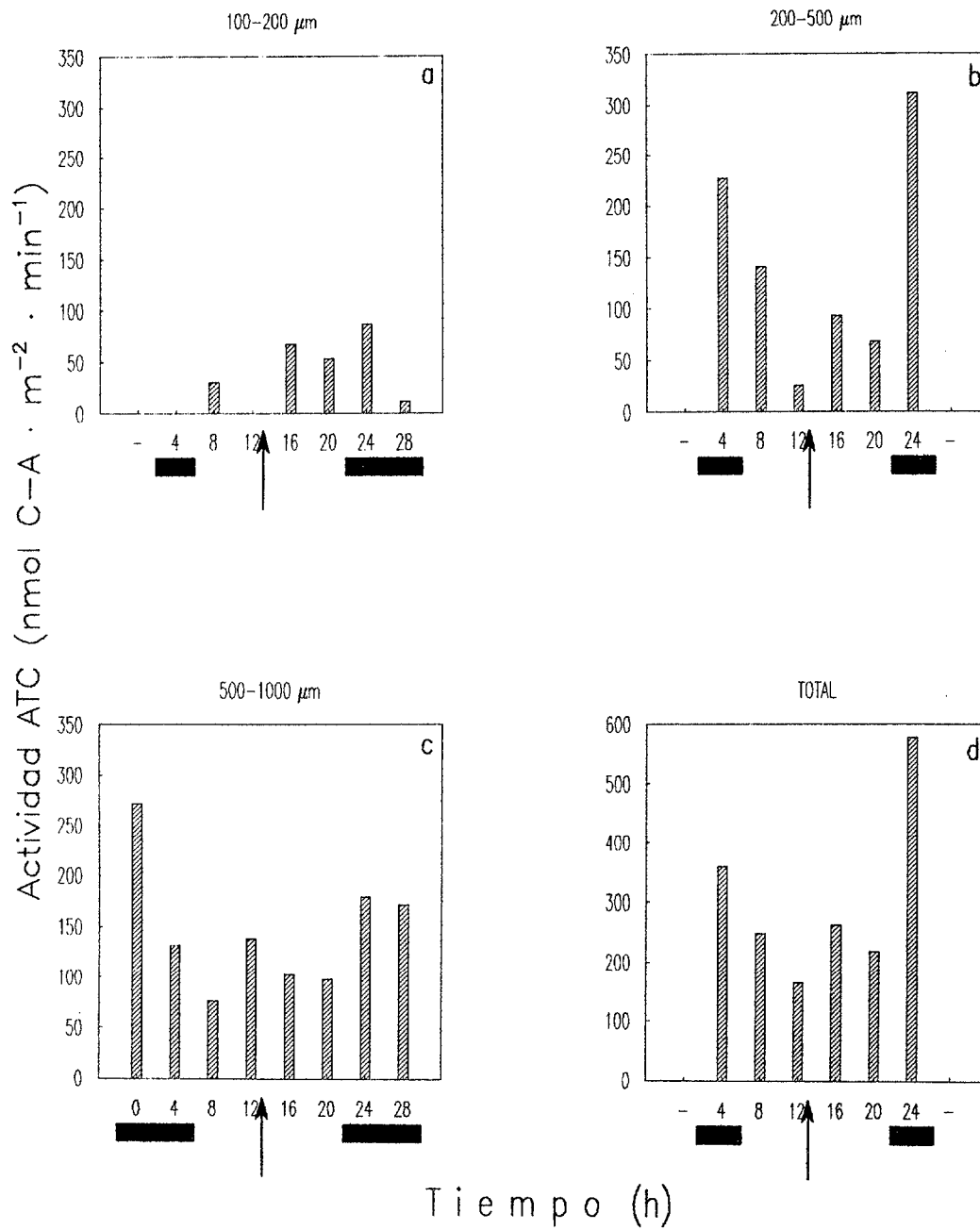


Figura 28. Distribución de la actividad ATC integrada de 0 a 200 metros para las fracciones de talla 100-200 μm (a), 200-500 μm (b), 500-1000 μm (c) y suma de las mismas (d) para la estación "YOYO" en la campaña oceanográfica EMIAC 9006. Los recuadros negros representan las horas de oscuridad y la flecha el mediodía.

3.2.4. Campaña EMIAC 9103

Hidrografía

En esta época del año existe una importante mezcla vertical debido a un periodo de enfriamiento de la capa superficial durante el invierno. Esta mezcla vertical surte de nutrientes a las capas superficiales del océano. Esto hará posible un rápido desarrollo de las comunidades fitoplanctónicas que posteriormente servirán de soporte al siguiente eslabón de la cadena trófica: el zooplancton.

En los mapas de isopícnas se observa un giro ciclónico al suroeste de la isla de Gran Canaria centrado en la estación 43 y uno anticiclónico al sur de la misma centrado en la estación 21 donde la isopícnica de $27 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ se sitúa a una profundidad de 140 m y 240 m, respectivamente (figura 29b). En estos mapas también aparece un pequeño domo de agua fría más costero centrado en las estaciones 37 y 38 que podría pertenecer a un giro ciclónico en formación. Además se aprecia con claridad la llegada de agua proveniente del afloramiento africano por la zona sureste de Gran Canaria que interacciona con el giro anticiclónico.

Al igual que ocurría en la campaña oceanográfica anterior, los mínimos valores de clorofila integrada aparecen asociados al centro del giro ciclónico observado más hacia el sur, mientras que los máximos se corresponden con la llegada de agua proveniente del afloramiento africano al sureste de la isla de Gran Canaria. Cabe destacar el máximo absoluto situado al noreste de ésta (figura 29c).

Distribución espacial de la biomasa zooplanctónica

En los mapas correspondientes a la biomasa integrada se observa cierta influencia de las estructuras oceanográficas (figuras 30). Para todas las fracciones de talla se observan valores máximos relativos al noroeste de Gran Canaria, como los descritos en la campaña anterior. También se aprecia la misma distribución descrita en dicha campaña donde los altos valores de biomasa se continúan hacia el suroeste bordeando los giros ciclónicos. Cabe destacar los altos valores al noreste de la isla y en las estaciones más orientales del área de estudio (estaciones 5, 10 y 11). Los mínimos valores se corresponden con algunas estaciones situadas en la zona central de los giros ciclónicos. También son bajos los valores encontrados en la zona sureste de Gran Canaria por donde llega agua proveniente del afloramiento africano, excepto en la fracción $> 1000 \mu\text{m}$.

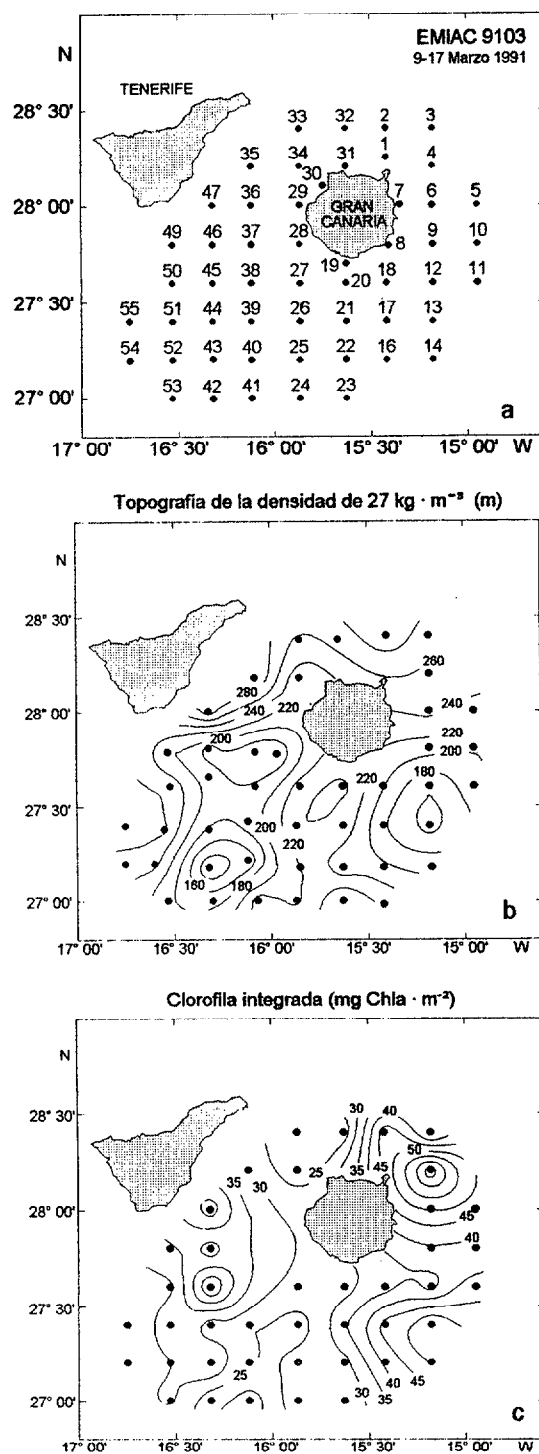


Figura 29. Situación de las estaciones (a), profundidad de la isopica de $27 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ (b) y distribución de la clorofila *a* integrada de 0 a 150 m (c) para la campaña oceanográfica EMIAC 9103.

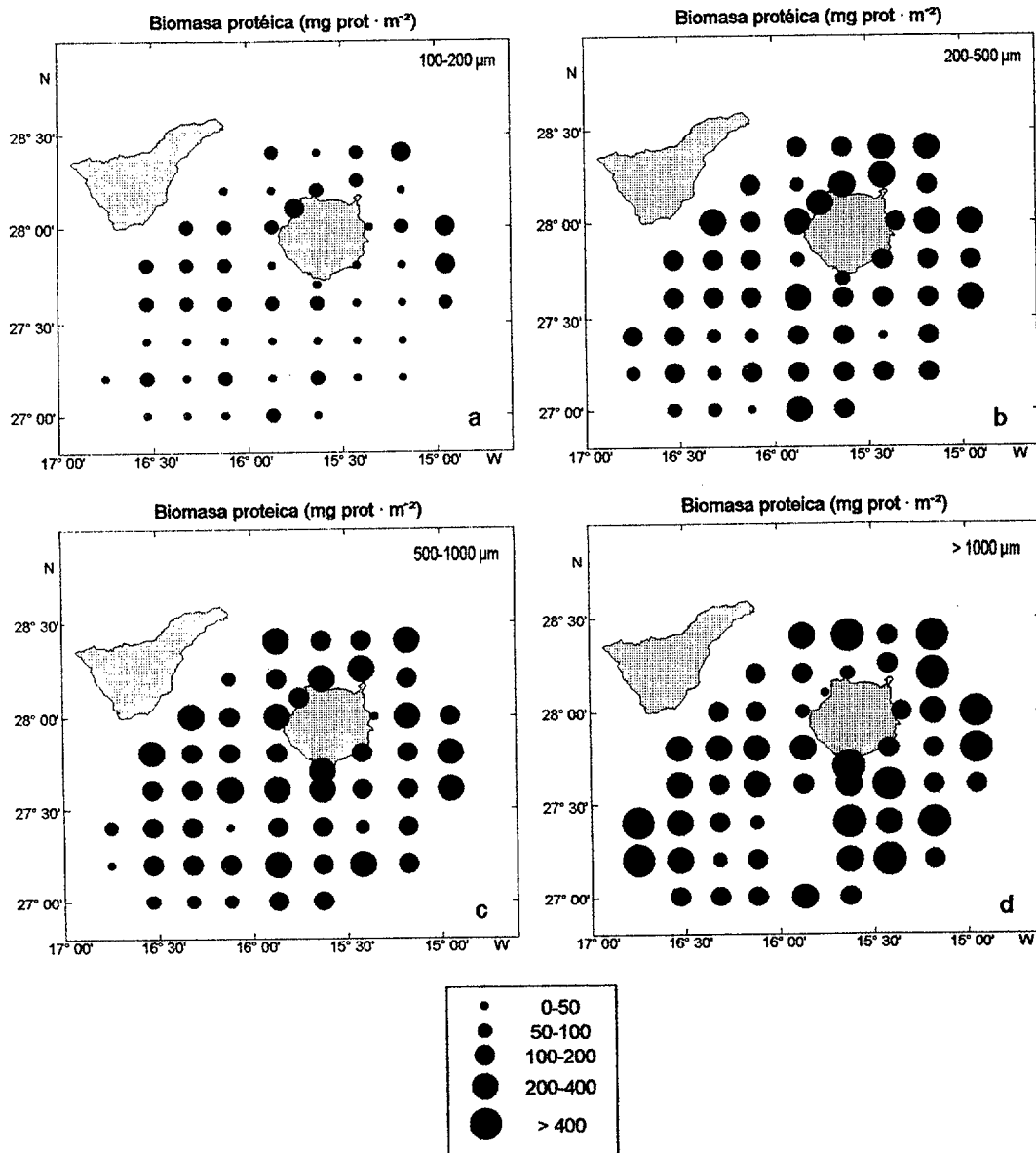


Figura 30. Distribución de la biomasa proteica integrada para las fracciones de talla 100-200 µm (a), 200-500 µm (b), 500-1000 µm (c) y > 1000 µm (d) en la campaña oceanográfica EMIAC 9103.

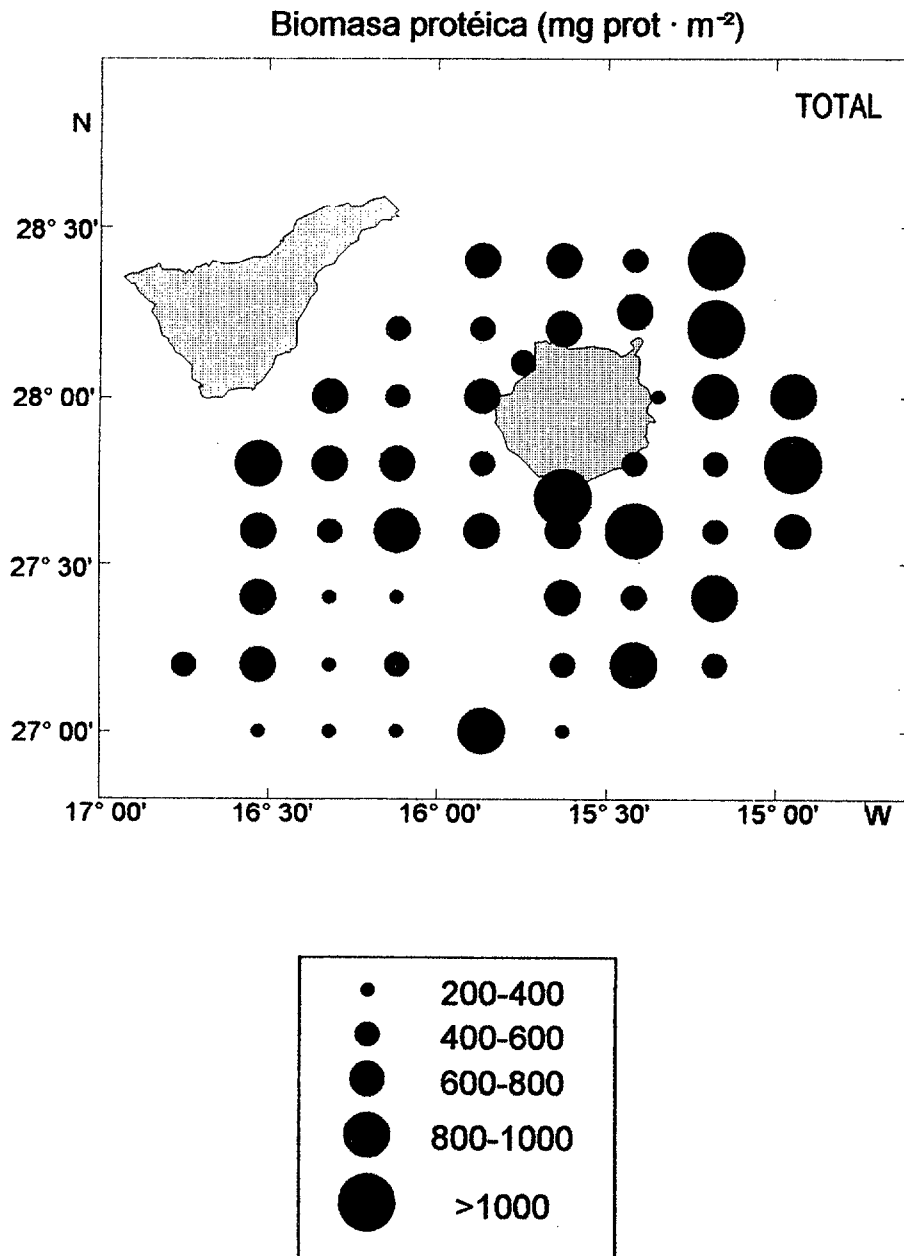


Figura 31. Distribución de la suma de la biomasa proteica integrada para las cuatro fracciones de talla estudiadas (100-200; 200-500; 500-1000 y > 1000 μ m) en la campaña oceanográfica EMIAC 9103.

En esta campaña sólo se encontraron diferencias significativas entre la biomasa proteica integrada durante el día y la noche en los individuos de mayor tamaño (tabla 8). La biomasa proteica fue siempre inferior en la zona del giro ciclónico, aunque al añadir los valores de la zona del giro ciclónico pequeño el valor medio aumentó. Los valores en el giro anticiclónico y aguas del afloramiento africano fueron comparables para todas las fracciones de talla, excepto en la fracción $> 1000 \mu\text{m}$ donde fue muy superior (tabla 9). El análisis de la varianza (ANOVA) de los valores medios entre las diferentes zonas nos revela que no existen diferencias significativas entre ellos excepto entre la zona del giro ciclónico mayor y la del anticiclónico, y la del primero con la zona de influencia del afloramiento africano, ambas para las fracciones $200\text{-}500 \mu\text{m}$ y $> 1000 \mu\text{m}$. También son significativamente diferentes entre la zona de los dos giros ciclónicos y la del afloramiento en los individuos de mayor tamaño (tabla 10).

Tabla 8. Cociente noche/día para cada fracción de talla de los diferentes parámetros biológicos estudiados en la campaña oceanográfica EMIAC 9103. El número entre paréntesis indica las muestras utilizadas. B. int.: Biomasa integrada. B. vol.: Biomasa por unidad de volumen. ATCs: Actividad ATC específica. ATC int.: Actividad ATC integrada. ATC vol.: Actividad ATC por unidad de volumen.

	B. int. (mg prot · m ⁻²)	B. vol. (mg prot · m ⁻³)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)	ATC vol. (nmol C-A · m ⁻³ · min ⁻¹)
100-200 μm	0.85 (52)	0.92 (52)	0.69 (52)	0.58 (52)	0.52 (52)
200-500 μm	0.88 (53)	0.81 (53)	0.94 (53)	0.88 (53)	0.89 (53)
500-1000 μm	0.97 (53)	0.82 (53)	1.10 (52)	0.95 (52)	0.90 (52)
$> 1000 \mu\text{m}$	1.47 (51)	0.96 (51)	-	-	-

Distribución espacial de la actividad ATC

En esta campaña encontramos el menor rango de valores de actividad ATC específico de todos los muestreos realizados donde son pocas las estaciones que superan los $1 \text{ nmol C-A} \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$. Aparece una gran homogeneidad para todas las fracciones analizadas, con la excepción de la estación 44 en la fracción $100\text{-}200 \mu\text{m}$ con un máximo de $9.73 \text{ nmol C-A} \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$, estación que corresponde con la zona de transición de los dos giros ciclónicos. Este elevado valor puede enmascarar la distribución del resto del área muestreada. En la fracción de talla $200\text{-}500 \mu\text{m}$ también se observa un máximo relativo en la misma estación. Las otras dos fracciones de talla estudiadas presentan valores máximos relativos al norte de la isla de Gran Canaria coincidiendo con la zona de choque de la corriente de Canarias con las islas o bien con

agua procedente del afloramiento africano. En la zona central de ambos giros los valores son bajos, mientras que no se aprecia tan claramente como en la campaña anterior la distribución de altos valores que parten del noroeste de la isla y se continúan hacia el suroeste bordeando los giros ciclónicos. Por último, se pueden apreciar altos valores en los bordes de giro que forma al sureste de Gran Canaria el agua que procede del afloramiento africano (figura 32).

Tabla 9. Valores medios y desviación estándar ($X \pm SD$) de las estaciones (n) situadas en el giro ciclónico, anticiclónico y aguas provenientes del afloramiento africano, para la biomasa integrada (B. int.) y actividades específica (ATCs) e integrada (ATC int.) y para la suma o media de ambas, en la fracciones de talla 100-200 μm , 200-500 μm y 500-1000 μm en la campaña oceanográfica EMIAC 9103.

	B. int. ($\text{mg prot} \cdot \text{m}^{-2}$)	ATC s ($\text{nmol C-A} \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$)	
		ATC int. ($\text{nmol C-A} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$)	
		(100-200)	
Ciclónico	34.47 \pm 14.75 (5)	2.14 \pm 4.26 (5)	81.49 \pm 158.76 (5)
Ciclónico (*)	47.50 \pm 24.89 (10)	1.24 \pm 2.99 (10)	49.19 \pm 111.45 (10)
Anticiclónico	48.59 \pm 36.40 (4)	0.28 \pm 0.22 (4)	11.53 \pm 12.63 (4)
Afloramiento	43.67 \pm 37.61 (9)	0.90 \pm 1.52 (9)	31.95 \pm 44.44 (9)
		(200-500)	
Ciclónico	82.49 \pm 31.69 (5)	0.21 \pm 0.25 (5)	17.95 \pm 18.31 (5)
Ciclónico (*)	117.18 \pm 53.88 (10)	0.24 \pm 0.18 (10)	30.08 \pm 24.37 (10)
Anticiclónico	164.35 \pm 58.91 (4)	0.13 \pm 0.12 (4)	19.16 \pm 20.78 (4)
Afloramiento	137.75 \pm 50.90 (9)	0.39 \pm 0.32 (9)	49.37 \pm 41.43 (9)
		(500-1000)	
Ciclónico	114.47 \pm 48.55 (5)	0.22 \pm 0.20 (5)	29.28 \pm 31.06 (5)
Ciclónico (*)	150.68 \pm 66.17 (10)	0.20 \pm 0.14 (10)	30.36 \pm 22.10 (10)
Anticiclónico	161.25 \pm 53.03 (4)	0.10 \pm 0.14 (4)	20.00 \pm 29.07 (4)
Afloramiento	168.38 \pm 63.50 (9)	0.21 \pm 0.23 (9)	40.23 \pm 45.05 (9)
		(> 1000)	
Ciclónico	112.41 \pm 26.67 (5)	-	-
Ciclónico (*)	192.41 \pm 100.87 (10)	-	-
Anticiclónico	313.89 \pm 161.71 (3)	-	-
Afloramiento	384.13 \pm 240.47 (9)	-	-
	Suma	Media	Suma
Ciclónico	231.43 \pm 59.73 (5)	0.86 \pm 1.54 (5)	128.71 \pm 203.20 (5)
Ciclónico (*)	315.37 \pm 126.44 (10)	0.56 \pm 1.08 (10)	79.47 \pm 119.80 (10)
Anticiclónico	374.19 \pm 139.70 (4)	0.17 \pm 0.13 (4)	50.70 \pm 61.44 (4)
Afloramiento	349.80 \pm 20.30 (9)	0.50 \pm 0.50 (9)	121.55 \pm 90.74 (9)

(*) Incluye el giro ciclónico pequeño.

Los valores de actividad integrada son relativamente altos en la zona este de la isla coincidiendo con el borde norte del agua del afloramiento africano. También son altos los valores de las estaciones 1, 2 y 4 al noreste de Gran Canaria, en la zona de

choque de la corriente de Canarias con la isla, donde también se localizó el máximo de clorofila *a* integrada. El resto de la distribución es similar a la de la actividad específica (figuras 33).

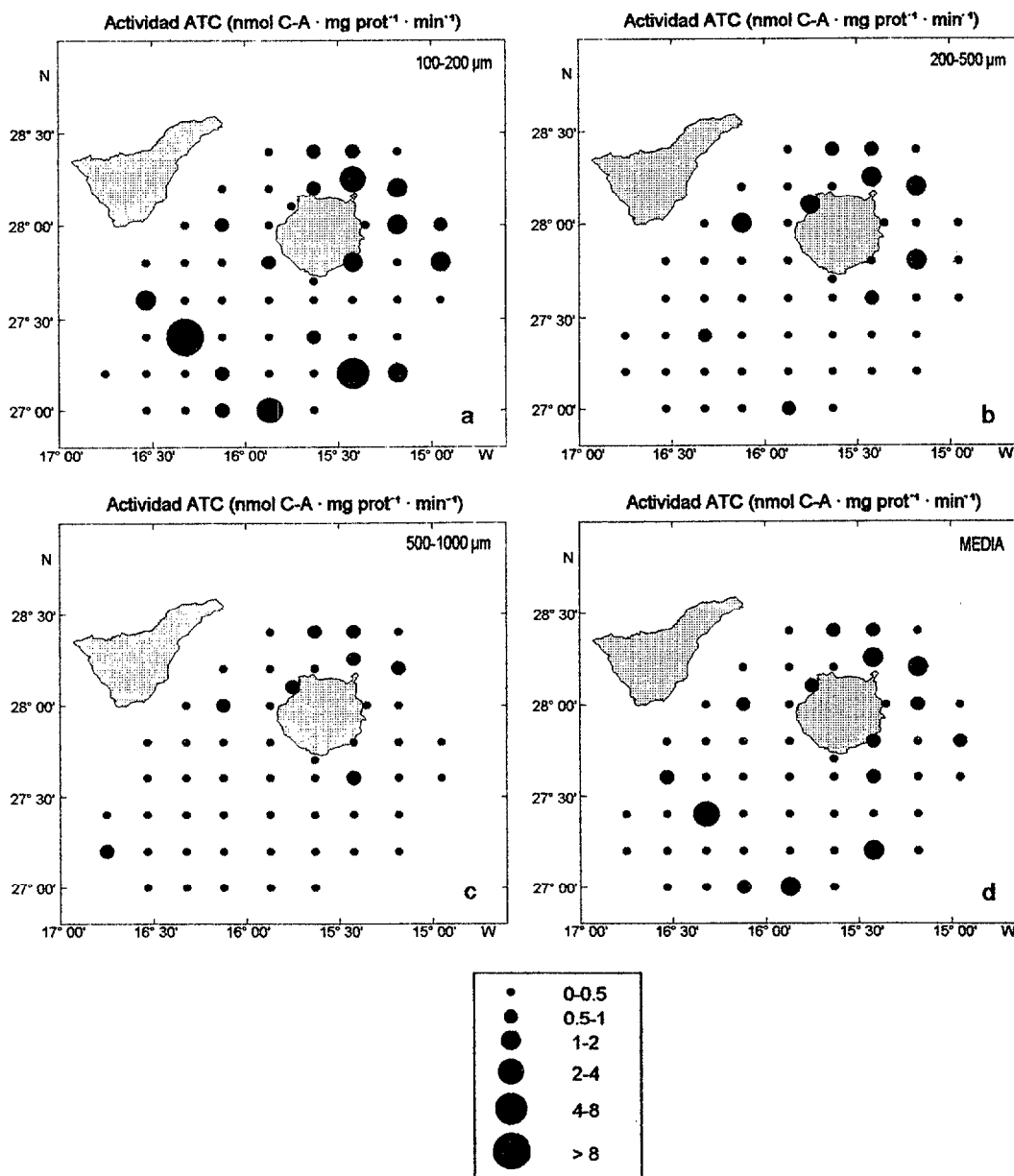


Figura 32. Distribución de la actividad ATC específica para las fracciones de talla 100-200 μm (a), 200-500 μm (b), 500-1000 μm (c) y media de las mismas (d) en la campaña oceanográfica EMIAC 9103.

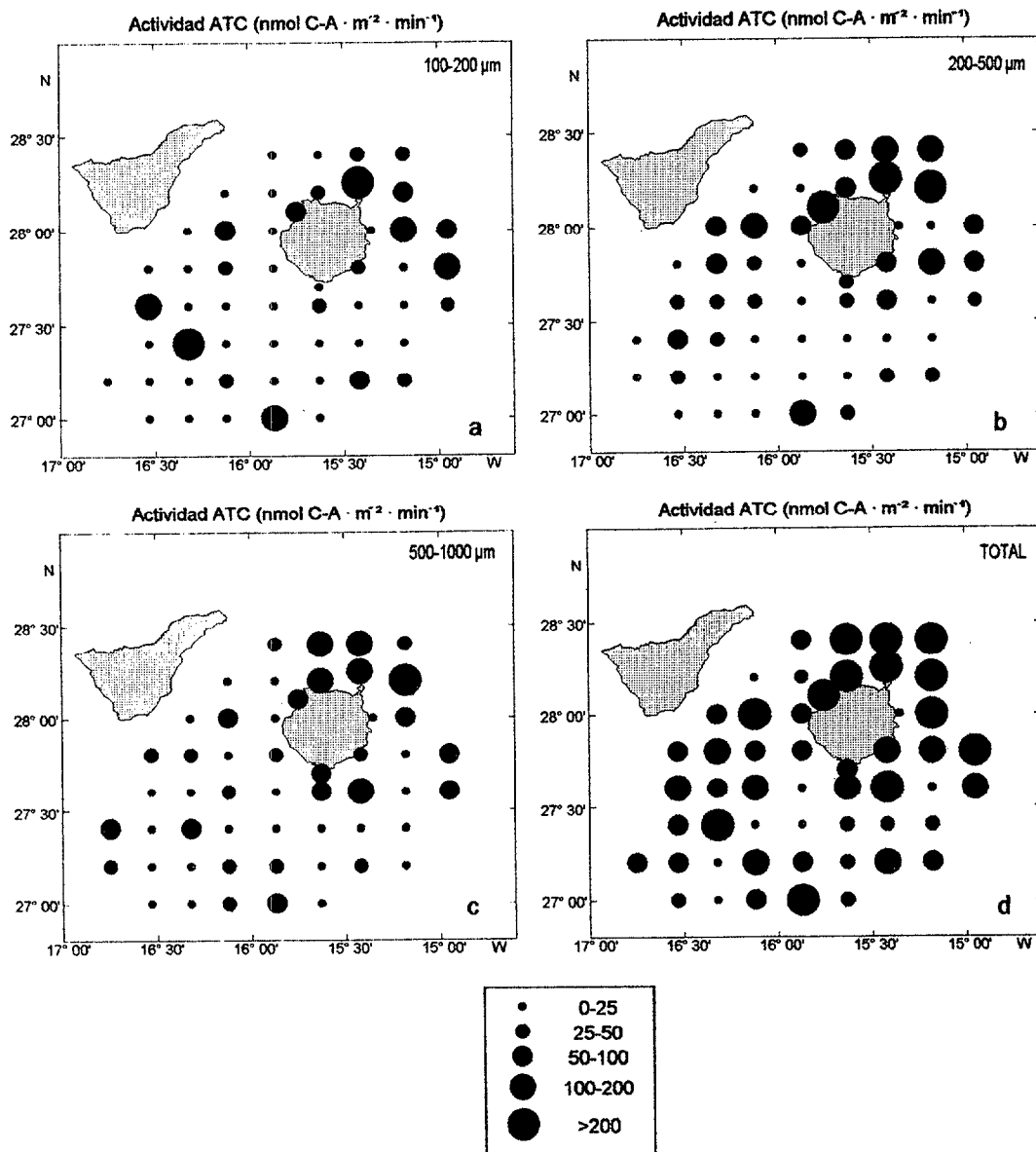


Figura 33. Distribución de la actividad ATC integrada para las fracciones de talla 100-200 μm (a), 200-500 μm (b), 500-1000 μm (c) y suma de las mismas (d) en la campaña oceanográfica EMIAC 9103.

Tanto en la actividad ATC específica como en la integrada sólo para la fracción 100-200 µm fue superior durante el día que por la noche (noche/día=0.69 y 0.58, respectivamente; tabla 8). Los valores medios de actividad específica e integrada para el giro ciclónico fueron comparables a los encontrados en las aguas provenientes del afloramiento africano y ambas superiores a los encontrados para el giro anticiclónico. Cuando se incluyen los valores del giro ciclónico pequeño, el valor medio de actividad ATC no varió excepto en la fracción de talla 100-200 µm donde se redujo hasta casi la mitad (tabla 9). No obstante, en este caso tampoco existen diferencias significativas entre las zonas muestreadas (tabla 10).

Tabla 10. Resultado del ANOVA [F (nivel de significancia, p)] de los valores medios por tallas para la biomasa integrada (B. int.) y actividades específica (ATCs) e integrada (ATC int.) entre las estructuras oceanográficas en la campaña EMIAC 9103. NS: no significativas (p>0.05).

	B. int. (mg prot · m ⁻²)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)
		<u>Ciclónico-Anticiclónico</u>	
100-200 µm	0.639 (NS)	0.735 (NS)	0.752 (NS)
200-500 µm	7.225 (< 0.05)	0.412 (NS)	0.009 (NS)
500-1000 µm	1.905 (NS)	1.063 (NS)	0.209 (NS)
> 1000 µm	8.282 (< 0.05)	-	-
Total	4.354 (NS)	0.766 (NS)	0.536 (NS)
		<u>Ciclónico*-Anticiclónico</u>	
100-200 µm	0.040 (NS)	0.389 (NS)	0.433 (NS)
200-500 µm	2.088 (NS)	1.369 (NS)	0.615 (NS)
500-1000 µm	0.080 (NS)	1.321 (NS)	0.531 (NS)
> 1000 µm	2.604 (NS)	-	-
Total	0.586 (NS)	0.498 (NS)	0.202 (NS)
		<u>Ciclónico-Afloramiento</u>	
100-200 µm	0.268 (NS)	0.651 (NS)	0.817 (NS)
200-500 µm	4.760 (< 0.05)	1.114 (NS)	2.527 (NS)
500-1000 µm	2.689 (NS)	0.020 (NS)	0.230 (NS)
> 1000 µm	6.118 (< 0.05)	-	-
Total	4.155 (NS)	0.434 (NS)	0.008 (NS)
		<u>Ciclónico*-Afloramiento</u>	
100-200 µm	0.070 (NS)	0.097 (NS)	0.187 (NS)
200-500 µm	0.727 (NS)	1.494 (NS)	1.570 (NS)
500-1000 µm	0.352 (NS)	0.011 (NS)	0.380 (NS)
> 1000 µm	5.341 (< 0.05)	-	-
Total	0.367 (NS)	0.026 (NS)	0.731 (NS)
		<u>Anticiclónico-Afloramiento</u>	
100-200 µm	0.048 (NS)	0.610 (NS)	0.781 (NS)
200-500 µm	0.693 (NS)	2.407 (NS)	1.849 (NS)
500-1000 µm	0.038 (NS)	0.701 (NS)	0.664 (NS)
> 1000 µm	0.216 (NS)	-	-
Total	0.104 (NS)	1.609 (NS)	1.981 (NS)

(*) Incluye el giro ciclónico pequeño.

3.2.5. Campaña MAST 9110

Hidrografía

En esta época del año los vientos alisios se encuentran más debilitados y la corriente de Canarias es mucho más lenta (Mittelstaedt, 1991; Van Camp et al., 1991). La columna de agua se encuentra bastante estratificada impidiendo el paso de nutrientes a la zona fótica. No obstante en los mapas de isopícnas podemos apreciar la presencia de un giro ciclónico en la misma posición que las campañas anteriores, aunque ligeramente debilitado. Dicho giro se centra en las estaciones 49 y 59 y la isopícnas de $26 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ se localiza a la profundidad de 50 m en el centro y de 70 m en los bordes del giro. No se detecta la presencia del giro anticiclónico que encontrábamos en las otras campañas, pero sí la de una entrada de agua menos salina por el sureste de la isla de Gran Canaria proveniente del afloramiento africano (figura 34b).

Los máximos en clorofila a integrada se localizaron en el área de influencia del agua proveniente del afloramiento africano llegando incluso a enmascarar la distribución debida a la presencia del débil giro ciclónico. También son altos los valores al norte de la isla de Gran Canaria que, como en anteriores campañas oceanográficas, puede estar determinado por la interacción de la corriente con la isla (figura 34c).

Distribución espacial de la biomasa zooplanctónica

En los mapas de biomasa integrada se observan máximos valores al sureste y este de la isla de Gran Canaria coincidiendo con las aguas provenientes del afloramiento (figura 35) para todas las fracciones de talla. Del mismo modo en los bordes del giro ciclónico nos encontramos con valores relativamente altos. Es en el centro del giro ciclónico y en las estaciones cercanas a costa donde aparecen los mínimos valores, excepto en la estación 44 a sotavento de la isla. El rango de valores más altos corresponde a la fracción de talla 200-500 μm .

En este caso se repite el hecho de no existir diferencias día-noche en la biomasa proteica de las estaciones muestreadas, excepto en los individuos de mayor tamaño, como en las campañas anteriores (tabla 13). Los valores medios fueron inferiores en el área del giro ciclónico que en las aguas del afloramiento africano (tabla 11). No se pudo analizar la fracción $> 1000 \mu\text{m}$ en las aguas provenientes del afloramiento africano, pero las estaciones próximas poseen mayor biomasa que las del giro ciclónico (figura 35). El

análisis de la varianza (ANOVA) indica que existen diferencias significativas entre estas dos zonas excepto en la fracción 500-1000 μm (tabla 12).

Tabla 11. Valores medios y desviación estándar ($X \pm \text{SD}$) de las estaciones (n) situadas en el giro ciclónico, anticiclónico y aguas provenientes del afloramiento africano, para la biomasa integrada (B. int.) y actividades específica (ATCs) e integrada (ATC int.) y para la suma o media de ambas, en la fracciones de talla 100-200 μm , 200-500 μm y 500-1000 μm en la campaña oceanográfica MAST 9110.

	B. int. (mg prot · m ⁻²)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹) (100-200)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)
Ciclónico	40.24 ± 17.79 (7)	1.45 ± 0.98 (7)	63.11 ± 62.94 (7)
Anticiclónico	-	-	-
Afloramiento	101.89 ± 17.98 (4)	1.41 ± 1.03 (4)	122.93 ± 75.84 (4)
		(200-500)	
Ciclónico	138.83 ± 30.39 (7)	1.85 ± 1.61 (7)	207.81 ± 165.87 (7)
Anticiclónico	-	-	-
Afloramiento	274.15 ± 68.49 (4)	0.68 ± 0.56 (4)	146.52 ± 103.72 (13)
		(500-1000)	
Ciclónico	73.53 ± 19.99 (7)	1.16 ± 1.08 (7)	88.89 ± 77.31 (7)
Anticiclónico	-	-	-
Afloramiento	123.54 ± 68.78 (4)	1.06 ± 1.03 (4)	92.24 ± 63.38 (4)
		(> 1000)	
Ciclónico	98.15 ± 24.53 (5)	-	-
Anticiclónico	-	-	-
Afloramiento	-	-	-
	Suma	Media	Suma
Ciclónico	252.60 ± 38.01 (7)	1.49 ± 0.97 (7)	359.81 ± 254.08 (7)
Anticiclónico	-	-	-
Afloramiento	499.58 ± 148.79 (4)	1.05 ± 0.41 (4)	361.69 ± 101.53 (4)

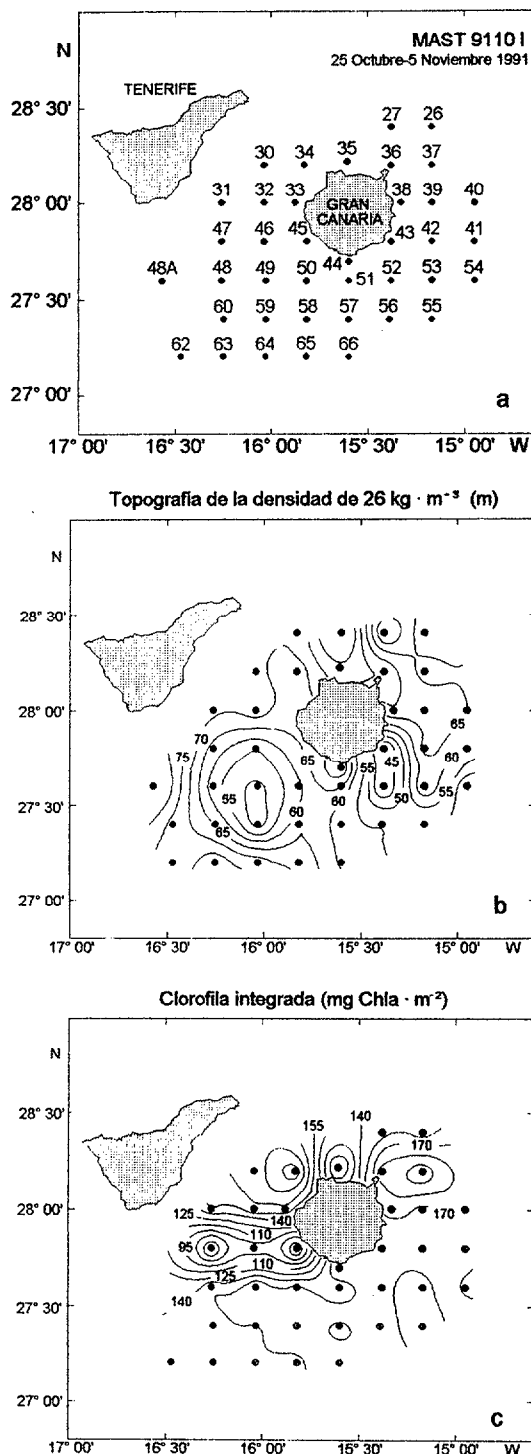


Figura 34. Situación de las estaciones (a), profundidad de la isopícnica de $26 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-3}$ (b) y distribución de la clorofila a integrada de 0 a 200 m (c) para la campaña oceanográfica MAST 9110.

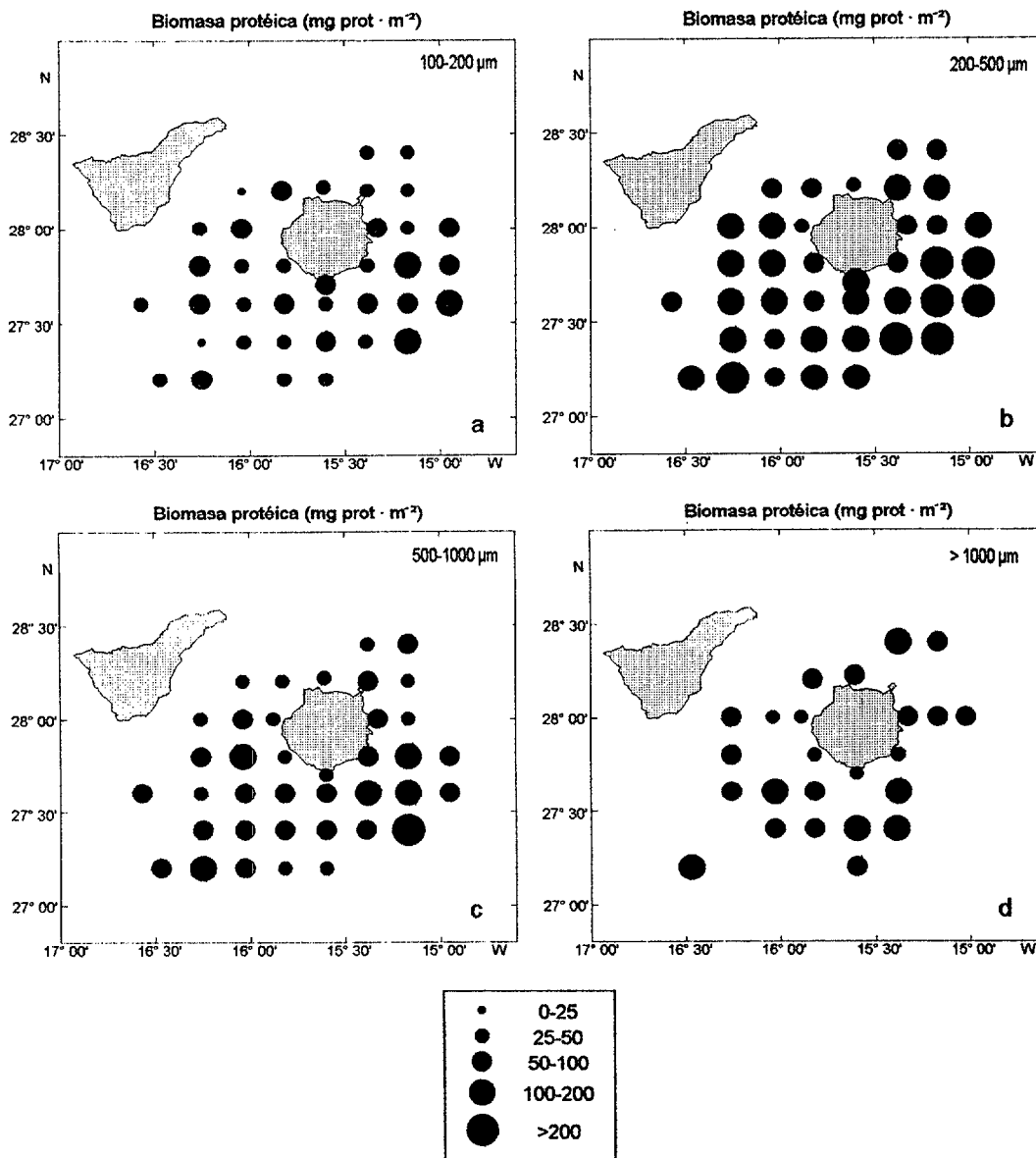


Figura 35. Distribución de la biomasa proteica integrada para las fracciones de talla 100-200 µm (a), 200-500 µm (b), 500-1000 µm (c) y > 1000 µm (d) en la parte I de la campaña oceanográfica MAST 9110.

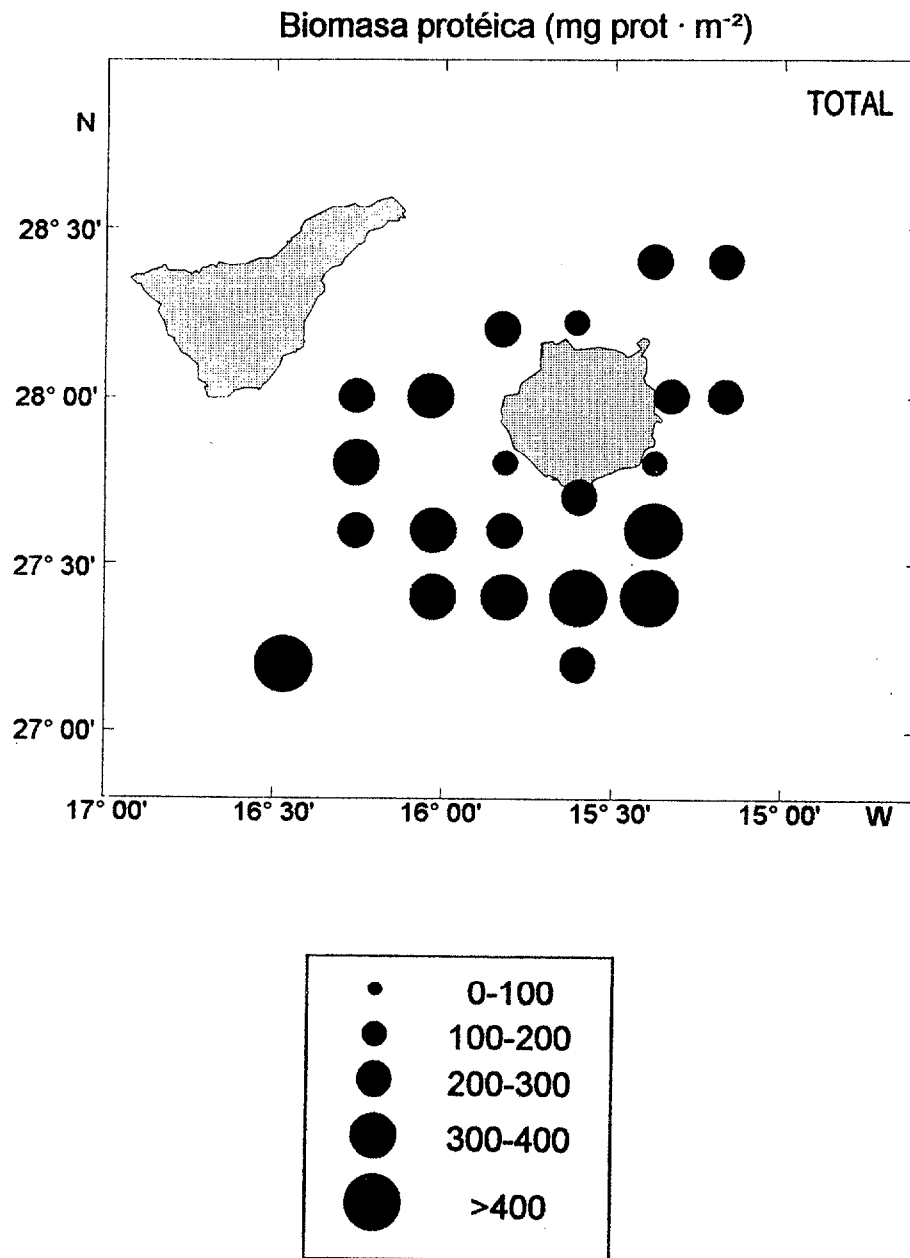


Figura 36. Distribución de la suma de la biomasa proteica integrada para las cuatro fracciones de talla estudiadas (100-200; 200-500; 500-1000 y > 1000 μm) en la parte I de la campaña oceanográfica MAST 9110.

Distribución espacial de la actividad ATC

La distribución espacial de la actividad específica e integrada se representa en las figuras 37, 38 y 39. Al igual que ocurría en las otras campañas encontramos un máximo de actividad ATC integrada en la zona de influencia del agua proveniente del afloramiento africano al sureste y este de la isla de Gran Canaria. En el area central del giro ciclónico encontramos un mínimo para las tres fracciones de talla, tanto para la actividad específica como integrada. Además para la fracción de 100-200 μm tenemos un máximo de actividad integrada al este y oeste del giro ciclónico, en la zona costera del sur de Gran Canaria y en las estaciones situadas al norte del área de muestreo (estaciones 26 y 27), aunque estas últimas más debilitadas (figura 38a). En la fracción 200-500 μm volvemos a encontrar una alta actividad al noroeste de Gran Canaria al igual que ocurría en la campaña EMIAC 9006 y en los bordes del giro ciclónico (figuras 37b y 38b). En la 500-1000 μm se destaca el borde sur del giro ciclónico (figuras 37c y 38c).

Tabla 12. Resultado del ANOVA [F (nivel de significancia, p)] de los valores medios por tallas para la biomasa integrada (B. int.) y actividades específica (ATCs) e integrada (ATC int.) entre el giro ciclónico y la zona de influencia del afloramiento en la campaña MAST 9110. NS: no significativas ($p > 0.05$).

	Ciclónico-Afloramiento		
	B. int. (mg prot · m ⁻²)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)
100-200 μm	30.353 (< 0.0005)	0.005 (NS)	1.998 (NS)
200-500 μm	21.385 (< 0.005)	1.878 (NS)	0.436 (NS)
500-1000 μm	3.454 (NS)	0.022 (NS)	0.050 (NS)
Total	18.611 (< 0.005)	0.710 (NS)	0.0002 (NS)

Para esta parte del muestreo los valores medios de actividad ATC fueron superiores durante la noche, llegando a ser el doble en la fracción de talla 100-200 μm (tabla 13). Los valores medios de actividad específica fueron comparables para el giro ciclónico y el agua del afloramiento excepto en la fracción 200-500 μm donde la actividad fue superior al doble en el giro ciclónico. Para la actividad ATC integrada el valor medio en el giro ciclónico fue la mitad que en aguas del afloramiento (tabla 11). A pesar de que existen diferencias entre los valores medios de la zona del giro ciclónico y aguas provenientes del afloramiento africano, estas no fueron significativas (tabla 12).

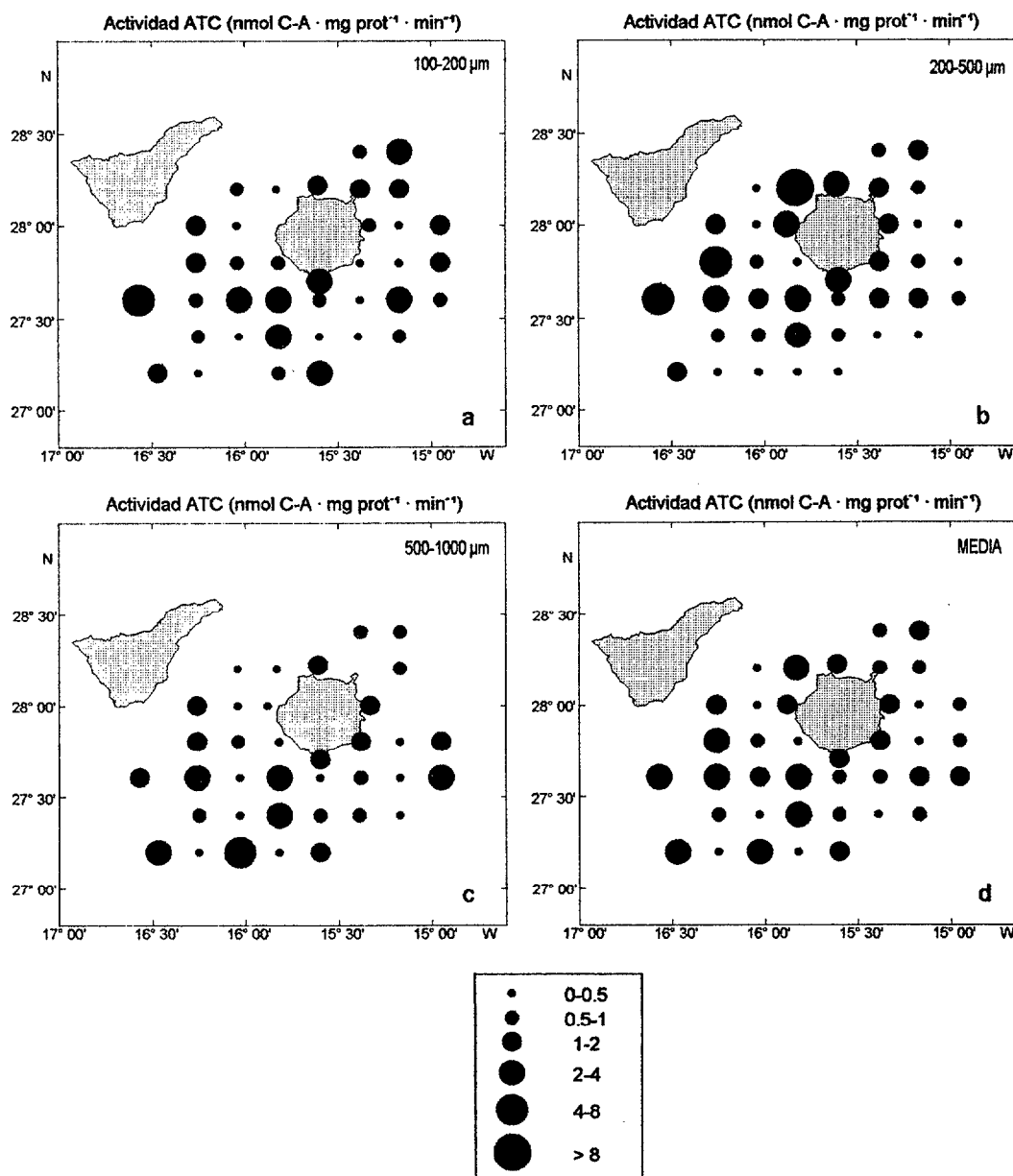


Figura 37. Distribución de la actividad ATC específica para las fracciones de talla 100-200 μm (a), 200-500 μm (b), 500-1000 μm (c) y media de las mismas (d) en la parte I de la campaña oceanográfica MAST 9110.

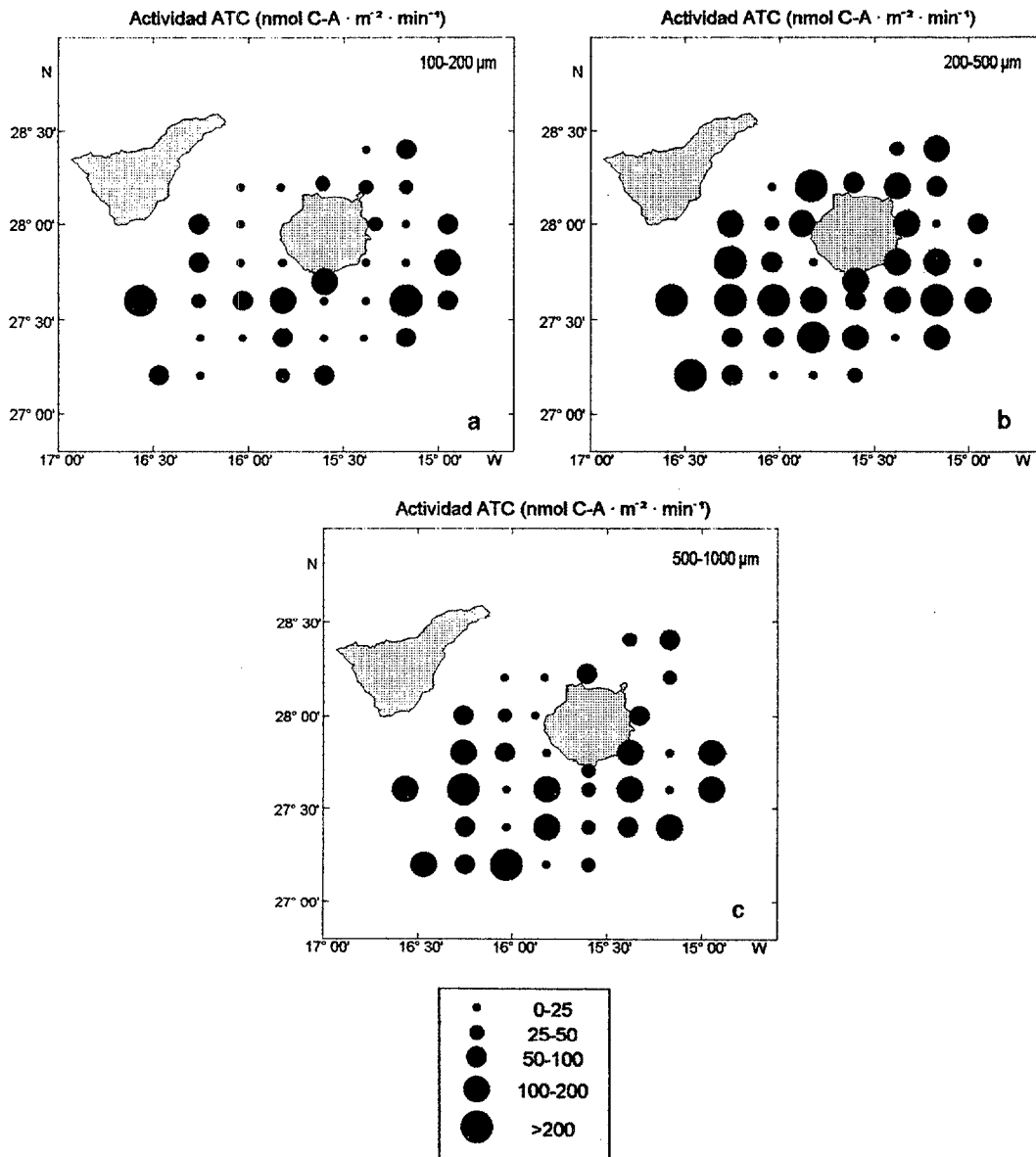


Figura 38. Distribución de la actividad ATC integrada para las fracciones de talla 100-200 µm (a), 200-500 µm (b), 500-1000 µm (c) en la parte I de la campaña oceanográfica MAST 9110.

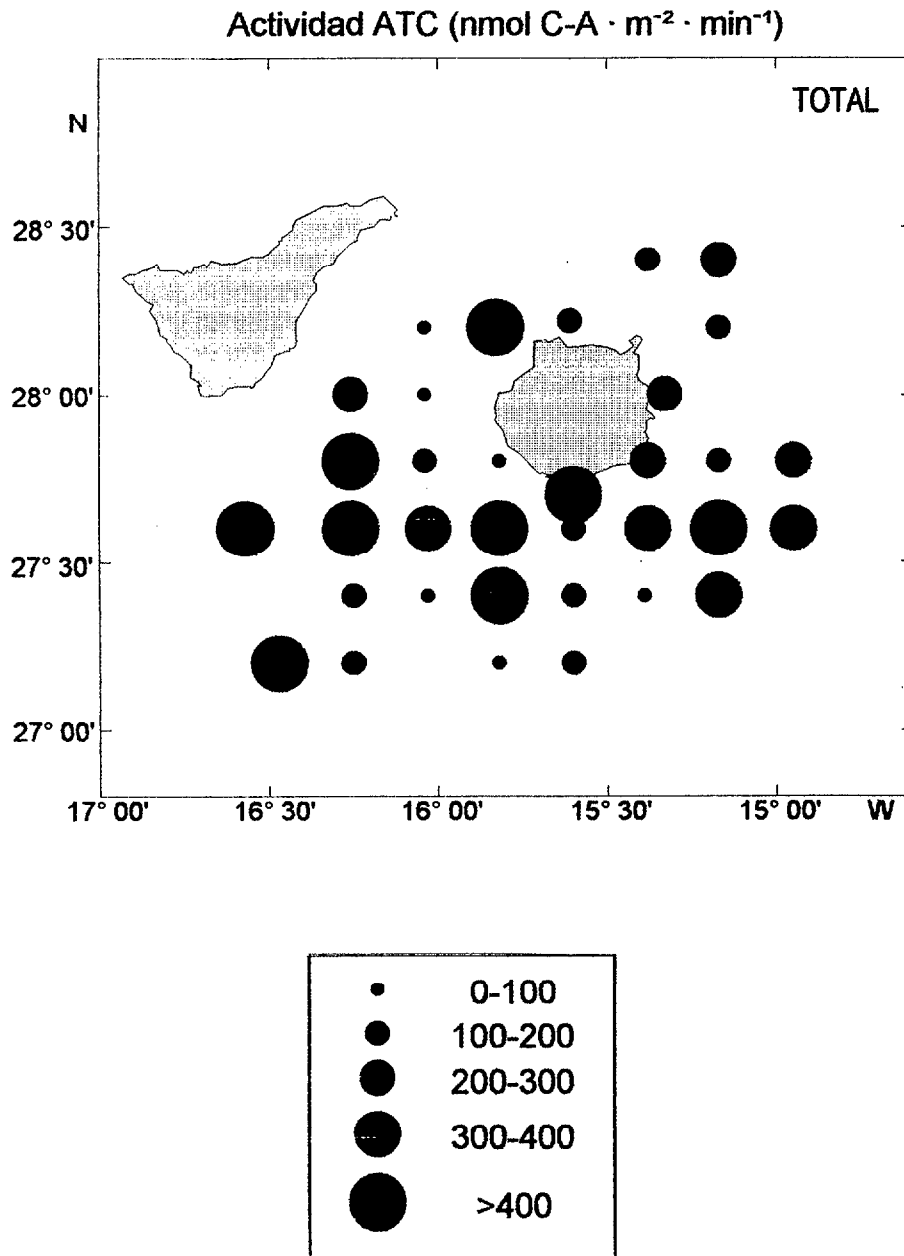


Figura 39. Distribución de la suma de la actividad ATC integrada para las cuatro fracciones de talla estudiadas (100-200; 200-500 y 500-1000) en la parte I de la campaña oceanográfica MAST 9110.

Tabla 13. Cociente noche/día para cada fracción de talla de los diferentes parámetros biológicos estudiados en la parte I de la campaña oceanográfica MAST 9110. El número entre paréntesis indica las muestras utilizadas. B. int.: Biomasa integrada. B. vol.: Biomasa por unidad de volumen. ATCs: Actividad ATC específica. ATC int.: Actividad ATC integrada. ATC vol.: Actividad ATC por unidad de volumen.

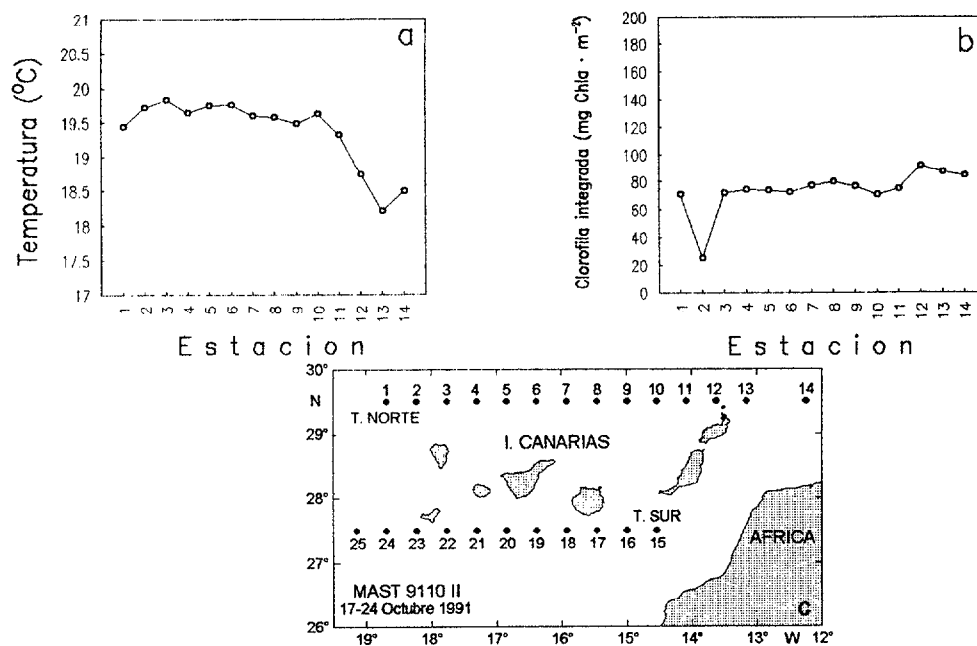
	B. int. (mg prot · m ⁻²)	B. vol. (mg prot · m ⁻³)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)	ATC vol. (nmol C-A · m ⁻³ · min ⁻¹)
100-200 µm	0.92 (37)	1.05 (37)	1.82 (37)	1.96 (37)	2.78 (37)
200-500 µm	0.90 (39)	0.98 (39)	1.05 (39)	1.33 (39)	3.33 (39)
500-1000 µm	1.11 (38)	1.04 (38)	1.31 (36)	1.26 (36)	1.12 (36)
> 1000 µm	1.64 (24)	1.66 (24)			

3.2.5.1. Estudio de la variabilidad entre el norte y el sur del Archipiélago Canario

La temperatura al norte del archipiélago es, por lo general, menor que en el sur, debido principalmente a las estelas de agua más cálida que se genera al sur de las islas (Aristegui *et al.*, 1994). Se observa tanto en el norte como en el sur una disminución a medida que nos acercamos a la zona más oriental de los transectos realizados, donde tiene gran importancia la presencia de agua más fría proveniente del afloramiento nor-africano. Cabe destacar el aumento de temperatura en la estación 18 al sur de la isla de Gran Canaria, situada en la zona de influencia de la estela de agua más cálida que se genera a sotavento de la isla (figuras 40a y c).

La clorofila *a* integrada es menor y más homogénea en el transecto norte que en el sur con un ligero aumento al norte de la isla de Lanzarote y un mínimo bastante acusado en la estación 2 al noroeste de la isla de La Palma. En el transecto sur, los mayores valores se encuentran localizados en las estaciones situadas al sur de Gran Canaria y hacia el oeste, mientras que en la zona central del giro ciclónico que forma el filamento proveniente del afloramiento africano aparecen los valores mínimos (figuras 40b y d).

TRANSECTO NORTE



TRANSECTO SUR

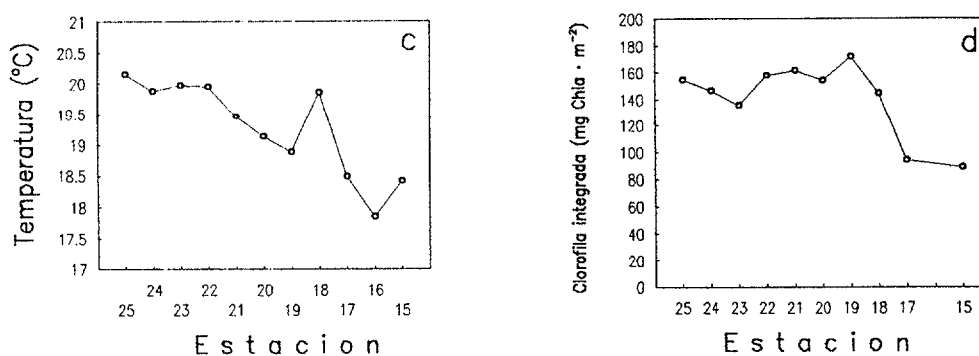


Figura 40. Distribución de la temperatura superficial y clorofila *a* integrada de 0 a 200 metros en los transectos norte (a y c) y sur (b y d) en la parte II de la campaña oceanográfica MAST 9110.

Distribución espacial de la biomasa zooplanctónica al norte y sur del Archipiélago Canario

La biomasa al norte del archipiélago, en la fracción de talla 100-200 μm , es baja (figura 41a). Nos encontramos con dos máximos relativos: uno puntual en la estación 5 al norte de Tenerife y el otro alrededor de la estación 12 al norte de la isla de Lanzarote en una zona cercana a la costa de "Los Islotes". En el sur existe una tendencia a aumentar hacia el este coincidiendo con la llegada de agua del afloramiento mientras que encontramos un mínimo relativo en las estaciones 18 y 19 que corresponden con la zona cercana al centro del giro ciclónico encontrado al suroeste de Gran Canaria (figura 41e).

En la fracción 200-500 μm nos encontramos con una situación muy similar, aunque con unos valores ligeramente más altos. Desaparece en el norte el máximo puntual en la estación 5, encontrándonos con un transecto mucho más homogéneo, excepto nuevamente en las estaciones al norte de Lanzarote donde aparece una distribución idéntica a la de la fracción de talla anterior (figura 41b). En el sur también aparece la tendencia a aumentar hacia el este, con un mínimo relativo en las estaciones próximas al centro del giro ciclónico y máximos valores en las estaciones 17 y 20 que podría corresponder con el frente del filamento africano y borde del giro ciclónico, respectivamente (figura 41f). En la fracción 500-1000 μm se repiten las mismas distribuciones que en las tallas anteriores, tanto al norte como al sur de las islas, aunque los valores son similares a los de la primera fracción (figuras 41c y 41g).

Si representamos la biomasa total encontramos que sigue una distribución con las mismas características que por tallas. En el transecto norte el máximo aparece al norte de la isla de Lanzarote, mientras que en el transecto sur aparece en los bordes del giro ciclónico y con cierta tendencia a aumentar hacia la zona este, por donde llega el agua del afloramiento africano (figuras 41d y 41h). La distribución de biomasa proteica, tanto al norte como al sur, parece corresponderse con los valores de temperatura, la cual varía, a su vez, por las estructuras oceanográficas existentes.

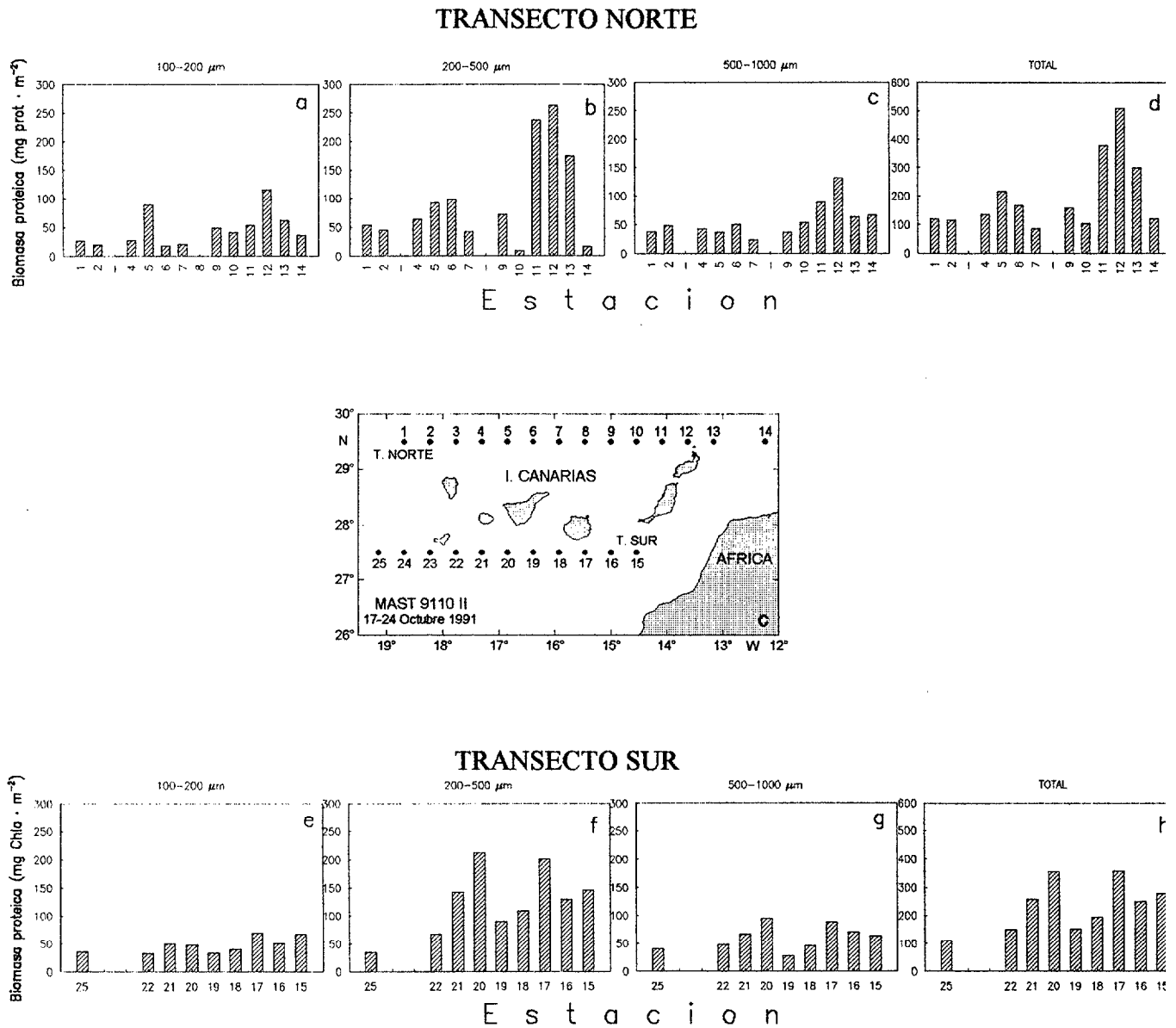


Figura 41. Distribución de la biomasa proteica integrada de 0 a 200 metros para las fracciones de talla 100-200 μm (a y e), 200-500 μm (b y f), 500-1000 μm (c y g) y suma de las mismas (d y h) en los transectos norte y sur en la parte II de la campaña oceanográfica MAST 9110.

No se observaron diferencias significativas entre el día y la noche tanto en el transecto norte como en el sur (tabla 14). El valor medio de la biomasa total en la zona sur es ligeramente superior al del transecto norte (media norte: 199.84 ± 130.98 mg prot \cdot m⁻²; media sur: 233.67 ± 89.58 mg prot \cdot m⁻²; ver tabla 17). Sin embargo, esta diferencia no es significativa (tabla 15). Aunque cabría esperar datos de biomasa superiores en el sur que en el norte debido a la acumulación de organismos descritos por Hernández-León (1988; 1991), es posiblemente la presencia de las aguas provenientes del afloramiento africano en las estaciones más orientales del transecto norte, la que hace que la biomasa al norte sea comparable con la del sur, donde la interacción de las estructuras oceanográficas existentes hacen que la distribución de la biomasa presente mayores fluctuaciones.

Tabla 14. Cociente noche/día para cada fracción de talla de los diferentes parámetros biológicos estudiados en la parte II de la campaña oceanográfica MAST 9110. El número entre paréntesis indica las muestras utilizadas. B. int.: Biomasa integrada. B. vol.: Biomasa por unidad de volumen. ATCs: Actividad ATC específica. ATC int.: Actividad ATC integrada. ATC vol.: Actividad ATC por unidad de volumen.

	B. int. (mg prot \cdot m ⁻²)	B. vol. (mg prot \cdot m ⁻³)	ATC s (nmol C-A \cdot mg prot ⁻¹ \cdot min ⁻¹)	ATC int. (nmol C-A \cdot m ⁻² \cdot min ⁻¹)	ATC vol. (nmol C-A \cdot m ⁻³ \cdot min ⁻¹)
Transecto Norte					
100-200 μ m	0.87 (12)	0.87 (12)	0.53 (12)	0.48 (12)	0.48 (12)
200-500 μ m	1.12 (12)	1.12 (12)	0.46 (12)	0.67 (12)	0.67 (12)
500-1000 μ m	0.90 (12)	0.91 (12)	0.19 (11)	0.13 (11)	0.13 (11)
Transecto Sur					
100-200 μ m	0.89 (9)	0.90 (9)	0.81 (9)	0.54 (9)	0.54 (9)
200-500 μ m	1.31 (9)	1.31 (9)	0.95 (8)	0.98 (8)	0.98 (8)
500-1000 μ m	1.37 (9)	1.37 (9)	0.40 (9)	0.62 (9)	0.62 (9)

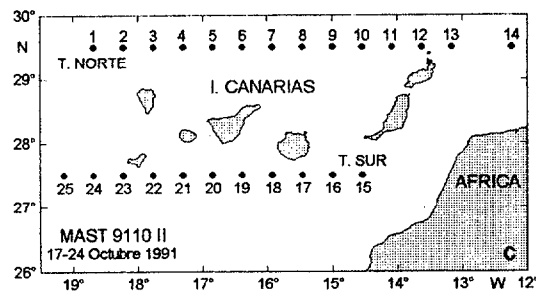
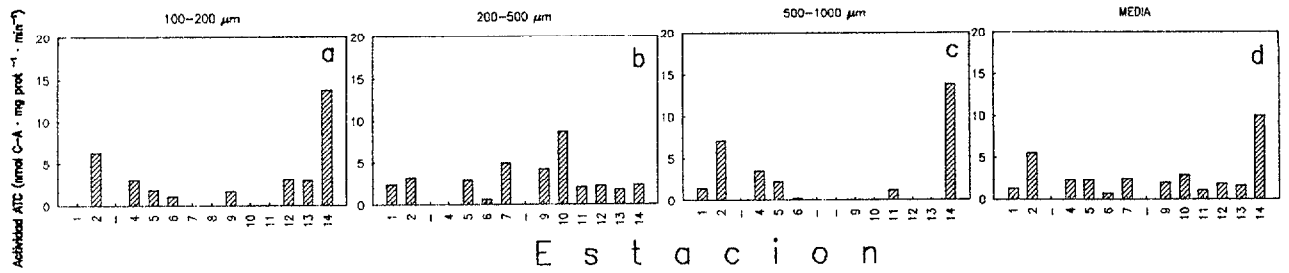
Distribución espacial de la actividad ATC al norte y sur del Archipiélago Canario

En el norte y dentro de la fracción 100-200 μm se observa un máximo en actividad específica e integrada en la estación 14, la más cercana al afloramiento africano, probablemente en la zona de frente de dicho afloramiento. En la zona de acumulación de organismos al norte de Lanzarote los valores continúan siendo altos. En el resto del transecto encontramos un máximo relativo en la estación 5 en la actividad ATC integrada, que coincide con un máximo en biomasa; y otro en la estación 2 tanto para la actividad específica como integrada (figuras 42a y 43a). En el sur el máximo se sitúa al sureste de la isla de El Hierro (estación 42) y el resto del transecto presenta una gran homogeneidad apareciendo un mínimo al sureste de Gran Canaria (estación 17) aumentando hacia las estaciones más orientales y próximas al afloramiento africano (estaciones 15 y 16; figuras 42e y 43e).

En la fracción 200-500 μm aparecen varios máximos y mínimos relativos en la actividad específica destacando el máximo en la estación 10. En esta ocasión existen valores mínimos al norte de Lanzarote (estación 12) y hacia el este (figura 42b). En la figura 43b la actividad ATC integrada nos vuelve a mostrar el máximo relativo de la estación 5 así como altos valores al norte de la isla de Lanzarote. Esta fracción es la única que presenta valores bajos en la estación más próxima al afloramiento africano. En el sur existe mayor homogeneidad en la actividad específica apareciendo los mínimos valores en la región del giro ciclónico y, como en el norte, hacia el este del transecto (figura 42f). En la actividad integrada nos encontramos el máximo en la estación 20 y un máximo relativo en la zona frontal del filamento africano (estación 17; figura 43f).

En la fracción 500-1000 μm tenemos para el transecto norte el máximo relativo de actividad específica en la estación 5, valores casi nulos al norte de Lanzarote y un valor muy alto hacia la zona del afloramiento (figura 42c). En el sur, el máximo se sitúa en el borde oeste del giro ciclónico (estación 19; figura 42g). En la actividad integrada el máximo se aprecia a ambos lados del giro (figura 43g). Los valores medios, para la actividad específica, y totales, para la integrada, resaltan las distribuciones antes señaladas (figuras 42d, 43d, 42h y 43h).

TRANSECTO NORTE



TRANSECTO SUR

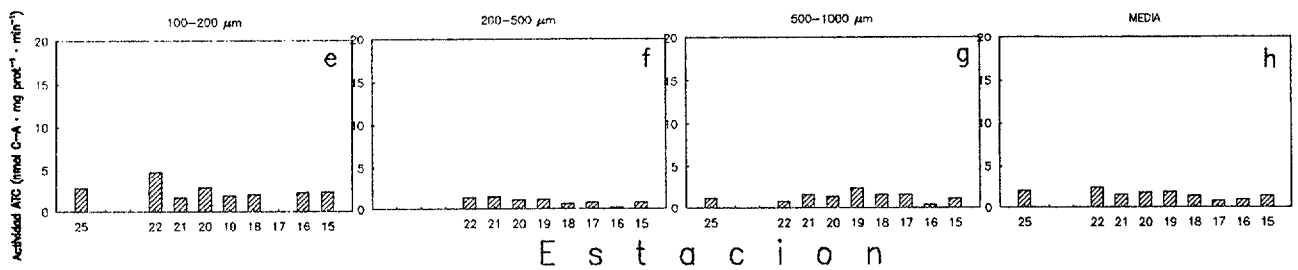
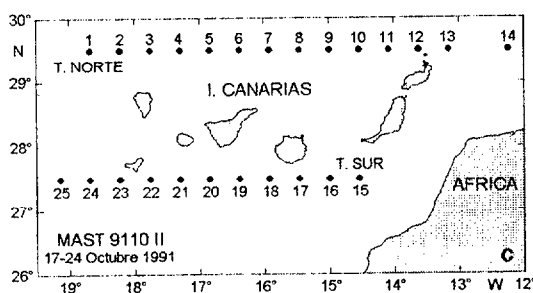
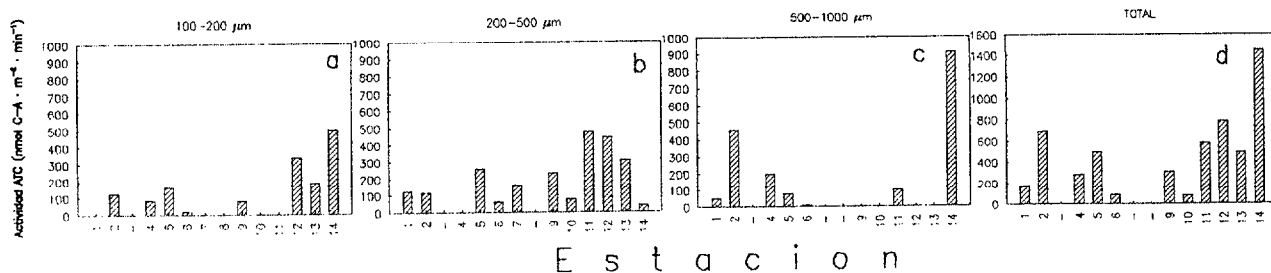


Figura 42. Distribución de la actividad ATC específica para las fracciones de talla 100-200 μm (a y e), 200-500 μm (b y f), 500-1000 μm (c y g) y suma de las mismas (d y h) en los transectos norte y sur en la parte II de la campaña oceanográfica MAST 9110.

TRANSECTO NORTE



TRANSECTO SUR

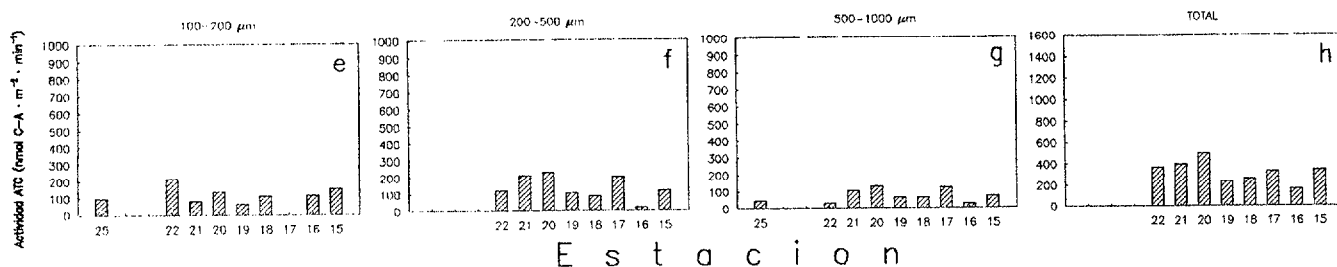


Figura 43. Distribución de la actividad ATC integrada de 0 a 200 metros para las fracciones de talla 100-200 μm (a y e), 200-500 μm (b y f), 500-1000 μm (c y g) y suma de las mismas (d y h) en los transectos norte y sur en la parte II de la campaña oceanográfica MAST 9110.

Tabla 15. Resultado del ANOVA [F (nivel de significancia, p)] de los valores medios por tallas para la biomasa integrada (B. int.) y actividades específica (ATCs) e integrada (ATC int.) entre el Transecto Norte y Sur en la campaña MAST 9110. NS: no significativas ($p > 0.05$).

	T. Norte-T. Sur		
	B. int. (mg prot · m ⁻²)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)
100-200 µm	0.075 (NS)	0.155 (NS)	0.697 (NS)
200-500 µm	0.763 (NS)	5.905 (< 0.05)	0.854 (NS)
500-1000 µm	0.139 (NS)	0.855 (NS)	0.886 (NS)
Total	0.442 (NS)	2.028 (NS)	1.383 (NS)

No se encontraron grandes diferencias entre el día y la noche para la biomasa proteica. Las actividades ATC específica e integrada mostraron valores medios que fueron siempre muy superiores durante el día, llegando incluso a ser 5.39 veces para la actividad específica y 7.79 para la integrada, en la fracción 500-1000 µm, para el transecto norte. En el transecto sur estas diferencias fueron menos acusadas, aunque el factor noche/día fue siempre menor que 1 (tabla 14). Los valores medios de la actividad ATC no fueron significativamente diferentes entre el norte y el sur excepto en la actividad ATC específica para la fracción 200-500 µm (tabla 15).

3.2.6. Campaña MAST 9308

Hidrografía

El afloramiento norafricano se extiende desde el norte de la Península Ibérica (44°N) hasta aproximadamente el sur de Dakar (10°N), sin embargo es entre los 20 y 30°N donde los vientos alisios soplan paralelos a la costa durante todo el año, siendo más intensos en verano, produciendo un afloramiento permanente. Frente a esta franja costera del noroeste del continente africano se encuentra el Archipiélago Canario que se ve afectado por filamentos que provienen de dicho afloramiento. Debido a la topografía de la zona, es en Cabo Juby y Cabo Bojador donde se forma el mayor filamento que es capaz de llegar hasta el sur de la isla de Gran Canaria y que fue descrito por primera vez por La Violette (1974). En imágenes de satélite se puede apreciar dicho filamento con una extensión de unos 120 km que termina en un giro ciclónico de unos 150 km de diámetro. Si observamos el mapa de temperatura a 50 m de profundidad (figura 44b) se aprecia también la estructura del filamento siendo el centro del giro ciclónico más frío. Las isopícnas nos muestran que el filamento es más fuerte hacia superficie y su influencia llega hasta los 200 m de profundidad (Aristegui *et al*, 1994).

Los filamentos representan un mecanismo por el cual se pueden exportar aguas frías ricas en nutrientes y materia orgánica que pueden enriquecer las zonas a las que afectan, tal y como se puede observar en el mapa de clorofila *a* integrada (figura 44c). Este fenómeno oceanográfico unido al giro ciclónico encontrado al suroeste de la isla de Gran Canaria pueden contribuir al enriquecimiento en producción de las aguas que rodean el Archipiélago Canario.

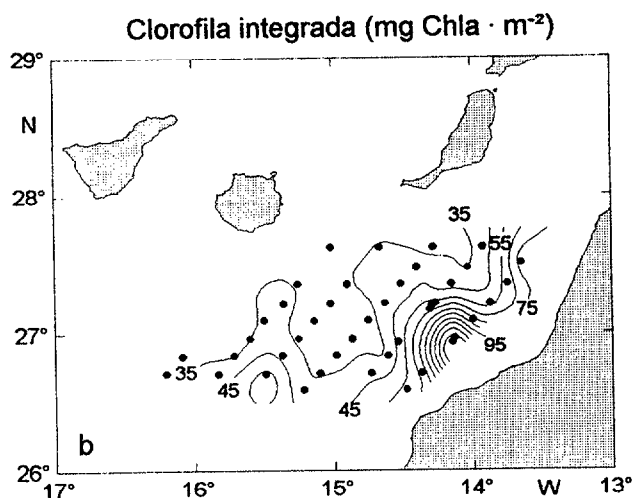
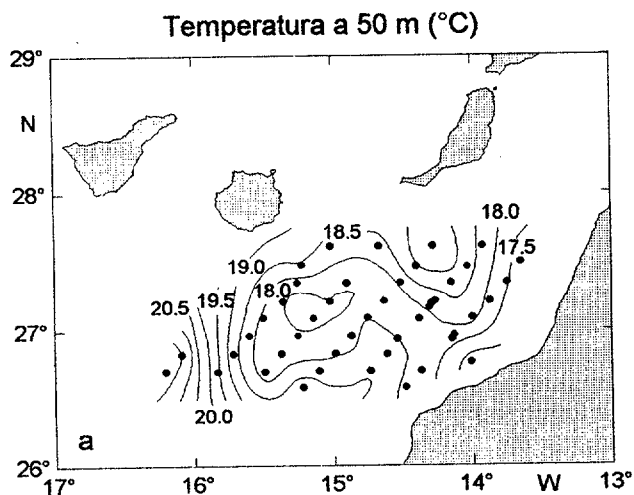
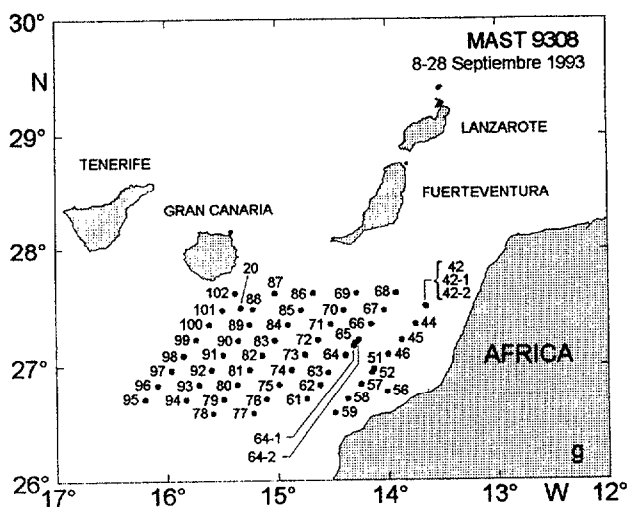


Figura 44. Situación de las estaciones (a), distribución de la temperatura a 50 metros de profundidad (b) y distribución de la clorofila *a* integrada de 0 a 200 m (c) para la campaña oceanográfica MAST 9308.

Distribución espacial de la biomasa zooplanctónica

La biomasa integrada presenta los máximos valores asociados a la costa africana, principalmente en la fracción de talla > 1000 μm (figura 45c). La distribución de la misma sigue la disposición del filamento con máximos relativos en los bordes del mismo y en el borde sur del giro ciclónico que forma al sur de Gran Canaria. Es en el centro de dicho giro donde aparecen los mínimos valores encontrados para todas las fracciones de talla (figura 45). No obstante en la fracción > 1000 μm existe un máximo relativo en la estación 82 en la zona centro-occidental del citado giro (figura 45c). Se observa un mayor valor medio de biomasa nocturna en la fracción de talla > 1000 μm (noche/día=2.63), mientras que para las otras dos fracciones no se apreciaron diferencias (tabla 16).

Tabla 16. Cociente noche/día para cada fracción de talla de los diferentes parámetros biológicos estudiados en la campaña oceanográfica MAST 9308. El número entre paréntesis indica las muestras utilizadas. B. int.: Biomasa integrada. B. vol.: Biomasa por unidad de volumen. ATCs: Actividad ATC específica. ATC int.: Actividad ATC integrada. ATC vol.: Actividad ATC por unidad de volumen.

	B. int. (mg prot · m ⁻²)	B. vol. (mg prot · m ⁻³)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)	ATC vol. (nmol C-A · m ⁻³ · min ⁻¹)
200-500 μm	1.11 (52)	1.03 (52)	0.95 (44)	1.07 (44)	1.02 (44)
500-1000 μm	0.89 (54)	0.85 (54)	0.95 (51)	0.64 (51)	0.64 (51)
> 1000 μm	2.63 (52)	2.50 (52)	0.71 (46)	1.30 (46)	1.28 (46)

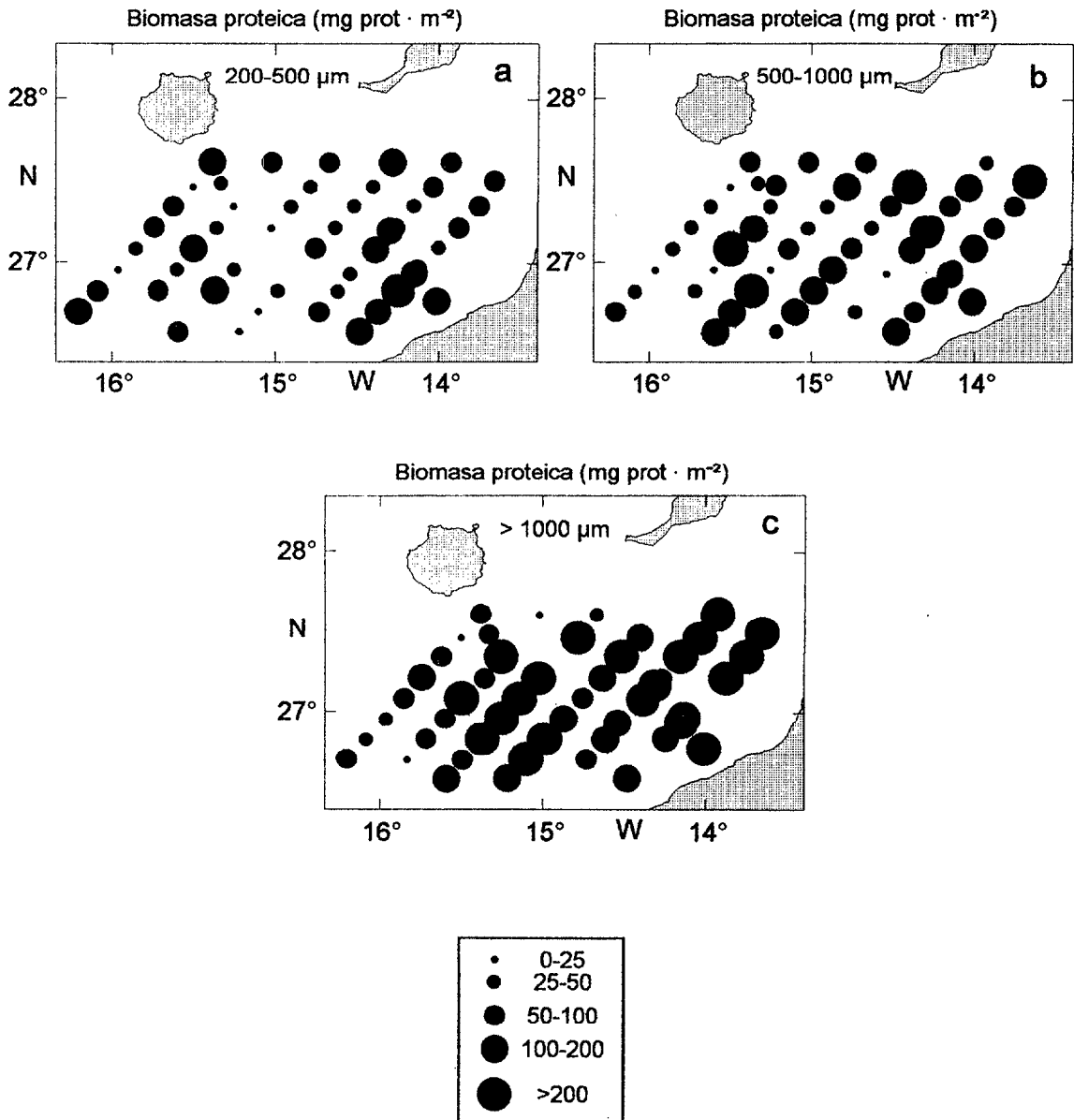


Figura 45. Distribución de la biomasa proteica integrada de 0 a 200 metros para las fracciones de talla 200-500 μm (a), 500-1000 μm (b) y > 1000 μm (c) para la campaña oceanográfica MAST 9308.

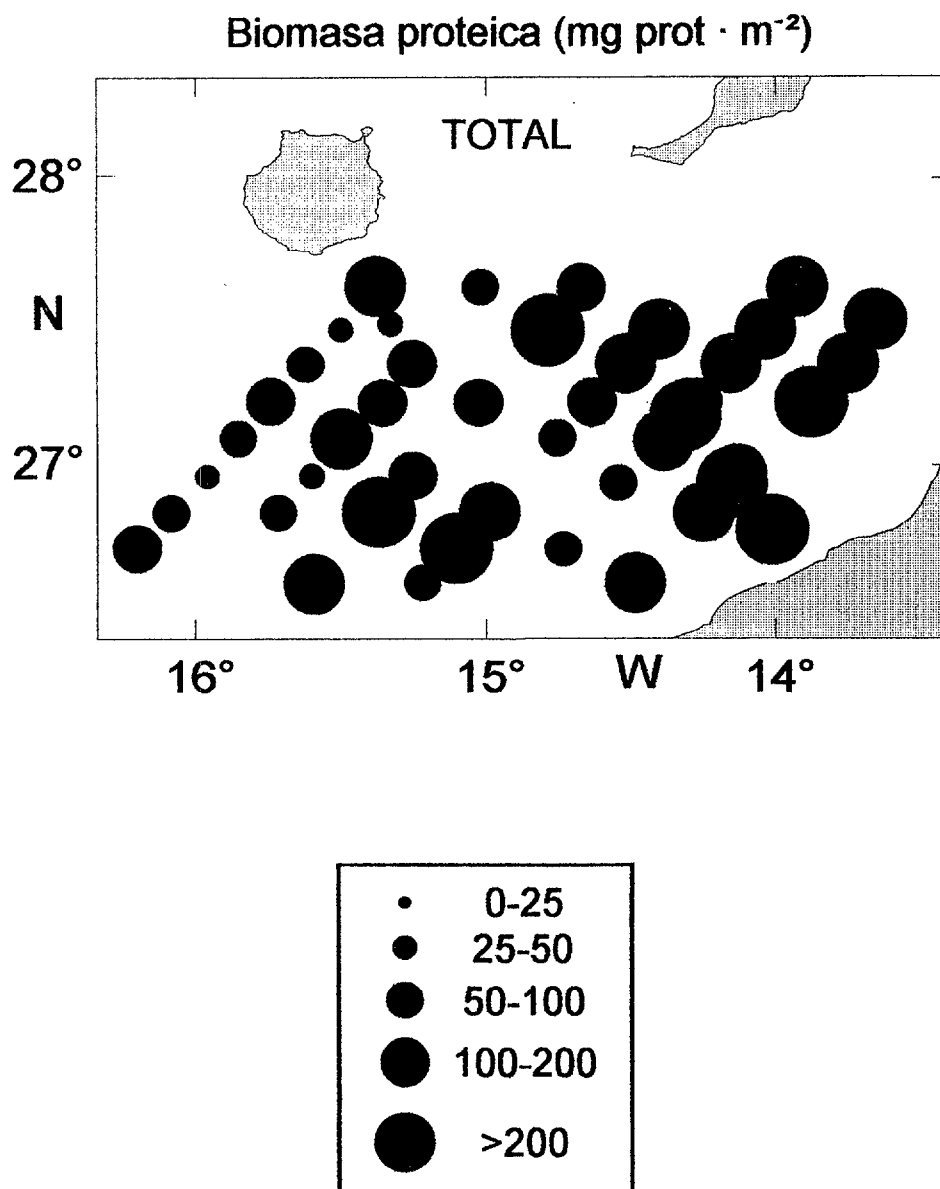


Figura 46. Distribución de la suma de la biomasa proteica integrada para las tres fracciones de talla estudiadas (200-500, 500-1000 y > 1000 μm) para la campaña oceanográfica MAST 9308.

Distribución espacial de la actividad ATC

En esta campaña se revela una clara relación entre las actividades ATC y la estructuras oceanográficas presente en la zona, el afloramiento norafricano y el filamento que se genera desde el mismo. Los máximos se sitúan en las zonas de frente de dichas estructuras con valores mínimos en la zona central del giro ciclónico que forma el propio filamento. En la fracción 200-500 μm el máximo relativo de actividad específica e integrada aparece en el norte del área muestreada. También son elevadas al sur del giro y en la zona costera africana; el resto del área presenta gran homogeneidad, con valores ligeramente menores en la zona central del giro (figuras 47a y 49a). La fracción 500-1000 μm y $> 1000 \mu\text{m}$ se distribuye de forma similar, tanto la actividad específica como la integrada, con los máximos valores al noreste del área muestreada, próxima a la costa africana (figuras 47b, 47c, 49b y 49c). Cabe destacar en todas las fracciones de talla los valores, en general, bajos en la zona suroeste, fuera de la influencia del filamento (estaciones 95, 96 y 97; figuras 47 y 49). La actividad ATC específica presentó un patrón noche-día similar al de la biomasa proteica con valores del cociente noche/día próximos a 1, excepto en la fracción de talla $> 1000 \mu\text{m}$ donde dicho patrón es contrario (tabla 16).

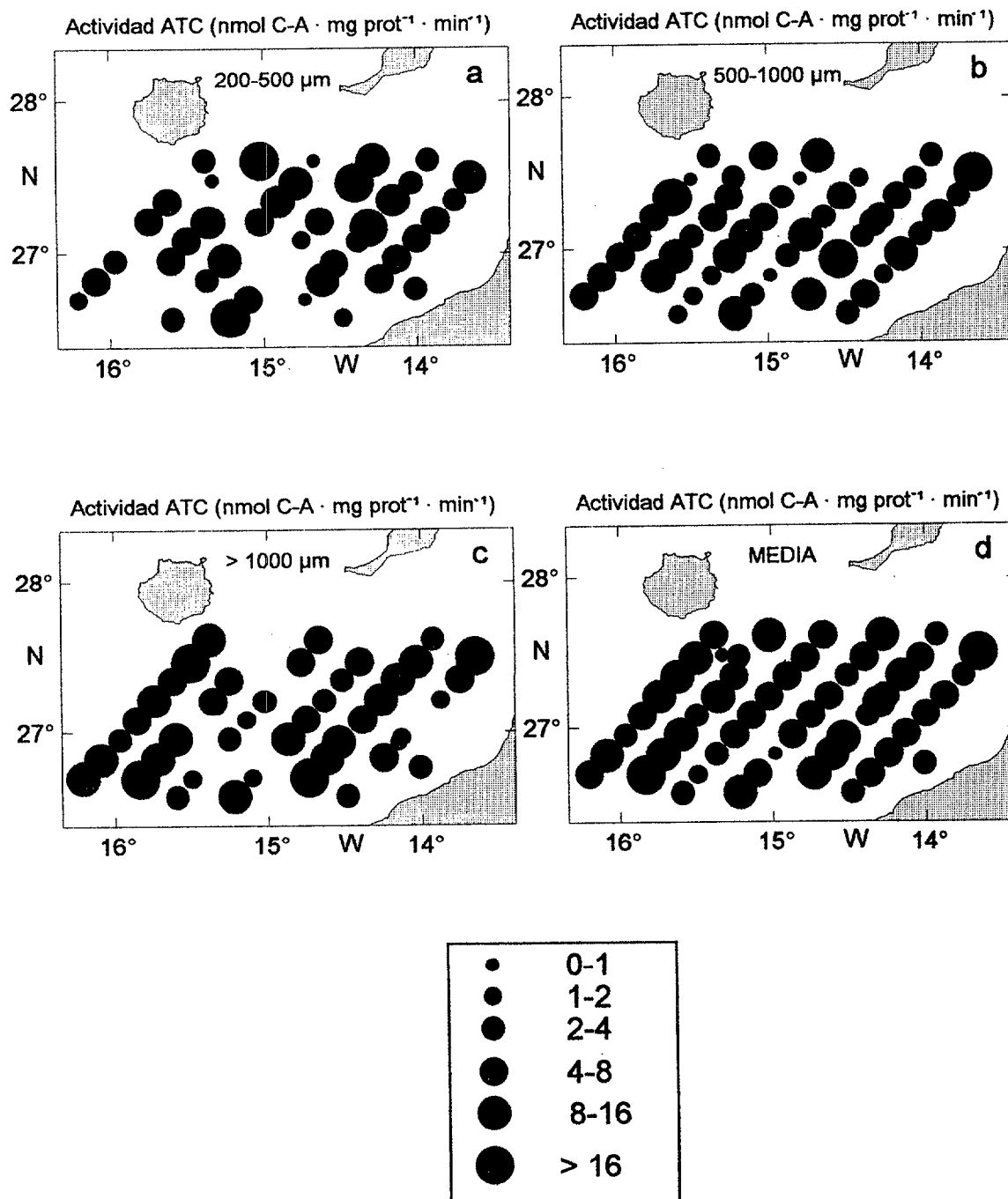


Figura 47. Distribución de la actividad ATC específica para las fracciones de talla 200-500 µm (a), 500-1000 µm (b), > 1000 µm (c) y media de las mismas (d) para la campaña oceanográfica MAST 9308.

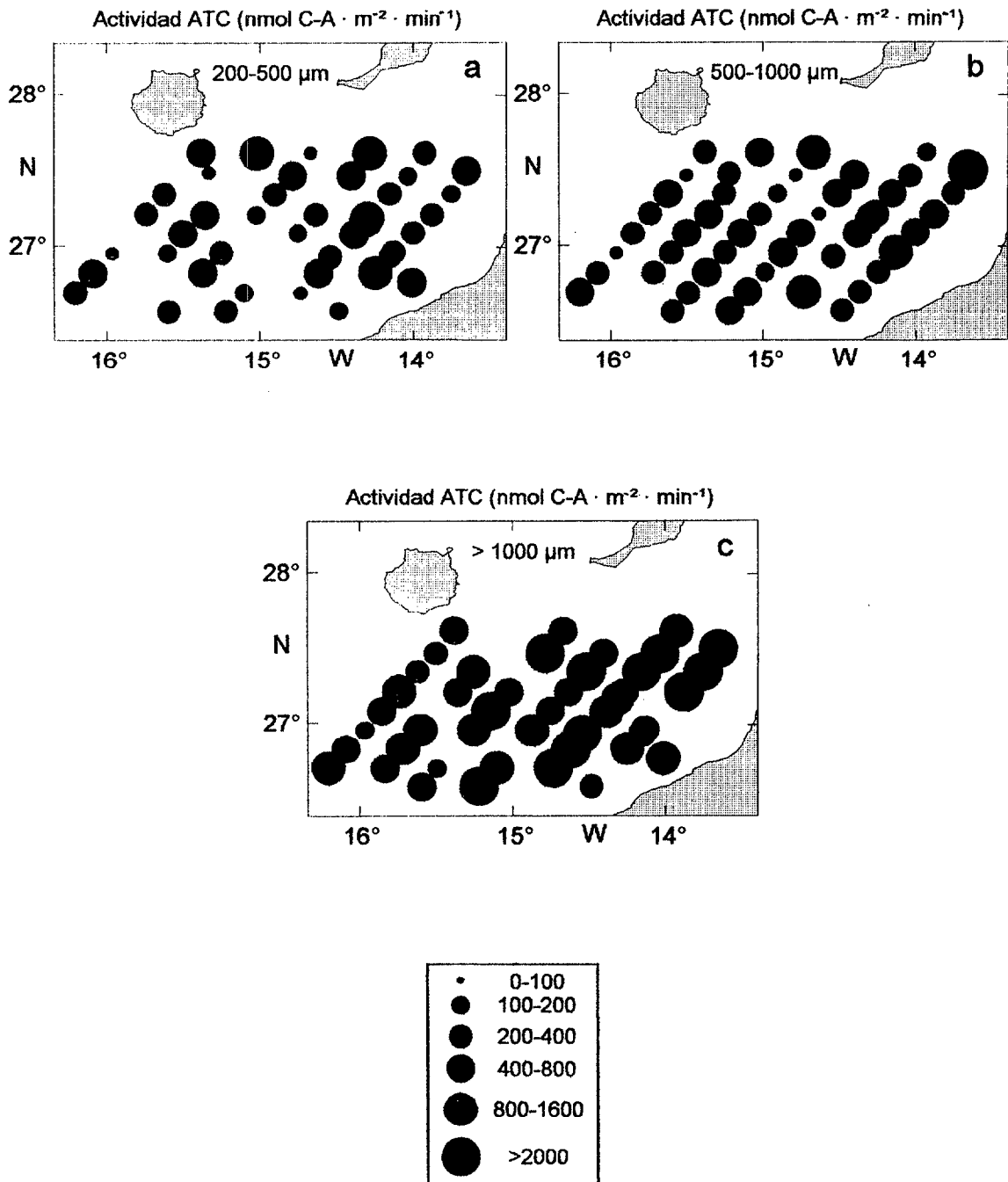


Figura 48. Distribución de la actividad ATC integrada de 0 a 200 metros para las fracciones de talla 200-500 μm (a), 500-1000 μm (b) y > 1000 μm (c) para la campaña oceanográfica MAST 9308.

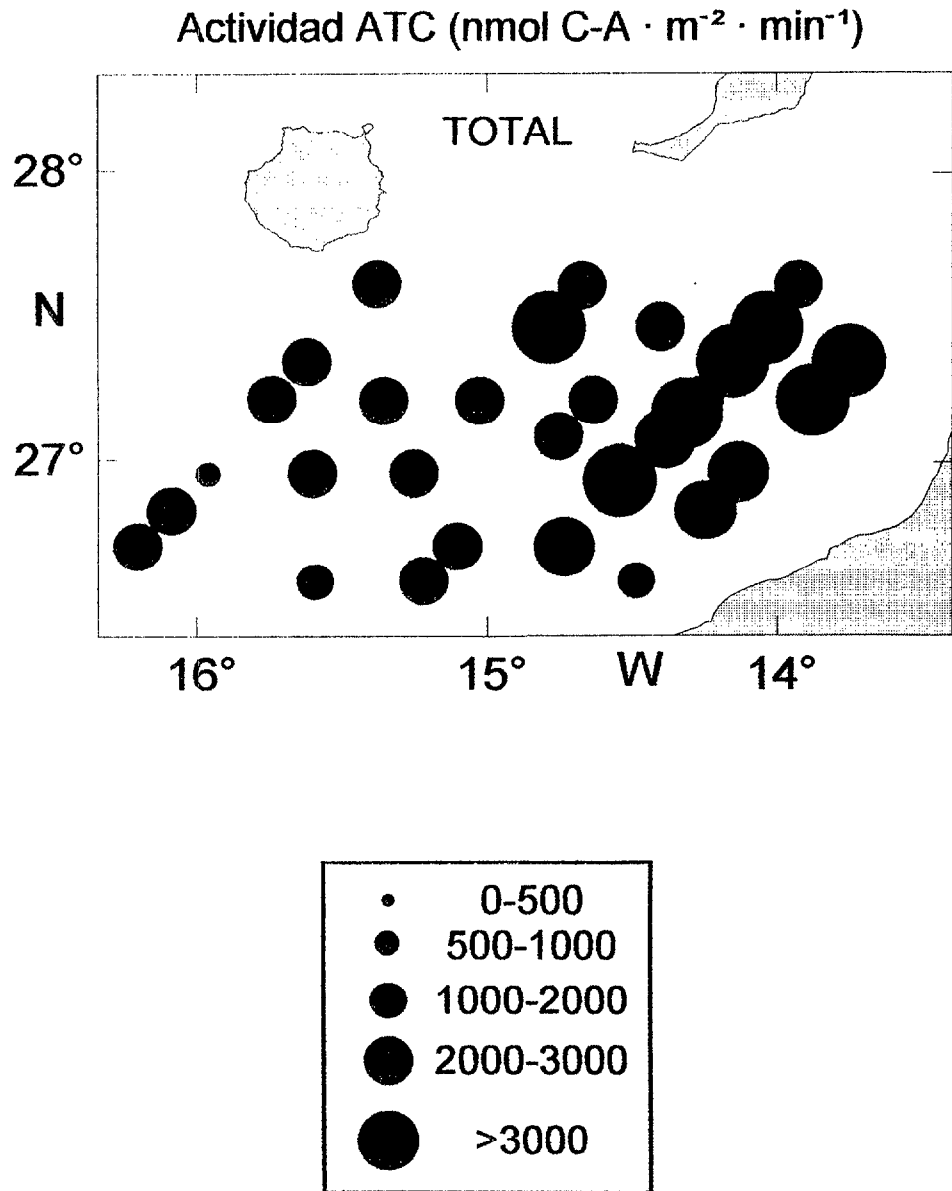


Figura 49. Distribución de la suma de la actividad ATC integrada de 0 a 200 metros para las tres fracciones de talla estudiadas (200-500; 500-1000 y > 1000 μm) para la campaña oceanográfica MAST 9308.

Tabla 17. Media y desviación estándar ($X \pm SD$) de la biomasa integrada (B. int.) y actividades específica (ATCs) e integrada (ATC int.) para los diferentes estudios realizados en el área de las Islas Canarias.

	CANARIAS		
	B. int. (mg prot · m ⁻²)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹) (100-200)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)
EMIAC 9006	32.65 ± 19.63 (39)	1.57 ± 2.75 (21)	22.37 ± 42.86 (21)
YOYO	41.47 ± 26.69 (8)	1.44 ± 1.45 (7)	37.87 ± 37.66 (7)
EMIAC 9103	52.91 ± 31.60 (52)	0.79 ± 1.54 (52)	40.58 ± 67.87 (52)
T. NORTE (MAST 9110)	46.56 ± 29.63 (12)	2.81 ± 3.91 (12)	123.39 ± 155.52 (12)
T. SUR (MAST 9110)	47.49 ± 13.87 (9)	2.27 ± 1.26 (9)	107.76 ± 60.21 (9)
MAST 9110	53.18 ± 26.71 (37)	1.11 ± 1.02 (37)	54.84 ± 61.41 (37)
Todos los datos (No YOYO)	46.84 ± 27.72 (149)	1.29 ± 2.04 (131)	53.89 ± 79.26 (131)
	(200-500)		
EMIAC 9006	120.14 ± 57.54 (39)	1.96 ± 3.52 (28)	114.73 ± 153.20 (28)
YOYO	191.02 ± 98.21 (8)	0.88 ± 0.96 (6)	82.08 ± 38.37 (6)
EMIAC 9103	153.62 ± 63.23 (53)	0.35 ± 0.35 (53)	55.75 ± 67.54 (53)
T. NORTE (MAST 9110)	96.96 ± 83.72 (12)	2.93 ± 2.27 (12)	191.05 ± 155.42 (12)
T. SUR (MAST 9110)	125.50 ± 58.31 (9)	0.94 ± 0.43 (8)	136.49 ± 71.32 (8)
MAST 9110	143.07 ± 76.35 (39)	1.48 ± 1.48 (39)	143.70 ± 152.82 (39)
MAST 9308	66.44 ± 47.19 (52)	6.38 ± 4.84 (44)	377.18 ± 297.72 (44)
Todos los datos (No YOYO)	118.41 ± 70.50 (204)	2.47 ± 3.71 (184)	172.57 ± 216.49 (184)
	(500-1000)		
EMIAC 9006	90.95 ± 73.46 (39)	2.42 ± 3.92 (28)	190.42 ± 326.13 (28)
YOYO	97.18 ± 47.23 (8)	1.43 ± 0.62 (8)	103.65 ± 27.24 (8)
EMIAC 9103	169.10 ± 71.77 (53)	0.24 ± 0.25 (52)	43.54 ± 47.29 (52)
T. NORTE (MAST 9110)	56.32 ± 29.27 (12)	2.67 ± 4.29 (11)	163.88 ± 281.87 (11)
T. SUR (MAST 9110)	60.67 ± 22.17 (9)	1.33 ± 0.57 (9)	74.36 ± 38.26 (9)
MAST 9110	71.85 ± 42.72 (38)	1.12 ± 1.21 (36)	81.24 ± 92.48 (36)
MAST 9308	98.93 ± 82.71 (54)	5.79 ± 4.34 (51)	469.78 ± 365.60 (51)
Todos los datos (No YOYO)	106.36 ± 77.69 (205)	2.45 ± 3.66 (187)	197.60 ± 297.16 (187)
	(> 1000)		
EMIAC 9006	105.72 ± 82.79 (29)	-	-
EMIAC 9103	304.03 ± 323.71 (51)	-	-
MAST 9110	80.90 ± 35.85 (24)	-	-
MAST 9308	277.25 ± 402.61 (52)	7.44 ± 5.10 (46)	1556.12 ± 1759.02 (46)
Todos los datos	223.94 ± 312.14 (156)	7.44 ± 5.10 (46)	1556.12 ± 1759.02 (46)

Tabla 17. Continuación.

	B. int. (mg prot · m ⁻²)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)
	Suma	(Suma o media) Media	Suma
EMIAC 9006	335.16 ± 153.04 (29)	2.02 ± 2.65 (37)	291.43 ± 278.71 (10)
YOYO	329.67 ± 140.71 (8)	1.29 ± 0.72 (8)	221.61 ± 58.80 (6)
EMIAC 9103	679.87 ± 374.39 (50)	0.46 ± 0.59 (54)	140.20 ± 149.50 (52)
T. NORTE (MAST 9110)	199.84 ± 130.98 (12)	2.80 ± 2.58 (12)	492.34 ± 393.11 (11)
T. SUR (MAST 9110)	233.67 ± 89.58 (9)	1.55 ± 0.48 (9)	323.59 ± 103.93 (8)
MAST 9110	310.05 ± 89.33 (22)	1.23 ± 0.92 (39)	280.56 ± 210.44 (34)
MAST 9308	439.91 ± 415.08 (47)	6.66 ± 3.93 (57)	2282.04 ± 1627.12 (34)
Todos los datos (No YOYO)	448.00 ± 349.33 (169)	2.77 ± 3.50 (207)	711.80 ± 1198.12 (207)
CANARIAS (Todos los datos)	123.20 ± 167.50 (714)	2.60 ± 3.83 (548)	268.88 ± 676.03 (548)

3.3. Mar Báltico

El Báltico es un mar bastante somero y semicerrado cuya única conexión con el mar del Norte es a través del estrecho de Skagerrak entre Dinamarca y Noruega (ver figura 50b). Se caracteriza por ser un mar eutrofizado donde los valores de clorofila *a* y de producción primaria suelen ser bastante altos sobre todo con el aumento de temperatura y luz que se produce al llegar la primavera. En la zona costera de este mar se asientan numerosas ciudades, alguna de las cuales soportan una gran presión humana y/o industrial lo que trae consigo la contaminación de ciertos sectores del mismo, contribuyendo aún más a la eutrofización. Asimismo, alguno de los ríos que desembocan en él transportan gran cantidad de materia orgánica y agentes contaminantes que recogen al paso de diferentes ciudades del interior del continente. Entre estos ríos se encuentran algunos de los más contaminados de Europa como son el Oder y el Vístula.

La principal característica hidrográfica del mar Báltico es la formación de tres capas en las zonas donde la profundidad lo permite. Estas tres capas se definen gracias a la aparición de una termoclina y una haloclina casi permanentes. La capa superior, rica en fitoplancton durante la primavera, se encuentra localizada entre la superficie y la termoclina; la intermedia, rica en oxígeno, entre la termoclina y la haloclina, y la profunda, normalmente anóxica, entre la haloclina y el fondo. Esta estructura en tres capas desaparece en invierno cuando la termoclina se rompe a causa del enfriamiento de los estratos superiores de la columna de agua, aunque la haloclina permanece.

El Mar Báltico, según sus características hidrográficas, puede ser dividido en catorce zonas bien diferenciadas (figura 50b y 54b): El Mar de Skagerrak (A), zona somera de transición entre el Mar del Norte y el propio Mar Báltico, donde se localiza una corriente superficial en sentido este-oeste y una profunda más salina en sentido contrario. El Mar de Kattegat (B), donde se continúa este sistema de corrientes y la profundidad aumenta ligeramente. Golfo de Kiel (C), zona de aguas tranquilas protegida por una barrera de islas. El Golfo de Mecklenburgo (D) la Bahía de Pomerania (F), el Golfo de Danzig (H) y el Golfo de Riga (K) son áreas muy costeras, poco profundas, donde el aporte fluvial hace que la salinidad sea muy baja y el aporte de nutrientes importante. El Mar de Arkona (E), zona de transición entre el citado Golfo de Mecklenburgo y el Mar de Bornholm (G), que junto con el Mar de Gotland (I, J, L) presentan los sectores más profundos del Mar Báltico donde la salinidad alcanza los valores más elevados. El Golfo de Finlandia (M) es un área de aguas tranquilas y estratificadas. Por último, el Golfo de Bothnia (N) posee las menores temperaturas, así

como baja salinidad debido a los aportes fluviales provenientes de Suecia y Finlandia. (Portillo-Hahnefeld, 1995).

3.3.1. Campaña BALTEX'90

Hidrografía

En la figura 50c se representa la temperatura superficial, ordenadas las estaciones de sur a norte. Se observa una clara tendencia descendente a medida que nos desplazamos hacia la zona norte. La misma situación la encontramos en la salinidad (datos no publicados). Cabe destacar la alta temperatura encontrada en la estación 162 situada en el margen occidental de la Bahía de Pomerania, zona asociada con una intensa contaminación, donde desemboca uno de los principales ríos de la zona, el Oder, y que en la campaña BALTEX'91 fue objeto de un estudio más detallado. La profundidad de la termoclina en la zona suroeste del Mar Báltico se encuentra entre los 10 y 15 metros, exceptuando la estación 113 que presenta una profundidad de 25 metros. Esta estación se realizó nuevamente al final de la campaña y la termoclina subió hasta los 12 metros, apareciendo incluso la haloclina a 35 metros. Esto demuestra una mayor estratificación al aumentar la temperatura. En el noreste la profundidad de la termoclina osciló entre los 20 y 30 metros.

La distribución de la clorofila α integrada en la capa superficial presenta los mayores valores en las estaciones situadas en el área norte. Cabe destacar las numerosas oscilaciones de unas estaciones a otras debido principalmente a fenómenos locales de enriquecimiento como los ocurridos en las estaciones 162 y 233, próximas a las desembocaduras de los ríos Oder y Vístula, respectivamente. En la capa intermedia los máximos aparecen en el Mar de Arkona y Mar de Bornholm, así como en las dos estaciones ya mencionadas (figura 50d).

Distribución espacial de la biomasa proteica

En la figura 51 se representa la biomasa proteica por tallas y por profundidades, así como las sumas parciales de ambas y el total por estaciones. En general, la mayor aportación a la biomasa integrada para las tres profundidades la realiza la fracción de talla 200-500 μm . En el Mar de Arkona y el Mar Gotland Occidental y Norte se localizan los más altos valores. Sin embargo, la tendencia general es la de ir aumentando la

biomasa desde la zona sur hasta la norte, influenciada principalmente por la fracción 100-200 μm en todas las profundidades. Cabe destacar la alta biomasa encontrada en la estación 233 situada en la Bahía de Danzig en las tres fracciones de talla para la capa superficial y para la fracción 500-1000 μm para la intermedia. Esta circunstancia contrasta con la baja biomasa encontrada en la estación 162 en la Bahía de Pomerania. Tal vez, en este caso, el importante aporte fluvial no permite la acumulación de organismos cerca de costa (ver Sección 3.3.3.). Las estaciones situadas en el área de ambas bahías pero más alejadas de costa poseen valores generalmente superiores a los más cercanos (estaciones 152 y 259).

En la estación 285, cercana a Gotland Norte, nos encontramos con un mínimo. No obstante hay que señalar que en dicha estación no se pudo analizar la fracción 500-1000 μm , lo que pudo influir a la suma total. Otra zona con bajos valores de biomasa se localiza en la estación 305 situada en la entrada al Golfo de Finlandia donde, al estrecharse la sección, puede aumentar el flujo impidiendo la acumulación de organismos zooplanctónicos.

La biomasa nocturna posee valores superiores a las diurnas excepto en la capa superficial para la fracción de talla 100-200 μm . Cabe destacar la alta presencia de individuos de entre 500 y 1000 μm para la capa superficial durante la noche (más de tres veces que durante el día), mientras que la biomasa para la talla 100-200 μm es mucho mayor de día que de noche (tabla 18). Esto podría explicar también para esta campaña oceanográfica el comportamiento migratorio para los individuos de mayor tamaño.

Tabla 18. Cociente noche/día para cada fracción de talla de los diferentes parámetros biológicos estudiados en la campaña oceanográfica BALTEX'90. El número entre paréntesis indica las muestras utilizadas. B. int.: Biomasa integrada. B. vol.: Biomasa por unidad de volumen. ATCs: Actividad ATC específica. ATC int.: Actividad ATC integrada. ATC vol.: Actividad ATC por unidad de volumen.

	B. int. (mg prot · m ⁻²)	B. vol. (mg prot · m ⁻³)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)	ATC vol. (nmol C-A · m ⁻³ · min ⁻¹)
Superficial					
100-200 μm	0.26 (16)	0.29 (16)	0.79 (15)	0.11 (15)	0.14 (15)
200-500 μm	1.20 (16)	1.67 (16)	0.75 (15)	1.49 (15)	1.72 (15)
500-1000 μm	0.81 (14)	4.35 (14)	0.96 (12)	7.69 (12)	11.11 (12)
Intermedia					
100-200 μm	0.42 (12)	1.64 (12)	0.15 (12)	0.07 (12)	0.48 (12)
200-500 μm	0.81 (12)	1.25 (12)	0.71 (12)	0.86 (12)	1.47 (12)
500-1000 μm	1.09 (12)	1.47 (12)	0.35 (12)	0.50 (12)	0.71 (12)

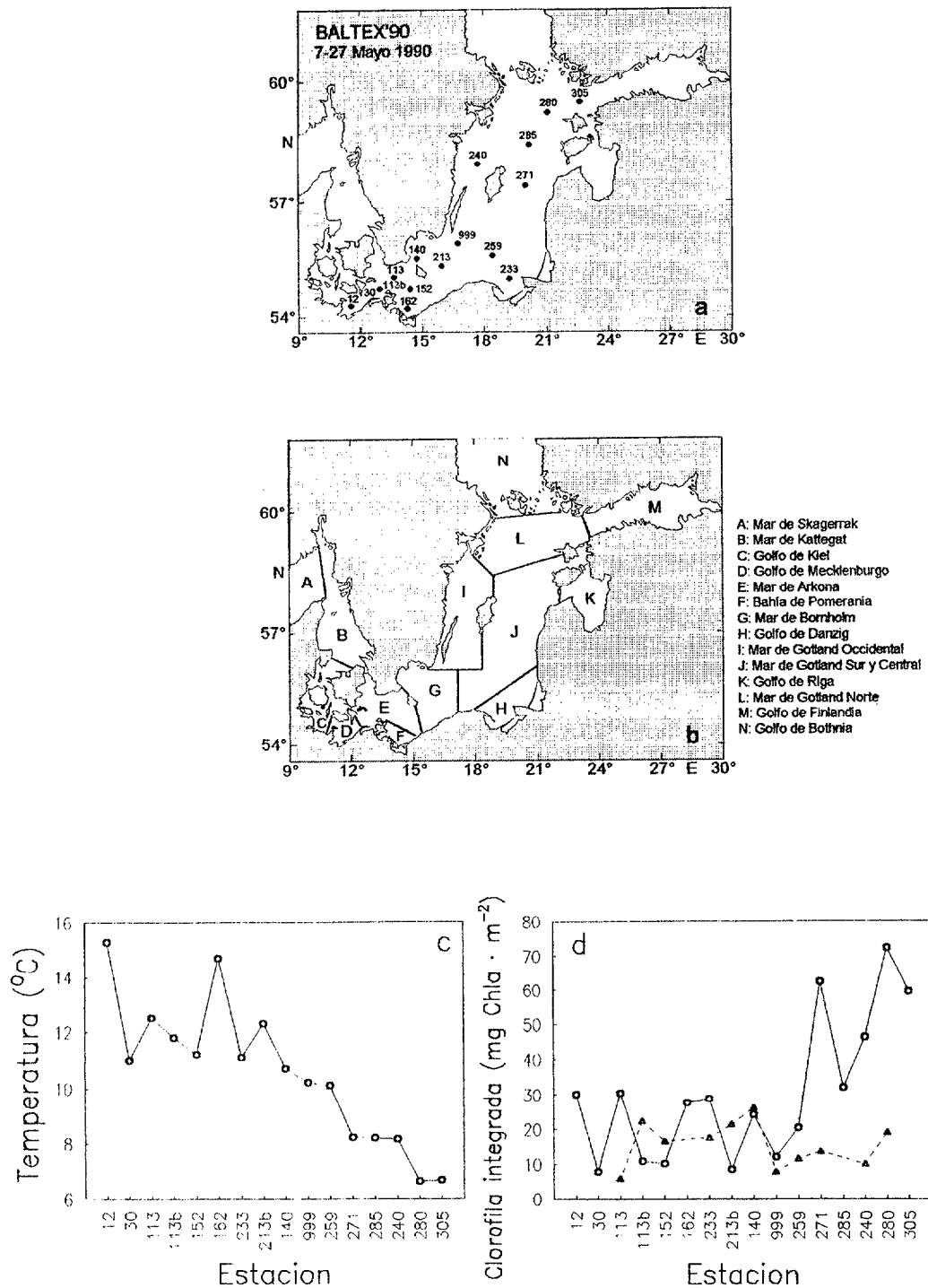


Figura 50. Situación de las estaciones (a), mapa de las regiones características del Mar Báltico (b), distribución de la temperatura en la capa superficial (c) y distribución de la clorofila *a* integrada para la capa superficial (círculos y línea continua) e intermedia (triángulos y línea discontinua) (d) para la campaña oceanográfica BALTEX'90.

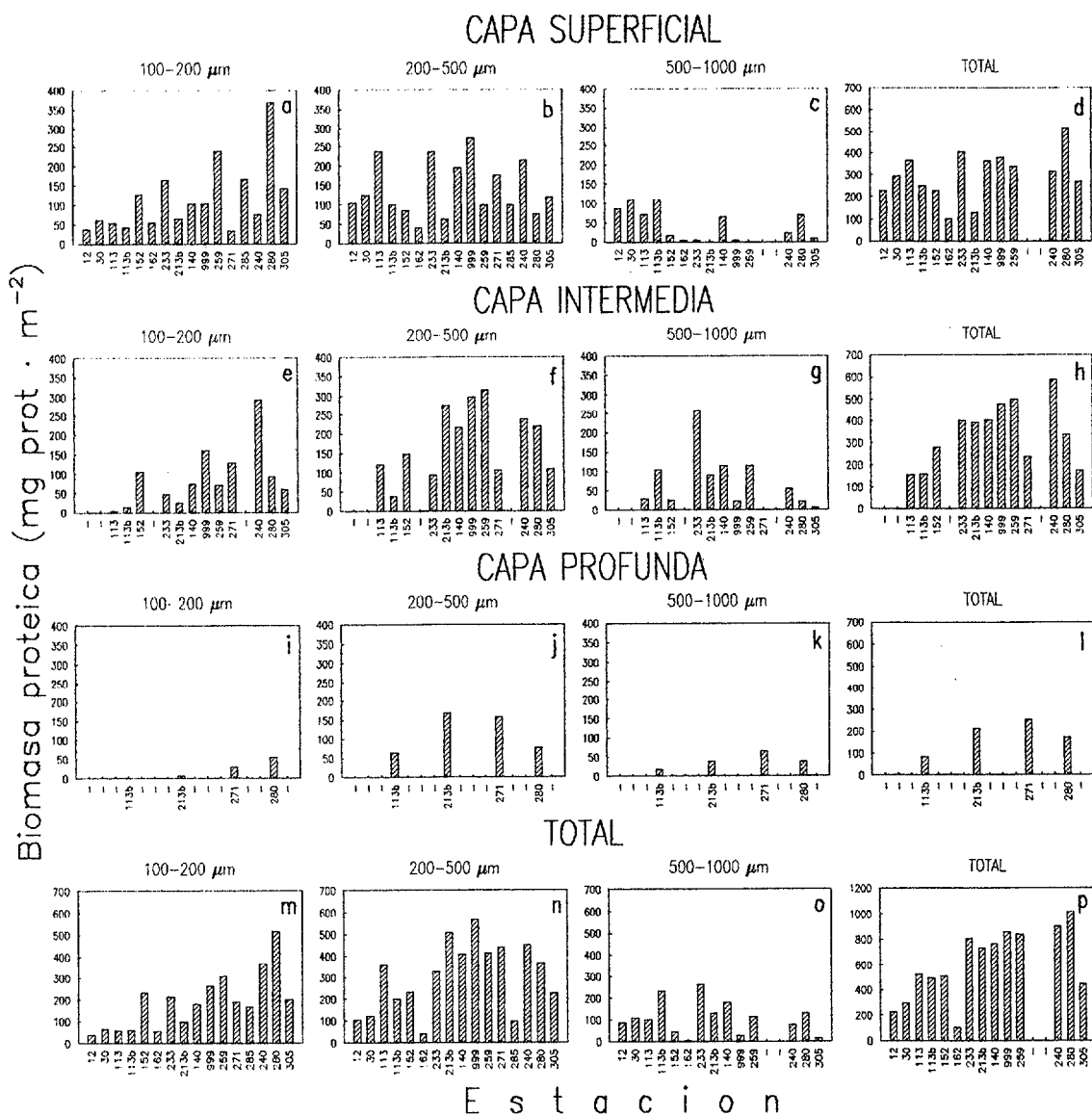


Figura 51. Distribución de la biomasa proteica integrada para las tres profundidades (ver explicación en el texto) en las fracciones de talla (100-200 μm, 200-500 μm y 500-1000 μm) (a, b, c, e, f, g, i, j y k). Suma por profundidades (d, h, y l), por tallas (m, n y o) y total (p) en la campaña oceanográfica BALTEX'90.

Distribución espacial de la actividad ATC

La actividad específica ATC media para las tres fracciones de talla y las tres profundidades nos muestra tres zonas con valores máximos, uno en la zona central del Mar de Arkona, otro en el Mar de Bornholm y un tercero en el Mar de Gotland Norte (figura 52p). Esta distribución también aparece para las tres fracciones de talla donde, junto a éstos máximos, podemos destacar los altos valores en la Bahía de Danzig (estación 233) para las tres tallas y sobre todo en la capa intermedia (figura 52). Esto puede ser debido a la formación de gran cantidad de materia orgánica por el efecto de los agentes contaminantes por debajo de la termoclina. El máximo encontrado para la zona del Mar de Gotland Sur y Central (estación 271) se debe principalmente a la aportación de la fracción 500-1000 μm en la capa intermedia.

En la fracción de talla 100-200 μm para la capa superficial existe una tendencia a aumentar de sur a norte relacionado con la distribución de temperatura y salinidad (figura 46a). Esta distribución sur-norte se rompe en las estaciones donde la influencia del aporte fluvial es importante, como son las mencionadas Bahías de Danzig y de Pomerania (estaciones 233, 259 y 162). También es importante mencionar el elevado valor de la actividad específica para la zona norte del Mar Báltico. En la capa intermedia los máximos valores los encontramos al sur en zonas más costeras (Golfo de Mecklenburgo y Mar de Arkona; figura 52e). En la actividad integrada por capas, aparece una distribución similar para la superficial mientras que para la intermedia los valores máximos también aparecen en el Mar de Gotland (figuras 53a y e).

Para la fracción 200-500 μm también existen altos valores en la zona sur para la capa intermedia, mientras que para la superficial se pierde la clara tendencia sur-norte y nos encontramos con una distribución más homogénea, aunque con altos valores en la zona norte, principalmente la estación 280 (Mar de Gotland Norte; figuras 52b y f). Esta distribución se repite para el caso de la actividad integrada por estratos, destacando el mínimo en la capa intermedia en la estación 271 (Mar de Arkona Sur y Central; figuras 52b y f). Por otro lado, tanto para la actividad específica (figuras 52c y g) como para la integrada por capas (figuras 53c y g), los máximos valores en la fracción 500-1000 μm para la capa superficial e intermedia se presentan en la zona central del Mar Báltico (Mar de Bornholm y Gotland Sur y Central). Para la capa profunda cabe destacar, aunque son pocas las estaciones muestreadas, el máximo de actividad específica encontrado para la estación 213b (Mar de Bornholm) en la fracción de talla 100-200 μm (figura 52i). En la actividad integrada por capas la distribución es más homogénea (figura 53i).

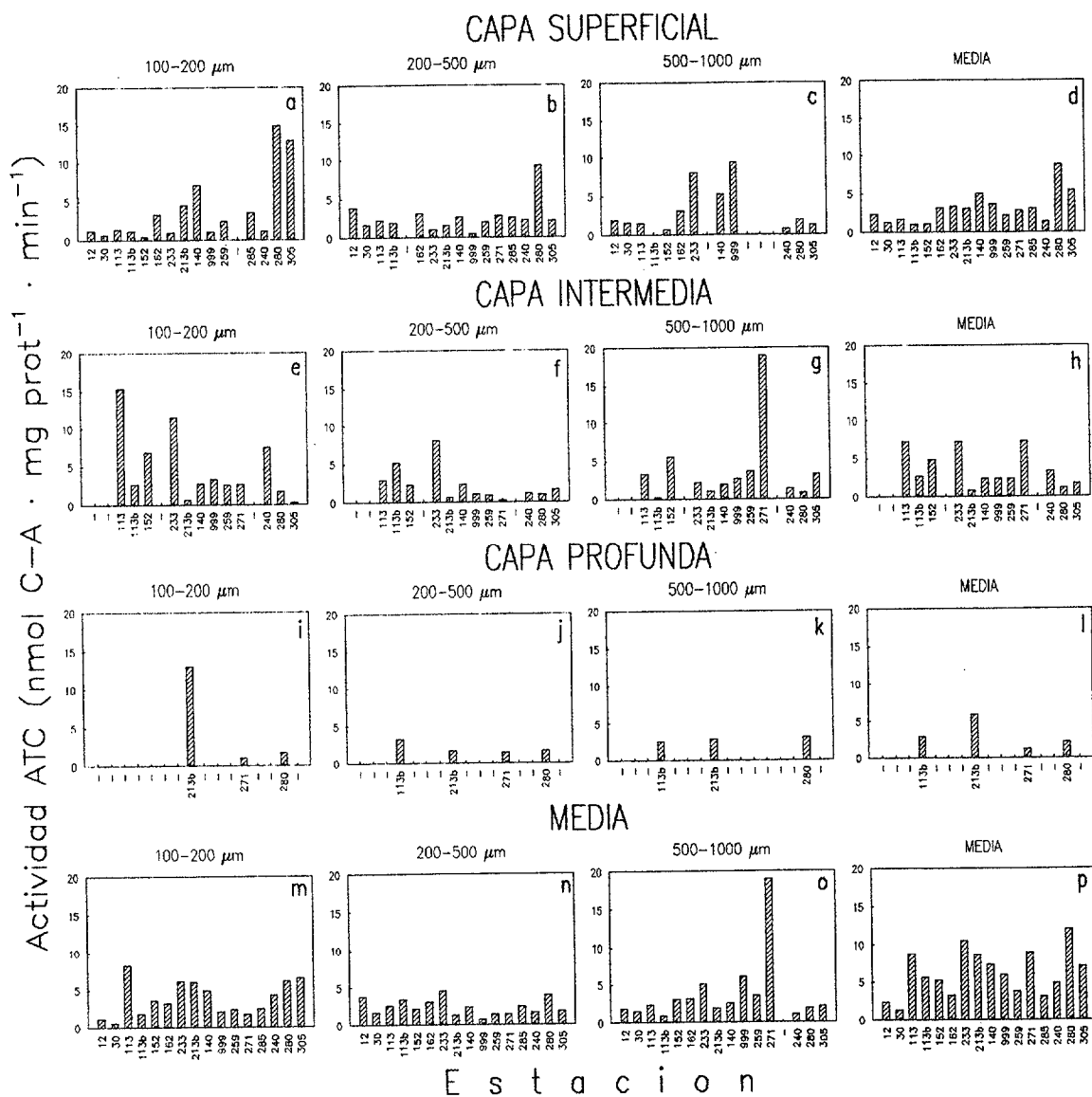


Figura 52. Distribución de la actividad ATC específica para las tres profundidades (ver explicación en el texto), en las fracciones de talla 100-200 μm , 200-500 μm y 500-1000 μm (a, b, c, e, f, g, i, j y k). Suma por profundidades (d, h, y l), por tallas (m, n y o) y total (p) en la campaña oceanográfica BALTEX'90.

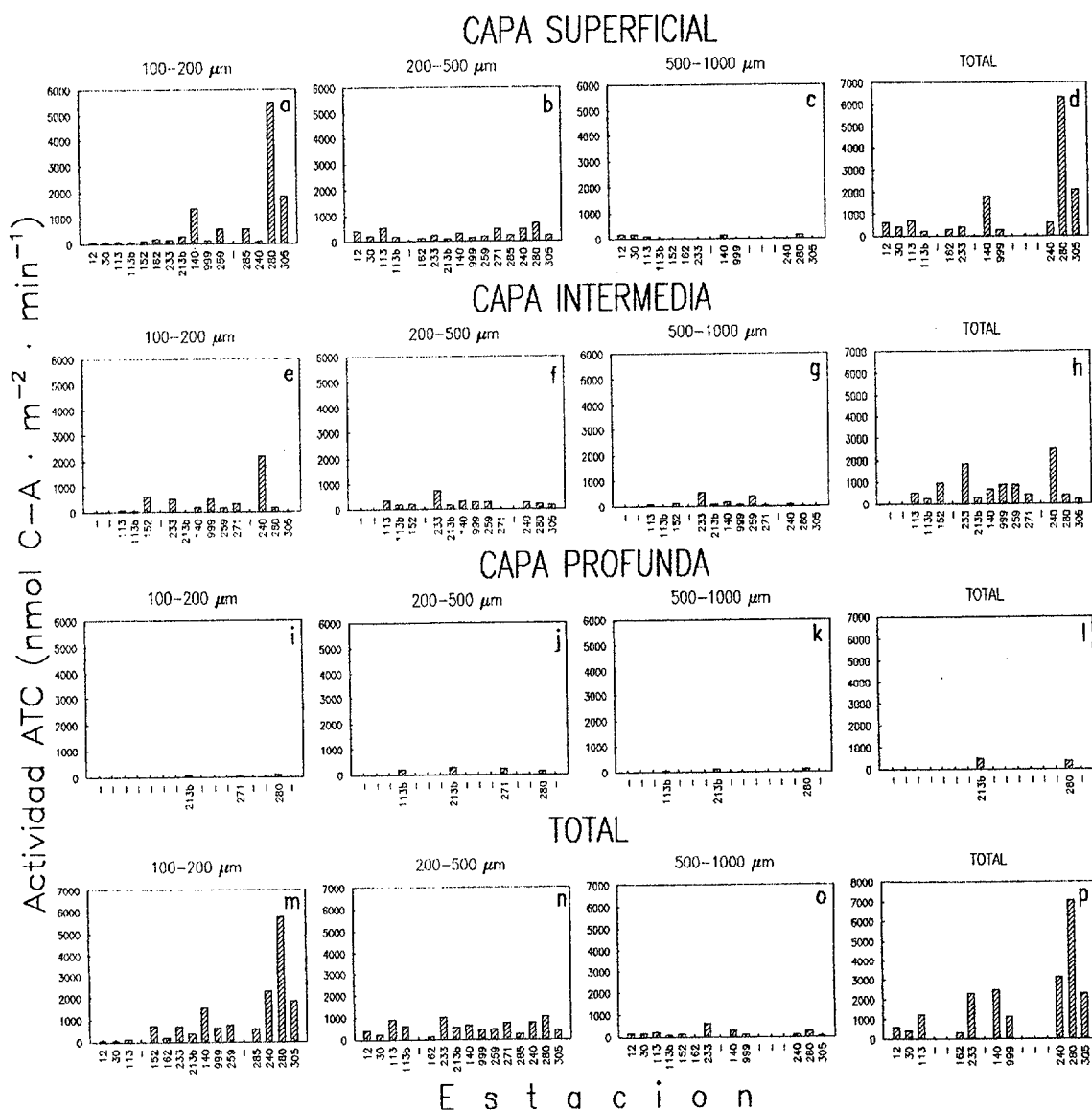


Figura 53. Distribución de la actividad ATC integrada para las tres profundidades (ver explicación en el texto) en las fracciones de talla (100-200 μm, 200-500 μm y 500-1000 μm) (a, b, c, e, f, g, i, j y k). Suma por profundidades (d, h, y l), por tallas (m, n y o) y total (p) en la campaña oceanográfica BALTEX'90.

Los valores medios más altos corresponden a la fracción 100-200 μm (tabla 19), mientras que la actividad durante el día siempre fue mayor que durante la noche, destacando la fracción 100-200 μm para la capa intermedia que llegó a ser casi siete veces la nocturna para la actividad específica y el doble en la integrada para esa capa y de casi nueve veces para la misma fracción en la capa superficial (tabla 13). Estos son los valores más altos encontrados para todas las relaciones noche/día.

3.3.2. Campaña BALTEX'91

Hidrografía

Como se puede apreciar en la figura 54c, la temperatura sigue, en esta campaña, la misma tendencia que en la campaña BALTEX'90, aunque en este caso el rango de temperaturas es menor. Los mayores valores se asocian con las estaciones situadas en el margen occidental de la Bahía de Pomerania como también observamos en la campaña anterior, con una ligera tendencia a disminuir de sur a norte, o lo que es lo mismo desde la desembocadura del río Oder a mar abierto (figura 59b). Cabe destacar que las estaciones 352 y 363 poseen valores de temperatura superiores a las que se encuentran a mayor latitud. Sin embargo hay que hacer notar que se encuentran en el Mar de Kattegat, zona de transición entre el Mar del Norte y el Mar Báltico, donde las temperaturas son más suaves. Además, algunos de los máximos relativos que aparecen están asociados con bahías o zonas costeras, como es el caso de la estación 301 en el Golfo de Finlandia, próxima a la ciudad de Helsinki.

Los valores de clorofila a integrada para esta campaña oceanográfica son superiores, en general, a los de la BALTEX'90. Sin embargo, al igual que ocurría en ésta, los máximos valores para la capa superficial se sitúan al norte (estaciones 271 en el Mar de Gotland Central y 604 en el Golfo de Bothnia). También son altos los valores encontrados en la Bahía de Pomerania (ver sección 3.3.3.). No obstante, la clorofila presenta una mayor homogeneidad en la capa intermedia con un máximo importante en el Mar de Gotland Sur cerca a la Bahía de Danzig donde desemboca el río Vístula (figura 54d).

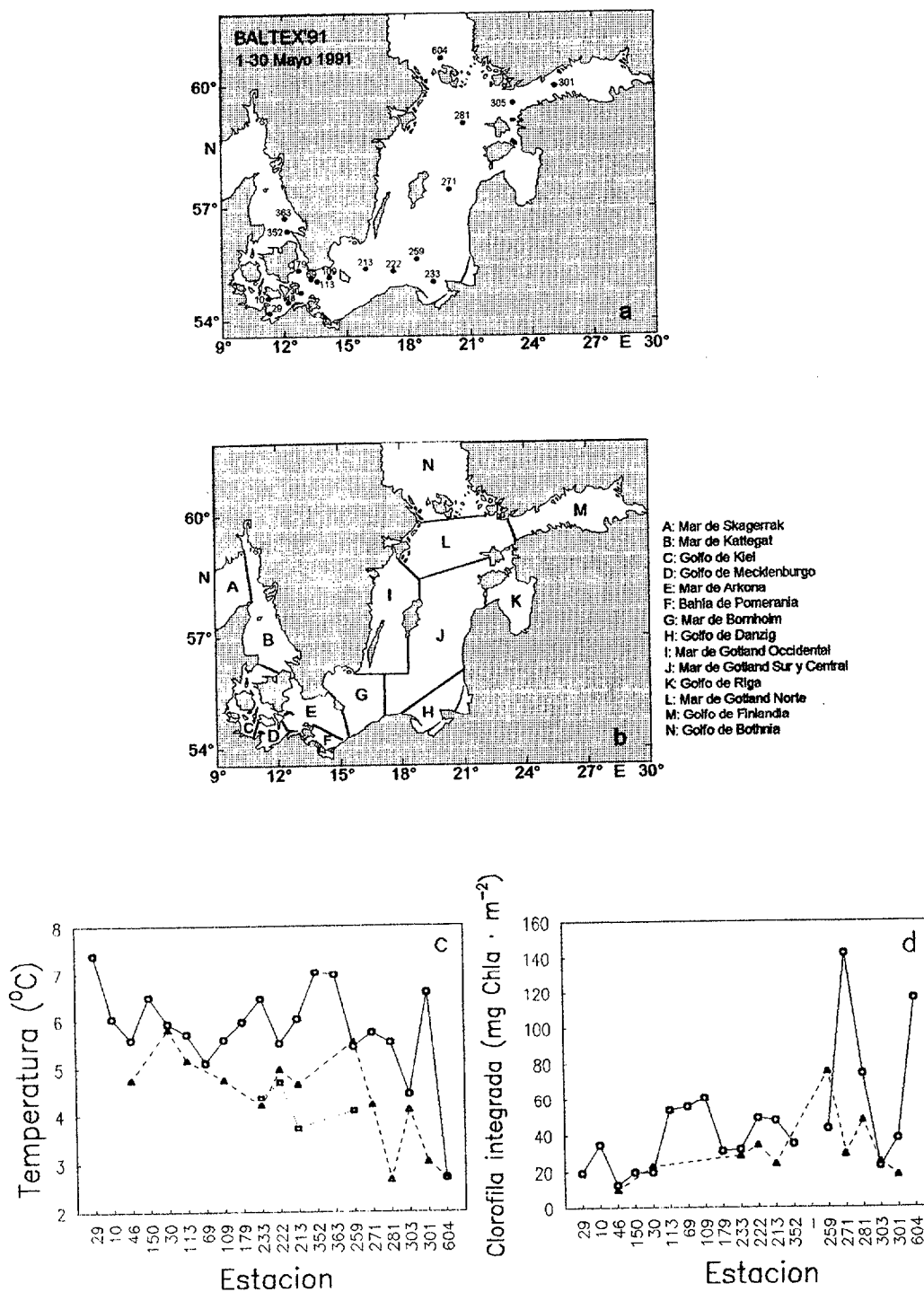


Figura 54. Situación de las estaciones (a), mapa de las regiones características del Mar Báltico (b), distribución de la temperatura en la capa superficial (círculos y línea continua), intermedia (triángulos y línea discontinua) y profunda (cuadrados y línea de puntos) (c) y distribución de la clorofila *a* integrada para la capa superficial (círculos y línea continua) e intermedia (triángulos y línea discontinua) (d) para la campaña oceanográfica BALTEX'91.

Distribución espacial de la biomasa proteica

En esta representación se han excluido las estaciones situadas en la bahía de Pomerania de las que nos ocuparemos por separado. La distribución de la biomasa total en esta campaña oceanográfica presenta una mayor homogeneidad que la BALTEX'90. Sin embargo cabe destacar los mínimos valores encontrados en el Mar de Kattegat, en el Golfo de Meckenburgo y, por último, en la estación situadas en el Golfo de Finlandia (estaciones 303 y 301; figura 55p).

Por tallas destaca el siempre bajo valor de la biomasa para las estaciones situadas en el Mar de Kattegat (figuras 55m, n y o). En la capa superficial nos encontramos con una distribución similar para las tres fracciones de talla, con altos valores para el Mar de Arkona y bajos en el área norte (Golfo de Finlandia y de Bothnia). Sin embargo, el máximo valor en la fracción 100-200 μm lo encontramos en el Mar de Gotland Sur y Central (figuras 55a, b, c y d).

En la capa intermedia encontramos una relativa homogeneidad. Mientras para la fracción 100-200 μm destacan los máximos valores asociados a la Bahía de Danzig (estaciones 233 y 259) y valores muy bajos para la zona norte del Mar Báltico. En las otras dos fracciones de talla se presenta un valor muy elevado para la estación situada en el Golfo de Bothnia (estación 604), sobre todo en los individuos mayores. El resto del área también presenta una gran homogeneidad (figuras 55e, f, g y h). Para la capa profunda encontramos valores comparables con los de las otras capas, donde también encontramos bajos valores para el norte (figura 55l). Para esta campaña la menor contribución a la biomasa proteica la realizan los individuos de la fracción de talla mayor (500-1000 μm). No pudimos hacer un estudio comparativo entre las biomásas diurnas y nocturnas debido a que no se realizaron estaciones en horas de oscuridad.

En esta campaña no se pudo realizar un estudio del cociente día/noche debido a que todas las estaciones muestreadas se realizaron durante el día.

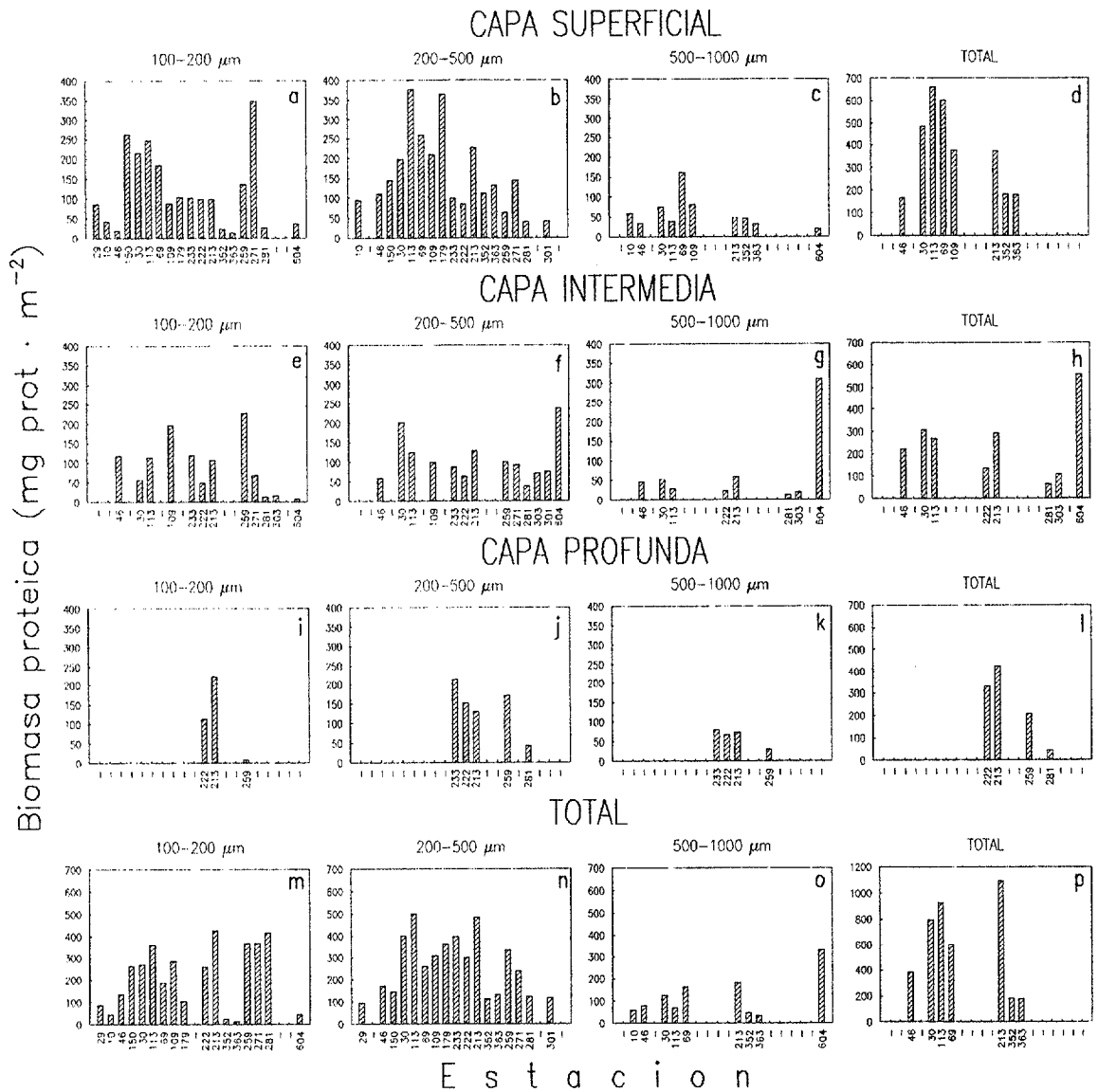


Figura 55. Distribución de la biomasa proteica integrada para las tres profundidades (ver explicación en el texto) en las fracciones de talla (100-200 μm, 200-500 μm y 500-1000 μm) (a, b, c, e, f, g, i, j y k). Suma por profundidades (d, h, y l), por tallas (m, n y o) y total (p) en la campaña oceanográfica BALTEX'91.

Distribución espacial de la actividad ATC

La actividad ATC específica (figura 56), aunque presenta bastantes fluctuaciones, debido probablemente a procesos de enriquecimiento costero muy localizados como es el caso de la Bahía de Danzig, presenta una tendencia a aumentar de sur a norte con altos valores en la zona del Mar de Bornholm para la capa superficial e intermedia, y Mar de Gotland Sur y Central para la capa superficial, aunque menos acusados. En el estrato profundo, aunque son pocos los valores analizados, nos encontramos con el máximo en la Bahía de Danzig en la fracción 200-500 μm y valores altos en el resto de estaciones que coinciden con las de máximos valores en la capa superficial.

Dicha tendencia a aumentar de sur a norte se encontró además en las tres fracciones de talla analizadas, aunque es más evidente en los organismos de menor tamaño (figuras 56m, n y o). Cabe destacar el máximo para la fracción 100-200 μm en la estación 604 (Golfo de Bothnia) y los mínimos valores encontrados en la estación 29 (Golfo de Mecklenburgo) y en la 352 en el Mar de Kattegat. Este último dato contrasta con el de la estación 363, situada en la misma zona, con valores similares a los encontrados en el resto del Báltico. Esta variación puede ser debida a fenómenos locales ya que la estación 352 es más costera y se encuentra en la entrada norte del canal que separa Dinamarca y Suecia (ver figura 54a).

En la actividad integrada por capas (figura 57) también nos encontramos con valores altos en el Mar de Bornholm y de Gotland Sur y Central, aunque en este caso los máximos se sitúan en el Mar de Arkona. También, y, debido a la fracción de talla 200-500 μm para las capas intermedia y profunda, la estación situada en la Bahía de Danzig (estación 233) presentó valores particularmente elevados. Por otro lado, el valor encontrado para las dos estaciones en el Mar de Kattegat fueron bastante bajos.

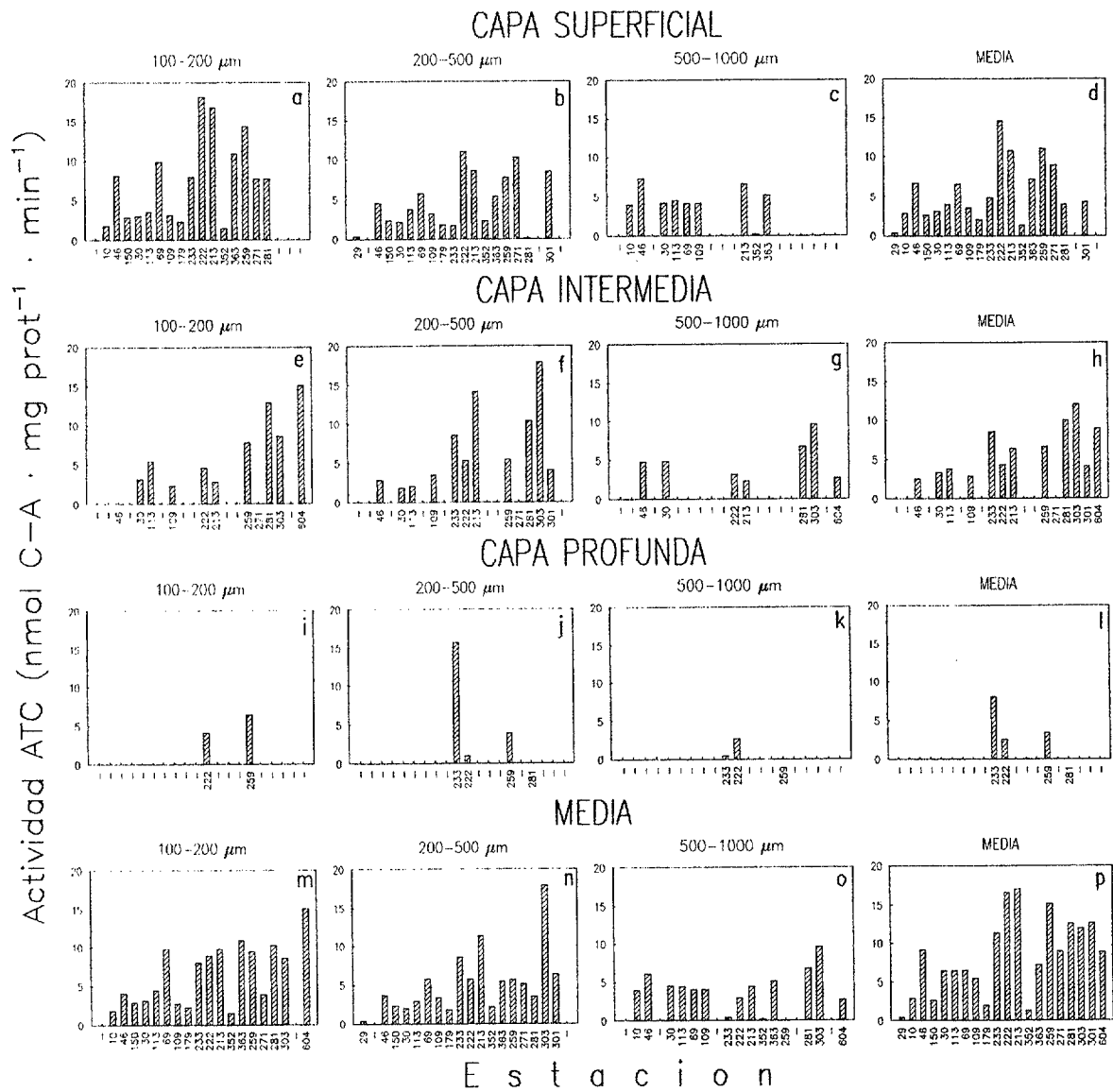


Figura 56. Distribución de la actividad ATC específica para las tres profundidades (ver explicación en el texto), en las fracciones de talla 100-200 μm , 200-500 μm y 500-1000 μm (a, b, c, e, f, g, i, j y k). Suma por profundidades (d, h, y l), por tallas (m, n y o) y total (p) en la campaña oceanográfica BALTEX'91.

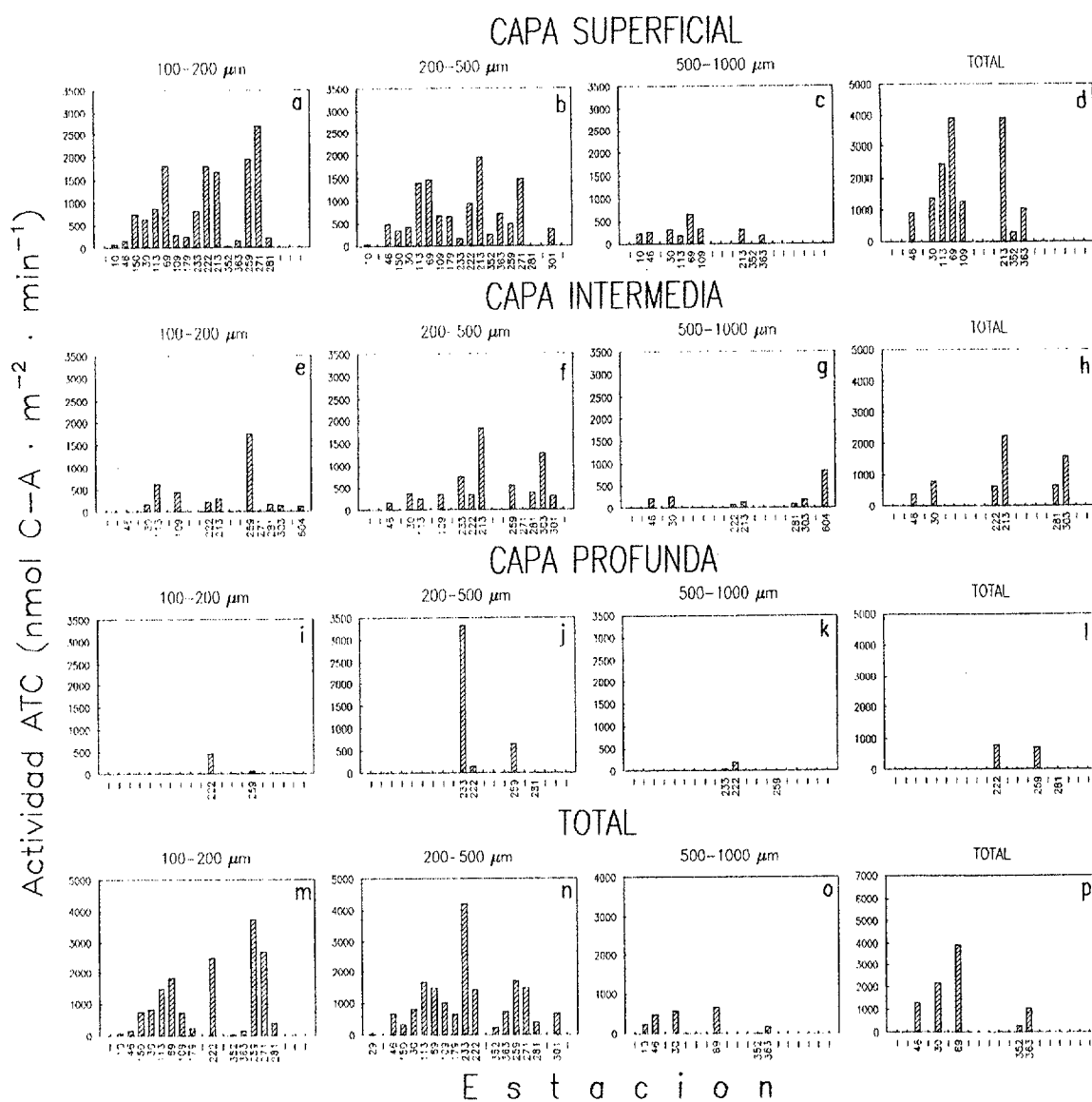


Figura 57. Distribución de la actividad ATC integrada para las tres profundidades (ver explicación en el texto) en las fracciones de talla (100-200 μm, 200-500 μm y 500-1000 μm) (a, b, c, e, f, g, i, j y k). Suma por profundidades (d, h, y l), por tallas (m, n y o) y total (p) en la campaña oceanográfica BALTEX'91.

3.3.3. Bahía de Pomerania

Hidrografía

Como ya hemos dicho en varias ocasiones, la Bahía de Pomerania, al igual que otras como la de Danzig, soportan un fuerte aporte fluvial que se corresponde con un elevado flujo de nutrientes y contaminantes que recoge el río a su paso por ciudades y zonas de cultivo del interior. Los nutrientes enriquecen las aguas costeras e incrementan la productividad. Este aporte fluvial puede producir en la desembocadura un pequeño afloramiento de aguas a su vez ricas en fosfatos y nitratos, lo que incrementa en mayor medida el bloom fitoplanctónico (figura 58). La posición exacta del bloom en la pluma del río depende de numerosos factores como son la cantidad de nutrientes vertida, la turbidez que dificulta la entrada de luz, la profundidad de la capa de mezcla y el pastaje por parte del zooplancton entre otros factores (Lalli y Parsons, 1993).

Si observamos la distribución de la temperatura en la Bahía de Pomerania nos encontramos un marcado gradiente que hace que disminuya desde la desembocadura, y en general desde la costa, hacia mar abierto (figura 59b). La distribución de la clorofila *a* integrada en esta bahía mostró un patrón que podría corresponder con el esquematizado en la figura 58, con un máximo que se sitúa frente a la desembocadura del río Oder y con un gradiente que tiende a disminuir hacia el norte del área muestreada (figura 59c).

Distribución espacial de la biomasa proteica en la Bahía de Pomerania

En la figura 60 se representa la distribución espacial de la biomasa proteica integrada para la columna de agua en la Bahía de Pomerania. Podemos destacar para las tres fracciones de talla dos características principales: (1) el aumento de biomasa de sur a norte, es decir de costa a mar abierto y (2) el máximo relativo que se sitúa en la zona frontal de la desembocadura, alrededor de las estaciones 800, 987, 983, 162 y 164. En comparación con el resto del Mar Báltico los valores encontrados en la Bahía de Pomerania presentan valores similares a la media, siendo la mayor aportación correspondiente a la fracción de talla 200-500 μm , mientras que la menor a la 500-1000 μm (tabla 19).

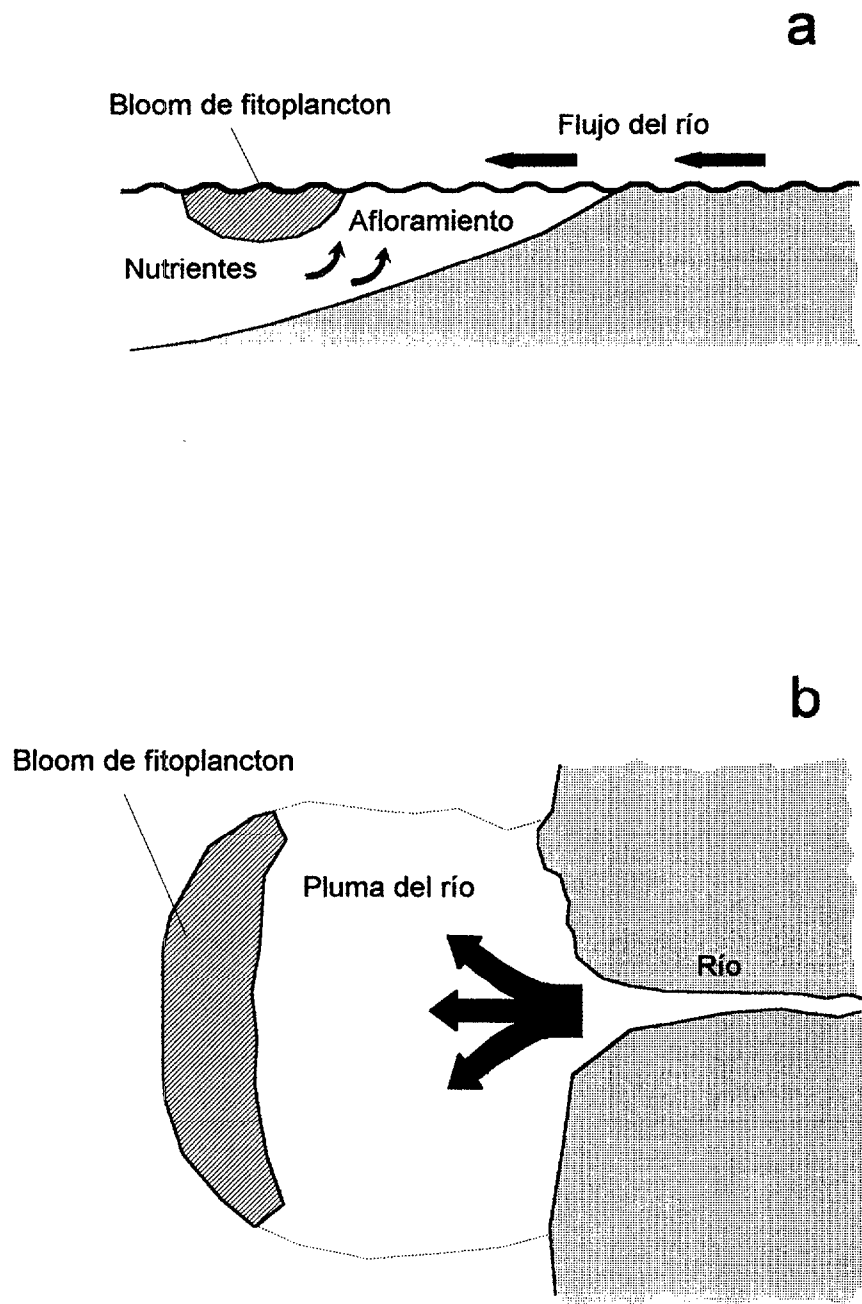


Figura 58. Esquema de la formación de un bloom fitoplanctónico en la desembocadura de un río. Vista de perfil (a) y en planta (b) (tomado de Lalli y Parsons, 1993).

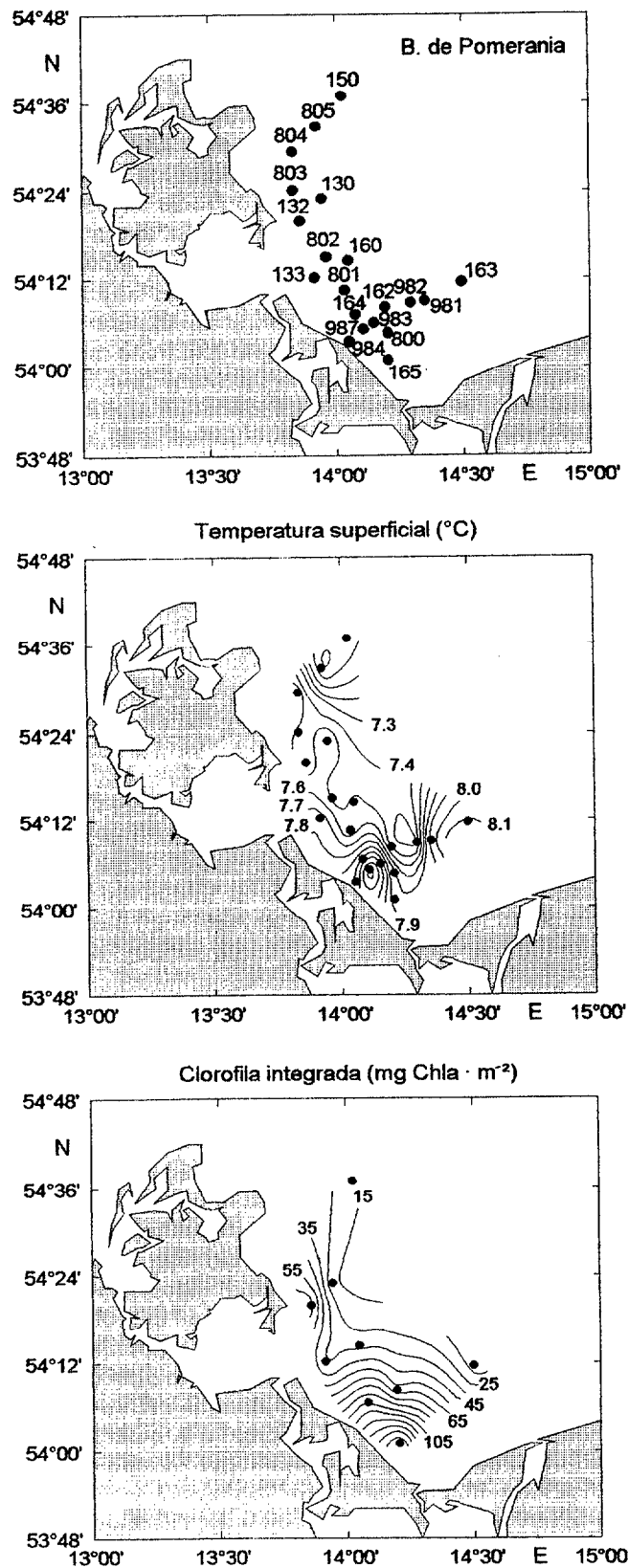


Figura 59. Situación de las estaciones (a), distribución de la temperatura superficial (b) y distribución de la clorofila *a* integrada de 0 m a la profundidad existente en cada estación (c) para el estudio de la Bahía de Pomerania en la campaña oceanográfica BALTEX'91.

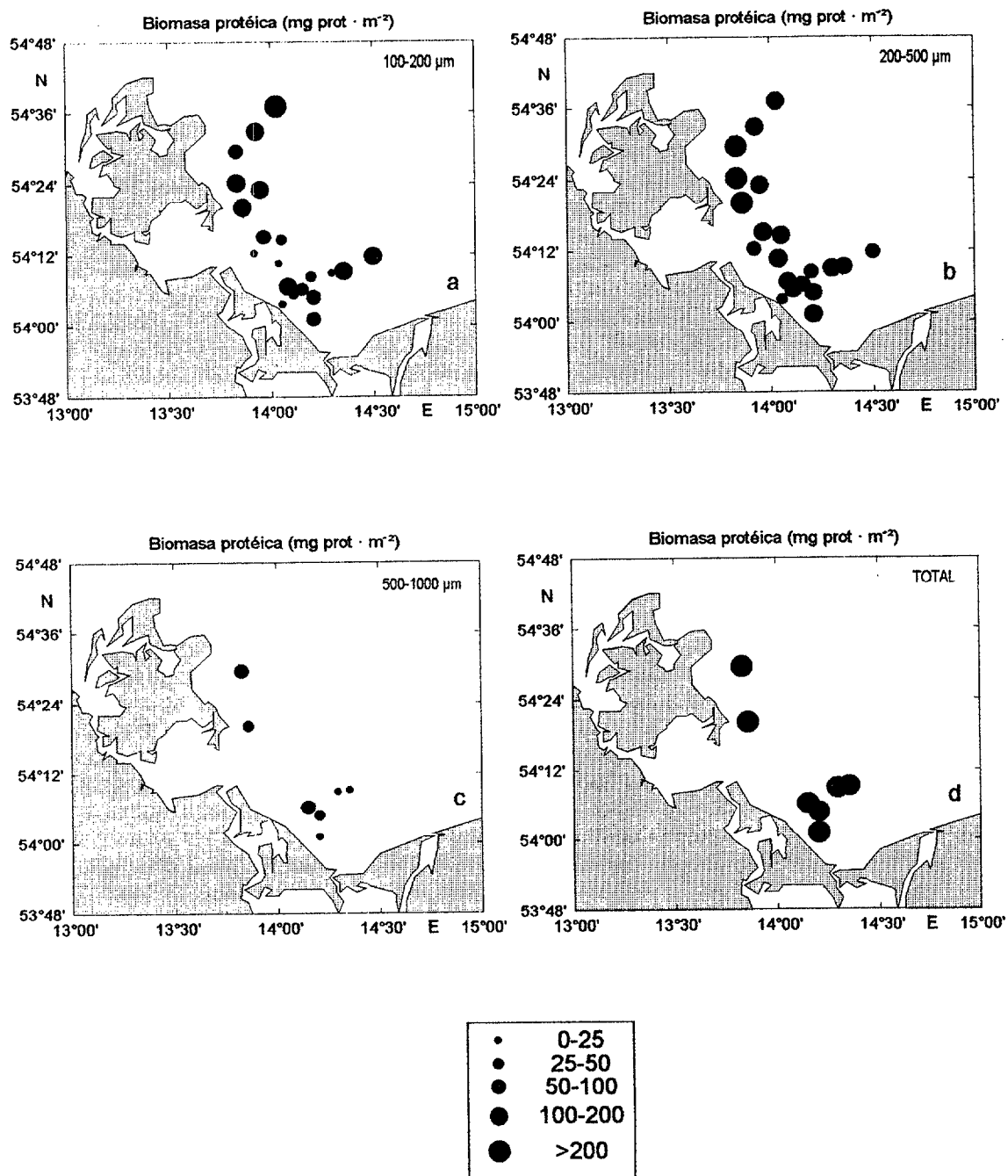


Figura 60. Distribución de la biomasa proteica integrada de 0 a la profundidad existente en cada estación para las fracciones de talla 100-200 μm (a), 200-500 μm (b), 500-1000 μm (c) y suma de las mismas (d) para el estudio de la Bahía de Pomerania en la campaña oceanográfica BALTEX'91.

Distribución espacial de la actividad ATC en la Bahía de Pomerania

En esta zona del mar Báltico se aprecia una distribución de la actividad específica e integrada ATC muy similar a la encontrada para la biomasa (figuras 61 y 62). Por lo general nos encontramos un máximo en la zona frontal de la desembocadura del río Oder. A partir de este máximo los valores de ATC vuelven a aumentar de sur a norte excepto en la fracción 100-200 μm para la actividad específica, conformando un mínimo en la zona central del área muestreada.

La distribución encontrada tanto para la biomasa proteica como para la actividad ATC se corresponde con la de la temperatura así como con la de clorofila *a* (figura 59b y c), lo que viene a corroborar el efecto de enriquecimiento en la pluma formada por el río. Este fenómeno puede, junto con otros, ser de gran importancia para el soporte de la comunidad zooplantónica a lo largo de todo el año en zonas costeras.

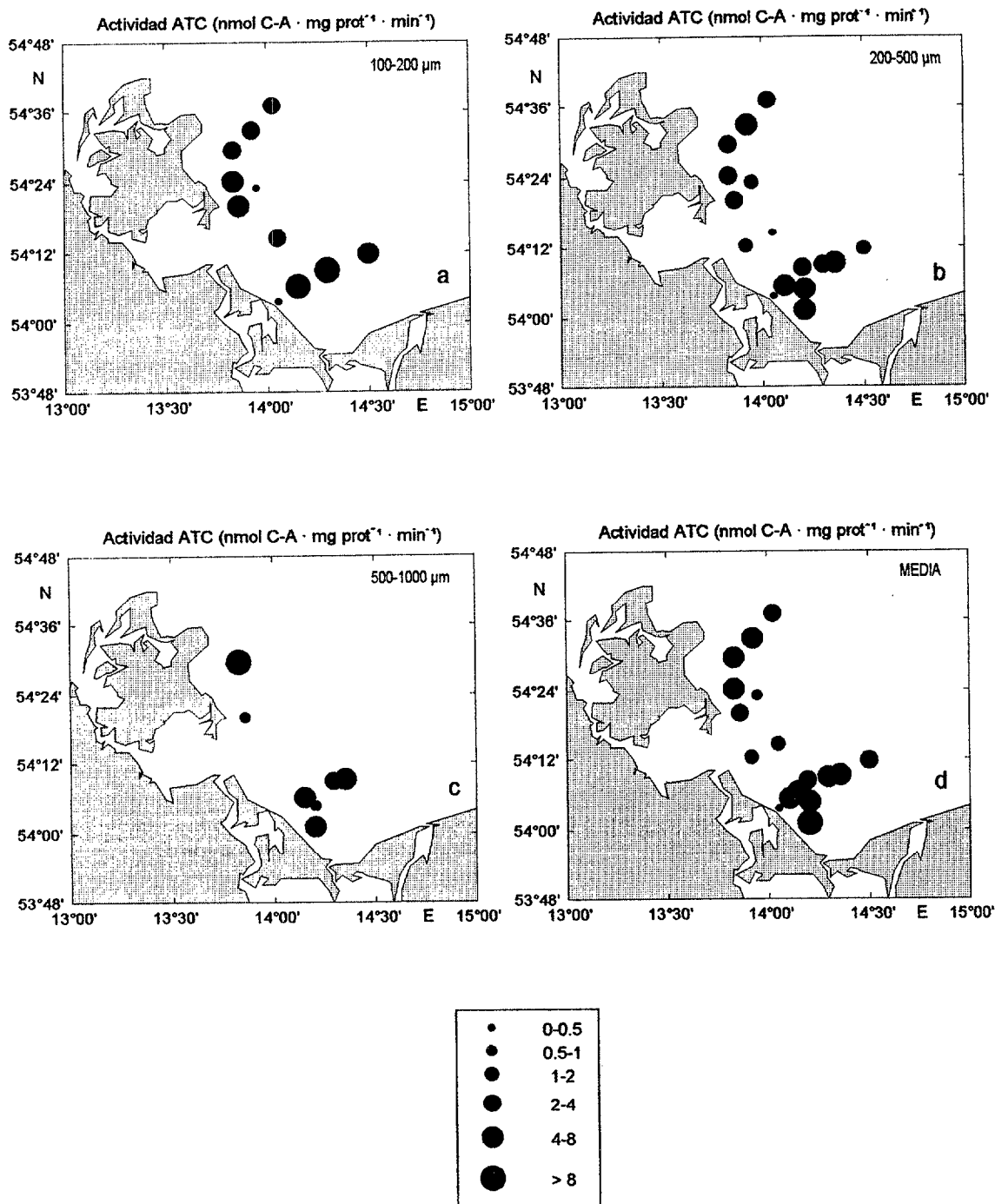


Figura 61. Distribución de la actividad ATC específica para las fracciones de talla 100-200 μm (a), 200-500 μm (b), 500-1000 μm (c) y media de las mismas (d) para el estudio de la Bahía de Pomerania en la campaña oceanográfica BALTEX'91.

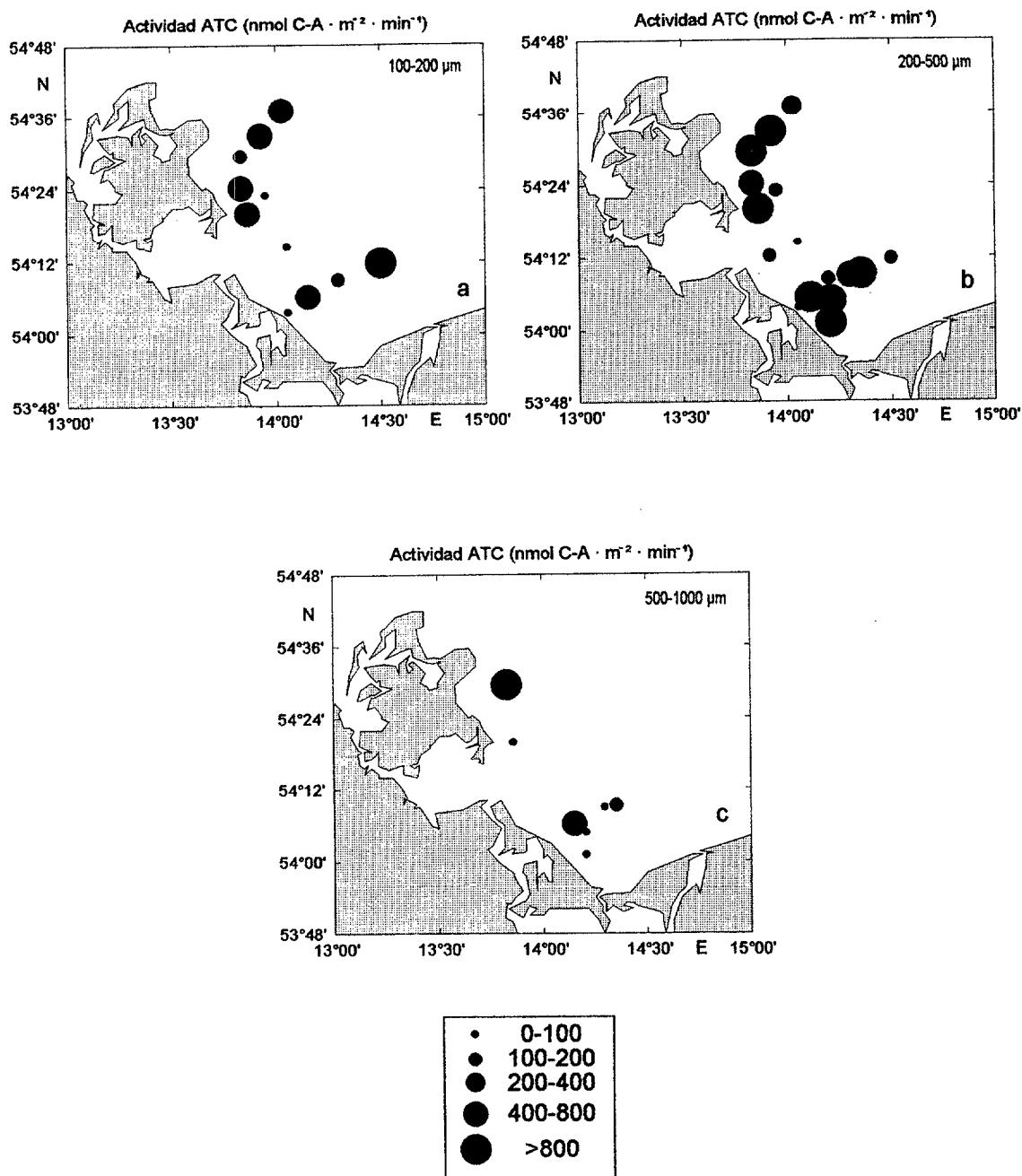


Figura 62. Distribución de la actividad ATC integrada de 0 a la profundidad existente en cada estación para las fracciones de talla 100-200 μm (a), 200-500 μm (b), 500-1000 μm (c) y suma de las mismas (d) para el estudio de la Bahía de Pomerania en la campaña oceanográfica BALTEX'91.

Tabla 19. Media y desviación estándar ($X \pm SD$) de la biomasa integrada (B. int.) y actividades específica (ATCs) e integrada (ATC int.) para los diferentes estudios realizados en el área del Mar Báltico.

	MAR BÁLTICO		
	B. int. (mg prot · m ⁻²)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)
	(100-200)		
BALTEX'90 (Superficial)	115.14 ± 88.26 (16)	3.75 ± 4.50 (15)	730.69 ± 1419.70 (15)
BALTEX'90 (Intermedia)	89.24 ± 79.07 (12)	4.78 ± 4.61 (12)	404.47 ± 602.97 (12)
BALTEX'90 (Profunda)	22.85 ± 23.87 (4)	5.25 ± 6.74 (3)	68.44 ± 35.13 (3)
BALTEX'91 (Superficial)	118.45 ± 96.05 (18)	7.46 ± 5.40 (16)	879.50 ± 830.70 (16)
BALTEX'91 (Intermedia)	90.54 ± 69.62 (12)	5.66 ± 1.49 (11)	357.15 ± 494.13 (11)
BALTEX'91 (Profunda)	114.11 ± 106.51 (3)	5.25 ± 1.66 (2)	256.32 ± 285.47 (2)
POMERANIA	83.49 ± 68.54 (20)	4.81 ± 4.13 (11)	421.16 ± 372.40 (11)
BALTEX'90	93.89 ± 83.28 (32)	4.31 ± 4.62 (30)	533.98 ± 1077.34 (30)
BALTEX'91	107.90 ± 86.35 (33)	6.62 ± 5.03 (29)	638.39 ± 731.10 (29)
POMERANIA	83.49 ± 68.54 (20)	4.81 ± 4.13 (11)	421.16 ± 372.40 (11)
Mar Báltico	96.88 ± 80.97 (85)	5.35 ± 4.79 (70)	559.51 ± 854.85 (70)
	(200-500)		
BALTEX'90 (Superficial)	138.84 ± 71.15 (16)	2.63 ± 2.01 (15)	304.53 ± 172.89 (15)
BALTEX'90 (Intermedia)	181.26 ± 21.37 (12)	2.24 ± 2.25 (12)	271.14 ± 173.19 (12)
BALTEX'90 (Profunda)	117.14 ± 53.85 (4)	2.00 ± 0.83 (4)	210.57 ± 62.16 (4)
BALTEX'91 (Superficial)	158.45 ± 101.13 (17)	4.65 ± 3.43 (17)	692.44 ± 565.20 (17)
BALTEX'91 (Intermedia)	105.70 ± 56.76 (13)	6.34 ± 5.41 (12)	546.15 ± 513.81 (12)
BALTEX'91 (Profunda)	141.35 ± 62.28 (5)	5.11 ± 7.22 (4)	1028.56 ± 1553.30 (4)
POMERANIA	142.17 ± 65.68 (22)	4.38 ± 3.81 (19)	709.80 ± 658.36 (19)
BALTEX'90	152.08 ± 78.74 (32)	2.40 ± 1.97 (31)	279.48 ± 162.20 (31)
BALTEX'91	136.41 ± 83.75 (35)	5.32 ± 4.64 (33)	679.98 ± 706.16 (33)
POMERANIA	142.17 ± 65.68 (20)	4.38 ± 3.81 (16)	709.80 ± 658.36 (16)
Mar Báltico	143.50 ± 77.52 (87)	4.00 ± 3.83 (80)	530.75 ± 578.66 (80)
	(500-1000)		
BALTEX'90 (Superficial)	40.92 ± 41.80 (14)	2.94 ± 3.02 (12)	68.90 ± 66.82 (12)
BALTEX'90 (Intermedia)	70.45 ± 72.76 (12)	3.72 ± 5.01 (12)	139.25 ± 168.64 (12)
BALTEX'90 (Profunda)	39.82 ± 20.14 (4)	2.83 ± 0.29 (3)	90.00 ± 40.79 (3)
BALTEX'91 (Superficial)	59.20 ± 40.16 (10)	4.43 ± 2.01 (9)	268.88 ± 174.30 (9)
BALTEX'91 (Intermedia)	68.82 ± 98.74 (8)	4.85 ± 2.59 (7)	253.68 ± 262.36 (7)
BALTEX'91 (Profunda)	62.21 ± 22.46 (4)	1.05 ± 1.46 (3)	71.39 ± 96.11 (3)
POMERANIA	36.70 ± 23.30 (7)	5.80 ± 5.73 (7)	251.82 ± 361.28 (7)
BALTEX'90	52.59 ± 55.26 (30)	3.28 ± 3.83 (27)	102.51 ± 123.34 (27)
BALTEX'91	63.25 ± 63.51 (22)	4.05 ± 2.47 (19)	232.10 ± 206.48 (19)
POMERANIA	36.70 ± 23.30 (7)	5.80 ± 5.73 (7)	251.82 ± 361.28 (7)
Mar Báltico	54.68 ± 55.79 (59)	3.89 ± 3.73 (53)	168.69 ± 205.18 (53)

Tabla 19. Continuación.

	MAR BÁLTICO		
	B. int. (mg prot · m ⁻²)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹) (Superficial)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)
BALTEX90	100.83 ± 80.59 (46)	3.12 ± 3.32 (42)	389.41 ± 880.43 (42)
BALTEX91	120.39 ± 95.01 (45)	5.67 ± 4.25 (42)	672.94 ± 660.08 (42)
POMERANIA	101.49 ± 72.75 (47)	4.81 ± 4.25 (34)	527.13 ± 546.57 (34)
Mar Báltico	107.43 ± 83.01 (138)	4.52 ± 4.06 (118)	528.57 ± 723.20 (118)
	(Intermedia)		
BALTEX90	113.65 ± 92.75 (36)	3.58 ± 4.16 (36)	271.62 ± 380.38 (36)
BALTEX91	91.24 ± 72.23 (33)	5.75 ± 4.61 (30)	408.61 ± 461.74 (30)
Mar Báltico	102.94 ± 83.73 (69)	4.56 ± 4.47 (66)	333.89 ± 421.61 (66)
	(Profunda)		
BALTEX90	59.94 ± 53.80 (12)	3.22 ± 3.52 (10)	131.76 ± 81.30 (10)
BALTEX91	108.16 ± 69.92 (12)	3.79 ± 4.97 (9)	537.89 ± 1067.28 (9)
Mar Báltico	84.05 ± 65.79 (24)	3.49 ± 4.15 (19)	324.14 ± 743.62 (19)
	(Todos)		
BALTEX90	100.52 ± 83.68 (94)	3.32 ± 3.67 (88)	311.94 ± 656.88 (88)
BALTEX91	108.07 ± 84.41 (90)	5.49 ± 4.45 (81)	560.03 ± 655.62 (81)
POMERANIA	101.49 ± 72.75 (47)	4.81 ± 4.25 (34)	527.13 ± 546.57 (34)
Mar Báltico	103.66 ± 81.60 (231)	4.44 ± 4.20 (203)	446.14 ± 647.22 (203)
	(Suma o media)		
	Suma	Media	Suma
BALTEX90 (Superficial)	297.57 ± 109.19 (14)	3.06 ± 1.98 (16)	1252.35 ± 1792.06 (11)
BALTEX90 (Intermedia)	340.96 ± 142.94 (12)	3.58 ± 2.42 (12)	814.86 ± 704.26 (12)
BALTEX90 (Profunda)	179.82 ± 72.50 (4)	3.03 ± 2.00 (4)	407.85 ± 89.13 (2)
BALTEX90 (100-200 µm)	187.80 ± 131.77 (16)	3.93 ± 2.23 (16)	1111.70 ± 1197.29 (14)
BALTEX90 (200-500 µm)	304.17 ± 160.81 (16)	2.42 ± 1.09 (16)	563.23 ± 275.90 (15)
BALTEX90 (500-1000 µm)	107.80 ± 76.98 (14)	3.82 ± 4.41 (15)	176.27 ± 158.31 (12)
BALTEX91 (Superficial)	377.40 ± 194.65 (8)	5.44 ± 3.79 (18)	1890.64 ± 1386.07 (8)
BALTEX91 (Intermedia)	243.69 ± 154.74 (8)	5.63 ± 3.44 (13)	1048.25 ± 715.35 (6)
BALTEX91 (Profunda)	320.96 ± 108.97 (3)	3.51 ± 3.35 (4)	743.87 ± 48.15 (2)
BALTEX91 (100-200 µm)	202.29 ± 139.92 (16)	6.51 ± 4.00 (18)	1161.08 ± 1188.22 (13)
BALTEX91 (200-500 µm)	262.77 ± 135.43 (17)	5.22 ± 4.13 (18)	1088.51 ± 984.33 (16)
BALTEX91 (500-1000 µm)	120.04 ± 94.00 (9)	3.94 ± 2.55 (15)	346.85 ± 250.56 (6)
POMERANIA	297.95 ± 82.11 (7)	4.69 ± 3.01 (17)	1554.26 ± 661.00 (3)

3.4. Estrecho de Bransfield (Antártida)

El Océano Antártico es una de las principales zonas de intercambio entre la atmósfera y las aguas profundas de los océanos. La Convergencia Antártica o Frente Polar genera una baja diversidad en el ecosistema marino con individuos altamente especializados. La distribución de los organismos presenta una alta variación tanto espacial como temporal. Es en las regiones costeras insulares y continentales donde se localizan las mayores concentraciones de seres vivos. Dentro de este marco, el Estrecho de Bransfield se considera una de las zonas de mayor productividad, capacidad de captura de CO₂ atmosférico, y privilegiada para la supervivencia de organismos holo y meroplanctónicos.

El estrecho de Bransfield se sitúa entre las islas Shetland del Sur y la Península Antártica y ocupa una extensión aproximada de unos 50.000 km² (figura 63b). Las aguas del estrecho de Bransfield están compuestas por dos masas de agua principales que confluyen en esta zona: por un lado un agua más fría y salina que penetra en el estrecho rodeando la isla Joinville desde el Mar de Weddell, y por otro un agua relativamente más cálida y menos salina que proviene del Mar de Bellingshausen y penetra en el estrecho Boyd y entre las islas Low y Smith, así como por el estrecho de Gerlache (ésta última se diferencia como agua de Bellingshausen modificada). Estas aguas se mezclan y fluyen hacia el noreste frente a las Shetland del Sur formando la llamada Agua del Bransfield (figura 63c). En profundidad, entre los 300 y 500 metros, penetra Agua Circumpolar Profunda a través del canal entre las islas de Smith y Snow, mientras que en el resto del estrecho y en profundidad encontramos Agua Profunda del Bransfield. Esta caracterización de masas de agua al igual que la circulación de las mismas en el estrecho de Bransfield ha sido descrita por numerosos autores (Clowes, 1934; Deacon, 1937; Patterson y Sievers, 1980; Stein, 1981; Stein y Rakusa-Suszczewski, 1983; Grelowski y Tokarczyk, 1985; Grelowski y Wojewódzki, 1988) y corroborada para la presente campaña por García *et al.* (1994).

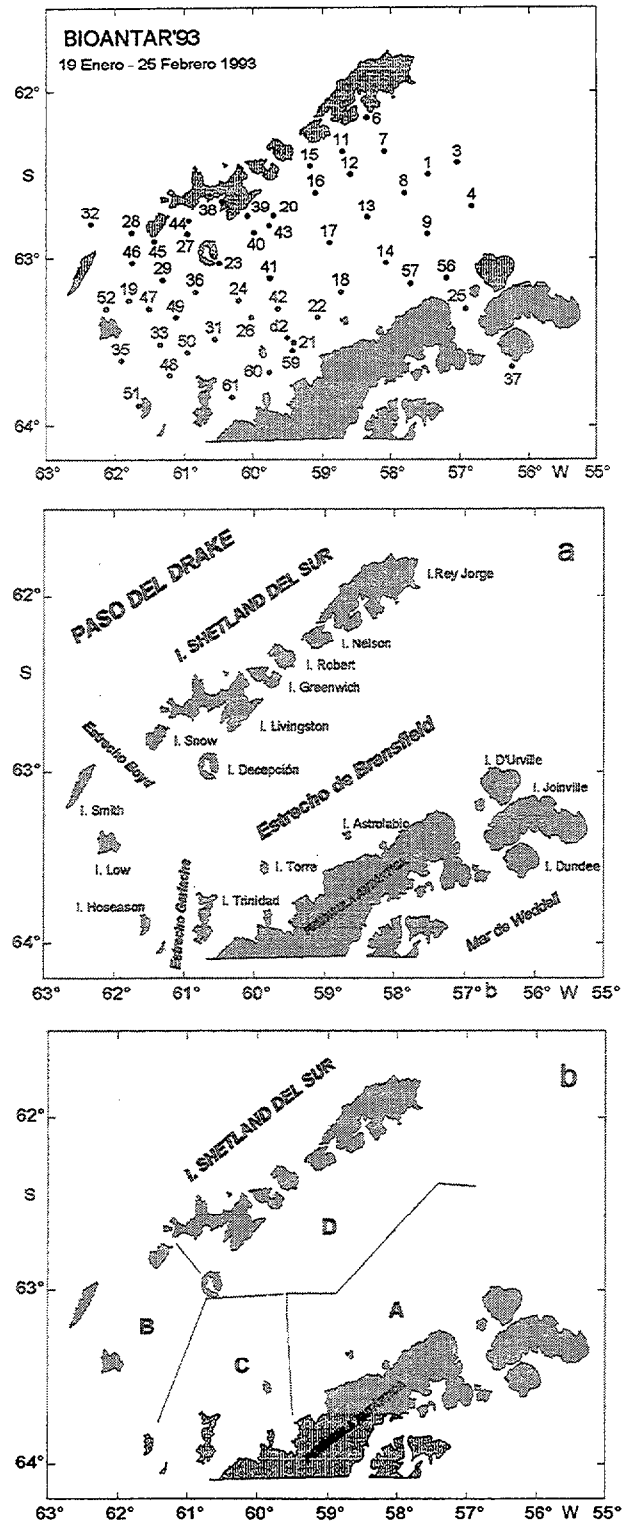


Figura 63. Situación de las estaciones (a), localización (b) y masas de agua características del Estrecho de Bransfield.

Hidrografía

Las dos principales masas de agua que penetran en el Estrecho de Bransfield están caracterizadas por unos valores de temperatura y salinidad propios. Así numerosos autores han descrito para el verano los siguientes rangos: para el agua del Mar de Bellingshausen temperaturas de 0.5-3.0°C y salinidades de 33.1-33.9 psu, mientras que para el agua del Mar de Weddell temperaturas por debajo de 0°C y salinidades de 34.1-34.6 psu. En las figuras 58a y b se representa la temperatura y salinidad en superficie en el estrecho de Bransfield. En ellas se observan claramente las dos masas de agua que se encuentran dentro de los rangos antes descritos. La distribución vertical de la temperatura y salinidad nos delata con claridad la entrada entre 300 y 500 metros de Agua Profunda Circumpolar (datos no mostrados). También se pudo comprobar, gracias a la gran resolución del muestreo realizado, la presencia de varios giros en diferentes zonas del estrecho de Bransfield debido a la circulación de masas de agua dentro del mismo o a la topografía del fondo. Los mayores giros se localizan al noreste de la isla Hoseason (63.60° S, 61.60° W), aunque este no fue cubierto completamente y al suroeste de la isla Decepción (63.10° S, 60.90° W). Otros pequeños giros también han sido descritos y pueden traer consigo fenómenos de enriquecimiento o empobrecimiento locales y, por consiguiente, valores de producción superiores o inferiores a los esperados (ver García *et al.*, 1994).

Los mayores valores de clorofila *a* integrada se localizaron en el estrecho Boyd, mientras que el resto del área presentó una gran homogeneidad con pequeños núcleos de mayor clorofila como al norte de la isla Trinidad y al sureste de la isla Livingston (figura 64c).

Distribución espacial de la biomasa zooplanctónica

En la figura 65 se representa la biomasa proteica integrada en el estrecho de Bransfield para las tres diferentes fracciones de talla y total. Se encontró un máximo para las tres fracciones al norte de la isla Trinidad que podría corresponder con el frente que forma el Agua Profunda Circumpolar con el Agua Profunda del Bransfield y se localiza entre un pequeño giro situado al este de dicha isla y el giro al suroeste de la isla Decepción.

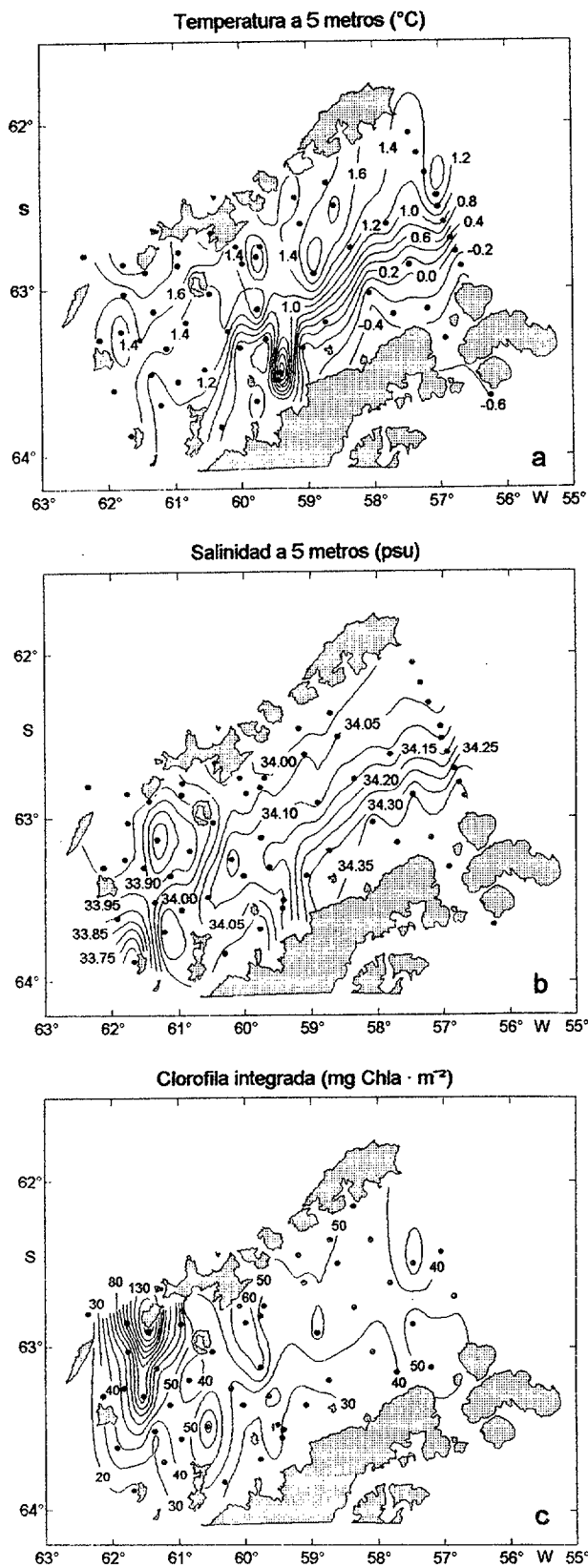


Figura 64. Distribución de la temperatura a 5 metros (a), de la salinidad a 5 metros (b) y de la clorofila *a* integrada de 0 a 200 m (c) para la campaña oceanográfica BIOANTAR'93.

En la fracción de talla de 200-500 μm nos encontramos, además, con un máximo al este del Estrecho, entre la isla Rey Jorge y D'Urville, y otro en la zona costera en la isla Livingston y entre ésta y la isla Rey Jorge. La menor biomasa se observó en la zona central del estrecho. Esta distribución se corresponde con altos valores de producción primaria y clorofila *a* encontrados por El-Sayed (1984) y Holm-Hansen *et al.* (1989) para el verano.

En la fracción 500-1000 μm la distribución, aunque más homogénea, es inversa a la de la fracción anterior, exceptuando el máximo al norte de la isla Trinidad, que en este caso se encuentra ligeramente desplazado hacia el este, y relativos altos valores entre la isla Rey Jorge y D'Urville. El máximo valor aparece en una estación situada en el frente formado entre el agua de Weddell y la propia del Bransfield.

En la fracción $> 1000 \mu\text{m}$ también encontramos algunos máximos relativos en el frente antes citado así como al norte de la isla Trinidad. Otros máximos se sitúan en la estación situada en al norte de la isla Smith, por donde penetra agua del Mar de Bellingshausen y fuera del estrecho de Bransfield; entre la isla Torre y Astrolabio en la zona de frente entre el agua de Weddell y la de Bellingshausen, y en la zona costera entre la isla Livingston y la isla Rey Jorge. También encontramos un alto valor en la estación 37 situada en el Mar de Weddell.

Tabla 20. Cociente noche/día para cada fracción de talla y profundidad de los diferentes parámetros biológicos estudiados en el transecto en la campaña oceanográfica BIOANTAR'93. El número entre paréntesis indica las muestras utilizadas. B. int.: Biomasa integrada. B. vol.: Biomasa por unidad de volumen. ATCs: Actividad ATC específica. ATC int.: Actividad ATC integrada. ATC vol.: Actividad ATC por unidad de volumen.

	B. int. (mg prot · m ⁻²)	B. vol. (mg prot · m ⁻³)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)	ATC vol. (nmol C-A · m ⁻³ · min ⁻¹)
200-500 μm	1.09 (48)	1.64 (48)	0.85 (40)	0.17 (40)	0.16 (40)
500-1000 μm	1.05 (52)	1.45 (52)	0.54 (44)	0.29 (44)	0.30 (44)
$> 1000 \mu\text{m}$	6.25 (48)	6.25 (48)	0.36 (47)	7.14 (47)	2.94 (47)

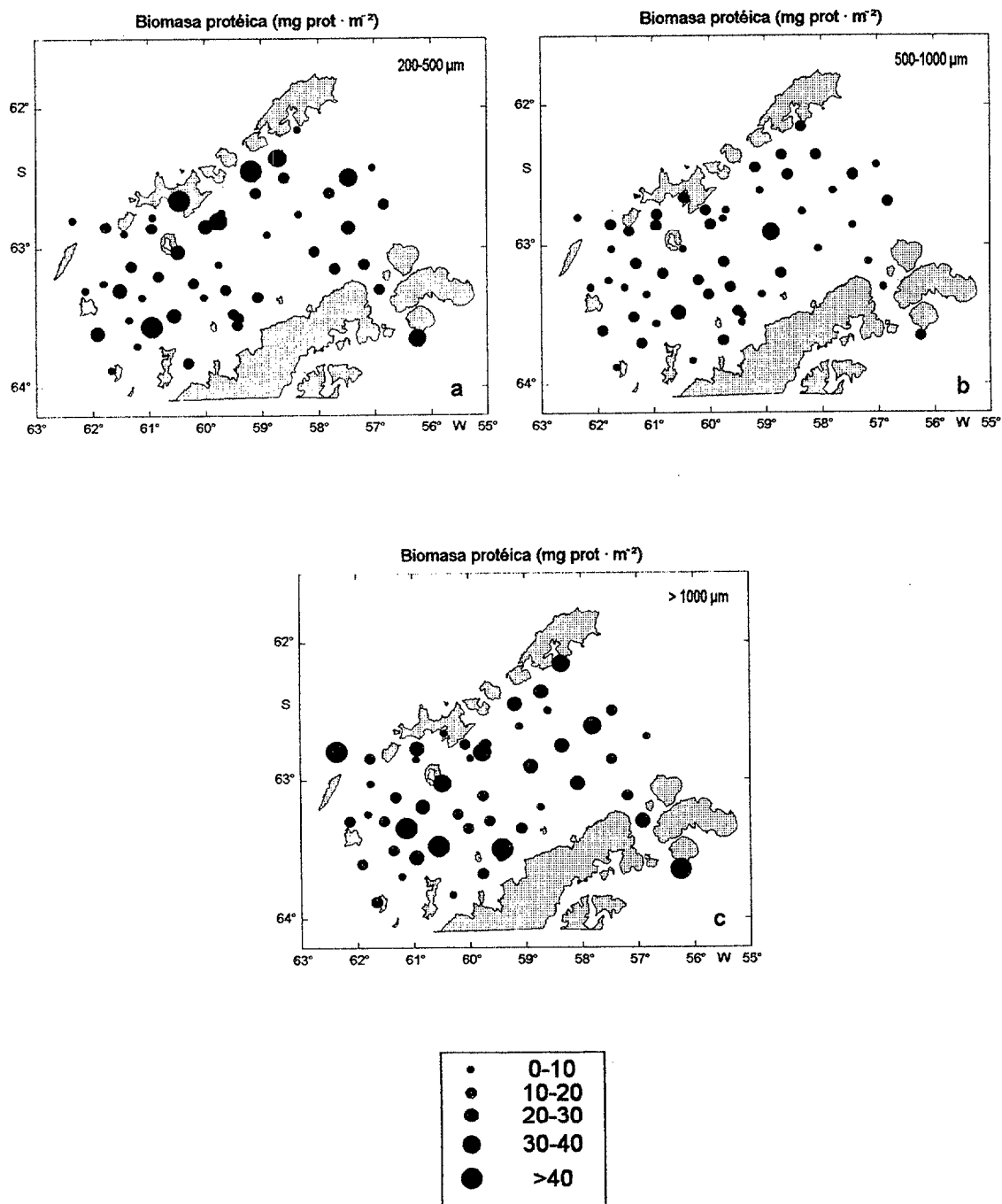


Figura 65. Distribución de la biomasa proteica integrada de 0 a 200 metros para las fracciones de talla 200-500 µm (a), 500-1000 µm (b) y > 1000 µm (c) para la campaña oceanográfica BIOANTAR'93.

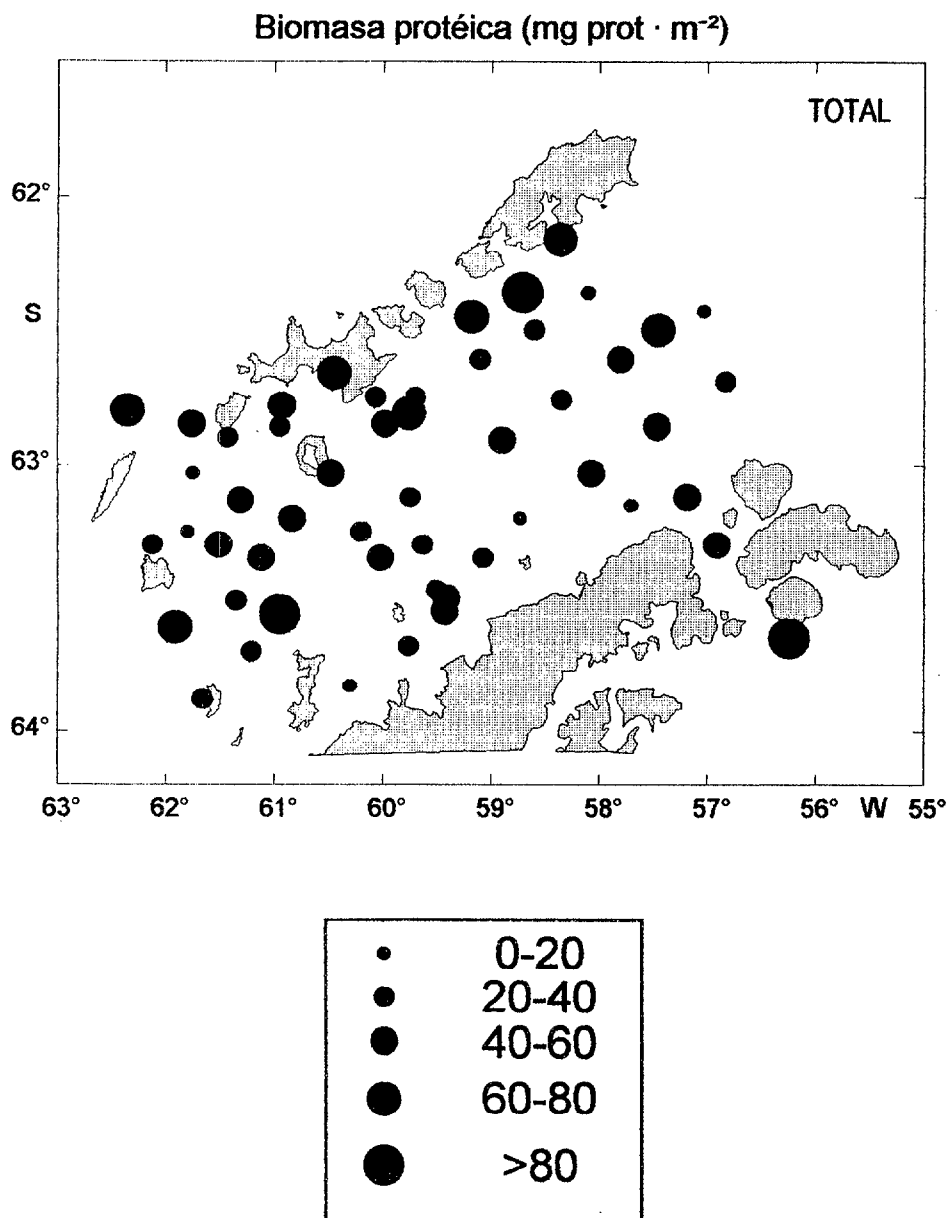


Figura 66. Distribución de la suma de la biomasa proteica integrada para las tres fracciones de talla estudiadas (200-500; 500-1000 y > 1000 μm) para la campaña oceanográfica BIOANTAR'93.

No existen diferencias significativas de la biomasa proteica entre las diferentes masas de agua que convergen en la zona estudiada (tabla 21). Por otra parte, la biomasa encontrada en el presente trabajo presenta los datos más bajos encontrados en la literatura para esta zona (tabla 22). La gran cantidad de sálpidos puede haber producido una subestimación de la biomasa del resto de los organismos zooplanctónicos. Los mayores valores de biomasa corresponden a la fracción de talla > 1000 µm. Por otra parte cabe destacar que, mientras para las fracciones 200-500 y 500-1000 µm no existe diferencia entre el día y la noche, para la de > 1000 µm la biomasa nocturna fue casi seis veces la diurna (tabla 20).

Tabla 21. Valores medios y desviación estandar ($X \pm SD$) de las estaciones (n) situadas en el las cuatro masas de agua encontradas en el estrecho de Bransfield (ver figura 59b), para la biomasa integrada (B int.) y actividades específica (ATCs) e integrada (ATC int.) y para la suma o media de ambas, en la fracciones de talla 200-500 µm, 500-1000 µm y > 1000 µm.

	ANTÁRTIDA		
	B. int. (mg prot · m ⁻²)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)
	(200-500)		
(A) Weddell	17.00 ± 5.72 (11)	3.44 ± 4.56 (9)	71.05 ± 120.82 (9)
(B) Bellingshausen	12.30 ± 7.97 (13)	2.39 ± 4.09 (8)	22.53 ± 28.27 (8)
(C) Gerlache	20.05 ± 20.38 (9)	4.14 ± 6.39 (9)	78.45 ± 121.17 (9)
(D) Bransfield	20.64 ± 17.17 (15)	2.48 ± 3.68 (14)	61.83 ± 97.59 (14)
	(500-1000)		
(A) Weddell	8.64 ± 4.62 (11)	4.63 ± 6.08 (9)	36.02 ± 35.83 (9)
(B) Bellingshausen	8.82 ± 4.88 (14)	3.22 ± 5.60 (11)	47.21 ± 88.68 (10)
(C) Gerlache	12.66 ± 7.58 (10)	3.86 ± 3.95 (9)	60.62 ± 69.46 (9)
(D) Bransfield	12.68 ± 6.84 (17)	4.17 ± 5.72 (15)	51.20 ± 76.06 (15)
	(> 1000)		
(A) Weddell	22.04 ± 15.52 (10)	2.51 ± 2.76 (10)	15.88 ± 19.49 (10)
(B) Bellingshausen	19.27 ± 14.63 (13)	4.32 ± 5.66 (13)	18.29 ± 16.17 (13)
(C) Gerlache	17.22 ± 13.27 (10)	4.69 ± 4.72 (10)	18.50 ± 15.08 (10)
(D) Bransfield	19.40 ± 12.14 (15)	2.54 ± 2.98 (14)	14.84 ± 15.16 (14)
	(Suma o media)		
	Suma	Media	Suma
(A) Weddell	49.31 ± 18.12 (9)	3.74 ± 2.93 (12)	115.33 ± 142.23 (7)
(B) Bellingshausen	41.69 ± 14.61 (12)	3.21 ± 3.60 (16)	142.92 ± 96.11 (5)
(C) Gerlache	50.32 ± 30.41 (9)	3.90 ± 4.17 (12)	147.73 ± 132.36 (8)
(D) Bransfield	54.92 ± 21.09 (14)	2.93 ± 2.70 (19)	118.49 ± 108.12 (11)
	(Todos los datos)		
(A) Weddell	15.70 ± 10.89 (32)	3.49 ± 4.52 (28)	40.09 ± 73.31 (28)
(B) Bellingshausen	13.35 ± 10.62 (40)	3.46 ± 5.19 (32)	28.71 ± 53.12 (31)
(C) Gerlache	16.52 ± 14.26 (29)	4.25 ± 4.93 (28)	51.31 ± 80.80 (28)
(D) Bransfield	17.37 ± 12.80 (47)	3.09 ± 4.30 (43)	42.82 ± 73.17 (43)

Distribución espacial de la actividad ATC

En la distribución de actividad ATC específica (figura 67) podemos apreciar, para las diferentes fracciones de talla, como los máximos valores se localizan en la zona de frente que genera el agua de Bellinshausen en su trayectoria suroeste-noreste y la rama ascendente del agua de Weddell al unirse a la anterior, es decir, desde el noreste de la isla Trinidad hacia la zona noreste del estrecho de Bransfield. También nos encontramos para todas las tallas valores máximos alrededor del giro situado entre las islas de Decepción, Snow, Smith y Low, mientras que en la zona central de dicho giro nos encontramos con bajas actividades. Otros máximos bastante notables se localizan en el estrecho situado entre las islas D'Urville, Joinville y Dundee y la Península Antártica. En la actividad ATC integrada (figura 68) se nos muestra una distribución similar a la de actividad ATC específica.

Tampoco se encuentran, para la actividad ATC, diferencias significativas entre las diferentes masas de agua (tabla 21). Los valores medios de las actividades específicas son comparables para las tres fracciones de talla (tabla 22), sin embargo la diferencia día-noche va aumentando a medida que aumentamos en la talla de los individuos. El efecto contrario ocurre para la actividad integrada media, así como para la diferencia día-noche ya que ambas disminuyen al aumentar la talla de los individuos (tabla 20).

Tabla 22. Media y desviación estándar ($X \pm SD$) de la biomasa integrada (B. int.) y actividades específicas (ATCs) e integrada (ATC int.) para los diferentes estudios realizados en el Estrecho de Bransfield (Antártida).

	ANTÁRTIDA		
	B. int. (mg prot · m ⁻²)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)
200-500 μm	17.44 ± 13.92 (48)	3.05 ± 4.55 (40)	59.78 ± 98.59 (40)
500-1000 μm	10.78 ± 6.25 (52)	3.96 ± 5.29 (44)	47.95 ± 69.18 (44)
> 1000 μm	19.46 ± 13.45 (48)	3.48 ± 4.21 (47)	16.80 ± 15.96 (47)
	Suma	(Suma o media) Media	Suma
Antártida	49.22 ± 21.19 (44)	3.64 ± 3.34 (33)	129.91 ± 117.99 (30)
ANTÁRTIDA (Todos)	15.76 ± 12.14 (148)	3.51 ± 4.68 (131)	40.39 ± 70.18 (131)

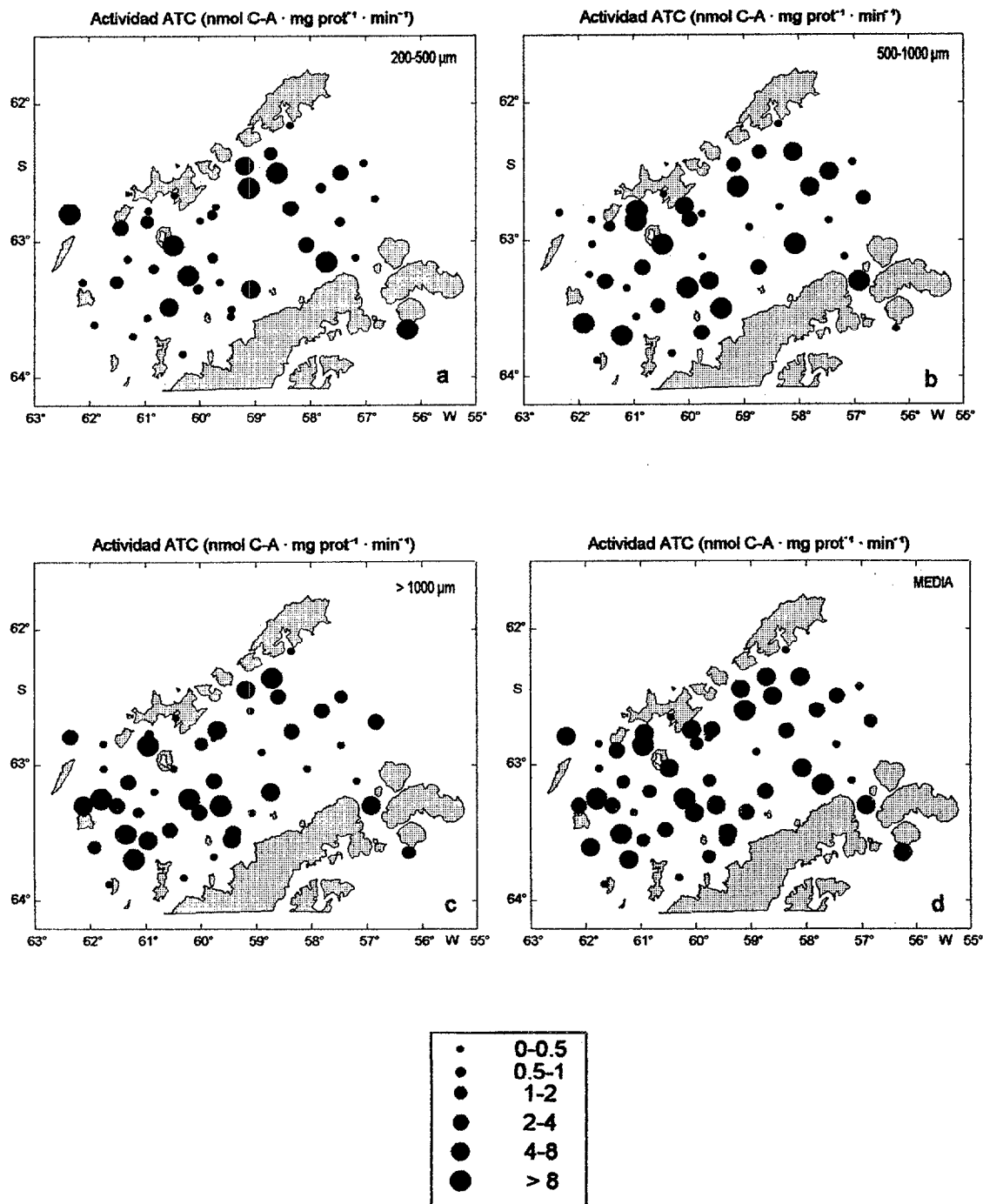


Figura 67. Distribución de la actividad ATC específica para las fracciones de talla 200-500 μm (a), 500-1000 μm (b), > 1000 μm (c) y media de las mismas (d) para la campaña oceanográfica BIOANTAR'93.

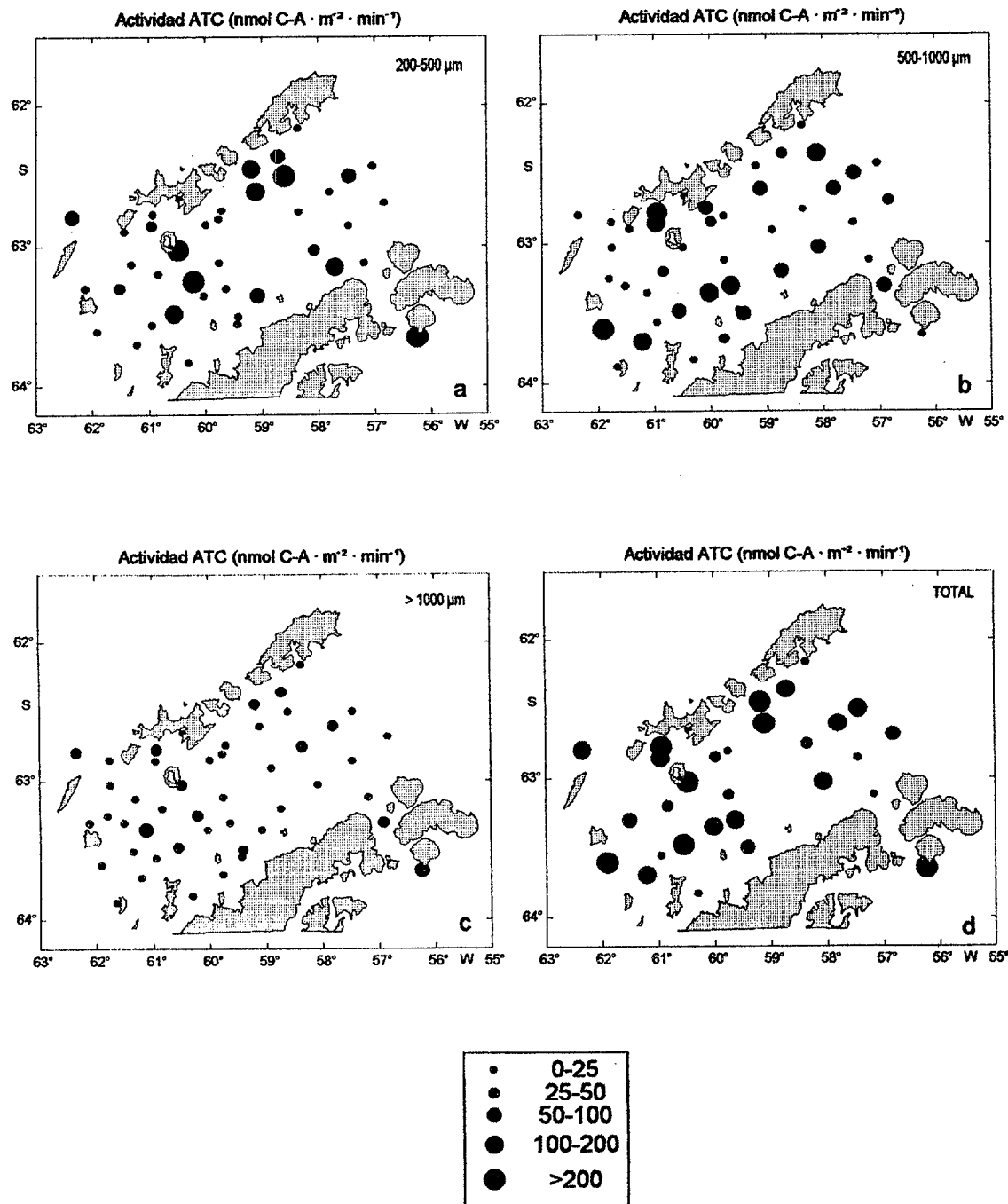


Figura 68. Distribución de la actividad ATC integrada de 0 a 200 metros para las fracciones de talla 200-500 μm (a), 500-1000 μm (b), > 1000 μm (c) y suma de las mismas (d) para la campaña oceanográfica BIOANTAR'93.

3.5. Relación entre la actividad ATC y la temperatura

La temperatura del agua es una de las propiedades físicas más importantes en el medio marino. Sin embargo, no se conoce literatura que relacione dicha temperatura con la actividad de la enzima aspartato transcarbamilasa. En la figura 69 se representa, para el Atlántico Central, la relación de la actividad ATC y la temperatura a 0, 50 y 150 metros, que representan la temperatura de las capas 0-25, 25-75 y 75-200 metros, respectivamente. En la figura 71 se muestra dicha relación para el área del Mar Báltico, donde la temperatura es la medida en la zona más superficial de las tres capas muestreadas. Por último, en las figuras 70 y 72 la relación corresponde a la temperatura superficial del mar para la zona de Canarias y la Antártida, respectivamente. Aunque no se aprecia ningún patrón claramente definido, existen ciertos rangos de temperatura donde la actividad ATC es máxima. Cabe destacar también que para un valor dado de temperatura las actividades ATC pueden presentar una gran variación.

En la campaña oceanográfica ATLEX'89 los máximos valores de actividad ATC específica para las dos fracciones de talla estudiadas se sitúan entre los 26 y 28°C (figura 69) que se corresponde los valores de la capa más superficial (ver figura 10b). Existe otro máximo relativo situado alrededor de los 22°C que se corresponde con la actividad ATC específica encontrada en la capa 25-75 m en la zona este del transecto, es decir en la zona de influencia del afloramiento africano.

Para la zona de las Islas Canarias se observan dos máximos diferenciados. El primero se localiza entre los 18 y 19°C influenciado principalmente por las campañas oceanográficas realizadas alrededor de la isla de Gran Canaria (EMIAC 9006, EMIAC 9103 y MAST 9110), tal y como se puede observar en la fracción de talla 100-200 μm (figura 70a) que sólo fue estudiada en estas campañas. El segundo aparece alrededor de los 22°C que se corresponde con las estaciones muestreadas en la campaña oceanográfica MAST 9308 en la zona de influencia del afloramiento norafricano. En esta campaña también encontramos altos valores alrededor de los 19°C. La distribución para esta campaña se puede apreciar con claridad en la fracción de talla $> 1000 \mu\text{m}$ (figura 70d), fracción que sólo se muestreo en la MAST 9308.

Las campañas oceanográficas en el Mar Báltico se realizaron en el mes de Mayo, época en la cual el agua se va calentando de sur a norte. En la campaña oceanográfica BALTEX'90 la temperatura tomó valores que superaban los 10°C para las estaciones situadas más al sur, y es para estas estaciones donde la actividad ATC específica presenta

sus valores mínimos. Sin embargo, para la fracción de talla 500-1000 μm la actividad ATC para el rango de temperatura 10-12°C posee valores similares a los de temperaturas inferiores (figura 71c). Tal vez estos organismos se adaptan con mayor rapidez a los cambios en temperatura.

En la campaña oceanográfica BIOANTAR'93 los máximos se localizan en el rango de 1-2°C que se corresponde con el agua del Bransfield, de Bellingshausen y de Gerlache. También aparecen altos valores alrededor de los -0.5°C, temperatura que se sitúa en el canal que existe entre la península antártica y la isla de Joinville por donde también penetra agua de Weddell en el estrecho de Bransfield.

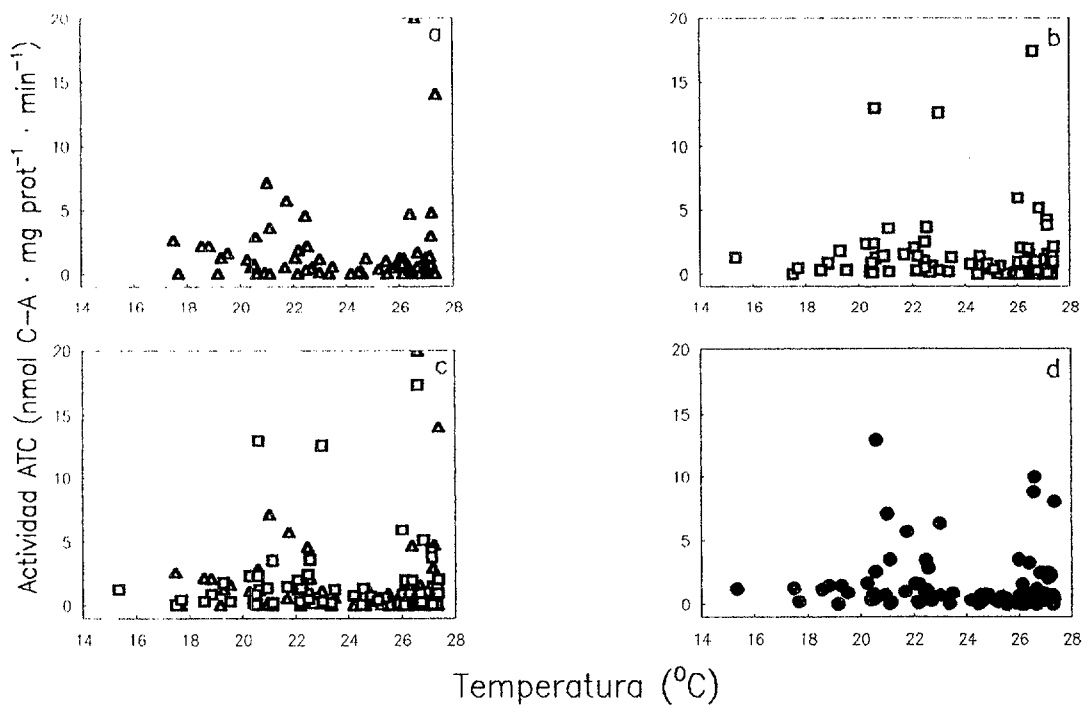


Figura 69. Relación entre la temperatura y la actividad ATC específica para las fracciones de talla 200-500 μm (a), 500-1000 μm (b), ambas fracciones unidas (c) y suma de las mismas (d) en la campaña oceanográfica ATLEX'89.

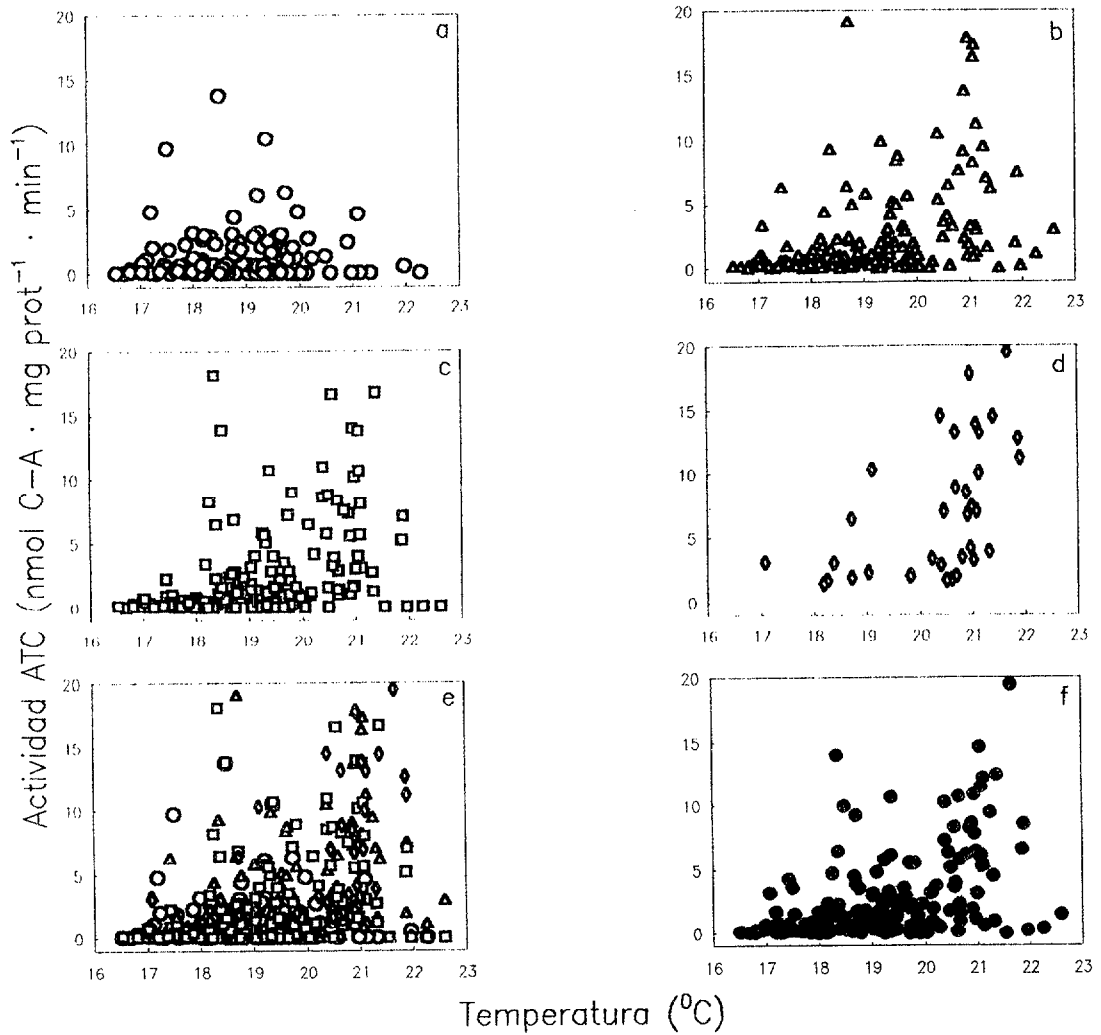


Figura 70. Relación entre la temperatura y la actividad ATC específica para las fracciones de talla 100-200 μm (a), 200-500 μm (b), 500-1000 μm (c), > 1000 μm (d), las cuatro fracciones unidas (e) y suma de las mismas (f) en el área de Canarias.

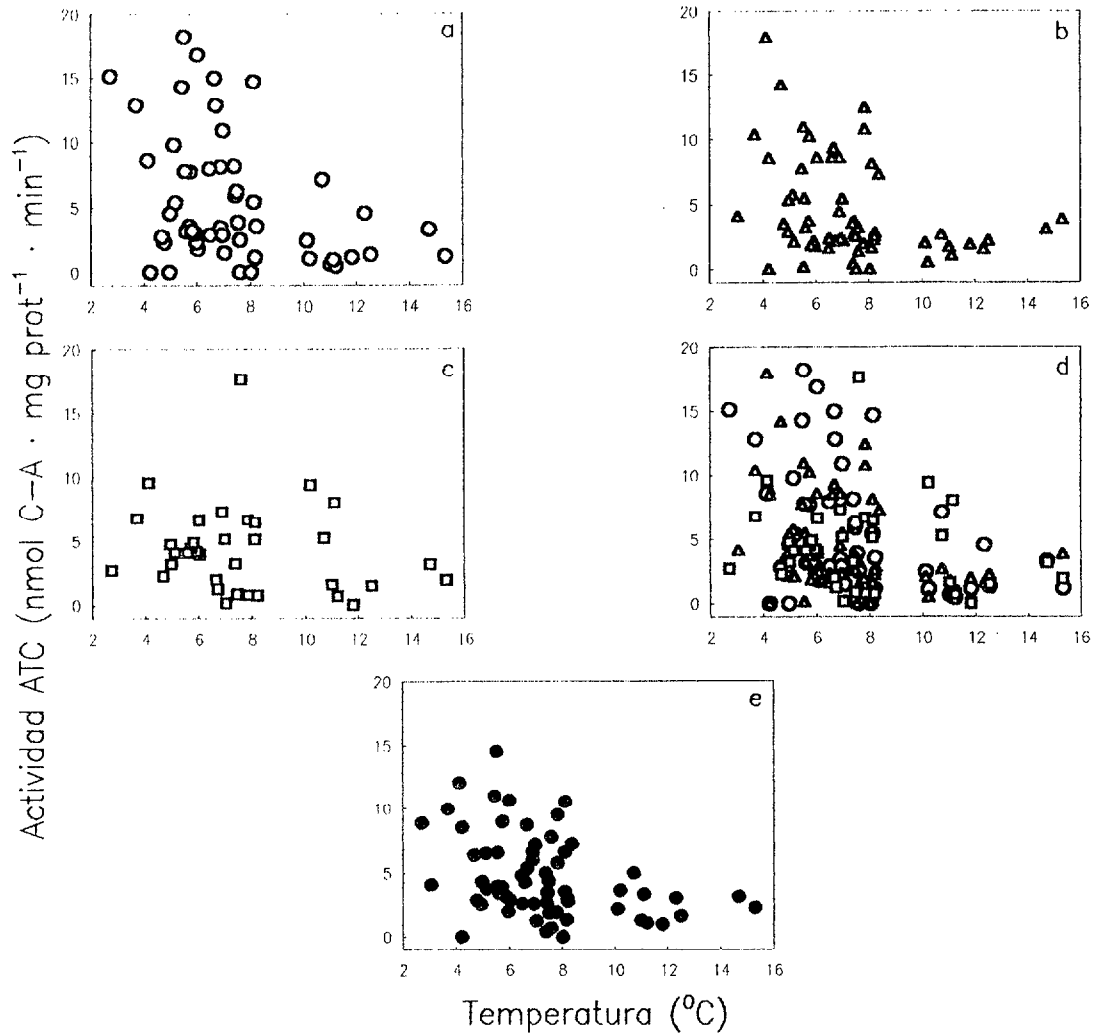


Figura 71. Relación entre la temperatura y la actividad ATC específica para las fracciones de talla 100-200 μm (a), 200-500 μm (b), 500-1000 μm (c), las tres fracciones unidas (d) y suma de las mismas (e) en el área del Mar Báltico.

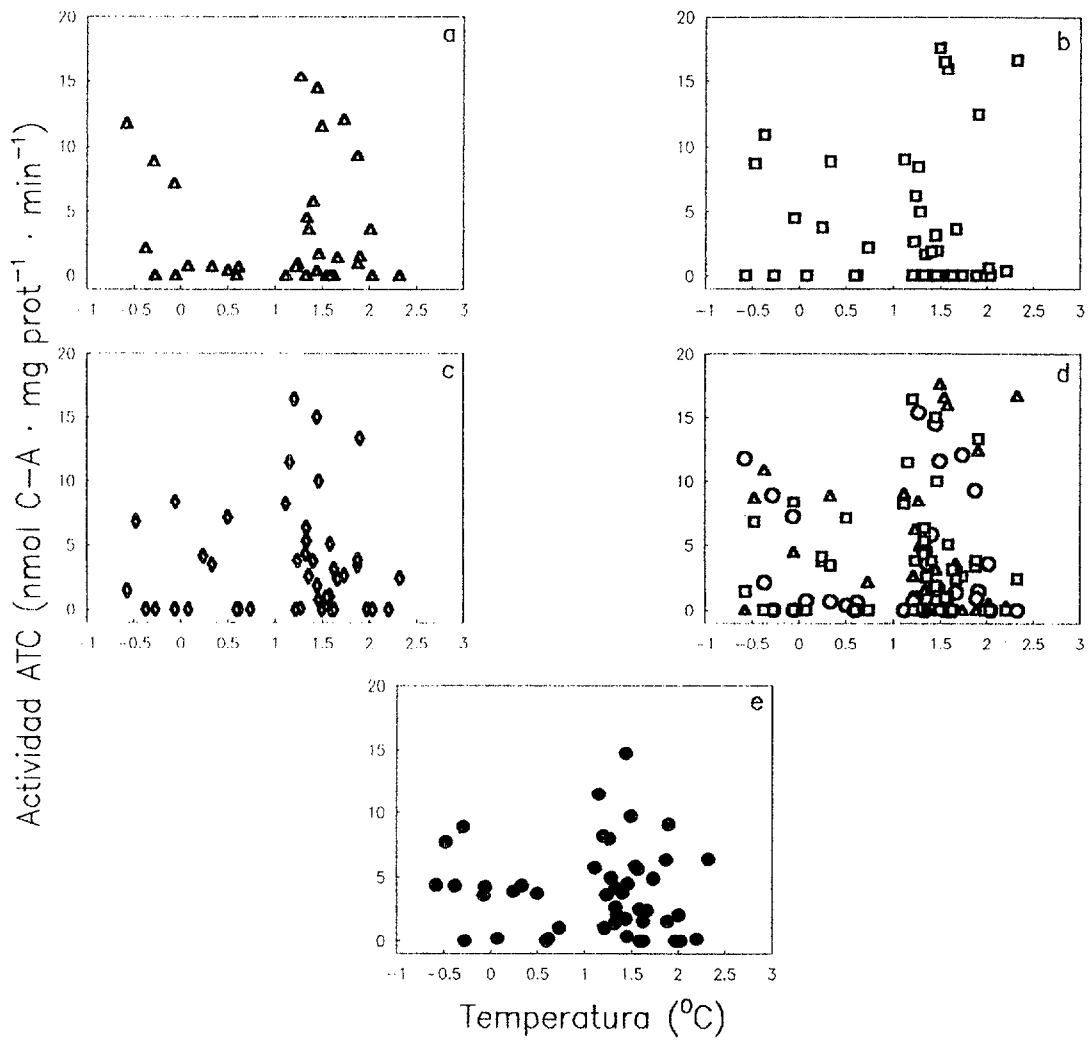


Figura 72. Relación entre la temperatura y la actividad ATC específica para las fracciones de talla 200-500 μm (a), 500-1000 μm (b), > 1000 μm (c), las tres fracciones unidas (d) y suma de las mismas (e) en la campaña oceanográfica BIOANTAR'93.

3.6. Relación entre la actividad ATC y la clorofila *a*

En las figuras 73, 74 y 75 se representa la relación entre la actividad ATC específica y la cantidad de alimento representado por la clorofila *a* integrada en la columna de agua, para todas el área de Canarias, Mar Báltico y Estrecho de Bransfield, respectivamente. En el área del Atlántico Central no se obtuvieron datos de clorofila.

Los más altos valores de actividad ATC específica se situaron, en todas las áreas estudiadas, por debajo de $100 \text{ mg Cl } a \cdot \text{m}^{-2}$. Para la zona de Canarias y la Antártida, en todas las fracciones de talla, los máximos aparecieron alrededor de $50 \text{ mg Cl } a \cdot \text{m}^{-2}$ (figuras 73 y 75), excepto para la fracción 100-200 μm , en el área de Canarias, donde se situó próximo a los $100 \text{ mg Cl } a \cdot \text{m}^{-2}$ (figura 73a). En el Mar Báltico la mayor actividad ATC específica, en la fracción 100-200 μm , se localizó en rangos de clorofila *a* ligeramente superiores al de las otras fracciones de talla. En esta zona, los escasos valores de actividad ATC alrededor de los $150 \text{ mg Cl } a \cdot \text{m}^{-2}$, son relativamente altos (figura 74).

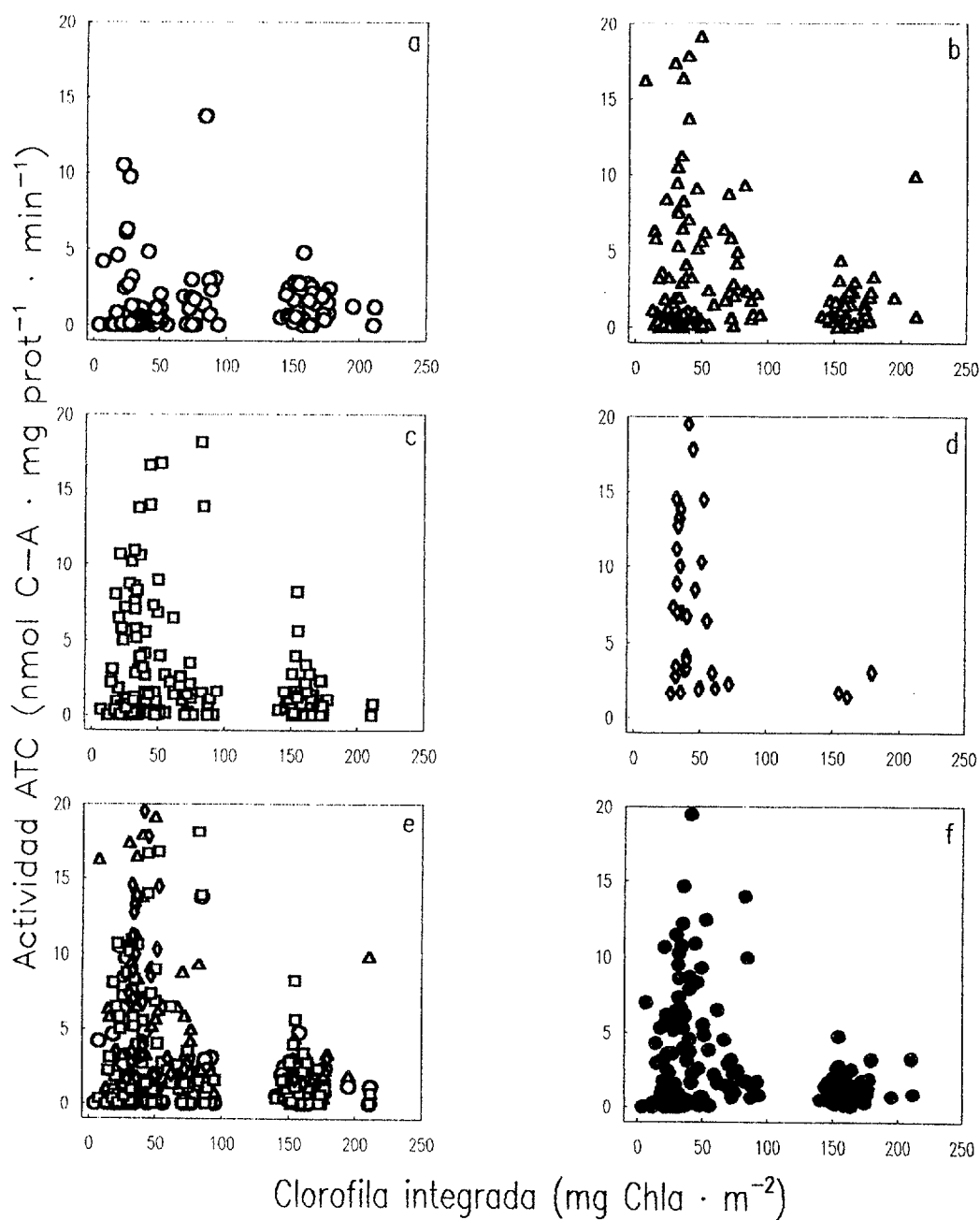


Figura 73. Relación entre la clorofila *a* integrada y la actividad ATC específica para las fracciones de talla 100-200 μm (a), 200-500 μm (b), 500-1000 μm (c), > 1000 μm (d), las cuatro fracciones unidas (e) y suma de las mismas (f) en el área de Canarias.

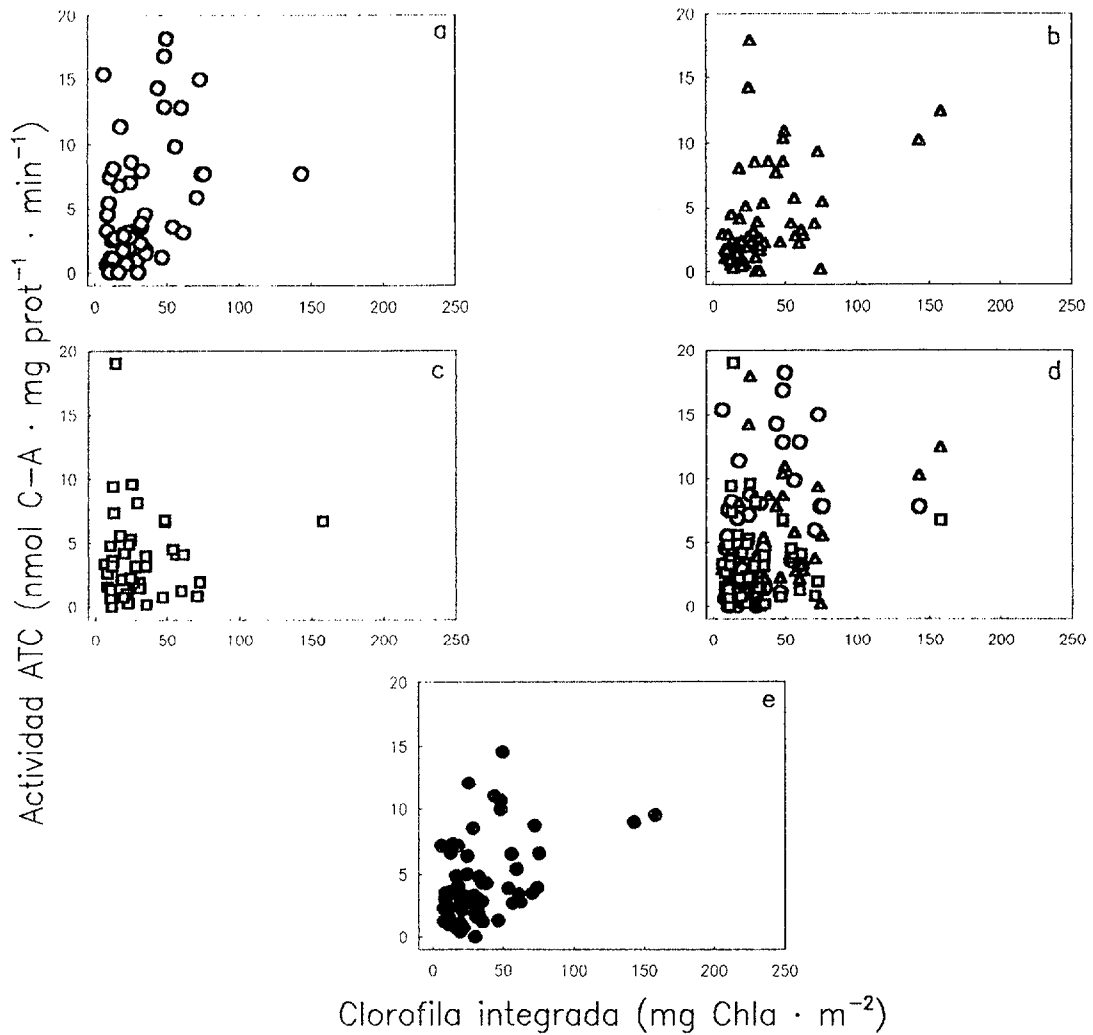


Figura 74. Relación entre la clorofila α integrada y la actividad ATC específica para las fracciones de talla 100-200 μm (a), 200-500 μm (b), 500-1000 μm (c), las tres fracciones unidas (d) y suma de las mismas (e) en el área del Mar Báltico.

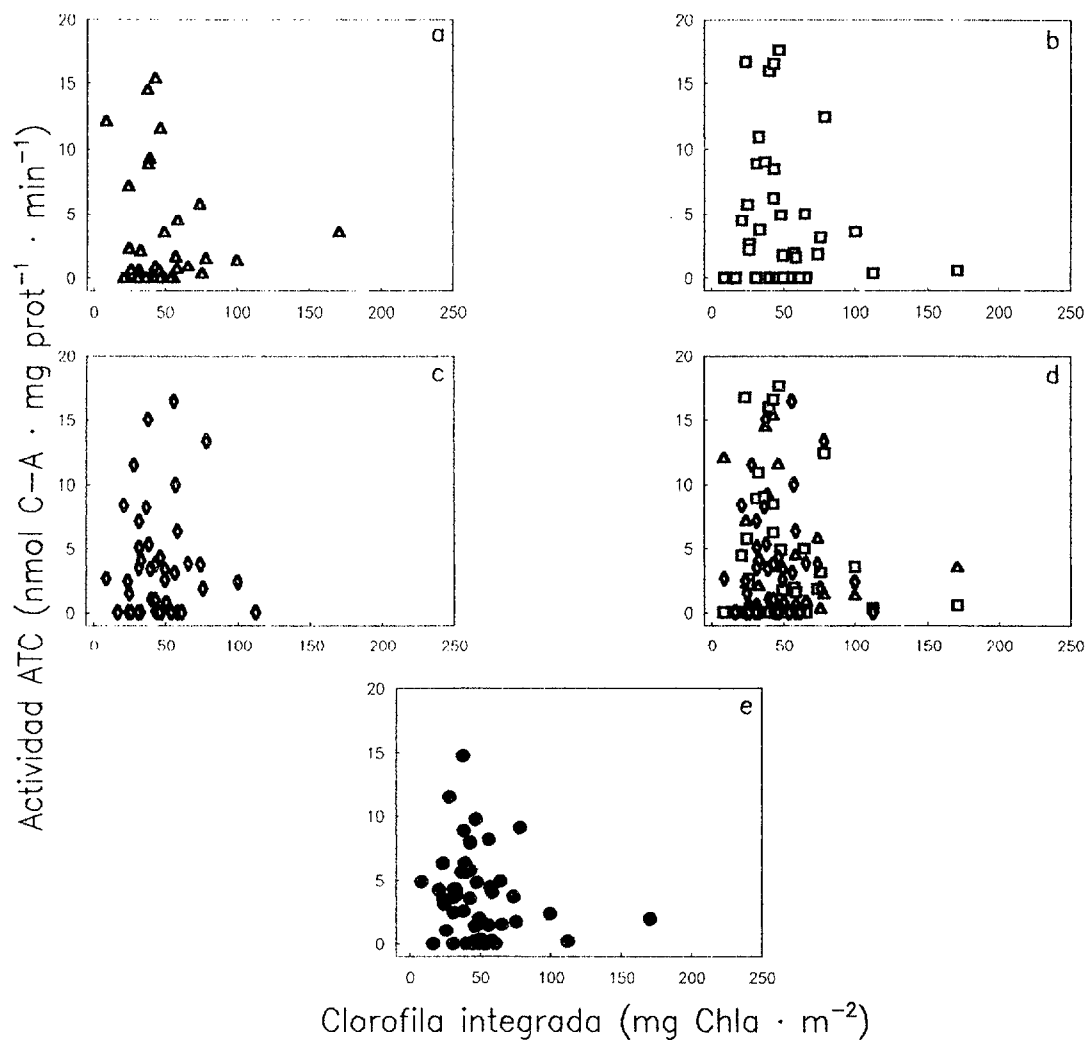


Figura 75. Relación entre la clorofila *a* integrada y la actividad ATC específica para las fracciones de talla 200-500 μm (a), 500-1000 μm (b), > 1000 μm (c), las tres fracciones unidas (d) y suma de las mismas (e) en la campaña oceanográfica BIOANTAR'93.

3.7. Relación entre la actividad ATC y la biomasa proteica

Con el objeto de comparar nuestros resultados con los ofrecidos en la literatura (Bergeron 1983; 1986; 1995) hemos transformado en logarítmicos los ejes de nuestras relaciones actividad ATC frente a biomasa proteica, ambas por unidad de volumen (m³). En la figura 76 se representan dicha relación para las diferentes tallas estudiadas en todas las campañas oceanográficas realizadas. Para todas las fracciones de talla aparece una relación alométrica cuando existe gran diferencia entre los valores de la actividad ATC (aproximadamente entre 5 y 300 nmol C-A · m⁻³ · min⁻¹). Sin embargo, para valores entre 0.01 y 5 nmol C-A · m⁻³ · min⁻¹ la relación parece no estar tan clara, excepto para la fracción de > 1000 µm (figura 76d). Las pendientes de nuestras rectas de regresión son similares a las encontradas por Bergeron (1986), con algunas excepciones como la de la fracción 500-1000 µm para el Atlántico Central (negativa) y para la zona de Canarias (tabla 23). Es en esta fracción donde encontramos la menor correlación al unir todas las áreas oceanográficas estudiadas (r = 0.567; figura 76c). También se observa la menor pendiente de la fracción > 1000 µm, ya que al ser individuos mayores la tasa de crecimiento específica debe ser menor (figura 76d). Para las otras fracciones la pendiente se sitúa próxima a 1 (figuras 76a, b y c).

Tabla 23. Rectas de regresión de la relación entre la biomasa proteica y la actividad ATC, ambas por unidad de volumen, para las diferentes fracciones de talla en cada una de las áreas estudiadas y el total de datos. El número entre paréntesis es el coeficiente de correlación (r²).

	100-200 µm	200-500 µm	500-1000 µm	> 1000 µm
Atlántico Central	-	y=1.37·x ^{0.42} (0.032)	y=0.72·x ^{-0.11} (0.002)	-
Canarias	y=0.81·x ^{0.75} (0.122)	y=1.03·x ^{0.01} (0.003)	y=1.13·x ^{0.05} (0.001)	y=7.54·x ^{0.60} (0.491)
Báltico	y=7.31·x ^{0.86} (0.450)	y=3.37·x ^{1.24} (0.472)	y=4.74·x ^{0.90} (0.406)	-
Antártida	-	y=0.75·x ^{0.32} (0.018)	y=1.51·x ^{0.58} (0.113)	y=0.59·x ^{0.31} (0.043)
Total	y=6.21·x ^{0.92} (0.567)	y=1.72·x ^{1.35} (0.590)	y=1.77·x ^{1.31} (0.321)	y=6.70·x ^{0.66} (0.613)

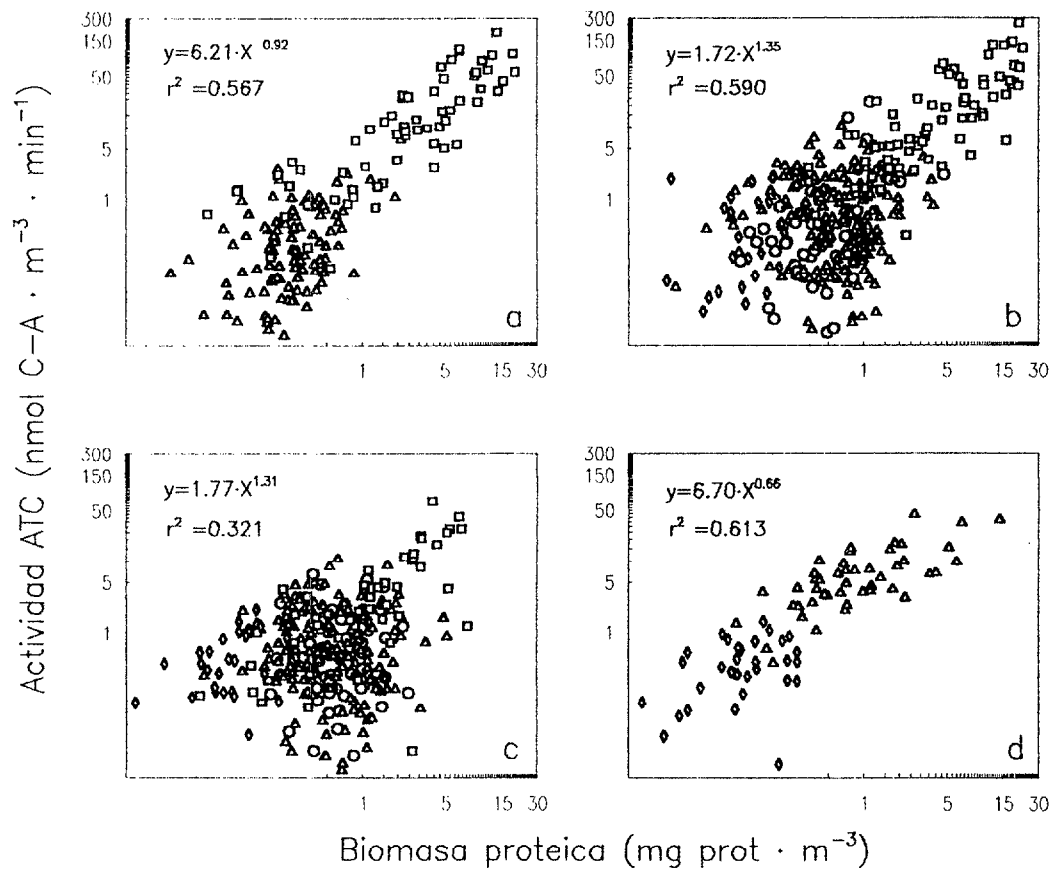


Figura 76. Relación entre la biomasa proteica y la actividad ATC, ambas por unidad de volumen para las fracciones de talla 100-200 μm (a), 200-500 μm (b), 500-1000 μm (c) y > 1000 μm (c) para todas las áreas oceanográficas estudiadas.

3.8. Relación entre la Actividad ATC y tasas de crecimiento

En la tabla 24 se muestran las tasas de crecimiento medio obtenidas en términos de carbono usando la relación peso seco-longitud determinada empíricamente. Esos valores de tasas de crecimiento no alcanzan el nivel de saturación predicho por el modelo de temperatura-dependiente de Huntley y Lopez (1992). Las tasas de crecimiento diario, no obstante, muestran una variabilidad considerable. La figura 77a muestra la evolución de las tasas de crecimiento basadas en longitud en *Acartia clausi*. Estos valores son variables pero se pueden observar valores negativos alrededor de los días 2 y 5, dependiendo del nivel de alimento al cual fueron incubados los copépodos. Las tasas de crecimiento basadas en proteínas muestran una alta variabilidad a diferentes concentraciones de alimento (Figura 77b). El valor negativo en el día 2 no fue claramente observado, ya que las muestras con muy bajo contenido en proteínas se perdieron. No obstante, los valores negativos aparecieron para cada concentración de alimento alrededor del día 5 (flechas en la figura 77b). La actividad ATC (Figura 77c) muestra dos máximos alrededor de los días 2 y 5 coincidiendo con los valores negativos encontrados en las estimaciones de tasa de crecimiento. En general, todos los valores fueron excepcionalmente altos cuando coincidían con valores negativos de tasas de crecimiento.

Tabla 24. Tasas de crecimiento de *Acartia clausi* a diferentes niveles de alimento. Las estimaciones de tasas de crecimiento (g) se obtuvieron midiendo el incremento diario en peso para 5-7 d (n) y representadas en un gráfico semilogarítmico. "r" es el coeficiente de correlación y e.e. el error estándar.

Nivel de Alimento	Clorofila ($\mu\text{g chl a} \cdot \text{l}^{-1}$)	$g \pm \text{e.e.}$ (d^{-1})	r	n
0	0.19 ± 0.01	0.02 ± 0.02	0.32	6
1	1.39 ± 0.81	0.01 ± 0.02	0.36	6
2	2.77 ± 1.63	0.04 ± 0.02	0.64	7
3	4.16 ± 2.44	0.08 ± 0.07	0.50	6
4	5.55 ± 3.26	0.12 ± 0.04	0.89	5

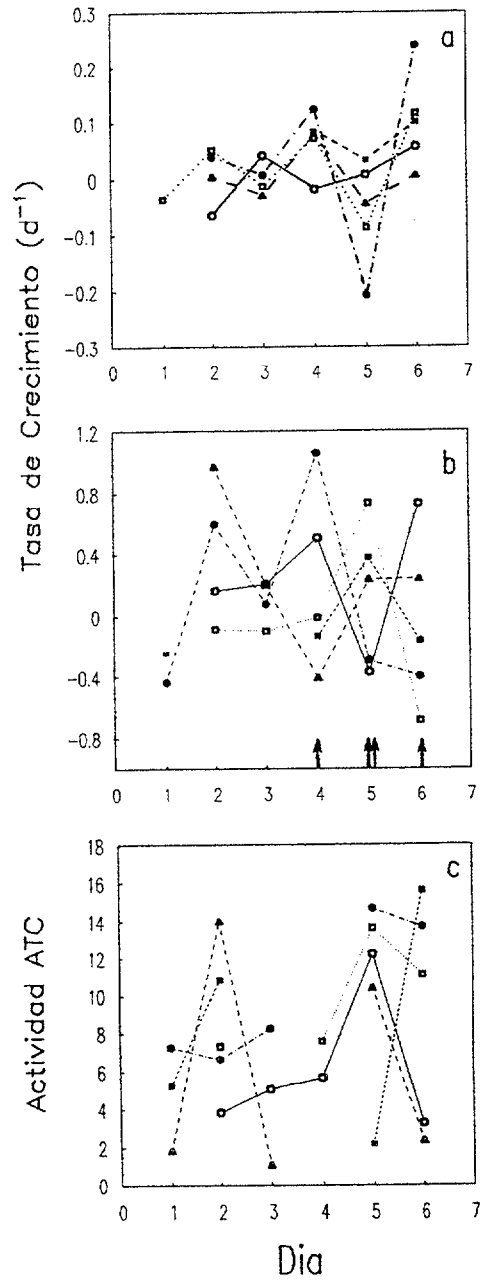


Figura 77. Tasas de crecimiento basada en medidas de longitud (a), en medidas de proteínas (b) y actividad ATC específica (c) a cinco niveles de alimento: nivel 0 (○), nivel 1 (△), nivel 2 (□), nivel 3 (●) y nivel 4 (■).

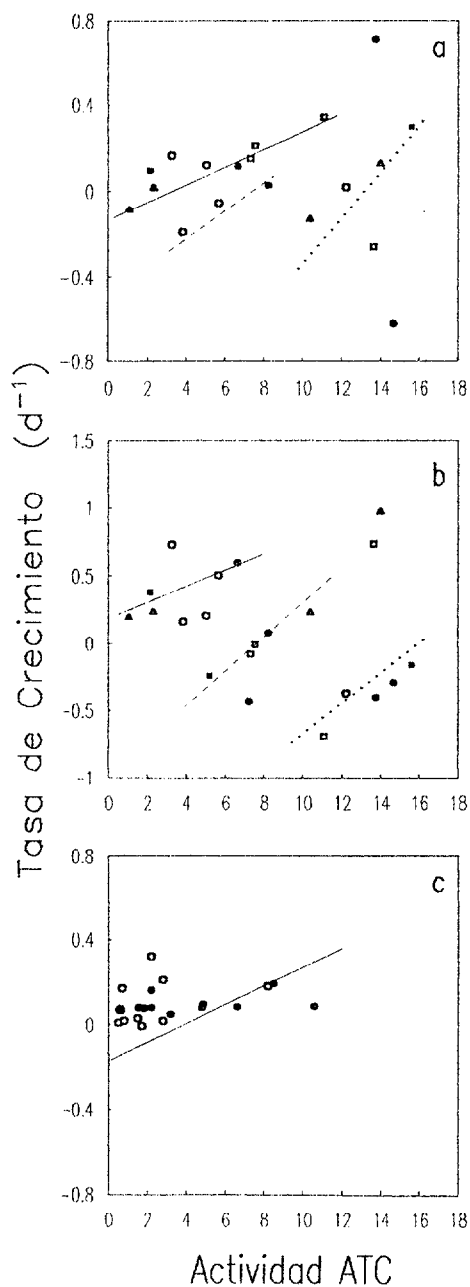


Figura 78. Relación entre las tasas de crecimiento basadas en medida de talla convertidas a unidades de carbono (a), en medidas de proteínas en relación a la actividad ATC específica en *Acartia clausi* (b). Los símbolos usados se corresponden con los de la figura 77. (c) Relación entre las tasas de crecimiento y la actividad ATC específica en los experimentos de la cohorte artificial (O) y producción de huevos (●). La línea representa la línea de regresión continua en la figura 78a.

No se encontró una correlación aparente entre las tasas de crecimiento medidas y la actividad ATC (figura 78). Cuando las tasas de crecimiento basadas en tallas fueron convertidas a unidades de carbono, se observaron tres líneas de regresión cuasi-paralelas (figura 78a). Un patrón similar se encontró en la relación entre las tasas de crecimiento basadas en proteínas y la actividad ATC (figura 78b). Esta característica se observa normalmente cuando hay un retardo entre dos procesos. El no acoplamiento entre las tasas de crecimiento y la actividad ATC podría ser la causa de la falta de correlación entre ambos procesos. No obstante, nuestra serie temporal a diferentes niveles de alimento fue demasiado corta para relacionar tasas de crecimiento con actividad ATC del día anterior. Además, el intervalo de tiempo entre dos muestras (24 h) parece ser demasiado burdo para seguir la variabilidad ATC y el crecimiento. Experimentos usando los métodos de cohorte artificial y producción de huevos mostraron una alta variabilidad en tasas de crecimiento a baja actividad ATC (figura 78c), y por lo tanto la mayoría de los datos fueron agrupados en la parte más baja de la línea de regresión observada en la figura 78a.

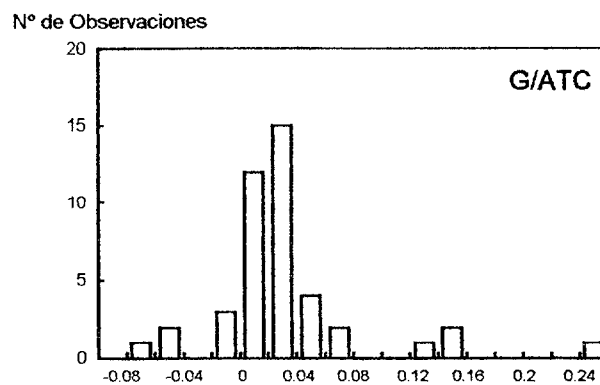


Figura 79. Histograma de frecuencias de las tasas crecimiento/ATC encontradas en los diferentes experimentos realizados.

Los resultados de la relación G/ATC de los diferentes experimentos se unieron con los obtenidos para *Acartia*, con objeto de comparar los resultados de otras relaciones de tasas fisiológicas / actividades enzimáticas (figura 79). El valor medio fue 0.033 ± 0.055 (n=43). Se observó una alta variabilidad, oscilando de valores negativos a positivos. Los valores medios de la relación G/ATC obtenidos por la cohorte y método de cohorte artificial (0.029 ± 0.060 , n=31) mostraron resultados similares a los del métodos de producción de huevos (0.041 ± 0.042 , n=12). El más alto valor medio en este último método debe estar relacionado con la imposibilidad de medir tasas de crecimiento negativas usando este tipo de procedimiento.

Las máximas actividades en todas las campañas oceanográficas realizadas se situaron alrededor de 20 unidades de actividad ATC específica. Usando una tasa de crecimiento diaria máxima de 0.40 para organismos sin limitación de alimento (Huntley y Lopez, 1992), obtuvimos una relación G/ATC de 0.020, el cual es comparable al valor medio obtenido uniendo los datos de los diferentes experimentos presentados en este trabajo (figura 79).

4. Discusión

4. DISCUSIÓN

4.1. Relación entre la actividad ATC y las estructuras oceanográficas (variación espacial)

La abundancia y la distribución de especies del fitoplancton en el mar depende de los procesos físicos (Kjørboe *et al.*, 1990). No cabe duda que las diferentes estructuras oceanográficas presentes en un área determinada influye en la distribución de los parámetros biológicos estudiados. Esto se debe a que las estructuras, normalmente, traen consigo fenómenos físicos (advección, difusión, turbulencia,...) que determinan el carácter trófico de la zona. Así, estructuras como pueden ser las corrientes, ondas internas de marea, giros ciclónicos o anticiclónicos, ondas planetarias, desembocadura de ríos,... pueden variar la distribución de biomasa o producción ya sea por afloramientos, hundimientos, acumulaciones, etc... La mayoría de los trabajos realizados en el medio marino que estudian la distribución de algún parámetro biológico, relacionan a éste con las estructuras oceanográficas existentes o con parámetros físicos o químicos (temperatura, salinidad, nutrientes,...) que suelen depender directamente de estas estructuras. Nuestra aproximación al estudio del crecimiento y producción del zooplancton utilizando un índice enzimático muestra como la actividad ATC del zooplancton responde a la presencia de fenómenos físicos como frentes y remolinos. En cada una de las áreas oceanográficas estudiadas, aunque dispares en su localización geográfica así como en los condicionamientos físicos, se detectaron respuestas similares de la actividad de los organismos en relación a similares estructuras físicas. Veamos cuales fueron los factores comunes a estos muestreos.

4.1.1. Área del Atlántico Central

Gabric *et al.* (1993), en un estudio realizado en el afloramiento norafricano en la zona de Cabo Blanco, concluyen que algunos factores físicos y biológicos se combinan para crear las condiciones en las cuales se forma un filamento de grandes dimensiones que se puede extender a cientos de kilómetros de la costa. Este filamento puede influir en la distribución de biomasa y producción planctónicas en mar abierto. Hernández-León (sometido) relaciona las ondas planetarias o de Rossby con distribuciones de biomasa y actividades enzimáticas (Sistema de Transporte de Electrones: ETS, Glutamato Deshidrogenasa: GDH y Aspartato Transcarbamilasa: ATC) zooplanctónicas. En él se

demuestra la influencia que dichas ondas pueden tener sobre diferentes aspectos de la producción planctónica en áreas que tradicionalmente son consideradas como oligotróficas.

En las figuras 12, 14 y 16 se representan la desviación de la media de las distribuciones de biomasa proteica integrada, actividad ATC específica e integrada, respectivamente, por capas y fracciones de talla. Con el fin de poderlas comparar con la desviación de la media de la distancia entre las isotermas de 15 y 18°C, hemos superpuesto la curva suavizada de ésta (figura 10c) en todas las distribuciones. Como podemos apreciar la biomasa proteica responde a una distribución que depende de la cercanía al continente, es decir, de la proximidad o no del afloramiento africano (ver también sección 3.1.1.), y no de la onda planetaria o de Rossby. Sin embargo, la distribución de la actividad ATC específica y, sobre todo, la integrada por capas, se corresponde con la onda planetaria, principalmente en la zona este del transecto donde se genera la onda y donde la influencia del afloramiento africano es mayor. En el área oeste, más próximo al centro del giro noratlántico, no se aprecia esta relación con tanta claridad. Posiblemente en esta zona, más oligotrófica, la onda se encuentre más debilitada.

La correspondencia que existe entre la biomasa y el afloramiento africano no aparece entre éste y la actividad ATC. Esto puede corroborar el hecho de que los filamentos procedentes de afloramientos pueden transportar, en ocasiones, células y organismos cuya actividad es bastante baja, ya que no se transportan nutrientes (Montero, 1993).

4.1.2. Área de Canarias

Variación entre el norte y el sur del Archipiélago

Montero (1993) demuestra la influencia de las islas en la perturbación de la Corriente de Canarias y en los valores de la actividad respiratoria en el microplancton. Encontró que las actividades del sistema de transporte de electrones (ETS), tanto en la capa de mezcla (ML) como en el máximo profundo de clorofila (DCM), eran dobles en el transecto Sur que en el Norte. Ballesteros (1994) encontró altos valores al norte de Lanzarote y área del afloramiento africano para la concentración de bacterias y cianobacterias en la capa de mezcla y el DCM. Portillo-Hahnefeld (1995) no encontró

diferencias significativas entre ambas radiales para las tasas de ingestión y de egestión en el mesozooplankton. Sin embargo, estas tasas presentan una distribución que se asemeja a la que hemos encontrado para la biomasa proteica mesozooplanctónica.

En el presente trabajo, los valores medios de la biomasa proteica zooplanctónica no difiere en gran medida del norte al sur, excepto en la fracción de talla 200-500 μm (Transecto Norte: $96.96 \pm 83.72 \text{ mg prot} \cdot \text{m}^{-2}$; Transecto Sur: $125.50 \pm 58.31 \text{ mg prot} \cdot \text{m}^{-2}$; tabla 17), aunque no son significativamente diferentes (tabla 15). Sin embargo, este dato está enmascarado por los altos valores encontrados al norte de la isla de Lanzarote donde tanto el choque de la corriente con la isla, como la proximidad del afloramiento africano pueden influir en esta pequeña diferencia. La actividad ATC, generalmente, es mayor al norte, donde también nos encontramos con valores altos al norte de la isla de Lanzarote. Esto puede ser debido al desplazamiento del giro subtropical hacia el este por lo que la influencia del afloramiento puede llegar hasta el norte del Archipiélago o al choque de la Corriente de Canarias con estas islas que produciría un frente que puede traer asociado fenómenos de turbulencia que incrementen la actividad del zooplankton al norte del Archipiélago, en la zona cercana a las islas. Esto se observó en los muestreos realizados alrededor de Gran Canaria donde siempre se encontraron altas actividades al norte de la misma.

Influencia de los remolinos y el afloramiento norafricano

La presencia de giros, tanto ciclónicos como anticiclónicos, en el sur de Gran Canaria, generados en la interacción de la Corriente de Canarias con las islas, así como la entrada al sur de las islas más orientales de filamentos procedentes del afloramiento norafricano, ha sido demostrado en varias ocasiones mediante el análisis de imágenes de satélite de temperatura superficial del mar (AVHRR) (Hernández-Guerra, 1990; Arístegui *et al.*, 1994), de color de la superficie oceánica (Hernández-Guerra *et al.*, 1993) y por datos *in situ* (La Violette, 1974; Arístegui *et al.*, 1994). Para el área de las Islas Canarias son numerosos los trabajos que relacionan diferentes parámetros biológicos (biomasa, actividades enzimáticas, producción,...) con la presencia de estas estructuras oceanográficas. Gómez (1991) describió la influencia de los remolinos sobre la abundancia y actividad del sistema de transporte de electrones (ETS) en el mesozooplankton. Torres (1991) describió valores de excreción de amonio, mediante el estudio de la actividad de la enzima glutamato deshidrogenasa (GDH), superiores en el giro anticiclónico que en el ciclónico. Montero (1993) realizó un estudio de la influencia de dichos giros y de los filamentos procedentes del afloramiento de la actividad ETS en

el microplancton. Los valores mínimos de actividad ETS estuvieron asociados al centro de los giros ciclónicos y los máximos alrededor de éstos. Por otra parte, la actividad ETS en el filamento, en ciertas épocas del año, es baja debida al gran tamaño y poca actividad de las células. Basterretxea (1994) describe una fuerte influencia entre la producción primaria y la presencia del giro ciclónico. Los máximos valores de producción primaria estuvieron asociados a dicho giro. Ballesteros (1994) encontró un aumento de la abundancia de bacterias, cianobacterias y flagelados hacia los márgenes del giro ciclónico y zonas de frentes entre ambos giros. También encontró altos números de cianobacterias y bacterias en las aguas provenientes del afloramiento en octubre, cuando los vientos Alisios se encuentran más debilitados. Portillo-Hahnefeld (1995) observó que el zooplancton estaba pastando más activamente en el centro del giro ciclónico, aunque el contenido de pigmentos en el tracto digestivo en los bordes fue mayor. También observó que existen altos contenidos de pigmentos en el tracto digestivo en las aguas provenientes del afloramiento en la campaña del mes de marzo, aunque no para la de octubre, donde la intensidad de los vientos Alisios es menor y el proceso de advección del agua aflorada es más lento. Todos éstos trabajos coinciden en señalar que en el centro del giro ciclónico, el afloramiento de aguas frías trae consigo un aumento de nutrientes y consiguiente enriquecimiento de la capa eufótica. El giro anticiclónico fue siempre más difícil de localizar en imágenes de satélite. En ellos se produce un hundimiento de materia orgánica hacia capas más profundas.

Montero (1993) observó que el fitoplancton tiende a acumularse en los márgenes de los giros ciclónicos, donde pueden ser pastados activamente por el zooplancton. Esta observación es corroborada por los estudios realizados por Sangrá (1995), utilizando un modelo de distribución de un trazador en una estela de remolinos. Olaizola *et al.* (1993) proponen un modelo para explicar la distribución del fitoplancton en un giro ciclónico en las islas Hawai que se corresponde con lo estudios realizados en el área de Canarias. La formación del giro trae consigo la elevación de las isotermas y coloca los nutrientes y al máximo de clorofila profundo (DCM) en la zona eufótica. Esto hará que las células fitoplanctónicas, que se encuentran en estado de inactividad, ante la disponibilidad de luz y nutrientes, se reactiven (Dugdale, 1976; Mac Isaac *et al.*, 1974, 1985; Zimmerman *et al.*, 1987; Olaizola *et al.*, 1993; Basterretxea, 1994). De esta forma se observan altos valores de producción primaria en la zona central del giro (Falkowski *et al.*, 1991; Olaizola *et al.*, 1993; Basterretxea, 1994). Sin embargo, al existir un retardo entre el aporte de nutrientes y el incremento en las tasas de crecimiento (Collos, 1986), la acumulación de biomasa es baja en el centro del giro, concentrándose en los bordes de éste debido a las características de su movimiento (Falkowski *et al.*, 1991; Montero,

1993; Olaizola *et al.*, 1993). Cabría esperar que el mesozooplankton también se acumulara en los bordes, lugar en el que se alimenta activamente de células fitoplanctónicas (Gómez, 1991). En estos bordes la cantidad del alimento es superior pero no su calidad, por lo que podrían ingerir más (Portillo-Hahnefeld, 1995), liberándose mayor cantidad de productos orgánicos al medio, lo que favorecería el crecimiento bacteriano (Ballesteros, 1994). En el agua proveniente del afloramiento, al no transportar nutrientes (Gabric *et al.*, 1993; Basterretxea, 1994) nos vamos a encontrar con muchas células fitoplanctónicas de gran tamaño pero poco activas (Montero 1993), por lo que la producción puede ser inferior a la encontrada en el centro del giro ciclónico, aunque superior al resto del área muestreada.

En el presente trabajo hemos calculado el valor medio de la biomasa proteica integrada hasta los 200 m y de la actividad ATC específica e integrada hasta los 200 m en las más importantes estructuras oceanográficas encontradas: giro ciclónico, giro anticiclónico y zona de influencia del afloramiento africano, para las campañas oceanográficas EMIAC 9006, EMIAC 9103 y MAST 9110 (tablas 6, 9 y 11). Por lo general, la biomasa presenta sus máximos, para todas las fracciones de talla, en el área de influencia del afloramiento africano y del giro anticiclónico, mientras que los mínimos se localizan en el giro ciclónico. Algo similar ocurre con la actividad ATC con mínimos en el centro del giro ciclónico y máximos relativos en los bordes del mismo y en el giro anticiclónico y zona frontal del filamento. No obstante, en la mayoría de los casos, los valores medios entre dichas estructuras, tanto para la biomasa como para la actividad ATC, no son significativamente diferentes y es la propia dinámica de cada estructura la que determina la distribución de estos parámetros.

Así en el centro del giro ciclónico aparece una menor biomasa zooplantónica, mientras que la mayor actividad ATC se localiza en los bordes del mismo. En el centro del giro ciclónico se produce un transporte vertical de agua hacia la superficie lo que implica la inyección de aguas frías ricas en nutrientes en la zona fótica. Esto trae consigo un aumento de la producción primaria en el centro del giro ciclónico (Basterretxea, 1994) y la posterior acumulación fitoplanctónica en los bordes del mismo debido a su propia dinámica (Aristegui *et al.*, 1994). Es en dichos bordes donde el zooplankton se alimenta (Portillo-Hahnefeld, 1995) y donde los valores potenciales de producción secundaria planctónica aumentan. Sin embargo, en los giros anticiclónicos se produce el efecto contrario, lo que compensa la dinámica del giro ciclónico. Aquí la biomasa es mayor, mientras que la actividad ATC disminuye. Por último, encontramos en la zona de influencia del afloramiento la mayor biomasa, sobre todo para la campaña de octubre

donde existían valores elevados de cianobacterias (Ballesteros, 1994). En esta zona los valores son comparables a los del giro ciclónico y superiores, para la campaña de marzo, a los del giro anticiclónico. Las aguas del afloramiento al sur del archipiélago Canario (entre Fuerteventura y Gran Canaria) sufren un giro ciclónico, por lo que se produce el mismo fenómeno que en el giro ciclónico al suroeste de Gran Canaria, la mayor actividad se sitúa en los bordes del giro, es decir en el propio filamento y las menores en la zona central del mismo. El mismo comportamiento puede ser observado en la campaña MAST 9308, donde tanto la biomasa como la actividad ATC son altas en el área próxima al continente africano. Pero, al alejarnos del mismo la biomasa disminuye y la actividad ATC presenta sus máximos valores asociados a la zona frontal entre el filamento y las aguas que lo circundan. Los menores valores aparecen en el giro que se forma al interaccionar dicho filamento con las estructuras oceanográficas generadas al sur de Gran Canaria.

Sin embargo, los giros que se producen al sur de las islas no son geostroficados y por lo tanto son estructuras inestables. Esto implica una importante variabilidad física que se verá reflejada en una variabilidad biológica. Esta característica hará que la respuesta de la comunidad planctónica sea difícil de determinar. En este sentido nuestro muestreo no ha sido el adecuado para estudiar claramente la distribución y actividad de los organismos en relación a dichas estructuras oceanográficas. Un ejemplo de ello se aprecia en las imágenes de distribución de clorofila del sensor CZCS donde los incrementos de la misma en los bordes de los giros son muchas veces de una extensión menor que la distancia entre estaciones en nuestros muestreos. Por tanto, éstos no parecen ser adecuados y se requeriría una mayor densidad de estaciones en un menor tiempo. El muestreo en continuo (p.e. con onduladores) sería una posible solución al estudio de las relaciones entre dichas estructuras y su impacto biológico.

Finalmente, nuestros datos confirman que todos estos fenómenos de enriquecimiento local (giros, filamentos, choque de la corriente con las islas, etc.) confieren al sistema un carácter de transición entre las aguas eutróficas del afloramiento norafricano y las oligotróficas del Atlántico Central.

4.1.3. Área del Mar Báltico

La temperatura, la luz, la salinidad y la concentración de alimento son factores limitantes en la distribución del zooplancton en el Mar Báltico. Los máximos de biomasa zooplanctónica se producen en verano, cuando la temperatura del agua es más alta (Lindahl, 1977; Eriksson *et al.*, 1977; Hernroth y Ackefors, 1979), siendo relativamente baja en primavera, cuando se produce el "bloom" fitoplanctónico con el aumento de sur a norte de la temperatura y la luz (Hernroth y Ackefors, 1979). La materia orgánica producida puede ser consumida por los copépodos, aunque la mayor parte de la materia orgánica producida se sedimenta y es utilizada por la macrofauna bentónica (Elmgren, 1978; Smetacek, 1980), por lo que la transferencia de energía desde la producción primaria a la del zooplancton es baja. El Mar Báltico posee una compleja hidrografía ya que existen numerosos fenómenos locales que influyen en ella como son los aportes terrígenos, intrusiones de agua salina, etc. Así, por ejemplo, Tiselius *et al.* (1991) concluyeron que tanto la fuerte mezcla horizontal y vertical, como los frentes y giros en el estrecho de Skagerrak influían en el crecimiento de diatomeas. Por esta causa, no se han realizado muchos estudios de la distribución horizontal del zooplancton (e.g. Vuorinen y Vihersaari, 1989), aunque se conoce que son más abundantes en zonas someras, ya que las zonas profundas son, normalmente, anóxicas. No obstante, en estas zonas profundas, algunos procesos como las pequeñas turbulencias producidas por el agua que fluye sobre el sedimento, hacen que los niveles de oxígeno aumenten y los organismos se puedan distribuir por toda la columna de agua. Portillo-Hahnefeld (1995) encontró que el contenido de pigmentos y los parámetros alimenticios en el mesozooplancton variaba desde el suroeste hacia el noreste con la salinidad y la temperatura. Así, las actividades alimenticias fueron mayores en el área noreste y en estaciones cercanas a costa.

Es más conocida la distribución vertical del zooplancton, que se encuentra estrechamente ligada a la estructura en tres capas que presenta el Mar Báltico. Algunos autores han demostrado que algunas especies zooplanctónicas viven principalmente encima de la termoclina durante el día (*Acartia* y *Eurytemora*), mientras que otras se distribuyen por debajo de la misma (e.g. *Centropages* y *Temora*) (Ackefors, 1969; Lassig y Niemi, 1978; Burris, 1980). Viitasalo *et al.* (1980) demuestran que mientras una especie de cladoceros (*Podon*) viven sobre la termoclina, otra (*Evadne*) realiza migraciones a través de la misma. Portillo-Hahnefeld (1995) observó que la mayor parte de la actividad alimenticia se desarrollaba en los estratos superficial e intermedio para las fracciones de talla 100-200 y 200-500 μm . Sin embargo, para la fracción 500-1000 μm

encontró niveles de fluorescencia en el tracto digestivo en profundidad. En nuestro trabajo no se observó ningún patrón claro, tanto en la distribución horizontal como vertical, para la biomasa proteica y la actividad ATC. Las características locales de cada una de las estaciones estudiadas parecen tener una mayor influencia. No obstante, la biomasa en la campaña BALTEX'90 posee un ligero gradiente que aumenta desde el suroeste al noreste, aunque al igual que en la campaña BALTEX'91, los valores en la zona central del Mar Báltico son bastante elevados. También los valores de la capa profunda son inferiores para la primera campaña. En cuanto a la actividad ATC, no se aprecian diferencias significativas con la profundidad. En ocasiones, la actividad en la capa profunda supera a la de las capas más superficiales (e.g. estación 213b en la campaña BALTEX'90). Por ello parece evidente el comportamiento migratorio para los organismos de mayor tamaño (Viitasalo *et al.*, 1990, Portillo-Hahnefeld, 1995). Para este tipo de estudios, parece más acertado realizar muestreos para cada zona individualmente como el llevado a cabo en la Bahía de Pomerania ya que el Mar Báltico posee una compleja hidrografía con gran influencia de los factores físicos (luz, temperatura, etc.), importantes aportes terrígenos, intrusiones de agua de diferente salinidad, estratificación de la columna de agua, etc (Portillo-Hahnefeld, 1995).

Uno de los fenómenos más importantes en la distribución planctónica es el aporte desde el continente producido por los grandes y contaminados ríos que desembocan en el Mar Báltico. Esto trae consigo un aumento de la turbidez por lo que la capa eufótica se desplaza hacia la superficie del mar, produciéndose altas proliferaciones de fitoplancton debido al aporte de nutrientes (ver figura 58). Viitasalo *et al.* (1995) postularon que si la entrada de agua desde ríos aumenta junto con la temperatura y estabilidad de la capa superficial del mar, la abundancia de cladóceros y de *Eurytemora affinis*, así como la biomasa zooplanctónica total podría incrementarse en el Golfo de Finlandia. Mallin *et al.* (1993) observaron que la variación en la aporte del río Neuse (Carolina del Norte, EE.UU.) regulaba la magnitud de la producción primaria en el estuario. Castel (1993) también observó que la abundancia de *Eurytemora affinis* y *Acartia bifilosa* en el estuario del río Gironde (Francia) podría estar asociado a las variaciones en el aporte fluvial. La pluma que se forma en la desembocadura del río Oder (Bahía de Pomerania) es considerada como muy productiva con altas biomasa fito y zooplanctónicas durante todo el año (Harrison *et al.*, 1983; 1991). Portillo-Hahnefeld (1995) encontró niveles de fluorescencia en el tracto digestivo más altos en esa zona que en el resto del Mar Báltico, con un decrecimiento a medida que nos alejamos del área afectada por el "bloom" fitoplanctónico. Aunque el valor medio tanto de la biomasa como de la actividad ATC mesozooplanctónica es similar al medido en el resto del Mar Báltico, aparece una

distribución que se corresponde de forma directa con la hidrografía de la zona y con lo encontrado por Portillo-Hahnefeld (1995). Así, nos encontramos con altos valores de biomasa y actividad ATC frente a la desembocadura del río Oder, con mínimos relativos entre ésta y mar abierto. No obstante, en la zona costera al noroeste del área estudiada también aparecen valores altos.

Con todo lo visto podemos deducir que la complejidad hidrográfica, así como la gran cantidad de interacciones tróficas, hacen que no sea fácil estudiar los diferentes parámetros biológicos para todo el Mar Báltico. Estudios que abarquen una zona limitada, como el realizado en el presente trabajo para la Bahía de Pomerania, parecen los más adecuados.

4.1.4. Área del Estrecho de Bransfield (Antártida)

No está muy claro el papel del Océano Sur en la captación de CO₂ atmosférico, y, aunque por lo general la producción primaria no está limitada por la disponibilidad de nutrientes, la eficiencia de la "bomba biológica" es baja. Una de las principales causas de esta baja eficiencia puede ser debida a la presión de pastaje del zooplancton. Dentro de este contexto, el Estrecho de Bransfield destaca por poseer una productividad primaria superior a la existente en áreas vecinas (Rakusa-Suszczewski, 1980), así como altos valores de sedimentación de materia orgánica (Wefer y Fisher, 1991). Arístegui y Basterretxea (1992), en un estudio preliminar sobre producción y respiración en la campaña Bransfield 9112, muestran que el "bloom" fitoplanctónico no es homogéneo por la alta variabilidad de las tasas metabólicas. Esto es debido a la complejidad hidrográfica de la zona, que influye sobre los ciclos de producción de los organismos.

Además de ser una de las zonas antárticas más importantes en el desove, cría y alimentación tanto del krill, *Euphasia superba* (Hempel et al., 1979; Witeck et al., 1980; Ross y Quentin, 1982; Brinton y Townsend, 1984) como de larvas de peces (Loeb, 1991; Morales-Nin, 1992), el Estrecho de Bransfield posee un zooplancton muy heterogéneo (Mujica y Torres, 1982; Mujica y Asencio, 1985; 1986) con grupos que, bajo ciertas circunstancias, alcanzan una gran importancia como es el caso de las salpas (Schnack-Schiel y Mujica, 1992). Durante el período de muestreo se produjo un importante "bloom" de estos organismos que, en ocasiones, llegaban a colapsar las redes empleadas en las pescas zooplanctónicas. Portillo-Hahnefeld (1995) observó que la distribución del contenido de pigmentos en el tracto digestivo de las salpas fue de hasta

tres órdenes de magnitud superior al calculado para otros grupos zooplanctónicos, siendo las mayores responsables del consumo de la producción primaria de la zona. Otro grupo importante del zooplancton en la zona es el de copépodos que también podrían tener una gran importancia en el consumo de la producción primaria (Huntley y Escritor, 1991). Éstos pueden consumir de tres a ocho veces más producción primaria que los eufausiáceos (Conover y Huntley, 1991). Estos datos fueron corroborados por Portillo-Hahnefeld (1995) que encontró mayor contenido de pigmentos en el tracto digestivo en copépodos, excepto en el Mar de Bellingshausen. Los máximos valores de este contenido de pigmentos en copépodos se encuentran al este y oeste del Estrecho de Bransfield (Poartillo-Hahnefeld, 1995), lugar donde Basterretxea y Aristegui (1994) encuentran los máximos de producción primaria. Por último, destacar el reciente trabajo de Aristegui y Montero (1995) que relaciona la respiración comunitaria planctónica con la temperatura y la distribución de salinidad en las masas de agua típicas de la zona.

En el presente trabajo, los parámetros biológicos estudiados se compararon con las diferentes masas de agua existentes en la zona (ver figura 63c). Como se puede observar en la tabla 21 no existen diferencias significativas entre la biomasa encontrada en cada una de las cuatro masas de agua. La actividad ATC, tanto específica como integrada hasta los 200 m, presentó una gran variabilidad entre las cuatro masas de agua para las tres fracciones de talla estudiadas. Si observamos el valor medio de todas las fracciones no se detectan grandes variaciones entre las masas de agua, aunque para la actividad ATC específica el mínimo se sitúa en el agua del Bransfield y para la integrada en la de Bellingshausen.

A pesar de que no se detecta ninguna relación entre los parámetros biológicos y las diferentes masas de agua, si se aprecia una distribución que depende de las estructuras oceanográficas existentes. Así nos encontramos con bajos valores en el área central del giro al suroeste de la isla de Decepción y altos alrededor del mismo y en el frente que se genera entre el agua propia del Bransfield y el agua del Mar de Weddell.

De esta manera podemos concluir que las actividades ATC se incrementan en zonas de frentes como ocurre también en la zona frontal del filamento que se genera en el afloramiento norafricano. Es también elevado en los bordes de los giros ciclónicos, mientras que en las áreas centrales de los mismos la actividad alcanza valores relativamente bajos. Esto último puede ser observado en el giro que forma el citado filamento y en los giros ciclónicos que se generan al sur o suroeste de la isla de Gran

Canaria, aunque en este caso la inestabilidad de los mismos y la resolución espacial del muestreo impidieron que se observara dicha distribución con claridad.

4.2. Variación temporal de la Actividad ATC

La actividad ATC, al igual que otros parámetros estudiados en el mesozooplankton, como la producción, el crecimiento, etc... varía durante el ciclo diario y a lo largo del año. En nuestro estudio sólo pudimos estudiar dicha variación temporal para el área de Canarias. La variación diaria en la campaña EMIAC 9006, en una estación situada en el borde del talud y en el borde del giro ciclónico encontrado para esta campaña, al sur de la isla de Gran Canaria. La anual en las aguas que rodean a dicha isla, ya que es la única zona donde se realizaron campañas oceanográficas en diferentes épocas del año.

4.2.1. Variación diaria

La variación diaria del zooplankton constituye uno de los factores más importantes en el funcionamiento de los sistemas pelágicos. La migración vertical conlleva una variación día-noche del pastaje y por lo tanto de otras tasas metabólicas como la de crecimiento. Por otro lado, los organismos no migradores poseen también ritmos diurnos de alimentación en relación al ciclo diario. Así es común encontrar copépodos con alimentación nocturna (Dagg y Grill, 1980; Durbin *et al.*, 1990). Otros autores sugieren la posibilidad de que los organismos zooplanktónicos posean un comportamiento de inanición y saciado durante la noche (Simard *et al.*, 1985; Ishii, 1990; Atkinson *et al.*, 1992, Gibbons, 1993; Dam y Williams, 1993). Este fenómeno puede producir un aumento en el metabolismo de dichos organismos aunque con un cierto desfase como sugieren Checkley *et al.* (1992). Otros factores como la cantidad y calidad del alimento, procesos de advección desde el remolino ciclónico o elevaciones de la termoclina pueden influir en la variación tanto de la biomasa como de las tasas metabólicas.

Con el fin de comparar las estaciones realizadas de día con las realizadas de noche, se les aplicó a éstas últimas un factor de corrección (noche/día) que nos da idea de en que zonas y que tamaño de organismos pueden realizar migraciones verticales

diarias (tablas 1, 3, 5, 8, 13, 14, 16, 18, y 20). Por regla general la biomasa proteica integrada fue superior durante la noche que durante el día para las mayores fracciones de talla, destacando un valor del factor noche/día para las fracciones de $> 1000 \mu\text{m}$ en el área del afloramiento africano y las aguas antárticas de 2.63 y 6.25, respectivamente (tablas 16 y 20). Esto nos hace pensar que podemos corroborar el carácter migrador en el zooplancton y que este es más evidente a medida que aumentamos en el tamaño de los individuos. Sin embargo, para la actividad ATC existe una gran variabilidad para todas las zonas y fracciones de talla estudiadas. En este caso parece más correcto pensar que otros factores como la temperatura, disponibilidad de alimento, proximidad a zonas costeras, estructuras oceanográficas, etc. generan una mayor variabilidad que la presencia o no de luz solar.

En el presente trabajo, para la estación "YOYO", se observaron elevaciones de las isotermas con un período semidiurno, lo que hace pensar en la influencia de la marea sobre el fenómeno. La distribución de la biomasa total comenzó con altos valores al iniciarse la noche que fueron disminuyendo hasta el mediodía, para otra vez aumentar hasta el principio de la segunda noche (figura 26). Este comportamiento también se observa en las tres clases de tallas estudiadas. Por su parte la actividad ATC presentó sus máximos al principio de la noche y al amanecer. Sin embargo, parece difícil pensar que la actividad ATC responda instantáneamente a un cambio en la cantidad de alimento disponible. Ante estas distribuciones de biomasa y actividad ATC y teniendo en cuenta la elevación de las isotermas, parece más correcto argumentar que el patrón se asemeja más al que se produce en los remolinos ciclónicos donde la mayor actividad se sitúa en el centro de la cúpula de agua fría, mientras que los organismos se acumulan en las depresiones de la misma.

4.2.2. Variación anual

Primero nos gustaría hacer constar que para el Mar Báltico, aunque las dos campañas se realizaron en Mayo, la actividad ATC, tanto específica como integrada, alcanzó un valor medio total inferior en la campaña BALTEX'90 que en la BALTEX'91 (tabla 19). Estos valores parecen estar íntimamente ligados a las condiciones de temperatura y concentración de alimento, ya que para la primera campaña el rango de valores para la temperatura fue menor y el de clorofila *a* integrada mayor que para la segunda (ver figuras 50 y 54).

Para el área alrededor de la isla de Gran Canaria nos vamos a centrar en las campañas EMIAC 9006 realizada en Junio, la EMIAC 9103 en Marzo y la MAST 9110 en Octubre. No hay que olvidar que la variación temporal se encuentra condicionada a su vez por los fenómenos oceanográficos encontrados en la zona de muestreo, es decir, por la variación espacial.

En Marzo parece que ya ha tenido lugar un "bloom" fitoplanctónico y por lo tanto la concentración de clorofila es mayor en la zona. Esto se corresponde con los valores medios más altos de biomasa proteica zooplanctónica para las fracciones de talla estudiadas (tabla 17). Sin embargo, las actividades ATC son las menores de las tres épocas estudiadas (valor medio total de $0.46 \text{ nmol C-A} \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$). Además hay que hacer notar que, en esta época, las aguas provenientes del afloramiento africano traen consigo altas concentraciones relativas de clorofila, pero bajas tasas de crecimiento (Basterretxea, 1994), lo que puede derivar en que no sean activamente ingeridas por el zooplancton.

En Junio la intensidad de los vientos alisios permite la sólida presencia de estructuras oceanográficas como frentes y giros ciclónicos y anticiclónicos (ver sección 3.2.3.). Probablemente en esta época del año éstas estructuras determinan los valores y distribución tanto de la biomasa como de la actividad ATC. Los valores medios de biomasa proteica fueron ligeramente inferiores a los de las otras dos campañas oceanográficas pero, sin embargo, la actividad ATC es la mayor encontrada en la zona. Estos altos valores están influenciados por los altos valores encontrados en la zona del giro ciclónico y la de choque de la Corriente de Canarias, más intensa en esta época, con la isla de Gran Canaria.

En Octubre los vientos alisios se encuentran más debilitados y la columna de agua presenta una gran estratificación con una menor productividad primaria (Basterretxea, 1994). No obstante, la biomasa proteica zooplanctónica presentó valores medios comparables con los de la campaña oceanográfica de Marzo, excepto en las fracciones de talla $500\text{-}1000 \mu\text{m}$ y $> 1000 \mu\text{m}$ donde fue menor de la mitad. Mientras que los valores medios de la actividad ATC, sin llegar a ser los mayores, son anormalmente altos a lo que cabría esperar. Los valores de biomasa pueden ser explicados por la llegada de organismos en las aguas provenientes del afloramiento africano. Sin embargo la alta actividad ATC parece venir dada, al igual que en la campaña de Junio, por la influencia del giro ciclónico y el choque de la corriente con Gran Canaria, aunque en este caso dicha influencia no se manifiesta tan claramente. Montero (1993) también obtiene valores

de actividad del sistema de transporte de electrones (ETS) altos y lo explica en función de la intrusión de aguas provenientes del afloramiento africano que transportan materia orgánica, aunque no nutrientes lo que no contribuye al aumento de la productividad fitoplanctónica autóctona.

4.3. Comparación entre las diferentes áreas oceanográficas

Como es obvio las diferentes áreas oceanográficas estudiadas presentan características biológicas diferentes. Desde una zona tradicionalmente considerada como oligotrófica (centro del giro central noratlántico), hasta áreas con características eutróficas en primavera (Mar Báltico) o en el verano austral (Estrecho de Bransfield), pasando por zonas donde la influencia de estructuras oceanográficas o el aporte de materia alóctona hacen que se considere como mesotrófica, encontramos un amplio abanico de posibilidades que nos permite comparar los parámetros biológicos estudiados. Recientemente, Longhurst *et al.* (1995) basándose en imágenes de satélite del sensor de color CZCS da un valor medio de producción primaria para diferentes áreas que separa según sus características oceanográficas. Así, para la zona del Giro Tropical Noratlántico estima un valor de $0.29 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$; para la zona Costera de la Corriente de Canarias, donde se incluye el afloramiento norafricano, de $2.01 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$; para la Plataforma Continental del Atlántico Norte, que incluye el Mar del Norte y el Mar Báltico, de $2.00 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$; y para la zona Polar Austral, entre la Convergencia Antártica y el Continente, de $1.09 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{día}^{-1}$.

Si nos fijamos en la tabla 25 donde se representa el valor medio total de la biomasa proteica integrada y actividades ATC específica e integrada, podemos observar que la mayor biomasa aparece en el área de Canarias y del Mar Báltico. Esto no parece lógico ya que el área del Mar Báltico en la época estudiada debería tener una biomasa claramente superior a la de Canarias. Sin embargo, la inclusión en ésta última área de los datos de la zona del afloramiento africano (donde Longhurst *et al.* (1995) encontraron la mayor producción primaria), principalmente para la fracción $> 1000 \mu\text{m}$, hacen que los valores se incrementen por encima de lo que cabría esperar (ver tabla 17). Por contra, los valores más bajos se localizan en la Antártida (tabla 22).

Tabla 25. Media y desviación estándar ($X \pm SD$) de la biomasa integrada (B. int.) y actividades específica (ATCs) e integrada (ATC int.) para las diferentes regiones oceanográficas estudiadas.

	B. int. (mg prot · m ⁻²)	ATC s (nmol C-A · mg prot ⁻¹ · min ⁻¹)	ATC int. (nmol C-A · m ⁻² · min ⁻¹)
Atlántico Central	38.37 ± 23.83 (190)	1.45 ± 2.85 (161)	43.72 ± 75.56 (161)
Canarias	110.42 ± 144.33 (610)	2.60 ± 3.50 (548)	268.88 ± 676.03 (548)
Mar Báltico	103.66 ± 81.60 (231)	4.44 ± 4.20 (203)	446.14 ± 647.22 (203)
Antártida	15.76 ± 12.14 (148)	3.51 ± 4.68 (131)	40.39 ± 70.18 (131)

Sin embargo los datos más relevantes los encontramos en la comparación de la actividad ATC específica. Como cabría esperar el valor medio más bajo se encuentra en el Atlántico Central que constituye un área oligotrófica, aunque, como ya hemos visto, la presencia de ondas planetarias (sección 3.1.1.) hacen que este valor sea ligeramente superior al esperado. En el área de Canarias nos encontramos con un valor medio superior al anterior, esto es debido a las características particulares de esta zona donde tanto las estructuras oceanográficas producidas al paso de la corriente de Canarias como la influencia del afloramiento africano determinan su carácter mesotrófico. Es en el Estrecho de Bransfield y en el Mar Báltico donde, al poseer características eutróficas, encontramos los mayores valores de actividad ATC, superior para el segundo por la alta productividad que se produce cuando llega el "bloom" fitoplanctónico.

Estos valores de actividad ATC parecen tener una clara relación con los encontrados para producción primaria por Longhurst *et al.* (1995), aunque las regiones oceanográficas descritas por éstos abarcan áreas mucho mayores que las estudiadas en el presente trabajo.

4.4. Relación entre la actividad ATC y la temperatura

La temperatura del agua, debido a su influencia en numerosos procesos físicos, químicos, geoquímicos y biológicos, es uno de los parámetros físicos más importantes en el medio marino. La temperatura controla las tasas a las cuales las reacciones químicas y los procesos biológicos tienen lugar. Además, junto con la salinidad, determina la densidad de las masas de agua la cual influye de manera decisiva en el movimiento vertical de las mismas. También es de vital importancia en la concentración de los gases disueltos en el mar como el oxígeno y el dióxido de carbono. Por último, cabe reseñar que la temperatura posee una gran influencia en la distribución de los organismos que viven en el mar.

Algunos autores han encontrado una dependencia entre las tasas de crecimiento zooplanctónica y la temperatura (e.g. Mullin y Brooks, 1970; McLaren y Corkett, 1981; Huntley y Lopez, 1992; White y Roman, 1992; Iguchi e Ikeda, 1995). McLaren y Corkett (1981) afirman que la producción de *Eurytemora herdmanni* puede ser calculada a partir de los datos de biomasa y temperatura, siempre y cuando asumamos que los animales se encuentran saciados. Por otro lado Huntley y Lopez (1992) postulan que las tasas de crecimiento para toda la comunidad pueden ser explicadas solamente por la temperatura y no depende del peso individual ni de la concentración de alimentos, ya que éste se encuentra distribuido en "manchas" de alta concentración que son encontradas fácilmente por el zooplancton.

No se conoce literatura en la que se relacione la temperatura del medio con la actividad ATC zooplanctónica. En el presente trabajo, la columna de agua en la que se ha realizado el muestreo para todas las campañas oceanográficas realizadas, posee un amplio rango de temperatura que, en ocasiones, incluyen estructuras como la termoclina, donde los valores varían notablemente con la profundidad. No obstante, hemos considerado conveniente relacionar dicha actividad con una temperatura que diferencie unas estaciones de otras para una misma zona estudiada. Se ha constatado que, para todas las áreas oceanográficas estudiadas, existen rangos de temperatura donde la actividad ATC es máxima. Normalmente, estas temperaturas se corresponden con estructuras oceanográficas que por su propio comportamiento favorecen el aumento de dicha actividad en los organismos, como es el caso de los valores encontrados para Canarias en el área del afloramiento africano o, de forma más patente, la temperatura a la cual se produce el máximo tardío de invierno (18-19°C) y que se corresponde con la mezcla vertical.

4.5. Relación entre la actividad ATC y la clorofila *a*

La influencia en las tasas de crecimiento zooplanctónica tanto de la cantidad como de la calidad del alimento ha sido uno de los aspectos más estudiados en oceanografía. Existen experimentos de laboratorio que demuestran inequívocamente que la alta concentración de alimento aumenta la tasa de crecimiento (e.g. Vidal, 1980) y reduce la duración de los diferentes estados de desarrollo (e.g. Klein-Breteler et al., 1982). Hirche y Kattner (1993) realizan experimentos de producción de huevos con hembras de *Calanus glacialis* en condiciones de buena alimentación y de inanición. Encontraron que durante cierto tiempo las hembras producían la misma cantidad de huevos, pero que tras este período las bien alimentadas seguían aumentando la puesta, mientras que las que se encontraban en estado de inanición mantenían constante, durante un tiempo, la puesta y posteriormente la reducían, llegando en algunos casos hasta ser nula (su figura 3). Rothaupt (1990) nos muestra la relación entre la concentración de alimento y las tasas de crecimiento para rotíferos. A altas concentraciones de alimento la tasa de crecimiento se mantiene constante o disminuye como en el caso de ser alimentados con *Chlamydomonas sphaeroides* (su figura 1a). También nos muestra diferentes tasas de crecimiento según el alimento proporcionado lo que implica una dependencia en la calidad del alimento. Huntley y Boyd (1984) postularon que el crecimiento del zooplancton dependía del alimento en zonas oceánicas, pero no en zonas costeras. Sin embargo, Huntley y Lopez (1992) aseguran que todos los trabajos donde se demuestra la relación entre las tasas de crecimiento y la concentración de alimento no tienen en cuenta la distribución en "manchas" que presenta el alimento en estado natural y llegan a la hipótesis de que las tasas de crecimiento en copépodos no están, normalmente, limitadas por el alimento.

Es escasa la literatura que presenta relaciones entre la cantidad de alimento y la actividad ATC. Erickson y Selivonchick (1987) demuestran que, para un tipo de ostras del Océano Pacífico (*Crassostrea gigas*), alimentadas con diferentes dietas basadas en yema de huevo, la actividad ATC específica era menor a bajos o altos niveles de la dieta. Bergeron (1995) muestra un retardo entre los máximos de concentración de clorofila y de actividad ATC en una estación realizada en el afloramiento de la costa sur de Portugal (38°N) al final del verano de 1981. En el presente trabajo encontramos una relación que nos descubre máximas actividades de ATC en un determinado rango de concentración de clorofila *a*. Se observó también que un valor constante de concentración de clorofila *a*, la actividad ATC específica presenta un amplio rango de valores (entre los 0 y los 20 nmol C-A · mg prot⁻¹ · min⁻¹), para todas las áreas oceanográficas estudiadas (figuras 73, 74 y

75), excepto para el Atlántico Central donde no se obtuvieron datos de clorofila. Por tanto, si asumimos que existe alguna relación entre la actividad ATC y las tasas de crecimiento, éstas van a depender a si mismo de la cantidad y, sobre todo, de la calidad del alimento, aunque éste no sea limitante. En este sentido, hemos observado las mayores actividades en los rangos bajos de clorofila. Esto puede indicarnos que en el océano el crecimiento de los organismos responde mejor a los altos valores de producción primaria que a la cantidad de clorofila. Esta característica estaría de acuerdo con numerosos trabajos que indican que el zooplankton se distribuye e ingiere activamente allí donde las células están creciendo (ver Richman y Rogers, 1969; Cowles *et al.*, 1988, entre otros).

4.6. Relación entre la actividad ATC y la biomasa proteica

La relación entre algún proceso metabólico (e.g. crecimiento) y la biomasa corporal es descrita normalmente por la siguiente ecuación alométrica:

$$V = aW^b$$

donde V es la tasa metabólica estudiada, W es la biomasa corporal y a y b son constantes calculadas empíricamente. Sin embargo, la biomasa corporal utilizada puede ser una fuente de error, particularmente en estudios donde nos podemos encontrar con diferentes estados de desarrollo para una misma especie (Berges *et al.*, 1990). En invertebrados la composición corporal es muy variable (incluso dentro de los adultos). También puede estar afectada por la concentración de alimento (Mayzaud, 1986). Algunos autores han intentado relacionar el crecimiento con la talla, estado de desarrollo o biomasa de los individuos (e.g. Båmstedt y Skjoldal, 1980; Klein-Breteler *et al.*, 1982; Harris, 1983; Sabatini y Kjørboe, 1994; Kjørboe y Sabatini, 1995). Sin embargo, relacionan el crecimiento con la biomasa por individuo y no con la de toda la población.

Bergeron (1983; 1986; 1995) postula la existencia de una relación alométrica entre la actividad ATC y la biomasa proteica. Según este autor la biomasa es el factor esencial de regulación de la potencialidad de producción de una población mesozooplancónica dada en un medio concreto. Sin embargo, tanto el crecimiento como la producción mesozooplancónica pueden presentar fluctuaciones temporales debido a diferencias cualitativas del medio, influenciado por condiciones meteorológicas

particulares, por lo que la actividad ATC puede presentar relaciones diferentes a las esperadas (Bergeron, 1986). En el presente trabajo también hemos constatado que puede haber una gran variación espacial debido a las estructuras oceanográficas presentes en el medio, así como los ya observados de la temperatura y la cantidad y calidad del alimento. Todos estos factores hacen que la relación entre la actividad ATC y la biomasa en el medio marino tenga, por sí sola, difícil explicación.

4.7. Relación entre la Actividad ATC y tasas de crecimiento

La relación entre tasas de crecimiento y actividad ATC en copépodos no es simple. Hoy en día, la ausencia de una auténtica relación entre ambos parámetros no valida el uso de esta enzima para el cálculo de tasas de crecimiento en el océano. No obstante, la presencia de líneas de regresión paralelas (figura 78) podría representar una relación compleja. Primero, la aspartato transcarbamilasa es medida en saturación de sustrato y por lo tanto a V_{max} . Sin embargo, en la naturaleza no siempre células se van a encontrar en saturación de sustrato. Al representar la tasa de crecimiento ("in situ") frente a la actividad ATC ("in vitro") nos aparecen líneas paralelas (ver figura 78). Si en una comparación entre actividad ATC y crecimiento, los organismos se encuentran con sus células saturadas de sustrato de la reacción enzimática, encontraremos una relación que vendría definida por los puntos negros de la figura 80. Si por el contrario los organismos no están saturados en la naturaleza (o en el experimento para determinar dicha relación) estaríamos un valor en saturación "in vitro" con un valor no saturado "in situ" con lo que aparecería una relación distinta, paralela a la primera (puntos blancos en la figura 80). Este problema podría explicar las líneas paralelas encontradas en la figura 78. Habría que medir siempre el sustrato celular a la hora de realizar el ensayo enzimático. La actividad de la enzima debe ser proporcional a la concentración de la enzima, siendo invariable la constante de Michaelis-Menten (K_m). De ser así, no debería esperarse ninguna relación entre los dos parámetros, y la variabilidad encontrada en el presente trabajo respondería a diferencias en actividad debido a la presencia o ausencia de organismos trabajando en saturación de sustrato. No obstante, la aspartato transcarbamilasa es conocida como una enzima alostérica donde hay un efecto regulador por uno de los productos teniendo, por tanto, una K_m variable.

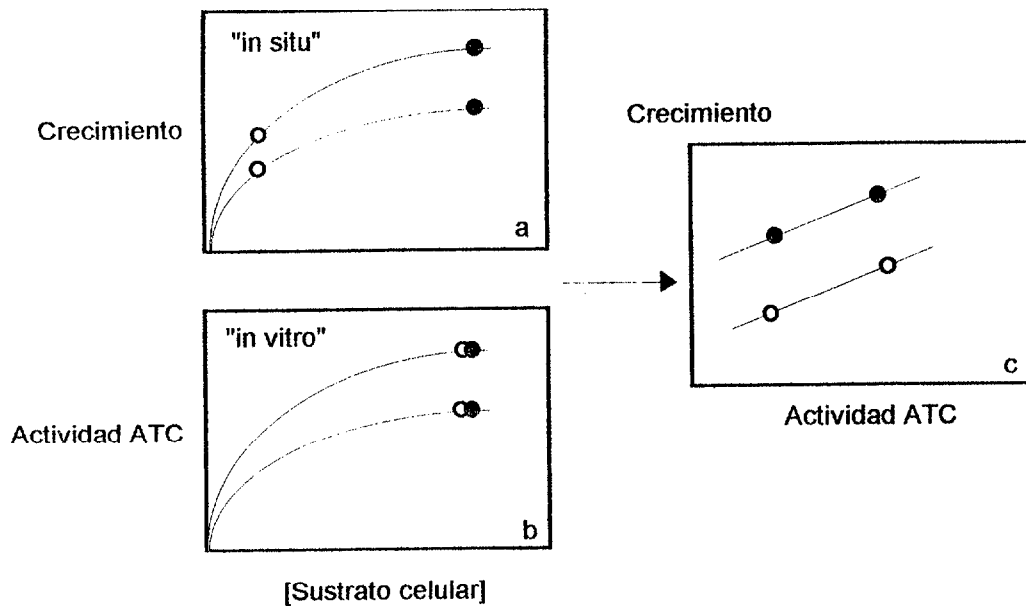


Figura 80. Modelo simple que ilustra el problema de medir actividades enzimáticas en saturación de sustrato (ver texto).

En segundo lugar, el no acoplamiento entre ambos procesos produce otra fuente de incertidumbre. De hecho, la fuerte correlación encontrada entre tasas de crecimiento y actividad ATC en larvas de peces por Bergeron (1982) se hizo relacionando la tasa de crecimiento con la actividad ATC del día anterior. En el presente trabajo, observamos tasas de crecimiento negativas coincidiendo con altos valores de la actividad ATC. Las líneas de regresión paralelas aparecen cuando existe un retardo entre dos procesos. Nuestro intervalo de muestreo, así como la duración del experimento, parecen inadecuados para comprobar el desacople entre ambos parámetros. Un tercer problema es el relacionado con la baja precisión y exactitud obtenida de la metodología usada para estimar tasas de crecimiento. Las determinaciones de la longitud del cuerpo de los organismos y de proteínas son métodos que producen serios problemas al compararlos con la actividad ATC. Ello es debido a que no es posible trabajar con un solo animal, debido a su baja biomasa individual y la pobre sensibilidad de esta metodología enzimática, la cual necesita una cierta cantidad de biomasa para que la actividad sea detectada.

En cuarto lugar, la muda de los copépodos podría interferir en nuestras medidas. Las tasas de crecimiento negativas observadas durante el desarrollo de los copepoditos de *Acartia* no son inusuales. Hay evidencia en la literatura sobre crustáceos de un decrecimiento sustancial en peso durante los procesos de muda. Carlotti y Nival (1992) postularon que en óptimas condiciones los organismos crecen hasta alcanzar un peso crítico (peso crítico de muda: PCM), momento en el que se produce la muda. Sin embargo, en la naturaleza es normal no encontrar condiciones óptimas, lo que puede traer consigo que los organismos no realicen la muda al alcanzar el PCM, su tasa de crecimiento se reduciría al disminuir la ingestión y su desarrollo se retrasaría, pudiendo llegar incluso a la muerte. En la figura 81 se representan de forma detallada las variaciones del peso húmedo en relación a los procesos de muda. Durante la premuda se produce una intensa multiplicación de células que se llenan de agua principalmente durante la posmuda de forma que el organismo crece. Posteriormente, estas células incrementarán su contenido proteico durante el período de intermuda. El crecimiento (aumento de peso) es continuo pero la multiplicación celular se realiza sobre todo durante la muda. Cuando los organismos mudan el exoesqueleto, tienen tasas de crecimiento negativas. Este decrecimiento en peso es seguido de un incremento en la tasa de crecimiento de modo que el peso al final del proceso de muda es mayor que el peso en el periodo previo de intermuda. Esta tasa de crecimiento positiva es esencialmente debida al incremento en proteínas y representa un importante paso en el llamado crecimiento estructural. Hemos observado esta característica tanto en tasas de crecimiento basadas en longitud y proteínas como en actividad ATC. Las tasas de crecimiento en copepoditos de *Acartia* basadas en determinaciones de longitud y convertidas a unidades de carbono mostró un valor de 0.12 d^{-1} para copépodos comiendo a un mismo nivel de alimento que los que fueron previamente aclimatados. Usando la ecuación dada por Huntley y Lopez (1992), que relaciona tasas de crecimiento y tiempos de generación, obtenemos (para dicha tasa de crecimiento) un período de intermuda sobre 3.5 d, el cual es similar al retardo observado entre las tasas de crecimiento negativas y los altos valores de actividad ATC. Como presentaron Koueta y Boucaud-Camou (1992) en moluscos, parece que la actividad ATC refleja el período de multiplicación celular intensiva, el cual, tanto en copépodos como en otros crustáceos, está relacionado con procesos de muda. En peces se observó una relación entre el crecimiento y la actividad ATC (Bergeron, 1982) ya que al crecer (incremento de peso) aumentan al mismo tiempo el número de células con lo que actividad ATC, multiplicación celular y crecimiento pueden asumirse como análogos. Esta característica no se corresponde para crustáceos lo cual nos hace pensar que la actividad ATC podría ser más un índice del proceso de muda que de crecimiento.

Peso húmedo

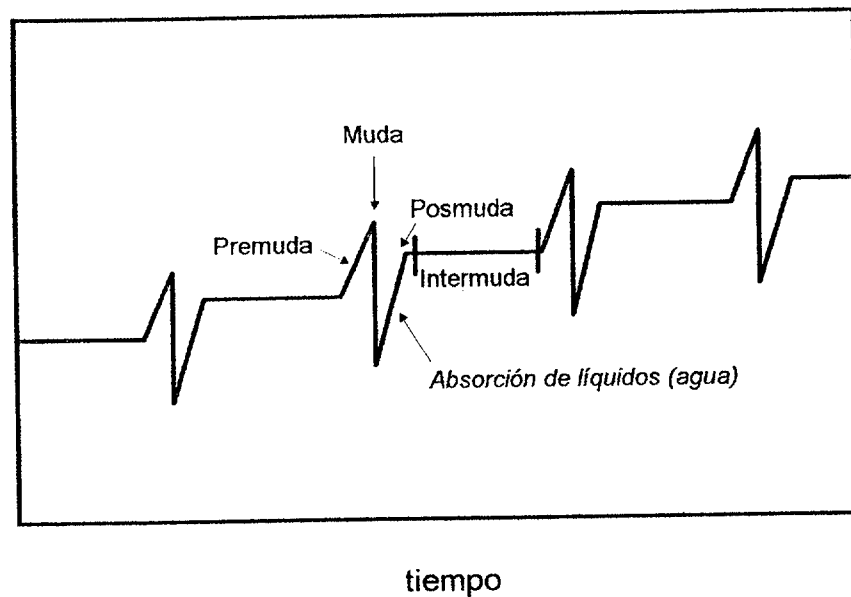


Figura 81. Esquema de la variación del peso húmedo durante los estadios secuenciales del ciclo de muda.

El cociente G/ATC obtenido en nuestros experimentos fue similar en los dos métodos usados (cohortes y producción de huevos) y también con el calculado teóricamente usando actividades máximas de la enzima. No obstante, este cociente varía considerablemente y de forma similar a los cocientes entre tasas metabólicas e índices enzimáticos (e.g. respiración/ETS y GDH/excreción de amonio) encontrados en la literatura. Esta variación se observa debido a lo inadecuado de comparar dos variables en forma de tasas que poseen líneas de regresión con pendientes diferentes.

Finalmente, existe cierta evidencia en la necesidad de calibrar las tasas de crecimiento frente a actividades enzimáticas en experimentos de corto período de tiempo debido al desacople entre ambos parámetros. Hay también evidencia en la literatura de que la actividad ATC puede tener una respuesta en corto período de tiempo. Erickson y Selivonchick (1987), trabajando con ostras, encontraron un incremento de la actividad de

esta enzima después de 4.5 h en respuesta a la comida. Las calibraciones en cortos períodos de tiempo de tasas de crecimiento frente a actividades enzimáticas en copépodos es un problema complicado de resolver, debido a la falta de un método adecuado para estimar cambios de tasas de crecimiento en esos cortos períodos de tiempo. Como no es posible trabajar con un sólo animal, es importante sincronizar el crecimiento y la muda de los copépodos en los experimentos. El uso de un método muy sensitivo para determinar contenido de proteínas (e.g. Peterson 1977, 1983) podría ser una interesante aproximación. Podría así ser válido medir tasas de crecimiento en relación a la entrada de alimento y la consecuente acción dinámica específica producida, la que de hecho es el coste metabólico de la síntesis de proteínas como observó Kiørboe et al. (1985) en copépodos y Brown y Cameron (1991) en peces. En segundo lugar, sería también importante estudiar la respuesta a corto plazo de las tasas de crecimiento durante los procesos de muda. Debido a esta característica, la relación entre tasas de crecimiento y actividad ATC en copépodos no parece ser tan simple como en otros tipos de animales. Este factor podría permitirnos considerar en un futuro próximo el grado de fiabilidad de la actividad ATC, u otras aproximaciones como índices para el uso en estudios de producción de zooplancton en el mar.

4.8. Cálculo de la tasa de crecimiento

Si aplicamos el cociente crecimiento/actividad ATC a 18 °C y asumiendo un Q_{10} de 2 (ver Durbin *et al.*, 1992) podemos calcular la tasa de crecimiento teórica para diferentes temperaturas (tabla 26).

$$g/ATC(18) = 0.033 \quad \Rightarrow \quad g = 0.033 \cdot ATC \quad (3)$$

$$\text{si } Q_{10}=2 \quad \Rightarrow \quad g_{(t)} = g_{(18)} \cdot 2^{(t-18/10)} \quad (4)$$

donde t es la temperatura en °C.

Tabla 26. Ejemplos del cálculo, mediante la ecuación (4), de la tasa de crecimiento (día^{-1}) para diferentes temperaturas ($^{\circ}\text{C}$) a partir de ecuación (4) y la actividad de la ATC ($\text{nmol C-A} \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$)

ATC	$t^{\circ}=10$	$t^{\circ}=14$	$t^{\circ}=18$	$t^{\circ}=22$
0	0.000	0.000	0.000	0.000
1	0.019	0.025	0.033	0.043
2	0.038	0.050	0.066	0.087
5	0.095	0.125	0.165	0.218
10	0.189	0.250	0.330	0.435
20	0.379	0.500	0.660	0.871

Los valores de tasas de crecimiento para cada una de las regiones oceanográficas estudiadas se representan en la tabla 27. El cálculo se realizó a partir valores medios de temperatura y actividad ATC. Como es lógico la tasa de crecimiento disminuye a medida que nos situamos en zonas de mayor latitud donde los organismos crecen más lentamente debido sobre todo a la temperatura. Esta tendencia se rompe en el área del Atlántico Central. Todos los datos se encuentran dentro del rango encontrado en la literatura (ver Huntley y Lopez, 1992). Estos autores relacionan las tasas de crecimiento con la temperatura calculadas por el método fisiológico (su figura 2) y por el método dependiente de la temperatura (su figura 3). Si superponemos ambas figuras y representamos en ellas nuestra tasa de crecimiento a actividad ATC máxima ($20 \text{ nmol C-A} \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$), podemos observar que éstos se sitúan cercanos a los valores máximos dados por dichos autores (figura 82).

Tabla 27. Tasas de crecimiento (d^{-1}) calculadas a partir de una temperatura ($^{\circ}\text{C}$) y actividad ATC ($\text{nmol C-A} \cdot \text{mg prot}^{-1} \cdot \text{min}^{-1}$) medias para cada región oceanográfica muestreada, mediante la formula (4; ver texto).

	t° media	ATC media	g
Atlántico Central	24.25 ± 2.91	1.45 ± 2.85	0.074
Canarias	19.17 ± 1.30	2.60 ± 3.50	0.093
Mar Báltico	7.21 ± 2.55	4.44 ± 4.20	0.069
Antártida	1.12 ± 0.77	3.51 ± 4.68	0.036

Tasa de Crecimiento (d^{-1})

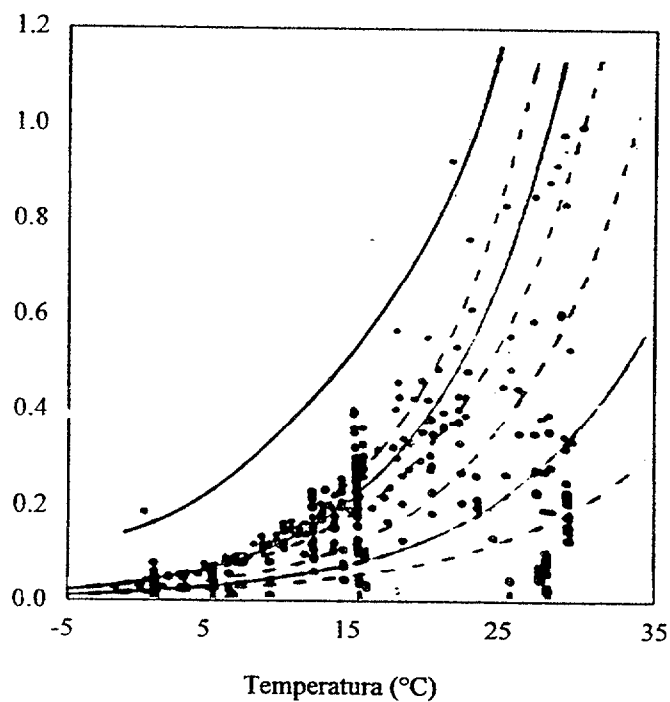


Figura 82. Valores de tasas instantáneas de crecimiento calculadas por el método dependiente de la temperatura (Huntley y Lopez, 1992) y por el método fisiológico (recopilación hecha por los mismos autores). La curva superior indica la tasa de crecimiento máxima calculada a partir del máximo de actividad ATC encontrada en el presente trabajo (ver texto).

5. Conclusiones

5. CONCLUSIONES

El presente trabajo representa la mayor aportación de datos de actividad ATC mesozooplanctónica para cada una de las regiones oceanográficas estudiadas, en particular, y para el medio oceánico, en general. A la vista de los resultados obtenidos destacamos las siguientes conclusiones:

1. Aunque no se detecta una influencia de ondas planetarias o de Rossby sobre la abundancia del mesozooplancton, la actividad ATC aumenta en las crestas de dicha onda principalmente en la zona próxima al continente africano.

2. Aparecen valores de biomasa mesozooplanctónica y de actividad ATC altos al norte de las Islas Canarias. Estos valores se deben, por un lado, al desplazamiento hacia el oeste del giro subtropical noratlántico y consiguiente mayor influencia del afloramiento africano y, por otro, a procesos de turbulencia que se pueden producir en el choque entre la Corriente de Canarias y el Archipiélago.

3. Se confirma, nuevamente, la presencia de un sistema de remolinos a sotavento de la isla de Gran Canaria. Este sistema, constituido por giros de tipo ciclónico y anticiclónico, determina la distribución tanto de la abundancia como de la actividad ATC en el mesozooplancton. La mayor biomasa se localiza, por lo general, en los bordes del giro ciclónico y a ambos lados de la isla de Gran Canaria. Asimismo la menor actividad ATC se localiza en el centro del giro ciclónico, mientras que la mayor actividad se observa en los bordes del mismo, así como máximos relativos en el área del giro anticiclónico y noreste y noroeste de Gran Canaria.

4. La biomasa mesozooplanctónica en las aguas que transportan los filamentos de agua del afloramiento en la costa africana, posee en general valores altos. Sin embargo, la actividad ATC presenta valores similares a los encontrados en el área del giro ciclónico. Al estudiar el filamento en todo su conjunto, se observa que la biomasa posee el valor medio más elevado para el área de Canarias, predominando los organismos mayores de 1000 μm . La actividad ATC presenta sus máximos valores en la zona próxima a la plataforma continental africana. Éstos continúan siendo altos en la zona de frente entre dicho filamento y las aguas que lo circundan. Los valores más bajos se localizan en el centro del giro ciclónico que forma el filamento.

5. De las tres épocas del año estudiadas en el área de Canarias, en Marzo la biomasa fue la mayor encontrada en la zona, influenciada principalmente por los individuos de mayor tamaño, mientras que la actividad ATC fue la menor. Esta situación sería la que cabría esperar tras un "bloom" fitoplanctónico. Las variaciones anuales están, asimismo, estrechamente ligadas a la intensidad con que se manifiestan las diferentes estructuras oceanográficas de la zona.

6. El muestreo realizado no parece adecuado para poder interpretar claramente la influencia de las estructuras oceanográficas en la actividad ATC. Por un lado, la distancia entre estaciones supera la variabilidad espacial de dichas estructuras. Y por otro, la alta inestabilidad de los giros hace que estos modifiquen su estructura en un tiempo inferior al de muestreo. Se recomienda realizar una malla de estaciones con menor distancia entre las mismas y realizadas en el menor tiempo posible.

7. Existe gran variabilidad en las distribuciones de biomasa mesozooplancónica y de actividad ATC en el Mar Báltico. Los mayores valores se localizan en el noreste y en las áreas más profundas (Mar de Gotland y Mar de Bornholm). Sin embargo, muchos de los altos valores están asociados a procesos costeros, siendo uno de los más importantes el aporte de los grandes y contaminados ríos que desembocan en él. En la Bahía de Pomerania, donde desemboca uno de los ríos más contaminados de Europa, el Oder, existe un enriquecimiento local tanto de la biomasa como de la actividad ATC, cuyos máximos se localizan frente a la desembocadura del río. No obstante, el valor medio tanto de la biomasa proteica como de la actividad ATC no difiere, substancialmente, del encontrado para el resto del Mar Báltico.

8. No se detecta una diferencia clara entre los valores de biomasa proteica y actividad ATC mesozooplancónicas para las cuatro masas de agua existentes en el Estrecho de Bransfield (Antártida). Sólo en el agua de Gerlache, la actividad ATC fue ligeramente superior a la del resto de las masas de agua. No obstante, la mayor actividad ATC se localizó en el agua de Bellinshausen y en el frente entre el agua de Weddell y del Bransfield.

9. Encontramos una clara relación entre el carácter trófico de la zona y el valor medio de la actividad ATC, ya que existe una buena correspondencia entre los valores medios de la producción primaria y los de dicha actividad, aunque las áreas comparadas no se correspondan exactamente.

10. La relación entre tasas de crecimiento y actividad ATC muestran los problemas inherentes a las medidas enzimáticas, las cuales se obtienen en saturación de sustrato (tasa máxima, V_{max}). Dado que la multiplicación celular no es un proceso continuo en Crustáceos (80-90% del zooplancton), la relación entre el incremento de peso y la actividad ATC mostrará un desacople que justifica la variabilidad encontrada en la relación entre ambos parámetros.

6. Bibliografía

6. BIBLIOGRAFÍA

- ACKEFORS, H. (1969). Seasonal and vertical distribution of the zooplankton in the Askö area (Northern Baltic proper) in relation to hydrographical conditions. *Oikos*, 20: 480-492.
- ALAYSE-DANET, A.-M. (1980). Aspartate transcarbamylase in *Artemia* during early stages of development. In: The brine shrimp *Artemia*. Vol. 2. Physiology, biochemistry, molecular biology. (G. Persoone, P. Sorgeloos, O. Roels and E. Jaspers, eds.) Universa Press, Wetteren, Belgium. pp. 259-275.
- ANGEL, M.V. (1985). Vertical migrations in the oceanic realm: Possible causes and probable effects. In: Migration: Mechanisms and adaptative significance. (M. A. Rankin, ed.) *Contr. Mar. Sci. (Suppl.)*, 27: 45-70.
- ANGER, K. y H.-J. HIRCHE (1990). Nucleic acids and growth of larval and early juvenile spider crab, *Hyas araneus*. *Mar. Biol.*, 105: 403-411.
- ARÍSTEGUI, J., S. HERNÁNDEZ-LEÓN, M. GÓMEZ, L. MEDINA, A. OJEDA y S. TORRES (1989). Influence of the north trade winds on the biomass and production of neritic plankton around Gran Canaria island. In: Topics in Marine Biology. (J.D. Ros, ed.) *Scient. Mar.*, 53 (2-3): 223-229.
- ARÍSTEGUI, J. y G. BASTERRETXEA (1992). Distribución y metabolismo de organismos planctónicos (bacterias, fitoplancton y pequeños flagelados). Informe de la campaña "Oceanografía del Estrecho de Bransfield: parámetros ambientales, producción y caracterización de sus comunidades planctónicas" (B Morales ed.) CSIC.
- ARÍSTEGUI, J., P. SANGRÁ, S. HERNÁNDEZ-LEÓN, M. CANTÓN, A. HERNÁNDEZ-GUERRA y J.L. KERLING (1994). Island-induced eddies in the Canary Islands. *Deep-Sea Res.*, 41 (10): 1509-1525.
- ARÍSTEGUI, J. y M.F. MONTERO (1995). Plankton community respiration in Bransfield Strait (Antarctic Ocean) during austral spring. *J. Plankton Res.*, 17 (8): 1647-1659.

- ARÍSTEGUI, J., P. TETT, A. HERNÁNDEZ-GUERRA, G. BASTERRETxea, M.F. MONTERO, K. WILD, P. SANGRÁ, S. HERNÁNDEZ-LEÓN, M. CANTÓN, J.A. GARCÍA-BRAUN, M. PACHECO y E.D. BARTON. The influence of island-generated eddies on chlorophyll distribution: a study of mesoscale variation around Gran Canaria (sometido).
- ATKINSON, A., P. WARD, R. WILLIAMS y S.A. POULET (1992). Diel vertical migration and feeding of copepods at an oceanic site near south Georgia. *Mar. Biol.*, 113: 583-593.
- BALLESTEROS, S. (1994). Influencias de las estructuras mesoescalares sobre la distribución y abundancia de bacterias y cianobacterias en aguas de Canarias. *Tesis*. Univ. de Las Palmas de Gran Canaria. 114 pp.
- BÅMSTEDT, U. y H.R. SKJOLDAL (1980). RNA concentration of zooplankton: Relationship with size and growth. *Limnol. Oceanogr.*, 25 (2): 304-316.
- BARNES, R.D. (1983). Zoología de los invertebrados. Ed. Interamericana. Méjico. 826 pp.
- BASTERRETxea, G. (1994). Influencia de las estructuras oceanográficas mesoescalares sobre la producción primaria en la Región Canaria. *Tesis*. Univ. de Las Palmas de Gran Canaria. 113 pp.
- BASTERRETxea, G. y J. ARÍSTEGUI. Modelos de producción primaria en el Estrecho de Bransfield. Actas del Vº Simposio Español de Estudios Antárticos.
- BERGERON, J.P. (1982). L'aspartate transcarbamylase, indice de croissance des organismes marins: perspectives et limites. In: Actualités de biochimie marine: indices biochimiques et milieu marin, Centre National pour l'Exploration des Océans (CNEXO), Actes Colloq., 14: 177-192.
- BERGERON, J.P. (1983). Approche systémique des potentialités de production secondaire pélagique: l'évolution printanière en province néritique. Actas 17th European Marine Biology Symposium, Brest, France, 27 September-1 October, 1982, *Oceanol. Acta*, vol. sp., 4: 15-19.

- BERGERON, J.P. (1986). Approche systémique des potentialités de production secondaire pélagique: inférences de fluctuations interannuelles. *Oceanol. Acta*, 9 (3): 291-303.
- BERGERON, J.P. (1995). Aspartate transcarbamylase activity for the assessment of mesozooplankton production: new aspects from oceanic areas. *ICES J. Mar. Sci.*, 52: 305-313.
- BERGERON, J.P. y A.M. ALAYSE-DANET (1981). Aspartate transcarbamylase de la coquille Saint-Jacques *Pecten maximus* L. (mollusque lamelibranche): méthode de dosage et variations de l'activité dans le manteau et la gonade. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 50: 99-117.
- BERGERON, J.P. y D. BUESTEL (1979). L'aspartate transcarbamylase, indice de l'activité sexuelle de la Coquille Saint-Jacques (*Pecten maximus* L.). Premier résultats. In: *Cyclic Phenomena in Marine Plants and Animals*. (E. Naylor & R. G. Hartnoll, eds.). pp. 301-308.
- BERGERON, J.-P. y M. BOULHIC (1994). Rapport ARN/ADN et évaluation de l'état nutritionnel et de la croissance des larves de poissons marins: un essai de mise au point expérimentale chez la sole (*Solea solea* L.). *ICES J. mar. Sci.*, 51: 181-190.
- BERGES, J.A., J.C. ROFF y J.S. BALLANTYNE (1990). Relationship between body size, growth rate, and maximal enzyme activities in the Brine Shrimp *Artemia franciscana*. *Biol. Bull.*, 179: 287-296.
- BERGSTRÖM, S. y B. CARLSSON (1994). River runoff to the Baltic Sea-1950-1990. *Ambio*, 23: 4-5.
- BIENFANG, P.K. (1980). Herbivore diet affects fecal pellet settling. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 1352-1357.
- BRAUN, J.G. (1980). Estudios de producción en aguas de las Islas Canarias. I. Hidrografía, nutrientes y producción primaria. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 285: 140-154.

- BRAUN, J.G. y A.R. DE LEÓN (1974). Variaciones en la producción primaria en aguas canario-africanas. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 176. pp. 24.
- BRAUN, J.G. y F. REAL (1981). Algunas comparaciones entre el nanoplancton y el fitoplancton de red en aguas de las Islas Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 167: 1-24.
- BRAUN, J.G., I. ORZAIZ, J.D. DE ARMAS y F. REAL (1985). Productividad y biomasa del ultraplancton, nanoplancton y fitoplancton de red en aguas de las Islas Canarias. *Bol. Ins. Esp. Oceanogr.*, 2(1): 192-204.
- BRINTON, E. y A. TOWNSEND (1984). Regional relationships between development and growth in larvae of Antarctic krill, *Euphasia superba*, from field samples. *J. Crustacean Biol.*, 4: 224-246.
- BROWN, C.R. y J.N. CAMERON (1991). The relationship between specificdynamic action (SDA) and protein synthesis rates in the channel catfish. *Physiol. Zool.*, 64: 298-309.
- BURRIS, J.E. (1980). Vertical migration of zooplankton in the Gulf of Finland. *Am. Midland Nat.*, 103: 316-321.
- CALVA, E., J.M. LOWENSTEIN y P.P. COHEN (1959). Carbamyl phosphate - aspartate transcarbamylase activity in tumors. *Cancer Res.*, 19: 101-103.
- CASTEL, J. (1993). Long-term distribution of zooplankton in the Gironde estuary and its relation with river flow and suspended matter. *Cah. Biol. Mar.*, 34: 145-163.
- CHECKLEY, D.M., M.J. DAGG y S. UYE (1992). Feeding, excretion and egg production by individuals and populations of the marine, planktonic copepods, *Acartia* spp. and *Centropages furcatus*. *J. Plankton Res.*, 14: 71-96.
- CHO, B.C. y F. AZAM (1988). Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior. *Nature*, London 332: 441-443.
- CLOWES, A.J. (1934). Hydrology of the Bransfield Strait. *Discovery Reports*, 9: 1-64.

- COLLOS, Y. (1986). Time-lag algal growth dynamics: biological constraints on primary production in aquatic environments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 33: 193-206.
- CONOVER, R.J. y M.E. HUNTLEY (1991). Copepods in ice-covered seas: distribution, adaptations to seasonally limited food, metabolism, growth patterns and life cycles strategies in polar seas. *J. Mar. Systems*, 2: 1-41.
- COWLES, T.J., R.J. OLSON y S.W. CHRISHOLM (1988). Food selection by copepods: Discrimination on the bases of food quality. *Mar. Biol.* 100: 41-49.
- CURL, H., Jr. (1962). Analyses of carbon in marine plankton organism. *J. Mar. Res.* 20: 181-188.
- DAGG, M.J. y J.L. LITTLEPAGE (1972). Relationships between growth rate and RNA, DNA, protein and dry weight in *Artemia salina* and *Euchaeta elongata*. *Mar. Biol.*, 17: 162-170.
- DAGG, M.J. y D.W. GRILL (1980). Natural feeding rates of *Centropages typicus* females in the New York Bight. *Limnol. Oceanogr.*, 25: 597-609.
- DAM, H.G. y W.T. PETERSON (1993). Seasonal contrasts in the diel vertical migration distribution, feeding behaviour, and grazing impact of the copepod *Temora longicornis* in Long Island Sound. *J. Mar. Res.*, 51: 561-594.
- DAWIDOWICZ, P., J. PIJANOWSKA y K. CIECHOMSKI (1990). Vertical migration of *Chaoborus* larvae induced by the presence of fish. *Limnol. Oceanogr.*, 35: 1631-1637.
- DEACON, G.E.R. (1937). The hydrology of the Southern Ocean. *Discovery Reports*, 15: 3-122.
- DE LEON, A.R. y J.G. BRAUN (1973). Ciclo anual de la producción primaria y su relación con los nutrientes en las aguas de Canarias. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 167: 3-24.
- DUGDALE, R.C. (1976). Nutrient cycles. In: *The ecology of the sea*. (D.H. Cushing y J.J. Walsh eds.), Blackwell. pp 141-172. .

- DURBIN, A.G., E.G. DURBIN y E. WLODARCZYK (1990). Diel feeding behaviour in the marine copepod *Acartia tonsa* in relation to food availability. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 68: 23-45.
- EDGERTON, H.E. (1981). Electronic flash sources and films for plankton photography. *J. Biol. Photography*, 24: 38-40.
- ELMGREN, R. (1978). Structure and dynamics of Baltic benthos communities, with particular reference to the relationship between macro- and meiofauna. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.*, 4: 1-22.
- EL-SAYED, S.Z. (1984). Productivity of the Antarctic waters - a reappraisal. In: *Marine phytoplankton and productivity. Lecture notes on coastal and estuarine studies.* (Holm-Hansen, O., L. Bolis y R. Gilles eds.), 8, pp 19-34. Springer-Verlag, Berlin.
- ERICKSON, M.C. y D.P. SELIVONCHICK (1987). A comparison of aspartate transcarbamylase activity in juvenile pacific oysters (*Crassostrea gigas*) when fed various diets. *Comp. Biochem. Physiol.*, 88B (1): 369-373.
- ERIKSON, S., C. SELLEI y K. WALLSTRÖM (1977). The structure of plankton community of the Öregrunsgrepen (southwest Bothnian Sea). *Helgoländer wiss. Meeresunters.*, 30: 582-597.
- FALKOWSKI, P.G., D. ZIEMANN, Z. KOLBER y P.K. BIENFANG (1991). Role of eddy pumping in enhancing primary production in the ocean. *Nature*. 352: 55-58.
- FALKOWSKI, P.G. y C. WILSON (1992). Phytoplankton productivity in the North Pacific ocean since 1900 and implications for absorption of anthropogenic CO₂. *Nature*. 358: 741-743.
- FOWLER, S.W. y G.A. KNAUER (1986). Role of large particles in the transport of elements and organic compounds through the oceanic water column. *Prog. Oceanogr.*, 16: 147-194.
- FRANTZIS, A., A. GRÉMARE y G. VÉTION (1992). Growth rates and RNA:DNA ratios in *Paracentrotus lividus* (Echinodermata, Echinoidea) fed on benthic macrophytes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 156: 125-138.

- FRANTZIS, A., A. GRÉMARE y G. VÉTION (1993). Taux de croissance et rapports ARN/ADN chez le bivalve dépositivore *Abra ovata* nourri à partir de différents détritux. *Oceanol. Acta*, 16 (3): 303-313.
- FROST, B.W. (1988). Variability and possible adaptive significance of diel vertical migration in *Calanus pacificus*, a planktonic marine copepod. *Bull. Mar. Sci.*, 43: 675-694.
- GABRIC, A.J., L. GARCÍA, L. VAN CAMP, L. NYKJAER, W. EIFLER y W. SCHRIMPF (1993). Offshore export of shelf production in the Cape Blanc (Mauritania) giant filament as derived from coastal zone color scanner imagery. *J. Geophys. Res.*, 98 (C3): 4697-4712.
- GARCÍA, M.A., O. LÓPEZ, J. SOSPEDRA, M. ESPINO, V. GRÀCIA, G. MORRISON, P. ROJAS, J. FIGA, J. PUIGDEFÀBREGAS y A.S. -ARCILLA (1994). Mesoscale variability in the Bransfield Strait region (Antartica) during Austral summer. *Ann. Geophysicae.*, 12: 856-867.
- GIBBONS, M.J. (1993). Vertical migration and feeding of *Euphausia lucens* at two 72 h stations in the southern Benguela upwelling region. *Mar. Biol.*, 116: 257-268.
- GÓMEZ, M.M. (1991). Biomasa y actividad metabólica del zooplancton en relación con un efecto de masa de isla en aguas de Gran Canaria. *Tesis. Univ. de Las Palmas de Gran Canaria*. 236 pp.
- GRELOWSKI, A. y R. TOKARCZYK (1985). Hydrobiological conditions in the region of the Bransfield Strait and southern Drake Passage in the period 10 December 1983 to 8 January 1984 (BIOMASS-SIBEX). *Polish Polar Res.*, 6: 31-41.
- GRELOWSKI, A. y T. WOJEWODSKI (1988). Hydrography in the region between the King George and Elephant Islands (BIOMASS III. October-November 1986). *Polish Polar Res.*, 9: 165-180.
- HAGEN, E. (1992). On zonal structure of the 15°C-18°C layer thickness in the central eastern North Atlantic. *Beitr. Meereskd.*, 63: 131-135.

- HARRIS, J.R.W. (1983). The development and growth of *Calanus* copepodites. *Limnol. Oceanogr.*, 28 (1):142-147.
- HARRISON, P.J., J.D. FULTON, F.J.R. TAYLOR y T.R. PARSONS (1983). Review of the biological oceanography of the Strait of Georgia: pelagic environment. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40: 1064-1094.
- HARRISON, P.J., P.J. CLIFFORD, W.P. COCHLAN, K. YIN, M.A. St JOHN, P.A. THOMPSON, M.J. SIBBALD y L.J. ALBRIGHT (1991). Nutrient and plankton dynamics in the river plume, Strait of Georgia, British Columbia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 70: 291-304.
- HERMANN, P. y W. KRAUSS (1989). Generation and propagation of annual Rossby waves in the North Atlantic. *J. Phys. Oceanogr.*, 19: 727-744.
- HERNÁNDEZ-GUERRA, A. (1990). Estructuras oceanográficas observadas en las aguas que rodean las Islas Canarias mediante escenas de los sensores AVHRR y CZCS. *Tesis*. Univ. de Las Palmas de Gran Canaria. 198 pp.
- HERNÁNDEZ-GUERRA, A., J. ARÍSTEGUI, M. CANTÓN y L. NYKJÆR (1993). Phytoplankton pigment patterns in the Canary Islands area as determined using Coastal Zone Colour Scanner data. *Int. J. Remote Sensing*, 14 (7): 1431-1437.
- HERNÁNDEZ-LEÓN, S. (1988). Gradients of mesozooplankton biomass and ETS activity in the wind-shear area as evidence of an island mass effect in the Canary Islands waters. *J. Plankton Res.*, 10 (6): 1141-1154.
- HERNÁNDEZ-LEÓN, S. (1991). Accumulation of mesozooplankton in a wake area as a causative mechanism of the "island-mass effect". *Mar. Biol.*, 109: 141-147.
- HERNÁNDEZ-LEÓN, S., C. ALMEIDA y I. MONTERO (1995). The use of aspartate transcarbamylase activity to estimate growth rates in zooplankton. *ICES J. mar. Sci.*, 52: 377-383.

- HERNÁNDEZ-LEÓN, S., L. POSTEL, J. ARÍSTEGUI, M. GÓMEZ, M. MONTERO, S. TORRES, C. ALMEIDA, E. KÜHNER, U. BRENNING y E. HAGEN. The effect of Rossby wave-like phenomena and N₂ fixating organisms on plankton metabolism in the Tropical North Atlantic Ocean. (sometido).
- HERNÁNDEZ-LEÓN, S., D. MIRANDA-RODAL, C. ALMEIDA, M. GÓMEZ, A. SANTANA y S. TORRES. Relationships between mesozooplankton displacement volume, dry weight, ash-free dry weight, protein content and ETS activity in the Canary Island waters. (en prep.).
- HEMPEL, I., G. HEMPEL y A.C. BAKER (1979). Early life history stages of krill (*Euphasia superba*) in Bransfield Strait and Weddell Sea. *Meeresforsch.*, 27: 267-281.
- HERNROTH, L. y H. ACKEFORS (1979). The zooplankton of the Baltic proper. A long-term investigation of the fauna, its biology and ecology. Report Fish. Bd. Sweden, *Invest. Mar. Res.*, 2: 1-60.
- HIRCHE, H.-J. y G. KATTNER (1993). Egg production and lipid content of *Calanus glacialis* in spring: indication of a food-dependent and food-independent reproductive mode. *Mar. Biol.*, 117: 615-622.
- HOLM-HANSEN, O., B.G. MITCHELL, C.D. HEWES y D.M. KARL (1989). Phytoplankton blooms in the vicinity of Palmer Station, Antarctica. *Polar Biol.*, 10: 49-57.
- HOVENKAMP, F. y J.I.J. WITTE (1991). Growth, otolith growth and RNA/DNA ratios of larval plaice *Pleuronectes platessa* in the North Sea 1987 to 1989. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 70: 105-116.
- HUNTLEY, M. y C. BOYD (1984). Food-limited growth of marine zooplankton. *The American Naturalist*, 124 (4): 455-478.
- HUNTLEY, M. y F. ESCRITOR (1991). Dynamics of *Calanoides acutus* (Copepoda: Calanoida) in Antarctic coastal waters. *Deep-Sea Res.*, 38: 1145-1169.

- HUNTLEY, M. y M.D.G. LOPEZ (1992). Temperature-dependent production of marine copepods: a global synthesis. *American Naturalist*, 140: 201-242.
- IGUCHI, N. y T. IKEDA (1995). Growth, metabolism and growth efficiency of a euphausiid crustacean *Euphausia pacifica* in the southern Japan Sea, as influenced by temperature. *J. Plankton Res.*, 17 (9): 1757-1769.
- ISHII, H. (1990). In situ feeding rhythms of herbivorous copepods, and the effect of starvation. *Mar. Biol.*, 105: 91-98.
- KAISER, W. y S. SCHULZ (1978). On the causes for the differences in space and time of the commencement of the phytoplankton bloom in the Baltic. *Kieler Meeresforsch.*, Sonderheft 4: 161-170.
- KIMMERER, W.J. y A.D. MCKINNON (1987). Growth, mortality and secondary production of the copepod *Acartia tranteri* in Westernport Bay, Australia. *Limnol. Oceanogr.*, 32: 14-28.
- KIØRBOE, T., F. MOHLENBERG y K. HAMBURGER (1985). Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa*: relation between feeding, egg production and respiration, and composition of specific dynamic action. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 26: 85-97.
- KIØRBOE, T., H. KAAS, B. KRUSE, F. MØHLENBERG, P. TISELIUS y G. ÆRTEBJERG (1990). The structure of the pelagic food web in relation to water column structure in the Skagerrak. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 59: 19-32.
- KIØRBOE, T. y M. SABATINI (1995). Scaling of fecundity, growth and development in marine planktonic copepods. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 120: 285-298.
- KLEIN BRETELER, W.C.M., H.G. FRANSZ y S.R. GONZALEZ (1982). Growth and development of four calanoid copepods species under experimental and natural conditions. *Neth. J. Sea Res.*, 16: 195-207.
- KOMAR, P.D., A.P. MORSE, L.F. SMALL y S.W. FOWLER (1981). An analysis of sinking rates of natural copepod and euphausiid fecal pellets. *Limnol. Oceanogr.*, 26: 172-180.

- KOUETA, N. y E. BOUCAUD-CAMOU (1992). Changes of aspartate transcarbamylase activity in the gonad of *Sepia officinalis* L. during the sexual cycle. *Comp. Biochem. Physiol.*, 102B (2): 413-418.
- LALLI, C. y T.R. PARSONS (1993). *Biological Oceanography: An Introduction*. Pergamon Press. 300 pp.
- LASSIG, J y A. NIEMI (1978). Vertical distribution and diurnal fluctuations of zooplankton in the Gotland Deep, June 1969, a Baltic year study. *Kieler Meeresforsch. Sonderheft*, 4: 188-193.
- LAVAL, Ph., J.C. BRACONNOT, C. CARRE, J. GOY, P. MORAND y C.E. MILLS (1989). Small scale distribution of macropalnkton and microplankton in the Ligurian Sea (Mediterranean Sea) as observed from the manned submersible Cyana. *J. Plankton. Res.*, 11: 665-685.
- LA VIOLETTE, P.E. (1974). A satellite-aircraft thermal study of the upwelled waters off Spanish Sahara. *J. Phys. Oceanogr.*, 4: 676-685.
- LE BORGNE, R. (1975). Methodes de mesures de biovolumes, poids secs, poids secs sans cendre et des elements C, N, P du mésozooplancton utilises au C.R.O. d'Abidjan. *Doc. Scient. Centre Rech. Océanogr. Abidjan*. 6 (2): 165-176.
- LE BORGNE, R. (1978). Évaluation de la production secondaire planctonique en milieu océanique par la méthode des rapports C/N/P. *Oceanol. Acta*, 1 (1): 107-118.
- LE BORGNE, R. (1982). Zooplankton production in the eastern tropical Atlantic Ocean: net growth efficiency and P:B in terms of carbon, nitrogen and phosphorus. *Limnol. Oceanogr.*, 27 (4): 681-698.
- LINDAHL, O. (1977). Studies on the production of phytoplankton and zooplankton in the Baltic in 1976, and summary of results from 1973-1976. Meddn. Harsfiskelab. Lysekil. 220 (mimeogr.).
- LOEB, V.J. (1991). Distribution and abundance of larval fishes collected in the Western Bransfield Strait region, 1986-1987. *Deep-Sea Res.*, 38 (8/9): 1251-1260.

- LONGHURST, A. (1976). Interactions between zooplankton and fitoplankton profiles in the eastern tropical Pacific Ocean. *Deep-Sea Res.*, 23: 729-754.
- LONGHURST, A., S. SATHYENDRANATH, T. PLATT y C. CAVERHILL (1995). An estimate of global primaty production in the ocean from satellite radiometer data. *J. Plankton Res.*, 17 (6): 1245-1271.
- LOVEGROVE, T. (1966). The determination of the dry weight of plankton and the effect of various factors on the values obtained. In: *Some contemporary studies in marine science*. (H. Barnes ed.). George Allen and Unwin Ltd., London. pp 429-467.
- LOWRY, P.H., N.J. ROSENBROUGH, A.L. FARR y R.J. RANDALL (1951). Protein measurement with a Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.*, 193: 265-275.
- MALLIN, M.A., H.W. PAERL, J. RUDEK y P.W. BATES (1993). Regulation of estuarine primary productionby watershed rainfall and river flow. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 93: 199-203.
- MATHERS, E.M., D.F. HOULIHAN y L.J. BURREN (1994). RNA, DNA and protein concentrations in fed and starved herring *Clupea harengus* larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 107: 223-231.
- MAYZAUD, P. (1986). Enzymatic measurements of metabolic processes concerned with respiration and ammonia excretion. In: *Biological chemistry of marine copepods*. (E.D.S. Corner y S.C.M. O'Hara, eds.) Clarendon Press, Oxford. pp. 226-259.
- McISAAC, J.J., R.C. DUGDALE y G. SLAWYK (1974). Nitrogen uptake in the northwest Africa upwelling area: Results from CINECA-Charcott II cruise. *Thethys*, 6: 69-76.
- McISAAC, J.J., R.C. DUGDALE, R.T. BARBER, D. BLASCO y T.T. PACKARD (1985). Primary production cycle in an upwelling center. *Deep-Sea Res.*, 32: 503-529.

- McLAREN, I.A. y C.J. CORKETT (1981). Temperature-dependent growth and production by a marine copepod. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 77-83.
- MITTELSTAEDT, E. (1991). The ocean boundary along the northwest African coast: circulation and oceanographic properties at the sea surface. *Prog. Oceanogr.*, 26: 307-355.
- MONTERO, M.F. (1993). Respiración y actividad ETS en microplancton marino. Variabilidad del ETS en aguas de Canarias. *Tesis*. Univ. Las Palmas de Gran Canaria. 194 pp.
- MORALES-NIN, B. (1992). Ictioplancton del Estrecho de Bransfield: diciembre de 1991. Informe de la campaña "Oceanografía del Estrecho de Bransfield: parámetros ambientales, producción y caracterización de sus comunidades planctónicas" (B. Morales ed.). CSIC.
- MUJICA, A. y A. TORRES (1982). Análisis cualitativo y cuantitativo del zooplancton antártico. *Ser. Cient. INACH*, 28: 181-191.
- MUJICA, A. y V. ASENCIO (1985). Larvas de peces, Eufausidos y estructura poblacional del zooplancton del Estrecho de Bransfield (Crucero SIBEC-INACH, 1984). *Ser. Cient. INACH*, 33: 159-186.
- MUJICA, A. y V. ASENCIO (1986). Composición y abundancia relativa del zooplancton antártico en el Estrecho de Bransfield (SIBEX-Fase II, Chile). *Ser. Cient. INACH*, 35: 95-104.
- MULLIN, M.M. y E.R. BROOKS (1970). Growth and metabolism of two planktonic, marine copepods as influenced by temperature and type of food. In: *Marine Food Chains*. (J.H. Steele, ed.). pp. 74-95.
- NAKAI, Z. y K. HONJO (1962). Comparative studies on measurements of the weight and the volume of plankton samples. A preliminary account. *Indo-Pac. Fish. Counc. Proc., 9th Sess., Sect. II. p.* 9-16.
- NOJI, T.T. (1991). The influence of microzooplankton on vertical particulate flux. *Sarsia*, 76: 1-19.

- NOJI, T.T., F. McINTYRE y F. NORRBIN (1991). Image analysis of faecal material grazed upon by three species of copepods: evidence for coprorhexy, coprophagy and coprochaly. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 71: 465-480.
- OLAIZOLA, M., D.A. ZIEMANN, P.K. BIENFANG, W.A. WALSH y L.D. CONQUEST (1993). Eddy-induced oscillations of the pycnocline affect the floristic composition and depth distribution of phytoplankton in the subtropical Pacific. *Mar. Biol.*, 116: 553-542.
- PATTERSON, S.L. y H.A. SIEVERS (1980). The Weddell-Scotia confluence. *J. Phys. Oceanogr.*, 10: 1584-1610.
- PETERSON, G.L. (1977). A simplification of the protein assay method of Lowry *et al.* which is more generally applicable. *Anal. Biochem.*, 83: 346-356.
- PETERSON, G.L. (1983). Determination of total protein. In: *Methods of Enzimology*. Vol. 91. Academic Press, pp. 95-119.
- PLATT, T., V.M. BRAUN y B. IRWIN (1969). Caloric and carbon equivalents of zooplankton biomass. *J. Fish. Res. Board Can.*, 26 (9): 2345-2349.
- PORTILLO-HAHNEFELD, A. (1995). Estudio de la tasa de ingestión y pastaje del zooplancton: metodología, importancia en los flujos biogeoquímicos, respuesta funcional y su distribución en diferentes áreas oceánicas. *Tesis*. Univ. de Las Palmas de Gran Canaria. 186 pp.
- RAKUSA-SUSZCZEWSKI, S. (1980). The role of near-shore research in gaining an understanding of the functioning of Antarctic ecosystems. *Polish Archives of Hydrobiol.*, 27: 229-233.
- RICHMAN, J. y J. ROGERS (1969). The feeding of *Calanus helgolandicus* on synchronously growing populations of the marine diatom *Ditylum brightwellii*. *Limnol. Oceanogr.* 14: 701-709.
- ROSS, R. y L. QUENTIN (1982). *Euphasia superba*: fecundity and physiological ecology of its eggs and larvae. *Antartic J. of the Unites States*, 17: 166-167.

- ROTHHAUPT, K.O. (1990). Population growth rates of two closely related rotifer species: effects of food quantity, particle size, and nutritional quality. *Freshwater Biol.*, 23: 561-570.
- SABATINI, M. y T. KIØRBOE (1994). Egg production, growth and development of the cyclopoid copepod *Oithona similis*. *J. Plankton Res.*, 16 (10): 1329-1351.
- SAMEOTO, D.D. (1984). Environmental factors influencing diurnal distribution of zooplankton and ichthyoplankton. *J. Plankton Res.*, 6: 767-792.
- SANGRÁ, P. (1995). Flujo a través de un obstáculo (Gran Canaria) en un sistema en rápida rotación. *Tesis*. Univ. de Las Palmas de Gran Canaria. 150 pp.
- SAPIENZA, C. y T. H. MAGUE (1979). DNA polymerase activity and growth rates in *Artemia salina* nauplii. *Limnol. Oceanogr.*, 24 (3): 572-576.
- SCHNACK-SCHIEL, S. y A. MUJICA (1994). The zooplankton of the Antarctic Peninsula Region. In: Southern Ocean Ecology. The Biomass Perspective. (Sayed Z. El-Sayed, ed.). Cambridge University Press. pp 79-92.
- SEKIGUCHI, H., I.A. McLAREN y C.J. CORKETT (1980). Relationship between growth rate and egg production en the copepod *Acartia clausi hudsonica*. *Mar. Biol.*, 58: 133-138.
- SIMARD, Y., G. LACROIX y L. LEGENDRE (1985). In situ twilight grazing rhythm during diel vertical migrations of a scattering layer of *Calanus finmarchicus*. *Limnol. Oceanogr.*, 30: 598-606.
- SMALL, L.F., G.A. KNAUER y M.D. TUEL (1987). The role of sinking fecal pellets in stratified euphotic zones. *Deep-Sea Res.*, 34: 1705-1712.
- SMETACEK, V. (1980). Annual cycle of sedimentation in relation to plankton ecology in western Kiel Bight. *Ophelia. Suppl.* 1: 65-76.
- STEIN, L.I. y P.P. COHEN (1965). Correlation of growth and aspartate transcarbamylase activity in higher plants. *Arch. Biochem. Biophys.* 109: 429-433.

- STEIN, M. (1981). Thermal structure of the Weddell-Scotia Confluence. *Meereforsch.*, 29: 47-52.
- STEIN, M. y S. RAKUSA-SUSZCZEWSKI (1983). Geostrophic currents in the South Shetland Islands area during FIBEX. *Mem. Nat. Inst. Polar Res., Tokio*, 27: 24-34.
- SUTCLIFFE, W.H. (1965). Growth estimates from ribonucleic acid content in some small organisms. *Limnol. Oceanogr.*, 10 (supl.): R253-R258.
- TISELIUS, P., T. G. NIELSEN, G. BREUEL, A. JAANUS, A. KORSHENKO y Z. WITEK (1991). Copepod egg production in the Skagerrak during SKAGEX, May - June 1990. *Mar. Biol.*, 111: 445-453.
- TORRES, S. (1991). Regeneración de amonio en aguas de Canarias mediante estudios de actividad GDH en zooplancton y ETS en meiofauna. *Tesis. Univ. de Las Palmas de Gran Canaria*. 203 pp.
- TURNER, J.T. y J.G. FERRANTE (1979). Zooplankton fecal pellets in aquatic ecosystems. *Bioscience*, 29: 670-677.
- UNESCO (1968). Zooplankton sampling. *Monography of Oceanological Methods*, 2: 1-174.
- URBAN, J.L., D. DIEBEL y P. SCHWINGHAMER (1993). Seasonal variations in the densities of fecal pellets produced by *Oikopleura vanhoeffeni* and *Calanus finmarchicus*. *Mar. Biol.*, 117: 607-614.
- VAN CAMP, L. y L. NYKJÆR (1988). Remote sensing of the Northwest African upwelling area. J.R.C. special publication n I. 88.24, Joint Research Center, Ispra Establishment, Italy.
- VAN CAMP, L., L. NYKJÆR, E. MITTELSTAEDT y P. SCHLITTENHARDT (1991). Upwelling and boundary circulation off Northwest Africa as depicted by infrared and visible satellite observations. *Prog. Oceanog.*, 26: 357-402.

- VAN WOERT, M.L. y J.M. PRICE (1993). Geosat and advanced very high resolution radiometer observations of oceanic planetary waves adjacent to the Hawaiian Islands. *J. Geophys. Res.*, 98 (C8): 14619-14631.
- VENRICK, E.L. (1990). Mesoscale patterns of chlorophyll α in the central north Pacific. *Deep Sea Res.*, 37: 1017-1031.
- VIDAL, J. (1980). Physioecology of zooplankton. I. Effects of phytoplankton concentration, temperature, and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Mar. Biol.*, 56: 111-134.
- VIITASALO, M., I. VUORINEN y E. RANTA (1990). Changes in crustacean mesozooplankton and some environmental parameters in the Archipelago Sea (Northern Baltic) in 1976-1984. *Ophelia*, 31 (1): 207-217.
- VIITASALO, M., I. VUORINEN y S. SAESMAA (1995). Mesozooplankton dynamics in the northern Baltic Sea: implications of variations in hydrography and climate. *J. Plankton Res.*, 17 (10): 1857-1878
- VUORINEN, I. y S. VIHERSAARI (1989). Distribution and abundance of *Pleurobrachia pifeus* (Ctenofora) in the Baltic Sea. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica*, 65: 129-131.
- WEFER, G. y G. FISHER (1991). Annual primary production and export flux in the Southern Ocean from sediment trap data. *Mar. Chem.*, 35: 597-613.
- WHITE, J.R. y M.R. ROMAN (1992). Egg production by the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the mesohaline Chesapeake Bay: the importance of food resources and temperature. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 86: 239-249.
- WHITE, W. y J.F.T. SAUR (1981). A source of annual baroclinic waves in the eastern subtropical North Pacific. *J. Phys. Oceanogr.*, 11: 1452-1462.
- WHITE, W. y J.F.T. SAUR (1983). Sources of interannual baroclinic waves in the eastern subtropical North Pacific. *J. Phys. Oceanogr.*, 13: 531-544.

-
- WIEBE, P.H., S. BOYD y J.L. COX (1975). Relationships between zooplankton displacement volume, wet weight, dry weight, and carbon. *Fish. Bull.*, 73 (4): 777-786.
- WITEK, Z., A. KORONKIEWICZ y G.J. SOSZKA (1980). Certain aspects of the early life history of krill *Euphasia superba* Dana (Crustacea). *Polish Polar Res.*, 1: 97-115.
- YENTSCH, C.S. y J.F. HEBARD (1957). A gauge for determining plankton volume by the mercury immersion method. *J. Cons.* 22: 184-190.
- YOUNGBLUTH, M.J. (1976). Vertical distribution and diel migration of euphausiids in the central region of the California current. *Fish. Bull.*, 74: 925-936.
- ZARET, T.M. y J.S. SUFFERN (1976). Vertical migration as a predator avoidance mechanism. *Limnol. Oceanogr.*, 21: 804-813.
- ZIMMERMAN, R.C., J.N. KREMER y R.C. DUGDALE (1987). Acceleration of nutrient uptake by phytoplankton in a coastal upwelling ecosystem: A modelling analysis. *Limnol. Oceanogr.*, 32 (2): 359-367.